

Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Ältest-Pleistozän von Schernfeld (Bayern)

Arvicolids (Rodentia, Mammalia) from the Earliest Pleistocene of Schernfeld (Bavaria)

von/by

Nicola CARLS* und Gernot RABEDER**

CARLS, N. & RABEDER, G. 1988. Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Ältestpleistozän von Schernfeld (Bayern). – Arvicolids (Rodentia, Mammalia) from the Earliest Pleistocene of Schernfeld (Bavaria). – Beitr. Paläont. Österr. 14:123–237, Wien.

Inhaltsverzeichnis, Contents

| | |
|--|-----|
| Zusammenfassung, Summary | 123 |
| Vorwort, preface | 124 |
| Dank, acknowledge | 124 |
| Einleitung, introduction | 125 |
| Fundort, locality | 125 |
| Material, material | 126 |
| Terminology, terminology | 126 |
| Glossar, glossary | 126 |
| Methoden, methods | 131 |
| Systematische Beschreibung, systematic description | 137 |
| <i>Pliomys schernfeldensis</i> n. sp. | 137 |
| <i>Clethrionomys kretzoi</i> | 148 |
| <i>Mimomys ostramosensis</i> | 157 |
| <i>Mimomys tornensis</i> | 170 |
| <i>Mimomys pitymyoides</i> | 181 |
| <i>Ungaromys dehmi</i> n. sp. | 199 |
| <i>Borsodia newtoni</i> | 213 |
| <i>Lemmus kowalskii</i> n. sp. | 215 |
| Artenspektrum, spectrum of species | 226 |
| Chronologie, chronology | 226 |
| Phylogenetische Ergebnisse, phylogenetic results | 231 |
| Literatur, literature | 233 |
| Abbildungsverzeichnis, list of text-figures | 234 |
| Verzeichnis der Tabellen, index of tables | 236 |

Zusammenfassung

Das überaus reiche Arvicoliden-Material (hauptsächlich isolierte Molaren) aus einer Spaltenfüllung im Solnhöfer Plattenkalk stammt von acht Taxa. Dank der hohen Individuenzahl und der Anwendung morphodynamischer Methoden konnten mehrere phylogenetische Probleme gelöst werden.

Durch die metrische Auswertung der Linea sinuosa (Sinumetrie) ließen sich die Evolutionsniveaus von *Pliomys* (*P. schernfeldensis* n. sp.), *Clethrionomys* (*C. kretzoi*), *Ungaromys* (*U. dehmi* n. sp.) und *Mimomys ostramosensis* exakt bestimmen.

Summary

The abundant material of arvicolids (mainly isolated molars) from a fissure filling at the "Solnhöfer Plattenkalk" is originated from eight taxa. Thanks to the great number of individuals and the application of morphodynamic methods it was possible to solve the phylogenetic problems. By metrical interpretation of the sinuous line (sinumetry) it was possible to devine the exactly level of evolution of *Pliomys* (*P. schernfeldensis* n. sp.), *Clethrionomys* (*C. kretzoi*), *Ungaromys* (*U. dehmi* n. sp.) and *Mimomys ostramosensis*.

The high level of the polymorphy of the chewing sur-

Die hohe Polymorphie der Molaren-Kauflächen der extrem hypsodonten *Mimomys*-Abkömmlinge konnte auf morphodynamische Prinzipien zurückgeführt werden; damit wurden die phylogenetischen Zusammenhänge von *Mimomys tornensis* mit *Microtus pliocaenicus* sowie von *Mimomys (Pusillominus) pitymoides* mit *M. reidi* und *M. pusillus* geklärt. Morphodynamische Analysen der Lemmus-Molaren ließen auch hier eine Evolutions-Reihe erkennen: *Lemmus europaeus* → *L. kowalski* n. sp. → *Lemmus lemmus*.

Die chronologische Einstufung der Schernfelder Fauna in das älteste Pleistozän (HELLER, 1967) konnte bestätigt werden.

Vorwort

Eine der reichsten Arvicoliden-Faunen des europäischen Plio-Pleistozäns verdanken wir der Aufmerksamkeit eines Steinbruchbesitzers, der im Jahre 1951 die fossilführende Spaltenfüllung beim Plattenkalk-Abbau in Schernfeld bei Eichstätt entdeckt hatte. Noch im selben Jahr erfolgte die Bergung der fossilführenden Sedimente im Auftrag der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie in München.

Die Bearbeitung der Säuger mit Ausnahme der Arvicoliden übernahm Richard DEHM (1962). Den nach der Individuenzahl weitaus größten Teil der Schernfelder Fauna macht das Arvicoliden-Material aus, das fast ausschließlich aus isolierten Zähnen besteht. Es wurde Herrn Prof. Dr. Florian Heller in Erlangen übergeben, der die gewaltigen Molaren-Mengen einer ersten Sichtung unterzog und eine provisorische Artenliste publizierte (HELLER, 1967). Die geplante detaillierte Bearbeitung wurde durch den Tod von F. Heller im Jahre 1977 vereitelt.

Die Fortführung dieser Arbeit schien uns eine lohnende Aufgabe – einerseits, weil mit wesentlichen Erkenntnissen für Phylogenie und Chronologie der Arvicoliden zu rechnen war – andererseits, weil wir hier die für Wühlmaus-Materialien von vergleichbarem Umfang entwickelten Methoden (RABEDER, 1981, 1986; CARLS, 1986) einem weiteren Test unterziehen konnten.

Dank

Für die Möglichkeit, das Schernfelder Arvicoliden-Material bearbeiten zu dürfen, danken wir Herrn Prof. Dr. Richard Dehm und Herrn Prof. Dr. Volker Fahlbusch (Institut für Paläontologie und Historische Geologie der Universität München) sehr herzlich. Für die freundliche Unterstützung der Arbeit am Institut für Paläontologie der Universität Erlangen sind wir Herrn Prof. Dr. Josef Th. Groiss zu Dank verpflichtet. Die Grobsortierung des Materials besorgte Herr Dr. Fritz Müller (Wien), die graphische Ausgestaltung der Abbildungen übernahm Frau Katja Schnell (Mödling b. Wien).

Für die lebenswürdige Beistellung von Vergleichsmaterial danken wir den Herren Prof. Dr. D. Janossy (Ungarisches Nationalmuseum, Budapest), Prof. Dr. W. v. Koenigswald (Institut für Paläontologie der Universität Bonn), Prof. Dr. K. Kowalski (Institut für Systematische

faces of the molars belonging to the hypsodont *Mimomys* descendants could be traced back to morphodynamic principles; by this the phylogenetic connection of *Mimomys tornensis* with *Microtus pliocaenicus* as well as of *Mimomys (Pusillomimus) pitymoides* with *M. reidi* and *M. pusillus* could be clarified.

A line of evolution was to be recognised by morphodynamic analyses of the molars of *Lemmus*: *Lemmus europaeus* → *L. kowalski* n. sp. → *Lemmus lemmus*.

The chronology of the fauna of Schernfeld within the Earliest Pleistocene (s. HELLER, 1967) was herewith confirmed.

Preface

Thanks to the attention of a quarry-owner, who in 1951 discovered the fossiliferous fissure filling while exploiting platy limestone, we now have one of the richest arvicolid-faunas of the European Plio-Pleistocene.

The extrication of the fossil-bearing sediments could even take place in the same year and happened by order of the Bayerische Staatssammlung fuer Palaeontologie und Historische Geologie in Muenchen.

The treatment of the vertebrates – except the arvicolid – was taken over by DEHM (1962).

By far the biggest part – according to the number of individuals – of the Schernfeld-fauna is respected by the Arvicolid-material, which nearly exclusively consists of isolated molars. It was given to Mr. Prof. Dr. Florian Heller in Erlangen, who published a provisional list of species (HELLER, 1962) after a first sighting of the huge amount of molars. The plan of a detailed work was discontinued by the death of F. Heller in 1978.

The continuation of this work for us seemed to be a valuable enterprise – first because essential knowledge about phylogeny and chronology of arvicolid was expected – and secondly because further tests for those methods became possible, which were developed for arvicolid-materials of comparable amounts (RABEDER, 1981, 1986; CARLS, 1986).

Thanks

For the possibility to work on the arvicolid-material of Schernfeld we thank very much Mr. Prof. Dr. R. DEHM and Mr. Prof. Dr. V. FAHLBUSCH (Institut fuer Palaeontologie und Historische Geologie der Universitaet Muenchen).

