BAYERISCHE AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN
MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE

ABHANDLUNGEN · NEUE FOLGE, HEFT 83

KARL HRUBESCH

Zahnstudien an tertiären Rodentia als Beitrag zu deren Stammesgeschichte

Über die Evolution der Melissiodontidae, eine Revision der Gattung Melissiodon

Mit 125 Abbildungen im Text und 5 Tafeln

Vorgelegt von Herrn Albert Maucher
am 9. November 1956

MÜNCHEN 1957

VERLAG DER BAYERISCHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN
IN KOMMISSION BEI DER C. H. BECK'SCHEN VERLAGSBUCHHANDLUNG MÜNCHEN

Preisaufgabe der naturwissenschaftlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität zu München
für das Jahr 1955/56

Druck der C. H. Beck'schen Buchdruckerei Nördlingen
Printed in Germany

VORWORT

Die vorliegende Arbeit stellt einen Versuch dar, durch eingehende taxionomische Untersuchungen des Molarenbaues den Entwicklungswegen einer eng begrenzten Gruppe tertiärer Nagetiere – der Gattung *Melissiodon* SCHAUB 1920 – nachzuspüren und deren Stammesgeschichte zu klären.

Zu diesem Zwecke wurde das gesamte bisherige *Melissiodon*-Material, soweit aus der Literatur ersichtlich, einer Neubearbeitung unterzogen. Darüber hinaus standen mir aber auch noch reiche Schätze neuer, unveröffentlichter Funde dieser bislang so seltenen Nagergruppe aus den paläontologischen Sammlungen von München und Basel zur Verfügung, die den Grundstock zur Bearbeitung bilden und eine monographische Revision der Gattung ermöglichten.

Bei der Bearbeitung wurden ausschließlich die Molaren der Ober- und Unterkiefer berücksichtigt. Auf osteologische Beobachtungen an den Kiefer-Fragmenten sowie auf das Studium der Incisivi, die sich für phylogenetische Untersuchungen noch als undurchsichtig erweisen, wurde im Rahmen dieser Arbeit verzichtet. Diesbezügliche Angaben findet man bei SCHAUB 1920, 1925, 1933, und bei DEHM 1950. Bei der Bearbeitung nicht berücksichtigt wurden auch die Zahnwurzeln. Über diese liegen Angaben bei DEHM 1950 vor. Gedanken über die Biologie von *Melissiodon* sind in DEHM 1937b und 1950 niedergelegt. Meine Untersuchungen beziehen sich ausschließlich auf die Kronenstruktur der Molaren.

Sämtliches in der Arbeit erwähnte Material mit Ausnahme des von *Melissiodon arambourgi* und des m^2 von Corban lag mir zum augenscheinlichen Vergleich vor.

Alle Maße wurden mit Hilfe des Binokularmaßstabes bei 25facher Vergrößerung abgelesen und mit Hilfe eines Rechenschiebers in das metrische System übertragen. Da die Werte bei jeweils umgedrehter Objektlage nicht immer völlig übereinstimmten, sondern mit zunehmender Größe des Zahnes Differenzen bis zu 5% auftraten, wurde, um den mittleren Fehler zu verringern, jedes Maß zweimal bei jeweils um 180° gedrehtem Objekt genommen. Eine Meßgenauigkeit von 0,05 mm wird dadurch gewährleistet, sie liegt aber meist noch höher.

Die photographischen Abbildungen wurden mit „Panphot" in 15facher Vergrößerung angefertigt. Die Objekte wurden nicht nur von links oben, sondern zur Erzielung einer besseren photographischen Wiedergabe von der jeweils günstigsten Stelle aus beleuchtet. Die unterschiedliche Erhaltung und Färbung der Molaren bedingte unterschiedliche Bildqualitäten. Die Textabbildungen sind 10fach vergrößert. Sämtliche Abbildungen sind so orientiert, daß bei den oberen Molaren der Lingual-, bei den unteren der Labialrand des Zahnes im Bilde unten liegt. Bei der Angabe der Inventarnummern steht für „Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München": „Sammlung München", für „Naturhistorisches Museum Basel": „Museum Basel".

All denen, die mir das Zustandekommen dieser Arbeit durch ihre Hilfe und Unterstützung ermöglicht haben, gilt mein aufrichtiger Dank.

In erster Linie gehört meine tiefempfundene, stete Dankbarkeit meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. R. DEHM, für seine viele Mühe und seine ständige Förderung, sowie für die großzügige Überlassung seiner eigenen, bedeutenden *Melissiodon*-Funde, nicht zuletzt auch dafür, daß er es mir ermöglichte, die Burgmagerbeiner Spaltenfüllung weiter auszubeuten.

Herrn Professor Dr. J. SCHRÖDER, Direktor der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München, der mich während der Abwesenheit von Herrn Professor Dr. DEHM infolge dessen Expedition nach Pakistan beraten hat, danke ich verbindlich für alles Wohlwollen und für die Überlassung des *Melissiodon*-Materials der Staatssammlung.

Herrn Professor Dr. S. SCHAUB, Basel, meine große Dankbarkeit und Verehrung zum Ausdruck zu bringen, ist mir besonderes Bedürfnis. Herr Professor Dr. SCHAUB beantwortete meine Bitte um kurzfristige Überlassung der Baseler *Melissiodon*-Originale mit der lebhaftesten Anteilnahme an meiner Arbeit, die er mir die ganze Zeit hindurch bewahrte, er überließ mir nicht nur die erbetenen Belege, sondern sandte mit diesen auch noch neues, unveröffentlichtes Fundgut und gab mir wiederholt in ausführlichen Briefen wertvolle Auskunft.

Herrn Dr. HÜRZELER, Basel, verdanke ich durch die Vermittlung von Herrn Professor Dr. SCHAUB sehr instruktive Angaben über die Stratigraphie des Oligocäns.

Die Herren Profs. Drs. R. RICHTER †, Frankfurt a. M., und H. TOBIEN, Darmstadt, vertrauten mir die SCHAUB'schen Originale des Naturmuseums „Senckenberg", bzw. des Hessischen Landesmuseums, auf längere Zeit zum Studium an, wofür ich ihnen aufrichtig danke.

Auch für das verständnisvolle Entgegenkommen, welches mir Herr Dr. CRUSAFONT PAIRÓ, Direktor der Paläontologischen Abteilung des Museums von Sabadell durch bereitwilligste Zusendung der Originalzeichnung des Typus von *Melissiodon arambourgi* erwies, möchte ich meinen verbindlichen Dank aussprechen.

Herrn Dr. H. K. ZÖBELEIN, München, danke ich bestens für die Überlassung seines *Melissiodon*-Fundes aus der subalpinen Molasse südlich des oberen Zürichsees.

Dank gebührt auch Herrn Dr. habil. H. HAGN, München, für seine bereitwillige Anleitung zur Anfertigung der Photographien.

Besonders danken möchte ich noch der Deutschen Forschungsgemeinschaft in Bad Godesberg, welche Mittel für Grabungen, Präparation und benötigte Instrumente zur Verfügung stellte.

INHALTSÜBERSICHT

Vorwort 3

Einleitung: Überblick über die Erforschung der Gattung sowie das vorliegende Material 7

I. Der Grundbauplan der *Melissiodon*-Molaren – die Ausgangsform ihrer Phylogenese 14

Vorbemerkungen 14

Melissiodon schaubi bernlochense n. subsp. 15

II. Die Haupttendenz der *Melissiodon*-Entwicklung 26

A. *Melissiodon chatticum* Freudenberg 26

B. *Melissiodon dominans* Dehm 35

Folgerungen 43

III. Umfang des artspezifischen Variationsbereiches, erläutert an verschiedenen Populationen von *Melissiodon dominans* 45

a) Wintershof-Ost 45

b) Wütherich 47

c) St. Vincent 47

d) Schnaitheim 48

IV. Einige weitere, sich in die Entwicklungstendenz Bernloch–Gaimersheim–Wintershof einfügende oder nahestehende Arten 52

A. *Melissiodon schaubi schaubi* Dehm 52

B. *Melissiodon schalki* n. sp. 56

C. *Melissiodon quercyi* Schaub 60

D. *Melissiodon schröderi* n. sp. 63

E. *Melissiodon emmerichi* Schaub 68

F. *Melissiodon schlosseri* Schaub 71

V. Eine Nebenlinie des *Melissiodon*-Stammes 74

Melissiodon arambourgi Crusafont & Villalta 74

VI. Einzelne und schlecht belegte *Melissiodon*-Funde und deren Zuordnung zu den Formen der Typuslokalitäten 76

a) Boningen 76

b) Basel 76

c) Wolfwil-Kenisbännli 77
d) Rickenbach 78
e) Verneuil 80
f) Corban 83
g) Gunzenheim 83
h) Coderet 84
i) Appenzell-Kaubach 87
k) Gans 89
l) Feusisberg 89
m) La Chaux 90
n) Benken 90
o) Estrepouy 91
p) Martinstobel 93

VII. Phylogenetische Ergebnisse 94

Zusammenfassung und Schluß 98

Anhang: Bestimmungstabelle für die beschriebenen *Melissiodon*-Arten 99

Benützte Literatur 101

Tafel I–V mit Erklärungen . . . . . am Schluß

EINLEITUNG

ÜBERBLICK ÜBER DIE ERFORSCHUNG DER GATTUNG SOWIE DAS VORLIEGENDE MATERIAL

Das Genus *Melissiodon*[1] wurde von SCHAUB 1920 auf Grund einiger Molaren und Kiefer-Fragmente aus den *Cricetodon*-Beständen der paläontologischen Sammlungen von Basel, Frankfurt, Darmstadt und München aufgestellt. Diese ersten Zeugen einer bis dahin gänzlich unbekannten Tiergruppe stammen aus den Phosphoriten des Quercy, aus dem Oberstampien der Rickenbacher Mühle, aus dem „Landschneckenkalk" von Hochheim-Flörsheim im Mainzer Becken, aus dem Oberaquitan von Haslach bei Ulm, sowie aus den oberaquitanen Mergeln von La Chaux bei St. Croix (Kanton Waadt).

Aus diesem Material unterschied SCHAUB drei zeitlich aufeinanderfolgende Mutationen:

das oberaquitane *Melissiodon schlosseri* von Haslach und La Chaux,
das unteraquitane *Melissiodon emmerichi* von Hochheim-Flörsheim,
das oberstampische *Melissiodon quercyi* aus den Phosphoriten sowie von Rickenbach.

Typus des neuen Genus wurde die Art *M. quercyi*, welche SCHAUB auf die Mandibel Q. T. 989 (Museum Basel) aus den Phosphoriten des Quercy basierte, den mit sämtlichen drei wohlerhaltenen Molaren seinerzeit vollständigsten Beleg von *Melissiodon*. Eine zweite Mandibel aus Quercy befindet sich ebenfalls in Basel, besitzt jedoch nur noch den m_1.

Aus den oberstampischen Schichten von Rickenbach waren um diese Zeit ein m_2, ein beschädigter m_3, sowie das Fragment eines m^2 im Besitze des Baseler Museums. SCHAUB stellte sie 1920 zu *M. emmerichi*, 1925 erkannte er sie als zur gleichen Art wie die Typusmandibel aus Quercy gehörig und konnte somit das Alter von *M. quercyi* als oberstampisch festlegen.

Die Aufstellung von *Melissiodon schlosseri* begründete SCHAUB durch einen m_1 und einen m_3 (beide beschädigt) aus dem Oberaquitan von Haslach bei Ulm, die sich in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München befinden.

---

[1] Synonymieliste der Gattung *Melissiodon* SCHAUB 1920:

1920 *Melissiodon* nov. gen. – SCHAUB, Mel. nov. gen.
1923 *Melisiodon* SCHAUB. – SCHLOSSER in: ZITTEL, BROILI, SCHLOSSER, Grundzüge d. Paläontol., S. 514.
1925 *Melissiodon* SCHAUB. – SCHAUB, Hamst. Nagetiere, S. 97.
1945 *Melissiodon* SCHAUB. – SIMPSON, Classification of Mammals, S. 85.
1947 *Melissiodon*. – ROMER, Vertebrate Paleontol., S. 627.
1951 *Melissiodon*. – SCHAUB in: STEHLIN & SCHAUB, Trigonodontie d. simpl. Nager, S. 367.

Ein dem m_3 von Haslach anscheinend identischer Zahn aus den oberaquitanen Mergeln von La Chaux befindet sich im Naturhistorischen Museum von Basel.

Am umfassendsten konnte SCHAUB die Bezahnung von *Melissiodon emmerichi* beschreiben, von dem er aus dem unteraquitanen „Landschneckenkalk" des Mainzer Beckens (Fundstelle Hochheim-Flörsheim) sämtliche Molaren des Ober- und Unterkiefers belegen konnte. Die Originale befinden sich im Natur-Museum „Senckenberg" in Frankfurt a. M. und im Hessischen Landesmuseum Darmstadt.

Lange Jahre erfuhr dieses spärliche Material kaum eine Bereicherung. Noch 1925 konnte sich SCHAUB in seiner umfassenden Arbeit über die hamsterartigen Nagetiere bei der Darstellung von *Melissiodon* im wesentlichen nur auf die bereits 1920 bekannten Stücke beziehen und lediglich von 5 neugefundenen Bruchstücken von *Melissiodon*-Zähnen aus den Sanden von Benken am Kohlfirst berichten, deren eines (die Hinterhälfte eines m_1) eine Artbestimmung ermöglichte. Es wurde von SCHAUB vorsichtig der oberaquitanen Mutation des Genus *(M. schlosseri)* zugerechnet, „da es mit dem entsprechenden Zahn von Haslach genau übereinstimmt".

Erst in den 30er Jahren häuften sich die Meldungen neuer *Melissiodon*-Funde. So konnte SCHAUB 1933 gleich von 4 neuen Fundstellen berichten:

1. Aus dem Süßwasserkalk von Boningen stammt ein wahrscheinlich mittelstampisches Molaren-Fragment.
2. Einen m^2 und einen leider entzweigebrochenen m^1 aus Rickenbach stellte SCHAUB zur oberstampischen Mutation des Genus.
3. Zur selben Art, *M. quercyi*, stellte SCHAUB einen m^2 von Corban aus der Sammlung Greppin, Straßburg, der höchst wahrscheinlich aus den oberstampischen „Delémontienschichten" der näheren Umgebung Corbans stammt.
4. In Tonen von Coderet bei Branssat fanden sich ein Maxillar-Fragment mit beschädigten m^1 und m^2 sowie ein m_1, von SCHAUB als *M.* cf. *emmerichi* bestimmt. Sie müssen als etwas jünger als die Funde von Rickenbach angesehen werden.

Bald darauf, 1935, veröffentlichte DEHM erste Funde von *Melissiodon* aus Spaltenfüllungen des süddeutschen Jura. Aus der chattischen Spaltenfüllung von Gunzenheim in Bayer.-Schwaben stammt ein von DEHM als *M.* cf. *emmerichi* SCHAUB bestimmtes Unterkiefer-Fragment mit m_{2-3}. Die dem Rupel angehörende Spaltenfüllung von Ehingen a.D. lieferte je einen m^1 und m^2, die von DEHM als nicht artgleich mit einer der drei SCHAUB'schen Spezies erkannt und als *Melissiodon schaubi* beschrieben wurden. Mit ihrem mitteloligocänen Alter, wie die Begleitfauna erwies, waren sie die bisher ältesten Vertreter der Gattung.

1937 und 1939 konnte DEHM in vorläufigen Mitteilungen abermals, diesmal reichliche, Funde von *Melissiodon* aus burdigalen Spaltenfüllungen des süddeutschen Jura melden und zwar aus Wintershof-West (1937), Wintershof-Ost (1939) und Schnaitheim (1939). Sämtliche drei Fundorte enthielten eine allem Anschein nach gleiche *Melissiodon*-Fauna, die sich auf keine der damals bekannten Arten beziehen ließ. Sie wurde von DEHM als *Melissiodon* n. sp. in die Literatur eingeführt. Eine spätere, eingehende Bearbeitung der Nager von Wintershof-West (1950) rechtfertigte die Aufstellung einer neuen Art, *Melissiodon dominans* (siehe unten).

Wintershof-West hat die bisher meisten Belege geliefert, insgesamt 208 Molaren auf Kieferstücken und einzeln. Sie belegen das ganze Gebiß von *Melissiodon dominans*.

Auch die Spalte von Schnaitheim war außerordentlich ergiebig. 1939 waren DEHM aus Schnaitheim erst 13 Molaren bekannt. Bei späteren Begehungen 1948 und 1950 konnte er aus der gleichen Spalte jedoch noch weiteres Material gewinnen, so daß der Bestand an *Melissiodon*-Molaren aus Schnaitheim nunmehr 119 Stück beträgt. Nur 1 Oberkiefer-Fragment besitzt m^{1-2}, alles übrige sind Einzelzähne.

Das Material von Wintershof-Ost ist leider infolge Kriegseinwirkung zum großen Teil verschollen, auch sämtliche von DEHM 1939 erwähnten 25 Einzelzähne von *Melissiodon*. Aus erhalten gebliebenen Proben des Spaltenlehms konnten später jedoch noch 4 Belege von *Melissiodon* gewonnen werden, und zwar je 1 m_1, m^1 und m^3, sowie die Vorderhälfte eines m_1.

1941 machte HR. FREUDENBERG in seiner Bearbeitung der Nager von Gaimersheim eine weitere neue Spezies, *Melissiodon chatticum*, bekannt. FREUDENBERG's Material dieser oberoligocänen Spezies bestand aus 1 Unterkiefer, 1 Oberkiefer, sowie „zahlreichen Einzelzähnen". Sämtliche Einzelzähne, mit Ausnahme des 1941, Taf. XII Fig. 7 abgebildeten m_1, gingen durch einen Luftangriff 1944 verloren. Bei neuerlichen, von der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München nach dem Kriege durchgeführten Grabungen in den Spalten von Gaimersheim konnten jedoch weitere Reste der Art gewonnen werden, so daß sich das gesamte Material an Gaimersheimer Melissiodonten auf nunmehr 133 Molaren, meist auf Kieferbruchstücken aufsitzend, beläuft.

1950 erfolgte die Veröffentlichung der Nager von Wintershof-West, in welcher DEHM die altburdigale, jüngste Spezies, *Melissiodon dominans*, aufstellte (siehe oben).

In dem Standardwerk von STEHLIN & SCHAUB 1951 über die Trigonodontie der simplizidentaten Nager bringt SCHAUB die Abbildung eines Oberkiefer-Fragmentes von *Melissiodon quercyi* mit m^{1-3} aus dem Mittelstampien von Wolfwil-Kenisbännli (Solothurn).

Bei seinen „Geologischen Untersuchungen im Ries" (1954) entdeckte K. SCHALK zwei Spaltenfüllungen im südlichen Vorries, die beide Reste von *Melissiodon* enthielten:

In der mittelmiocänen Spaltenfüllung vom „Wütherich" bei Bissingen fanden sich 1 m^2 und 3 m^3 sowie 7 Bruchstücke, die es gestatteten, ihre Artzugehörigkeit zu *M. dominans* DEHM zu ermitteln.

Die oberoligocäne Spaltenfüllung bei Burgmagerbein lieferte 2 m_2 und 1 m_3, die SCHALK als „*Melissiodon* cf. *chatticum* oder cf. *quercyi*" bestimmte, sowie 1 m^1, den SCHALK nicht näher an eine bestehende Art anschließen konnte.

Schließlich konnten CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS 1954 in einer vorläufigen Mitteilung das Vorkommen von *Melissiodon* auch für Spanien belegen.

In CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS 1955 beschrieben CRUSAFONT & VILLALTA diesen ersten spanischen *Melissiodon*-Fund aus dem Burdigal der Vallés-Penedés (Fundort El Fallol bei Rubí), ein Mandibel-Fragment mit m_{2-3}, als neue Art: *Melissiodon arambourgi*.

1956 teilte ZÖBELEIN (Manuskript) noch den Fund eines m_2 von *Melissiodon* aus dem Aquitan der subalpinen Molasse südlich des oberen Zürichsees, östlich Feusisberg, mit.

Soviel über das bisherige Material von *Melissiodon* und dessen Fundstellen, soweit es sich aus der Literatur entnehmen ließ.

Grundlage meiner *Melissiodon*-Studien und Anlaß zur Revision dieses Genus wurde das reichhaltige Fundgut einer von meinem Lehrer, Herrn Professor Dr. R. DEHM, am 23. 4. 1946 entdeckten Spaltenfüllung im Gemeindesteinbruch von Bernloch, Kr. Münsingen, am Wolfsbühl beim südlichen Ortsausgang (Schwäbische Alb) (DEHM 1950, S. 415). „Der etwa 10 Meter tief aufgeschlossene grobbankige Schwammkalk des weißen Jura δ enthält dort mehrere Spaltenfüllungen von gelbem und gelbbraunem Lehm. An der Südwand, etwa 3 Meter unter der Oberkante, enthielt eine dieser Spalten zwischen blockreichem braunen und gelbbraunen Lehm eine 4 cm mächtige, nach beiden Seiten und bergwärts nach wenigen Dezimetern auskeilende Lage gesprenkelten grünlichgelben Lehms, welcher mit Knochen- und Zahnresten von kleinen Landwirbeltieren gespickt war. Durch Ausschlämmen wurden unter rund 1500 Säugerzähnchen auch zahlreiche der Gattung *Melissiodon* gefunden, im übrigen neben Marsupialia-, Insectivora-, Chiroptera-, Carnivora-, Artiodactyla-Resten besonders Rodentia der Gattungen *Sciurodon*, *Pseudosciurus*, *Suevosciurus*, *Sciurus*, *Theridomys*, primitives *Paracricetodon* u. a., woraus sich auf eine Stufe schließen läßt, welche tiefer als Chattium liegt, also Rupelium = unt. Stampium." (Freundl. Mitteilung von Herrn Professor DEHM.)

Mit ihren 203 meist sehr gut erhaltenen einzelnen Molaren kommt die Bernlocher *Melissiodon*-Fauna an Reichhaltigkeit beinahe an diejenige von Wintershof-West heran.

Weiteres Material (20 Molaren) erhielt ich aus einer „gelegentlich einer von Herrn Professor Dr. J. SCHRÖDER und Herrn Professor Dr. R. DEHM geleiteten Studentenexkursion im Juni 1954 entdeckten neuen fossilführenden Spaltenfüllung im Steinbruch der Marmorwerke Weißenburg i. Bay., nördlich der Straße nach Eichstätt am Steinberg gelegen. Im gleichen Bruch waren bereits seit 1938 (vgl. DEHM 1939, S. 114–115) oligocäne Säugerreste in Spaltenfüllungen zum Vorschein gekommen. Die neue Spalte befindet sich im östlichen Teil des Steinbruches an der Ostwand, etwa 10 Meter tief unter der Oberkante. Eine vertikale Kluft von 20 bis 40 cm Breite enthält grünlichen und gelben Lehm, welcher anscheinend nesterweise zahlreiche Reste von Kleinwirbeltieren enthält. Zähne des Nagers *Archaeomys* machen ein chattisches Alter wahrscheinlich." (Mitteilung von Herrn Professor DEHM).

Dank der Unterstützung von Herrn Professor DEHM wurde es mir möglich, aus der SCHALKschen Spaltenfüllung von Burgmagerbein (SCHALK 1954, S. 106 ff.) weitere 11 einzelne *Melissiodon*-Molaren zu gewinnen, die es nunmehr erlauben, eine sichere Bestimmung der Burgmagerbeiner *Melissiodon*-Fauna zu versuchen.

Sämtliche erwähnten Belege von *Melissiodon* aus den Spaltenfüllungen des süddeutschen Jura, also von den Fundstellen Bernloch, Burgmagerbein, Ehingen, Gaimersheim, Gunzenheim, Schnaitheim, Weißenburg, Wintershof-Ost, Wintershof-West und Wütherich, sind im Besitze der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München. (1 Oberkiefer-Fragment mit m^{1-2} sowie 1 Unterkiefer-Fragment mit m_{2-3}, beide aus Wintershof-West, befinden sich in der Paläontologischen Sammlung der Bischöflichen philosophisch-theologischen Hochschule in Eichstätt in Bayern.) In der Münchener Sammlung befinden sich außerdem die *Melissiodon*-Belege von Haslach bei Ulm sowie aus der subalpinen Molasse von Feusisberg.

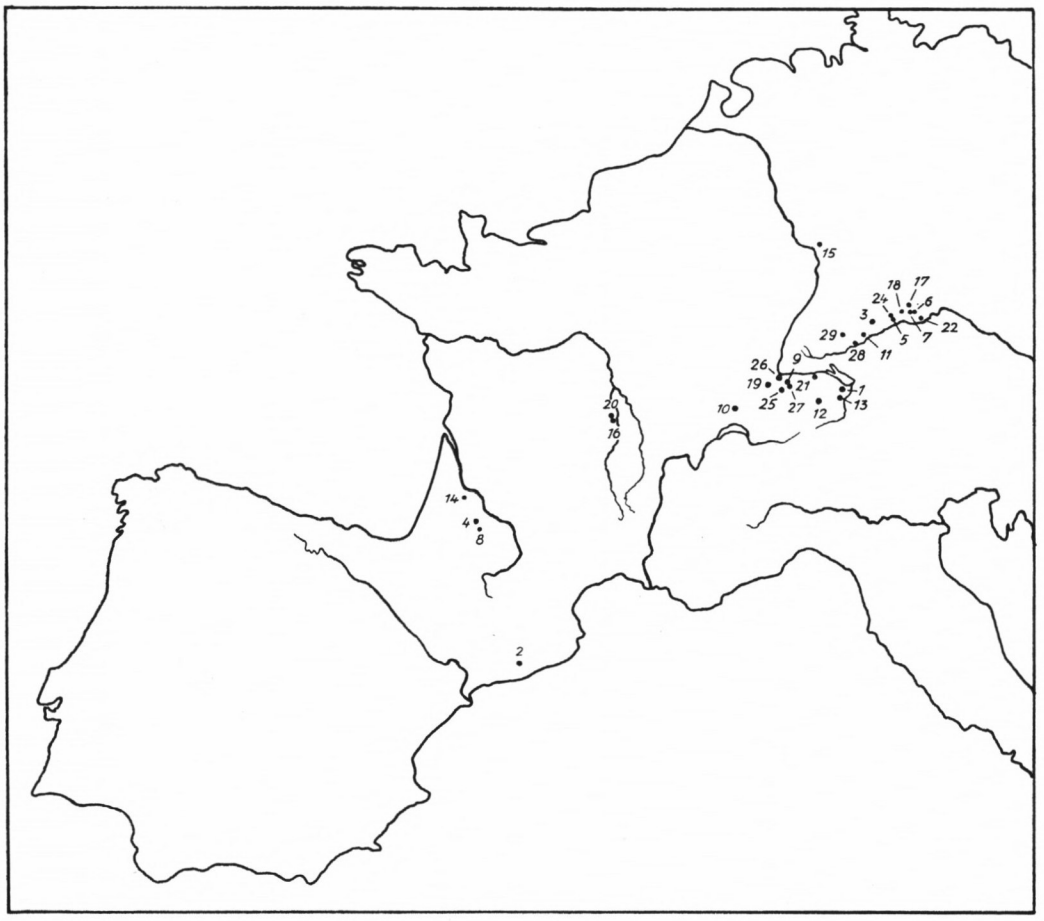


Abb. 1. Überblick über die geographische Lage der Fundstellen.

1 Martinstobel	11 Haslach	21 Rickenbach
2 El Fallol	12 Feusisberg	22 Gaimersheim
3 Schnaitheim	13 Appenzell	(23 Quercy)?
4 St. Vincent	14 Gans	24 Burgmagerbein
5 Wütherich	15 Hochheim-Flörsheim	25 Wolfwil-Kenisbännli
6 Wintershof-Ost	16 Coderet	26 Basel
7 Wintershof-West	17 Weißenburg	27 Boningen
8 Estrepouy	18 Gunzenheim	28 Ehingen
9 Benken	19 Corban	29 Bernloch
10 La Chaux	20 Verneuil	

Die mir von dem Entdecker der Gattung *Melissiodon*, Herrn Professor Dr. S. Schaub, Basel, zusammen mit den nachfolgenden Angaben über die Fundstellen in selbstloser Weise überlassenen, neuen und bisher unveröffentlichten *Melissiodon*-Funde des Museums Basel stellen eine weitere, überaus wertvolle Bereicherung meines Materials dar:

Unter der Fauna von Basel „Gellertstraße" („Mittleres Stampien mit *Archaeomys*, *Issiodoromys*, *Cricetodon praecursor*, Eomyiden, *Gliravus* etc.") befinden sich 3 Fragmente von *Melissiodon*.

			Fundort[2]	ob. Molaren			unt. Molaren			Fragm.
				m^1	m^2	m^3	m_1	m_2	m_3	
Burdigal		*Melissiodon* sp.	Martinstobel							3
		M. arambourgi	El Fallol					1	1	
		Melissiodon dominans	Schnaitheim	23	18	8	16	19	19	16
			St. Vincent	1	1		1	1		2
			Wütherich		1	3				7
			Wintershof-Ost	1		1	1			1
			Wintershof-West	43	37	8	42	45	33	
		M. cf. *dominans*	Estrepouy		2		1			
Aquitan		*M.* cf. *schlosseri*	Benken							5
		M. schlosseri?	La Chaux						1	
		M. schlosseri	Haslach				1		1	
		Melissiodon sp.	Feusisberg					1		
		M. sp., *schlosseri?*	Appenzell			1				1
		Melissiodon sp.	Gans						1	
Chatt	oberes Stampien	? | *M. emmerichi*	Hochheim	1	1	1	1	1	1	
		M. sp., aff. *schröderi* oder aff. *emmerichi*	Coderet	1	1		2		1	
		M. schröderi	Weißenburg	2	1	3	4	4	4	2
		M. cf. *chatticum*	Gunzenheim					1	1	
		M. cf. *chatticum*	Corban		1					
		M. n. sp., aff. *quercyi*	Verneuil			3	1		2	1
		M. cf. *quercyi*	Rickenbach	1	1			1	1	1
		M. chatticum	Gaimersheim	19	11	9	28	36	27	3
		M. quercyi	Quercy				2	1	1	
	mittl. Stampien	*M. schalki*	Burgmagerbein	1	4	2		3	5	6
		M. quercyi?	Kenisbännli	1	1	1				
		M. quercyi?	Basel							3
		M. cf. *schalki* oder cf. *quercyi*	Boningen							1
Rupel	u. Stamp.	*M. schaubi schaubi*	Ehingen	1	1					
		M. schaubi bernlochense	Bernloch	49	39	17	38	37	23	zahlr.

Abb. 2. Übersicht über Material und Fundstellen von *Melissiodon*, sowie deren systematische Zugehörigkeit und stratigraphische Einstufung

[2] Nachtrag während der Korrektur: H. Tobien (Eine miozäne Säugerfauna aus vulkanischen Tuffen des Vogelsberges. – Z. deutsch. geol. Ges., **105**, 3., 1953, S. 588, Hannover 1955) teilte den Fund von *Melissiodon* aus miozänen vulkanischen Tuffen des Vogelsberges bei Echzell (Kr. Büdingen), 12 km nö. Friedberg (Wetterau), mit.

Verneuil (Allier), arrondissement Gannat, 7 km N St.-Pourçain-sur Sioule, lieferte 7 Belege von *Melissiodon*. Sie gehören einer Fauna des oberen Stampien an mit *Archaeomys*, *Issiodoromys*, *Cricetodon*.

Von Coderet bei Branssat (Allier), 6 km N St.-Pourçain-sur Sioule, besitzt das Baseler Naturhistorische Museum nunmehr einen weiteren m_1 und einen m_3 von *Melissiodon*. Sie stammen von der gleichen, dem obersten Stampien angehörenden Stelle wie die von SCHAUB 1933 beschriebenen Stücke, derselben Stelle, die VIRET 1929 in seiner Thèse: Faunes de Mammifères de l'Oligocène supérieur etc. S. 20 ff. beschrieben hat und die *Plesiosminthus*, *Issiodoromys*, *Archaeomys*, *Rhizospalax*, *Plesispermophilus*, Eomyidae, *Cricetodon collatus* etc. geliefert hat.

Unter der dem unteren Aquitanien angehörenden Fauna von Gans (Gironde), arrondissement et canton Bazas (*Plesiosminthus*, *Ritteneria*, *Rhodanomys*, *Cricetodon collatus*, *Pseudotheridomys parvulus*, *Steneofiber*, *Titanomys* etc.) befand sich auch ein m_3 von *Melissiodon*.

Von Appenzell-Kaubach (unteres Aquitanien) stammen ein m^3 und ein Zahnfragment von *Melissiodon*.

Aus dem Burdigalien inférieur von Estrepouy (Gers), arrondissement Condom, commune de Gazaupouy, 2,5 km SO de Ligardes (ROMAN & VIRET 1930), befinden sich zwei m^2 und ein m_1 im Besitze des Baseler Museums.

Aus St. Vincent (Lot-et-Garonne) befinden sich vier vollständige und zwei fragmentäre Molaren von *Melissiodon* im Baseler Museum. Dieser Fundort ist eine Spur jünger als Estrepouy, aber immer noch unteres Burdigalien.

Schließlich besitzt das Baseler Museum noch drei *Melissiodon*-Fragmente aus dem Burdigalien von Martinstobel bei St. Gallen.

I. DER GRUNDBAUPLAN DER MELISSIODONMOLAREN – DIE AUSGANGSFORM IHRER PHYLOGENESE

VORBEMERKUNGEN

Bevor ich mit der Beschreibung der primitivsten nunmehr bekannten Melissiodonten, des *Melissiodon* von Bernloch, beginne, möchte ich einige einleitende Bemerkungen vorausschicken über die Morphologie der *Melissiodon*-Molaren und über die von mir im folgenden angewandte Nomenklatur ihres komplizierten Bauplanes, in der ich mich im wesentlichen an die von SCHAUB 1925 praktizierte anlehne.

Den generalisiertesten Charakter der *Melissiodon*-Molaren haben die zweiten Molaren bewahrt. Von ihrem Grundtypus lassen sich sowohl die durch Umgestaltung des Vordercingulums vorne komplizierten und verlängerten ersten Molaren als auch die in ihrem hinteren Teil reduzierten und verkürzten dritten Molaren unschwer ableiten.

Die Grundlage des Molarenbaues von *Melissiodon* bildet das vierhügelige Cricetidenschema (siehe SCHAUB 1925, S. 5–7). Die 4 Haupthügel werden durch schmale und stark erhöhte Grate verbunden, die den Zahn in tiefe Gruben und Kessel zerlegen. Umriß und Proportionen der zweiten Molaren sowie die Gestalt der 4 Haupthügel und die Lage und Ausbildung ihrer sie verbindenden Gratarme bleiben während ihrer gesamten Stammesentwicklung im wesentlichen konstant. Ich kann mich darauf beschränken, in Bezug auf ihren Bau und Verlauf auf die Arbeiten SCHAUB's von 1925 und 1951 zu verweisen.

Von großer systematischer Bedeutung ist jedoch der Verlauf der mannigfachen Grätchen im zentralen Teil der Molaren, durch den man wichtige Aufschlüsse über ihre phylogenetische Entwicklungshöhe zu gewinnen vermag: Der Hinterarm des Protoconus bzw. Protoconids steht bei den oberen Molaren mit den vereinigten Vorderarmen von Hypo- und Metaconus, bei den unteren Molaren mit dem Vorderarm des Hypoconids über einen Längsgrat in Verbindung, der in der Regel zu einem mehr oder weniger stark entwickelten Zentralhügel anschwillt. Vom labialen Zahnrand zieht bei den oberen Molaren ein Mittelsporn (Mesostylsporn) in diesen Zentralhügelbereich, der sich etwa in der Zahnmitte in einen Vorderarm und einen Hinterarm gabelt (Abb. 3–5). Bei den unteren Molaren sind zwei solcher Quersporne vorhanden (Abb. 6–8). Der vordere ist als verlängerter Hinterarm des Protoconids ein außerordentlich stabiles Element der *Melissiodon*-Molaren, der hintere Mittelsporn (Mesostylidsporn) unterliegt in Ausbildung und Verlauf jedoch, wie die beiden Arme des Mittelsporns der oberen Molaren, mannigfachen spezifischen Variationen.

Von gleicher systematischer und phylogenetischer Bedeutung wie der Zentralhügelbereich sämtlicher Molaren ist die Ausbildung der Vorderknospe der ersten Molaren. Diese hat sich durch Verstärkung der Knotenpunkte am Vordercingulum herausgebildet und verlängert den Zahn stark nach vorne. Im Verlaufe der Stammesentwicklung kann sie sich,

ebenso wie ein aus dem lingualen (m^1) bzw. labialen (m_1) Vordercingulum entstandenes, zunächst sehr unscheinbares Cingulumhügelchen zu einem ganz stattlichen Hügelpaar entwickeln. Gemäß seiner lingualen bzw. labialen Lage läßt sich ein innerer (lingualer) und ein äußerer (labialer) Vorderknospenhügel unterscheiden (Abb. 3 und 6).

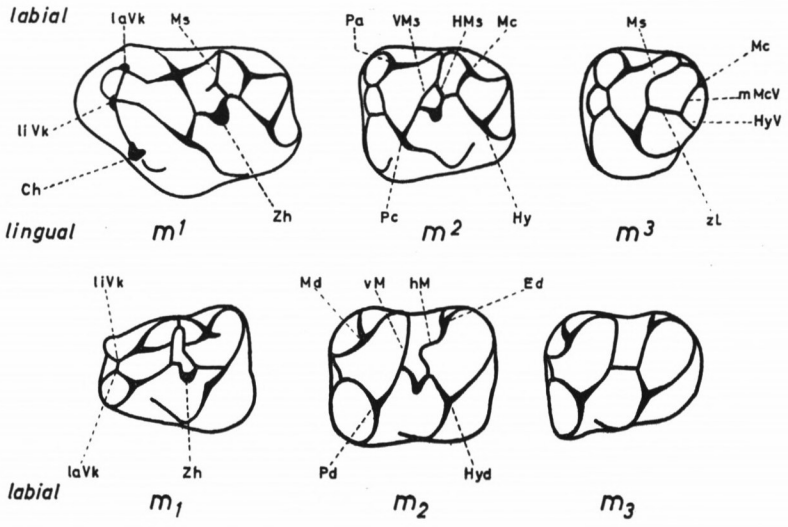


Abb. 3–8: Zahnreihen von *Melissiodon schaubi bernlochense* n. subsp.; Rupelium, Bernloch. – (Sammlung München 1955 III 92 [Holotypus], 1516, 114, 1, 19, 30).

Pc = Protoconus; Pa = Paraconus; Mc = Metaconus; Hy = Hypoconus; Pd = Protoconid; Md = Metaconid; Ed = Entoconid; Hyd = Hypoconid; laVk = labialer, liVK = lingualer Vorderknospenhügel; Ch = Cingulumhügel; Zh = Zentralhügel (Mesoconus bzw. -conid); zL = zentraler Längsgrat; Ms = Mesostylsporn; VMs = Vorderarm, HMs = Hinterarm des Mesostylsporns; vM = vorderer Mittelsporn; hM = hinterer Mittelsporn (Mesostylidsporn); mMcV = medialer Metaconusvorderarm; HyV = Hypoconusvorderarm

Die dritten Molaren erscheinen in ihrem hinteren Teil als stark vereinfachte und im Oberkiefer verkürzte Abwandlungen der zweiten Molaren. Spezifische Entwicklungstendenzen lassen sich, in ihrem zentralen Bereich vor allem, jedoch auch bei ihnen feststellen.

Melissiodon schaubi bernlochense n. subsp.

Tafel I Fig. 2–23; Textabb. 3–8, 10–29

Material:

1 li. Oberkiefer-Fragment mit angekauten m^{2-3}
1 re. Unterkiefer-Fragment mit kaum angekautem m_2

20 re. und 15 li. m^1	14 fragm. m^1
23 re. und 12 li. m^2	3 fragm. m^2
6 re. und 7 li. m^3	3 fragm. m^3
17 re. und 14 li. m_1	7 fragm. m_1
21 re. und 11 li. m_2	4 fragm. m_2
7 re. und 13 li. m_3	3 fragm. m_3,

außerdem zahlreiche Fragmente.

Sämtliche Stücke befinden sich in der Sammlung München unter den Nummern 1955 III 1–108, 111–159 und 1500–1546.

Maße: siehe Abb. 9.

Fundort: Spaltenfüllung im Weißjura δ bei Bernloch, Kr. Münsingen (Schwäbische Alb) (vgl. S. 10).

1. Holotypus

Kaum angekauter linker m^1 (Sammlung München 1955 III 92) (Taf. I Fig. 2; Abb. 3). Maße siehe Abb. 9.

Die dreikantigen, gleichgestalteten Innenhügel stehen mit den gegeneinandergedrehten Außenhügeln, an deren konvexem Außenabhang sich eine beim Paraconus kräftige, am Metaconus schwache vierte Kante bemerkbar macht, durch ihre zu hohen, schmalen Graten ausgebildeten Medialarme in Verbindung. Die beiden Hinterhöcker berühren sich dabei mit beiden Medialarmen und schaffen dadurch eine rautenförmige Grube zwischen sich; die zwei vorderen Haupthügel senden dagegen ihre Vorderarme zur Vorderknospe, um sich mit den von den beiden schwach entwickelten Vorderknospenhügeln herabziehenden Graten zu vereinigen.

Die vorderen und hinteren Haupthügel sind über deren Medialarme durch einen V-förmig gebogenen Längsgrat, der am Grunde des V zu einem schwachen Zentralhügelchen anschwillt, verbunden. Vom labialen Zahnrand zieht ein Quergrat (Mesostylsporn) zum zentralen Längsgrat und teilt sich kurz vor Erreichen des Zentralhügelbereichs in einen Vorderarm und einen Hinterarm. Der Vorderarm ragt als kurzer Sporn frei in die durch Paraconus, Zentralhügel und Mesostylsporn abgegrenzte Grube, der Hinterarm des Mesostylsporns endet an dem hinteren V-Schenkel des Zentralhügels.

Auf dem zur Vorderknospe entwickelten Vordercingulum haben sich ein schwacher labialer und ein etwas kräftigerer lingualer Vorderknospenhügel markiert. Zwischen ihnen ist das Cingulum zu einem hohen, geraden, mauerartigen Verbindungsgrat ausgedünnt. In der Bucht zwischen lingualem Vorderknospenhügel und Protoconus hat sich aus dem lingualen Vordercingulum ein weiteres kleines, stiftförmiges Hügelchen, der „linguale Cingulumhügel", abgegliedert.

Die Vorderknospe verlängert den m^1 nur nach vorne, über den labialen Zahnrand springt sie nicht vor. Der Protoconus greift dagegen stark über den lingualen Zahnrand vor, den Zahn an dieser Stelle stark verbreiternd.

2. Rekonstruktion der oberen und unteren Zahnreihe

m^2 (Taf. I Fig. 5; Abb. 4 und 12): In Bau und Gratverbindungen entsprechen beide Hinterhöcker und der vordere Innenhöcker des m^2 ganz den analogen Zahnteilen des m^1. Der die vierte, vordere Außenkante kräftiger als beim m^1 ausbildende Paraconus hat seinen hinteren Medialarm jedoch verkürzt und erreicht mit ihm nicht mehr den Protoconushinterarm. Die Gratverbindung zwischen Proto- und Paraconus erfolgt beim m^2 vielmehr über deren Vorderarme, die sich zusammen mit einem kurzen, vom Vordercingulum ausgehenden Grätchen etwa in Höhe der Paraconusbasis treffen. Ein zweites kurzes Grätchen verbindet etwa die Mitte des Vordercingulums mit dem Protoconusvorderarm. Der Raum zwischen den Vorderarmen von Proto- und Paraconus einerseits und dem Vordercingulum andererseits wird durch diese beiden kurzen Grätchen in drei kleine, sich transversal er-

streckende, ovale Gruben geteilt, deren mittlere am kleinsten und deren linguale am größten ist. Beim m^1 haben sich diese drei Gruben durch die Entwicklung der Vorderknospe stark diagonal in die Länge gezogen, wobei die mittlere Grube durch den Mangel einer Verbindung von Proto- und Paraconus über deren Vorderarme zur längsten wird.

Der Zentralhügelbereich des m^2 weicht von der entsprechenden Zahnpartie des m^1 dadurch ab, daß der Protoconushinterarm ohne Unterbrechung in den vorderen Mesostylarm und den Mesostylsporn übergeht. Die in der Zahnmitte gelegene kleine Grube wird beim m^2 deshalb allseitig von den beiden Mesostylarmen und von den V-Schenkeln des Zentralhügels begrenzt, während sie beim m^1 nach vorne offen ist.

m^3 (Taf. I Fig. 8; Abb. 5 und 15): Die Vorderhälfte des m^3 mit Proto- und Paraconus und den drei Vordercingulumgruben ist noch wohlausgebildet und ähnlich der entsprechenden Zahnpartie am m^2. Während jedoch der Paraconus beim m^2 trotz seines in Reduktion befindlichen hinteren Medialarms vierkantig ist, mangelt dem Paraconus des m^3 der hintere Medialarm völlig, so daß er ausgesprochen dreikantig gebaut ist.

Die hintere Zahnhälfte ist beim m^3 stark reduziert. Hypo- und Metaconus treten als Hügel nicht mehr in Erscheinung; der Hypoconus ist dabei ganz verschwunden und verrät seine ehemalige Anwesenheit nur noch durch seinen kurzen medialen Vorderarm. Der Metaconus ist noch leicht angedeutet und gibt sich noch in seinen drei Armen zu erkennen: Der labiale Vorderarm bildet den hinteren Außenrand des Zahnes, wo er bald auf den Paraconushinterarm und den als Verlängerung des medialen Protoconushinterarms bis zur hinteren Außenecke ziehenden, einfachen, ungeteilten Mesostylsporn trifft. Der mediale Vorderarm des Metaconus vereinigt sich in einem nahe dem diagonal verlaufenden Hinterrand des Zahnes befindlichen Kraftpunkt mit dem kurzen Rudiment des Hypoconusvorderarms sowie mit dem geraden, zentralen Längsgrat, der keine Spur einer Hügelanschwellung mehr aufweist. Der Hinterarm des Metaconus ist nicht mehr zu einem selbständigen Grat ausgebildet, sondern umsäumt, nur noch leicht erhoben, den Hinterrand des m^3 bis zum Hypoconusarm.