For the kind support of the treatment at the Institut fuer Palaeontologie der Universitaet Erlangen we are obliged to Mr. Prof. Dr. J. Th. Groiß. A first sorticy of the material was done by Mr. Dr. Fritz Mueller (Wien), the arrangement of the pictures was taken over by Mrs. Katja Schnell (Moedling/Wien). For the very kind supply of material that could be compared we thank Mr. Prof. Dr. D. Janossy (Hungarian National Museum, Budapest), Prof. Dr. W. v. Koenigswald (Institut fuer Palaeontologie der Universitaet Bonn), Prof. Dr. K. Kowalski (Institut fuer Systematische Zoologie der Polnischen Akademie

Zoologie der Polnischen Akademie der Wissenschaften, Krakau), Herrn Dr. E. Pucher (Naturhistorisches Museum Wien) und Herrn Dr. G. Storch (Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt a. M.).

der Wissenschaften, Krakau), Mr. Dr. E. Pucher (Naturhistorisches Museum Wien) and Mr. Dr. G. Storch (Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt a. M.).

Einleitung

Fundort

Schernfeld ist ein Dorf westlich von Eichstätt in Bayern (Abb. 1). In einem Steinbruch etwa 400 Meter nordöstlich des östlichen Ortsausganges wurde eine West-Ost-verlaufende Spalte im Solnhofer Plattenkalk angesprengt, die mit rotbraunen bis roten Quarzsanden z.T. auch mit roten Lehmen erfüllt war. In bestimmten Lagen besonders des Rotlehms waren Knochen- und Zahnreste angereichert, die wegen ihrer hellen Färbung den Steinbrucharbeitern auffielen. Daneben gab es aber auch gelblich, rötlich und fast schwarz gefärbte Knochen. Die Kleinsäugerreste wurden fast ausschließlich aus Schlammrückständen gewonnen (vgl. DEHM, 1962). Die Spalte wurde im Winter 1951/52 weggesprengt.

Introduction

Locality

Schernfeld is a village west of Eichstaett in Bavaria (Abb. 1). A quarry blasting about 400 m north-east of the eastern end of the village opened a West-East running fissure within the Solnhofer Plattenkalk, filled with reddish-brown to red quartz sands and partly with red loams. Certain layers especially of the loam were enriched with bones and teeth, which could be easily discovered because of their light colour. Besides there also existed yellowish, reddish and black coloured bones. The microvertebrates were almost all won only by eluviation (see DEHM, 1962). The fissure was blown away in winter 1951/52.

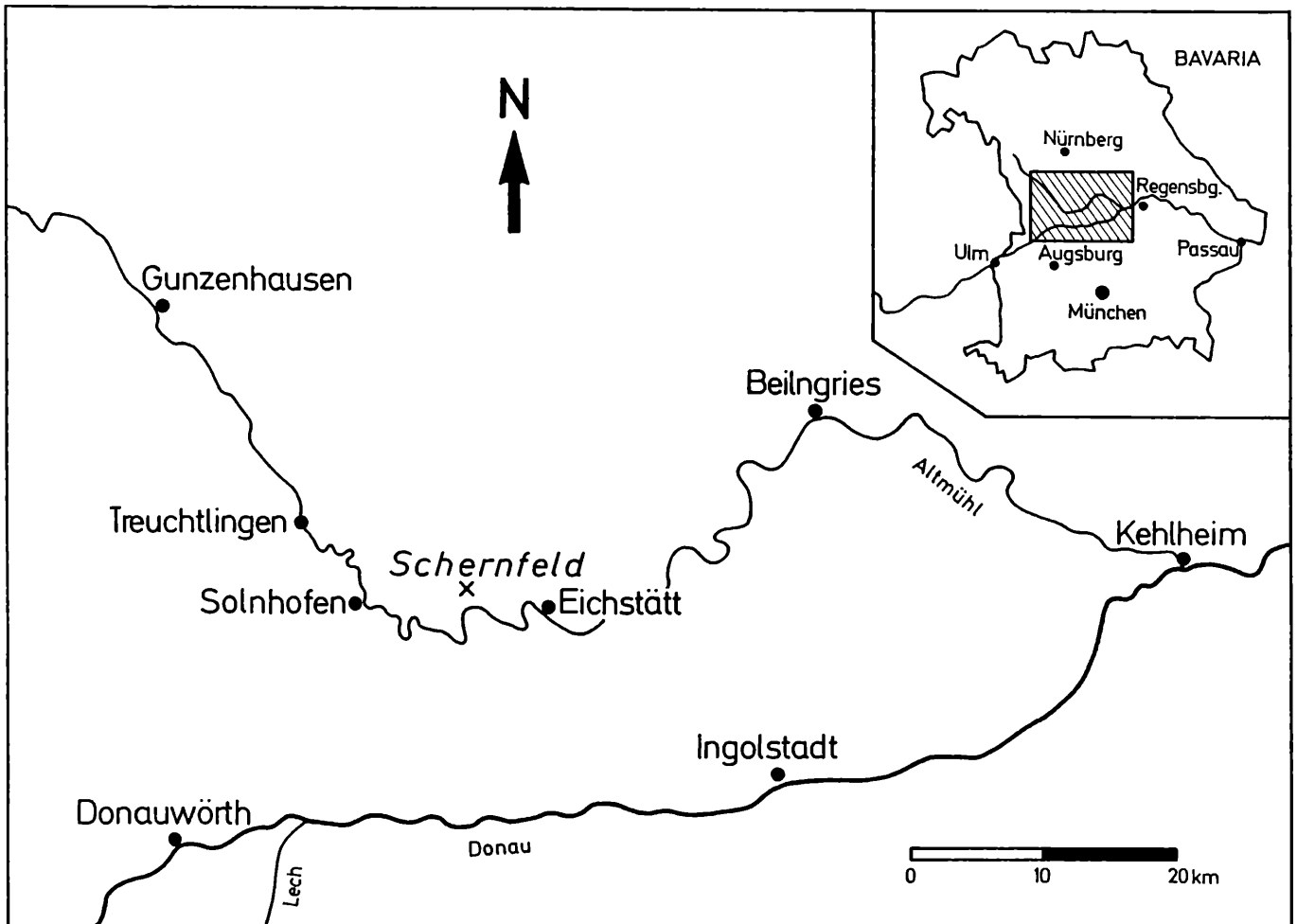


Abb. 1. Lageskizze der Fundstelle Schernfeld in Bayern. Map of locality of Schernfeld in Bavaria.

Material

Das uns vorliegende Arvicoliden-Material besteht aus einer sehr großen Zahl von Einzelmolaren und Fragmenten, aber nur aus wenigen, meist zahnlosen Unterkieferbruchstücken. Für die Auslese von repräsentativen Mengen aller Zahndispositionen und Arten wurden etwa 30000 Stück durchsortiert.

Das Material wird zur Gänze an der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie in München, Richard Wagnerstr. 10/II, aufbewahrt. Inv. Nr. 1951, XXXVI

Terminologie

Wir folgen der für isolierte Arvicoliden-Molaren entwickelten bzw. zusammengefaßten Terminologie (RABEDER, 1981), die sich auch für andere hypsodonte Cricetiden-Abkömmlinge eignet (FAHLBUSCH, 1986).

An bewurzelten Arvicoliden-Molaren lassen sich vier Merkmalsbereiche unterscheiden, die bei der Beschreibung getrennt behandelt werden:

1. Kaufläche
2. Schmelzband und Schmelzstrukturen
3. Seitenfläche mit der Linea sinuosa
4. Wurzelbereich

Die wichtigsten Termini sind in den folgenden Abbildungen erklärt.