Durch das völlige Fehlen des Hypoconus erhält der m^3 seinen charakteristischen dreieckigen Umriß.

m_1 (Taf. I Fig. 14; Abb. 6 und 21): Der m_1 ist leicht kenntlich durch seine starke Verschmälerung am Vorderende. Trotz ausgebildeter Vorderknospe ist er nicht länger als der m_2, dagegen, besonders stark nach vorne zu, eher etwas schmäler.

Proto- und Metaconid sind durch die starke Verschmälerung des Vorderendes einander stark genähert und lassen zwischen ihren medialen Armen nur eine schmale, diagonal verlaufende Grube zu. Die vorderen Medialarme von Proto- und Metaconid werden durch einen kurzen Grat verbunden, der den eigentlichen „Vorderknospenhügel" darstellt. Von ihm gehen zwei Cingulumgrate aus: Der labile biegt zum äußeren Protoconidvorderarm um und begrenzt eine zwischen ihm und den beiden Protoconidvorderarmen gelegene tiefe Grube; der linguale ist schwächer entwickelt und wulstet sich, einen seichten Graben zwischen sich und dem Metaconid bildend, über den schräg abfallenden lingualen Vorderrand des Zahnes vor. Mit dem nur andeutungsweise ausgebildeten äußeren Metaconidvorderarm tritt er nicht in Verbindung.

Die schwache Entwicklung der lingualen vordersten Zahnpartie bedingt, daß sie in ihrer Längserstreckung hinter dem labialen Teil zurückbleibt.

Proto- und Hypoconid sind labial durch Grate verbunden, die die labial vom Zentralhügel gelegene V-förmige Grube des Zahnes nach außen abdämmt. Etwa in der Zahnmitte

werden Proto- und Hypoconid durch einen sich zwischen deren Hinterarmen erstreckenden Längsgrat verbunden, der in seiner vorderen Hälfte eine labiale, U-förmige Ausbuchtung mit einem kräftigen Zentralhügel im Grunde des U aufweist. Die hintere, gerade Hälfte des Längsgrates ist wohl als der am Hypoconidhinterarm nach innen abgewanderte mediale Hypoconidvorderarm aufzufassen. Von dem zentralen Längsgrat gehen lingual zwei Quergrate ab, die sich kurz vor Erreichen des Zahnrandes vereinigen. Der vordere, eine Verlängerung des Protoconidhinterarms, empfängt auf halbem Wege den medialen Metaconidhinterarm. Etwa in gleicher Höhe trifft eine vom Entoconid herabziehende, scharf ausgeprägte Kante (der mediale Entoconidvorderarm) auf den hinteren der beiden Mittelsporne, den eigentlichen Mesostylidsporn. Dieser beginnt an dem zentralen Längsgrat hinter dem Zentralhügel.

Das Entoconid prägt seine jeweils diagonal gegenüberstehenden Arme in gleicher Weise aus. Lingualer Vorderarm und medialer Hinterarm werden unterdrückt und haben auf die Entoconidgestalt wenig Einfluß. Stark ausgeprägt und die Form des Entoconids charakteristisch bestimmend sind dagegen der mediale Vorderarm und der in einem weiten Bogen labialwärts bis zu den medialen Hypoconidarmen ziehende, linguale Hinterarm, der die halbmondförmige, das Entoconid umgebende Grube nach hinten abschließt.

Durch die schwache Ausbildung des lingualen Entoconidvorderarms bleibt der zwischen den beiden Entoconidvorderarmen von der Entoconidspitze herabziehende, wenig tiefe Graben am Zahnrande offen. Der entsprechende Graben des Metaconids hingegen wird durch den kräftig modellierten, den vereinigten Mittelsporn noch erreichenden lingualen Metaconidhinterarm abgeschlossen.

m_2 (Taf. I Fig. 17; Abb. 7): Noch ausgeprägter als beim Entoconid des m_1 ist das Vorherrschen der lingualen Hinterarme und medialen Vorderarme bei den gleichgebauten Innenhügeln des m_2. Völlig fehlen deren mediale Hinterarme. Die lingualen Vorderarme sind kaum angedeutet durch einen etwas kantigeren Lingualabhang gegenüber dem völlig konvex gerundeten Medialabhang der Innenhügel. Die Form der pyramidalen, spitzen Innenhügel wird demnach ausschließlich bestimmt durch die in einer ausgeprägten, scharfen Kante nach vorn zum Vordercingulum ziehenden (beim Metaconid), bzw. in den Mesostylidsporn (beim Entoconid) übergehenden, medialen Vorderarme, sowie durch ihre lingualen Hinterarme, die in weitem Bogen in die bis zum Lingualrand verlängerten Außenhügelhinterarme übergehen.

Ebenso wie die Innenhügel sind auch die beiden Außenhügel völlig gleichgestaltet. Ihre gratartigen, vorderen und hinteren Innenarme bedingen eine ausgesprochene V-Form der Außenhügel, unterstützt durch die als Kante nach der Kronenbasis abfallenden Vorderarme.

Hinterer Innenarm des Protoconids und vorderer Innenarm des Hypoconids sind durch einen V-förmigen zentralen Längsgrat mit wenig deutlicher Zentralhügelanschwellung im Grundes des V miteinander verbunden. Hinter dem Zentralhügel zweigt von der Stelle des Übergangs in den Hypoconidvorderarm lingual der Mesostylidsporn ab, der nach kurzem, geschwungenem Verlauf in den Entoconidvorderarm übergeht. Die zwischen den beiden Mittelspornen befindliche zentrale Grube ist dadurch lingual offen und mündet in die vor dem Entoconid gelegene Grube. Lediglich ein kleiner, vom Mesostylidsporn bzw. Entoconidvorderarm ausgehender Sporn verengt diese Übergangszone.

Während bei den m^2 die Vorderhügel über deren mediale Vorderarme in unmittelbare Verbindung treten und damit drei Cingulumgruben am Vorderrand des Zahnes ermöglichen, fällt bei den unteren Molaren die mittlere Cingulumgrube aus, so daß zwischen den

medialen Vorderarmen des Proto- und Metaconids ein kurzes Stück Cingulumgrat zwischengeschaltet ist. Ebenso fehlen an den unteren Molaren die bei den m^{1-2} in den hinteren Zahnecken liegenden Gruben.

m_3 (Taf. I Fig. 21; Abb. 8 u. 27): Der m_3 ist im wesentlichen ein vereinfachtes Abbild des m_2. Gestalt der Haupthügel und wesentlichster Gratverlauf sind bei beiden Molaren die gleichen, doch erscheinen die Haupthügel etwas weniger voluminös und die Grate schmäler und höher, der ganze Zahn ist also etwas zarter gebaut.

Leicht kenntlich ist der m_3 jedoch an dem weit nach hinten ausbiegenden Hypoconidhinterarm. Trotz dieser weit ausschwingenden hinteren Zahnbegrenzung ist er gegenüber dem m_2 bei gleicher Breite nur geringfügig verlängert. Hypo- und Entoconidhinterarm stoßen in einem vertikalen Winkel aufeinander und die Stelle, an der sie sich begegnen, ist merklich dünner, schwächer und niedriger als der übrige Hinterrand.

Der zentrale Längsgrat verläuft beim m_3 völlig gerade und ohne jede Spur einer Zentralhügelanschwellung. Auch der Mesostylidsporn ist gerader gestreckt und läuft nicht, wie beim m_2, auf den vorderen Mittelsporn zu, sondern mit diesem etwa parallel, wodurch die zwischen vorderem Mittelsporn und Entoconid-Mesostylidsporn gelegenen Gruben kaum noch getrennt sind.

3. Variabilität

Der große Reichtum an *Melissiodon*-Molaren der Bernlocher Fauna ermöglicht ein weitgehendes Studium ihrer Variabilität, die zu kennen aus mehreren Gründen wünschenswert ist:

Ohne Kenntnis der Variationsbreite wissen wir nicht, welche morphologischen Merkmale des Molarenbaus taxionomisch wertvoll sind. Wir wissen nicht, ob zwei sehr ähnliche Einzelfunde, die jedoch in bestimmten Merkmalen, deren systematischen Wert wir nicht beurteilen können, variieren, derselben Art oder Rasse zuzuordnen oder als Vertreter zweier eigener Formenkreise aufzufassen sind. Wir wissen nichts darüber, ob Merkmale, die wir für gute Artkriterien halten und die zur Definition der betreffenden Art bei dem jeweiligen Forschungsstand vielleicht ganz gut brauchbar sind, in der stammesgeschichtlichen Entwicklung, welche einzig und allein eine sichere phylogenetisch-systematische Einordnung zu bereits bekannten Entwicklungsstadien gestattet, überhaupt eine Rolle spielen. Ja, wir wissen nicht einmal, ob ein Einzelfund die betreffenden Artmerkmale auch sicher zeigt, ob er nicht eine aberrante Form ist, die mit einem eigenen Namen zu bezeichnen sicherlich nicht in der Absicht des jeweiligen Bearbeiters liegt. Wie die betreffende Art in ihrer Gesamtheit aussieht, wie weit wir die Arten fassen müssen, lehrt uns letztlich nur das Studium ihrer Variabilität.

Schließlich vermögen wir durch das Studium aufeinanderfolgender Populationen unter Umständen auch Einblick in den tatsächlichen Ablauf des Evolutionsgeschehens zu gewinnen. Da die Faunen der Spaltenfüllungen zeitlich und räumlich wirklich eng begrenzte Augenblicksbilder der Faunenfolgen liefern (Dehm 1950, S. 324; Dehm 1950a, S. 12), sind gerade diese „blitzlichtartigen" Ausschnitte aus dem Entwicklungsgeschehen bestens geeignet, auch äußerst geringfügige Faunenveränderungen chronologisch sicher zu erfassen.

Für das Genus *Melissiodon* sind Variationsstudien bisher nur von Dehm 1950 an *M. dominans* von Wintershof-West gemacht worden und stehen damit, weil vereinsamt, notgedrungen noch zusammenhanglos da. Ich möchte die Gelegenheit nicht ungenützt

lassen, nun mit Hilfe des reichen Materials von Bernloch, Gaimersheim und Wintershof-West Zusammenhänge in das Entwicklungsgeschehen der Melissiodonten zu bringen, ihre Phylogenie vielleicht etwas zu erhellen.

Die oben beschriebenen Molaren stellen typische Beispiele vom Gebiß der Bernlocher Melissiodonten dar. Von diesen „Normalformen" gibt es nun Abweichungen, die die einzelnen Merkmale verschieden stark betreffen:

Die Größenunterschiede der einzelnen Molaren (Abb. 9) zeigen durchaus das Bild, das wir von den Größenverteilungen einer einheitlichen Population seit altersher kennen. Die Streuung ist bei allen Molaren nahezu gleichmäßig und entfernt sich selbst in ihren Extremen nicht allzuweit von den Mittelwerten.

Auch das Länge : Breite-Verhältnis der Molaren unterliegt normalen Schwankungen.

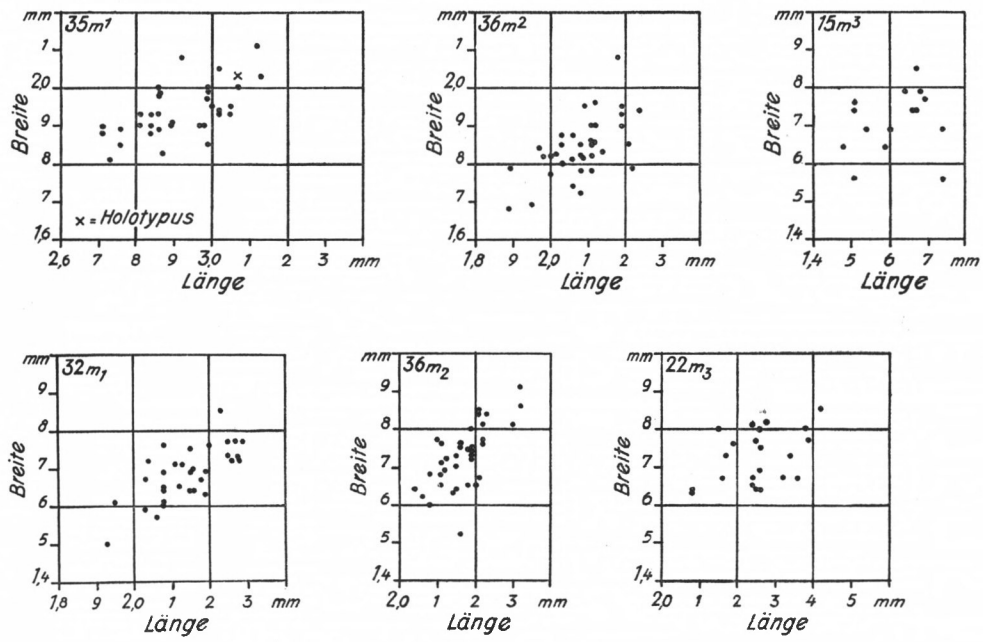


Abb. 9. Molarengrößen von *Melissiodon schaubi bernlochense* n. subsp.; Rupelium, Bernloch.

Größe und Form der Haupthügel sowie deren wesentlichste Gratverbindungen unterliegen verhältnismäßig geringfügigen und unwesentlichen Schwankungen. Näher auf sie einzugehen erübrigt sich.

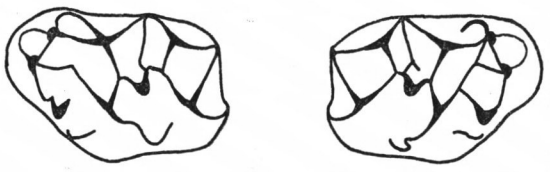
Große Mannigfaltigkeit und verhältnismäßig starkes Variieren zeigt sich dagegen im Gratverlauf des Zentralhügelbereichs sämtlicher Molaren sowie im Ausbildungsgrad der Vorderknospe bei den ersten Molaren. Näher auf sie einzugehen ist unerläßlich:

***m*¹**: Unter den *Melissiodon*-Molaren von Bernloch sind die m¹ bemerkenswert wenig variabel. Unter 48 Exemplaren sitzt der Hinterarm des Mesostylsporns 47 × am hinteren V-Schenkel des Zentralhügels an, nur ein einziges Mal beginnt er am Zentralhügel selbst. Der Vorderarm des Mesostylsporns ragt in der Regel als kurzer Sporn frei gegen den vorderen V-Schenkel des Zentralhügels. Nur in 2 Fällen reicht er bis zum Paraconushinter-

arm, hingegen ist er in mehreren Fällen mehr oder weniger in Reduktion befindlich. So ist er 6 × nur mehr angedeutet, in 4 weiteren Fällen fehlt er bereits völlig (Abb. 10; Taf. I Fig. 3).

Von dieser Normalausbildung der Bernlocher m^1 weichen nur 2 Zähne ab: der eine hat den Mesostylsporn doppelt ausgebildet, beim anderen ist der Mesostylhinterarm doppelt vorhanden, wobei der Mesostylsporn selbst fehlt.

Der Cingulumhügel zwischen lingualem Vorderknospenhügel und Protoconus stellt sich als eine schwache Ausgliederung aus dem Lingualarm des inneren Vorderknospenhügels dar. Dieser meist recht schwache und undeutliche, stiftförmige Cingulumhügel kann nun durch Ausbildung eines gegen den Protoconusvorderarm gerichteten Sporns (Abb. 10; Taf. 1 Fig. 3) eine kantige Form annehmen (7 ×), die in 6 weiteren Fällen, in denen der Sporn den Protoconusvorderarm erreicht (Abb. 11; Taf. I Fig. 4), bereits die Form eines undeutlichen V mit verstärkter Basis erhält. Das V öffnet sich etwa in Richtung auf den labialen Vorderknospenhügel.



10 11

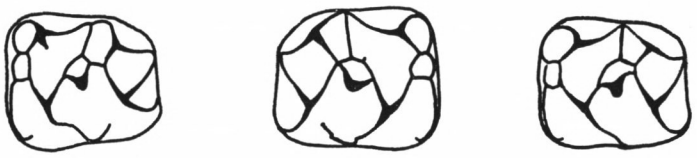
Abb. 10–11. *Melissiodon schaubi bernlochense* n. subsp.; Rupelium, Bernloch. – 10. m^1 sin. (Sa. Mü. 1955 III 90). – 11. m^1 dext. (Sa. Mü. 1955 III 117).

Der Protoconushinterarm zieht in der Regel ohne Unterbrechung bis zum Hypoconusvorderabhang und bildet stets den lingualen Rand der zwischen Proto- und Hypoconus liegenden Grube. Er besitzt jedoch bereits unverkennbar die Neigung, sich nach dem Zahninnern zu umzubiegen; es kann vorkommen, daß er sich im Bogen gegen den Zentralhügel wendet und, zwar von ihm scheinbar abgesetzt aber noch fest verbunden, die linguale Grubenbegrenzung weiterläuft (Abb. 11; Taf. I Fig. 4). Nie ist aber der Zusammenhang zwischen Protoconushinterarm und Hypoconusvorderabhang völlig verloren gegangen.

Die Tiefe der zwischen den beiden Hypoconushinterarmen befindlichen Grube wechselt von der kaum angedeuteten, seichten Rinne bis zum ansehnlichen, wohl ausgebildeten Graben.

m²: Starke Variabilität herrscht unter 39 m^2 im Bereich des Zentralhügels. Stets ausgebildet und vollständig erhalten ist der Vorderarm des Mesostylsporns als Fortsetzung des Protoconushinterarms, mit einer Ausnahme, wo er völlig fehlt. Der vermutlich sekundär hinzugekommene Hinterarm des Mesostylsporns ist in seiner Lage noch nicht festgelegt und unterliegt mancherlei Variationen: 1 × sitzt er am Zentralhügel selbst an, 16 × am Hinterarm des Zentralhügels (Abb. 12; Taf. I Fig. 5), 3 × an der Vereinigungsstelle von Zentralhügelgrat und den beiden Vorderarmen der hinteren Haupthügel (Abb. 13; Taf. I Fig. 6), 12 × am Metaconusvorderarm (Abb. 14; Taf. I Fig. 7).

In 5 Fällen ist der hintere Mesostylarm nur teilweise ausgebildet. Bei 2 Exemplaren ist die Verbindung des Zentralhügels zu den Vorderarmen der hinteren Haupthügel verlorengegangen, in 3 weiteren Fällen ist der Mesostylsporn unterbrochen.



12 13 14

Abb. 12–14. *Melissiodon schaubi bernlochense* n. subsp.; Rupelium, Bernloch. – 12. m^2. sin. (Sa. Mü. 1955 III 1516). – 13. m^2 dext. (Sa. Mü. 1955 III 138). – 14. m^2 sin. (Sa. Mü. 1955 III 102).

m^3: Die m^3 variieren vorwiegend in ihrem hinteren, starken Reduktionen und Vereinfachungen unterworfenen Zahnteil.

So ist vom Hypoconus nur mehr ein mehr oder weniger kurzer Vorderarm vorhanden (Abb. 15–18; Taf. I Fig. 8–11), der aber in einigen Fällen auch noch fehlen kann (Abb. 19;

15 16 17 18 19

Abb. 15–19. *Melissiodon schaubi bernlochense* n. subsp.; m^3 sin.; Rupelium, Bernloch. – (Sa. Mü. 1955 III 114, 108, 113, 1526, 111).

Taf. I Fig. 12). Je nach seinem Ausbildungsgrad und der mehr oder weniger kräftigen Ausbildung des Metaconushinterarms ist die lingual des medialen Metaconusvorderarms liegende Grube sehr unterschiedlich entwickelt, unter Umständen kann sie sogar völlig verschwunden sein.

Der Mesostylsporn reicht als Verlängerung des Protoconushinterarms ursprünglich bis zur äußersten hinteren Zahnecke (6 ×) (Abb. 15; Taf. I Fig. 8). In 2 Fällen ist er jedoch unterbrochen (Abb. 17; Taf. I Fig. 10) und erreicht in weiteren 8 Fällen den labialen Hinterrand des Zahnes nicht mehr (Abb. 16, 18 u. 19; Taf. I Fig. 9, 11 u. 12). Gleichzeitig kann er sich nach vorn gegen den ausgesprochen dreikantigen Paraconus wenden (Abb. 17; Taf. I Fig. 10), der nun seinerseits bereits in 2 Fällen eine vierte Kante ausbildet und mit dieser Verbindung zum Mesostylsporn zu gewinnen sucht (Abb. 18; Taf. I Fig. 11). Noch berühren sich Mesostylsporn und die „neue" Paraconuskante aber nicht.

Bei 2 Zähnen ist noch der Rest des hinteren Mesostylarmes vorhanden, der von dem Metaconusvorderarm als ein kurzer Sporn wegragt (Abb. 16; Taf. I Fig. 9), bei allen übrigen fehlt er bereits.

Bei einigen m^3 (Taf. I Fig. 8) läuft das linguale Vordercingulum weiter um den Protoconus als bei den m^{1-2}.

m_1: Noch äußerst gering entwickelt ist die Vorderknospe der m_1. So fehlt das den eigentlichen „Vorderknospenhügel" darstellende, mehr oder weniger kurze Verbindungsstück zwischen den beiden medialen Vorderarmen der Vorderhügel oft noch vollständig und laufen die beiden Vorderarme von Proto- und Metaconid noch unmittelbar zusammen.

Man gewinnt den Eindruck, der Vorderknospenhügel des m_1 sei in Bernloch erst im Entstehen begriffen, gleichsam noch konzentriert in einem Punkte (Abb. 20; Taf. I Fig. 13), der nun aber bereits in Querdehnung begriffen ist (Abb. 21; Taf. I Fig. 14).

20 21 22 23

Abb. 20–23. *Melissiodon schaubi bernlochense* n. subsp.; Rupelium, Bernloch. – 20. m_1 dext. (Sa. Mü. 1955 III 45). – 21–23. m_1 sin. (Sa. Mü. 1955 III 1, 7, 8).

Auch die Ausbildung der beiden vom „Vorderknospenhügel" ausgehenden Cingulumgrate ist bei den einzelnen Molaren noch verschieden stark, und zwar sowohl des schwachen lingualen Cingulumwulstes als auch des kräftigeren Labialcingulums, das bei 2 Molaren in der äußersten, vorderen Zahnecke bereits eine leichte Andeutung eines entstehenden Hügelchens zeigt (Abb. 20; Taf. I Fig. 13).

Im Zentralhügelbereich von 37 m_1 zeigt sich deutlich eine Tendenz, den Mesostylidsporn weiter nach vorn zu verlagern. Sein ursprünglicher Ansatzpunkt am zentralen Längsgrat liegt hinter dem Zentralhügel (16×) (Abb. 21; Taf. I Fig. 14). Er kann nun über diesen (6×) (Abb. 22; Taf. I Fig. 15) vor den Zentralhügel wandern (3×) und sogar schon am Zentralhügelvorderarm ansitzen (5×) (Abb. 23; Taf. I Fig. 16). Gelegentlich ist er nur unvollständig ausgebildet (9×) (Abb. 20; Taf. I Fig. 13).

m_2: Gegenüber den variablen Verhältnissen beim m_1 ist der Gratverlauf im Zentralhügelbereich bei den m_2 außerordentlich konstant. Er zeigt bei sämtlichen Molaren die oben beschriebene typische Bernlocher Anordnung (Abb. 7; Taf. I Fig. 17), mit 3 Ausnahmen: Abb. 24 (Taf. I Fig. 18) zeigt einen m_2, bei dem die beiden Mittelsporne am

24 25 26

Abb. 24–26. *Melissiodon schaubi bernlochense* n. subsp.; Rupelium, Bernloch. – 24. m_2 sin, (Sa. Mü. 1955 III 28) – 25–26. m_2 dext. (Sa. Mü. 1955 III 73, 74).

Lingualrand miteinander verbunden sind; in Abb. 25 (Taf. I Fig. 19) sitzt der Mesostylidsporn bereits an dem kräftig ausgebildeten Zentralhügel an; bei Abb. 26 (Taf. I Fig. 20) sendet der Mesostylidsporn vor Erreichen des Entoconidarms einen zusätzlichen Grat zum vorderen Mittelsporn aus. In diesen 3 Molaren künden sich bereits neue Entwicklungsrichtungen der m_2 an.

m_3: Variabel ist beim m_3 nur eine linguale Längsverbindung zwischen den beiden Mittelspornen, die vom Entoconidarm aus auftreten kann. In 11 Fällen erreicht dieser verlängerte

Entoconidarm den vorderen Mittelsporn (Abb. 29; Taf. I Fig. 23), 3× erreicht er ihn nicht (Abb. 28; Taf. I Fig. 22), 8× fehlt er als Primitivmerkmal noch völlig (Abb. 27; Taf. I Fig. 21).

27 28 29

Abb. 27–29. *Melissiodon schaubi bernlochense* n. subsp.; Rupelium, Bernloch. – 27. m_3 sin. (Sa. Mü. 1955 III 30). – 28. m_3 dext. (Sa. Mü. 1955 III 83). – 29. m_3 sin. (Sa. Mü. 1955 III 1541).

Außer den beschriebenen Variationen des Zentralhügelbereichs sämtlicher Molaren und der Vorderknospe der ersten Molaren, deren systematischen und phylogenetischen Wert wir noch durch die gesamte Entwicklungsgeschichte der Melissiodonten werden verfolgen können, treten an sämtlichen Molaren (mit Ausnahme des m^3) gelegentlich kurze Sporne oder Grätchen auf, die systematisch und phylogenetisch in der Regel ohne jegliche Bedeutung sind:

Am m^1 sind – im Ausnahmefalle – die von den vorderen Haupthügeln zu den beiden Vorderknospenhügeln ziehenden Grate durch ein schwaches Grätchen am Beginn der Vorderknospe verbunden.

Recht häufig setzt sich am medialen Hinterarm des Hypoconus beim m^1 und m^2 ein kurzer, frei in die Grube zwischen Hypo- und Metaconus ragender Sporn an.

Am m^2 kann der mediale Hinterarm des Paraconus gelegentlich den Protoconushinterarm erreichen.

Beim m_1 setzt sich gelegentlich am Hinterrand des Zahnes ein mehr oder minder kräftiger, scharfkantiger Wulst in der Mitte des Gratwalles, der Hypo- und Entoconid verbindet, an.

Beim m_2, häufiger noch beim m_3, kann man am medialen Protoconidvorderarm einen kurzen, frei in die Grube zwischen Proto- und Metaconid ragenden Sporn finden.

Der mediale Hinterarm des Metaconids kann beim m_2 gelegentlich ausgebildet werden und den vorderen Mittelsporn erreichen.

Diese selben, taxionomisch nichtssagenden, kurzen Sporne und Grätchen, die an den Molaren von Bernloch zu beobachten sind, treten etwa mit gleicher Häufigkeit auch an den *Melissiodon*-Molaren sämtlicher anderer Fundorte auf. Wegen ihrer gänzlichen systematischen Bedeutungslosigkeit werde ich sie bei der Besprechung dieser Formen nicht mehr eigens erwähnen.

Die Diskussion der

Beziehungen

von *M. schaubi bernlochense* n. subsp. zu der Nominatform von *M. schaubi* aus Ehingen a. D. sowie der Berechtigung ihrer Aufstellung als eigene Unterart wird bei der Beschreibung von *M. schaubi schaubi* Dehm 1935 auf Seite 53 ff. gegeben.

Diagnose

Kleines *Melissiodon* mit folgenden Besonderheiten im Molarenbau:

m^1: Vorderknospe labial nicht gegenüber dem Zahn verschoben; Vorderknospenhügel schwach markiert, nicht hügelförmig ausgebildet; Verbindungsgrat zwischen den beiden Vorderknospenhügeln gerade; Cingulumhügel schwach, meist stiftförmig; Einbuchtung des Zahnes an der Stelle des Cingulumhügels; Protoconus verbreitert den Zahn lingual stark; Mesostylsporn mit frei endendem Vorderarm und *einem* Hinterarm.

m^2: Insertionsstelle des Mesostylhinterarms sehr variabel, am Zentralhügelhinterarm oder am Mesoconusvorderarm.

m^3: Dreieckig gerundeter Umriß; Paraconus dreikantig; Protoconushinterarm in seiner Verlängerung als Mesostylsporn die äußere hintere Zahnecke erreichend oder nicht erreichend; keine Ausbildung eines Mesostylhinterarms.

Untere Molaren ohne Querdehnung der Innenhügel.

m_1: Vorderknospe den Zahn gegenüber m_2 und m_3 nicht verlängernd; Vorderknospenhügel nicht hügelförmig, Zweiteilung des Vorderknospenhügels in statu nascendi durch Querdehnung; labiales Vordercingulum nicht über den lingualen Zahnrand vorragend, ohne Hügelbildung; Insertionsstelle des Mesostylidsporns variabel, meist am Zentralhügelhinterarm.

m_2: Mesostylidsporn inseriert am Zentralhügelhinterarm; Entoconidvorderarm erreicht den vorderen Mittelsporn nicht; Mesostylidsporn mit dem Entoconidvorderarm verbunden.

m_3: Entoconidvorderarm erreicht den vorderen Mittelsporn oder erreicht ihn nicht oder fehlt; Mesostylidsporn mit dem Entoconid verbunden.

Melissiodon schaubi bernlochense n. subsp. ist das älteste, primitivste und am unkompliziertesten gebaute, bisher bekannte *Melissiodon*. Mit ihm beginnt im Rupel eine Umformung und Komplizierung einzelner Molarenteile, die sich bis zu den jüngsten bekannten Formen im Burdigal verfolgen läßt. Von seinem Bauplan ausgehend, lassen sich auch die Baupläne sämtlicher anderer Arten unschwer verstehen und ableiten.

II. DIE HAUPTTENDENZ DER MELISSIODON-ENTWICKLUNG

Das reiche Material aus den Spaltenfüllungen von Gaimersheim (Chatt) und von Wintershof-West (Burdigal) erlaubt es, durch ein weitgehendes Variabilitätsstudium die Entwicklungsrichtung der *Melissiodon*-Molaren während der gesamten Zeitdauer ihrer Verbreitung zu verfolgen, ausgehend von der ältesten Form im Rupel (Bernloch) über eine Spezies mittleren Alters (Chattium-Gaimersheim) bis zur jüngsten bekannten Art im Burdigal (Wintershof-West).

A. *Melissiodon chatticum* H. Freudenberg 1941

Tafel II Fig. 1–22; Textabb. 30–56

1941 *Melissiodon chatticum* n. sp. – Freudenberg, D. oberoligocänen Nager v. Gaimersheim, S. 107–110, Taf. XII Fig. 6–8, Abb. 6 u. 7.

Freudenberg gründete die Aufstellung dieser Art auf den Unterkiefer 1939 XI 1 aus der chattischen Spaltenfüllung von Gaimersheim.

Außer diesem und dem bei Freudenberg abgebildeten Oberkiefer 1939 XI 2, sowie dem einzelnen, ebenfalls abgebildeten m_1 1939 XI 3 besitzt die Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München nunmehr (vgl. S. 9) unter den Nummern 1952 II 65–141 neues, umfangreiches *Melissiodon*-Material aus Gaimersheim. Weiteres Material aus dieser Spaltenfüllung ist zu erwarten. Das gesamte vorhandene Material von *M. chatticum* aus Gaimersheim umfaßt demnach:

Oberkiefer und Oberkiefer-Fragmente:

2 li. und 3 re. mit m^{1-3}
1 li. und 2 re. mit m^{1-2}
2 li. mit m^{2-3}
5 li. und 4 re. mit m^1

Unterkiefer und Unterkiefer-Fragmente:

1 li. und re. eines Tieres mit je m_{1-3}
6 li. und 3 re. mit m_{1-3}
2 li. und 2 re. mit m_{1-2}
6 li. und 4 re. mit m_{2-3}
1 li. und 2 re. mit m_1
3 li. und 1 re. mit m_2
3 li. und 1 re. mit m_3

Einzelmolaren:

1 li. und 1 re. m^1
1 li. m^2
1 li. und 1 re. m^3
7 li. und 3 re. m_1
2 li. und 5 re. m_2
1 li. und 1 re. m_3,

außerdem die Fragmente je eines re. und li. m^1 und eines re. m_2.

Auf Grund dieses für *Melissiodon* ungewöhnlich reichen Materials ist es nunmehr möglich, auch die Variabilität dieser Art zu erfassen, auf deren Untersuchung FREUDENBERG trotz seiner „zahlreichen Einzelzähne" nicht einging. Die einzige diesbezügliche Feststellung FREUDENBERGs beschränkt sich auf die Bemerkung, daß „einige Grätchen nicht konstant zu sein scheinen". Da man sich nach FREUDENBERGs Beschreibung und Abbildung kaum ein Bild vom genauen Aussehen dieser Art machen kann, die Beschreibung auch höchst ungenau, zum Teil sogar unrichtig ist und im wesentlichen ausschließlich Gattungsmerkmale erfaßt, FREUDENBERGs Terminologie auch nicht in jedem Falle mit der von SCHAUB verwendeten sowie der am Bernlocher *Melissiodon* abgeleiteten übereinstimmt, halte ich neben der Beschreibung ihrer Variabilität auch eine Erweiterung der Artbeschreibung für angebracht. Beides soll miteinander verknüpft werden, zumal sich auf diese Weise auch eine bessere Darstellung des Evolutionsweges erreichen läßt.

***m*¹**: Der bei *M. schaubi* stets gerade Verbindungsgrat zwischen den beiden Vorderknospenhügeln befindet sich bei den Gaimersheimer m^1 in einer Phase der Abknickung, indem er sich vom labialen Vorderknospenhügel loslöst und an dem Verbindungsarm zum Paraconus caudalwärts wandert. Von einem noch recht primitiven Stadium mit kaum begonnener Abwanderung vom labialen Vorderknospenhügel (Abb. 33; Taf. II Fig. 4), eine Eigenschaft, die noch starke Anklänge an die entsprechende Ausbildungsweise von *M. schaubi* zeigt, bis zu tiefer Abknickung des Verbindungsgrates mit scharfer Trennung der beiden Vorderknospenhügel (Abb. 34; Taf. II Fig. 5), durch welche bereits die „neue", von den phylogenetisch jüngeren Melissiodonten verwirklichte Ausbildungsform der Vorderknospe erreicht wird, sind sämtliche Übergänge vorhanden. Zwischen den beiden Vorderknospenhügeln wird eine je nach dem Grade der Abknickung mehr oder weniger wohl ausgebildete, tiefe, trichterförmige Grube geschaffen, die die beiden Vorderknospenhügel kräftig modelliert und scharf voneinander trennt. Der linguale Vorderknospenhügel hat dabei die Gestalt des Protoconus angenommen, der nunmehr kräftig entwickelte labiale Vorderknospenhügel verbreitert mit seinem Außenabhang die Vorderknospe mehr oder weniger stark über den labialen Zahnrand hinaus, eine Eigenschaft, die gegenüber *M. schaubi* einen deutlichen Fortschritt zeigt.

Der bei den Bernlocher m^1 noch außerordentlich schwache und nur im extremen, fortschrittlichsten Ausbildungsgrad eine undeutliche V-Form erreichende Cingulumhügel zwischen Protoconus und lingualem Vorderknospenhügel ist bei den Gaimersheimer m^1 sehr gekräftigt und bereits zu einem stattlichen Hügelchen entwickelt. Dieses weist nun zumindest die Form eines undeutlichen V mit verstärkter Basis auf, oft ist die V-Form auch schon ausgeprägter und nicht selten bereits ausgesprochen deutlich und gut modelliert (Abb. 30; Taf. II Fig. 1). Besonders bei den primitiveren Ausbildungsmoden öffnet sich das V noch zuweilen in Richtung zum Paraconus. Meist jedoch ist es mehr oder weniger weit nach vorne gedreht und kann im fortschrittlichsten Falle bereits zwischen die beiden

Vorderknospenhügel zeigen. Am häufigsten richtet es sich bei *M. chatticum* gegen den labialen Vorderknospenhügel (Abb. 30–34; Taf. II Fig. 1–5).

Der Cingulumhügel ist bei *M. schaubi* als eine Ausgliederung aus dem lingualen Vordercingulum entstanden. Dieses geht bei *M. chatticum* in vielen Fällen noch unmittelbar in den vorderen V-Schenkel des Cingulumhügels über. Durch dessen Drehung gerät der vordere V-Schenkel aber mehr und mehr in eine linguale Lage, wobei er ein Stück des Cingulumgrates mit sich schleppt. Wo dieser sich abbiegt, zweigt häufig ein mehr oder weniger vollständig ausgebildetes Quergrätchen zu dem den lingualen Vorderknospenhügel mit dem Protoconus verbindenden Grat ab. In evolutiv bereits gut durchgebildeten Fällen kann sich so dem V des Cingulumhügels ein zweites, noch undeutliches V gegenüberstellen (Abb. 30; Taf. II Fig. 1). Eine Berührung und Verschmelzung der beiden labialen V-Schenkel erfolgt in der Regel aber noch nicht (Ausnahme: Abb. 31; Taf. II Fig. 2).

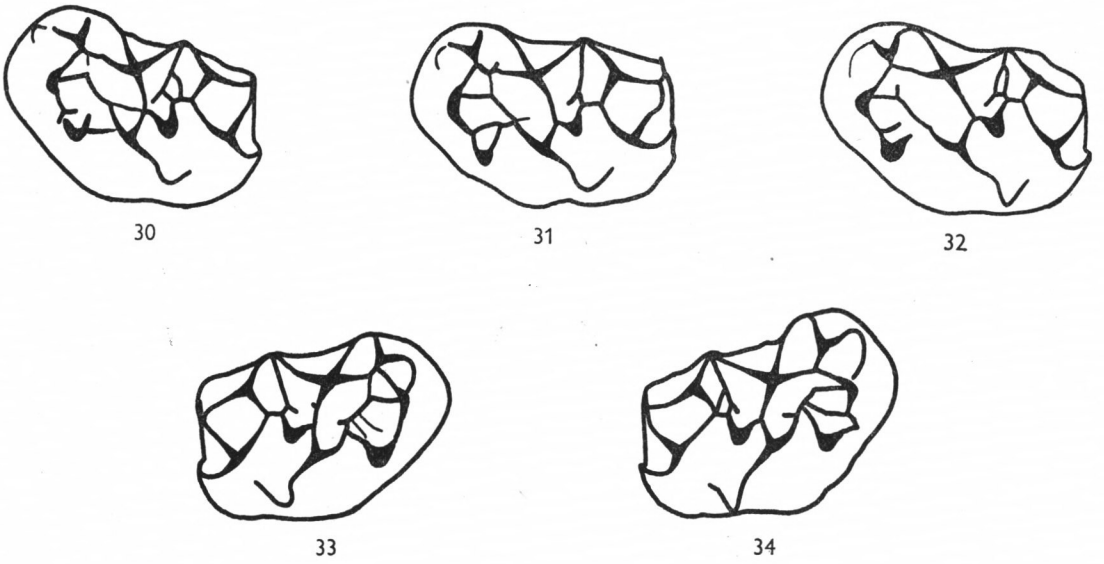


Abb. 30–34. *Melissiodon chatticum* Freudenberg; Chattium, Gaimersheim. – 30–32. m^1 sin. (Sa. Mü. 1952 II 74, 78, 135). – 33–34. m^1 dext. (Sa. Mü. 1952 II 80, 83).

Der Protoconus greift nur mehr mäßig über den lingualen Zahnrand vor und verbreitert den Zahn an dieser Stelle nur geringfügig. Die bei den Bernlocher m^1 wohlentwickelte Bucht zwischen Protoconus und lingualer Vorderknospe ist ihrerseits durch die kräftige Ausbildung des Cingulumhügels verdrängt worden. Der charakteristische Umriß des m^1 hat sich somit von der primitiven Bernlocher Ausbildung mit der den Zahn nur nach vorne verlängernden Vorderknospe, einer Bucht zwischen lingualem Vorderknospenhügel und Protoconus, und der starken Verbreiterung des Zahnes am lingualen Protoconusabhang, umgeformt in einen neuen Typus mit einer scheinbar labial verschobenen Vorderknospe, einer fehlenden Verbreiterung am Protoconus, wodurch der Zahn ein schlankeres Aussehen erhält, und einer geraden Zahnbegrenzung zwischen Protoconus und lingualer Vorderknospe.

Im Zentralhügelbereich zeigt sich gegenüber den Bernlocher Molaren insofern eine Komplizierung, als in Gaimersheim in der Regel bereits zwei hintere Mesostylarme ausgebildet werden. Deren innerer endet stets am Mesoconushinterarm, der äußere ist in

seiner Lage hingegen noch nicht festgelegt und kann sowohl am Mesoconushinterarm (Abb. 30; Taf. II Fig. 1) als am Metaconusvorderarm oder an deren Vereinigungsstelle (Abb. 34; Taf. II Fig. 5) enden. In einem Falle endet er sogar an dem labialen Vorderarm des Metaconus. Lediglich *ein* hinterer Mesostylarm ist, wie stets in Bernloch, in Gaimersheim nur noch selten vorhanden (Abb. 31 u. 33; Taf. II Fig. 2 u. 4). Der Vorderarm des Mesostylsporns ist bei *M. chatticum* immer ausgebildet. Mit einer Ausnahme, in der er den Mesoconusvorderarm erreicht, endet er immer frei.

Einige kleinere Unregelmäßigkeiten im Gratverlauf des Zentralhügelbereichs (wie z. B.: Abb. 32; Taf. II Fig. 3) und im Bereich der Verbindungsgrate zwischen Vorderknospe und den vorderen Haupthügeln (Abb. 30, 31 u. 33; Taf. II Fif. 1, 2 u. 4) sind für den Evolutionsfortschritt belanglos. Die sogar von der Norm abweichende, besonders starke Variabilität in diesen Bereichen zeigt dagegen an, daß die Umbildung gerade im Flusse befindlich ist.

*m*²: Der Hinterarm des Mesostylsporns endet bei den Gaimersheimer m² nun bereits am häufigsten am Metaconusvorderarm (Abb. 35; Taf. II Fig. 8) und nur noch ausnahmsweise am Mesoconushinterarm (Abb. 36; Taf. II Fig. 12) oder der Übergangsstelle von diesem zum Metaconusvorderarm. Neben diesen noch aus dem Erbe der Bernlocher Population überkommenen Variationsmöglichkeiten besitzt bei den Gaimersheimer m² auch der Mesostylsporn die Fähigkeit zu variieren. Er kann, wie in Abb. 37 (Taf. II Fig. 9), direkt und ohne Vermittlung des Mesostylhinterarms am Metaconusvorderarm enden, ja, er kann die Verbindung mit seinen Armen sogar völlig aufgeben, sich von ihnen lösen und weiter labialwärts selbständig am Metaconusvorderarm inserieren (Abb. 38; Taf. II Fig. 10).

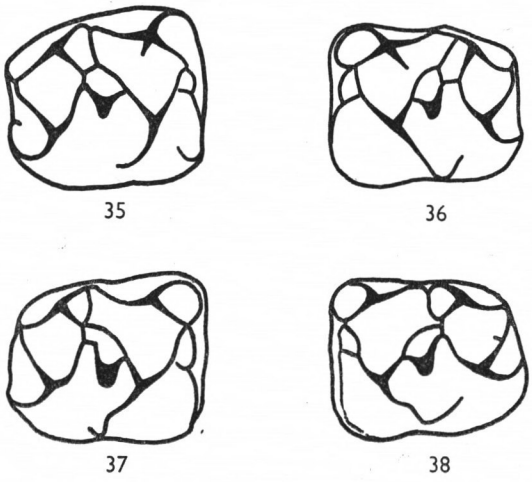


Abb. 35–38. *Melissiodon chatticum* FREUDENBERG; Chattium, Gaimersheim. – 35. ²m dext. (Sa. Mü. 1952 II 73). – 36. m² sin. (Sa. Mü. 1952 II 75). – 37. m² dext. (Sa. Mü. 1939 XI 2). – 38. m² sin. (Sa. Mü.1952 II 68).

Abnormes Verhalten des Mesostylsporns zeigt sich bei dem m² von Abb. 36 (Taf. II Fig. 12), bei dem am labialen Zahnrand die Ansatzstelle des Mesostylsporns an dem äußeren Metaconusvorderarm nach rückwärts verlagert ist.

Der Hinterarm des Zentralhügels, in Bernloch etwa von gleicher Länge wie der Mesoconusvorderarm, hat bei den Gaimersheimer m² gegenüber dem Mesoconusvorderarm eine bedeutende Verlängerung erfahren.

*m*³: Im Umriß und allgemeinen Bauplan entsprechen die Gaimersheimer m³ noch ganz denjenigen von Bernloch. In der speziellen Ausführung und der Variabilität der Grätchen im hinteren Zahnteil zeigen sich dagegen einige Unterschiede. Während in Bernloch der Mesostylsporn starken Reduktionserscheinungen unterliegt und nur in etwa einem Drittel aller Fälle bis zur hinteren, äußeren Zahnecke reicht, und der hintere Mesostylarm nur ausnahmsweise noch als kurzer Sporn angelegt ist, sind diese in Gaimersheim in der Regel gut entwickelt. Der Mesostylsporn erreicht die hintere äußere Zahnecke dabei stets, der

Abb. 39–41. *Melissiodon chatticum* Freudenberg; Chattium, Gaimersheim. – 39. m³ sin. (Sa. Mü. 1952 II 76). – 40. m³ dext. (Sa. Mü. 1952 II 71). – 41. m³ sin. (Sa. Mü. 1952 II 134).

Hinterarm des Mesostylsporns ist meist (4×) vollständig ausgebildet (Abb. 39; Taf. II Fig. 6) oder doch wenigstens (3×) als Sporn erhalten (Abb. 40; Taf. II Fig. 11). Selten (2×) fehlt er, wie es in Bernloch die Regel ist, völlig (Abb. 41; Taf. II Fig. 7).

Immer vorhanden ist in Gaimersheim, wenigstens in Andeutung, auch noch das Rudiment des Hypoconusvorderarms sowie die Grube, die sich zwischen dem Hypoconusvorderarm und dem wie in Bernloch stark vereinfachten Metaconus erstreckt.