Glossar der wichtigsten morphologischen Termini der Arvicoliden-Molaren

- acrorhiz:** der M_2 liegt mit seiner Distalwurzel dem Incisiv auf
- äquilateral:** Synklinalform mit gleich langen Schenkeln
- Anteroconidkomplex:** vorderer Abschnitt des M_1 (T 4, T 5 etc. und Vorderkappe)
- Anterosinuid:** Teil der Linea sinuosa an den M inf.
- Anterosinulus:** Teil der Linea sinuosa am M^1
- Anterosinus:** Teil der Linea sinuosa an den M sup.
- Antiklinale:** Lingualer oder buccaler Vorsprung des Schmelzbandes
- Antiklinalzement:** nicht zellulärer Zementbelag, der meist die schmelzfreien Teile an den Antiklinalkanten bedeckt.
- Dentinfeld:** meist eingesenkter, da von weicherem Dentin gebildeter Teil der Kaufläche – innerhalb des Schmelzbandes
- Distosinus:** Teil der Linea sinuosa der M sup., Hauptsinus an den Distalkanten der M^1 und M^2 sowie an der Hinterkappe des M^3
- Entosinuid:** Teil (Nebensinuid) der Linea sinuosa der M inf.
- eoknem:** primitives Schmelzmuster: das überall gleichdicke Schmelzband besteht nur aus Radialschmelz s. Abb. 3.
- Hals (= collum):** Verengung des Dentinfeldes durch nicht vergente, gegeneinander gerichtete Synklinalen (beim M_1)
- Haupt-sinus, -sinuid:** Auffällige Teile der Linea sinuosa, die im Laufe der Evolution vergrößert werden (z.B. im *Miomys*-Bauplan Protosinus, Anterosinus, Disto-

Material

The present arvicolid-material consists of a very great number of isolated molars and fragments and only a few – in most cases toothless – mandible-fragments. To get representative amounts of all tooth-positions and species about 30000 pieces were sorted.

The whole material is preserved in the Bayerische Staatssammlung fuer Palaeontologie und Historische Geologie in Muenchen, Richard Wagner-Str. 10/II. Inv.-Nr. 1951, XXXVI

Terminology

We follow the terminology, that was developed and summarized for isolated arvicolid-molars (RABEDER, 1981), that is also suitable for other hypsodont descendants of cricetids (FAHLBUSCH, 1986).

At rooted arvicolid-molars four categories of features can be distinguished, which are described separately:

- 1) Chewing surface
- 2) enamel and enamel structures
- 3) lateral areas with sinuous line
- 4) roots (root-region)

The most important terms are explained by the following pictures.

Glossary of important morphological terms of arvicolid molars

- acrorhiz:** M_2 is lying upon the incisiv with its distal root
- anterior cap:** rounded, mesial end of M_1 -chewing surface
- anteroconid complex:** front section of M_1 (T 4, T 5 etc. and anterior loop)
- anterosinuid:** part of the sinuous line at the M inf.
- anterosinulus:** part of the sinuous line at M^1
- anterosinus:** part of the sinuous line at the M sup.
- anticlinal:** salient angle of enamel band on lingual or buccal side
- anticlinal cement:** non-cellular cement, covering mostly the enamel-free parts at the anticlinal-edges
- cap:** rounded part of the chewing surface (at M_1 mesially, at M^3 distally)
- confluence, confluent:** broad dentine-connection between sections of the dentine-area (e.g. triangles)
- dentine-area:** part of the chewing surface inside of the enamel which mostly is sinking in, as it is made of softer dentine
- distosinus:** part of the sinuous line at the M sup., main sinus at the distal edges of M^1 and M^2 as well as on the posterior cap of M^3
- enamel band** ("Schmelzband"): part of the chewing surface made of enamel; due to the enamel-cover of the crown a ribbon-like enamel-shape is developing by chewing
- enamel-differentiation:** even at weak enlargement visible difference of thickness between luff- and lee-side enamel sections
- enamel-pattern** ("Schmelzmuster"): arrangement of enamel-types within the chewing surface

- sinus, Hyposinuid, Hyposinulid, Anterosinuid)
- HH-Index:** sinumetrischer Index der M inf., errechnet aus der Wurzel der Quadratsumme von Hyposinuid- und Hyposinulid-Höhe
- Hinterkappe:** gerundeter, distaler Abschluß der M³-Kaufläche
- inäquilateral:** Synklinalen ± mit gerade verlaufenden, aber ungleich langen Schenkeln
- Insel (Schmelzinsel):** Einstülpung des Schmelzes von der Kaufläche her in den Dentinkörper (regelmäßig bei M₁ und M³ vieler *Mimomys*-Arten)
- isoknem:** einfach gebautes Schmelzmuster: Tangential-schmelz nur in der Lobuswand, wenig Lamellenschmelz in den äußeren Luv-Schenkeln
- Kappe:** gerundeter Teil der Kaufläche (mesial beim M₁, distal beim M³)
- Konfluenz, konfluent:** breite Dentinverbindung zwischen Teilen (z.B. Triangel) der Dentinfläche
- Lamellenschmelz:** aus uniserialen Hunter-Schreger-Bändern aufgebaute Schmelztyp, dessen Prismen sich etwa im rechten Winkel kreuzen
- Lemmingschmelz:** wenig geordneter Lamellenschmelz in der Mitte des Schmelzbandes von *Lemmus*. (Abb. 3).
- leptoknem:** Schmelzmuster: die leeseitigen Schmelzbandabschnitte besitzen keinen Tangentialschmelz und sind daher dünner als die leeseitigen Abschnitte mit reichlich Lamellenschmelz (Abb. 3).
- lee:** dem Kaudruck abgewandte Teile des Schmelzbandes in bezug auf Triangel, Antiklinalen oder Loben (s. Abb. 3).
- Linea sinuosa:** basale (d.h. gegen die Wurzeln gerichtete) Begrenzungslinie des Schmelzmantels an den Seitenflächen (s. Abb. 4).
- Lobus:** gerundet dreieckiger, transversal stehender Teil der Kaufläche
- luv:** dem Kaudruck zugewandte Teile des Schmelzbandes in bezug auf Triangel, Antiklinalen oder Loben (s. Abb. 3).
- mesoknem:** Schmelzmuster wie pachykнем, aber Tangentialschmelz reduziert, sodaß die leeseitigen Schmelzbandabschnitte etwa gleich dick sind wie die luvseitigen (Abb. 3).
- Metakon-Talon-Komplex:** distaler Teil der M³-Kaufläche.
- Metasinuid:** Teil der Linea sinuosa der M inf. (s. Abb. 4).
- Metasinus:** Teil der Linea sinuosa der M sup. (s. Abb. 4).
- microtoknem:** Schmelzmuster, von mesoknem ableitbar: Tangentialschmelz völlig reduziert (s. Abb. 3).
- Microtus-Schritt:** Trennung der Triangel T 4 und T 5 durch die provergente Sl 3 des M₁
- Mimomyskante:** meist wenig ausgeprägte Buccal-Antiklinale am Anteroconid-Komplex des M₁, typisch für *Mimomys*
- Mimosinuid:** Teil der Linea sinuosa des M₁; steigt an der *Mimomyskante* mehr oder wenig weit empor, kann sich auch zu einem Hauptsinuid entwickeln (z.B. bei *Lagurus*, *Mimomys malezi*)
- Morphotyp:** definierte morphologische Bezugsform
- Neben-sinus, -sinuid:** Teile der Linea sinuosa, die seicht bleiben und im Laufe der Evolution ganz verschwinden (z.B. im *Mimomys*bauplan: Hypo-, Meta-, Parasinus bzw. Proto-, Prismo-, Ento-, Meta- und Parasinuid)
- enamel type:** enamel regions with uniform prisms
- entosinuid:** part (subsinuid) of the sinuous line of the M inf.
- eoknem:** primitive enamel pattern ("Schmelzmuster"): enamel of equal thickness consisting of radial enamel only (s. Abb. 3).
- equilateral:** synclinal-sides of equal length
- HH-index:** sinumetric index of lower molars computed out of the radical of the square sum of hyposinuid- and hyposinulid-height
- inequilateral:** synclinals with more or less straight sides of inequal length
- islet (enamel-islet):** tilting of enamel from the chewing surface-side into the dentine substance (regularly at M₁ and M³ of many *Mimomys*-species)
- isoknem:** simply constructed enamel pattern: tangential enamel only in the lobe wall, just some lamellar-enamel in the outer luff-sides
- lamellar-enamel** ("Lamellenschmelz"): enamel-type where enamel is built by uniserial Hunter-Schreger-bands which prisms cross nearly rectangularly
- lee:** sections of enamel band which are directed against the chewing-pressure in relation of the triangles, anticlinales or lobes (s. Abb. 3).
- lemming enamel** ("Lemmingschmelz"): less arranged lamellar-enamel in the middle of the enamel band of *Lemmus* (s. Abb. 3).
- leptoknem:** enamel pattern: lee-side enamel sections have no tangential enamel and therefore they are thinner than the luff-side sections with rich lamellar-enamel (s. Abb. 3).
- lobe:** rounded triangular, transversally posted part of the chewing-surface
- luff:** parts of enamel band, directed towards the chewing pressure in relation to triangles, anticlinals or lobes (s. Fig. 3)
- main sinus, -sinuid:** striking parts of sinuous line which will be enlarged during evolution (e.g. at *Mimomys* proto-, antero- and distosinus, anterosinulus, hypo- and anterosinuid, hyposinulid)
- mesoknem:** enamel pattern comparable to pachykнем, but with reduced tangential enamel, so that luff- as well as lee-side sections are of the same thickness (s. Abb. 3).
- metacon-talon-complex:** distal part of M³-chewing surface
- metasinuid:** part of the sinuous line at the M inf. (s. Abb. 4).
- metasinus:** part of the sinuous line at the M inf. (s. Abb. 4).
- microtoknem:** enamel pattern, deducible from mesoknem: tangential enamel completely reduced (s. Abb. 3).
- Microtus-Schritt:** separation of the triangles T 4 and T 5 by provergent Sl 3 of M₁
- Mimomyskante:** mostly not well marked buccal anticlinal at the anteroconid-complex of M₁, typical for *Mimomys*
- mimosinuid:** part of the sinuous line of M₁: ascending more or less far at the *Mimomyskante*, can be developed to a main-sinuid (e.g. at *Lagurus*, *Mimomys malezi*)
- morphotype:** defined morphological reference form