In der Verbindung des zentralen Längsgrates mit dem Protoconushinterarm zeigt sich dagegen in Gaimersheim – wiederum zum Unterschied von Bernloch – eine Lockerung und Tendenz zur Auflösung. Oft ist diese Verbindungsstelle stark ausgedünnt, häufig auch bereits erniedrigt, und es kann, wie in Abb. 41 (Taf. II Fig. 7), der zentrale Längsgrat auch nur noch mit seiner Basis mit dem Protoconushinterarm verbunden sein. Eine vollständige Loslösung ist ihm aber in Gaimersheim noch nicht gelungen.

Der Paraconus ist, wie in Bernloch, auch in Gaimersheim ausgesprochen dreikantig.

*m*₁: Erstaunlich gering ist die Variabilität der Gaimersheimer m_1 im Vergleich zu Bernloch. So ist von der ganzen Mannigfaltigkeit im Ansatzpunkt des Mesostylidsporns bei den Bernlocher m_1 in Gaimersheim nur noch das Extrem der Bernlocher Variabilität (Abb. 23; Taf. I Fig. 16), deren höchst entwickelter Ausbildungstypus, erhalten geblieben: Immer inseriert der Mesostylidsporn nun mehr oder weniger weit vor dem Zentralhügel an dessen Vorderarm (Abb. 42–44; Taf. II Fig. 13–15). Einzige Reminiszenz an die Phase der Verlagerung des Mesostylidansatzpunktes vom Zentralhügelhinterarm nach vorn auf dessen Vorderarm – in Bernloch bereits im Gange, in Gaimersheim nun nahezu vollständig durchgeführt – sind zwei Exemplare, bei denen der Mesostylidsporn noch am Zentralhügel selbst, und eines, bei dem er noch unmittelbar vor dem Zentralhügel inseriert (Abb. 45; Taf. II Fig. 16).

Auch die Vorderknospe zeigt gegenüber den Bernlocher m_1 fortgeschrittene Entwicklungszüge. Der in Bernloch in Querdehnung begriffene Vorderknospenhügel mit dem Ziele einer Verdoppelung desselben hat diese in Gaimersheim erreicht, der kurze Verbindungsgrat zwischen beiden Vorderknospenhügeln ist nunmehr stets vorhanden. Gleich-

zeitig hat sich auch der linguale Vorderknospenhügel gegenüber dem labialen gekräftigt und erreicht mehr und mehr die Anfänge einer selbständigen Hügelform. Vor den beiden Vorderknospenhügeln hat sich bei den Gaimersheimer m_1 die Vorderknospe stark nach vorne zu ausgedehnt, wodurch die m_1 an Länge die m_2 wesentlich übertreffen (Abb. 57) (eine Verbreiterung des m_1 gegenüber dem m_2 ist zwar ebenfalls vorhanden, aber nicht so stark ausgeprägt). Während der bei den Bernlocher m_1 schwache, vom lingualen Vorderknospenhügel ausgehende Cingulumwulst bei den Gaimersheimer m_1 ganz in der Kräfti-

42 43 44 45

Abb. 42–45. *Melissiodon chatticum* Freudenberg; m_1 sin.; Chattium, Gaimersheim. – (Sa. Mü. 1952 II 125, 126, 136, 111).

gung dieses Hügels aufgegangen ist, hat sich das labiale Vordercingulum stark vergrößert und nach vorne ausgebaucht. Insbesondere auf diese seine enorm starke Entwicklung sind die bedeutende Verlängerung des m_1 sowie das bei *M. chatticum* besonders starke Mißverhältnis in der Längserstreckung der labialen und der lingualen Zahnpartie zurückzuführen.

In Gaimersheim geht dieses labiale Vordercingulum meist vom lingualen Vorderknospenhügel aus (Abb. 44; Taf. II Fig. 15), seltener vom labialen (Abb. 42 u. 45; Taf. II Fig. 14 u. 16) oder von beiden (Abb. 43; Taf. II Fig. 13).

In Bernloch ist nur ganz ausnahmsweise schon eine leichte Andeutung eines Hügelchens auf dem labialen Vordercingulum entwickelt. Bei den Gaimersheimer m_1 ist dieser Cingulumhügel nun bereits immer vorhanden und als deutliches Hügelchen markiert.

Der Protoconidhinterarm erreicht in 3 Fällen den Mesoconidvorderarm nicht und endet frei (Abb. 44; Taf. II Fig. 15).

m_2: Die m_2 von Gaimersheim variieren dagegen, – und wiederum im Gegensatz zu Bernloch – im Zentralhügelbereich sehr stark. Während bei den Bernlocher m_2 der Mesostylidsporn immer am hinteren V-Schenkel des Zentralhügels inseriert und erst in einem einzigen Ausnahmefall am Zentralhügel selbst beginnt (Abb. 25; Taf. I Fig. 19), ist dieses fortgeschrittenere Entwicklungsstadium in Gaimersheim zur Regel geworden (Abb.46–48; Taf. II Fig. 13–15). Nur ganz selten sitzt der Mesostylidsporn (2 × unter 33 Exemplaren) noch unmittelbar hinter dem Zentralhügel an (Abb. 49; Taf. II Fig. 17), gleichsam eine Erinnerung an die nunmehr völlig überwundene alte und primitivere Struktur seiner Vorfahren. Die Entwicklungstendenz der Vorverlegung des Mesostylidsporns kann nun bereits in Gaimersheim dazu führen, daß der Mesostylidsporn in einigen wenigen Fällen unmittelbar vor dem Zentralhügel oder sogar schon am Mesoconidvorderarm beginnt (Abb. 50; Taf. II Fig. 18). Der weitere Evolutionsweg wird damit angezeigt.

An dem durch das Vorrücken des Mesostylidsporns frei gewordenen Mesoconidhinterarm kann nun in Form eines kurzen und oft noch undeutlichen, mitunter aber auch schon recht ansehnlichen Sporns ein accessorischer, zweiter, hinterer Mesostylidsporn entwickelt

werden (Abb. 47; Taf. II Fig. 14). Wenn dieser auch erst in etwa einem Viertel aller Fälle auftritt, so erscheint doch mit ihm bereits im älteren Chattium ein völlig neues Element des Zahnbaues.

Die zwischen den beiden Mittelspornen befindliche, zentrale Grube des Zahnes ist in Gaimersheim lingual nur mehr ausnahmsweise geöffnet (Abb. 49; Taf. II Fig. 17). Der

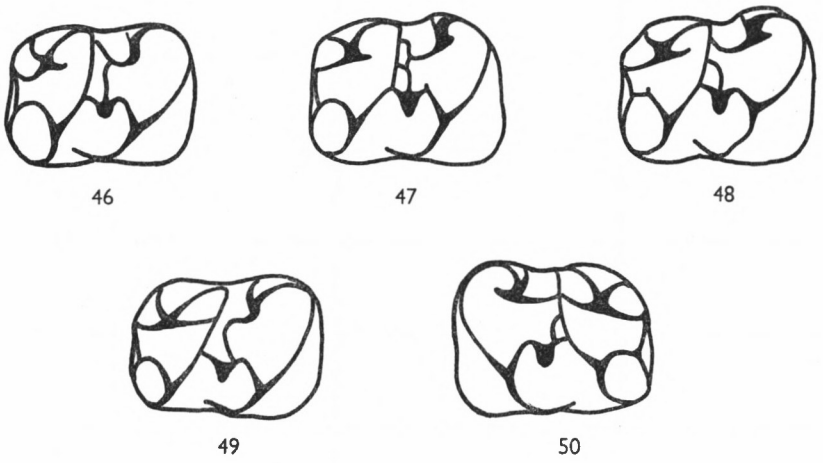


Abb. 46–50. *Melissiodon chatticum* FREUDENBERG; Chattium, Gaimersheim. – 46–49. m_2 sin. (Sa Mü. 1952 II 126, 125, 136, 115). – 50. m_2 dext. (Sa. Mü. 1952 II 128).

Sonderfall von Bernloch (Abb. 24; Taf. I Fig. 18), bei dem die beiden Mittelsporne am lingualen Zahnrand miteinander verbunden sind, ist in Gaimersheim somit zur Regel geworden: nahezu immer erreicht hier der Entoconidvorderarm den vorderen Mittelsporn (Abb. 47 u. 48; Taf. II Fig. 14 u. 15).

Bei *M. chatticum* entsendet der Mesostylidsporn nun schon oft vor Erreichen des Entoconidvorderarms ein accessorisches Verbindungsgrätchen zum vorderen Mittelsporn (Abb. 47; Taf. II Fig. 14), ein Strukturelement, das sich ebenfalls erstmals als Ausnahme in Bernloch findet (Abb. 26; Taf. I Fig. 20). In mehr als 50% aller Fälle ist diese neue Erfindung einer direkten Verbindung der beiden Mittelsporne ohne Vermittlung des Entoconidvorderarms in Gaimersheim bereits durchgeführt. Gleichzeitig kann nun nicht selten auch noch das zwischen diesem accessorischen Grätchen und dem Entoconidvorderarm befindliche Stück des Mesostylidsporns reduziert werden und ausfallen, so daß der Mesostylidsporn keinerlei Verbindung mehr zum Entoconidvorderarm besitzt (Abb. 48 u. 50; Taf. II Fig. 15 u. 18).

Alle diese, die Gaimersheimer m_2 gegenüber Bernloch progressiver gestaltenden Neuerungen im Zentralhügelbereich (also: die Verlagerung des Mesostylidsporns nach vorne; der kurze, accessorische, zweite Mesostylidsporn; die Verbindung des Entoconidvorderarms mit dem vorderen Mittelsporn; das accessorische Verbindungsgrätchen zwischen beiden Mittelspornen; der Verlust des zwischen accessorischem Grätchen und Entoconidvorderarm gelegenen Teils des Mesostylidsporns) sind voneinander unabhängig und frei kombinierbar. Die einzelnen Merkmale sind in den verschiedenen Entwicklungsstufen nicht miteinander gekoppelt, sondern es kann ein hoher Entwicklungsgrad des einen Merkmals mit einem niederen Entwicklungsgrad des anderen Merkmals verbunden sein. Wegen der ungleichen Häufigkeit der einzelnen Entwicklungsstufen bei den verschiedenen Merkmalen

ist auch die Häufigkeit der einzelnen Kombinationen eine verschiedene. Aber nur anhand eines sehr umfangreichen Materials ließe sich ein exakter mathematisch-statistischer Nachweis führen, inwieweit sich die modernen Vorstellungen der Genetik, insbesondere die 3. Mendelsche Regel über die freie Kombination der Gene, auch auf fossiles Material anwenden lassen.

Gegenüber der großen Konstanz der m_1 mit ihrem gewissermaßen in einem Ruhezustand befindlichen Evolutionsstadium ist die besonders große Variabilität der Gaimersheimer m_2 Ausdruck für eine starke Labilität ihres Zentralhügelbereichs und kündet damit von einer Phase der Strukturumwandlung, die zwischen dem primitiven, ursprünglichen Bauplan der älteren Melissiodonten und der neuen, abgeleiteten Struktur moderner, junger Arten vermittelt.

m_3: Die Gaimersheimer m_3 sind wie in Bernloch recht gleichförmig gebaut.

Der Entoconidvorderarm ist nun mit dem vorderen Mittelsporn in der Regel bereits fest verbunden (Abb. 51 u. 54; Taf. II Fig. 13 u. 20) oder lehnt sich wenigstens an ihn an (Abb. 52 u. 55; Taf. II Fig. 17 u. 22). Nur ausnahmsweise erreicht er ihn noch nicht ganz (Abb. 53; Taf. II Fig. 19).

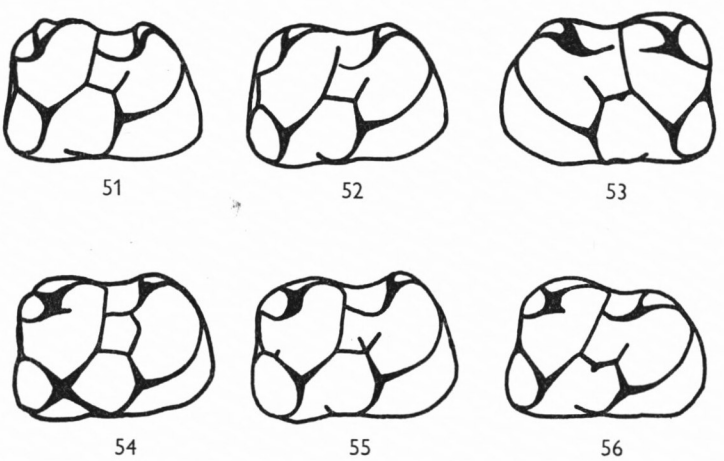


Abb. 51–56. *Melissiodon chatticum* Freudenberg; Chattium, Gaimersheim. – 51–52. m_3 sin. (Sa. Mü. 1952 II 126, 115). – 53. m_3 dext. (Sa. Mü. 1952 II 103). – 54–56. m_3 sin. (Sa. Mü. 1952 II 124, 133, 117).

Ein wesentlicher Fortschritt gegenüber Bernloch zeigt sich in der Anlage des Mesostylidsporns. Dieser erreicht mit 1 Ausnahme (Abb. 54; Taf. II Fig. 20) den Entoconidvorderarm nicht mehr und ragt frei in die Zahnmitte (Abb. 51–53 u. 55–56; Taf. II Fig. 13, 17, 19, 21–22). Bei einem einzelnen, aberranten Exemplar ist er verdoppelt (Abb. 55; Taf. II Fig. 22).

Der bei den Bernlocher m_3 stets gerade zentrale Längsgrat weist bei den Gaimersheimer m_3 in seltenen Fällen eine schwache, undeutlich V-förmige Knickung auf (Abb. 56; Taf. II Fig. 21).

Neben diesen oben beschriebenen, für die einzelnen Molarenkategorien spezifischen Verhältnissen im Zentralhügelbereich sämtlicher Molaren sowie der Vorderknospe bei den ersten Molaren betreffen einige weitere für *M. chatticum* spezifische Entwicklungserscheinungen das ganze Gebiß gemeinsam:

M. chatticum hat gegenüber Bernloch eine gewaltige Größenzunahme erfahren (vgl. Abb. 86) und übertrifft diesbezüglich sogar die jüngeren Arten. Mit dieser Spezies bildet des Genus also schon frühzeitig – FREUDENBERG stellt die Gaimersheimer Spaltenfüllung in das ältere Chattium – eine Riesenform aus. In ihrer Größe werden die Gaimersheimer Molaren lediglich von einigen wenigen Molaren aus Schnaitheim übertroffen (vgl. S. 49), die mit ihrem burdigalen Alter am Ende der *Melissiodon*-Entwicklung stehen.

In der Größenvariabilität streuen die Gaimersheimer Molaren recht gleichmäßig (Abb. 57) und erweisen damit ebenfalls die Einheitlichkeit der Population. In der oberen Zahn-

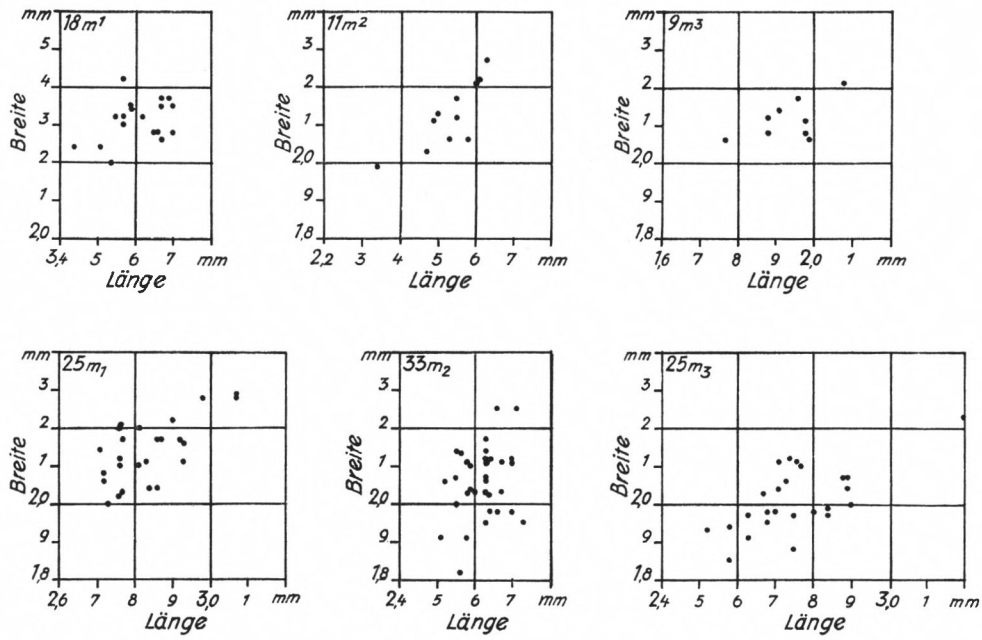


Abb. 57. Molarengrößen von *Melissiodon chatticum* FREUDENBERG; Chattium, Gaimersheim

reihe sind die extremsten Größendifferenzen in den einzelnen Zahngruppen dabei geringer als in Bernloch, in der unteren Zahnreihe vergrößert sich hingegen das Variationsareal der einzelnen Molarenkategorien successive von m_1 nach m_3. Die Streuung der m_3 ist dabei schon wesentlich größer als in Bernloch, ein einzelner m_3 fällt sogar weit außerhalb des normalen Gaimersheimer Größenbereichs.

Der Zentralhügel erfährt bei den ersten und zweiten Molaren gegenüber Bernloch eine erhebliche Kräftigung. Bei den m_2 ist diese durch die verstärkende Wirkung als Ansatzpunkt des Mesostylidsporns besonders intensiv.

Die Innenhügel der unteren Molaren weisen gegenüber Bernloch eine Querdehnung der Hügelspitzen auf. Das Metaconid des m_1 und insbesondere das Entoconid des m_3 besitzen diese Querdehnung nur in geringem Maße.

Da FREUDENBERG's Beschreibung von *M. chatticum* teils nur auf Gattungsmerkmale und auf Merkmale, die mehreren Arten zukommen, Bezug nimmt, zum Teil seine Beobachtungen einen ausgesprochen aberranten Sonderfall betreffen oder auch unrichtig sind, ergänze ich, auf obiger Beschreibung des gesamten Gaimersheimer *Melissiodon*-Materials basierend, die Legitimierung von *Melissiodon chatticum* HR. FREUDENBERG 1941 noch durch folgende

Diagnose

Große Spezies von *Melissiodon* SCHAUB 1920 mit folgenden Besonderheiten im Molarenbau:

Obere Molaren mit geringer Größenvariabilität.

m^1: Vorderknospe labial mäßig gegenüber dem Zahn verschoben; Verbindungsgrat zwischen den beiden Vorderknospenhügeln mehr oder weniger tief abgeknickt; Cingulumhügel kräftig, V-förmig, Öffnung des V variabel gegen den Labialrand der Vorderknospe, meist gegen den labialen Vorderknospenhügel gerichtet; schwache, undeutliche Ausbildung eines dem V des Cingulumhügels entgegengerichteten Cingulum-V, Labialschenkel beider V's berühren sich nicht; Mesostylsporn mit frei endendem Vorderarm und zwei Hinterarmen, äußerer Mesostylhinterarm hinsichtlich seiner Lage variabel.

m^2: Insertionsstelle des Mesostylhinterarms auf den Metaconusvorderarm festgelegt; Mesostylsporn gegen den Metaconusvorderarm hin variabel.

m^3: Dreieckig gerundeter Umriß; Paraconus dreikantig; Protoconushinterarm in seiner Verlängerung als Mesostylsporn bis zur äußeren hinteren Zahnecke reichend; meist Ausbildung eines Mesostylhinterarms.

Untere Molaren mit quergedehnten Innenhügeln.

m_1: Vorderknospe den Zahn gegenüber m_2 und m_3 verlängernd; Vorderknospenhügel bereits verdoppelt, aber noch gering entwickelt und nicht als selbständige Hügel ausgebildet; labiales Vordercingulum weit über den lingualen Zahnteil vorragend, mit deutlicher, aber noch gering entwickelter Hügelbildung; Insertion des Mesostylidsporns am Zentralhügelvorderarm.

m_2: Große Variabilität im Zentralhügelbereich; Mesostylidsporn am Zentralhügel ansitzend; Entoconidvorderarm den vorderen Mittelsporn erreichend; mögliche Ausbildung eines accessorischen Verbindungsgrätchens zwischen den beiden Mittelspornen sowie Möglichkeit der Reduktion des zwischen diesem accessorischen Grätchen und dem Entoconidvorderarm befindlichen Teile des Mesostylidsporns.

m_3: Entoconidvorderarm den vorderen Mittelsporn erreichend; Mesostylidsporn erreicht den Entoconidvorderarm nicht und endet frei in der Zahnmitte.

B. *Melissiodon dominans* DEHM 1950

Tafel III Fig. 1–23; Textabb. 59–82

1937 *Melissiodon* n. sp. – DEHM, Neue tert. Spaltenfüllungen, S. 363.
1950 *Melissiodon dominans* n. sp. – DEHM, D. Naget. a. d. Mittelmiocän von Wintershof-West, S. 366–373, Abb. 43–58.

Im Interesse eines umfassenden, allgemeinen Gesamtbildes vom Entwicklungsgeschehen der Melissiodontiden ist es nötig, die *M. dominans* eigenen Charaktere in ihrer Variabilität nochmals darzustellen. DEHM hat diese zwar bereits in einem ausführlichen Kapitel beschrieben, doch war es infolge der Erstmaligkeit solcher Untersuchungen an *Melissiodon* nicht möglich, eine die Phylogenese betreffende Interpretation des Molarenbaues von *M. dominans* zu geben. Diese Beziehungen zum Evolutionsgeschehen zu schaffen, soll der Zweck meiner revidierenden Studien sein.

Ich beziehe mich dabei in diesem Abschnitt ebenfalls ausschließlich auf das von DEHM 1950 untersuchte Material aus der Typuslokalität von *M. dominans*, der altburdigalen Spaltenfüllung von Wintershof-West, das an Reichhaltigkeit dasjenige von Gaimersheim noch weit übertrifft, und zwar:

1 Gaumen mit li. und re. m^{1-2}
1 Gaumen mit li. m^2 und re. m^{1-2}

Oberkiefer und Oberkiefer-Fragmente:

1 li. und 4 re. mit m^{1-3}
6 li. und 3 re. mit m^{1-2}
1 li. und 3 re. mit m^1
3 li. mit m^2
1 re. mit m^3

Unterkiefer und Unterkiefer-Fragmente:

2 li. und 2 re. mit m_{1-3}
1 re. mit m_{1-2}
3 li. und 3 re. mit m_{2-3}
2 li. und 1 re. mit m_1
3 li. mit m_2
1 li. mit m_3

Einzelmolaren:

12 li. und 9 re. m^1
5 li. und 10 re. m^2
1 li. und 1 re. m^3
15 li. und 19 re. m_1
15 li. und 15 re. m_2
12 li. und 9 re. m_3,

außerdem Ober- und Unterkiefer ohne Zähne.

Sämtliches Material befindet sich in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München unter den Inventarnummern: 1937 II 10058–10096, 11221–11239, 11241, 11266 bis 11267, 11431, 11438–11546, 11549–11551. Außerdem besitzt die Paläontologische Sammlung der Bischöflichen philosophisch-theologischen Hochschule in Eichstätt aus Wintershof-West:

1 li. Oberkiefer-Fragment mit m^{1-2}
1 re. Unterkiefer-Fragment mit m_{2-3}.

In ihrer Größe halten sich die Molaren aus Wintershof-West zwischen Bernloch und Gaimersheim (vgl. Abb. 86). Wie bei diesen, so zeigt auch die Größenverteilung (Abb. 58) der Molaren von Wintershof-West das Bild einer durchaus einheitlichen Population. Die extremen Größenschwankungen der Molaren sind jedoch beträchtlicher als in Bernloch und Gaimersheim. Die kleinsten Molaren aus Wintershof-West entsprechen dabei in ihrer

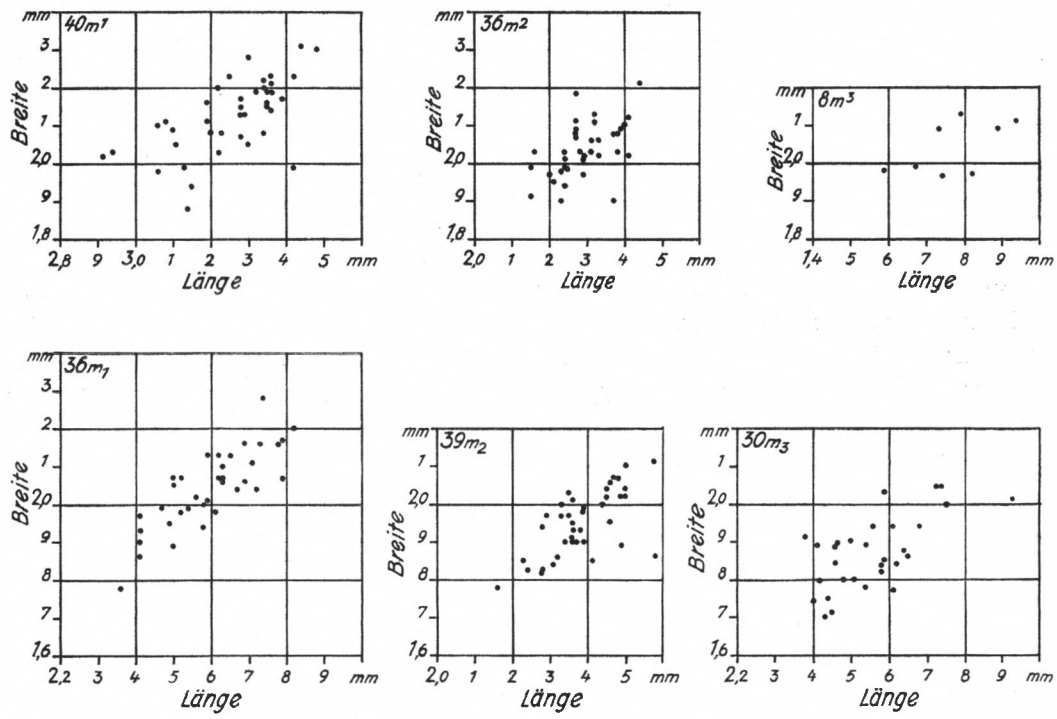


Abb. 58. Molarengrößen von *Melissiodon dominans* DEHM; Burdigalium, Wintershof-West

Größe den größten Bernlocher Molaren, die größten aus Wintershof-West den kleineren von Gaimersheim, – die Bereiche der Größenvariabilität von Wintershof-West überschneiden sich also teilweise mit denen von Bernloch und Gaimersheim.

*m*¹: In Wintershof-West ist die vollständige Trennung der beiden Vorderknospenhügel mit tief abgeknicktem Verbindungsgrat zwischen ihnen erreicht. Der labiale Vorderknospenhügel („äußere Vorderknospe" bei DEHM) ist nun in jedem Falle vom lingualen („mittlere Vorderknospe" bei DEHM) vollkommen unabhängig, die trichterförmige Grube zwischen ihnen stets tief und wohlgeformt. Über den labialen Zahnrand springt der äußere Vorderknospenhügel nun noch stärker vor als in Gaimersheim und vermittelt so den Eindruck einer gegen den Zahn labial kräftig verschobenen Vorderknospe.

Das in Wintershof-West nunmehr stets gut und deutlich ausgeprägte V des Cingulumhügels („innere Vorderknospe" bei DEHM) (nur im Stadium starker Abkauung noch mit verstärkter Basis [Abb. 62; Taf. III Fig. 7]) richtet seine Öffnung nur noch ganz ausnahmsweise gegen den labialen Vorderknospenhügel. In der Regel hat es sich in Wintershof-West noch weiter nach vorne gedreht als in den progressivsten Fällen von Gaimersheim und richtet sich nun gegen den lingualen Vorderknospenhügel. Das in Gaimersheim gerade im Entstehen begriffene V des Cingulumgrates ist in Wintershof-West nun stets vorhanden und bereits gut und deutlich als V durchgebildet. Meist berühren sich auch schon die Medialschenkel der beiden gegenüberstehenden V's und gliedern damit einen trichterförmigen Kessel aus der inneren der drei sich zwischen Vorderknospe und vorderen Haupthügeln erstreckenden Gruben aus (Abb. 61; Taf. III Fig. 6).

Der Cingulumhügel selbst ist in Wintershof-West gegenüber Gaimersheim bedeutend vergrößert und buchtet sich sogar noch über den lingualen Zahnrand vor. Der m¹ erhält dadurch einen gedrungenen, breiten Umriß.

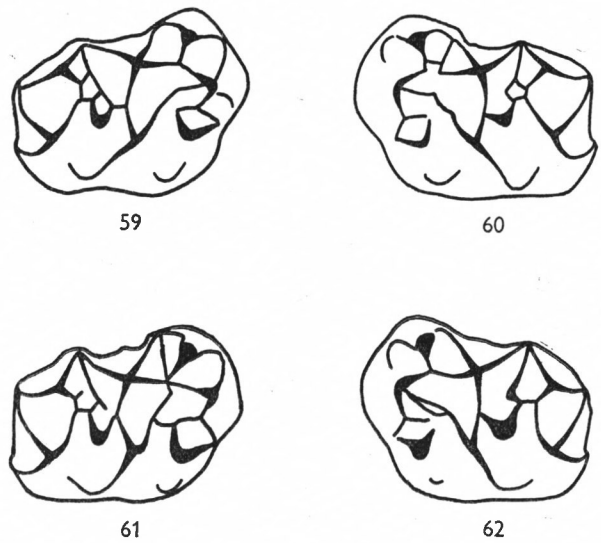


Abb. 59–62. *Melissiodon dominans* DEHM; Burdigalium, Wintershof-West. – 59. m¹ dext. (Sa. Mü. 1937 II 10089). – 60. m¹ sin. (Sa. Mü. 1937 II 10081). – 61. m¹ dext. (Sa. Mü. 1937 II 11221). – 62. m¹ sin. (Sa. Mü. 1937 II 11464).

Wie die Vorderknospe, so erweist sich auch der Zentralhügelbereich der m¹ von Wintershof-West als das nun beständig gewordene, fortschrittlichste Variationsextrem von Gaimersheim mit bestimmten Zügen einer Weiterentwicklung.

Während der äußere Mesostylhinterarm hinsichtlich seiner Lage in Gaimersheim noch sehr variabel ist, inseriert er in Wintershof-West nun fast ausschließlich am Metaconusvorderarm (Abb. 59–61; Taf. III Fig. 2, 3 u. 6), der infolge der Insertion an dieser Stelle einen Knick erhält. Lediglich in einem Falle sitzt der äußere Mesostylhinterarm noch am Mesoconushinterarm an und erinnert damit an das Entwicklungsstadium seiner primitiveren Vorfahren.

Über den Gaimersheimer Variationsbereich hinausgehend, macht sich in Wintershof-West nun eine Tendenz bemerkbar, den äußeren Mesostylhinterarm wieder zu reduzieren. So zeigen verschiedene m^1 eine gradweise Loslösung dieses Mesostylarmes vom Mesostylsporn (Abb. 61; Taf. III Fig. 6) bis zum völligen Verschwinden dieses Armes (Abb. 62; Taf. III Fig. 7).

Der vordere Mesostylarm war in Gaimersheim noch als frei endigender Sporn ausgebildet. In Wintershof-West wurde er ebenfalls reduziert und ist nun in der Regel nur noch rudimentär als schwache Verdickung an der Umbiegungsstelle des Mesostylsporns in den inneren Mesostylhinterarm vorhanden (Abb. 62; Taf. III Fig. 7). Gelegentlich kann er aber noch als kurzer Sporn ausgebildet (Abb. 61; Taf. III Fig. 6) und sogar mit dem Mesoconusvorderarm verbunden sein (Abb. 59; Taf. III Fig. 2).

m^2: Der Hinterarm des Mesostylsporns endet bei den m^2 von Wintershof-West nun immer am Metaconusvorderarm. Eine reine Ausprägung dieses für die m^2 von *Melissiodon* besonders charakteristischen und dauerhaften Typs, wie sie in Bernloch z. B. Abb. 14; Taf. I

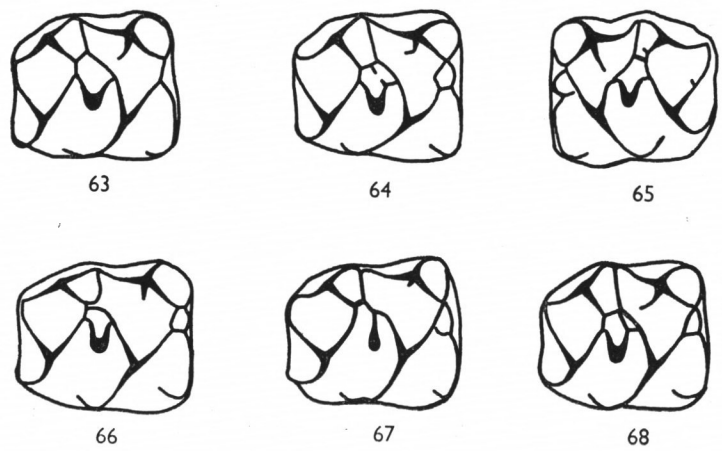


Abb. 63–68. *Melissiodon dominans* Dehm; Burdigalium, Wintershof-West. – 63–64. m^2 dext. (Sa. Mü. 1937 II 11440, 11444). – 65. m^2 sin. (Sa. Mü. 1937 II 10094). – 66–68. m^2 dext. (Sa. Mü. 1937 II 11447, 11439, 10060).

Fig. 7, und in Gaimersheim Abb. 35, Taf. II Fig. 8, zeigen, ist in Wintershof-West allerdings nicht die Regel (Abb. 63; Taf. III Fig. 8). Meist sind noch mannigfache Nebengrätchen und -sporne ausgebildet, die, ohne einen bestimmten Evolutionswert erkennen zu lassen, ziel- und wahllos im Zentralhügelbereich auftreten und die klare Struktur der normalen m^2-Ausbildung komplizieren: Vom Metaconusvorderarm kann ein kurzer Sporn gegen den Mesostylidsporn ragen (Abb. 65; Taf. III Fig. 4) und diesen im Ausnahmefall sogar erreichen; in die zentrale Zahngrube können auf vielfache Weise, meist jedoch vom Mesostylsporn aus, kurze Sporne und Grätchen ragen (Abb. 64; Taf. III Fig. 9) und sie

auch abteilen (Abb. 68; Taf. III Fig. 1). In einem Falle (Abb. 66; Taf. III Fig. 10) entspricht der Verlauf des Mesostylsporns etwa dem in Abb. 38 (Taf. II Fig. 10) von Gaimersheim; ein dürftiger, seltener Rest der für Gaimersheim so typischen Variationsweise hat sich demnach noch bis zu *M. dominans* durchgerettet.

Der m^2 von Abb. 67 (Taf. III Fig. 11) zeigt einen völlig aberranten Bau des Zentralhügels. Dieser ist kegelförmig gestaltet und durch einen einfachen Grat mit dem Mesostylvorderarm verbunden. Mit dieser eigenartig modifizierten Struktur des sonst im Grundbauplan recht konstanten Zentralhügels steht dieser m^2 innerhalb der Melissiodonten völlig vereinzelt da und findet nirgends entsprechende Anklänge. Er mahnt aber zur Vorsicht bei der Beurteilung ungewohnter Strukturverhältnisse an einem einzelnen Fundstück, die nachzuprüfen das spärliche Material oft nicht erlaubt.

m^3: Der Paraconus ließ in Bernloch bereits die Neigung erkennen, eine vierte Kante auszubilden, um mit dem Protoconushinterarm Verbindung zu erhalten. In Wintershof-West ist diese nun vollständig und in jedem Falle erreicht, der Paraconus selbst ausgesprochen vierkantig (Abb. 69–71; Taf. III Fig. 1, 5 u. 12).

69 70 71

Abb. 69–71. *Melissiodon dominans* Dehm; Burdigalium, Wintershof-West. – 69. m^3 dext. (Sa. Mü. 1937 II 11236). – 70. m^3 sin. (Sa. Mü. 1937 II 11431). – 71. m^3 dext. Sa. Mü. 1937 II 10060).

Im hinteren, starken Reduktionen und Modifikationen unterworfenen Zahnteil haben sich gegenüber Bernloch bemerkenswerte Strukturwandlungen vollzogen. Die Variabilität ist in diesem Zahnteil zwar recht groß und es gleicht dort kein Zahn dem anderen völlig, doch lassen sich alle auf ein einfaches, von dem m^3 in Abb. 69 (Taf. III Fig. 12) verwirklichtes Grundschema zurückführen: Die Schmelzgrätchen zeigen das Muster einer in der äußeren hinteren Zahnecke offenen und im Verlauf schwach gebogenen Schleife mit einer schwachen, aber merklichen Hügelanschwellung in der Schleifenkehre.

Die Interpretation dieses von den älteren Melissiodonten scheinbar so abweichenden Schmelzmusters ergibt für dessen Descendenz folgendes Bild: Der in Bernloch durch das Zusammentreffen von medialem Metaconusvorderarm, zentralem Längsgrat und dem Rudiment des Hypoconusvorderarms gebildete Kraftpunkt hat sich in Wintershof-West zu einem Hügelchen verstärkt. Dieser „hintere Innenhügel" stellt also eine sekundäre Bildung dar und ist dem primären hinteren Innenhügel (Hypoconus) nicht homolog. Der Hypoconusvorderarm, in Bernloch wenigstens noch als Rudiment angedeutet, ist in Wintershof-West dabei ganz im schön gerundeten Lingualabhang des „sekundären hinteren Innenhügels" aufgegangen, nur in einem Falle (Abb. 70; Taf. III Fig. 5) zeigt sich noch eine leichte Andeutung desselben. Den medialen Metaconusvorderarm stellt der hintere Schenkel der Schleife dar, als Rest des zentralen Längsgrates ist der linguale, quer verlaufende Teil des vorderen Schleifenschenkels zu deuten. Den labialen, schräg gegen die hintere, äußere Zahnecke verlaufenden Teil des vorderen Schleifenschenkels bildet der

Mesostylsporn. Dieser kann die äußere hintere Zahnecke erreichen (Abb. 70; Taf. III Fig. 5), oder er erreicht sie nicht mehr und ist nur teilweise ausgebildet (Abb. 69; Taf. III Fig. 12), oder er fehlt – und dies ist meist der Fall – völlig (Abb. 71; Taf. III Fig. 1).

Eine weitere Variationsmöglichkeit liegt in der Ausbildung des zentralen Längsgrates. In Abb. 69 u. 70 (Taf. III Fig. 5 u. 12) ist er nur mehr in seinem stark lingualwärts gebogenen caudalen Abschnitt als Bestandteil des Schleifenvorderschenkels erhalten, die Schmelzgrätchen des hinteren Zahnteils sind somit ohne jede Verbindung mit dem vorderen Zahnteil. In der Mehrzahl der Fälle ist aber noch der Vorderabschnitt des zentralen Längsgrates erhalten, er verbindet dann als längs verlaufendes Grätchen den vorderen Schleifenschenkel mit den medialen Hinterarmen von Proto- und Paraconus (Abb. 71; Taf. III Fig. 1).

Im Falle des Fehlens des Mesostylsporns verbindet in der Fortsetzung des Vorderabschnittes des zentralen Längsgrates ein Grätchen die beiden Schenkel der Schleife und trennt damit am lingualen, geschlossenen Schleifenende eine Grube ab (Abb. 71; Taf. III Fig. 1). Möglicherweise ist dieses Verbindungsgrätchen als dem Mesostylhinterarm homolog aufzufassen.

Die drei Cingulumgruben am Vorderrand des Zahnes können sehr unterschiedlich entwickelt sein. Bei dem m^3 von Abb. 69 (Taf. IV Fig. 12) sind sie gut ausgebildet, in Abb. 70 (Taf. III Fig. 5) dagegen nur mäßig. In Abb. 71 (Taf. III Fig. 1) fehlt das Trennungsgrätchen zwischen labialer und mittlerer Cingulumgrube.

Im Umriß hat sich der m^3 gegenüber Bernloch und Gaimersheim verkürzt und ist nun stets sehr viel breiter als lang (vgl. Abb. 58). Die Verkürzung kann am hinteren Innenrand des Zahnes besonders starke Ausmaße erreichen, der Zahn sieht dort aus wie abgeschnitten. Unter Umständen kann sich der hintere Innenrand des Zahnes sogar in einem konkaven Bogen gegen die Zahnmitte zu wölben (Abb. 69; Taf. III Fig. 12).

m_1: Sehr augenfällig ist die starke Entwicklung der Vorderknospenhügel gegenüber Gaimersheim. Selbst der labiale Vorderknospenhügel (die „mittlere Vorderknospe" bei Dehm) weist nun bereits selbständige Hügelform auf und ist nun mehr oder weniger voluminös geworden. Einen mächtigen Eckpfeiler in der inneren vorderen Zahnecke bildet der linguale Vorderknospenhügel (die „innere Vorderknospe" bei Dehm). Durch eine starke Ausdehnung seines Vorder- und Lingualabhangs hat er die vordere Innenecke des Zahnes kräftig vorgewölbt; die linguale Zahnhälfte ist dadurch kaum kürzer als die labiale.

Der Cingulumhügel (die „äußere Vorderknospe" bei Dehm) hat sich gegenüber Gaimersheim ebenfalls enorm gekräftigt und kann bereits ansehnliche Größe erreichen (Abb. 72; Taf. III Fig. 16). Über den labialen Cingulumgrat ist er in Wintershof-West meist mit dem labialen Vorderknospenhügel verbunden (Abb. 72 u. 73; Taf. III Fig. 16 u. 20), seltener (wie es in Gaimersheim aber meist der Fall ist) mit dem lingualen (Abb. 74 u. 75; Taf. III Fig. 17 u. 21).

Der Ausbildungsgrad der beiden Vorderknospenhügel und des Cingulumhügels ist nicht bei jedem Exemplar der gleiche, sondern wechselt in mäßigen Grenzen, ist aber in jedem Falle stärker als in Gaimersheim.

Der Mesostylidsporn sitzt in Wintershof-West nun immer weit vorn auf dem Zentralhügelvorderarm an. Starke Reduktionen an ihm deuten auf Alters- und Verfallserscheinungen des Genus hin. So ist unter 37 Exemplaren der Mesostylidsporn nur mehr in 16 Fällen vollständig ausgebildet (Abb. 73 u. 74; Taf. III Fig. 20 u. 21), bei allen übrigen ist er in verschiedenem Grade reduziert (Abb. 72; Taf. III Fig. 16) bis zu völligem Verlust (5 ×) (Abb. 75; Taf. IV Fig. 17).

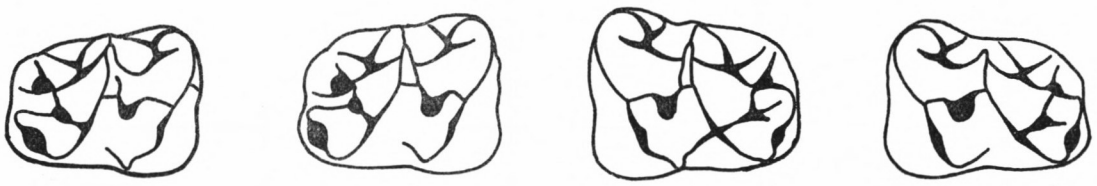


Abb. 72–75. *Melissiodon dominans* DEHM; Burdigalium, Wintershof-West. – 72–73. m_1 sin. (Sa. Mü. 1937 II 11497, 11492). – 74–75. m_1 dext. (Sa. Mü. 1937 II 11481, 11482).

m_2: Die m_2 von Wintershof-West stellen eine progressive Weiterentwicklung der Gaimersheimer m_2 dar. Die in Gaimersheim teilweise bereits durchgeführte Loslösung des Mesostylidsporns vom Entoconidvorderarm ist in Wintershof-West nun zur allgemeinen Regel geworden. Gleichzeitig hat sich die Insertionsstelle des Mesostylidsporns weit nach vorn auf den Mesoconidvorderarm verlagert (Abb. 77 u. 78; Taf. III Fig. 13 u. 19), ein

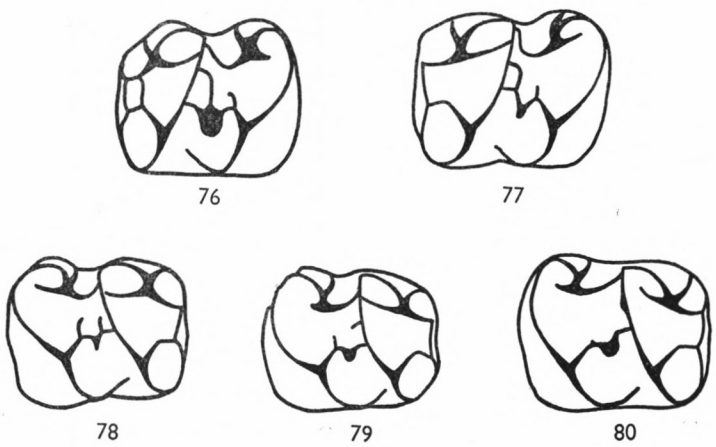


Abb. 76–80. *Melissiodon dominans* DEHM; Burdigalium, Wintershof-West. – 76–77. m^2 sin. (Sa. Mü. 1937 II 10065, 11528). – 78–80. m_2 dext. (Sa. Mü. 1937 II 11540, 11530, 11527).

Entwicklungsgrad, der in Gaimersheim noch kaum auftrat. Die alte Gaimersheimer Insertion am Zentralhügel selbst ist in Wintershof-West dagegen nur mehr ganz selten erhalten (Abb. 76; Taf. III Fig. 18).

Der Mesostylidsporn weist in Wintershof-West zwei verschiedene Entwicklungsstufen auf: er kann sich noch an den vorderen Mittelsporn anlehnen (15 × unter 40 Exemplaren) (Abb. 76 u. 77; Taf. III Fig. 18 u. 19), wie es in Gaimersheim Abb. 48 u. 50 (Taf. II Fig. 15 u. 18) zeigen, und er kann bereits den vorderen Mittelsporn nicht mehr erreichen und frei enden (17 ×) (Abb. 78; Taf. III Fig. 13). Diese Reduktionsneigung des Mesostylidsporns wird auch durch einige seltene Fälle demonstriert, in denen er nur mehr teilweise oder als Rudiment ausgebildet ist (Abb. 79; Taf. III Fig. 14) oder sogar völlig fehlen kann (Abb. 80; Taf. III Fig. 15). Es zeigen sich mit diesen Abbautendenzen ebenso wie am m_1 Alterserscheinungen des Genus.

Der in Gaimersheim im Entstehen begriffene, accessorische, hintere Mesostylidsporn ist in Wintershof-West nun in der Regel gut ausgebildet (Abb. 76–79; Taf. III Fig. 13–14, 18–19) und, wenigstens als Andeutung (Abb. 80; Taf. III Fig. 15), immer vorhanden. Nur in einem einzigen Falle fehlt er noch völlig.

m_3: Äußerst gleichförmig sind die m_3 von Wintershof-West. Die labiale Cingulumgrube ist ausgedehnter als in Gaimersheim und greift etwas über den Vorderrand des Zahnes hinaus. Die Verbindung des Entoconidvorderarms mit dem vorderen Mittelsporn ist ganz

Abb. 81–82. *Melissiodon dominans* DEHM; Burdigalium, Wintershof-West. – 81. m_3 dext. (Sa. Mü. 1937 II 11518). – 82. m_3 sin. (Sa. Mü. 1937 II 11502).

innig geworden (Abb. 82; Taf. III Fig. 23), nur der m_3 in Abb. 81 (Taf. III Fig. 22) lehnt ihn, wie öfters noch in Gaimersheim, noch an. Der stets einfache Mesostylidsporn erreicht in keinem Falle mehr den Entoconidvorderarm.

Der m_3 hat somit eine außerordentlich große Stabilität erreicht und ist in seiner Evolution nun abgeschlossen.

Die Querdehnung der Innenhügel bei den unteren Molaren hat in Wintershof-West gegenüber Gaimersheim noch zugenommen. Bei geringer Abkauung machen sie nun einen ausgesprochenen doppelspitzigen Eindruck.

Es ergibt sich demnach für *Melissiodon dominans* DEHM 1950 folgende

Diagnose

Mittelgroße Spezies von *Melissiodon* SCHAUB 1920 mit folgenden Besonderheiten im Molarenbau:

m^1: Vorderknospe labial stark gegenüber dem Zahn verschoben; Vorderknospenhügel vollständig voneinander getrennt, Verbindungsgrat zwischen ihnen tief abgeknickt; Cingulumhügel sehr kräftig, ausgesprochen V-förmig, Öffnung des V gegen den lingualen Vorderknospenhügel gerichtet; deutliche Ausbildung eines dem V des Cingulumhügels entgegengerichteten Cingulum-V, Labialschenkel beider V's berühren sich meist; Cingulumhügel buchtet sich über den Zahnrand zwischen lingualem Vorderknospenhügel und Protoconus vor; Mesostylsporn ohne Vorderarm und mit zwei Hinterarmen, äußerer Mesostylhinterarm inseriert am Metaconusvorderarm.

m^2: Mesostylhinterarm inseriert am Metaconusvorderarm; zahlreiche Möglichkeiten des Auftretens von Nebengrätchen im Zentralhügelbereich.

m^3: Sehr verkürzt und stets breiter als lang; Umriß ein unregelmäßiges Viereck; Paraconus vierkantig, mit dem Protoconushinterarm verbunden; kräftige Ausbildung eines sekundären hinteren Innenhügels; Grundstruktur der Schmelzgrätchen im hinteren Zahnteil eine schwach gebogene Schleife.

Untere Molaren mit kräftiger Querdehnung der Innenhügel.

m_1: Vorderknospe den Zahn gegenüber m_2 und m_3 verlängernd; Vorderknospenhügel zweigeteilt und als selbständige Hügel ausgebildet; besonders kräftige Entwicklung des lingualen Vorderknospenhügels; labiales Vordercingulum kaum über den lingualen Zahnrand vorragend, mit kräftiger Hügelbildung; Insertion des Mesostylidsporns am Zentralhügelvorderarm, Mesostylidsporn mit Reduktionserscheinungen.

m_2: Mesostylidsporn am Mesoconidvorderarm ansitzend, mit dem Entoconidvorderarm nicht mehr verbunden; Mesostylidsporn den vorderen Mittelsporn erreichend oder frei, mit Reduktionserscheinungen; stets Ausbildung eines accessorischen zweiten Mesostylidsporns am Mesoconidhinterarm; Entoconidvorderarm den vorderen Mittelsporn erreichend.

m_3: Entoconidvorderarm mit dem vorderen Mittelsporn verbunden; Mesostylidsporn frei endend.

FOLGERUNGEN

Bei einem Vergleich der zeitlich und morphologisch auf verschiedenen Entwicklungsstufen stehenden Melissiodonten von Bernloch, Gaimersheim und Wintershof-West ergeben sich einige allgemeine Gesetzmäßigkeiten und Tendenzen des Molarenumbaues, die für die stammesgeschichtliche Entwicklung dieser Nagergruppe von ausschlaggebender Bedeutung sind.

Ob die Arten dieser drei Fundstellen einer direkten Stammesreihe entsprechen, oder ob es sich bei ihnen um mehr oder weniger nahe Verwandte, bzw. Seitenzweige, der vom Rupel bis zum Burdigal durchgehenden Stammesreihe handelt, ist für diese Untersuchungen von sekundärer Bedeutung. Diese Frage soll in einem späteren Kapitel (vgl. S. 94) erörtert werden. Es genügt, wenn wir die Reihe Bernloch – Gaimersheim – Wintershof-West als morphologische Reihe betrachten. Durch ihre zeitliche Erstreckung sowie durch die in der Variabilität zum Ausdruck kommenden Differenzen in der Entwicklungshöhe der verschiedenen Molaren bei den einzelnen Populationen legt sie die Annahme einer tatsächlichen Evolution der Molarenteile auf diesem Wege nahe.

Es lassen sich danach folgende, für die Phylogenese der Melissiodonten wichtige

Entwicklungsregeln

feststellen:

1. Innerhalb der Arten variabel und damit spezifischen Veränderungen zugänglich sind vor allem der Zentralhügelbereich sämtlicher Molaren sowie die Vorderknospe bei den ersten Molaren. Deren Bau und Struktur ist deshalb bei taxionomischen und phylogenetischen Untersuchungen an *Melissiodon* in erster Linie zu berücksichtigen.
2. Im Verlaufe der Evolution der ursprünglich aus dem Vordercingulum entstandenen Vorderknospe der ersten Molaren teilt sich der zunächst einfache, aus den Kraftpunkten des Vordercingulums hervorgegangene Vorderknospenhügel in einen lingualen und einen labialen. Diese gewinnen immer mehr an Stärke und Selbständigkeit und führen schließlich zu einem dritten Hügelpaar.
3. Aus dem lingualen Vordercingulum der oberen Molaren bzw. dem labialen der unteren bildet sich ein Hügelchen heraus, das im Laufe seiner Evolution ebenfalls beträchtliche Größe erreicht und dann einen dritten Vorderknospenhügel darstellt. Bei den m^1 wird dieser Cingulumhügel gut durchstrukturiert und macht eine im einzelnen verfolgbare Entwicklungsgeschichte mit.
4. Sekundär und successive mit der Evolution der einzelnen Vorderknospenelemente ergeben sich bei den m^1 eine (scheinbare) Labialverlagerung der Vorderknospe und zunehmende Ausfüllung der zwischen lingualem Vorderknospenhügel und Protoconus be-

findlichen Bucht durch den Cingulumhügel, die zu einer Änderung des Molarenumrisses führen. Bei den m_1 verlängert sich vor allem der Zahn durch die Evolution der Vorderknospe und treten Proportionsverschiebungen der lingualen und labialen Zahnhälfte auf.

5. Im Zentralhügelbereich findet im Laufe der Phylogenese neben der Kräftigung des Zentralhügels bei den m_{1-2} eine Vorverlagerung des Mesostylidsporns vom Zentralhügelhinterarm auf dessen Vorderarm statt, bei den m_{2-3} gewinnt der Entoconidvorderarm Verbindung mit dem vorderen Mittelsporn, bei den m_{1-3} wird die Verbindung des Mesostylidsporns mit dem Entoconidvorderarm reduziert. Bei den oberen Molaren wird beim m^1 der vordere Mesostylarm reduziert und ein zweiter hinterer Mesostylarm gebildet. Bei den m^{1-2} verlieren die Hinterarme des Mesostylidsporns im Laufe der Phylogenese ihre Variabilität und werden in bezug auf ihre Insertion festgelegt.
6. Bei den m^2 sind die sinnvollen spezifischen Abänderungsmöglichkeiten mit der Festlegung des hinteren Mesostylarmes am Metaconusvorderarm erschöpft und werden nun verschiedene fruchtlose Versuche unternommen, eine weiterführende Entwicklungsmöglichkeit aufzufinden.
7. Am m^3 bildet der ursprünglich dreikantige Paraconus eine vierte mediale Hinterkante aus und gewinnt mit dieser Verbindung zum Protoconushinterarm. Der hintere, weitgehend reduzierte Zahnteil des m^3 wird spezifisch jeweils stark modifiziert, ein hinterer Innenhügel sekundär neu gebildet.
8. Die die einzelnen Molaren betreffenden Umwandlungen gehen nicht am ganzen Gebiß gleichmäßig vor sich, sondern Zeitpunkt und Geschwindigkeit ihrer Evolution sind bei den einzelnen Molarenkategorien verschieden. Innerhalb einer Molarenkategorie können Phasen der Ruhe mit solchen stürmischer Entwicklung abwechseln.
9. Innerhalb einer einheitlichen Population gibt es Vertreter mit primitivem Ausbildungsgrad der Merkmale, die gleichsam noch die Entwicklungsstufe ihrer Vorfahren bewahrt haben, und solche, die in ihren Merkmalen bereits neue Wege der Entwicklung aufzeigen. Zwei sich zeitlich nahestehende Populationen können sich in dieser ihrer Variabilität dabei überschneiden. Eine eindeutige, absolute Bestimmung ist deshalb nur bei umfangreichem Material möglich.

III. UMFANG DES ARTSPEZIFISCHEN VARIATIONSBEREICHES, ERLÄUTERT AN VERSCHIEDENEN POPULATIONEN VON MELISSIODON DOMINANS

Außer in den Molaren der Typuslokalität von *M. dominans*, Wintershof-West, liegt diese Spezies auch aus mehreren anderen Fundorten vor, und zwar aus Wintershof-Ost (DEHM 1939), Schnaitheim (DEHM 1939), vom Wütherich (SCHALK 1954) und von St. Vincent (Lot-et-Garonne). Dies ermöglicht, verschiedene Populationen ein und derselben Art zu vergleichen und damit die Gesamtvariabilität einer Art zu untersuchen. Die taxionomische Beurteilung von Einzelfunden ist bei geringen Abweichungen von der Typuspopulation oft außerordentlich erschwert. Eine genauere Kenntnis, inwieweit verschiedene Populationen einer Art miteinander übereinstimmen oder voneinander abweichen, ist deshalb sehr erwünscht und liefert erst die Grundlagen für den Versuch einer taxionomischen Bearbeitung.

a) Wintershof-Ost

1939 *Melissiodon* n. sp. – DEHM, Ü. neue tert. Spaltenfüllungen i. Fränk. u. Schwäb. Jura, S. 118.

Die *Melissiodon*-Belege von Wintershof-Ost

je 1 frischer rechter m^1, m^3 und m_1

sowie die Vorderhälfte eines stark angekauten linken m_1 (unter den Nummern 1938 V 71–74 in der Münchener Sammlung),

stimmen in allen Einzelheiten ihrer Struktur mit den typischen Exemplaren von Wintershof-West überein und sind ihnen in bezug auf Entwicklungshöhe und Strukturausbildung völlig gleichzusetzen. Wie die Vorderknospen der beiden m_1 erkennen lassen, variiert Wintershof-Ost strukturell auch in derselben Weise wie Wintershof-West. So sind die beiden Vorderknospenhügel und der Cingulumhügel bei dem Fragment bedeutend kräftiger entwickelt als bei dem frischen m_1, der Cingulumhügel steht bei diesem mit dem labialen Vorderknospenhügel in Verbindung, bei jenem mit dem lingualen. In ihren Maßen (Abb. 83) fallen der m^1 und m_1 ebenfalls in den Bereich der Größenvariabilität von Wintershof-West, der m^3 ist gegenüber Wintershof-West geringfügig verschmälert.

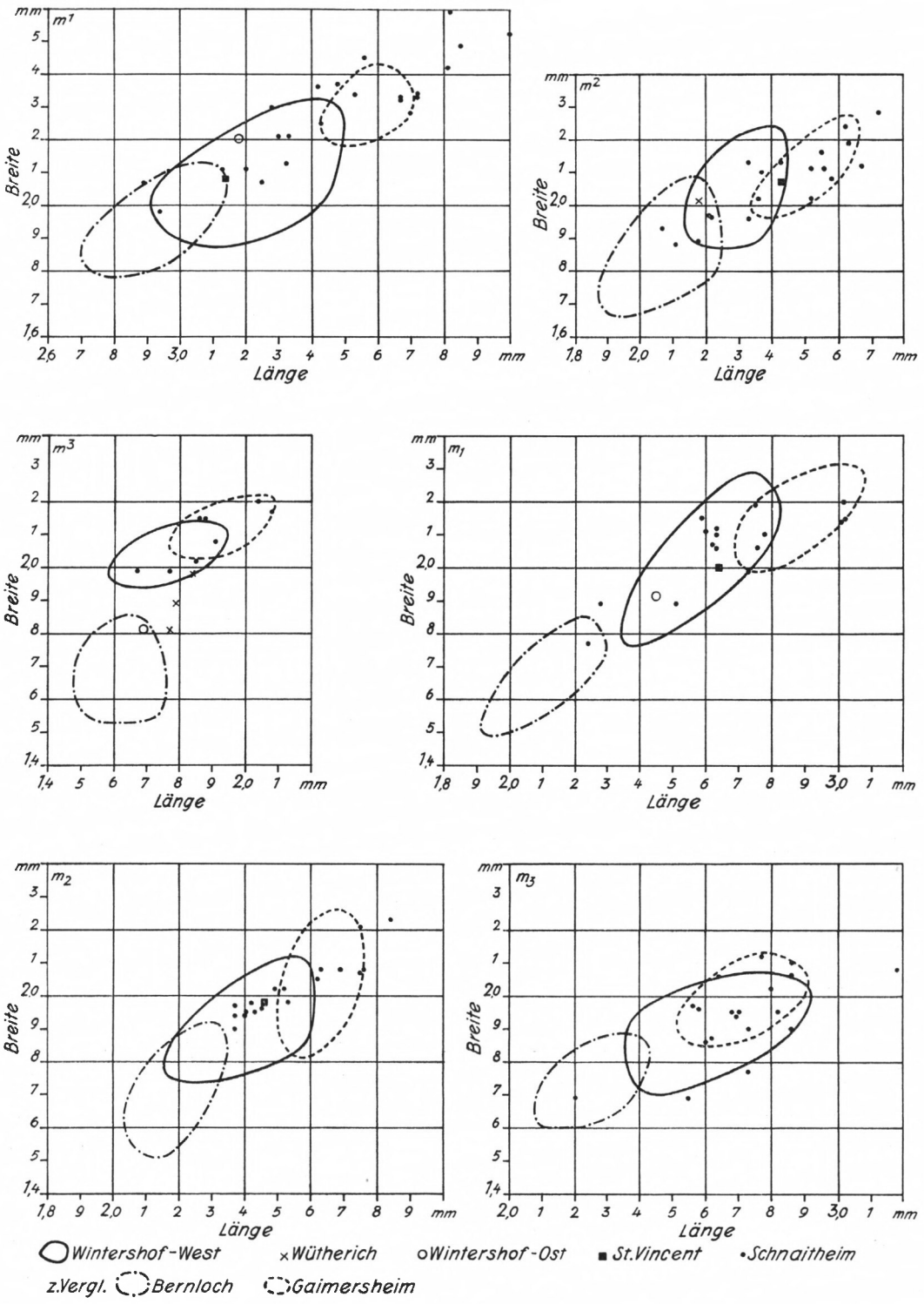


Abb. 83. Zahngrößen von *Melissiodon dominans* Dehm.

b) Wütherich

1954 *Melissiodon* cf. *dominans* DEHM. – SCHALK, Geol. Untersuchungen i. Ries, S. 138, Abb. 43–44, Taf. III, Fig. 21 u. 22.

Vom Wütherich liegen mir aus dem SCHALKschen Material

1 linker m^2 und
3 rechte m^3

vor, sowie Bruchstücke von 1 li. m^1, 2 li. m^2, 1 li. m^3, 1 li. m_1, 1 li. und 1 re. m_2 (unter den Nummern 1954 XIII 420–422, 481–488 in der Münchener Sammlung).

Sämtliches Material läßt sich unmittelbar mit entsprechenden Molaren aus Wintershof-West vergleichen und zeugt für die Identität beider Faunen. Ebenso treten in der strukturellen Variabilität die gleichen Abweichungen auf wie in Wintershof-West. Auch die von SCHALK am m^2 so hoch bewertete, vollkommene Ausbildung des den Mesostylvorderarm erreichenden medialen Paraconushinterarms stellt keinen über Wintershof-West hinausgehenden Evolutionsfortschritt dar, wie SCHALK glaubte, sondern ist eine bei allen Fundorten, von Bernloch bis Wintershof-West – sofern größere Serien vorliegen – gelegentlich auftretende Variationserscheinung (vgl. S. 24), der keinerlei taxionomische und phylogenetische Bedeutung zukommt. Die Auffassung SCHALKs, daß es sich bei dem *Melissiodon* vom Wütherich um eine etwas weiter entwickelte Form von *M. dominans* handelt (SCHALK, S. 139), und das er demgemäß mit „*Melissiodon* cf. *dominans*" bezeichnete, kann ich also nicht teilen. Das *Melissiodon* vom Wütherich entspricht absolut dem von Wintershof-West, die Benennung „*M. dominans*" läßt sich rechtfertigen.

Das Alter der Fauna vom Wütherich ergibt sich danach als gleich dem von Wintershof-West. SCHALKs Annahme, daß es „möglicherweise etwas jünger als das der Fauna von Wintershof-West" sei (SCHALK S. 153), die er wesentlich auf die vermeintliche Progressivität dieses m^2 gegenüber Wintershof-West gründete, ist deshalb nicht aufrecht zu erhalten.

In seiner Größe fällt der m^2 in den Variabilitätsbereich von Wintershof-West. Zwei der drei m^3 sind dagegen etwas schmäler als diejenigen der Typuslokalität (Abb. 83) und entsprechen in dieser Eigenschaft etwa dem m^3 von Wintershof-Ost. Ich halte diese geringen Größendifferenzen gegenüber der Typuspopulation von Wintershof-West aber nicht für ein grundlegend unterscheidendes Merkmal. Wie ein Vergleich mit den Variationsbereichen von Bernloch und Gaimersheim zeigt, fallen die m^3 vom Wütherich und von Wintershof-Ost in den Größenbereich zwischen Bernloch und Gaimersheim, wie es für die Molaren von *M. dominans* typisch ist. Es liegt deshalb die Annahme nahe, daß bei der Population von Wintershof-West wegen der relativ geringen Zahl von nur 8 m^3 der wahre Variationsbereich verschleiert ist; eine Ergänzung im Sinne vom Wütherich und von Wintershof-Ost ist mit Wahrscheinlichkeitswert vorzunehmen.

c) St. Vincent (Lot-et-Garonne)

Das Baseler Naturhistorische Museum besitzt unter den Inventar-Nummern G. B. 1509–1514 einige Molaren von *Melissiodon* aus dem Burdigalien inférieur von St. Vincent, und zwar:

1 li. m^1
1 li. m^2
1 re. m_1
1 li. m_2,

sowie die Fragmente eines re. m^2 und eines re. m_2 oder m_3.

Der m^1 weist bei einem sehr breiten, gedrungenen Umriß vollkommen getrennte Vorderknospenhügel auf, deren labialer kräftig über den labialen Zahnrand vorspringt. Der vom lingualen Vorderknospenhügel gegen den Cingulumhügel ziehende Grat gabelt sich vor dem Cingulumhügel in ein deutliches V, dessen Schenkel sich mit den V-Schenkeln des Cingulumhügels verbinden. Der Cingulumhügel richtet die Öffnung seines V gegen den lingualen Vorderknospenhügel. Dem Mesostylsporn fehlt ein Vorderarm, er besitzt aber zwei Hinterarme. Der äußere dieser Hinterarme ist als ein vom Metaconusvorderarm wegragender Sporn ausgebildet. Der m^1 zeigt also alle für *M. dominans* charakteristischen Merkmalsausprägungen, und zwar in der typischen Ausbildungsweise von Wintershof-West.

Beim m^2 inseriert der Mesostylhinterarm am Metaconusvorderarm, er widerspricht einer Zuordnung zu dieser Spezies also auch nicht.

Der m_1 läßt sich wiederum eindeutig als zu *M. dominans* gehörig identifizieren: Seine Innenhügel sind stark quergedehnt, der Mesostylidsporn sitzt weit vorn am Mesoconidvorderarm an und ist nur unvollständig ausgebildet. Die Vorderknospenhügel sind deutlich als zwei selbständige Hügel erkennbar, der Cingulumhügel ist kräftig entwickelt.

Beim m_2 ragt vom Mesoconidhinterarm ein Sporn in die Zahnmitte. Ob dieser den accessorischen hinteren Mesostylidsporn darstellt und der eigentliche Mesostylidsporn reduziert ist (was nach der Analogie mit *M. dominans* anzunehmen wäre!), oder ob er als der eigentliche Mesostylidsporn zu deuten ist, der als primitive Variante noch am Mesoconidhinterarm ansitzt, läßt sich mit voller Sicherheit nicht entscheiden, weil die Variabilität von St. Vincent nicht bekannt ist.

An dem Fragment des m^2 ist der Zentralhügelbereich erhalten. Er zeigt labial des Mesostylhinterarms ein Grätchen, das den Metaconusvorderarm mit dem Mesostylsporn verbindet, ein Element, das sich auch im Variationsschatz von Wintershof-West findet. Damit wird für St. Vincent auch derselbe Variationsbereich wie für Wintershof-West angezeigt.

In ihrer Größe (Abb. 83) fallen die vier Molaren in die Größenbereiche von Wintershof-West.

Die Molaren von St. Vincent entsprechen nach diesen Strukturen durchaus dem Bild von *M. dominans* und sind als Vertreter dieser Art aufzufassen. Das Vorkommen von *M. dominans* ist damit auch für West-Frankreich nachgewiesen.

Die *Melissiodon*-Funde von St. Vincent erlauben es nun, die von Dehm 1950 gegebene altburdigale Alterseinstufung der Fauna von Wintershof-West und damit von *M. dominans* zu präzisieren. St. Vincent ist nach brieflicher Mitteilung von Herrn Professor Dr. S. Schaub, Basel, nämlich „eine Spur jünger als Estrepouy (Roman & Viret 1930) – das typisches Burdigalien inférieur darstellt – aber immer noch unteres Burdigalien". Da die Melissiodonten eine sehr rasche Entwicklung durchmachen und jeweils nur für ganz kurze Zeiträume charakteristisch sind, steht einer zeitlichen Parallelisierung der verschiedenen Fundorte von *Melissiodon dominans* nichts im Wege.

d) Schnaitheim

1939 *Melissiodon* n. sp. – Dehm, Ü. neue tert. Spaltenfüllungen i. Fränk. u. Schwäb. Jura, S. 119.

Aus der Spaltenfüllung von Schnaitheim liegt unter den Inventarnummern 1940 V 33, 74–189 in der Sammlung München folgendes Material an *Melissiodon*-Molaren:

1 li. Oberkiefer-Fragment mit m^{1-2}
1 li. Oberkiefer-Fragment mit m^2
1 re. Unterkiefer-Fragment mit m_2
1 re. Unterkiefer-Fragment mit beschädigten m_{2-3}

Einzelmolaren:

9 li. und 13 re. m^1
8 li. und 8 re. m^2
4 li. und 4 re. m^3
8 li. und 8 re. m_1
10 li. und 7 re. m_2
11 li. und 7 re. m_3.

Fragmente sind außerdem noch von folgenden Molaren vorhanden: 4 li. und 2 re. m^1, 1 li. m^2, 2 li. und 2 re. m_1, 3 li. und 1 re. m_2, 1 re. m_3,
ferner einige zahnlose Oberkiefer- und Unterkiefer-Fragmente.

Dieses außerordentlich umfangreiche Material bietet die für *Melissiodon* einmalige Gelegenheit, zwei reich dokumentierte Populationen *einer* Art in bezug auf die Äquivalenz ihrer Variationsbereiche zu untersuchen:

Sämtliche Belege weisen die typischen Merkmale von *M. dominans* auf und gehen auch im Variationsbereich ihrer Struktur nicht wesentlich über die Population von Wintershof-West hinaus.[3] Alters- und Artgleichheit muß deshalb für beide angenommen werden.

Bei einem Vergleich der Molarengrößen (Abb. 83) fällt jedoch sofort die enorme Größenschwankung der einzelnen Schnaitheimer Molaren auf. Die Schwankungsbreite umfaßt dabei die des gesamten Genus. So ist z. B. bei den m^1 die Differenz zwischen den kleinsten und den größten Molaren dieselbe wie die Differenz zwischen den kleinsten m^1 von Bernloch und den größten von Gaimersheim! Bei den m_3 ist der größte 3,2 mm lang, der kleinste nur 2,2 mm, also um ein Drittel kürzer! Dies sind Schwankungsbereiche, wie sie sonst nirgends auftreten, alle anderen Fundstellen zeigen ein normales und geschlossenes Bild. Von Wintershof-West unterscheiden sich die Schnaitheimer Molaren dabei vor allem durch eine bedeutende Größenzunahme. Kleiner als Wintershof-West sind nur wenige, das Größenmaximum von Wintershof-West wird dagegen von vielen Molaren oft beträchtlich überboten. Auch die durchschnittliche Größe der Schnaitheimer Molaren liegt erheblich über derjenigen von Wintershof-West. Es ist also ganz allgemein eine Tendenz der Vergrößerung festzustellen. Die Größenzunahme gegenüber Wintershof-West kann dabei so stark sein, daß unter Umständen die größten Molaren von Gaimersheim noch übertroffen werden, bei den m^1 sogar recht beträchtlich.

Diese enorme Größenvariabilität der Schnaitheimer Molaren legt die Vermutung nahe, daß es sich bei ihnen nicht um eine einheitliche Population handelt. Durch eine ungleiche Häufigkeitsverteilung der Molaren erweist sich diese größenmäßige Uneinheitlichkeit der Schnaitheimer Population auch auf biostatistischem Wege. So lassen z. B. die m_2 zwei deutlich getrennte Größengruppen erkennen: eine kleinere, die in ihrem Variabilitätsbereich etwa dem von Wintershof-West entspricht, und eine größere, die in ihrem Variabilitätsbereich an den von Wintershof-West anschließt (vgl. Abb. 83). Bei den anderen Molarenkategorien tritt diese Trennung in zwei Größenbereiche nicht so deutlich in Erscheinung,

[3] In einem m_2, bei dem der Mesostylidsporn den Entoconidvorderarm erreicht, besitzt Schnaitheim noch einen primitiveren Vertreter als Wintershof-West.

doch zeigen auch die m^1 und m^2 in ihrer Größenverteilung zwei Maxima (Abb. 84). Die Zusammensetzung der Schnaitheimer Population aus einer kleineren Form A und einer größeren Form B dürfte danach mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen sein.

Strukturelle Unterschiede lassen sich bei den Formen A und B nicht eindeutig feststellen. Auch die Häufigkeitsverteilung der verschiedenen Merkmalsvarianten gibt kein klares Bild eines merklichen Unterschiedes im Evolutionsgrad. Zwar scheinen bei den m^1 und m^2 die kleineren Molaren überwiegend die primitiveren Ausprägungen des *dominans*-Variabilitätsbereiches aufzuweisen und die größeren Molaren die fortschrittlicheren, doch

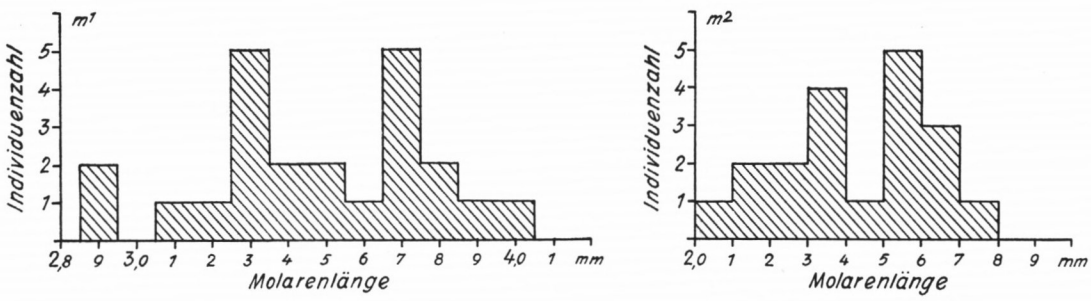


Abb. 84. Zahnlängen der Schnaitheimer m^1 und m^2.

lassen sich Häufigkeitsunterschiede in Ermangelung einer genaueren Trennung der beiden Gruppen (und vielleicht infolge noch zu geringen Materials) statistisch einwandfrei nicht nachweisen. Andererseits können aber sehr kleine Molaren bereits eine sehr fortschrittliche Ausprägung zeigen; primitive Ausprägungen bei sehr großen Molaren sind dagegen seltener. Die Möglichkeit, daß Form A etwas primitiver (älter) als Form B ist, muß jedoch offen gehalten werden. Die angenommene Form A würde in ihrem Evolutionsgrad etwa dem von Wintershof-West entsprechen und ist vielleicht (nach der größeren Häufigkeit primitiver Merkmale zu schließen) noch um eine Idee ursprünglicher; B zeigt dagegen eine fast reine Ausprägung fortschrittlicherer Typen und dürfte damit einen höheren Evolutionsgrad repräsentieren. Eindeutig nachweisen, ich betone dies nochmals, lassen sich diese Befunde jedoch nicht und es muß zu einer sicheren Klärung noch weiteres Material aufgefunden werden.

Zur Deutung des Schnaitheimer *Melissiodon*-Phänomens sind die Fundumstände von ausschlaggebender Bedeutung: Wie ich von Herrn Professor Dr. Dehm erfahre, wurden sämtliche Schnaitheimer Materialien bei mehreren Begehungen aus einer wenige Zentimeter dicken, fossilführenden Schicht einer einzigen Spalte (Dehm 1939, S. 117, Abb. 1 u. 2) gewonnen.

Es handelt sich bei den Schnaitheimer Melissiodonten also um eine Population, deren sämtliche Vertreter einer einzigen Art angehören, dabei in zwei Varianten ausgebildet sind und zweifellos zur selben geologischen Zeit und am selben Ort gelebt haben!

Die Annahme, daß es sich bei den zwei Formen A und B um einen Geschlechtsdimorphismus handelt, ist auszuschließen, weil bei den *Melissiodon*-Populationen der übrigen Fundorte, insbesondere auch der Typuspopulation von *M. dominans*, keine derartigen Geschlechtsunterschiede festzustellen sind, ein solcher sich also generell bei *Melissiodon* in den Molarengrößen nicht bemerkbar macht.

Mehr Wahrscheinlichkeitswert besitzt die Annahme, daß es sich bei den beiden Varianten um zwei ökologisch getrennte Varietäten handelt, die benachbarte Biotope bewohnten, die eine z. B. Wald-, die andere vielleicht Steppenbewohner war. Einem beide Biotope bejagenden Raubtier oder Raubvogel können sehr wohl beide zum Opfer fallen. Ihr gemeinsames Vorkommen in derselben Spalte ließe sich damit befriedigend erklären.

Oder sollten sich in einem solchen „blitzlichtartigen Einzelbild einer Faunenfolge" (DEHM 1950 a, S. 12), das die Fauna einer solch dünnen, fossilführenden Schicht während der Füllung einer Spalte doch zweifellos darstellt, vielleicht doch bereits Faunenveränderungen bemerkbar machen können ? Die Zeitdauer der Füllung einer Spalte ist in geologischer Hinsicht wohl „blitzlichtartig kurz", dürfte aber immerhin einige Jahrzehnte bis Jahrhunderte betragen haben. Während einer solchen Zeitspanne können sehr wohl Umweltänderungen lokalen Charakters (z. B.: Verschiebung der Grenzen zweier benachbarter Biotope, Änderung des Mikroklimas durch Ersetzung des einen Biotops durch einen anderen usw.) auftreten, die es ermöglichen, eine Variante durch eine andere zu ersetzen, sei es durch Umbildung (dann wäre sie bei der gesamten Population sprunghaft in mehreren Merkmalen zu etwa dem gleichen Zeitpunkt erfolgt, was wenig wahrscheinlich ist!), oder durch Einwanderung aus dem benachbarten Biotop infolge der Umweltänderung.

Die Schnaitheimer *Melissiodon*-Fauna birgt also noch mancherlei Ungeklärtes. Unsere gegenwärtigen Kenntnisse über den Charakter der Spaltenfüllungsfaunen erlauben es aber noch nicht, diese Probleme und Fragen schon befriedigend zu lösen.

IV. EINIGE WEITERE, SICH IN DIE ENTWICKLUNGSTENDENZ BERNLOCH-GAIMERSHEIM-WINTERSHOF EINFÜGENDE ODER NAHESTEHENDE ARTEN

Die Ergebnisse des Kapitels III über den Umfang des artspezifischen Variationsbereiches ermöglichen es nunmehr, auch die weniger gut belegten Arten von *Melissiodon* in bezug auf ihre Phylogenie zu untersuchen. Verschiedene Populationen einer Art stimmen in ihrer Ausprägung und Variabilität im allgemeinen gut überein; größere Differenzen, die die Entwicklungsstufe wesentlich verschieben würden, kommen bei artzugehörigen Populationen nicht vor. Ein gewisser geringer Spielraum in der Ausbildung und phylogenetischen Höhe muß den verschiedenen Populationen jedoch zugestanden werden, anderenfalls läuft man Gefahr, eine Art zu starr zu fassen. Die Größe einer Art erwies sich als sehr labil und ist für deren Charakterisierung nur bedingt brauchbar.

Bei größeren Abweichungen und Verschiebungen des Variabilitätsbereiches in mehreren Merkmalen, die eine Änderung des Strukturbildes bedingen, darf man deshalb ohne weiteres eine mehr oder weniger große phyletische Distanz zu der nächstverwandten Vergleichsform annehmen, die dann in einer eigenen Benennung zum Ausdruck kommen muß.

A. *Melissiodon schaubi schaubi* Dehm 1935

Tafel I, Fig. 1; Textabb. 85

1935 *Melissiodon schaubi* n. sp. – Dehm, Ü. tert. Spaltenfüllungen i. Fränk. u. Schwäb. Jura, S. 21, Taf. 4 Fig. 24a–b.

Aus der rupelischen Spaltenfüllung von Ehingen a. D. beschrieb Dehm

1 li. m^1
1 li. m^2

(Sammlung München 1934 VI 6 und 6b)
als eine neue Spezies von *Melissiodon*.

Der m^1 (Abb. 85; Taf. I Fig. 1) zeigt eine noch wenig entwickelte Vorderknospe, die nicht über den labialen Zahnrand vorspringt und den Zahn nur labial nach vorn verlängert. Die Vorderknospenhügel sind nur schwach markiert und werden durch eine Verdünnung des Vordercingulums zwischen sich, die dieses zu einem mauerartigen, geraden Grat gestaltet, erst wenig herausmodelliert. Zwischen lingualem Vorderknospenhügel und Protoconus buchtet sich der Zahn ein; in der Einbuchtung hat sich das linguale Vordercingulum zu einem schwachen, dreikantigen Hügelchen verdickt. Der Protoconus greift mit seinem

Lingualabhang nur wenig über den lingualen Zahnrand vor, der Umriß des m^1 wirkt dadurch schlank und langgestreckt. Der Mesostylsporn inseriert mit seinem Hinterarm am Hinterarm des Mesoconus, der Vorderarm des Mesostylsporns ist sehr schwach ausgebildet und ragt als kurzes, undeutliches Grätchen vom Mesostylsporn ab.

85

Abb. 85. *Melissiodon schaubi schaubi* DEHM; m^1 sin. (Sa. Mü. 1934 VI 6b); Rupelium, Ehingen.

Beim m^2 (dem Spezietypus) inseriert der Mesostylhinterarm in primitiver Weise noch am Mesoconushinterarm. Der Vorderarm des Mesostylsporns hängt beim Ehinger m^2 nur durch eine schwache, dünne Verbindungsstelle mit dem Mesostylsporn zusammen.

Die beiden Molaren besitzen damit in ihrer Struktur äußerst primitive Züge, die sie evolutions- und altersmäßig noch weit vor den chattischen Melissiodonten rangieren lassen. Bis heute waren sie die einzigen bekannten rupelischen Vertreter des Genus *Melissiodon*.

Als nächst verwandt erwies sich nun das reich belegte *Melissiodon* aus der Spaltenfüllung von Bernloch (siehe S. 15 ff.), das in allen wesentlichen Struktureigentümlichkeiten mit dem Ehinger übereinstimmt und deshalb als Repräsentant dieser altertümlichen Art angesehen werden muß. Dank des überaus reichen Materials von Bernloch ließ sich nunmehr ein umfassendes Bild vom Habitus des gesamten Gebisses der ältesten Spezies von *Melissiodon* gewinnen, die beiden Molaren aus Ehingen belegen nur m^{1-2}.

Es herrscht jedoch zwischen den beiden Ehinger Molaren und den m^{1-2} aus Bernloch nicht völlige Übereinstimmung. Unterschiede finden sich bereits in der Größe. Der m^1 von Ehingen fällt seinen Ausmaßen nach deutlich außerhalb des Variabilitätsbereiches der Bernlocher m^1 (Abb. 86) und läßt bereits vermuten, daß die beiden Populationen von *M. schaubi* nicht absolut identisch sind. So lassen sich auch noch folgende strukturelle Unterschiede auffinden:

Die Schmelzgrate und Kronengipfel sind bei den Bernlocher m^1 noch nicht so stark überhöht wie beim Ehinger m^1, dessen Grate zu steileren und höheren Wänden aufgerichtet sind, wodurch die Gruben zwischen ihnen enger und tiefer werden.

Der Lingualabhang des Protoconus greift beim Ehinger m^1 nicht weit über den lingualen Zahnrand vor und verbreitert den Zahn an dieser Stelle nur wenig; bei den Bernlocher m^1 hingegen buchtet sich der Protoconus kräftig über den lingualen Zahnrand vor und verbreitert den Zahn an dieser Stelle stark.

Das linguale Vordercingulum endet bei den Bernlocher m^1 am glatt abfallenden Vorderabhang des Protoconus; beim Ehinger m^1 vermag es sich jedoch, unterstützt durch den wesentlich steileren Einfall des lingualen Protoconusabhangs, noch ein gutes Stück um die Basis des Protoconus zu ziehen.

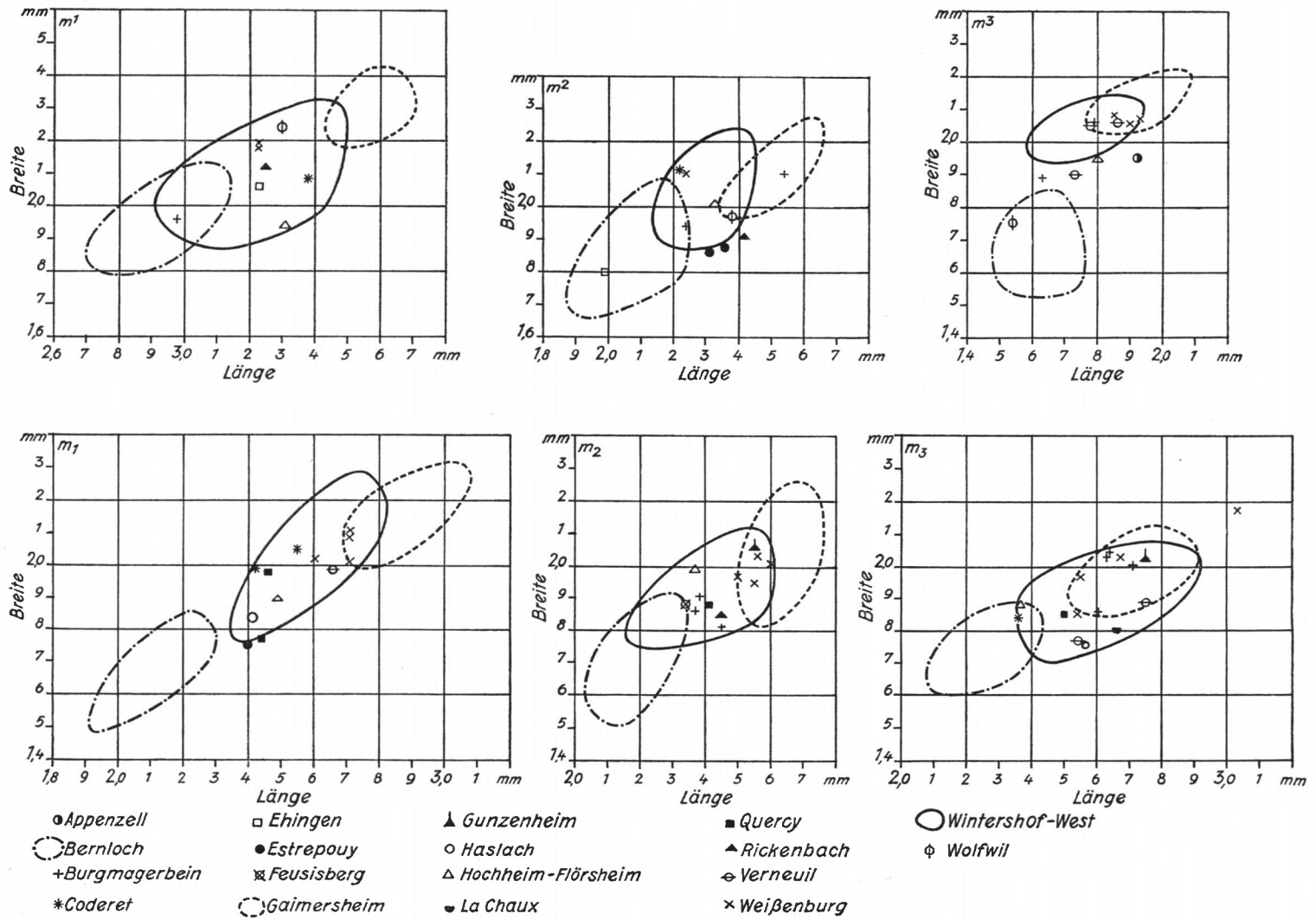


Abb. 86. Zahngrößen von *Melissiodon*.

Der Hinterarm des Protoconus zieht bei den Bernlocher m^1 als ein lingual sich ausbauchendes Grätchen noch ein Stück am Hypoconusvorderabhang hinauf, wodurch die Grube lingual vom Zentralhügel nach außen abgedämmt wird. Beim Ehinger m^1 wendet sich der Hinterarm des Protoconus dagegen betont dem Zahninnern zu und endet frei in der Grube lingual vor dem Zentralhügel, die dadurch zwischen diesem Protoconusarm und dem an der Basis des Hypoconus als Rest noch vorhandenen Verbindungsgrätchen einen Ausgang erhält. Die Grube lingual des Zentralhügels ist beim Ehinger m^1 also nicht mehr geschlossen umwallt.

Die zwischen Paraconus und labialem Vorderknospenhügel gelegene äußere Vorderknospengrube wird beim Ehinger m^1 durch einen hohen Wall zwischen dem labialen Vorderknospenhügel und der vierten Paraconuskante abgeschlossen und dadurch trichterförmig. In Bernloch ist dieser Wall niedrig und die weit flachere, muldenförmige Vorderknospengrube öffnet sich weit nach außen.

Die zwischen den beiden Hypoconushinterarmen gelegene Grube erreicht beim Ehinger m^1 die Tiefe der ihr benachbarten Grube zwischen Hypo- und Metaconus, bei den Bernlocher m^1 ist sie stets weniger tief.

Bei den Bernlocher m^2 lassen sich in Größe (vgl. Abb. 86), Form und Gratverlauf keinerlei Unterschiede gegenüber dem Ehinger m^2, dem Typusexemplar von *M. schaubi*, feststellen. Während jedoch bei den Bernlocher m^2 die Hauptverbindung des Mesostylsporns zum Zentralhügelbereich über dessen Vorderarm geht, erfolgt sie beim Ehinger m^2 über dessen Hinterarm. Der Vorderarm hingegen hat die innige Verbindung mit dem Mesostylsporn aufgegeben und steht mit ihm nur noch im Grunde des Kronenreliefs in schwachem Zusammenhang.

Eine ganze Anzahl unterscheidender Merkmale der Bernlocher Molaren gegenüber denen von Ehingen berechtigen demnach sehr wohl zu der Auffassung, daß es sich um zwei verschiedene Varianten einer Art handelt. Die unterscheidenden Merkmale sind dabei von anderer Qualität als die bisher im Rahmen spezifischer Evolution für wichtig befundenen und ich lege ihnen deshalb einen systematischen Wert vom Range einer Subspezies bei. Ich unterscheide demnach die Bernlocher *Melissiodon*-Population als *Melissiodon schaubi bernlochense* n. subsp. von der Nominatform, *Melissiodon schaubi schaubi* DEHM 1935, aus Ehingen.

Die große Übereinstimmung der Bernlocher m^2 mit dem m^2 von Ehingen, also mit dem Typusexemplar der Spezies, widerspricht dieser Auffassung nicht. Die m^2 machen in ihrer Phylogenese nur eine sehr geringe Entwicklung durch und unterscheiden sich bei den einzelnen Arten kaum. So sind typische Strukturen von Bernloch z. B. noch völlig identisch mit entsprechenden von *M. dominans* (vgl. Abb. 14, Taf. I Fig. 7 u. Abb. 63, Taf. III Fig. 8). Bei der nahen Verwandtschaft des Bernlocher *Melissiodon* mit dem von Ehingen ist deshalb nicht zu erwarten, daß sich deren m^2 in ebenso starkem Maße unterscheiden wie die m^1.