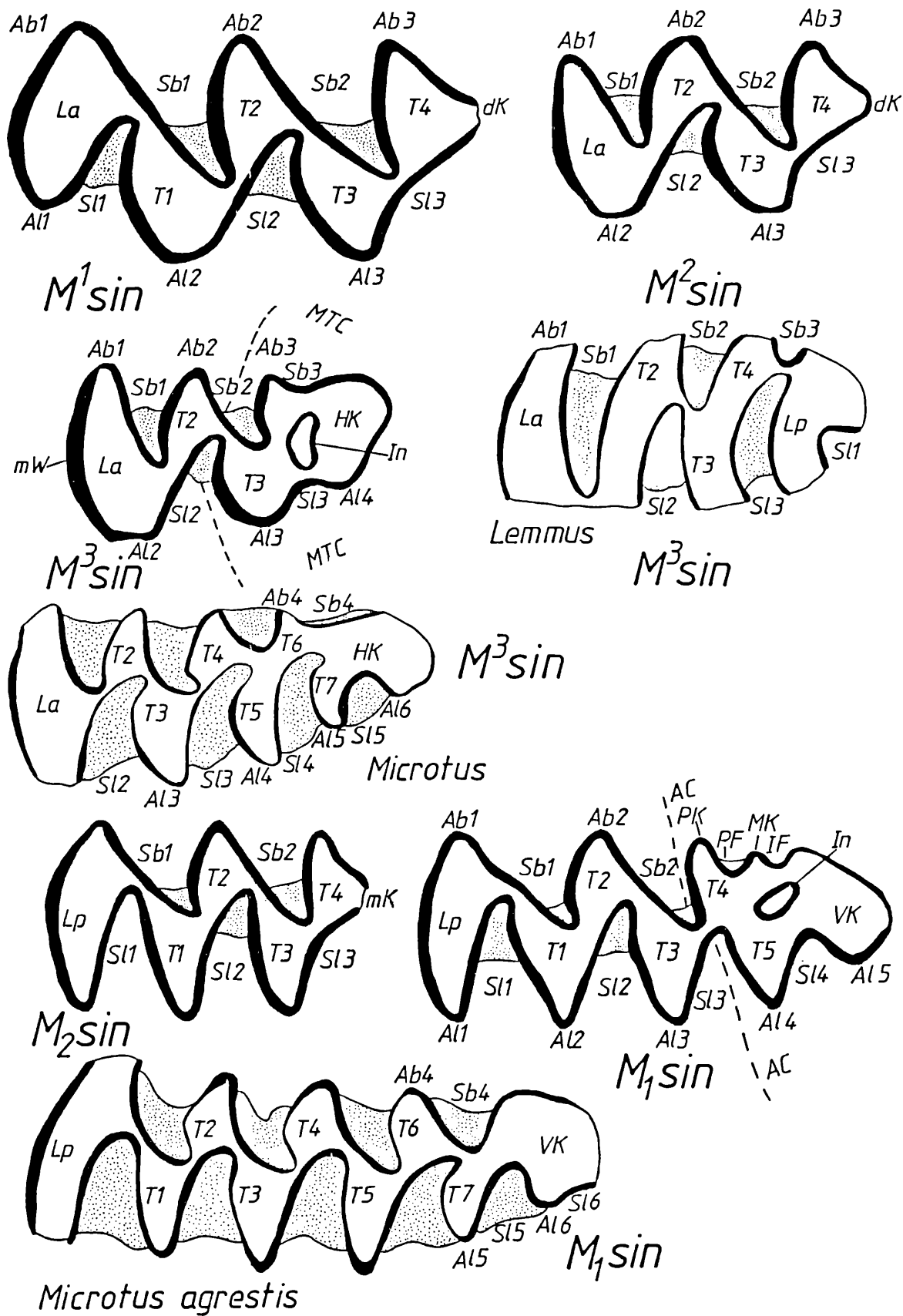


Abb. 2. Terminologie der Kauflächen-Morphologie der Arvicoliden-Molaren. Dargestellt an Molaren von *Mimomys*, *Lemmus* (M³) und *Microtus* (M₁, M³). — Terminology of chewing surface of arvicolid molars. Figured: molars of *Mimomys*, *Lemmus* (M¹) and *Microtus* (M₁, M³).