Wie man beim Studium der Bernlocher Variabilität feststellen kann, drückt sich bei den m^1 der Bernlocher Population in der Reduktionsrichtung des vorderen Mesostylarms, am Verhalten des Protoconushinterarms und in der variierenden Form der Grube zwischen den Hypoconushinterarmen bereits unverkennbar die Neigung aus, die für Bernloch charakteristischen, primitiven Merkmale in einer Ehingen ähnlichen Weise umzuformen. Der Ehinger Ausbildungsgrad selbst wird in Bernloch freilich noch nicht erreicht, doch die einzelnen Ehinger Merkmale tauchen, verschieden stark, bereits bei diesem oder jenem Individuum

auf. Diese Beobachtungen deuten, ebenso wie die Größenzunahme beim Ehinger m^1, darauf hin, daß die Bernlocher Varietät von *M. schaubi* etwas primitiver (älter) ist als das *M. schaubi* von Ehingen.

B. *Melissiodon schalki* n. sp.

Tafel IV Fig. 9–18; Textabb. 87–96

1954 *Melissiodon* sp., cf. *quercyi* SCHAUB oder *chatticum* FREUDENBERG. – SCHALK, Geol. Untersuchungen im Ries, S. 132, Taf. I Fig. 21 u. 22.
Melissiodon sp. – SCHALK, Geol. Untersuchungen im Ries, S. 133, Taf. I Fig. 23.

Material:

1 re. m^1
2 li. und 2 re. m^2
1 li. und 1 re. m^3
2 li. und 1 re. m_2
3 li. und 2 re. m_3.

Fragmente sind außerdem noch von folgenden Molaren vorhanden: 1 li. und 1 re. eines m^1 oder m^2, 3 re. m_2, 1 li. m_2 oder m_3.

Sämtliche Stücke befinden sich in der Sammlung München unter den Inventarnummern: 1954 XII 412 bis 414, 483; 1955 XVIII 1–11, 500–501.

Maße siehe Abb. 86.

Fundort: Spaltenfüllung im Weißjura δ bei Burgmagerbein b. Bissingen (Bayer.-Schwaben) (SCHALK 1954, S. 106, Abb. a).

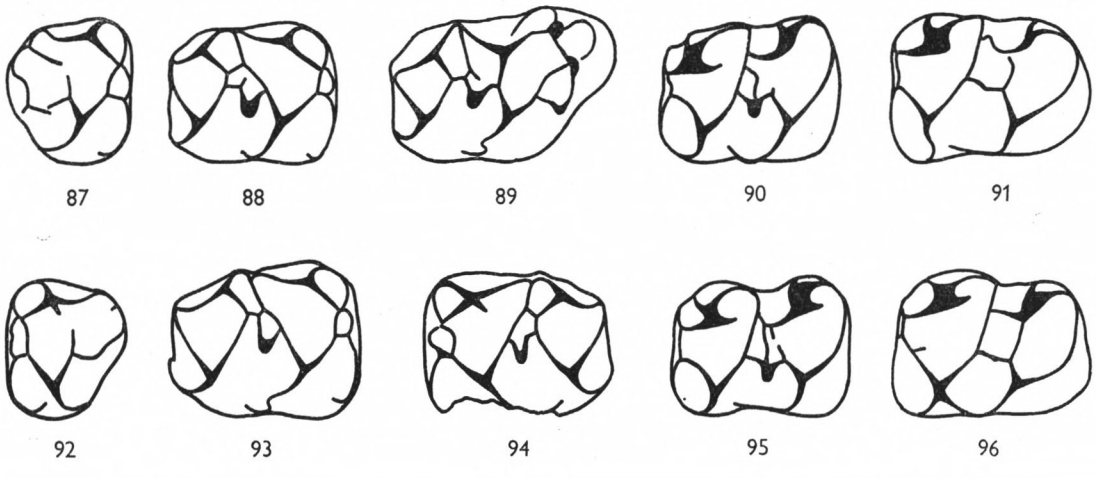


Abb. 87–96. *Melissiodon schalki* n. sp.; Chattium, Burgmagerbein. – 87. m^3 dext. (Sa. Mü. 1955 XVIII 1). – 88. m^2 dext. (Sa. Mü. 1955 XVIII 6). – 89. m^1 dext. (Holotypus) (Sa. Mü. 1954 XII 414). – 90. m_2 sin. (Sa. Mü. 1954 XII 412). – 91. m_3 sin. (Sa. Mü. 1955 XVIII 500). – 92. m^3 sin. (Sa. Mü. 1955 XVIII 10). – 93. m^2 dext. (Sa. Mü. 1955 XVIII 3). – 94. m^2 sin. (Sa. Mü. 1955 XVIII 7). – 95. m_2 sin. (Sa. Mü. 1954 XII 483). – 96. m_3 sin. (Sa. Mü. 1955 XVIII 2).

1. Holotypus

Wenig angekauter rechter m^1 (Sammlung München 1954 XII 414) (Taf. IV Fig. 12; Abb. 89).

Die Vorderknospe des m^1 ist in bezug auf den Entwicklungsgrad recht primitiv gestaltet. Eine Hügelform ist bei beiden Vorderknospenhügeln zwar schon erkennbar, sie sind aber noch sehr wenig voluminös und nicht prägnant modelliert. Verbunden sind die beiden Vorderknospenhügel durch einen geraden Grat. Vor diesem hat sich zwischen die beiden Vorderknospenhügel eine kleine, trichterförmige Grube in die Vorderknospe eingesenkt. Diese ist noch wenig tief und formt die beiden Vorderknospenhügel erst in ihrem obersten Teil aus dem die Vorderknospe darstellenden, mächtig nach vorn aufgeblähten Vordercingulum heraus. Der gegenüber dem lingualen bedeutend schwächer entwickelte labiale Vorderknospenhügel vermag trotz seines noch geringen Volumens bereits ein wenig über den labialen Zahnrand vorzuragen; die Vorderknospe ist damit scheinbar ein wenig labialwärts verschoben. Lingual buchtet sich der Zahnrand zwischen Protoconus und lingualem Vorderknospenhügel nur wenig ein; der Protoconus greift mit seinem glatt abfallenden Lingualabhang kaum über den lingualen Zahnrand vor. In der Bucht zwischen lingualem Vorderknospenhügel und Protoconus verstärkt sich das linguale Vordercingulum zu einer kleinen Hügelbildung, die durch ein Grätchen mit dem Protoconusvorderarm verbunden ist und damit die Form eines mit seinen Schenkeln sehr stark divergierenden V erhält.

Der Mesostylsporn inseriert mit seinem Hinterarm am Mesoconushinterarm, der Vorderarm des Mesostylsporns ragt als kurzer Sporn frei endend in die Zahnmitte.

2. Die übrigen Belege der Zahnreihen

m^2: Von den vier m^2 inseriert der Hinterarm des Mesostylsporns 3 × am Metaconusvorderarm (Abb. 88 u. 94; Taf. IV Fig. 9 u. 11) und nur 1 × noch in primitiver Weise am Mesoconushinterarm (Abb. 93 ; Taf. IV Fig. 10). Bei einem der Molaren (Abb. 88; Taf. IV Fig. 11) ragt vom Zentralhügelhinterarm ein kurzer Sporn gegen den Mesostylsporn.

m^3: Im Erscheinungsbild seiner Struktur ist zwar jeder der beiden m^3 individuell verschieden ausgeprägt, doch ist die allgemeine strukturelle Grundlage bei beiden dieselbe: Der Mesostylsporn als Verlängerung des Protoconushinterarms befindet sich in Burgmagerbein in Auflösung, sein medialer, den Mesostylvorderarm darstellender Abschnitt ist im Begriffe, sich nach vorne gegen den eine vierte Kante ausbildenden Paraconus zu wenden. Äußerst reduziert und vereinfacht ist die Region der hinteren Haupthügel, die im wesentlichen als konstante Strukturelemente nur noch den Metaconusvorderarm und den zentralen Längsgrat ausbilden.

Von diesem Grundbauplan der Burgmagerbeiner m^3-Struktur zeigen die beiden Exemplare nun individuell verschiedene Ausprägungen. Das eine (Abb. 92; Taf. IV Fig. 15) besitzt bereits eine ganz deutliche vierte Paraconuskante, der sich der – als Mesostylvorderarm geltende – Fortsatz des Protoconushinterarms eindeutig zuwendet, sie aber noch nicht erreicht, und hat den Mesostylsporn selbst sowie das Rudiment des Hypoconusvorderarms völlig reduziert; das andere (Abb. 87; Taf. IV Fig. 16) besitzt einen ausgesprochen dreikantigen Paraconus, einen die äußere hintere Zahnecke erreichenden, jedoch

unterbrochenen Mesostylsporn, und noch eine Andeutung des Hypoconusvorderarms. Der zentrale Längsgrat ist dafür sehr geschwächt und unvollkommen ausgebildet.

Im Umriß fallen die m^3 etwa zwischen die Umrißtypen von *M. schaubi bernlochense* n. subsp. und von *M. dominans*. Der bei *M. schaubi bernlochense* etwa gleichseitig dreieckig gerundete Umriß hat sich in Burgmagerbein etwas verkürzt und durch eine schwache Eindellung des hinteren lingualen Zahnrandes, der durch das Fehlen einer cingulumförmigen Begrenzung einen abgeschnittenen Eindruck macht, bereits starke Anklänge an den Umriß der *dominans*-Gruppe erhalten.

Der m_1 ist unbekannt.

m_2: Der Entoconidvorderarm erreicht in jedem Falle den vorderen Mittelsporn und ist mit diesem fest verbunden. Der Mesostylidsporn inseriert gleich oft (je 3 ×) am Zentralhügel (Abb. 90 u. 95; Taf. IV Fig. 13 u. 14) oder bereits in fortschrittlicher Weise an dessen Vorderarm. Mit dem Entoconidvorderarm ist der Mesostylidsporn noch 4 × verbunden (Abb. 95; Taf. IV Fig. 13), in 2 Fällen besitzt er bereits die fortschrittlichere direkte Verbindung zum vorderen Mittelsporn (Abb. 90; Taf. IV Fig. 14). Bemerkenswerterweise besitzt der m_2 in Burgmagerbein bereits in 3 Fällen (bei 5 vergleichbaren Exemplaren) einen kurzen, accessorischen, zweiten Mesostylidsporn am Zentralhügelhinterarm (Abb. 90 u. 95; Taf. IV Fig. 13 u. 14).

m_3: Der Entoconidvorderarm erreicht stets den vorderen Mittelsporn, der Mesostylidsporn ist bei 4 von 5 Exemplaren noch in altertümlicher Weise mit dem Entoconidvorderarm verbunden (Abb. 96; Taf. IV Fig. 17). Nur in einem einzigen Falle (Abb. 91; Taf. IV Fig. 18) hat sich der Mesostylidsporn etwas vom Entoconidvorderarm abgelöst.

Die Innenhügel der unteren Molaren sind ganz schwach quergedehnt, doch treten sie solchermaßen erst in angekautem Zustande in Erscheinung.

In ihrer Größe (Abb. 86) halten sich die Burgmagerbeiner Molaren etwa im Variabilitätsbereich der Molaren von Wintershof-West, besitzen also mittlere Größe.

3. Beziehungen

In der strukturellen Ausbildungsweise der Vorderknospe des m^1 zeigt sich ein geringer Evolutionsfortschritt gegenüber Bernloch. Zwar ist der Verbindungsgrat zwischen den beiden Vorderknospenhügeln in Burgmagerbein gerade und noch nicht abgeknickt, doch beginnt sich vor ihm die in Bernloch entstandene Verdünnungsstelle des Vordercingulums zwischen den beiden Vorderknospenhügeln in Burgmagerbein bereits ein wenig in die Vorderknospe einzusenken. Damit ist die allmähliche Trennung der Vorderknospe in zwei selbständige Hügel eingeleitet. Diese haben sich gegenüber Bernloch etwas gekräftigt; der labiale Vorderknospenhügel wölbt seinen Außenabhang dabei schon etwas über den labialen Zahnrand vor und verschiebt die Vorderknospe dadurch scheinbar etwas labialwärts.

Auch die Bucht zwischen lingualer Vorderknospe und Protoconus ist beim Burgmagerbeiner m^1 nicht mehr so stark entwickelt wie in Bernloch, ebenso greift der glatt abfallende linguale Protoconusabhang nicht mehr so stark über den lingualen Zahnrand vor wie dort,

entspricht in dieser Beziehung vielmehr Ehingen, das sich aber durch das noch um den Protoconus greifende Vordercingulum als unmittelbarer Vorfahre des Burgmagerbeiner *Melissiodon* ausschließt.

Im Zentralhügelbereich besitzt der m^1 in ausgesprochenem Maße noch die primitive Struktur von *M. schaubi.*

Entwicklungsmäßig betrachtet, bieten sich also mit dem Burgmagerbeiner *Melissiodon* alte Strukturen in einem neuen, auf die modernen Arten weisenden Gewande dar.

Die Mischung aus primitivem und fortschrittlichem Entwicklungsgrad zeigen auch die m^2. Während in Bernloch der Hinterarm des Mesostylsporns etwa gleich oft am Metaconusvorderarm oder am Zentralhügelhinterarm inseriert, sitzt er in Burgmagerbein nur noch in einem Viertel aller Fälle am Mesoconushinterarm an. Die Burgmagerbeiner Population als solche ist also deutlich fortschrittlicher, besitzt aber noch alte Merkmalsausprägungen. Bei den Gaimersheimer m^2 sind diese prozentual noch seltener geworden und treten dort nur noch ausnahmsweise auf.

Die m^3 weisen noch die primitive Grundstruktur von *M. schaubi bernlochense* auf, sind in ihrem hinteren Zahnteil jedoch geringfügig spezifisch modifiziert. In ihrem Umriß erlangen sie bereits eine Vorstufe zu dem der jungen *dominans*-Ausprägung. Eine vermittelnde Stellung zwischen Bernloch und den jüngeren Arten nehmen die m^3 auch in bezug auf die Ausbildung der vierten Paraconuskante ein sowie in dem Versuch, mit dem Protoconushinterarm Verbindung zum Paraconus zu erlangen.

Die m_2 besitzen im Ansatzpunkt des Mesostylidsporns am Zentralhügel oder gar dem Zentralhügelvorderarm sowie im Erwerb des accessorischen, zweiten Mesostylidsporns Eigenschaften, die sie entwicklungsgradual weit über die Bernlocher Population erheben und auf die Entwicklungsstufe der chattischen Arten *M. quercyi* und *M. chatticum* stellen. In der direkten Verbindung des Mesostylidsporns mit dem vorderen Mittelsporn, die in etwa einem Drittel aller Fälle durchgeführt ist, besitzen die Burgmagerbeiner m_2 ebenfalls ein sehr modernes Element des Zahnbaues. Die Verbindung des Entoconidvorderarms mit dem vorderen Mittelsporn dürfte noch im Rupel endgültig erreicht worden sein.

Die m_3 sind durch die Verbindung des Mesostylidsporns mit dem Entoconidvorderarm recht altertümlich gestaltet und schließen sich in dieser Eigenschaft noch eng an die Bernlocher Population an. In der steten Verbindung des Entoconidvorderarms mit dem vorderen Mittelsporn gehen sie aber deutlich über deren Variabilitätsbereich hinaus und haben hierin den Ausbildungsmodus der jüngeren Arten erreicht.

Bei den *Melissiodon*-Molaren aus Burgmagerbein verbinden sich also in prägnanter Weise primitive Merkmale der Struktur mit solchen fortschrittlicherer Entwicklungsstufen. Die altertümlichen Merkmale schließen die Spezies noch sehr eng an *M. schaubi* an und lassen sie als einen geringfügig weiterentwickelten Abkömmling der Bernlocher Varietät erscheinen. In ihren progressiven Entwicklungszügen erreichen sie bereits Ausprägungsformen chattischer Melissiodonten und stellen speziell eine Verbindung her zu den Arten des älteren Chattiums, *M. quercyi* (S. 60 ff.) und *M. chatticum.* Sie dürften damit ein echtes Bindeglied darstellen zwischen den rupelischen Vertretern der Gattung, im besonderen *M. schaubi bernlochense*, und den chattischen Descendenten dieser Form, *M. quercyi* und *M. chatticum.*

Altersmäßig stellen sich die Burgmagerbeiner *Melissiodon*-Molaren nach ihrem wesentlich geringeren Entwicklungsgrad als bedeutend älter heraus als *M. chatticum*. FREUDENBERG schreibt *M. chatticum* mit der Gaimersheimer Spaltenfüllung ein frühes chattisches Alter zu. SCHALK stellt die Burgmagerbeiner Spaltenfüllung in das Oberoligocän und vergleicht sie speziell mit der von Gaimersheim. Da die Burgmagerbeiner Fauna ihrem Gesamtcharakter nach zweifellos bereits dem Chattium angehört, Gaimersheim aber noch in das Unter-Chattium zu stellen ist, ergibt sich als Alter der Burgmagerbeiner Spaltenfüllung ältestes Chattium, während Gaimersheim in das jüngere Unter-Chattium zu stellen wäre.

Die Burgmagerbeiner *Melissiodon*-Molaren lassen sich also auf keine der in Betracht kommenden, bekannten Spezies (*M. schaubi*, *M. quercyi* und *M. chatticum*) allein beziehen und stimmen in ihrem strukturellen Bau mit keiner entwicklungsmäßig überein. Es handelt sich bei ihnen um eine neue Art, die ich nach ihrem Entdecker, Herrn Diplom-Geologen Dr. KARL SCHALK, benenne: *Melissiodon schalki* n. sp.

Diagnose

Mittelgroße Spezies von *Melissiodon* SCHAUB 1920 mit folgenden Besonderheiten im Molarenbau:

m^1: Vorderknospe labial sehr wenig gegenüber dem Zahn verschoben; Vorderknospenhügel hügelförmig angelegt, aber noch sehr schwach entwickelt und nicht bis zur Basis des Kronenreliefs modelliert; Verbindungsgrat zwischen den beiden Vorderknospenhügeln gerade; Cingulumhügel klein, V-förmig mit weit divergierenden Schenkeln; schwache linguale Einbuchtung des Zahnes an der Stelle des Cingulumhügels; Protoconus verbreitert den Zahn lingual wenig; Mesostylsporn mit frei endendem Vorderarm und *einem* Hinterarm.

m^2: Insertionsstelle des Mesostylhinterarms variabel, meist am Metaconusvorderarm.

m^3: Im Umriß kürzer als breit, mit schwacher Einwölbung des lingualen hinteren Zahnrandes; Paraconus drei- oder vierkantig; Protoconushinterarm sich nach vorn gegen den Paraconus zu wendend, aber nicht mit ihm verbunden; sehr stark reduziertes und vereinfachtes Relief im hinteren Zahnteil.

Untere Molaren mit schwach quergedehnten Innenhügeln.

m_1: ist unbekannt.

m_2: Entoconidvorderarm erreicht den vorderen Mittelsporn; Mesostylidsporn inseriert am Zentralhügel oder am Zentralhügelvorderarm: Mesostylidsporn mit dem Entoconidvorderarm oder dem vorderen Mittelsporn verbunden; häufige Ausbildung eines accessorischen, zweiten Mesostylidsporns.

m_3: Entoconidvorderarm mit dem vorderen Mittelsporn, Mesostylidsporn mit dem Entoconidvorderarm verbunden.

C. *Melissiodon quercyi* SCHAUB 1920

Tafel IV Fig. 21; Textabb. 97

1920 *Melissiodon Quercyi* nov. gen. nov. spec. – SCHAUB, Mel. nov. gen., S. 43–47, Abb.
1925 *Melissiodon Quercyi* SCHAUB. – SCHAUB, Hamsterartige Nagetiere, S. 68–71, Taf. IV Fig. 11.
1951 *Melissiodon quercyi* SCHAUB. – SCHAUB in STEHLIN & SCHAUB, Trigonodontie d. Nager, S. 341, Fig. 599.

SCHAUB beschrieb 1920

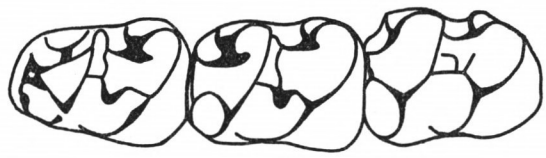
1 li. Unterkiefer-Fragment mit m_{1-3}

aus den Phosphoriten des Quercy als Typus einer neuen Art, auf die er das Genus *Melissiodon* gründete.

Außer diesem (Inventarnummer Q. T. 989) (Abb. 97; Taf. IV Fig. 21) besitzt das Naturhistorische Museum Basel aus Quercy noch

1 li. Unterkiefer-Fragment mit m_1 (Q. T. 826).

Die Typus-Mandibel weist deutlich auf einen fortschrittlicheren Abkömmling des Bernlocher Variationskreises hin. Seine Molarenstrukturen lassen sich unmittelbar auf die Bernlocher Evolutionstendenzen – sichtbar in der individuellen Variation – zurückführen. Die Entwicklungshöhe von *M. schalki* n. sp. wird dabei noch überschritten.



97

Abb. 97. *Melissiodon quercyi* SCHAUB; m_{1-3} sin. (Holotypus) (Mus. Basel Q. T. 989); Quercy.

m_1: Der Zentralhügelbereich des m_1 der Typusmandibel stellt sich mit der Insertion des Mesostylidsporns am Zentralhügelvorderarm als das höchstentwickelte Extrem des Bernlocher Variationsbereiches dar. Wie auch der Ansatzpunkt des Mesostylidsporns unmittelbar vor dem Zentralhügel bei dem m_1 der zweiten aus Quercy vorhandenen Mandibel zeigt, ist dieses evoluierte Stadium des m_1 kein zufälliger Sonderfall, sondern gehört als wichtiges Kriterium zur Artcharakteristik von *M. quercyi*.

Die Vorderknospe ist gegenüber Bernloch nun deutlich zweigeteilt, die Vorderknospenhügel sind bereits ein wenig voluminös entwickelt. Die Trennung der beiden Hügel ist aber noch nicht sehr scharf, so daß sie bei tiefer Abkauung (wie an dem m_1 der Typusmandibel) wieder miteinander verschmelzen können.

Das labiale Vordercingulum greift nur wenig über die linguale Zahnhälfte vor und erweist durch den ständigen Besitz einer mehr oder minder kräftigen Hügelanschwellung – in Bernloch noch eine große Seltenheit – ebenfalls ihren evoluierteren Charakter. Bei dem m_1 der Typusmandibel ist dieses Cingulumhügelchen schon ziemlich ansehnlich entwickelt, bei dem m_1 der zweiten Quercy-Mandibel noch wenig ausgeprägt. Der Cingulumhügel befindet sich demnach bei *M. quercyi* gerade in einem Stadium kräftiger Evolution.

m_2: Wie am m_1, so zeigt sich auch am m_2 von Quercy seine Descendenz aus der Bernlocher Variabilität. Die bei dem m_2 von Abb. 25 (Taf. I Fig. 19) in Bernloch bereits angedeutete Verlagerung der Insertion des Mesostylidsporns vom Zentralhügelhinterarm zum Zentralhügel ist in Quercy nunmehr durchgeführt. Gleichzeitig hat der Entoconidvorderarm Verbindung mit dem vorderen Mittelsporn erhalten, ein Merkmal, das in Bernloch ebenfalls erst in einem einzigen Falle (Abb. 24; Taf. I Fig. 18) aufgetreten ist.

Diese beim m_2 der Typusmandibel vorliegende Ausbildungsweise des Zentralhügelbereichs halte ich als typisch für *M. quercyi* und fasse sie als durchschnittlichen Regelfall auf.

m_3: Als nicht typisch für *M. quercyi* halte ich dagegen die beiden Mesostylidsporne am m_3 der Typusmandibel. Der hintere dieser beiden Sporne endet frei, während sich der vordere an den vorderen Mittelsporn anlehnt. Ein doppelter Mesostylidsporn ist als Ausnahme ja auch bei einem m_3 von *M. chatticum* zu finden (Abb. 55; Taf. II Fig. 22) und dort als aberrante Erscheinung eindeutig zu bestimmen.

Großen Wert als Gradmesser der Evolutionshöhe hat hingegen der den vorderen Mittelsporn erreichende Entoconidvorderarm, der nun keinerlei Beziehung zum Mesostylidsporn mehr besitzt.

Die Innenhügel der Mandibular-Molaren sind bereits quergedehnt und sprechen damit ebenfalls für einen gegenüber *M. schaubi bernlochense* progressiveren Evolutionsgrad.

In ihrer Größe (Abb. 86) fallen die Molaren etwa in die Mitte des Variationsbereiches des Genus, im Länge:Breite-Verhältnis entsprechen sie durchaus den bei den übrigen Arten üblichen Proportionen. Die von SCHAUB seinerzeit festgestellten Breitedifferenzen zu *M. emmerichi* liegen im Rahmen des individuellen Variationsbereiches, sind also rein zufälliger Natur (der m_1 der zweiten Quercy-Mandibel ist überdies etwas breiter als der m_1 von *M. emmerichi*). Der Länge:Breite-Index liefert für die Bestimmung von *Melissiodon*-Molaren keinerlei Anhaltspunkte.

Die nahe Beziehung von *M. quercyi* zu *M. schaubi* ist auf Grund ihrer Ableitbarkeit von dieser Spezies evident, die Vermutung DEHMS (1935, S. 21), „daß *M. schaubi* möglicherweise einen kleineren Vorgänger von *M. quercyi* darstellt", hat sich bestätigt.

Gegenüber *M. schalki* erweist sich *M. quercyi* durch den Bau des m_3 als höher entwickelt. Ein Vergleich der Variabilitätsbereiche der m_2 entfällt leider infolge des geringen Materials von *M. quercyi*, der m_1 ist bei *M. schalki* nicht belegt. Der gesamten Entwicklungshöhe nach dürfte *M. schalki* aber zwischen *M. schaubi* und *M. quercyi* vermitteln.

Die gesamte Ausbildungsweise der Molarenstrukturen von *M. quercyi* verbindet diese Spezies aber auch sehr nahe mit *M. chatticum*, mit dem es etwa auf gleicher Entwicklungsstufe steht. Abgesehen von seiner geringeren Größe (Abb. 86) verlängert beim m_1 von *M. quercyi* das labiale Vordercingulum mit dem Cingulumhügel den labialen Zahnteil noch nicht wesentlich nach vorne, auch die Teilung der Vorderknospe ist noch nicht so weit fortgeschritten wie bei *M. chatticum*. Andererseits wiederum ist die Vorderknospe bei *M. quercyi* bereits massiger, voluminöser entwickelt als bei *M. chatticum*. Diese beiden Spezies in eine genealogische Reihe zu bringen, verbietet sich danach. Es dürfte sich bei ihnen wohl um zwei Ausprägungen eines älteren chattischen Formenkreises handeln, die getrennt voneinander eine etwa gleichsinnige Entwicklung durchgemacht haben. Ihre verwandtschaftlichen Beziehungen zueinander sind dabei sehr eng geblieben.

Nach dem phylogenetischen Ausbildungsgrad seiner Molaren läßt sich *Melissiodon quercyi* SCHAUB 1920 folgendermaßen

diagnostizieren:

Mittelgroße Spezies von *Melissiodon* SCHAUB 1920 mit folgenden Besonderheiten im Molarenbau:

Untere Molaren mit quergedehnten Innenhügeln.

m_1: Vorderknospe den Zahn gegenüber m_2 und m_3 nicht verlängernd; Vorderknospenhügel schwach getrennt, aber bereits mäßig voluminös entwickelt und als selbständige Hügel ausgebildet; labiales Vordercingulum nicht über den lingualen Zahnteil vorragend, mit deutlicher, aber noch gering entwickelter und in ihrer Stärke sehr variablen Hügelbildung; Insertion des Mesostylidsporns am Zentralhügelvorderarm.

m_2: Mesostylidsporn am Zentralhügel ansitzend; Entoconidvorderarm erreicht den vorderen Mittelsporn; Mesostylidsporn erreicht den Entoconidvorderarm.

m_3: Entoconidvorderarm mit dem vorderen Mittelsporn verbunden; Mesostylidsporn endet frei.

D. *Melissiodon schröderi* n. sp.

Tafel IV Fig. 1–8; Textabb. 98–105

Material:

1 li. und 1 re. m^1
1 li. m^2
1 li. und 2 re. m^3
2 li. und 2 re. m_1
3 li. und 1 re. m_2
3 li. und 1 re. m_3,

sowie die Fragmente je eines re. m^1 und m_2.

Sämtliche Stücke befinden sich in der Sammlung München unter den Inventarnummern: 1955 VIII 1–20.

Maße siehe Abb. 86.

Fundort: Spaltenfüllung im Weißjura δ bei Weißenburg i. Bay. (Fränkischer Jura).

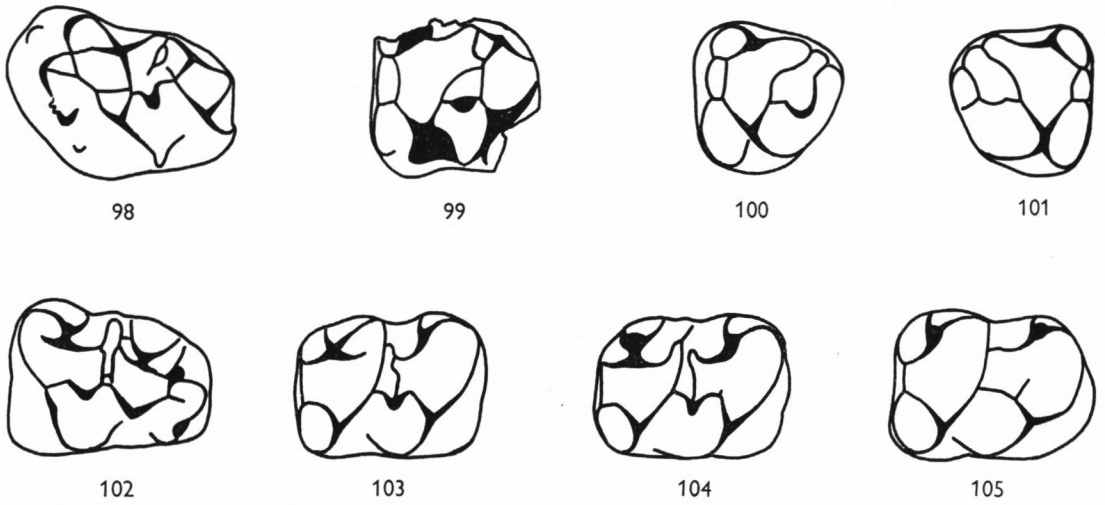


Abb. 98–105. *Melissiodon schröderi* n. sp.; Chattium, Weißenburg. – 98. m^1 sin. (Holotypus) (Sa. Mü. 1955 VIII 1). – 99. m^2 sin. (Sa. Mü. 1955 VIII 16). – 100. m^3 sin. (Sa. Mü. 1955 VIII 20). – 101. m^3 dext. (Sa. Mü. 1955 VIII 17). – 102. m_1 dext. (Sa. Mü. 1955 VIII 2). – 103–104. m_2 sin. (Sa. Mü. 1955 VIII 6, 4). – 105. m_3 sin. (Sa. Mü. 1955 VIII 10).

1. Holotypus

Kaum angekauter linker m^1 (Sammlung München 1955 VIII 1) (Taf. IV Fig. 1; Abb. 98).

Die Vorderknospe ist durch eine tiefe, bis auf den Grund des Zahnreliefs reichende Trichtergrube in zwei vollständig getrennte, kräftige Vorderknospenhügel geteilt, der Verbindungsgrat zwischen diesen ist tief abgeknickt. Der linguale Vorderknospenhügel besitzt die Gestalt des Protoconus, ist ihm gegenüber aber um etwa 90° verdreht. Der labiale Vorderknospenhügel ist pyramidenförmig; sein schön gerundeter Außenabhang greift mäßig über den labialen Zahnrand vor und verschiebt die Vorderknospe damit scheinbar labialwärts. Zwischen lingualem Vorderknospenhügel und Protoconus erhebt sich ein kräftiger Cingulumhügel, der infolge schwach ausgebildeter Vorder- und Hinterkanten

einen halbmondförmigen Eindruck macht. Die beiden Halbmondarme divergieren sehr stark, die Öffnung des Halbmondes zeigt in den Zahnbereich zwischen Paraconus und labialem Vorderknospenhügel. Der linguale Zahnrand zwischen Protoconus und lingualem Vorderknospenhügel verläuft gerade. Der Protoconus verbreitert den Zahn lingual nur wenig. Der Mesostylsporn inseriert mit seinem Hinterarm an der Vereinigungsstelle von Mesoconushinterarm mit den Vorderarmen von Meta- und Hypoconus, der Vorderarm des Mesostylsporns endet frei. Der Mesostylsporn selbst gabelt sich nahe dem lingualen Zahnrand in zwei Äste, deren hinterer sich nach Passieren des Mesostylhinterarms wieder mit dem vorderen vereinigt.

Die mittlere der drei zwischen den Vorderknospenhügeln und den vorderen Haupthügeln gelegenen Gruben wird durch zwei Verbindungsgrätchen in 3 Einzelgruben unterteilt. Das vordere Verbindungsgrätchen zieht in der Verlängerung der gratartigen Medialkante des labialen Vorderknospenhügels zu dem bis in den Medialarm des lingualen Vorderknospenhügels verlängerten Protoconusvorderarm, das hintere verbindet den Protoconusvorderarm mit dem medialen Hinterarm des Paraconus.

2. Die übrigen Belege der Zahnreihen

m^1: Wie der zweite vorhandene m^1 aus Weißenburg zeigt, gehören die beiden Trennungsgrätchen der mittleren Vorderknospengrube zum festen Bestand an Artkriterien dieser Spezies. Auch an dem m^1-Fragment (ihm fehlt die Vorderknospe) ist das hintere Verbindungsgrätchen zwischen Protoconusvorderarm und medialem Paraconushinterarm vorhanden, wenn es auch unterbrochen ausgebildet ist und damit eine gewisse Variabilität anzeigt.

Variabel ist auch die Ausbildungsweise der Grätchen im Zentralhügelbereich. Bei dem m^1-Fragment ist der Mesostylsporn als einfaches Grätchen ausgebildet, sein kurzer Hinterarm inseriert am Mesoconushinterarm, der Vorderarm endet frei. Der Mesostylsporn des zweiten m^1 entspricht in seiner Ausbildungsweise dagegen dem verdoppelten des Holotyps, besitzt außerdem aber einen zweiten Hinterarm (der innere inseriert am Mesoconushinterarm, der äußere am Metaconusvorderarm) und erreicht mit seinem Vorderarm den medialen Paraconushinterarm.

Die Trichtergrube zwischen den beiden Vorderknospenhügeln ist bei dem zweiten m^1 nicht ganz so tief wie beim Typus, der halbmondförmige Cingulumhügel etwas schwächer. Seine Öffnung richtet er gegen den Paraconus.

m^2: Der m^2 (Abb. 99; Taf. IV Fig. 2) ist hinten ebenso breit als vorne, seine Länge übertrifft die Breite nur um weniges.

Mit diesem subquadratischen Umriß weicht er beträchtlich von den m^2 der übrigen Arten ab, doch läßt sich anhand dieses einen Exemplars nicht entscheiden, ob diese Eigentümlichkeit ein die Art charakterisierendes Merkmal ist.

Im Zentralhügelbereich entspricht der Verlauf der Grätchen dem in Abb. 38 (Taf. II Fig. 10) von Gaimersheim: der Mesostylsporn biegt vor Erreichen seiner Arme nach hinten und endet unabhängig von seinem Hinterarm am Metaconusvorderarm.

m^3: Der Paraconus des m^3 ist bei allen 3 Exemplaren ausgesprochen dreikantig. Der Mesostylsporn ist stets vollständig ausgebildet und erreicht immer die hintere äußere Zahnecke.

Der rudimentäre Hypoconusvorderarm kann noch deutlich ausgebildet (Abb. 101; Taf. IV Fig. 4), aber auch schon völlig reduziert sein (Abb. 100; Taf. IV Fig. 3). Dementsprechend ist auch die hinter dem medialen Metaconusvorderarm gelegene Grube unterschiedlich entwickelt.

Der zentrale Längsgrat ist nur in Abb. 100 (Taf. IV Fig. 3) noch fest mit dem Protoconushinterarm verbunden, bei den beiden anderen m^3 hängt er bloß an seiner Basis noch durch eine dünne Verbindungsstelle mit ihm zusammen (Abb. 101; Taf. IV Fig. 4). Der zentrale Längsgrat verläuft nicht gerade auf den nahe dem lingualen Zahnrand liegenden Kraftpunkt zu, sondern etwas lingual ausgebuchtet. Dadurch erhält dieser Kraftpunkt nebst den benachbarten Gratteilen U-förmige Gestalt. Durch den reduzierten Hypoconusvorderarm rundet sich seine Lingualkante ab und gleichzeitig wird er noch etwas verstärkt (Abb. 100; Taf. IV Fig. 13). Die Ausprägung dieses Zahnteiles weist damit in gewisser Beziehung auf die von *M. dominans* hin.

Im Umriß sind die m^3 dreieckig gerundet.

m_1: Die mächtig entwickelte Vorderknospe der m_1 verlängert den Zahn gegenüber den m_2 und m_3 stark. Der Cingulumhügel ist stets sehr voluminös entwickelt und meist (3 ×) mit dem lingualen Vorderknospenhügel verbunden (Abb. 102; Taf. IV Fig. 5), nur 1 × mit dem labialen. Die Vorderknospenhügel sind scharf voneinander getrennt, durch einen kurzen, geraden Grat aber noch miteinander verbunden. Geringes Volumen besitzt noch der labiale Vorderknospenhügel, der linguale ist jedoch außerordentlich kräftig entwickelt und bildet einen stattlichen Eckpfeiler in der lingualen vorderen Zahnecke. Das an und für sich weit vorgezogene labiale Vordercingulum mit dem Cingulumhügel verlängert den labialen Zahnteil deshalb kaum mehr über den lingualen.

Der stets vollständig ausgebildete Mesostylidsporn inseriert immer am Zentralhügelvorderarm.

m_2: Bei allen 4 m_2 inseriert der Mesostylidsporn am Zentralhügel und erreicht mit 1 Ausnahme, in der er am vorderen Mittelsporn endet, stets den Entoconidvorderarm (Abb. 103 und 104; Taf. IV Fig. 6 u. 7). Dieser ist bei 3 Exemplaren fest mit dem vorderen Mittelsporn verbunden (Abb. 103; Taf. IV Fig. 6), 1 × erreicht er ihn nicht ganz (Abb. 104; Taf. IV Fig. 7). Eine leichte Andeutung eines kurzen, zweiten Mesostylidsporns am Mesoconushinterarm zeigt sich ebenfalls bei dem m_2 von Abb. 104 (Taf. IV Fig. 7).

m_3: Bei den m_3 ist der Entoconidvorderarm immer fest mit dem vorderen Mittelsporn verbunden, der Mesostylidsporn endet stets frei (Abb. 105; Taf. IV Fig. 8).

Die Innenhügel der unteren Molaren sind quergedehnt.

In ihrer Größe (Abb. 86) fallen die Weißenburger *Melissiodon*-Molaren etwa in den Variationsbereich der größeren von Wintershof-West bzw. der kleineren von Gaimersheim, sie liegen also über dem Durchschnitt der mittleren Größe.

3. Beziehungen

In bezug auf Entwicklungshöhe und Ausprägung der Molarenstrukturen sind die Beziehungen des Weißenburger *Melissiodon* zu den chattischen Arten *M. quercyi* und *M. chatticum* sehr eng. In der Anlage und Ausbildung des Zentralhügelbereichs bei den un-

teren Molaren entspricht es durchaus der Entwicklungsstufe dieser beiden Spezies, schließt sich wegen des verlängerten m_1 aber näher an die Gaimersheimer Form an. *M. quercyi* läßt sich außer durch diese veränderten Proportionen des m_1 sowie durch seine merklich geringere Größe (vgl. Abb. 86) auch noch durch wesentliche Unterschiede in der Entwicklungsweise der Vorderknospe des m_1 als unmittelbare, nächste Vergleichsform ausschließen: Die Trennung der beiden Vorderknospenhügel ist in Weißenburg vollständig erreicht, bei *M. quercyi* noch nicht ganz bis auf den Grund des Kronenreliefs durchgeführt. – Lingualer Vorderknospenhügel und der Cingulumhügel sind in Weißenburg bedeutend kräftiger entwickelt als bei *M. quercyi*. – Das labiale Vordercingulum ist bei *M. quercyi* mit beiden Vorderknospenhügeln verbunden, in Weißenburg sind diese durch einen tiefen Graben vollständig voneinander getrennt und das labiale Vordercingulum ist mit dem lingualen Vorderknospenhügel verbunden.

Mit *M. chatticum* sind dagegen oft weitgehende Übereinstimmungen in Einzelheiten des Strukturbildes gegeben. So sind nicht nur die Zentralhügelbereiche der unteren Molaren in ihrer strukturellen Ausbildung bei den beiden Fundstellen gleich, auch die oberen Molaren weisen im Zentralhügelbereich und anderweitig typische Ausbildungsmuster von *M. chatticum* auf: Der Mesostylsporn der beiden m^1 fällt mit seinem merkwürdigen Bauplan völlig aus dem Rahmen der gewohnten Variationsmöglichkeiten aller übrigen Arten heraus. Einzig dem einen, in Abb. 32 (Taf. II Fig. 3) wiedergegebenen Exemplar von Gaimersheim, das dort ausgesprochen aberrante Form besitzt, entspricht er in seinem Grundbauplan genau. – Auch die beiden Trennungsgrätchen der mittleren Vorderknospengrube kommen nur im Variationsschatz von Gaimersheim vor. – Der m^2 von Weißenburg besitzt mit der selbständigen Insertion des Mesostylsporns am Metaconusvorderarm ohne Vermittlung des Mesostylhinterarms eine typische Variationsmöglichkeit der Gaimersheimer m^2. – Der m^3 hat sich in seinem Umriß, in seinem stets vollständig ausgebildeten und die hintere äußere Zahnecke erreichenden Mesostylsporn, sowie in der schwachen Verbindung des zentralen Längsgrates mit dem Protoconushinterarm spezifische Eigentümlichkeiten von *M. chatticum* bewahrt.

Auch die Vorderknospen der m_1 demonstrieren die nahe Verwandtschaft beider Arten: Hier wie dort verlängert die Vorderknospe den Zahn stark nach vorne, – sind die beiden Vorderknospenhügel vollständig voneinander getrennt, – ist der linguale Vorderknospenhügel bedeutend kräftiger entwickelt als der labiale, – und ist das labiale Vordercingulum mit dem Cingulumhügel meist als Fortsetzung des lingualen Vorderknospenhügels entwickelt.

Es kann deshalb kein Zweifel bestehen, daß beide Formen nahe verwandt sind.

Eine völlige systematische Gleichsetzung verbietet sich aber aus folgenden Gründen: In ihrer Größe liegen die Weißenburger Molaren im Variabilitätsbereich der kleinsten von Gaimersheim oder unterschreiten sie noch, sind also insgesamt etwas kleiner als *M. chatticum*. – Der Verbindungsgrat zwischen den Vorderknospenhügeln der m^1 ist bei beiden Molaren aus Weißenburg sehr tief abgeknickt, die Trichtergrube zwischen den Vorderknospenhügeln tief und wohlgeformt. Die Vorderknospenhügel werden damit vollständig voneinander getrennt. In Gaimersheim wird eine tiefe Abknickung des Verbindungsgrates zwischen den Vorderknospenhügeln erst von wenigen Individuen erreicht, die Vorderknospenhügel sind noch nicht ausgesprochen selbständig. – Der Mesostylsporn ist bei den Weißenburger m^1 in dem aberranten Grundplan angelegt, der in Gaimersheim in einem unverhältnismäßig geringeren Prozentsatz (nur in einem einzigen Ausnahmefall) auftritt. Auch die Trennungsgrätchen der mittleren Vorderknospengrube sind in Gaimersheim seltener so vollkommen ausgebildet wie in Weißenburg. – Dem m^3 fehlt in Weißenburg stets der

Mesostylhinterarm, ein Element, das in Gaimersheim in der Regel ausgebildet ist und dort nur ausnahmsweise fehlt. – Bei den Gaimersheimer m^3 ist das Rudiment des Hypoconusvorderarms immer vorhanden, in Weißenburg kann es bereits völlig reduziert sein. – Der zentrale Längsgrat des m^3 ist in Gaimersheim nie so scharf abgeknickt wie bei dem m^3 von Abb. 100 (Taf. IV Fig. 3) aus Weißenburg, auch ist der Kraftpunkt nahe dem lingualen hinteren Zahnrand in Gaimersheim nie so ausgesprochen U-förmig und bereits ein wenig verstärkt wie bei diesem Exemplar von Weißenburg. – Der linguale Vorderknospenhügel des m_1 ist in Weißenburg stets sehr viel kräftiger entwickelt als in Gaimersheim und verlängert damit auch den lingualen Zahnteil stark nach vorne, wodurch das in Gaimersheim besonders auffallende Mißverhältnis in der Längserstreckung der labialen und lingualen Zahnpartie stark verringert wird. – Der Cingulumhügel ist bei den Weißenburger m_1 viel kräftiger entwickelt als in Gaimersheim. – Ob dem subquadratischen Umriß des m^2 unterscheidender systematischer Wert beizumessen ist, läßt sich an dem einen Exemplar nicht entscheiden.

Unter Berücksichtigung der Summe all dieser unterscheidenden Merkmale halte ich das Weißenburger *Melissiodon* wohl als nächstverwandt, aber nicht artgleich mit *M. chatticum*. Es stellt also eine neue Spezies dar, die ich in besonderer Verehrung Herrn Professor Dr. Joachim Schröder, Direktor der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München, widme: *Melissiodon schröderi* n. sp.