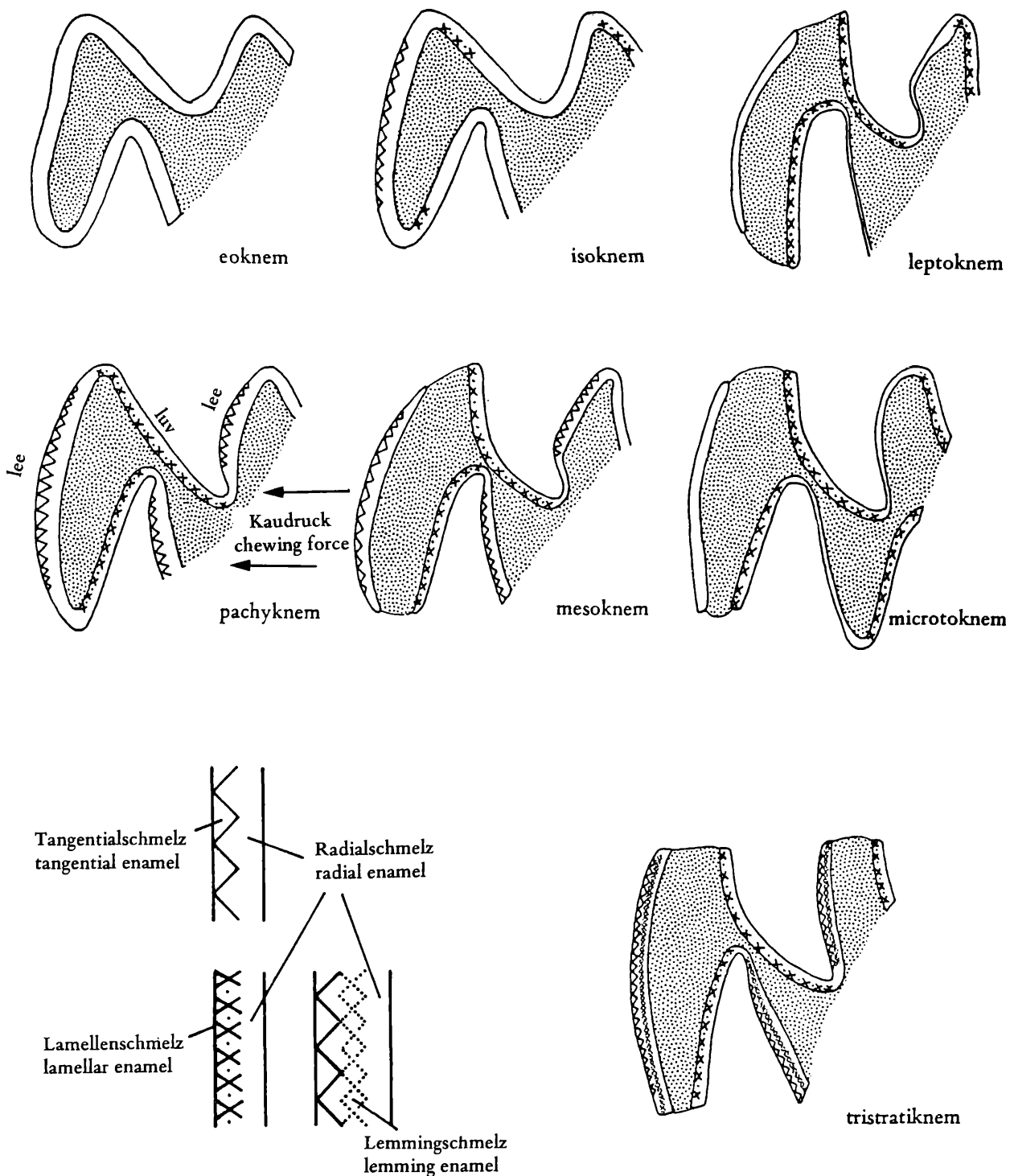


Abb. 3. Die 7 wichtigsten Schmelztypen bei Arvicolidenmolaren (n. RABEDER, 1981, vereinfacht). – The 7 most important enamel types of arvicolid molars (following RABEDER, 1981, simplified).

Legende zu Abb. 2 (Fortsetzung):

- Ab 1, 2 Buccal-Antiklinalen, buccal anticlinals (salient angles); AC Anteroconid-Komplex, anteroconid complex; Al 1, 2 Lingual-Antiklinalen, lingual anticlinals; dK Distalkante, distal edge; HK Hinterkappe, posterior cap; IF Inselfalte, islet fold; In Insel, islet; La Lobus anterior, anterior lobe; Lp Lobus posterior, posterior lobe; mK Mesialkante, mesial edge; MK Mimomyskante, mimomyskante; MTC Metacon-Talon-Komplex, metacon-talon-complex; mW Mesialwand, mesial wall; PF Prismenfalte, prism fold; PK Prismenkante, prism edge; Sb 1, 2 Buccal-Synklinalen, buccal synclinals (reentrant angles); Sl 1, 2 Lingual-Synklinalen, lingual synclinals; T 1, 2 Triangel, triangles; VK Vorderkappe, anterior cap.

Occlusalbild: Kauflächenansicht

pachyknem: Schmelzmuster: Luv-Seite mit Lamellen- und Radialschmelz, Lee-Seite mit Radialschmelz und reichlich Tangentialschmelz, sodaß die leeseitigen Schmelzbandabschnitte dicker sind als die luvseitigen (s. Abb. 3).

PAA-Index: sinumetrischer Index des M^1 , errechnet aus der Quadratwurzel der Quadratsumme der Höhen von Protosinus, Anterosinus und Anterosinulus

PA-Index: sinumetrischer Index der M sup., errechnet aus der Quadratwurzel der Quadratsumme von Proto- und Antero-sinushöhe

Para-sinus, -sinuid: Nebensinusbildungen an den M sup. bzw. M inf. (s. Abb. 4).

pityknem: Schmelzmuster, von mesoknem ableitbar: leeseitige Schmelzbandabschnitte stark reduziert, aber Tangentialschmelz noch in Resten vorhanden

Pitymyoides-Rhombus: Konfluenz der Triangel T 2 und T 3 an M_1 und M^2

pleurorhiz: die Distalwurzel des M_2 liegt seitlich des Incisivs

Pliomysknick: charakteristische Umbiegung des innersten Synklinallbereiches besonders des leeseitigen (in der Dicke stark reduzierten) Schmelzbandabschnittes

postvergent: nach distal gekrümmt; bezieht sich auf die Krümmung der Synklinale (bei M sup.)

Prismenfalte: Synklinale zwischen Prismenkante (Ab 3) und Mimomyskante

Prismenfläche: Seitenflächen der Molaren

Prismenkante: 3. Buccalantiklinale (Ab 3) des M_1

Prismosinuid: Nebensinuid des Ab 3 (Prismenkante)

Protosinuid: Nebensinuid an den M inf.

Protosinus: Hauptsinus der M sup.

provergent: nach mesial gekrümmt; bezieht sich auf die Krümmung der Synklinale (M inf.)

Radialschmelz: Schmelztyp mit fast senkrecht zur Kaufläche stehenden Schmelzprismen

Revergenz: Rückkrümmung der Synklinale im Zusammenhang mit der Reduktion der leeseitigen Schmelzband-Abschnitte

Rhombus, Rhomboid: annähernd viereckige Dentinflächen, die durch die Konfluenz von 2 Triangeln zustande kommen.

Röhrenbild: Ansicht eines wurzellosen Molaren von basal

Schmelzband: aus Schmelz bestehender Anteil der Kaufläche; gemäß der mantelartigen Schmelz-Umhüllung der Zahnkrone entsteht durch die Abkauung eines hypsodonten Zahnes eine bandartige Schmelzfigur.

Schmelzband-Differenzierung: schon bei schwacher Vergrößerung erkennbarer Dicken-Unterschied zwischen luv- und leeseitigen Schmelzbandteilen.

Schmelzmuster: räumliche Anordnung der Schmelztypen in der Kaufläche

Schmelztyp: Schmelzbereiche mit einheitlichem Verlauf der Prismen

semipleurorhiz: Übergangsstadium zwischen acrorhiz und pleurorhiz

Sinogramm: graphische Darstellung der sinumetrischen Indices (s. Abb. 4).

Sinuid: gegen die Kaufläche gerichtete Einbuchtung der Linea sinuosa an den M inf.

Sinumetrie: metrische Auswertung der Linea sinuosa

Sinumetrische Indices: HH-Index, PA-Index, PAA-Index

neck (= collum): narrowing of the dentine area caused by not vergent synclinals that are directed towards each other (at M_1)

occlusal picture: view of chewing surface

PAA-index: sinumetric index of M^1 computed out of the square root of the square sum of the heights of protosinus, anterosinus and anterosinulus

pachyknem: enamel-pattern: luff-side with lamellar- and radial enamel, lee-side with radial enamel and plenty of tangential enamel, therefore the lee-side enamel sections are thicker than those of the luff-side (Abb. 3).

PA-index: sinumetric index of the M sup., computed out of the square root of the square sum of heights of proto- and anterosinus

para-sinus, -sinuid: subsinus forms at the M sup. or M inf. (s. Abb. 4).

pityknem: enamel pattern, deducible from mesoknem: lee-side enamel sections strongly reduced, but rests of tangential enamel yet present

Pitymyoides-rhomb: confluence of the triangles T2 and T3 on the M_1 and M^3

pleurorhiz: distal root of M_2 placed laterally of the incisiv

Pliomys-knick: characteristic bending of the innermost synclinal-region, especially of the lee-side of the enamel-section (in thickness strongly reduced)

posterior cap: rounded distal end of M^3 -surface

postvergent: curved distally; referred to the bending of the synclinals (at M sup.)

prism area: sides of molars

prism edge ("Prismenkante"): 3. buccal anticlinal (Ab 3) of M_1

prism fold: synclinal between prism edge ("Prismenkante") (Ab 3) and Mimomyskante

prismosinuid: subsinuid of Ab 3 (prism edge)

protosinuid: subsinuid at the M inf.

protosinus: main sinus of the M sup.

provergent: curved mesially; referred to the bending of the synclinals (M inf.)

radial enamel: enamel type with enamel prisms nearly vertical to the chewing surface

revergenz: re-bending of synclinals in connection with reduction of the lee-side enamel-sections

rhombus, rhomboid: nearly quadrangular dentine areas, resulting from confluence of two triangles

Röhrenbild ("tube-picture"): basal view of rootless molar

Schmelzmuster = enamel pattern

semipleurorhiz: transition stage between acrorhiz and pleurorhiz

sinogramm: graphic of sinumetric indices

sinuid: bending of the sinuous line at the M inf., directed against the surface

sinumetric indices: HH-index, PA-index, PAA-index

sinumetry: metric evaluation of the sinuous line

sinuous line: basal (i.e. directed against the roots) boundary line of the enamel cover at the side-areas (Abb. 4).

sinus: bending of the sinuous line at the M sup., directed against the surface

stalk (Stiel): stalk-line elongation of the distal edges of M^1 and M^2

synclinal = reentrant angle of enamel band

synclinal apex: innermost part of the synclinal, turning point of enamel band

Sinus: gegen die Kaufläche gerichtete Einbuchtung der Linea sinuosa an den M sup.