Phylogenetisch besonders wertvoll sind unter den unterscheidenden Merkmalen vor allem die gegenüber Gaimersheim stark veränderten Verhältnisse im Ausbildungsgrad der Vorderknospe bei den ersten Molaren, zeigen sie doch einen deutlichen Evolutionsfortschritt gegenüber der Spezies aus dem mittleren Chattium an. Altersmäßig dürfte das *Melissiodon schröderi* in das jüngere Chattium einzustufen sein. Es ist aber nicht ein direkter, unmittelbarer Nachkomme des Gaimersheimer *M. chatticum*, stellt nicht eine im Sinne dieser Spezies geradlinig weiterentwickelte Form dar. Einige Merkmale (wie der noch undeutlich V-förmige Cingulumhügel der m^1, die Reduktionsfähigkeit des Hypoconusvorderarm-Rudimentes bei den m^3) deuten nämlich darauf hin, daß sich das Weißenburger *Melissiodon* aus einer anderen Population als der von Gaimersheim entwickelt hat, wahrscheinlich aus einer etwas früheren, kleineren und ursprünglicheren, deren primitive Eigenschaften es bewahren konnte. Es hat auch nicht den ganzen Variationsschatz von *M. chatticum* gleichmäßig übernommen, sondern einige Merkmale in gehäufter Form (z. B. den aberranten Mesostylsporn), andere allein (z. B. die beiden Trennungsgrätchen der mittleren Vorderknospengrube bei den m^1). *M. schröderi* stellt demnach einen progressiveren, jüngeren „Vetter" des Gaimersheimer *M. chatticum* dar.

Diagnose

Zwischen „mittelgroß" und „groß" fallende Spezies von *Melissiodon* Schaub 1920 mit folgenden Besonderheiten im Molarenbau:

m^1: Vorderknospe labial mäßig gegenüber dem Zahn verschoben; Vorderknospenhügel kräftig, vollkommen getrennt; Verbindungsgrat zwischen den beiden Vorderknospenhügeln tief abgeknickt; Cingulumhügel mäßig entwickelt, halbmondförmig, Öffnung des Halbmondes variabel labialwärts gerichtet; Zahnrand zwischen lingualem Vorderknospenhügel und Protoconus gerade; Protoconus verbreitert den Zahn lingual mäßig; mittlere Vorderknospengrube durch zwei Trennungsgrätchen unterteilt; Mesostylsporn meist in zwei Ästen ausgebildet, mit einem oder zwei Hinterarmen und einem Vorderarm.

m^2: Umriß subquadratisch; Mesostylsporn vom Mesostylhinterarm unabhängig am Metaconusvorderarm inserierend.

m^3: Dreieckig gerundeter Umriß; Paraconus dreikantig; Protoconushinterarm in seiner Verlängerung als Mesostylsporn bis zur äußeren hinteren Zahnecke reichend; ohne Mesostylhinterarm; Rudiment des Hypoconusvorderarms ausgebildet oder reduziert.

Untere Molaren mit quergedehnten Innenhügeln.

m_1: Vorderknospe den Zahn gegenüber m_2 und m_3 verlängernd; Vorderknospenhügel völlig getrennt, aber noch durch einen kurzen, geraden Grat verbunden; labialer Vorderknospenhügel schwach, lingualer sehr kräftig entwickelt; labiales Vordercingulum nur wenig über den lingualen Zahnteil vorragend, mit kräftiger Hügelbildung; labiales Vordercingulum meist als Fortsetzung des lingualen Vorderknospenhügels entwickelt; Insertion des Mesostylidsporns am Zentralhügelvorderarm.

m_2: Mesostylidsporn am Zentralhügel ansitzend; Entoconidvorderarm den vorderen Mittelsporn erreichend; Mesostylidsporn mit dem Entoconidvorderarm verbunden.

m_3: Entoconidvorderarm mit dem vorderen Mittelsporn verbunden; Mesostylidsporn endet frei.

E. *Melissiodon emmerichi* Schaub 1925

Tafel IV Fig. 19–20, 22; Textabb. 106–109

1920 *Melissiodon Emmerichi.* – Schaub, *Mel.* nov. gen., S. 47.
1925 *Melissiodon Emmerichi* Schaub. – Schaub, Hamsterartige Nagetiere, S. 71–73, Taf. IV Fig. 12–15.
1935 *Melissiodon emmerichi* Schaub. – Haupt, Andere Wirbeltiere d. Neozoikums, S. 41.

Bereits bei der Aufstellung der Gattung 1920 unterschied Schaub die *Melissiodon*-Molaren aus dem „Landschneckenkalk von Hochheim-Flörsheim"[4] als eine eigene Spezies. Eine Beschreibung der Oberkieferbezahnung gab Schaub damals noch nicht, diese folgte 1925 zusammen mit der Abbildung der Molaren.

Die Belege befinden sich unter den Inventarnummern: M 1788c, M 1795a und M 1795f im Naturmuseum „Senckenberg", Frankfurt a. M.:

1 li. Oberkiefer-Fragment mit m^{1-2}
1 li. m^3
1 re. m_1,

sowie im Hessischen Landesmuseum Darmstadt (Inv. Nr. J. N. 41):

1 re. Unterkiefer-Fragment mit m_{2-3}.

Schaub bestimmte damals keines dieser Stücke als eigentlichen Typus.

Da Schaub bei der Aufstellung der Gattung die drei Arten *M. quercyi*, *M. emmerichi* und *M. schlosseri* hauptsächlich durch den unterschiedlichen Bau der m_1 unterschied, wähle ich als Lectotypus für *M. emmerichi* den rechten m_1 (Senckenbergisches Museum M. 1795f) (Schaub 1925, Taf. IV Fig. 13) (Taf. IV Fig. 20; Abb. 109).

m^1: Der m^1 (Abb. 106) ist leider stark beschädigt, läßt die wichtigsten Charakterzüge seiner Struktur aber noch erkennen:

Der Mesostylsporn inseriert mit seinem Hinterarm am Mesoconushinterarm, der Vorderarm ragt als Sporn frei in die Zahnmitte. Ein zweiter, äußerer Mesostylhinterarm verläuft (als kurzer Sporn) vom Metaconusvorderarm gegen den Mesostylsporn. Der Cingulumhügel ist sehr kräftig und voluminös, seine Labialbegrenzung leicht konkav eingebuchtet und damit schwach V-förmig. Die Öffnung des V zeigt labialwärts.

---

[4] Ob die unter der Bezeichnung „Hochheim-Flörsheim" laufenden Kleinsäugerreste aus dem noch dem obersten Chatt angehörenden „Landschneckenkalk" stammen, oder aus den in das unterste Aquitan zu stellenden „Cerithienschichten", ist unsicher.

Die Vorderknospenhügel fehlen leider vollständig, doch läßt sich in Analogie mit den hochentwickelten Verhältnissen im Zentralhügelbereich und des Cingulumhügels eine vollständige Trennung der beiden Vorderknospenhügel mit stets tiefer Knickung ihres Verbindungsgrates annehmen. Wie sich im Umriß der Alveole des m^1 noch erkennen läßt, verbreitert die Vorderknospe den Zahn labial mäßig. Die linguale Zahnbegrenzung zwischen lingualem Vorderknospenhügel und Protoconus verläuft gerade, der Protoconus verbreitert den Zahn lingual nicht.

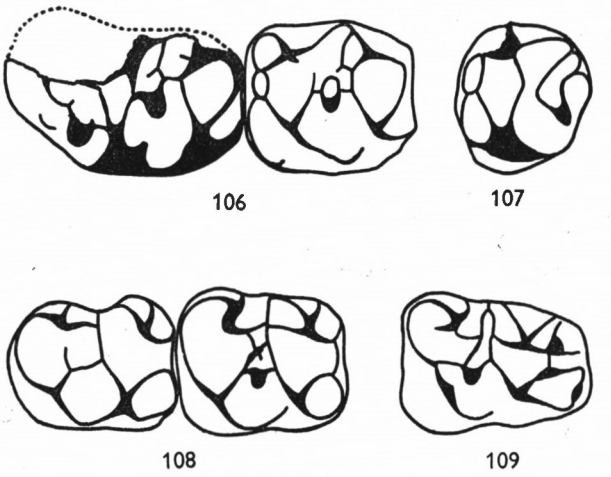


Abb. 106–109. *Melissiodon emmerichi* SCHAUB; „Landschneckenkalk", Hochheim-Flörsheim. 106. m^{1-2} sin. (Mus. Senckenberg M 1795a). – 107. m^3 sin. (Mus. Senckenberg M 1788 c). – 108. m_{2-3} dext. (Hess. Landesmus. Darmstadt J. N. 41). – 109. m_1 dext. (Lectotypus) (Mus. Senckenberg M 1795 f).

m^2: Der m^2 (Abb. 106) ist hinten ebenso breit wie vorne, im Umriß also subquadratisch. Im Zentralhügelbereich zeigt der m^2 eine vom üblichen m^2-Bauplan des Genus abweichende Struktur: Der Protoconushinterarm verlängert sich nicht unmittelbar in den Mesostylvorderarm und den Mesostylsporn, sondern läuft bis zur Basis des Paraconus weiter. Der Mesostylsporn beginnt am labialen Zahnrand am äußeren Metaconusvorderarm, ein Verhalten, das wir als Ausnahmefall auch bei einem m^2 von Gaimersheim (vgl. S. 29 und Abb. 36 Taf. II Fig. 12), beobachten konnten. Mit seinem Hinterarm inseriert er am medialen Metaconusvorderarm, der Mesostylvorderarm besitzt keine durchgehende Verbindung zum Protoconushinterarm-Mesoconusvorderarm, sondern endet als kurzer Sporn frei. Völlig ungewohnt sind auch die Bauverhältnisse des zentralen Längsgrates. Dieser inseriert am Protoconushinterarm und am Hypoconusvorderarm in gleicher Höhe, verläuft von diesen aus zunächst je eine gleich lange Strecke völlig horizontal, und buchtet sich dann plötzlich mit scharfen Knicken lingual als Zentralhügel aus. Labial schwingt sich von Abknickungsstelle zu Abknickungsstelle ein halbkreisförmig gebogener, mit dem kurzen Sporn des Mesostylvorderarms nicht in Verbindung stehender Grat, der zusammen mit den Schenkeln des Zentralhügels eine kleine, zentrale Grube umschließt.

m^3: In der Ausbildung des Zahnreliefs zeigt der m^3 (Abb. 107; Taf. IV Fig. 19) den Grundplan der m^3-Struktur von *M. dominans*: Die Vordercingulumgruben sind schwach entwickelt, die labiale Vordercingulumgrube fehlt sogar. Der Paraconus ist ausgesprochen vierkantig, der Protoconushinterarm mit der vierten Paraconuskante fest verbunden. Der

Kraftpunkt nahe dem lingualen hinteren Zahnrand hat sich unter Einbeziehung des rudimentären Hypoconusvorderarms sehr gekräftigt und bildet eine kleine, hügelförmige Erhebung in der hinteren inneren Zahnecke. Der Mesostylsporn ist voll entwickelt und erreicht die äußere hintere Zahnecke, der mediale Metaconusvorderarm biegt sich stark nach vorne aus. Der zentrale Längsgrat ist nur in seinem hinteren, diagonal zum Kraftpunkt verlaufenden Teil noch vollständig ausgebildet, sein kurzer vorderer, horizontaler Abschnitt dagegen stark reduziert. Die Gratschleife im Relief des hinteren Zahnteils ist damit nur noch ganz schwach an der Basis mit dem Protoconushinterarm verbunden.

Im Umriß ist der m^3 gerundet.

m_1: Die Vorderknospe des m_1 (Lectotypus) (Abb. 109; Taf. IV Fig. 20) ist vollständig zweigeteilt, die beiden Vorderknospenhügel sind durch einen kurzen, geraden Grat miteinander verbunden. Der labiale Vorderknospenhügel ist nur wenig, der linguale stark voluminös. Der kräftige, sich nur wenig über den lingualen Zahnteil vorbauchende Cingulumhügel steht mit dem labialen Vorderknospenhügel in Verbindung. Trotz kräftiger Entwicklung und Ausdehnung der Vorderknospe verlängert diese den Zahn gegenüber m_2 und m_3 nur minimal.

Der Mesostylidsporn inseriert dicht hinter dem Zentralhügel.

m_2: Der Zentralhügelbereich des m_2 (Abb. 108; Taf. IV Fig. 22) entspricht – wie der des m^2 – nicht ganz der Norm des *Melissiodon*-Bauplans. Der Hypoconidvorderarm verlängert sich unmittelbar in den Mesostylidsporn, der dann diagonal zum vorderen Mittelsporn verläuft. Ein kurzes Quergrätchen verbindet ihn mit dem, den vorderen Mittelsporn ebenfalls erreichenden, Entoconidvorderarm. Labial von diesem Quergrätchen ragt vom Mesostylidsporn noch ein zusätzliches Grätchen in den Zentralhügelbereich.

m_3: Der Entoconidvorderarm ist fest mit dem vorderen Mittelsporn verbunden, der Mesostylidsporn endet frei (Abb. 108; Taf. IV Fig. 22).

Die Innenhügel der unteren Molaren sind quergedehnt.

In der Größe (Abb. 86) fallen die Molaren von Hochheim-Flörsheim in den Variabilitätsbereich von Wintershof-West. Zwar liegen die m_{2-3} im Bereich des Breiten-Maximums dieser Molaren, doch ist dies zufällig. Andere (der m_1 und der m^2) besitzen etwa optimale Breite, der m^1 und der m^3 liegen im Breiten-Minimum. Die Molaren von *M. emmerichi* sind also nicht breiter als die anderer Spezies, eine Bestimmung auf Grund des Länge-Breite-Index ist nicht möglich.

M. emmerichi besitzt in den Strukturen der Zentralhügelbereiche seiner zweiten Molaren sowie in dem gerundeten Umriß des m^3 Eigenschaften, die es in verwandtschaftlicher Beziehung von den übrigen Spezies der Gattung isolieren. Diese Merkmale weisen eine völlig eigenständige Struktur auf und lassen sich nicht unmittelbar auf die Entwicklungstendenzen, wie sie in der Reihe Bernloch-Gaimersheim-Wintershof zum Ausdruck kommen, zurückführen. Die Trennung der zu *M. emmerichi* führenden Linie von der Hauptstammesgruppe muß schon sehr frühzeitig erfolgt sein und bereits vor Bernloch liegen. Primitive Merkmale, wie der Ansatzpunkt des Mesostylidsporns dicht hinter dem Zentralhügel beim m_1 und hinter dem Zentralhügel beim m_2, konnten auf diese Weise noch bis an die Wende Oligo-Miocän erhalten bleiben. Die Isolierung von der Hauptstammeslinie

ist aber nicht so frühzeitig erfolgt, daß *M. emmerichi* generell andere Entwicklungswege eingeschlagen hätte. Der Grundbauplan der *Melissiodon*-Molaren ist bei ihm noch charakteristisch ausgeprägt, auch die Evolutionsrichtung vieler Zahnelemente wurde in gleicher Weise wie bei der Hauptstammeslinie beibehalten und führte bei dieser zu ganz entsprechenden Ausbildungsformen. So sind die Entwicklung der Vorderknospen bei den ersten Molaren, der Strukturen des m^3 und m_3, und die Querdehnung der Innenhügel bei den unteren Molaren ganz in derselben Weise erfolgt wie bei etwa gleich alten anderen Spezies und lassen diese Merkmale *M. emmerichi* als das Produkt einer eng und parallel neben der Hauptgruppe der Melissiodonten herlaufenden Nebenlinie erscheinen. Die Strukturen des m^3 lehnen sich dabei so eng an die von *M. dominans* an und bilden so genau eine Vorstufe zu deren Entwicklungsgrad, daß auch gelegentliche Überkreuzungen und netzartige genetische Vermischungen mit Formen der Hauptstammesreihe nicht ausgeschlossen werden können.

Diagnose

Mittelgroße Spezies von *Melissiodon* SCHAUB 1920 mit folgenden Besonderheiten im Molarenbau:

m^1: Vorderknospe labial mäßig gegenüber dem Zahn verschoben; Cingulumhügel kräftig, schwach V-förmig mit verstärkter Basis, Öffnung des V labialwärts gerichtet; Zahnrand zwischen lingualem Vorderknospenhügel und Protoconus gerade; Protoconus verbreitert den Zahn lingual nicht; Mesostylsporn mit frei endendem Vorderarm und zwei Hinterarmen.

m^2: Umriß subquadratisch; Mesostylvorderarm endet frei; Protoconushinterarm reicht bis zur Basis des Paraconus.

m^3: Umriß gerundet; Paraconus vierkantig; mit dem Protoconushinterarm verbunden; schwache Ausbildung eines sekundären hinteren Innenhügels; Schmelzgrätchen im hinteren Zahnteil verlaufen als gebogene Schleife; Gratschleife mit dem Protoconushinterarm schwach verbunden.

Untere Molaren mit quergedehnten Innenhügeln.

m_1: Vorderknospe den Zahn gegenüber m_2 und m_3 nicht wesentlich verlängernd; Vorderknospenhügel zweigeteilt und als selbständige Hügel ausgebildet, aber noch durch einen kurzen, geraden Grat verbunden; labialer Vorderknospenhügel mäßig, lingualer sehr stark voluminös; labiales Vordercingulum kaum über den lingualen Zahnrand vorragend, mit kräftiger Hügelbildung, als Fortsetzung des labialen Vorderknospenhügels entwickelt: Insertion des Mesostylidsporns dicht hinter dem Zentralhügel.

m_2: Entoconidvorderarm mit dem vorderen Mittelsporn verbunden: Mesostylidsporn in der Fortsetzung des Hypoconidvorderarms zum vorderen Mittelsporn verlaufend.

m_3: Entoconidvorderarm mit dem vorderen Mittelsporn verbunden; Mesostylidsporn endet frei.

F. *Melissiodon schlosseri* SCHAUB 1925

Tafel V Fig. 15; Textabb. 110

1920 *Melissiodon Schlosseri*. – SCHAUB, *Melissiodon* nov. gen., S. 46.
1925 *Melissiodon Schlosseri* Schaub. – SCHAUB, Hamsterartige Nagetiere, S. 73, Fig. XIVa, Taf. IV Fig. 16.

Die beiden *Melissiodon*-Molaren von Haslach b. Ulm,

1 li. m_1
1 re. m_3

(Sammlung München 1881 IX 71a–b)

unterschied SCHAUB 1920 bei der Aufstellung der Gattung als die oberaquitane Mutation des Genus. Eine Abbildung des m_1 folgte 1925. Aus denselben Gründen wie für *M. emme-*

richi dargelegt (siehe Seite 68), bestimme ich als Lectotypus für *M. schlosseri* den linken m_1 (Sammlung München 1881 IX 71 b) (SCHAUB 1925, Taf. IV Fig. 16) (Taf. V Fig. 15; Abb. 110).

m_1: Der m_1 (Lectotypus) (Abb. 110; Taf. V Fig. 15) zeichnet sich aus durch eine ins Extrem getriebene Entwicklung einzelner Strukturelemente. So sind die Innenhügel sehr stark quergedehnt und ausgesprochen doppelspitzig, der Zentralhügel ist ungewöhnlich voluminös und kräftig. Der ganze Zahn (auch die Schmelzgrate) ist überhaupt viel massiger als bei den übrigen Arten.

110

Abb. 110. *Melissiodon schlosseri* SCHAUB; m_1 sin. (Lectotypus) (Sa. Mü. 1881 IX 71 b); Aquitanium, Haslach.

Der Cingulumhügel (der labiale Vorderknospenhügel in Fig. XIV bei SCHAUB 1925) hat wohl das Höchstmaß einer derartigen Entwicklung ins Voluminöse erreicht. Als das beherrschende Element der Vorderknospe erhebt er sich als mächtiger Hügel in der vorderen labialen Zahnecke und überragt sogar das Protoconid. In dieser enormen Größe liegt das Hauptcharakteristikum von *M. schlosseri*. Über den lingualen Zahnrand springt der mit dem labialen Vorderknospenhügel verbundene Cingulumhügel nur wenig vor.

Die Vorderknospenhügel sind vollkommen getrennt, auch ist der labiale Vorderknospenhügel recht kräftig entwickelt. Der linguale Vorderknospenhügel bleibt an Volumen dagegen hinter der zur Massigkeit neigenden, allgemeinen Entwicklungstendenz zurück und ist relativ weniger kräftig. Vom Metaconid ist er durch eine nicht sehr tiefe Furche nur unvollkommen getrennt.

Der Mesostylidsporn inseriert am Zentralhügelvorderarm.

m_3: Wie der m_1 besitzt der m_3 dickere Schmelzgrate und wirkt kräftiger als der m_3 aller übrigen Arten, in seiner Struktur zeigt er jedoch keinerlei Unterschiede zu der Struktur höher entwickelterer Formen: der Entoconidvorderarm ist mit dem vorderen Mittelsporn fest verbunden, der Mesostylidsporn endet frei.

Beide Molaren besitzen etwa mittlere Größe (Abb. 86).

M. schlosseri erweist sich durch die strukturelle Ausbildung des m_1 als ein hochentwickelter Vertreter der Gattung und zeichnet sich durch eine besondere Spezialisierung ins Massige, vor allem des Cingulumhügels, aus. Es stellt damit ein Endglied in der Evolution der Melissiodonten dar und besitzt keine Verbindung mehr zu den jüngeren Arten im Burdigal. Die verwandtschaftliche Herleitung von einer der älteren Arten detailliert zu klären, läßt das ausnehmend geringe Material nicht zu. Bis neue Funde mehr aussagen, ist nur festzustellen, daß *M. schlosseri* sich durch eine besonders intensive Entwicklung einzelner Strukturelemente im Sinne der Reihe Bernloch-Gaimersheim-Wintershof in bestimmter Weise spezialisierte und damit eine isolierte Stellung innerhalb der mitteleuropäischen *Melissiodon*-Entfaltung einnimmt.

Diagnose

Mittelgroße Spezies von *Melissiodon* SCHAUB 1920 mit folgenden Besonderheiten im Molarenbau:
Molaren sehr massig entwickelt.
Innenhügel der unteren Molaren stark quergedehnt und doppelspitzig.
m_1: Vorderknospe den Zahn gegenüber m_3 nicht verlängernd; Vorderknospenhügel zweigeteilt und als selbständige Hügel ausgebildet; lingualer Vorderknospenhügel nicht viel stärker als der labiale; labiales Vordercingulum zu einem mächtigen, das Protoconid an Höhe übertreffenden Hügel gestaltet, kaum über den lingualen Zahnrand vorragend; Insertion des Mesostylidsporns am Zentralhügelvorderarm.
m_3: Entoconidvorderarm mit dem vorderen Mittelsporn verbunden; Mesostylidsporn endet frei.

V. EINE NEBENLINIE DES MELISSIODON-STAMMES

Melissiodon arambourgi CRUSAFONT & VILLALTA 1955

Tafel V Fig. 16

1954 *Melissiodon* nova sp. – CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS, Sobre la caracterización del burdigaliense continental en la cuenca del Vallés-Penedés.

1955 *Melissiodon arambourgi* nova sp. – CRUSAFONT & VILLALTA in CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS, El burdigaliense continental de la cuenca del Vallés-Penedés, S. 128–131, Fig. 26.

Typus und bisher einziger Beleg der Spezies ist

1 re. Mandibel-Fragment mit m_{2-3}

aus dem unteren Burdigal von El Fallol bei Rubí. CRUSAFONT & VILLALTA stellten zwar einige besondere, von allen übrigen Spezies der Gattung abweichende Merkmale fest, vergleichen sie aber speziell mit dem etwa gleichalten *M. dominans* und betrachten sie als „una forma vecina de la del Wintershof-West" (CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS 1955, S. 128).

M. arambourgi (Taf. V Fig. 16) erweist sich zwar durch sein Relief aus hohen, dünnen Graten sowie durch die Grundstruktur seines vierhügeligen Bauplans als eindeutig zu den Melissiodontiden gehörend, zeigt im einzelnen aber wesentliche Unterschiede im Gratverlauf und Habitus, die es scharf von den cispyrenäischen Arten trennt und innerhalb der Gruppe der Melissiodonten völlig isoliert.

m_2: So steht *M. arambourgi* bereits mit der starken Verschmälerung des Vorderendes des m_2 am Protoconid völlig vereinzelt da und unterscheidet sich darin grundlegend von sämtlichen cispyrenäischen Arten, bei denen keinerlei Tendenz einer Verschmälerung des Vorderendes beim m_2 festzustellen ist.

Der vordere Mittelsporn hat sich bei *M. arambourgi* ebenfalls grundlegend umorientiert. Er zieht nicht mehr in gerader Verlängerung des Protoconidhinterarms zum lingualen Zahnrand, sondern biegt mit seiner lingualen Hälfte auffallend weit nach hinten, um etwa in Höhe des Zentralhügels den lingualen Zahnrand zu erreichen. Der Entoconidvorderarm ist dadurch sehr stark verkürzt und besitzt (nach der Abbildung zu urteilen) nur mehr einen Bruchteil seiner ursprünglichen Länge.

Der Mesostylidsporn verläuft als direkte Verlängerung des Hypoconidvorderarms (Hypoconidvorderarm + Mesostylidsporn = „crista longa" bei CRUSAFONT & VILLALTA) auf den vorderen Mittelsporn zu und erinnert in dieser Beziehung an den Verlauf bei *M. emmerichi*.

Der Zentralhügel zeichnet sich durch ungemein lange V-Schenkel (die „espigones accesorios" bei CRUSAFONT & VILLALTA) aus und nähert sich dadurch stark dem labialen Zahnrand.

m_3: Noch stärker als beim m_2 ist der vordere Mittelsporn beim m_3 nach rückwärts gedrängt. Der Entoconidvorderarm ist überhaupt nicht mehr ausgebildet, der vordere Mittelsporn verläuft – anstatt transversal zum lingualen Zahnrand – nunmehr in der Verlängerung des Protoconidhinterarms diagonal nach hinten unmittelbar zum Entoconid! Dies ist eine so einschneidende Strukturänderung, daß sie allein schon zu einer scharfen Trennung von den cispyrenäischen Spezies berechtigen würde.

Der Mesostylidsporn hat seine ursprüngliche Verbindung mit dem Entoconid beibehalten, ein Verhalten, das bei einer derart jungen cispyrenäischen Spezies ebenfalls undenkbar wäre.

Die linguale Vordercingulumgrube scheint bei den beiden Molaren von *M. arambourgi*, der Zeichnung bei CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS 1955 nach zu urteilen, bedeutend schwächer ausgebildet zu sein als bei den cispyrenäischen Arten. Vor allem am m_3 scheint sie kaum angelegt zu sein.

In ihrer Größe fallen die beiden Molaren von El Fallol nach den Maßangaben von CRUSAFONT & VILLALTA (m_2: 2,7 × 2,1; m_3: 2,65 × 2,05) etwa in den Variabilitätsbereich von Gaimersheim bzw. der größten Molaren von Wintershof-West.

M. arambourgi zeichnet sich gegenüber allen anderen bisher bekannten Arten von *Melissiodon* also durch wesentliche Strukturverschiedenheiten aus, die es bauplanmäßig und phylogenetisch von sämtlichen cispyrenäischen Arten vollständig isolieren. Zeigen diese Strukturänderungen doch zweifellos an, daß die iberischen Melissiodonten in anderer Richtung evoluierten als die cispyrenäischen, d. h. daß ihre erbmäßig festgelegten Wandlungsfähigkeiten zusammen mit der festgelegten konstanten Grundstruktur bereits sehr frühzeitig (bei der Entstehung der Gattung *Melissiodon*) verschieden angelegt wurden.

Sollten sich durch spätere Funde diese bei *M. arambourgi* vorliegenden Strukturverhältnisse bestätigen und eine zufällige aberrante Variante dieser Molaren – die bei einem Einzelfund niemals ganz von der Hand zu weisen ist – damit ausschließen, so wäre eine Abtrennung dieser Form zumindest als eigenes Subgenus in Erwägung zu ziehen.

Inwieweit eine genetische Beziehung zu *M. emmerichi* (in bezug auf die Insertion des Mesostylidsporns) besteht, läßt sich auf Grund unserer dürftigen Kenntnisse über die Entwicklungsgeschichte beider Spezies nicht beurteilen. Die Möglichkeit der Übertragung dieses einen Merkmals aus dem iberischen Entstehungsherd nach Mitteleuropa ist in Betracht zu ziehen. Im allgemeinen strukturellen Bau bestehen aber so große Verschiedenheiten bei beiden Spezies, und lehnt sich *M. emmerichi* so eng an die übrigen cispyrenäischen Arten an, daß eine nähere stammesgeschichtliche Verbindung beider auszuschließen ist, zumal man ja bei solch naher Verwandtschaft immer auch an die Möglichkeit von Konvergenz denken muß.

Für *M. arambourgi* gaben CRUSAFONT & VILLALTA folgende

Diagnose

„*Melissiodon* de la talla del *M. dominans* del Burdigaliense, con marcado estrechamiento de la región protocónido-metacónido en el m_2 inferior; con el m_3 muy sencillo y en al cual domina la cresta protocónido-entocónido en contra de lo que sucede en el m_2, así como en el m_3 de las demás especies conocidas del género; ausencia, en esta última pieza, de la crista longa y de los espigones accesorios."

VI. EINZELNE UND SCHLECHT BELEGTE MELISSIODON-FUNDE UND DEREN ZUORDNUNG ZU DEN FORMEN DER TYPUSLOKALITÄTEN

a) Boningen: *Melissiodon* sp., cf. *schalki* n. sp. oder cf. *quercyi* SCHAUB ?

1933 *Melissiodon* sp. – SCHAUB, N. Funde v. *Mel.*, S. 242.

Das *Melissiodon*-Fragment aus Boningen zeigt noch den wohlerhaltenen Zentralhügelbereich eines li. m^1 (nicht m inf.).

Die kräftige Ausbildung des Zentralhügels zeugt für ein jüngeres Alter als das der Fauna von Bernloch. Der Mesostylsporn inseriert mit seinem Hinterarm am Mesoconushinterarm, der Mesostylvorderarm reicht bis zum medialen Paraconushinterarm, ein Merkmal, das bei den verschiedensten Arten von Bernloch bis Wintershof-West gelegentlich auftritt. Es fehlt jegliche Andeutung eines zweiten hinteren Mesostylarmes. Der Mesostylsporn ist also noch recht primitiv gebaut und das Fragment deshalb keinesfalls jünger als Gaimersheim, eher etwas älter. Das von SCHAUB für die Fauna von Boningen als mittelstampisch angegebene Alter findet also in dem Zahnfragment von *Melissiodon* eine weitere Bestätigung.

Eine eindeutige spezifische Bestimmung läßt das Fragment allein nicht zu, doch ergibt sich aus der Struktur des Zentralhügelbereichs eine Entwicklungsstufe, die im unteren Chattium, vielleicht auch schon im obersten Rupelium, verwirklicht wird (bei *M. schaubi* ist der Zentralhügel noch nicht so kräftig entwickelt). *M. chatticum* selbst läßt sich dabei ausschließen, es besitzt einen größeren Zentralhügelbereich, also größere Molaren, und auch der Zentralhügel ist noch kräftiger entwickelt. Unter den bis jetzt bekannten *Melissiodon*-Arten steht es also *M. schalki* und *M. quercyi* am nächsten. Von letzterem ist aus den Phosphoriten kein m^1 bekannt, ein unmittelbarer Vergleich entfällt also.

b) Basel „Gellertstraße": *Melissiodon quercyi* SCHAUB ?

Wie mir Herr Professor Dr. S. SCHAUB entgegenkommenderweise mitteilte, gehören die 3 *Melissiodon*-Fragmente aus Basel „Gellertstraße":

je 1 rechtes eines m^1 oder m^2, m_1 und m_3 (Museum Basel O. B. 843–844)

zu einer Fauna des mittleren Stampien.

Die Struktur des m_3 (der Entoconidvorderarm erreicht den vorderen Mittelsporn, der Mesostylidsporn endet frei) schließt eine nähere Verwandtschaft mit *M. schaubi* und *M. schalki* aus; *M. chatticum* entfällt wegen seiner Größe und der Struktur des oberen

Molaren, bei dem der Hinterarm des Mesostylsporns am Mesoconushinterarm, von dem noch ein accessorisches Grätchen labialwärts ragt, inseriert.

Als Vergleichsform bleibt also nur noch *M. quercyi*, dessen Struktur auch das m_1-Fragment (der hintere Zahnteil bis zum Mesostylidsporn) besitzt: der hintere Innenhügel ist schwach quergedehnt, der Mesostylidsporn inseriert am Zentralhügelvorderarm. Eine weitergehende Übereinstimmung mit dieser Spezies kann aber wegen der Dürftigkeit des Materials nicht erwiesen werden.

c) Wolfwil-Kenisbännli: *Melissiodon quercyi* SCHAUB ?

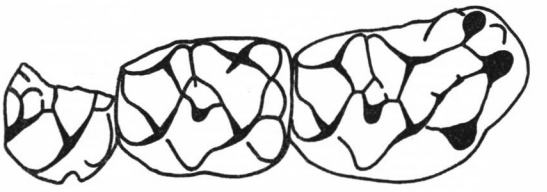
Tafel V Fig. 3; Textabb. 111

1951 *Melissiodon quercyi* SCHAUB. – SCHAUB in STEHLIN & SCHAUB, Trigonodontie d. simpl. Nager, Fig. 270.

In STEHLIN & SCHAUB 1951 veröffentlichte SCHAUB als Demonstration für das Oberkiefergebiß von *M. quercyi*

1 rechtes Oberkiefer-Fragment mit m^{1-3} (Museum Basel U. M. 6814)

aus dem mittleren Stampien von Wolfwil-Kenisbännli (Solothurn).



111

Abb. 111. *Melissiodon quercyi* SCHAUB ?; m^{1-3} dext. (Mus. Basel U. M. 6814); Mittleres Stampien, Wolfwil-Kenisbännli.

Der m^1 besitzt eine zweigeteilte Vorderknospe, deren äußerer Hügel etwas über den labialen Zahnrand vorspringt und dadurch den Zahn an dieser Stelle ein wenig verbreitert.

Der Verbindungsgrat zwischen den beiden Vorderknospenhügeln ist nur geringfügig abgeknickt, die Trennung der beiden Vorderknospenhügel also noch nicht ganz erreicht. Der Cingulumhügel ist sehr kräftig und labialwärts gedreht, der Zahnrand zwischen lingualem Vorderknospenhügel und Protoconus gerade. Der Protoconus verbreitert den Zahn lingual.

Der Mesostylsporn inseriert mit seinem Hinterarm am Zentralhügelhinterarm, sein Vorderarm endet frei. Der Zentralhügel ist sehr kräftig.

Beim m^2 inseriert der Mesostylhinterarm am Metaconusvorderarm. Vom Mesostylsporn aus ragt ein kleiner, kurzer Sporn in die zentrale Zahngrube gegen den kräftigen Zentralhügel.

Der m^3 hat das Rudiment des Hypoconusvorderarms in die Verstärkung des Kraftpunktes nahe dem lingualen hinteren Zahnrand einbezogen und diesen damit zu einem kleinen, „sekundären hinteren Innenhügel" gestaltet. Der zentrale Längsgrat verläuft

nur ein kurzes Stück vom Protoconushinterarm aus horizontal, biegt dann aber stark diagonal zum Kraftpunkt ab. Von der Umknickungsstelle des zentralen Längsgrates verläuft ein labial gebogener Grat zu dem schwach nach vorn gewölbten medialen Metaconusvorderarm.

Der Mesostylsporn ist nur noch in der äußeren hinteren Zahnecke erhalten, mit dem Protoconushinterarm steht er nicht mehr in Verbindung. Dieser hat sich stark nach vorne gewendet und geht – obwohl der Paraconus fehlt, ist dies an dem kurz vor der Bruchfläche steil nach oben ziehenden Grat noch zu erkennen – in eine vierte Paraconuskante über.

Im Umriß ist der m^3 quadratisch.

In der Größe (Abb. 86) fallen der m^1 und der m^2 in den Variabilitätsbereich von Wintershof-West, der m^3 in den von Bernloch.

In der strukturellen Ausbildungshöhe entsprechen der m^1 und der m^2 etwa dem Stadium von Gaimersheim, sie sind durch das gänzliche Fehlen eines zweiten Mesostylhinterarmes sowie die relativ starke Verbreiterung am Protoconus beim m^1 vielleicht noch eine Spur primitiver. Das kleine, accessorische Grätchen am Mesostylsporn des m^2 sowie vor allem die Struktur des m^3 weisen aber bereits auf ein Entwicklungsstadium hin, das über dasjenige von Gaimersheim hinausgeht. Die Ausbildung der vierten Paraconuskante, der Beginn der Ausbildung eines „sekundären hinteren Innenhügels" und die erste Anlage eines schleifenförmigen Gratmusters im hinteren Zahnteil drücken eine Entwicklungsstufe des m^3 aus, die gegenüber der von *M. emmerichi* im untersten Aquitanien nur um ein weniges primitiver ist.

Das Oberkiefer-Fragment von Wolfwil-Kennisbännli ist strukturmäßig also zweifellos den Formen des unteren Chattiums zuzuordnen, von denen bis jetzt zwei Spezies (*M. quercyi* und *M. chatticum*) bekannt sind. *M. chatticum* entfällt auf Grund seiner andersartigen Struktur. *M. quercyi* ist nicht vergleichbar, weil aus den Phosphoriten kein Beleg vom Oberkiefergebiß dieser Spezies bekannt ist. Eine Zuordnung des Maxillar-Fragments aus Wolfwil-Kenisbännli zu *M. quercyi* ist also hypothetisch; es ist dementsprechend mit allen Vorbehalten als *M. quercyi* SCHAUB ? zu bezeichnen.

d) Rickenbach: *Melissiodon* cf. *quercyi* SCHAUB

Tafel V Fig. 2; Textabb. 112

1920 *Melissiodon Emmerichi*. – SCHAUB, *Mel.* nov. gen., S. 47.
1925 *Melissiodon Quercyi* Schaub. – SCHAUB, Hamsterartige Nagetiere, S. 71.
1933 *Melissiodon Quercyi* SCHAUB. – SCHAUB, N. Funde v. *Melissiodon*, Fig. 1 u. 2.

Die *Melissiodon*-Belege aus den oberstampischen Schichten von der Rickenbacher Mühle am Born bei Olten (Solothurn), (STEHLINS *Microbunodon*-Horizont des Stampien):

1 li. m^1
1 re. m^2
1 li. m_2
1 li. m_3

sowie das Fragment eines li. m^2
(Sammlung Basel: H. R. 194, H. R. 270, U. M. 595, U. M. 2865, U. M. 1124),

betrachtete SCHAUB 1925 und 1933 als zu *M. quercyi* gehörig.

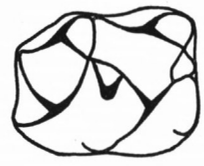
Der m^1 ist durch einen Riß quer durch den Zentralhügelbereich bedauerlicherweise so stark beschädigt, daß die Struktur dieses Zahnteils nicht mehr ersichtlich ist.

Die Vorderknospe ist durch eine tiefe, trichterförmige Grube in zwei vollständig getrennte Vorderknospenhügel geteilt, deren labialer kräftig modelliert ist und mäßig über den labialen Zahnrand vorspringt. Der Verbindungsgrat zwischen den beiden Vorderknospenhügeln (der linguale ist leider weggebrochen) ist tief abgeknickt, aber noch nicht ganz so tief wie bei *M. dominans*. Die Abknickung des Verbindungsgrates und die Ausbildung der Trichtergrube zwischen den beiden Vorderknospenhügeln sind beträchtlich weiter evoluiert als bei dem m^1 von Wolfwil-Kenisbännli und entsprechen etwa den fortgeschrittensten Entwicklungsstadien von Gaimersheim.

Der Cingulumhügel ist als kräftiger, sehr voluminöser Kegel ausgebildet und dürfte sich – dies ist allerdings wegen des Fehlens des lingualen Vorderknospenhügels nicht eindeutig nachweisbar – infolge seiner Massigkeit sogar noch etwas über den lingualen vorderen Zahnrand vorbuchten. Der Protoconus verbreitert den Zahn lingual nicht.

Das kleine Hügelchen an der Außenwand der äußeren Vorderknospengrube sowie das diese Grube teilende Quergrätchen (Schaub 1933 S. 243) stellen entgegen der Ansicht Freudenbergs (S. 109), dem wiederum Schalk (1954, S. 134) folgte, keine charakteristischen Merkmale dar. Sie treten als unspezifische Variationen bei sämtlichen Arten gelegentlich auf.

Die Ausbildungsweise des Zentralhügelbereichs beim m^2 (Abb. 112; Taf. V Fig. 2) ist der Gaimersheimer Variationsmöglichkeit von Abb. 37 (Taf. II Fig. 9) vergleichbar: Der Mesostylsporn inseriert selbständig und ohne Vermittlung seines Hinterarms an der Vereinigungsstelle des Mesoconushinterarms mit den medialen Vorderarmen von Hypo- und Metaconus. Der Hinterarm des Zentralhügels ist gegenüber dem Vorderarm bedeutend verlängert.



112

Abb. 112. *Melissiodon* cf. *quercyi* Schaub; m^2 dext. (Mus. Basel H. R. 270); Ob. Stampien, Rickenbach.

Der Mesostylsporn des m^2-Fragmentes besitzt noch einen kurzen Hinterarm. Er inseriert am Metaconusvorderarm.

Beim m_2 erreicht der Entoconidvorderarm den vorderen Mittelsporn, der mit dem Entoconidvorderarm verbundene Mesostylidsporn inseriert am nicht sehr voluminösen Zentralhügel. Vom Zentralhügelhinterarm ragt ein kurzer Sporn gegen den Mesostylidsporn und lehnt sich diesem an.

Bei dem an seiner Hinterhälfte beschädigten m_3 ist der Entoconidvorderarm mit dem vorderen Mittelsporn verbunden, der Mesostylidsporn endet frei.

Die Innenhügel der unteren Molaren sind nur ganz schwach quergedehnt.

In der Größe (Abb. 86) fallen die Molaren von Rickenbach etwa in die Mitte des Variabilitätsbereiches des Genus, m^1 und m^2 sind nahezu gleich groß wie die von Wolfwil-Kenisbännli, der m_2 wie der von Quercy.

Die *Melissiodon*-Molaren von Rickenbach weisen eine typisch chattische Ausbildung ihrer Struktur auf, die etwa der Entwicklungsstufe von Gaimersheim entspricht. Von den bisher bekannten Arten kommen als Vergleichsformen also *M. quercyi* und *M. chatticum* in Betracht. *M. chatticum* besitzt strukturmäßig zwar starke Anklänge an die Molaren von Rickenbach (der Cingulumhügel des m^1 ist in Rickenbach jedoch noch voluminöser entwickelt als in Gaimersheim), ist aber größer und entfällt deshalb als Bezugsform.

Unschwer lassen sich der m_2 und m_3 struktur- und größenmäßig auf die Molaren von Quercy beziehen. Der accessorische, kurze, zweite Mesostylidsporn, der an dem m_2 von Quercy fehlt, in Rickenbach aber vorhanden ist, kann ja, wie wir verschiedentlich gesehen haben, auf der Entwicklungsstufe des Chattiums bei Molaren selbst ein und derselben Population ausgebildet sein oder fehlen. Der doppelte Mesostylidsporn des m_3 von Quercy dürfte eine aberrante Variante darstellen (vgl. S. 61), steht einer Artgleichsetzung beider also nicht im Wege. Die Innenhügel der unteren Molaren sind bei *M. quercyi* jedoch stärker quergedehnt als in Rickenbach. Zumal eine sichere Artbestimmung für *M. quercyi* nur anhand der Vorderknospenentwicklung des m_1 möglich, ein solcher aus Rickenbach aber nicht bekannt ist, bleibt für die systematische Verbindung mit *M. quercyi* noch ein Faktor der Unsicherheit, der es geboten erscheinen läßt, die Molaren von Rickenbach mit *M.* cf. *quercyi* zu rubrizieren.

Bei einem Vergleich mit dem Oberkiefer-Fragment von Wolfwil-Kenisbännli erweist sich der m^1 von Rickenbach durch den fortgeschritteneren Entwicklungsgrad der Vorderknospe, die kräftigere Ausbildung des Cingulumhügels mit seiner Vorwölbung über den Lingualrand der Vorderknospe, und die fehlende Zahnverbreiterung am Protoconus als etwas stärker evoluiert, womit wohl der Altersunterschied (mittelstampisch und oberstampisch) zum Ausdruck kommen dürfte. Die strukturelle Grundlage der Merkmale ist bei beiden aber so gleich und die Differenzen in der Entwicklungshöhe sind noch so gering (in Gaimersheim könnten beide noch im Variabilitätsbereich dieser Population liegen), daß eine engere Beziehung beider nicht ausgeschlossen werden kann.

Der m^2 von Wolfwil-Kenisbännli besitzt mit seinem accessorischen Sporn in der zentralen Zahngrube dagegen ein Variationselement, das dem Gaimersheimer Variationsbereich – den der m^2 von Rickenbach offensichtlich besitzt – fremd ist. Der m^2 von Wolfwil-Kenisbännli besitzt damit, obwohl älter, zweifellos eine modernere Variationspotenz als Rickenbach. Es erscheint also geboten, beide Formen als nicht genau identisch zu betrachten, in der Beurteilung ihrer systematischen Zugehörigkeit zu *M. quercyi* deshalb vorsichtig zu verfahren.

e) Verneuil: *Melissiodon* n. sp., aff. *quercyi* SCHAUB

Tafel V Fig. 10–14; Textabb. 113–117

Aus dem oberen Stampien von Verneuil (Allier) besitzt das Baseler Naturhistorische Museum unter den Inventarnummern Vn. 49–55 einige Molaren von *Melissiodon*:

3 li. m^3
1 li. m_1
2 re. m_3,

sowie das Fragment eines li. m^2.

m^2: Das Fragment des m^2 läßt gerade noch den Zentralhügelbereich erkennen und zeigt, daß der Hinterarm des Mesostylsporns am Metaconusvorderarm inseriert. Der Zentralhügel ist sehr kräftig entwickelt.

m^3: Die m^3 befinden sich gerade in dem Entwicklungsstadium, in der der Paraconus eine vierte Kante ausbildet und mit dieser Verbindung zum Protoconushinterarm erhält. Gleichzeitig haben sich die Grätchen des hinteren Zahnteils vom Protoconushinterarm losgelöst. So ist die vierte Paraconuskante bei allen drei Molaren in verschiedenem Grade

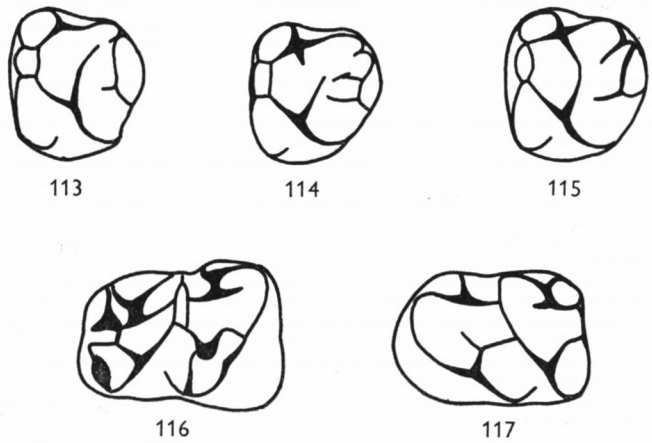


Abb. 113–117. *Melissiodon* n. sp., aff. *quercyi* SCHAUB; Ob. Stampien, Verneuil. – 113–115. m^3 sin. (Mus. Basel Vn. 55, 52, 54). – 116. m_1 sin. (Mus. Basel Vn. 51). – 117. m_3 dext. (Mus. Basel Vn. 49).

entwickelt: Bei dem m^3 von Abb. 113 (Taf. V Fig. 11) fehlt sie noch gänzlich, in Abb. 114 (Taf. V Fig. 12) ist sie noch schwach ausgebildet, der Protoconushinterarm erreicht aber bereits die Basis des Paraconus, und in Abb. 115 (Taf. V Fig. 13) ist die vierte Paraconuskante deutlich entwickelt und steht mit dem Protoconushinterarm in fester Verbindung.