Stiel: stielartige Verlängerung der Distalkanten der M¹ und M² bzw. der Mesialkanten der M₂ und M₃

Synklinale: gegen die Kauflächen-Mitte gerichtete Einbuchtung des Schmelzbandes

Synklinalscheitel: innerster Teil der Synklinale, Umbiegungsstelle des Schmelzbandes

Synklinalschenkel: paarige Schmelzbandabschnitte; jede Synklinale besteht aus einem luv- und einem lee-seitigen Schenkel

Synklinaltrichter: gruben- oder trichterförmiger Abschluß des Schmelzes an der Basis einer Synklinale.

Synklinalzement: zellulärer Zement in den Synklinalen vieler Arvicoliden-Molaren.

Tangentialschmelz: Schmelztyp mit parallel zueinander und zur Kaufläche liegenden Schmelzprismen

Triangel: gerundet dreieckiger Teil der Dentinfläche; die Triangel werden als T 1, T 2, T 3 bei den M inf. von distal nach mesial, bei den M sup. von mesial nach distal gezählt.

tristatiknem: Schmelzmuster bei *Lemmus*: der lee-seitige Schmelzbandteil besteht aus 3 Schmelzschichten: Radial-, Lemming- und Tangentialschmelz

vergent, Vergenz: Krümmung der Synklinalen nach mesial (pro-) oder nach distal (post-)

Vorderkappe: gerundeter, mesialer Abschluß der M₁-Kaufläche.

synclinal cement: cellular cement filling of synclines at many arvicolid molars

synclinal funnel: pit- or funnel-shaped ending of enamel at the synclinal base

synclinal side: enamel sections in pairs; each synclinal exists out of a luff- and a lee-side section

syncline: bending of enamel band, directed towards the middle of the chewing surface

tangential enamel: enamel type of enamel prisms which are arranged parallelly to each other as well as to chewing surface

triangle: rounded triangular part of the dentine area; the triangles are numbered as T 1, T 2, T 3 . distally to mesially at the M inf., mesially to distally at the M sup.

tristatiknem: enamel pattern at *Lemmus*: the lee-side part of enamel band consists of 3 enamel layers: radial-, Lemming- and tangential enamel

vergent, vergency: bending of the synclinals mesially (pro-) or distally (post-).

Methoden

Da das Arvicoliden-Material von Schernfeld aus einer sehr großen Menge von Einzelzähnen besteht und, wie sich nach einer ersten Durchsicht zeigte, einige hochpolymorphe Arten zu erwarten waren, haben wir uns jener Methoden bedient, die einer der Autoren (RABEDER, 1981, 1984, 1986) für derartige Wühlmaus-Faunen entwickelt hat.

Arvicoliden-Molaren sind merkmalsreich und lassen eine so rasche Evolution erkennen, daß sie als Leitfossilien prädestiniert erscheinen. Andererseits ist ihre morphodynamische Entwicklung durch viele Parallelismen geprägt und manche Arten zeigen sich in einer ungemein großen Variabilität. Aus diesen Gründen erscheint es gerechtfertigt, die Untersuchungen auf alle greifbaren Merkmalskomplexe auszudehnen nach folgendem Konzept:

alle Zahnpositionen (nicht nur der M₁) werden mit allen ihren Merkmalen in die Untersuchung einbezogen.

Erfassen der Kauflächen-Morphologie im Zusammenhang mit ontogenetischen (Abkautungs-)Stadien und in ihrer ganzen Variabilität.

Qualitative und quantitative (Sinuometrie) Bewertung der Linea sinuosa.

Polymorphe Merkmalskomplexe (v.a. M₁- und M³-Kauflächen) werden nach dem Morphodynamik-Konzept bearbeitet.

Sinuometrie

Der Trend zur Hypsodontie ist ein durchgehendes

Methods

The arvicolid-material from Schernfeld consists out of a great number of isolated teeth and – as some high polymorph species could be expected after a first looking over – we made use of these methods which were developed by one of the authors (RABEDER, 1981, 1984, 1986) for such arvicolid-faunas.

Arvicolid molars are rich of significant features and – by its quick evolution – predestinated as guide-fossils ("Leitfossilien"). On the other hand their morphodynamic evolution is marked by many parallelisms and moreover some species represent themselves with a very strong variability. This is why it seems to be justified to extend the investigations to all possible features after the following concept:

the molars of all positions (not just the M₁) are included in the investigations with all their characteristics.

record of the morphology of the chewing-surface in connection with ontogenetic chewing-stages in their whole variability.

qualitative and quantitative analysis (sinuometry) of the sinuous line.

polymorph signs (especially M₁- and M³-surfaces) will be treated under the aspects of the morphodynamic concept.

Sinuometry

Tending to hypsodonty is a common principle of arvi-

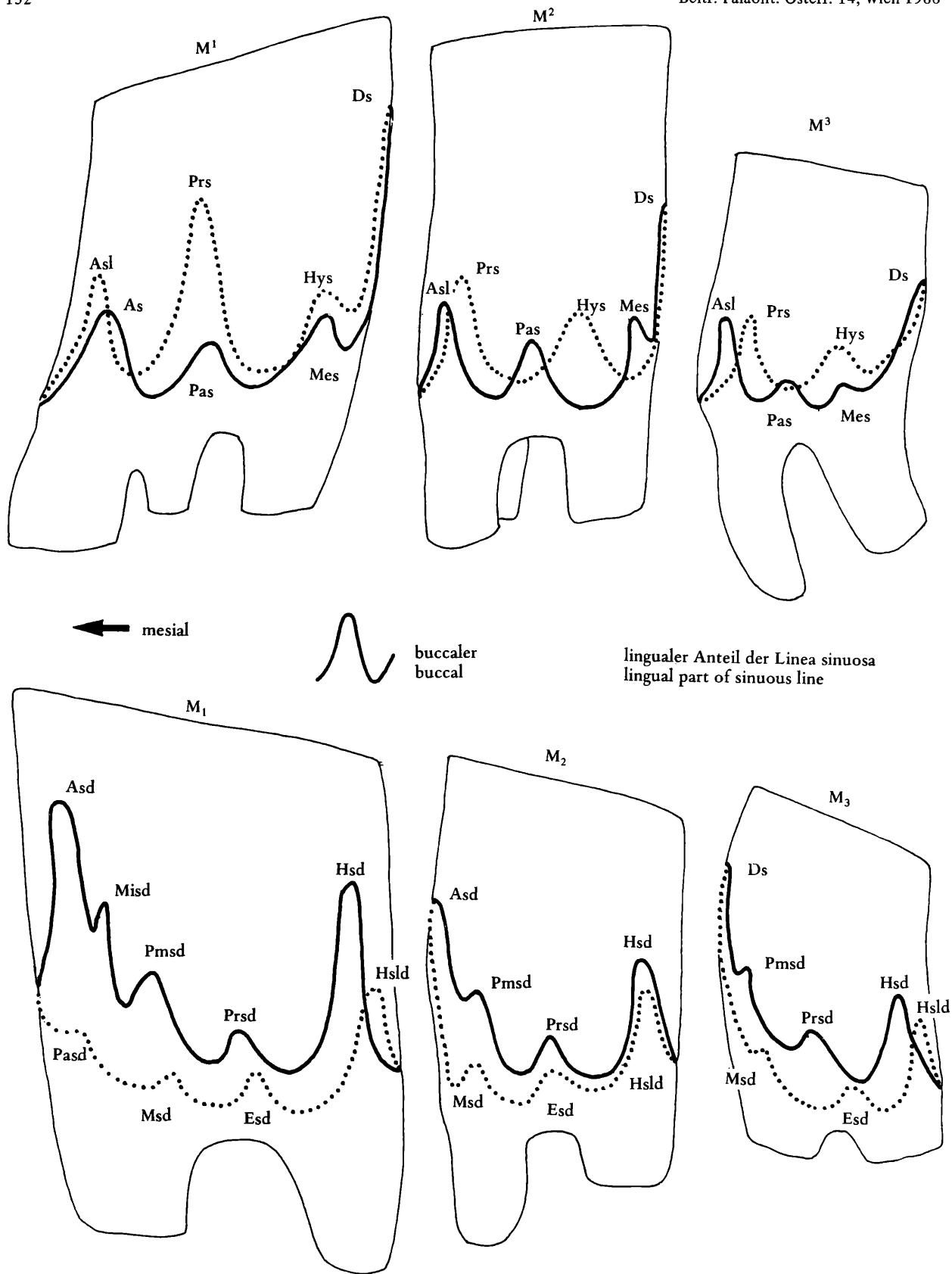


Abb. 4. Terminologie der Linea sinuosa, terminology of sinuous line.

M sup.: As - Anterosinus, Asl - Anterosinulus, Ds - Distosinus, Hys - Hyposinus, Mes - Metasinus, Pas - Parasinus, Prs - Protosinus.

M inf.: Ads - Anterosinuid, Esd - Entosinuid, Hsd - Hyposinuid, Hsld - Hyposinulid, Misd - Mimosinuid (Sinuid der/of Mimomyskante), Msd - Metasinuid, Pasd - Parasinuid, Pmsd - Prismosinuid (Sinuid der/of Prismenkante), Prsd - Protosinuid.

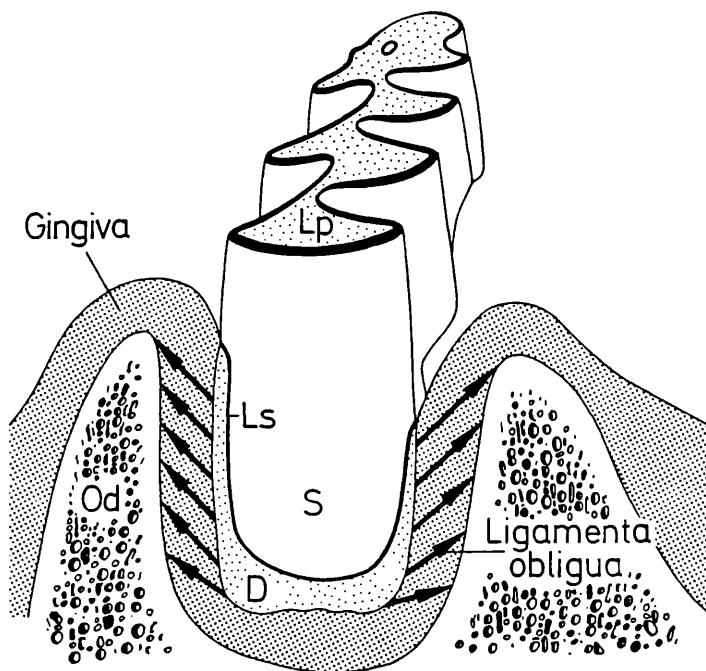
Mimomys-M₁ sin.

Abb. 5. Schema zur Funktion der Linea sinuosa am Beispiel eines M₁ sin. von *Mimomys*: die Bindegewebsstränge (Lig. obliqua) können nur an den schmelzfreien Teilen (Hyposinuid u. Hyposinulid) ansetzen.

Scheme concerning the function of the sinuous line at the example of M₁ sin. of *Mimomys*: the ligamenta obliqua may only apply at the parts without enamel (hyposinuid and hyposinulid).

Abkürzungen: D – Dentin/dentine, Ls – Linea sinuosa/sinuosa line, Lp – Lobus posterior/posterior lobe, Od–Os dentale, quer/across, S – Schmelz/enamel.

Prinzip der Arvicoliden-Molaren. In allen Evolutions-Linien führt die Erhöhung der Kronenhöhe zu einer Vervielfachung der Lebens-Kauleistung, bis schließlich in mehreren Gattungen die Wurzellosigkeit eine ontogenetisch unbeschränkte Kautätigkeit zuläßt. Eine direkte metrische Auswertung der Hypsodontie scheitert daran, daß – schon bei mäßig evolvierten Molaren – die Abkautung beginnt, bevor die Schmelzbasis abgeschlossen ist. Durchschnittswerte oder Variationsbreiten der Kronenhöhen sagen nur wenig aus: sie sind von der Altersstruktur zu stark abhängig.

Es gibt jedoch einen Merkmalskomplex (Linea sinuosa), der mit der Hypsodontie in folgender Weise aufs engste verknüpft ist:

Die Befestigung der Zähne im Kiefer erfolgt durch Bindegewebsstränge (Ligamenta obliqua), die bei brachyodonten Molaren von den Wurzeln zum Zahnfleisch (Gingiva) führen. Bei hypsodonten Molaren setzt die Abkautung ein, bevor die Wurzelregion ausgebildet ist. Da das Bindegewebe aus histologischen Gründen nicht direkt am Schmelz ansetzen kann, sondern nur am Dentin (und auch hier nur mit Hilfe einer dünnen Zwischenschicht aus Wurzelzement), müssen an den seitlichen Wänden der Zahnkrone schmelzfreie Bereiche ausgespart werden, um eine Verankerung im Kiefer zu gewährleisten. Die schmelzfreien Bereiche bilden sich prinzipiell an allen Vorsprüngen des Schmelzmantels (Antiklinalen, Vorderkappe, Distal- und Mesialkanten). Wir nennen diese Vertiefungen Sinus (lat. = Bucht) und Sinuide und die basale Begrenzungsleiste des Schmelzes Linea sinuosa.

An bestimmten Stellen vertiefen sich diese Sinusbildungen synchron mit der wachsenden Hypsodontie, so daß jeder Molar über drei derartige „Hauptsinusbildungen“ verankert ist. Die Höhen dieser Hauptsinus bzw. Hauptsinuide liefern somit Maße für die fortschreitende

olid-molaren. In all evolutionary lines the growing height of the crowns leads to a multiplication of the chewing-capacity for the life time, until finally some genera even reached an ontogenetical endless chewing ability in having rootless molars. To evaluate hypsodonty directly by measuring however is not possible, as even at less evolved molars the upper parts of the molar-surface will be chewed away before the enamel base is closed. Mean-values or ranges of variation of the height of the crowns don't tell very much: they do depend too much on the age.

But there is a set of features (sinuous line) which is directly and closely related to hypsodonty as follows:

The teeth are fixed in the mandible with cords of connective tissues (ligamenta obliqua) which lead from the roots to the gum (gingiva) at brachyodont molars. At hypsodont molars chewing starts before the root-region is developed. As the connective tissue – owing to histological reasons – can't set directly on enamel, but only on dentine (and even in this case only with the help of some root cement), there must be some enamel-free areas at the side walls of the crown to guarantee an anchoring in the mandible. Those enamel-free regions normally exist at all projecting edges of the enamel cover (anticlines, front-cap, distal- and mesial edges). Those deepenings we call sinus (lat. = bend, sinus) and sinuids, the basal limitation-line of the enamel we call linea sinuosa (sinuous line).

At certain points those sinus get deeper as hypsodonty is increasing, so that each molar is grounded or rooted by three main sinus forms of this kind. The heights of those main sinus or -sinuids therefore can be taken as measurements for the proceeding evolution especially of the hypsodonty.

For a functional-morphological interpretation we assume, that the height of the sinus forms is correlated

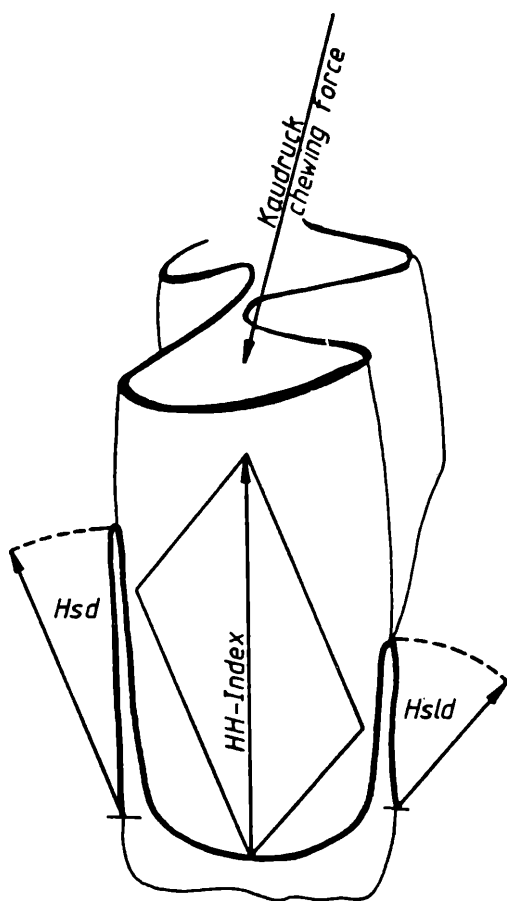


Abb. 6. Versuch einer funktionsmorphologischen Deutung der sinumetrischen Indices am Beispiel eines M_1 sin.