Die Verlängerung des Protoconushinterarms in den Mesostylsporn ist auf Grund der Tendenz des Protoconushinterarms, sich nach vorne zu wenden und Verbindung mit der vierten Paraconuskante zu erhalten, bei allen drei m^3 unterbrochen. Ebenso ist stets der vordere Abschnitt des zentralen Längsgrates reduziert, so daß die Schmelzgrätchen des hinteren Zahnteils mit dem Protoconushinterarm und damit dem vorderen Zahnteil nicht mehr verbunden sind.

Ein konstantes Element im Relief des hinteren Zahnteils ist der mediale Metaconusvorderarm. Am Kraftpunkt nahe dem lingualen hinteren Zahnrand biegt er in den caudalen Abschnitt des zentralen Längsgrates um. Der rudimentäre Hypoconusvorderarm kann noch als kurzer Sporn ausgebildet sein (Abb. 114; Taf. V Fig. 12), ist bei den beiden anderen m^3 aber nur noch ganz schwach angedeutet. Die caudal des medialen Metaconusvorderarms gelegene Grube ist demnach, und je nach der Ausbildung des Metaconushinterarms, verschieden gut entwickelt. Der Mesostylsporn ist nur noch in der äußeren hinteren Zahnecke als mehr oder minder kurzer Sporn vorhanden und nähert sich bei den m^3 von Verneuil in starkem Maße dem Kraftpunkt des Metaconus (Abb. 115; Taf. V Fig. 13), ja, er kann sogar im letzten Stück seines Verlaufes zum Zahnrand mit dem medialen Metaconusvorderarm vereinigt sein (Abb. 113; Taf. V Fig. 11).

Der m^3 von Abb. 114 (Taf. V Fig. 12) zeigt ein Grätchen, das vom medialen Metaconusvorderarm gegen das freie Ende des Protoconushinterarms verläuft. Dessen Deutung ist nicht ganz klar, möglicherweise handelt es sich um die beiden Arme des Mesostylsporns.

Der Umriß des m^3 ist dreieckig gerundet bis halbrund.

m_1: Die Vorderknospe des m_1 (Abb. 116; Taf. V Fig. 14) ist deutlich und vollständig in einen schwach voluminösen labialen und einen sehr kräftigen lingualen Vorderknospenhügel getrennt, beide sind durch einen kurzen, geraden Grat aber noch miteinander verbunden. Der Cingulumhügel ist außerordentlich kräftig und wird an Volumen nur von einigen wenigen Exemplaren aus Wintershof-West erreicht. Lediglich *M. schlosseri* übertrifft ihn noch weit. Über den labialen Cingulumgrat steht er mit dem labialen Vorderknospenhügel in Verbindung, über den lingualen Zahnteil springt er wenig vor.

Der Mesostylidsporn inseriert am Zentralhügelvorderarm, der Zentralhügel selbst ist kräftig entwickelt.

m_3: Bei den beiden m_3 (Abb. 117; Taf. V Fig. 10) ist der Entoconidvorderarm mit dem vorderen Mittelsporn verbunden, der Mesostylidsporn endet frei.

Die Innenhügel der unteren Molaren sind stark quergedehnt und doppelspitzig.

In ihrer Größe (Abb. 86) fallen die Molaren von Verneuil in den Variabilitätsbereich von Wintershof-West.

In der strukturellen Ausprägung zeigt sich ganz deutlich ein Entwicklungsstadium, das über das von *M. chatticum* und *M. quercyi* hinausgeht, also dem oberen Chattium angehört. Eine Spezies dieses Alters ist *M. schröderi* von Weißenburg. Es besitzt etwa die gleiche Struktur und Evolutionshöhe des m_1, aber in einem etwas geringeren Entwicklungsgrade. Im Bau des m^3 unterscheiden sich beide aber grundlegend. So zeigen die m^3 von Weißenburg auf keinen Fall die Ausbildung einer vierten Paraconuskante, der Protoconushinterarm verlängert sich immer als Mesostylsporn bis zum äußeren hinteren Zahnrand, und die Schmelzgrätchen des hinteren Zahnteils stehen mit dem Protoconushinterarm noch in Verbindung. Diese Eigenschaften verbieten jede nähere systematische Verbindung beider Formen, das *Melissiodon* von Verneuil steht mit *M. schröderi* in keinem verwandtschaftlichen Zusammenhang.

Von den etwas älteren *M. quercyi* und *M. chatticum*, die als Bezugsarten noch in Frage kommen können, schließt sich *M. chatticum* wegen der verschiedenen Struktur des m^3 sowie wegen des geringeren Entwicklungsgrades und der verschiedenen Proportionsverhältnisse der Vorderknospe des m_1 (das gleiche gilt in geringerem Maße auch für den m_1 von *M. schröderi*) aus.

Auf *M. quercyi* läßt sich der m_1 jedoch unmittelbar zurückführen und kann als ein etwas evoluierterer Abkömmling seines Bauplans angesehen werden: So ist bei dem m_1 von Verneuil gegenüber dem m_1 von Quercy eine geringe Größenzunahme festzustellen, – die beiden Vorderknospenhügel haben sich vollständig und bis auf den Grund des Zahnreliefs getrennt, – der linguale Vorderknospenhügel ist voluminöser geworden und hat vom Metaconid größere Selbständigkeit erlangt (die Trennungsfurche zwischen beiden hat sich stärker eingetieft), – und der Cingulumhügel hat sich bedeutend gekräftigt und massiger gestaltet. Ob auch die übrigen Molaren der *Melissiodon*-Form aus Verneuil sich ebenso zwanglos von *M. quercyi* ableiten lassen, läßt sich wegen der Dürftigkeit dieser Funde leider nicht feststellen. Der m_3 ist auf der Entwicklungsstufe von Verneuil bereits spezifisch

untypisch, die m^3 lassen sich nicht vergleichen, weil das Oberkiefergebiß von *Melissiodon* aus Quercy nicht bekannt ist.

Inwieweit die gleichaltrigen Molaren von Rickenbach mit der Form aus Verneuil identisch sind, läßt sich nicht feststellen, weil aus Rickenbach leider kein m_1 oder m^3 vorliegt.

Eine nähere Beziehung der m^3 von Verneuil zu dem m^3 von Wolfwil-Kenisbännli besteht nicht, denn, abgesehen von dem verschiedenen Umriß, hat der Protoconushinterarm bei dem älteren m^3 von Wolfwil-Kenisbännli bereits die Verbindung mit der vierten Paraconuskante erlangt und stellt sich der Kraftpunkt nahe dem lingualen hinteren Zahnrand in Wolfwil-Kenisbännli bereits verstärkt dar. Die jüngeren m^3 von Verneuil erweisen sich also in diesen Punkten noch als primitiver.

Ob in der enorm kräftigen Entwicklung des Cingulumhügels beim m_1 von Verneuil eine Entwicklungstendenz steckt, die später ins excessive bei *M. schlosseri* führt, läßt sich wegen des äußerst spärlichen Materials dieser Spezies ebenfalls nicht feststellen.

Die *Melissiodon*-Molaren von Verneuil stimmen in Entwicklungsgrad und strukturellem Bau also mit keiner der bisher bekannten Arten völlig überein und stellen offensichtlich eine neue Art dar. Das vorliegende Material erscheint mir aber zu dürftig, um sie ausreichend zu begründen, und schließe ich sie deshalb der nächstverwandten Spezies, deren Abkömmling sie sein dürfte, an: *Melissiodon* n. sp., aff. *quercyi* SCHAUB.

f) Corban: *Melissiodon* cf. *chatticum* FREUDENBERG

1933 *Melissiodon Quercyi* SCHAUB. – SCHAUB, Neue Funde von *Melissiodon*, S. 244, Fig. 3.

SCHAUB beschrieb 1933

1 re. m^2 (in der Sammlung Greppin in Strasbourg befindlich)

von Corban im Delsberger Becken als zu *M. quercyi* gehörig. Als Fundschicht bestimmte SCHAUB die oberstampischen Delémontienschichten in der nächsten Umgebung von Corban.

Der Hinterarm des Mesostylsporns inseriert am Metaconusvorderarm und weist damit eine Struktur auf, die von Bernloch bis Wintershof-West zu finden ist. Der gegenüber dem Zentralhügelvorderarm verlängerte Zentralhügelhinterarm deutet auf eine chattische Entwicklungsstufe des Zahnes und macht ihn mit entsprechenden Molaren von Gaimersheim unmittelbar vergleichbar. Auch auf die m^2 von *M.* cf. *quercyi* von Rickenbach läßt er sich strukturmäßig beziehen. In seiner Größe – er mißt nach der Abbildung bei SCHAUB etwa $2{,}65 \times 2{,}1$ mm – fällt er jedoch so ausgesprochen außerhalb des Variabilitätsbereiches der mittelgroßen Arten, zu denen *M. quercyi* gehört, und in den Variabilitätsbereich der Gaimersheimer m^2, daß ich ihn eher dieser Spezies zurechne und ihn somit mit *M.* cf. *chatticum* bezeichne.

g) Gunzenheim: *Melissiodon* cf. *chatticum* FREUDENBERG

1935 *Melissiodon* cf. *emmerichi* SCHAUB. – DEHM, Ü. tert. Spaltenfüllungen i. Fränk. u. Schwäb. Jura, S. 36 ff., Taf. 2 Fig. 7a–c.

DEHM beschrieb 1935

1 re. Unterkiefer-Fragment mit m^{2-3} (Sammlung München 1934 V 24)

aus der chattischen Spaltenfüllung von Gunzenheim in Bayer.-Schwaben als *M.* cf. *emmerichi*.

Beim m_2 steht der Entoconidvorderarm mit dem vorderen Mittelsporn in fester Verbindung, der Mesostylidsporn inseriert am Zentralhügel und verläuft von dort zum vorderen Mittelsporn. Mit dem Entoconidvorderarm hat er keinerlei Verbindung.

Beim m_3 lehnt sich der Entoconidvorderarm an den vorderen Mittelsporn an, der Mesostylidsporn endet frei.

Die Innenhügel der unteren Molaren sind quergedehnt.

In der Größe (Abb. 86) fallen die beiden Molaren in den Variabilitätsbereich von Gaimersheim.

Die beiden Molaren zeigen in ihrer Struktur also eine typisch chattische Ausbildung und entsprechen in ihrem Evolutionsgrad etwa der Entwicklungsstufe von Gaimersheim.

DEHM konnte sich 1935 nur auf *M. quercyi* und *M. emmerichi* als Vergleichsarten beziehen. Vor allem auf Grund des Länge: Breite-Index stellte er die Gunzenheimer Molaren in die Nähe von *M. emmerichi*, konnte *M. quercyi* aber auch durch einige strukturelle Merkmale als nächstverwandt ausschließen. Das Gunzenheimer *Melissiodon* stellte also nach DEHM eine Zwischenform zwischen *M. quercyi* und *M. emmerichi* dar, die aber dem *M. emmerichi* strukturell und verwandtschaftlich näher stand als *M. quercyi* und möglicherweise dem *M.* cf. *emmerichi*, das SCHAUB 1933 von Coderet bei Branssat beschrieb (siehe unten), entsprechen sollte.

FREUDENBERG machte 1941 dann *M. chatticum* aus Gaimersheim bekannt. Meines Erachtens stehen die Gunzenheimer Molaren dieser Spezies entschieden näher als *M. emmerichi* und zwar aus folgenden Gründen: Wie wir gesehen haben (vgl. S. 70), zeichnet sich der m_2 von *M. emmerichi* vor allem durch die Lage des Mesostylidsporns als Fortsetzung des Hypoconidhinterarms aus, ein Merkmal, das speziell für *M. emmerichi* typisch ist und ihm eine gewisse Sonderstellung innerhalb der mitteleuropäischen Melissiodonten verleiht. Beim m_2 von Gunzenheim inseriert der Mesostylidsporn dagegen durchaus in „normaler" Weise am Zentralhügel, wie es seiner Altersstellung entspricht, und folgt hierin genau dem Ausbildungsmuster von *M. chatticum*. – Auch der Entoconidvorderarm des m_3 ist mit dem vorderen Mittelsporn nicht so fest verbunden wie bei *M. emmerichi*, sondern lehnt sich diesem nur an. Genau dieselbe Variationspotenz kann auch bei *M. chatticum* auftreten. – Eine Eigenart des Gunzenheimer m_3 ist eine leichte, doppelte Abknickung des zentralen Längsgrates mit kurzen, spornartigen Anomalien beiderseits der Doppelknickung. Auch eine solche leichte Knickung des zentralen Längsgrates ist bei den Gaimersheimer m_3 verschiedentlich (Abb. 56; Taf. II Fig. 21) zu beobachten, allerdings nicht in so ausgesprochenem Maße wie bei dem Gunzenheimer m_3.

Strukturell unterscheiden sich die Gunzenheimer Molaren also in wesentlichen Kriterien von *M. emmerichi*, zeigen dagegen ganz und gar das Strukturbild von *M. chatticum*, dem sie auch in der Größe völlig entsprechen. Für das mittelgroße *M. emmerichi* wären die Gunzenheimer Molaren zu groß.

Da für eine einwandfreie Artbestimmung aber unbedingt eine größere Serie von Zähnen vorliegen müßte, bezeichne ich das Gunzenheimer *Melissiodon* unter Berücksichtigung aller oben erwähnten Gründe mit *M.* cf. *chatticum*.

h) Coderet bei Branssat: *Melissiodon* sp., aff. *schröderi* n. sp. oder aff. *emmerichi* SCHAUB

Tafel V Fig. 4–5; Textabb. 118–119

1933 *Melissiodon* cfr. *Emmerichi* SCHAUB. – SCHAUB, Neue Funde von *Mel.*, S. 245 ff., Fig. 4 u. 5.

SCHAUB beschrieb 1933:

1 re. Maxillar-Fragment mit beschädigten m^{1-2}
1 li. m_1

(Museum Basel, Inventar-Nummer: Bst. 9499–9500).

aus dem obersten Stampien von Coderet bei Branssat (Allier) als Zwischenform zwischen *M. quercyi* und *M. emmerichi*, die letzterem aber bedeutend näher stand, und bezeichnete sie entsprechend mit *M.* cfr. *emmerichi*.

Von der gleichen Fundstelle besitzt das Baseler Naturhistorische Museum nunmehr einen weiteren

li. m_1 sowie
1 li. m_3

(Cod. 1706 u. 1708).

Alle Funde stammen von derselben Stelle, die VIRET 1929 (S. 20 ff.) unter dem Namen „Coderet" beschrieben hat.

118 119

Abb. 118–119. *Melissiodon* sp., aff. *schröderi* n. sp. oder aff. *emmerichi* SCHAUB; Oberstes Stampien, Coderet. 118. m_1 sin. (Mus. Basel Bst. 9500). – 119. m^{1-2} dext. (Mus. Basel Bst. 9499).

Dem m^1 (Abb. 119; Taf. V Fig. 5) fehlt leider ein beträchtlicher Teil der labialen Zahnhälfte einschließlich dem labialen Vorderknospenhügel, doch läßt die Alveole des Kiefers erkennen, daß der labiale Vorderknospenhügel beträchtlich über den labialen Zahnrand hinausragte. Der linguale Vorderknospenhügel läßt noch eine tiefe Grube zwischen sich und dem labialen Vorderknospenhügel erkennen. Die beiden Vorderknospenhügel sind in Coderet also vollständig voneinander getrennt, der Verbindungsgrat zwischen ihnen ist tief abgeknickt. Der Cingulumhügel ist sehr kräftig und voluminös, sein Innenrand schwach konkav eingebuchtet und in Richtung auf den Paraconus gedreht. Der linguale Zahnrand zwischen Protoconus und lingualem Vorderknospenhügel ist gerade, der Protoconus verbreitert den Zahn lingual nicht.

Der Mesostylsporn besitzt zwei Hinterarme: der innere inseriert am Zentralhügelhinterarm, der äußere am Metaconusvorderarm. Der Vorderarm des Mesostylsporns ist voll entwickelt und erreicht den medialen Paraconushinterarm, oral davon zieht ein Längsgrätchen vom medialen Paraconushinterarm zum Protoconusvorderarm und durchtrennt die mittlere der drei Vorderknospengruben. Ein zweites, kürzeres Trennungsgrätchen dieser Grube (sie ist infolge der Beschädigung des Zahnes nur noch zur Hälfte erhalten, der labiale Teil mit der labialen Begrenzungswand fehlt) verbindet in der Nähe der Vorderknospenhügel den verlängerten Protoconusvorderarm mit der Abknickungsstelle des Verbindungsgrates beider Vorderknospenhügel.

Beim m^2 (Abb. 119; Taf. V Fig. 5) inseriert der Mesostylhinterarm am Metaconusvorderarm, der Zentralhügelhinterarm ist bedeutend länger als der Vorderarm.

Eine Anomalie zeigt der Mesostylsporn. Er ist doppelt ausgebildet, einmal in für *Melissiodon* normaler Weise als Verlängerung des Protoconushinterarms über den Mesostylvorderarm, das andere Mal in aberranter Weise zwischen den beiden Metaconusvorderarmen.

Die beiden Vorderknospenhügel der m_1 (Abb. 118; Taf. V Fig. 4) sind noch nicht bis auf den Grund des Kronenreliefs scharf getrennt, der labiale Vorderknospenhügel ist noch nicht voluminös als selbständiger Hügel entwickelt. Der linguale ist dagegen recht kräftig, vom Metaconid aber durch eine wenig tiefe Furche nur unvollkommen getrennt. Der Cingulumhügel ist nicht sonderlich stark entwickelt und verlängert den labialen Zahnteil nicht über den lingualen.

Der Mesostylidsporn inseriert am Zentralhügelvorderarm.

Beim m_3 ist der Entoconidvorderarm fest mit dem vorderen Mittelsporn verbunden, der Mesostylidsporn endet frei.

Die Innenhügel der unteren Molaren sind schwach quergedehnt.

Die Molaren von Coderet besitzen mittlere Größe (Abb. 86).

Die vollständig getrennten Vorderknospenhügel und die kräftige Ausbildung des Cingulumhügels beim m^1 lassen auf eine Entwicklungsstufe schließen, die dem oberen Chattium angehört. Der m^1 von Coderet ist in diesen Eigenschaften etwas stärker evoluiert, also jünger, als der m^1 von Rickenbach.

Schaub schloß die Molaren von Coderet an *M. emmerichi* an, das wiederum etwas jünger ist als Branssat. In Übereinstimmung mit dieser Spezies befinden sich der Umriß des m^1, der hohe Entwicklungsgrad der Vorderknospe mit dem kräftigen Cingulumhügel und die beiden Hinterarme des Mesostylsporns. Der Zentralhügel ist bei *M. emmerichi* dagegen kräftiger als beim m^1 von Coderet.

Das Vorhandensein der beiden Trennungsgrätchen der mittleren Vorderknospengrube weist aber auch auf genetische Beziehungen zum gleichalterigen *M. schröderi* hin, das dem m^1 von Coderet auch in der Ausbildung des Zentralhügels gleicht, in bezug auf die schwächere Entwicklung des Cingulumhügels und der starken Verbreiterung am Protoconus aber von ihm abweicht.

Der m^2 von Coderet besitzt in seinem Zentralhügelbereich eine grundlegend verschiedene Struktur im Vergleich mit Hochheim-Flörsheim. Sollten sich an Hand weiteren Materials von dieser Lokalität diese für die Melissiodonten ungewöhnlichen Verhältnisse im Zentralhügelbereich bestätigen, so wäre die Annahme einer verwandtschaftlichen Verbindung beider Formen nicht zu rechtfertigen.

In seinem strukturellen Bau (abgesehen von der Abnormität des doppelten Mesostylidsporns) zeigt der m^2 von Coderet ausgesprochen den Zeitcharakter, so daß durch ihn auf keine nähere verwandtschaftliche Beziehung mit einer der benachbarten Spezies geschlossen werden kann.

Von den beiden m_1 gleicht nach dem äußeren Habitus der eine (Abb. 118; Taf. V Fig. 4) mehr dem m_1 von Hochheim-Flörsheim, der andere aber mehr einem m_1 von Weißenburg. Strukturell unterscheiden sich beide vom m_1 von Hochheim-Flörsheim vor allem durch

die Insertion des Mesostylidsporns am Zentralhügelvorderarm (bei *M. emmerichi* dicht hinter dem Zentralhügel), entsprechen darin also dem *M. schröderi*. Der Cingulumhügel ist geringer entwickelt als bei *M. emmerichi*, in Weißenburg aber noch kräftiger. Bei *M. emmerichi* steht der Cingulumhügel durch den wohlausgeprägten, schmalen labialen Cingulumgrat mit dem labialen Vorderknospenhügel in Verbindung, bei den m_1 von Coderet erhebt sich der Cingulumhügel aber vollständig isoliert in der vorderen äußeren Zahnecke (Abb. 118; Taf. V Fig. 4) oder besitzt eine schwache Verbindung zum lingualen Vorderknospenhügel, wie dies bei den m_1 von Weißenburg meist verstärkt der Fall ist.

Der labiale Vorderknospenhügel ist sowohl bei den m_1 von Coderet als auch bei den m_1 von Weißenburg nicht hügelförmig entwickelt, in Hochheim-Flörsheim aber bereits ein wenig voluminös. Der linguale Vorderknospenhügel baucht die innere vordere Zahnecke in Coderet dagegen bedeutend stärker vor als in Weißenburg, wo sich das labiale Vordercingulum mit dem Cingulumhügel stark nach vorne wölbt und den Zahn dadurch gegenüber dem m_2 und m_3 verlängert. Hierin gleicht der m_1 von Coderet also wiederum mehr *M. emmerichi*. So übertrieben stark wie bei dem m_1 von Abb. 118 (Taf. V Fig. 4) wölbt sich der Vorderabhang des lingualen Vorderknospenhügels von *M. emmerichi* aber nicht vor.

Im Bau des m_3 drückt sich lediglich das zu dieser Zeit in seiner Evolution bereits abgeschlossene Strukturbild der jüngeren Melissiodonten aus, das sowohl von *M. schröderi* als auch von *M. emmerichi* bereits erreicht ist.

In der Größe entsprechen die Molaren von Coderet etwa denen von Hochheim-Flörsheim, während gegenüber Weißenburg die unteren Molaren etwas zurückbleiben. Vor allem der m_3 ist so klein, daß er das Größenminimum von *M. schröderi* nicht mehr erreichen dürfte.

Die Molaren von Coderet stehen also dem gleichalterigen *M. schröderi* und möglicherweise dem etwas jüngeren *M. emmerichi* nahe. Ich halte die Beziehungen zu *M. schröderi* aber nicht für eng verwandtschaftlicher Natur, sondern manche konvergente Eigenschaften dürften durch die gleiche Entwicklungshöhe bedingt sein (wenn auch hier die großen Analogien der m^1 in Betracht gezogen werden müssen), so daß das *Melissiodon* von Coderet eine eigene, selbständige Form darstellt.

Die Molaren von Coderet lassen sich also auf keine der bisher bekannten Arten direkt beziehen, aber mit *M. schröderi* und *M. emmerichi* vergleichen, und bezeichne ich sie deshalb mit *Melissiodon* sp., aff. *schröderi* n. sp. oder aff. *emmerichi* SCHAUB.

i) Appenzell-Kaubach: *Melissiodon* sp. indet., *schlosseri* SCHAUB ?

Tafel V Fig. 1; Textabb. 120

Aus dem unteren Aquitanien von Appenzell-Kaubach besitzt das Naturhistorische Museum Basel (Inv. Nr.: U. M. 7076–77):

1 re. m^3 und das Fragment eines re. m_3

von *Melissiodon*.

Der m^3 (Abb. 120; Taf. V Fig. 1) hat einen dreieckig gerundeten Umriß und zeichnet sich vor allem durch den Verlust der labialen Vordercingulumgrube aus. Er entspricht in dieser Eigenschaft also dem m^3 des gleichalterigen *M. emmerichi*. Der Protoconushinterarm endet an der Basis des Paraconus, der eine vierte Kante nicht ausgebildet hat und damit einen primitiveren Zug aufweist als der m^3 von Hochheim-Flörsheim. Der sekundäre hintere

Innenhügel ist dagegen unter völliger Einbeziehung des rudimentären Hypoconusvorderarms kräftiger als bei *M. emmerichi*. Leider läßt sich infolge des Abkauungsgrades nicht feststellen, wie weit er sich hügelförmig erhob. Medialer Metaconusvorderarm und zentraler Längsgrat lassen sich wiederum mit denen von *M. emmerichi* in Beziehung bringen, doch der Bau des Mesostylsporns entspricht ihm nicht: Dieser besitzt nämlich ausgeprägt

120

Abb. 120. *Melissiodon* sp., *schlosseri* SCHAUB ?; m^3 dext. (Mus. Basel U. M. 7076); Unt. Aquitanien, Appenzell-Kaubach.

einen Hinterarm und einen Vorderarm, ein Merkmal, das wir beim m^3 von Wolfwil-Kenisbännli kennen lernten. Der vollständig ausgebildete Mesostylsporn ist aber beim m^3 von Appenzell-Kaubach mit seinen beiden Armen fest verbunden, bei dem von Wolfwil-Kenisbännli nicht.

In der Größe (Abb. 86) weist der m^3 von Appenzell-Kaubach etwa die Länge der m^3 von Weißenburg und Gaimersheim auf, er ist aber etwas schmäler.

Ältere Merkmale (Umriß, dreikantiger Paraconus, Mesostylarme) verbinden sich also mit Eigenschaften jüngerer Arten (Fehlen der labialen Vordercingulumgrube; Verlauf des zentralen Längsgrates; sekundärer hinterer Innenhügel) und verleihen dem m^3 von Appenzell-Kaubach sein eigenes Gepräge, das ihn zur Zwischenform zwischen chattischer und aquitan-burdigaler Ausprägungsweise stempelt. Sein Alter (nach Mitteilung von Herrn Professor Dr. S. SCHAUB „unteres Aquitanien") spricht in diesem Sinne.

Beim m_3 ist der Entoconidvorderarm mit dem vorderen Mittelsporn fest verbunden, der Mesostylidsporn endet frei. In diesen Eigenschaften besitzt er die Struktur der jüngeren Melissiodonten, die die Evolution des m_3 bereits abgeschlossen haben und ist für eine spezifische Bestimmung nicht verwertbar.

Mit dem etwa gleichalterigen *M. emmerichi* läßt sich das *Melissiodon* von Appenzell-Kaubach, wie wir gesehen haben, nur bedingt vergleichen, sicher aber gehört es einer anderen Spezies an. In welcher Beziehung es zu dem etwas jüngeren *M. schlosseri* steht, läßt sich leider nicht eruieren, da außer dem m_3 – die sich zwar gleichen, aber seit dem oberen Chattium bereits spezifisch untypisch sind – von *M. schlosseri* nur der m_1, von Appenzell-Kaubach aber nur der m^3 bekannt ist. In den Bereich der Möglichkeiten rückt eine derartige Verbindung aber durch die Tatsache, daß die Schmelzgrätchen des m^3 recht massiv gebaut, jedenfalls viel dicker sind, als bei den anderen Arten. Durch die erhebliche Größe des m^3 (die beiden Molaren von Haslach fallen in den Variabilitätsbereich der kleinsten von Wintershof-West) wird diese Hypothese aber wieder abgeschwächt.

k) Gans: *Melissiodon* sp. indet.

Aus dem unteren Aquitanien von Gans (Gironde) befindet sich im Baseler Museum ein beschädigter, sehr stark abgekauter

li. m_3 (O. G. 1502)

von *Melissiodon*.

Eine spezifische Bestimmung läßt der Rest nicht zu.

l) Feusisberg: *Melissiodon* sp. indet.

Tafel V Fig. 6; Textabb. 121

1956 *Melissiodon* sp. – ZÖBELEIN, Chatt. u. aquit. Landschnecken i. d. Subalp. Molasse, S. 10.

Aus der subalpinen Molasse südlich des oberen Zürichsees, östlich Feusisberg, (ZÖBELEIN S. 9), stammt

1 li. m_2 (Sammlung München 1955 I 535)

von *Melissiodon*.

Der Mesostylidsporn inseriert am Zentralhügelvorderarm und verläuft von dort zum vorderen Mittelsporn (Abb. 121; Taf. V Fig. 6). Zum Entoconidvorderarm, der mit dem

121

Abb. 121. *Melissiodon* sp.; m_2 sin. (Sa. Mü. 1955 I 535); Aquitanium, Feusisberg.

vorderen Mittelsporn in fester Verbindung steht, hat er keinerlei Beziehung mehr. Auf dem Mesoconidhinterarm markiert sich ganz schwach und undeutlich ein kurzer, accessorischer, zweiter Mesostylidsporn.

Der Zentralhügel ist kräftig, die Innenhügel sind quergedehnt.

In seiner Größe (Abb. 86) fällt der Zahn etwa in die Mitte des Variabilitätsbereiches des Genus.

Der Zahn entspricht in strukturellem Bau und Höhe damit einem Entwicklungsstadium, das von dem in Abb. 50 (Taf. II Fig. 18) dargestellten Gaimersheimer m_2, der allerdings für diese Spezies sehr hoch entwickelt ist, verwirklicht wird. Er besitzt damit die strukturelle Grundlage, die später *M. dominans* in noch prägnanterer Form aufweist. Im Vergleich zu diesem sitzt der Mesostylidsporn noch zu nahe am Zentralhügel und ist der zweite, accessorische Mesostylidsporn noch zu undeutlich ausgebildet sowie der Zentralhügel zu kräftig, von den höchst entwickelten Gaimersheimer m_2 unterscheidet ihn seine geringe Größe. Hinzu kommt noch, daß sämtliche fortschrittlichen Merkmale (Insertion des

Mesostylidsporns am Zentralhügelvorderarm, Verbindung des Mesostylidsporns mit dem vorderen Mittelsporn, kurzer, accessorischer, zweiter Mesostylidsporn) an diesem Zahn vereint zu finden sind, während jedes dieser Merkmale in Gaimersheim nur spärlich und vereinzelt auftritt. Unter 32 Exemplaren war in Gaimersheim auch nur 1 Fall, der alle diese Merkmale in sich vereinte.

Der strukturelle Bau des Zahnes spricht also für ein Entwicklungsstadium, das die Gaimersheimer Evolutionsstufe schon überschritten, die von Wintershof-West aber noch nicht erreicht hat, also für ein aquitanes Alter. Unterstützt wird diese Annahme noch durch die Tatsache, daß bei Formen des oberen Chattiums, wie Weißenburg, Rickenbach und Gunzenheim, der Mesostylidsporn noch am Zentralhügel selbst inseriert, wie dies ja auch in Gaimersheim fast immer der Fall ist, eine Insertion am Zentralhügelvorderarm scheint also erst im Aquitan Gemeingut geworden zu sein. Ein wahrscheinlich aquitanes Alter nimmt Herr Dr. Zöbelein auch für die Landschneckenfauna dieser Fundstelle an.

Unter den aquitanen Arten entfällt *M. emmerichi* für eine phylogenetisch-systematische Verknüpfung infolge der grundlegenden Strukturdifferenzen des Zentralhügelbereichs. Von *M. schlosseri* ist leider kein m_2 bekannt, so daß ein unmittelbarer Vergleich nicht durchgeführt werden kann. Eine nähere Beziehung zu dieser Spezies wäre aber nicht unmöglich, da der Zahn einen recht massiven Eindruck macht und die Schmelzgrate etwas dicker zu sein scheinen als üblich.

m) **La Chaux** bei Ste. Croix: *Melissiodon schlosseri* Schaub ?

1920 *Melissiodon Schlosseri.* – Schaub, *Melissiodon* nov. gen.
1925 *Melissiodon Schlosseri.* – Schaub, D. hamsterart. Naget. d. Tert., S. 73.

Aus den oberaquitanen Mergeln von La Chaux bei Ste. Croix (Kanton Waadt) liegt im Baseler Museum:

1 li. m_3

von *Melissiodon* (L. Ch. 476).

Er wurde von Schaub 1920 und 1925 der oberaquitanen Mutation des Genus *(M. schlosseri)* zugerechnet, „da er genau mit demjenigen von Haslach übereinstimmt".

Im strukturellen Bau zeigt der Zahn den Bauplan der jüngeren Melissiodonten: Der Entoconidvorderarm ist mit dem vorderen Mittelsporn fest verbunden, der Mesostylidsporn endet frei.

Nach dieser, seit dem oberen Chattium spezifisch untypischen Struktur, läßt sich keine Artbestimmung durchführen. Sein oberaquitanes Alter im Verein mit seinem massiven Bau und den dicken Schmelzgraten lassen eine Identität mit *M. schlosseri* jedoch wahrscheinlich erscheinen. Auch die Größe (Abb. 86) ist bei beiden ungefähr dieselbe. Ein sicherer Nachweis, daß die oberaquitanen Mergel von La Chaux *M. schlosseri* enthalten, wäre aber erst mit dem Funde eines m_1 gegeben.

n) **Benken** am Kohlfirst: *Melissiodon* cf. *schlosseri* Schaub.

1925 *Melissiodon Schlosseri.* – Schaub, D. hamst. Naget. d. Tert., S. 68–69.

Aus den marinen Sanden des Helvétien von Benken am Kohlfirst (Kanton Zürich) stammen einige Fragmente von *Melissiodon*, und zwar:

1 re. m^1
1 li. m^1 oder m^2
1 li. m^2
1 li. m^3
1 re. m_1

(Museum Basel M. M. 1452–1456),

die wahrscheinlich aus älteren Sedimenten dort mit einer Reihe anderer Fossilien eingeschwemmt wurden. Das Vorkommen des oberaquitanen *Cricetodon haslachense* in diesen Sanden deutet auf ein oberaquitanes Alter dieser älteren Faunenkomponente (SCHAUB 1925, S. 68–69).

SCHAUB stellte die Fragmente auf Grund dieses Alters und des m_1-Fragmentes, „da es mit dem entsprechenden Zahn von Haslach genau übereinstimmt", zu *M. schlosseri*. Da die Vorderknospe bei diesem Fragment aber nicht erhalten ist, steht ein sicherer Nachweis der Identität noch aus.

m^1: Der Hinterarm des Mesostylsporns inseriert an der Vereinigungsstelle von Mesoconushinterarm und den medialen Vorderarmen von Hypo- und Metaconus. Ein zweiter Mesostylhinterarm ist anscheinend nicht ausgebildet. Der Mesostylvorderarm endet als kurzer Sporn frei. Der Zentralhügel ist kräftig.

m^2: Der Mesostylsporn beginnt labial am äußeren Metaconusvorderarm, der Hinterarm des Mesostylsporns inseriert am medialen Metaconusvorderarm. Vorder- und Hinterschenkel des Zentralhügels sind gleich lang.

m^3: Der Protoconushinterarm wendet sich anscheinend nach vorne zum Paraconus. Die Schmelzgrätchen des hinteren Zahnteils sind in Form einer gebogenen Schleife angeordnet, der Kraftpunkt in der Schleifenkehre ist leicht verstärkt, der rudimentäre Hypoconusvorderarm reduziert. Der zentrale Längsgrat verläuft im vorderen Abschnitt völlig horizontal und verbindet die Gratschleife des hinteren Zahnteils fest mit dem Protoconushinterarm, im caudalen Abschnitt (er stellt dort den vorderen lingualen Teil der Gratschleife dar) verläuft er zunächst vertikal und biegt dann diagonal zum Kraftpunkt um.

Das Fragment des m^3 besitzt damit in seinen noch erhaltenen Strukturteilen große Ähnlichkeit mit dem entsprechenden Zahnteil des m^3 von Appenzell-Kaubach, nur ist bei diesem der „sekundäre hintere Innenhügel" etwas kräftiger.

m_1: Das Entoconid ist quergedehnt, der Zentralhügel kräftig, doch nicht so kräftig wie bei *M. schlosseri*. Der Mesostylidsporn inseriert direkt am Zentralhügel, ist also primitiver als bei *M. schlosseri*. Das Fragment macht einen recht massigen Eindruck und könnte damit wohl zu *M. schlosseri* passen (auch die Schmelzgrate der übrigen Fragmente scheinen im allgemeinen dicker zu sein als üblich), doch können wir beide Formen nicht zueinander in Beziehung bringen, weil die Variabilität des Mesostylidsporns bei *M. schlosseri* nicht bekannt ist.

o) Estrepouy: *Melissiodon* cf. *dominans* DEHM.

Tafel V Fig. 7–9; Textabb. 122–124

Aus dem Burdigalien inférieur von Estrepouy (Gers) (ROMAN & VIRET 1930) befinden sich im Baseler Naturhistorischen Museum:

1 li. und 1 re. m^2
1 li. m_1

(G. B. 581, 1878–79).

Der eine der beiden m^2 (Abb. 123; Taf. V Fig. 8) besitzt in seinem Zentralhügelbereich ein accessorisches Grätchen, das vom medialen Metaconusvorderarm gegen den Mesostylsporn ragt, und ein zweites, gegabeltes accessorisches Grätchen, das den Mesostylhinter-

122 123 124

Abb. 122–124. *Melissiodon* cf. *dominans* DEHM; Unt. Burdigalien, Estrepouy. – 122. m_1 sin. (Mus. Basel G. B. 1879). – 123. m^2 sin. (Mus. Basel G. B. 1878). – 124. m^2 dext. (Mus. Basel G. B. 581).

arm mit dem Hinterarm des Zentralhügels verbindet. Der Hinterarm des Mesostylsporns inseriert am Metaconusvorderarm. Der Zentralhügel selbst ist nicht sonderlich kräftig, seine beiden Schenkel sind etwa gleich lang. – Dieser m^2 hat also die Grundstruktur, und mit den accessorischen Grätchen im Zentralhügelbereich auch eine typisch eigene Variationsmöglichkeit, der m^2 von *M. dominans*.

Der zweite m^2 (Abb. 124; Taf. V Fig. 9) hat die V-Schenkel des Zentralhügels sehr stark labial verlängert. Sie sind bei ihm nahe an der Basis der Außenhügel mit dem Hypoconusvorder- und dem Protoconushinterarm verbunden. Der Mesostylvorderarm erhält dadurch eine horizontale Lage. Der Mesostylhinterarm ist sehr kurz und inseriert am Metaconusvorderarm. Aberrant ist die Ausbildung eines doppelten Mesostylsporns. – Das Strukturbild dieses m^2 weicht damit vom üblichen Bild von *M. dominans* ab. Die Einzelelemente (wie die langgezogenen Zentralhügelschenkel, der horizontale Mesostylvorderarm) können bei verschiedenen m^2 zwar vorkommen (in bezug auf den horizontalen Mesostylvorderarm ist z. B. der m^2 vom Wütherich zu vergleichen), aber so ausgeprägt wie beim m^2 von Estrepouy sind sie bei *M. dominans* nirgends zu finden. Auch der Mesostylhinterarm ist bei *M. dominans* stets länger, der Mesostylsporn selbst niemals, auch nicht nur aberrant, doppelt.

Der m_1 (Abb. 122; Taf. V Fig. 7) besitzt eine zweigeteilte Vorderknospe, die beiden Vorderknospenhügel sind durch einen Grat miteinander verbunden. Der labiale Vorderknospenhügel ist zwar schon ein wenig voluminös, bleibt aber hinter dem von *M. dominans* noch etwas zurück. Der linguale Vorderknospenhügel ist ebenfalls weit weniger kräftig als bei *M. dominans*, vor allem baucht er die vordere Innenecke des Zahnes bei weitem nicht so stark vor wie diese Spezies. Vom Metaconid ist der linguale Vorderknospenhügel nur unvollkommen durch eine seichte Furche getrennt, bei *M. dominans* dagegen durch einen tiefen Graben deutlich geschieden. Der kräftige Cingulumhügel steht mit beiden Vorderknospenhügeln in Verbindung, bei *M. dominans* meist mit dem labialen, seltener mit dem lingualen. Infolge der schwächeren Entwicklung des lingualen Vorderknospenhügels beim m_1 von Estrepouy ragt der Cingulumhügel beträchtlich weiter über den lingualen Zahnteil vor als bei *M. dominans*.

Der Mesostylidsporn inseriert am Zentralhügelvorderarm und ist voll entwickelt.
Die Innenhügel sind stark quergedehnt.

Durch die merklich geringere Entwicklung der Vorderknospe des m_1 erscheint das *Melissiodon* von Estrepouy ein wenig primitiver (älter) als *M. dominans*. Es kann mit dieser Spezies also nicht unmittelbar identifiziert werden, wohl aber verglichen, wie es ihm auch zweifellos phylogenetisch nahesteht. Unterschiedlich ist auch der Habitus der beiden Formen und in der Größe (Abb. 86) fallen alle drei Molaren von Estrepouy an den Rand des Variabilitätsbereiches von *M. dominans*. Die geringe Größe des m_1 wird auch nur von einem einzigen der 37 m_1 von Wintershof-West und von zwei der 16 m_1 von Schnaitheim unterboten.

Die Unterschiede der beiden Formen sind wohl vor allem auf den, wenn auch sehr geringen, Altersabstand der beiden Fundstellen (vgl. S. 48) sowie auf die Verschiedenheit der geographischen Lage zurückzuführen.

Bei reichlicherem *Melissiodon*-Material von Estrepouy dürfte diese Form deshalb wohl als eigene Rasse von *M. dominans* abzutrennen sein. Einstweilen, bis neue Funde eine solche Abtrennung rechtfertigen, empfiehlt sich zur Benennung die Form der offenen Nomenklatur: *M.* cf. *dominans* DEHM.

p) **Martinstobel:** *Melissiodon* sp. indet.

Unter den Nummern M. M. 2265–66, 2376 befinden sich im Naturhistorischen Museum Basel 3 Zahnfragmente von *Melissiodon* aus dem Burdigalien von Martinstobel bei St. Gallen. Leider ist an keinem derselben der für die Feststellung der Identität geeignete Zahnbereich erhalten; es muß auf eine spezifische oder phylogenetische Festlegung deshalb verzichtet werden. Die Fragmente sind absolut unbestimmbar.

VII. PHYLOGENETISCHE ERGEBNISSE

Nach den vorangegangenen Kapiteln erwies sich die *Melissiodon*-Population von Bernloch, *M. schaubi bernlochense*, als älteste und ursprünglichste bisher bekannte Form von *Melissiodon*. Von ihrem Grundbauplan lassen sich alle späteren Formen dieses Genus (mit Ausnahme von *M. arambourgi* und einigen Strukturteilen von *M. emmerichi*) ableiten.

M. schaubi bernlochense ist aber noch nicht der Beginn des *Melissiodon*-Stammes. Sein Zahnbau stellt keine Zwischenform mehr dar zwischen dem melissiodontiden und dem der *Melissiodon*-Ahnen und gibt deshalb auch keinerlei Auskunft, aus welchem der alten Nagergeschlechter sich die hochspezialisierte und im Zahnbau stark komplizierte Familie der Melissiodontidae entwickelte. *M. schaubi bernlochense* ist bereits ein echtes cispyrenäisches *Melissiodon* und zeigt sämtliche Gattungsmerkmale in bereits fertigem Zustand ausgebildet! Die Entstehung der Gattung als solche muß deshalb wesentlich früher stattgefunden haben. Dasselbe lehrt auch die Zahnstruktur von *M. arambourgi* (vgl. S. 75), denn diese läßt sich nicht auf die Bernlocher Entwicklungstendenz zurückführen. Es muß also die transpyrenäische *Melissiodon*-Linie bereits bei der Entstehung der melissiodontiden Zahnausprägung eine andere Entwicklungsrichtung eingeschlagen haben als der Stamm der cispyrenäischen Melissiodonten, folglich schon vor dem Rupel von diesem getrennt worden sein. Wie die bei *M. schaubi bernlochense* erst im Entstehen begriffene Vorderknospenstruktur des m_1 aussagt (vgl. S. 23), wird die Neuentstehung der melissiodontiden Strukturelemente aber erst bei dieser rupelischen Form abgeschlossen. Die Lostrennung des Stammes der Melissiodontidae von ihrer Ahnengruppe mit dem Einschlagen des neuen melissiodontiden Entwicklungsweges kann also nicht sehr viel früher erfolgt sein. Möglicherweise könnte sie im Ober-Eocän stattgefunden haben; man müßte bei primitiven Formen etwa diesen Alters die Wurzeln des *Melissiodon*-Stammes suchen.

Von *M. schaubi bernlochense* kann eine direkte Entwicklungslinie bis zu dem altburdigalen *M. dominans* führen. Dieses zeigt sich in allen seinen Strukturelementen als ein Abkömmling der von *M. schaubi bernlochense* eingeleiteten und in seiner individuellen Variabilität erkennbaren Entwicklungstendenzen, eine geradlinige Verbindung beider Formen dürfte deshalb berechtigt sein.

Die Linie *M. schaubi bernlochense* ⟶ *M. dominans* bildet damit das Gerippe, an das sich die übrigen Arten anschließen:

M. chatticum stellt strukturmäßig eine Zwischenform zwischen *M. schaubi bernlochense* und *M. dominans* dar und vermittelt in dieser Beziehung zwischen den beiden Formen. Weil es aber größer ist als *M. dominans*, schließt es sich als unmittelbares Bindeglied aus, gehört also einem Seitenzweig an. In der Struktur des m^3 erweist es sich dabei sogar als etwas primitiver als *M. schaubi bernlochense*, es muß also noch kurz vor der Bernlocher Form von der Hauptstammeslinie abgezweigt sein.

Ein sehr naher Verwandter des mittelchattischen *M. chatticum* ist das oberchattische *M. schröderi*. Es hat sich in mancher Beziehung etwas weiter entwickelt als *M. chatticum*, stellt aber wegen der etwas geringeren Größe und einiger Primitivmerkmale, die es dieser Spezies gegenüber aufweist, nicht deren direkten Abkömmling dar, sondern nur einen „etwas jüngeren Vetter" (vgl. S. 67).

M. quercyi läßt sich wiederum unmittelbar auf die Bernlocher Variationstendenz zurückführen und dürfte ein direkter Nachkomme von *M. schaubi bernlochense* sein. In der Entwicklungshöhe ist es etwa dem *M. chatticum* gleichzusetzen, gehört aber nicht zu dessen Entwicklungszweig (vgl. S. 62). Ob es direkt in der Entwicklungslinie zu *M. dominans* liegt, also einen echten Vorfahren dieser Spezies darstellt, läßt sich wegen des so spärlichen Materials nicht eruieren.

M. schalki stellt nach dem Entwicklungsgrad seiner Molarenstrukturen ein Bindeglied dar zwischen dem rupelischen Ausbildungsmodus von *Melissiodon* (*M. schaubi bernlochense*) und dem chattischen (*M. quercyi* und *M. chatticum*). Durch den Bau seiner m^3 wird der Zweig von *M. chatticum* als dessen Descendent aber ausgeschlossen, *M. schalki* hingegen als ältest-chattisches Glied der Hauptstammesreihe festgelegt (Umriß, Ausbildung der vierten Paraconuskante und die Auflösung des Protoconushinterarms weisen die m^3 von *M. schalki*, obwohl älter, bereits als progressiver aus als die m^3 von *M. chatticum* und *M. schröderi*). Ob sich *M. quercyi* als direkter Nachkomme von *M. schalki* ableiten läßt, ist wegen der Dürftigkeit des von *M. quercyi* vorhandenen Materials und dem Fehlen eines m_1 bei *M. schalki* nicht mit Sicherheit anzugeben. Entwicklungsmäßig wäre die Stellung von *M. schalki* als Bindeglied zwischen *M. schaubi bernlochense* und *M. quercyi* durchaus möglich.

Das rupelische *M. schaubi schaubi* erwies sich als aus der Bernlocher Variabilität ableitbar, als ein nur um weniges jüngerer Abkömmling von *M. schaubi bernlochense*. In seinen subspezifischen Charakteren besitzt es Eigentümlichkeiten, die es als Vorfahren der jüngeren Melissiodonten ausschließen, so daß es sich als eine blind endende und in eine Sackgasse der Entwicklung geratene Unterart von *M. schaubi* erweist, während die etwas primitivere Bernlocher Form dieser Spezies das Genus weiterführte und zum Ausgangspunkt einer blühenden Entwicklung wurde.

Das unteraquitane *M. emmerichi* zeigt sich durch die Zentralhügelstruktur seiner zweiten Molaren als nicht auf die Bernlocher Variationstendenz zurückführbar und stellt danach eine eigene Entwicklungslinie dar, die sich schon vor dem Rupel vom Hauptstamm der *Melissiodon*-Entfaltung gelöst haben muß. Möglicherweise hat es dieses den übrigen cispyrenäischen Arten fremde Strukturbild auch von der transpyrenäischen Nebenlinie bekommen. Es muß aber wohl bei der sonstigen Übereinstimmung von *M. emmerichi* mit den cispyrenäischen *Melissiodon*-Arten als Konvergenz und nicht als ein Zeichen enger Verwandtschaft mit *M. arambourgi* betrachtet werden. Nachdem die Entwicklung der übrigen Zahnelemente bei *M. emmerichi* auch in derselben Weise und Evolutionsrichtung erfolgt ist wie bei den anderen cispyrenäischen Spezies, hat es unzweifelhaft die Grundentwicklungstendenzen dieser Formengruppe genetisch noch mitbekommen, steht also mit ihr in erbmäßigem Zusammenhang. Gelegentliche genetische Überkreuzungen mit Formen der Hauptstammesgruppe können jedoch, wie auch sonst bei fossilem Material, nicht ausgeschlossen werden (vgl. S. 70f.).

M. schlosseri erweist sich durch seinen massigen Molarenbau und insbesonders durch die übermächtige Entwicklung des Cingulumhügels beim m_1 als ein hochspezialisiertes Endglied. Es hat keine Nachkommen mehr hinterlassen, ist also auf einen Seitenzweig der Hauptstammeslinie, in deren Entwicklungstendenz es sich spezialisierte, zu setzen. Wann

der zu *M. schlosseri* führende Zweig sich von der Hauptstammeslinie abgelöst und den selbständigen Weg zur verstärkten Cingulumbildung eingeschlagen hat, ist wegen des äußerst geringen Materials nicht festzustellen (vgl. S. 72).

M. arambourgi stellt das unterburdigale Endglied einer Nebenlinie der *Melissiodon*-Entfaltung dar, die sich bereits sehr frühzeitig, an der Wurzel der Entstehung der Gattung, vom cispyrenäischen Hauptstamm gelöst hat und ihre eigenen Evolutionswege gegangen ist (vgl. S. 75).

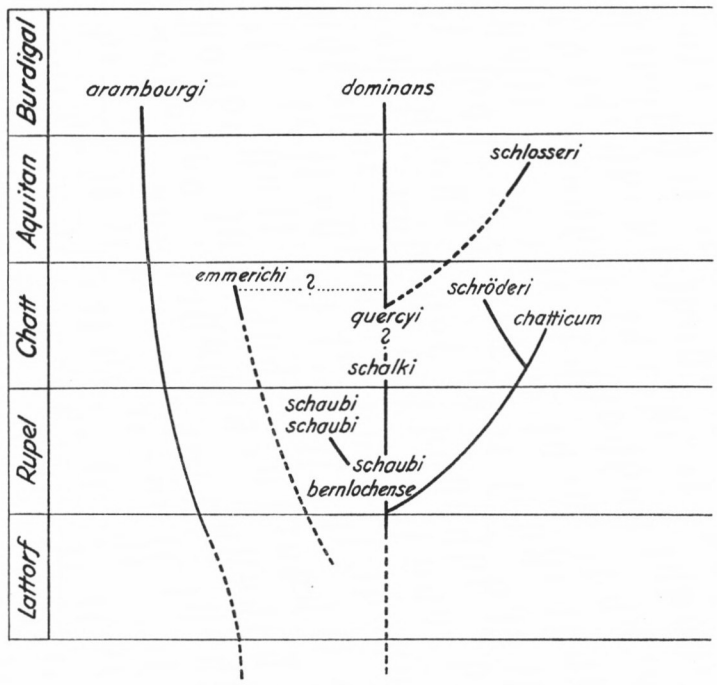


Abb. 125. Stammbaum der Gattung *Melissiodon* SCHAUB.

Die verschiedenen *Melissiodon*-Formen stehen also als eng in sich geschlossene Gruppe vor uns, die eine völlig eigene Entwicklung durchgemacht hat und sich an keine der bekannten größeren oder kleineren Nagergruppen schon anschließen läßt.

SCHAUB war zwar 1920 der Meinung, daß „die Zahnformel auf einen Muriden deutet" und „der vierhügelige Bauplan der Molaren sie in die Nähe der Cricetodonten weist", aber auf Grund der großen abweichenden Eigenschaften des melissiodontiden Bauplans kommt er zu dem Ergebnis, daß sie „einen ganz isolierten, eigenartigen Typus" darstellen und eine selbständige Familie bilden. In bezug auf die Mandibelform, die „von der des gewöhnlichen muriden Typus völlig abweicht", war sogar die Zugehörigkeit zu den Muriden in Frage gestellt.

1925 betonte SCHAUB wiederum die von der der Muriden völlig abweichende Gestalt der Mandibel, stellte im systematischen Teil das Genus aber als eigene Familie noch zur „Hamstergruppe der Myomorpha".

1933 stellte SCHAUB auf Grund des nicht cricetin gebauten Jochbogens des Maxillar-Fragmentes von Coderet bei Branssat, der noch unterstützt wurde durch die nicht cricetin gebaute Mandibel, die Zugehörigkeit von *Melissiodon* zu den hamsterartigen Nagern stark in Zweifel. 1951 erklärte er, „daß die systematische Stellung von *Melissiodon* völlig unsicher ist" und daß es „auf keinen Fall zu den Cricetodontinae gehört".

DEHM bestätigte 1950 den wenig cricetidenhaften Bau von Mandibel und Maxille, war aber geneigt, die abweichenden Merkmale „mehr auf eine frühe Abzweigung von Cricetodon als auf eine ganz selbständige Stellung" zurückzuführen, weil „die Merkmale des Vorderschädels bei einer Reihe von Nager-Gruppen einer bis in die einzelne Art hineingreifenden Formenmannigfaltigkeit unterliegen". Auch „ließe sich nach dem Bau der Molaren schwerlich eine engere Verwandtschaft zu irgendeiner anderen Nagerfamilie erweisen" (DEHM 1950 S. 365).

SIMPSON stellte in seiner „Classification of Mammals" 1945 SCHAUBS Familie der Melissiodontidae zu seiner Familie der Cricetidae, Subfamilie Cricetinae, und schloß das Genus *Melissiodon* als Cricetodontini incertae sedis an das Tribus Cricetodontini an.

In bezug auf die Evolution der Molarenstrukturen kam FREUDENBERG 1941 (S. 110) zu wichtigen Erkenntnissen: „Bei der Betrachtung der stammesgeschichtlichen Zusammenhänge im Genus *Melissiodon* fällt eine Tatsache auf: Der Zahnbau kompliziert sich bei den jüngeren Arten. Eine Eigentümlichkeit der alttertiären Cricetinen ist es aber, wie SCHAUB gezeigt hat, den Zahnbau zu vereinfachen." Diese Beobachtungen sind vollkommen richtig und wesentlich für die Frage nach den stammesgeschichtlichen Zusammenhängen mit den Cricetodonten.

Zwar besitzen die Melissiodontidae jederseits 3 Backenzähne im Ober- und Unterkiefer, und die Molaren zeigen den vierhügeligen Grundplan des Cricetidenschemas, auch zeichnen sich die ersten Molaren durch die Entwicklung einer Vorderknospe aus und die dritten durch starke Reduktionen und Vereinfachungen in ihrem hinteren Zahnteil, entsprechen also in diesem allgemeinen Grundbau durchaus den Verhältnissen bei den Cricetodonten, doch im einzelnen zeigen die Molaren von *Melissiodon* einen ganz anderen Strukturplan als die Cricetodontiden und lassen sich die Strukturelemente nicht mit denen dieser Gruppe homologisieren. Hinzu kommt die von FREUDENBERG beobachtete Komplizierung und Höherentwicklung einzelner Strukturelemente im Laufe der Stammesgeschichte der Melissiodontidae, in der sich von den Cricetodontiden grundsätzlich verschiedene Entwicklungsimpulse und -gesetzmäßigkeiten kundtun. Die oben erwähnten Übereinstimmungen des Grundbaues dürften danach konvergent erworben sein.

Gegen eine Zuordnung der Melissiodontidae zu den Cricetodontiden sprechen also nicht nur die nicht cricetin gebauten Kiefer, sondern auch die Molarenstrukturen und die Gesetzmäßigkeiten ihrer Entwicklung. Die Melissiodontidae stellen eine völlig selbständige Gruppe ohne nähere Beziehungen zu den Cricetodontiden dar und dürften m. E. Familienrang beanspruchen. Ein näherer Anschluß an eine der bekannten Gruppen läßt sich bisher noch nicht begründen.

ZUSAMMENFASSUNG UND SCHLUSS

Mit vorliegender Arbeit wurde der Versuch unternommen, eine kleine und bisher wenig bekannte Gruppe von Nagern (*Melissiodon* SCHAUB 1920) anhand eines sehr umfangreichen neuen Materials in Form einer monographischen Revision systematisch und phylogenetisch genauer festzulegen. Es erwiesen sich dabei die Strukturen der Vorderknospen der ersten Molaren und der Zentralhügelbereiche sämtlicher Molaren als besonders wertvoll für eine systematische Gliederung sowie zur Erkennung ihrer Evolutionswege und stammesgeschichtlichen Zusammenhänge. Die bisherigen, oft nur ungenügend bekannten und unvollständig beschriebenen Arten wurden neu bearbeitet und auf Grund ihrer Entwicklungsgeschichte neu definiert. Dazu konnten zwei neue Arten (*Melissiodon schalki* n. sp. und *Melissiodon schröderi* n. sp.) sowie eine neue Subspezies (*Melissiodon schaubi bernlochense* n. subsp.) aufgestellt werden. Eine Zuordnung dürftiger und spärlich belegter Einzelfunde zu den nunmehr bekannten Arten wurde mit aller Vorsicht versucht, dabei aber festgestellt, daß manche dieser Einzelfunde noch unbekannte Formen bergen, deren dürftiges Material eine Aufstellung als neue systematische Einheiten aber noch nicht rechtfertigt.

Infolge ihrer raschen Evolution erweisen sich die verschiedenen Populationen von *Melissiodon* als hervorragend gute stratigraphische Leitmarken, die schon geringste Altersunterschiede sicher erfassen lassen.

In einem abschließenden Kapitel wurden die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge innerhalb der Melissiodontidae dargestellt und ihre Stellung im System der Nager diskutiert. Eine völlig eigenständige Entwicklung dieser Gruppe mit isolierter Stellung im System der Nager muß nach den bisherigen Funden angenommen werden.

Die eingehende Beschäftigung mit dieser kleinen, interessanten Nagergruppe erbrachte aber nicht nur Ergebnisse, die speziell diese eine Gruppe betreffen, sondern diese erwies sich auch als ein gutes Beispiel für allgemeine descendenz-theoretische Fragestellungen, zeigten doch die großen Populationen von Bernloch, Gaimersheim und Wintershof-West den Weg, den die Evolution beschritt. Ein neues Merkmal tritt dabei zunächst nur spärlich und vereinzelt auf, wird im Laufe der geologischen Zeit aber vorherrschend und verdrängt schließlich die alten Merkmale ganz. Man kann demnach unter günstigen Umständen die Entwicklungstendenz einer Art schon in der Variabilität einer einzigen Population feststellen. Eine einmal eingeschlagene Evolutionsrichtung bleibt für den Formenkreis beibehalten, so daß es bei verschiedenen Stämmen der Gruppe unabhängig voneinander zu analogen Strukturbildern kommen kann.

ANHANG

BESTIMMUNGSTABELLE FÜR DIE BESCHRIEBENEN MELISSIODONARTEN

„Bestimmungsschlüssel sind nützlich, um dem Benützer als Vademekum die fertige Wissenschaft zu erschließen" (RICHTER 1948, S. 152). Da die Erforschung der Melissiodontidae jedoch noch lange nicht abgeschlossen ist und fast jeder Fund neue Formen bringt, da ferner manche Arten nur in wenigen Molaren bekannt sind und nur in seltenen Fällen das ganze Gebiß vorliegt, kann die nachfolgende Bestimmungstabelle nur zur ersten Orientierung dienen. Das Ergebnis nach ihr sollte anhand der Artdiagnose und Beschreibung weiter gesichert werden.

1. Vorderer Mittelsporn verläuft bei den m_{2-3} diagonal in Richtung zum Entoconid . . . . . *Melissiodon arambourgi* CRUSAFONT und VILLALTA

– Vorderer Mittelsporn verläuft bei den unteren Molaren transversal zum lingualen Zahnrand 2

2. Protoconusvorderarm verlängert sich beim m^2 nicht in den Mesostylsporn, sondern läuft zur Basis des Paraconus; Mesostylidsporn des m_2 verbindet in gerader Linie den Hypoconidvorderarm mit dem vorderen Mittelsporn . . *Melissiodon emmerichi* SCHAUB

– Protoconusvorderarm geht beim m^2 ohne Unterbrechung in den Mesostylsporn über; Mesostylidsporn des m_2 verbindet den Hypoconidvorderarm nicht direkt mit dem vorderen Mittelsporn 3

3. Cingulumhügel des m_1 ist ebenso hoch oder höher als das Protoconid . . . . . *Melissiodon schlosseri* SCHAUB

– Cingulumhügel des m_1 nicht so hoch wie das Protoconid 4

4. Vorderknospe des m^1 verbreitert den Zahn labial nicht; Verbindungsgrat zwischen beiden Vorderknospenhügeln des m^1 gerade; schwache, stiftförmige Ausbildung des Cingulumhügels beim m^1 (beim m_1 in der Regel fehlend); Insertion des Mesostylidsporns beim m_2 hinter dem Zentralhügel; Mesostylidsporn des m_3 mit dem Entoconid verbunden . . . . . *Melissiodon schaubi* DEHM

m^1 von *M. schaubi schaubi* DEHM etwas schlanker als der von *M. schaubi bernlochense* n. subsp.; linguales Vordercingulum läuft beim m^1 von *M. schaubi schaubi* um den Lingualabhang des Protoconus – Lingualabhang des Protoconus beim m^1 von *M. schaubi bernlochense* glatt abfallend.

– Vorderknospe des m^1 verbreitert den Zahn; deutliche V-förmige Ausbildung des Cingulumhügels beim m^1, Cingulumhügel beim m_1 vorhanden; Mesostylidsporn beim m_2 am oder vor dem Zentralhügel inserierend 5

5. Verbindungsgrat zwischen den beiden Vorderknospenhügeln des m^1 gerade; Mesostylidsporn des m_3 in der Regel mit dem Entoconid verbunden . *Melissiodon schalki* n. sp.

– Verbindungsgrat zwischen den beiden Vorderknospenhügeln des m^1 abgeknickt; Mesostylidsporn des m_3 stets frei endend 6

6. Verbindungsgrat zwischen den beiden Vorderknospenhügeln des m^1 stets sehr tief abgeknickt, Zahnrand zwischen lingualem Vorderknospenhügel und Protoconus vorgewölbt, das V des Cingulumhügels öffnet sich gegen den lingualen Vorderknospenhügel; Mesostylidsporn des m_2 (nicht immer vollständig ausgebildet) inseriert am Vorderarm des Zentralhügels . . . . . *Melissiodon dominans* DEHM

– Verbindungsgrat zwischen den beiden Vorderknospenhügeln des m^1 mehr oder weniger tief abgeknickt, Zahnrand zwischen lingualem Vorderknospenhügel und Protoconus gerade, V-Öffnung des Cingulumhügels labialwärts des lingualen Vorderknospenhügels gedreht; Mesostylidsporn des m_2 inseriert in der Regel am Zentralhügel selbst 7

7. Vorderknospenhügel des m_1 nicht vollständig getrennt; Cingulumhügel schwach . . . . . *Melissiodon quercyi* SCHAUB

– Vorderknospenhügel des m_1 vollständig getrennt; Cingulumhügel kräftig 8

8. Labialhälfte des m_1 viel länger als die Lingualhälfte . . . . . *Melissiodon chatticum* FREUDENBERG

Labialhälfte des m_1 kaum länger als die Lingualhälfte . . . *Melissiodon schröderi* n. sp.

BENÜTZTE LITERATUR

CRUSAFONT, M., VILLALTA, J. F. DE Y TRUYOLS, J.: Sobre la caracterización del burdigaliense continental en la cuenca del Vallés-Penedés. – Mem. y Comunicaciones del Inst. Geol. Prov., Tomo XI, Barcelona 1954.

– El burdigaliense continental de la cuenca del Vallés-Penedés. – Mem. y Comunicaciones del Inst. Geol., Tomo XII, Barcelona 1955.

DEHM, R.: Über tertiäre Spaltenfüllungen im Fränkischen und Schwäbischen Jura. – Abh. Bayer. Ak. Wiss., N. F. 29, München 1935.

– Neue tertiäre Spaltenfüllungen im südlichen Fränkischen Jura. – Zbl. Min., B., S. 349–369, 1937.

– Über die alttertiäre Nagerfamilie Pseudosciuridae und ihre Entwicklung. – N. Jb. Min., Beil. Bd. **77** B., S. 268–290, 1937. – (1937 b).

– Über neue tertiäre Spaltenfüllungen im Fränkischen und Schwäbischen Jura. – Zbl. Min., B., S. 113–124, 1939.

– Die Nagetiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. – Zbl. Min., B., S. 321–428, 1950.

– Die Raubtiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. – Abh. Bayer. Ak. Wiss., N. F. 58, München 1950. – (1950 b).

FREUDENBERG, H.: Die oberoligocänen Nager von Gaimersheim bei Ingolstadt und ihre Verwandten. – Palaeontogr. 92, A, S. 99–194, 1941.

HAUPT. O.: Andere Wirbeltiere des Neozoikums. – In: Salomon-Calvi: Oberrheinischer Fossilkatalog, **9**, Berlin 1935.

RICHTER, R.: Einführung in die Zoologische Nomenklatur durch Erläuterung der Internationalen Regeln. – 2. Aufl., 252 S., Senckenberg-Buch 15, Frankfurt a. M. (Kramer) 1948.

ROMAN, F. & VIRET, J.: Le miocène continental de l'Armagnac et le gisement burdigalien de La Romieu (Gers). – Livre jubilaire, Centenaire Soc. géol. France, 1930.

ROMER, A. S.: Vertebrate Paleontology. – The University of Chicago Press, 687 S., Chicago 1950.

SCHALK, K.: Geologische Untersuchungen im Ries. Das Gebiet des Blattes Bissingen. – Diss. München 1954.

– Geologische Untersuchungen im Ries. Das Gebiet des Blattes Bissingen. – Geologica Bavarica, **31**, München 1957.

SCHAUB, S.: *Melissiodon* nov. gen., ein bisher übersehener oligocäner Muride. – Senckenbergiana, 2, Frankfurt 1920.

– Die hamsterartigen Nagetiere des Tertiärs und ihre lebenden Verwandten. – Abh. Schweiz. Palaeontol. Ges., **45**, 1925.

– Neue Funde von *Melissiodon*. – Ecl. geol. Helv., 26, Basel 1933.

SCHLOSSER, M.: Die Nager des europäischen Tertiärs nebst Betrachtungen über die Organisation und die geschichtliche Entwicklung der Nager überhaupt. – Palaeontogr., XXXI. Bd. oder III. Folge VII. Bd., 1884.

– Mammalia. – In: ZITTEL, BROILI, SCHLOSSER: Grundzüge der Paläontologie, S. 402–689, 1923.

SIMPSON, G. G.: The Principles of Classification and a Classification of Mammals. – Bull. amer. Mus. natur. Hist., **85**, New York 1945.

STEHLIN, H. G. & SCHAUB, S.: Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager. – Schweiz. Palaeont. Abh., 67, Basel 1951.

VIRET, J.: Les Faunes de Mammifères de l'Oligocène supérieur de la Limagne bourbonnaise. – Ann. Univ. Lyon, N. S., I. Sciences, Fasc. 47, Lyon 1929.

ZÖBELEIN, H. K.: Chattische und aquitanische Landschnecken in der Subalpinen Molasse südlich des Oberen Zürichsees. – Unveröff. Manuskript., Febr. 1956.

TAFELN

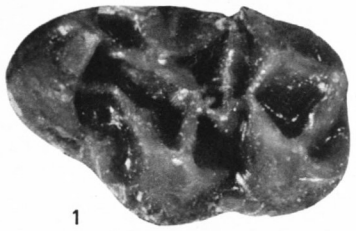
TAFEL I

Fig.

1: *Melissiodon schaubi schaubi* DEHM. – m^1 sin. (Sammlung München 1934 VI 6b). – Rupelium, Ehingen. (Textabb. 85)

Melissiodon schaubi bernlochense n. subsp. – Rupelium, Bernloch

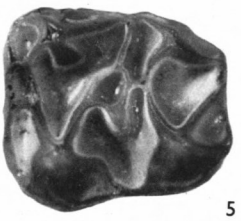
Fig.			Textabbildung
2:	m^1 sin.	(Sammlung München 1955 III 92) (Holotypus)	3
3:	m^1 sin.	(Sammlung München 1955 III 90)	10
4:	m^1 dext.	(Sammlung München 1955 III 117)	11
5:	m^2 sin.	(Sammlung München 1955 III 1516)	4 u. 12
6:	m^2 dext.	(Sammlung München 1955 III 138)	13
7:	m^2 sin.	(Sammlung München 1955 III 102)	14
8:	m^3 sin.	(Sammlung München 1955 III 114)	5 u. 15
9:	m^3 sin.	(Sammlung München 1955 III 108)	16
10:	m^3 sin.	(Sammlung München 1955 III 113)	17
11:	m^3 sin.	(Sammlung München 1955 III 1526)	18
12:	m^3 sin.	(Sammlung München 1955 III 111)	19
13:	m_1 dext.	(Sammlung München 1955 III 45)	20
14:	m_1 sin.	(Sammlung München 1955 III 1)	6 u. 21
15:	m_1 sin.	(Sammlung München 1955 III 7)	22
16:	m_1 sin.	(Sammlung München 1955 III 8)	23
17:	m_2 sin.	(Sammlung München 1955 III 19)	7
18:	m_2 sin.	(Sammlung München 1955 III 28)	24
19:	m_2 dext.	(Sammlung München 1955 III 73)	25
20:	m_2 dext.	(Sammlung München 1955 III 74)	26
21:	m_3 sin.	(Sammlung München 1955 III 30)	8 u. 27
22:	m_3 dext.	(Sammlung München 1955 III 83)	28
23:	m_3 sin.	(Sammlung München 1955 III 1541)	29


1

2

3

4


5

6

7

8

9

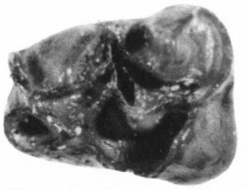
10

11

12

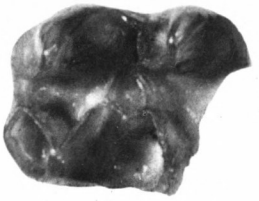
13

14


15

16

17


18

19

20

21

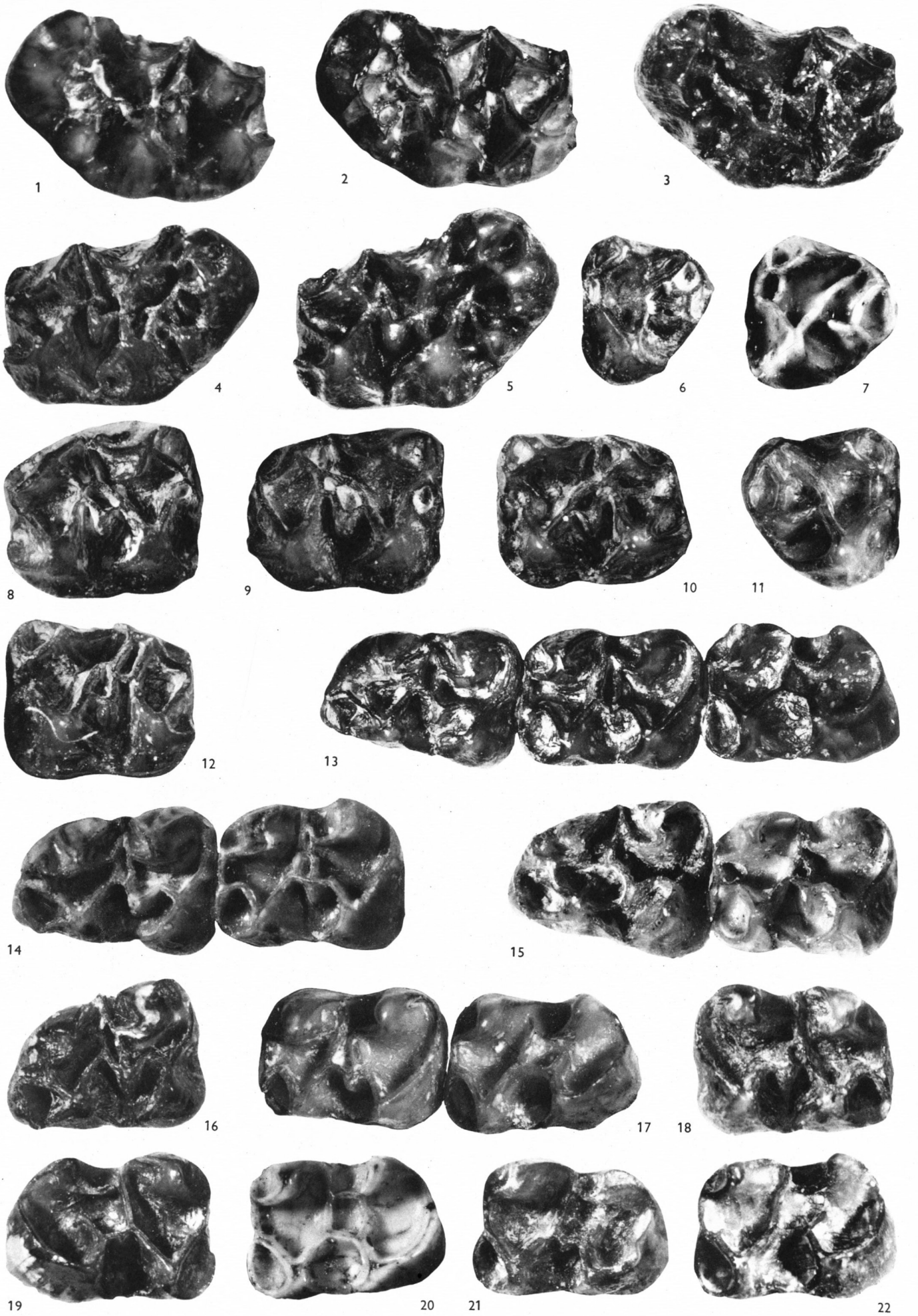
22

23

TAFEL II

Melissiodon chatticum FREUDENBERG. – Chattium, Gaimersheim

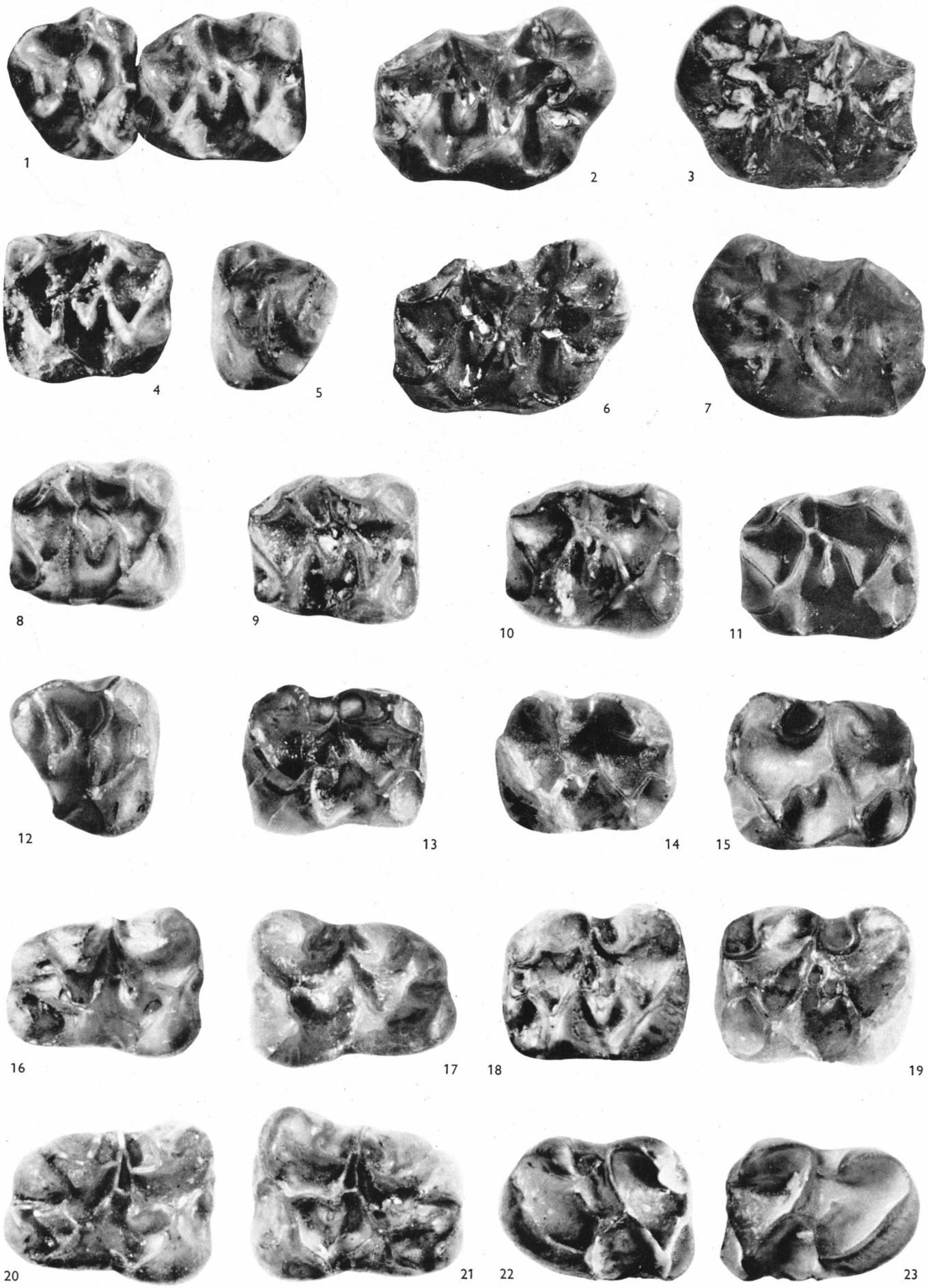
Fig.		Textabbildung
1:	m^1 sin. (Sammlung München 1952 II 74)	30
2:	m^1 sin. (Sammlung München 1952 II 78)	31
3:	m^1 sin. (Sammlung München 1952 II 135)	32
4:	m^1 dext. (Sammlung München 1952 II 80)	33
5:	m^1 dext. (Sammlung München 1952 II 83)	34
6:	m^3 sin. (Sammlung München 1952 II 76)	39
7:	m^3 sin. (Sammlung München 1952 II 134)	41
8:	m^2 dext. (Sammlung München 1952 II 73)	35
9:	m^2 dext. (Sammlung München 1939 XI 2)	37
10:	m^2 sin. (Sammlung München 1952 II 68)	38
11:	m^3 dext. (Sammlung München 1952 II 71)	40
12:	m^2 sin. (Sammlung München 1952 II 75)	36
13:	m_{1-3} sin. (Sammlung München 1952 II 126)	43, 46 u. 51
14:	m_{1-2} sin. (Sammlung München 1952 II 125)	42 u. 47
15:	m_{1-2} sin. (Sammlung München 1952 II 136)	44 u. 48
16:	m_1 sin. (Sammlung München 1952 II 111)	45
17:	m_{2-3} sin. (Sammlung München 1952 II 115)	49 u. 52
18:	m_2 dext. (Sammlung München 1952 II 128)	50
19:	m_3 dext. (Sammlung München 1952 II 103)	53
20:	m_3 sin. (Sammlung München 1952 II 124)	54
21:	m_3 sin. (Sammlung München 1952 II 117)	56
22:	m_3 sin. (Sammlung München 1952 II 133)	55


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22

TAFEL III

Melissiodon dominans DEHM. – Burdigalium, Wintershof-West

Fig.			Textabbildung
1:	m^{2-3} dext.	(Sammlung München 1937 II 10060)	68 u. 71
2:	m^1 dext.	(Sammlung München 1937 II 10089)	59
3:	m^1 sin.	(Sammlung München 1937 II 10081)	60
4:	m^2 sin.	(Sammlung München 1937 II 10094)	65
5:	m^3 sin.	(Sammlung München 1937 II 11431)	70
6:	m^1 dext.	(Sammlung München 1937 II 11221)	61
7:	m^1: sin.	(Sammlung München 1937 II 11464)	62
8:	m^2 dext.	(Sammlung München 1937 II 11440)	63
9:	m^2 dext.	(Sammlung München 1937 II 11444)	64
10:	m^2 dext.	(Sammlung München 1937 II 11447)	66
11:	m^2 dext.	(Sammlung München 1937 II 11439)	67
12:	m^3 dext.	(Sammlung München 1937 II 11236)	69
13:	m_2 dext.	(Sammlung München 1937 II 11540)	78
14:	m_2 dext.	(Sammlung München 1937 II 11530)	79
15:	m_2 dext.	(Sammlung München 1937 II 11527)	80
16:	m_1 sin.	(Sammlung München 1937 II 11497)	72
17:	m_1 dext.	(Sammlung München 1937 II 11482)	75
18:	m_2 sin.	(Sammlung München 1937 II 10065)	76
19:	m_2 sin.	(Sammlung München 1937 II 11528)	77
20:	m_1 sin.	(Sammlung München 1937 II 11492)	73
21:	m_1 dext.	(Sammlung München 1937 II 11481)	74
22:	m_3 dext.	(Sammlung München 1937 II 11512)	81
23:	m_3 sin.	(Sammlung München 1937 II 11502)	82


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23

TAFEL IV

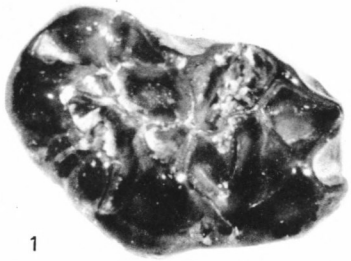
Melissiodon schröderi n. sp. – Chattium, Weißenburg

Fig.		Textabbildung
1:	m^1 sin. (Sammlung München 1955 VIII 1) (Holotypus)	98
2:	m^2 sin. (Sammlung München 1955 VIII 16)	99
3:	m^3 sin. (Sammlung München 1955 VIII 20)	100
4:	m^3 dext. (Sammlung München 1955 VIII 17)	101
5:	m_1 dext. (Sammlung München 1955 VIII 2)	102
6:	m_2 sin. (Sammlung München 1955 VIII 6)	103
7:	m_2 sin. (Sammlung München 1955 VIII 4)	104
8:	m_3 sin. (Sammlung München 1955 VIII 10)	105

Melissiodon schalki n. sp. – Chattium, Burgmagerbein

Fig.		
9:	m^2 sin. (Sammlung München 1955 XVIII 7)	94
10:	m^2 dext. (Sammlung München 1955 XVIII 3)	93
11:	m^2 dext. (Sammlung München 1955 XVIII 6)	88
12:	m^1 dext. (Sammlung München 1954 XII 414) (Holotypus)	89
13:	m_2 sin. (Sammlung München 1954 XII 483)	95
14:	m_2 sin. (Sammlung München 1954 XII 412)	90
15:	m^3 sin. (Sammlung München 1955 XVIII 10)	92
16:	m^3 dext. (Sammlung München 1955 XVIII 1)	87
17:	m_3 sin. (Sammlung München 1955 XVIII 2)	96
18:	m_3 sin. (Sammlung München 1955 XVIII 500)	91

19:	*Melissiodon emmerichi* SCHAUB. – m^3 sin. (Mus. Senckenberg M 1788c). – „Landschneckenkalk", Hochheim-Flörsheim.	107
20:	*Melissiodon emmerichi* SCHAUB. – m_1 dext. (Lectotypus) (Mus. Senckenberg M 1795f). – „Landschneckenkalk", Hochheim-Flörsheim.	109
21:	*Melissiodon quercyi* SCHAUB. – m_{1-3} sin. (Holotypus) (Museum Basel Q. T. 989). – Quercy.	97
22:	*Melissiodon emmerichi* SCHAUB. – m_{2-3} dext. (Hess. Landesmuseum Darmstadt J. N. 41). – „Landschneckenkalk, Hochheim-Flörsheim.	108

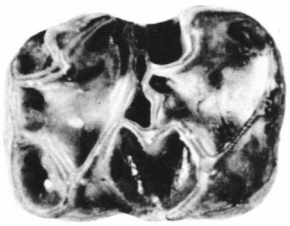

1

2

3

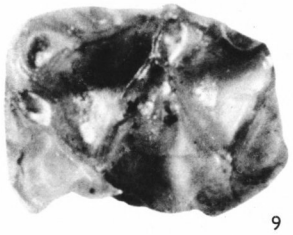
4

5

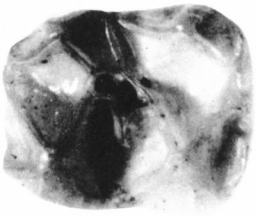

6

7

8


9

10


11

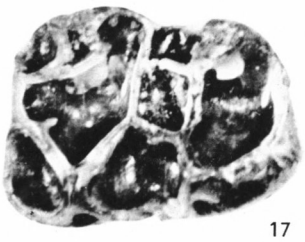
12

13

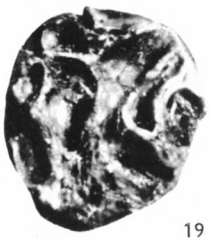
14

15

16


17

18


19

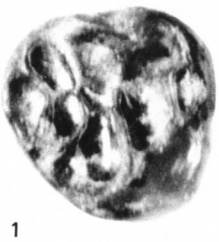
20

21

22

TAFEL V

Fig.		Textabbildung
1:	*Melissiodon* sp., *schlosseri* SCHAUB ?. – m^3 dext. (Mus. Basel U. M. 7076). – Unteres Aquitanien, Appenzell-Kaubach.	120
2:	*Melissiodon* cf. *quercyi* SCHAUB. – m^2 dext. (Mus. Basel H. R. 270). – Oberes Stampien, Rickenbach.	112
3:	*Melissiodon quercyi* SCHAUB ? – m^{1-3} dext. (Mus. Basel U. M. 6814). – Mittleres Stampien, Wolfwil-Kenisbännli.	111
4:	*Melissiodon* sp., aff. *schröderi* n. sp. oder aff. *emmerichi* SCHAUB. – m_1 sin. (Mus. Basel Bst. 9500). – Oberstes Stampien, Coderet.	118
5:	*Melissiodon* sp., aff. *schröderi* n. sp. oder aff. *emmerichi* SCHAUB. – m^{1-2} dext. (Mus. Basel Bst. 9499). – Oberstes Stampien, Coderet.	119
6:	*Melissiodon* sp. – m_2 sin. (Sammlung München 1955 I 535). – Aquitanium, Feusisberg.	121
7:	*Melissiodon* cf. *dominans* DEHM. – m_1 sin. (Mus. Basel G. B. 1879). – Unteres Burdigalien, Estrepouy.	122
8:	*Melissiodon* cf. *dominans* DEHM. – m^2 sin. (Mus. Basel G. B. 1878). – Unteres Burdigalien, Estrepouy.	123
9:	*Melissiodon* cf. *dominans* DEHM. – m^2 dext. (Mus. Basel G. B. 581). – Unteres Burdigalien, Estrepouy.	124
10:	*Melissiodon* n. sp., aff. *quercyi* SCHAUB. – m_3 dext. (Mus. Basel Vn. 49). – Oberes Stampien, Verneuil.	117
11:	*Melissiodon* n. sp., aff. *quercyi* SCHAUB. – m^3 sin. (Mus. Basel Vn. 55). – Oberes Stampien, Verneuil.	113
12:	*Melissiodon* n. sp., aff. *quercyi* SCHAUB. – m^3 sin. (Mus. Basel Vn. 52). – Oberes Stampien, Verneuil.	114
13:	*Melissiodon* n. sp., aff. *quercyi* SCHAUB. – m^3 sin. (Mus. Basel Vn. 54). – Oberes Stampien, Verneuil.	115
14:	*Melissiodon* n. sp., aff. *quercyi* SCHAUB. – m_1 sin. (Mus. Basel Vn. 51). – Oberes Stampien, Verneuil.	116
15:	*Melissiodon schlosseri* SCHAUB. – m_1 sin. (Lectotypus) (Sammlung München 1881 IX 71b). – Aquitanium, Haslach. (Nach SCHAUB 1925, Taf. IV Fig. 16).	110
16:	*Melissiodon arambourgi* CRUSAFONT & VILLALTA. – m_{2-3} dext. (Holotypus). – Burdigal, El Fallol bei Rubí. (Nach CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS 1955, Fig. 26).	

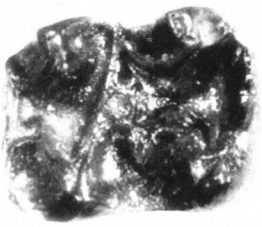

1

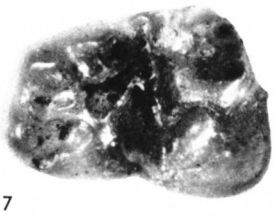
2

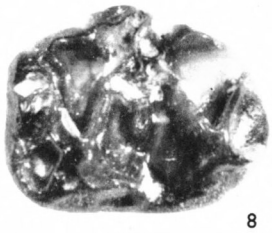
3

4

5


6

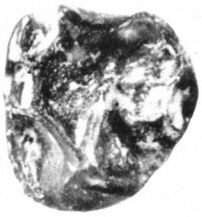

7


8

9

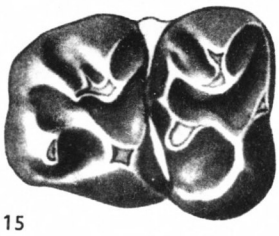
10

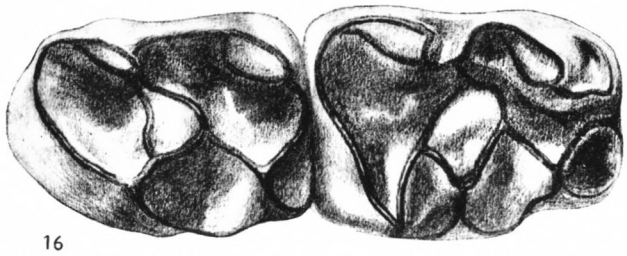
11


12

13

14


15


16