Trial of functionsmorphological interpretation of sinumetric indices at the example of M_1 sin.

Evolution insbesondere der Hypsodontie.

Für die funktionsmorphologische Deutung gehen wir von der Annahme aus, daß die Höhe der Sinusbildungen mit der Menge an Bindegewebsfasern korreliert ist, die dem Kaudruck standhalten müssen. Wir ordnen jedem Haupt-Sinus und -Sinuid einen Kraftvektor zu, dessen Größe von der Höhe der Sinusbildung linear abhängt (Abb. 6). Die Resultante aus den beiden Hauptsinus-Vektoren eines Lobus hat sich als das beste Maß der Evolution erwiesen; sie fängt die z.T. hohe Variabilität (besonders bei relativ niedrig evolvierter Linea sinuosa) der Einzel-Vektoren ab und läßt sich an viel mehr Exemplaren ermitteln, als dies bei Einbeziehung der dritten Sinusbildung der Fall wäre, da diese (es ist dies das Anterosinuid an den M inf. bzw. der Distosinus an den M sup.) höher sind und ontogenetisch früher von der Usur erfaßt werden. Für das Anterosinuid des M_1 , das z.B. für die Ermittlung der Evolutionshöhe herangezogen wurde (= E, s. CHALINE, 1974), gilt außerdem, daß es in Gestalt und Höhe besonders stark variiert, bei Molaren mit starkem Antiklinalzement-Belag schwierig zu erkennen ist und ontogenetisch besonders früh von der Abrasion erfaßt wird. Wir verwenden daher die an verschiedenen alten Arvicoliden-Materialien bewährten (RABEDER, 1981, 1984, 1986) sinumetrischen Indices:

den **HH-Index** (Hyposinuid-Hyposinulid-Index) für die M inf. und den **PA-**(Protosinus-Anterosinus-)Index für die M sup. Die Einbeziehung eines dritten Sinus-Wertes (Anterosinulus-Höhe) bei den M^1 (PAA-Index) zeigt keine höhere Aussagekraft als der PA-Index.

with the amount of the cords of connective tissue, which have to stand the chewing pressure. We coordinate each main-sinus or -sinuid with a (power)vector whose quantity depends directly and linear of the height of the sinus-forms (Fig. 6). The resultant out of those two mainsinus-vectors of a lobe proved to be the best size for evolution; it compensates the partly very high variability of the single vectors (especially at relatively low evolved sinus line) and can be measured at many more specimen than it would be possible if a third sinus would be included, which in this case (as it is the anterosinuid for the M inf. and the distosinus for the M sup.) would be higher and could therefore be chewed away earlier in an ontogenetical stage. Especially for the anterosinuid of M_1 which was taken for the discovery of the niveau of evolution (= E, s. CHALINE, 1974) it is true, that its shape and height are strongly varying, it moreover is hard to discover at molars with much cement-covering in their anticlines and further it will be gone very early in ontogenetic sense by abrasion. Therefore we use those sinumetric indices which proved a success at arvicolid material of different ages (RABEDER, 1981, 1984, 1986):

the **HH-index** (hyposinuid-hyposinulid-index) for the M inf. and the **PA-**(protosinus-anterosinus-)index for the M sup. The inclusion of the third sinus-value (anterosinulus-height) of the M^1 (PAA-index) didn't give any better information than the PA-index did.

(For the computation of the indices (s. Fig. 6) the angle of the vectors is assumed to be right or it wasn't be considered).

Bei der Berechnung der Indices (s. Abb. 6) wird die Größe des Winkels zwischen den Vektoren nicht berücksichtigt bzw. mit 90° angenommen).

Sin u g r a m m e

Setzt man die Werte der HH- bzw. PA-Indices in Beziehung zur occlusalen Länge, erhält man charakteristische Verteilungsfiguren für jede Molaren-Disposition (Abb. 7). Die Index-Werte werden auf der Abszisse, die Längen-Werte – getrennt nach M sup. und M inf. – auf der Ordinate aufgetragen. Derartige Doppeldiagramme (= Sinogramme) sind ein unentbehrliches Hilfsmittel für die Frage der taxonomischen Zusammengehörigkeit und Zuordnung geworden. Aber auch für phylogenetische Probleme (Parallelentwicklung, Evolutionsgeschwindigkeit, Evolutionsmodus etc.) sind Sinogramme aufschlußreich.

M o r p h o d y n a m i k K o n z e p t

Prinzipien und Arbeitsweise der Morphodynamik wurden kürzlich von einem der Autoren (RABEDER, 1986) ausführlich beschrieben; wir wiederholen hier die wichtigsten Passagen:

„Unter Morphodynamik verstehe ich die Beschreibung und quantitative Erfassung sowie die funktionsmorphologische Deutung aller formverändernden Prozesse, die – als wahrnehmbare Erscheinungen der Evolution – das Form–Zeit-Kontinuum zwischen zwei „Fossilpopulationen“ prägen, wobei der Schwerpunkt der morphodynamischen Untersuchung in der Quantifizierung morphologischer Variabilitäten liegt.“

„Im Unterschied zu typologischen Konzepten, die trotz aller Kritik auch heute noch für viele Phylogenien die Grundlage bilden, untersucht und beschreibt die Morphodynamik nicht nur Einzelexemplare, sondern die Gesamtheit der überlieferten Merkmale an einer möglichst großen Zahl von Merkmalsträgern. Dabei werden die Variabilitäten genau wie Merkmalskomplexe beschrieben, bewertet und nach Möglichkeit auch funktionsmorphologisch gedeutet.“

Phylogenetische Zusammenhänge können nur dann behauptet werden, wenn für alle Merkmale, Variabilitäten und Merkmalshäufigkeiten der morphodynamische Fluß bekannt, belegbar und möglichst auch deutbar ist, d.h. das Form–Zeit-Kontinuum muß zumindest in groben Zügen erkennbar sein.“

„Nun zur morphodynamischen Methodik; sie läßt sich in folgende z.T. hintereinander, z.T. aber auch nebeneinander zu vollziehende Schritte gliedern.“

1. Definition von Morphotypen, indem die Variabilität in ihrer ganzen Breite in morphologische Klassen zerlegt wird. Die Morphotypen werden mit Buchstaben oder Buchstaben–Zahlen-Kombinationen bezeichnet oder mit historischen Artnamen benannt.
2. Morphodynamisches Schema (Abb. 1). Die erfaßten und definierten Morphotypen werden nach einem Schema geordnet, das funktionsmorphologischen Überlegungen und Kenntnissen entspricht. Dabei spielen die Übergangsformen zwischen zwei Morphotypen

Sin u g r a m s

If the values for the HH- and the PA-indices are related to the occlusal length, one gets the characteristic distributions for all the positions of the molars (Abb. 7). The index-values are marked on the abscissa, the length-values separated for the M sup. and M inf. on the ordinate. Such double-diagrams (= sinograms) become an indispensable resort to questions of taxonomic belonging or order. But even for phylogenetic problems (parallel evolution, speed of evolution, mode of evolution) sinograms can help a lot.

M o r p h o d y n a m i c c o n c e p t

Principles and methods of morphodynamic were recently described in detail by one of the authors (RABEDER, 1986); here we repeat the most important passages:

„Under morphodynamic I understand the description and the quantitative survey as well as the functional-morphological interpretation of all form-changing processes which characterize – as perceptible signs of evolution – the form–time-continuum in between two "fossil populations", whereby the emphasis of the morphodynamic investigation is on the quantification of morphologic variabilities.“

„In opposite to typological concepts which are the basis for many phylogenies even today and in spite of all criticism, the morphodynamic treats and describes not just single pieces, but the whole of the traditional features of as many specimens as possible. The variabilities are described in the same way as complexes of features, they are valued and their morphology is interpreted in their functional sense – if possible.“

Phylogenetic relations only can be maintained, if for all features, variabilities and quantities of the signs the morphodynamic flow is known, capable of being proved by an example and interpretable if possible, that means, the form–time-continuum has to be perceptible at least in rough lines.“

„Now about morphodynamic methods, it can be divided into following steps – one after the other or side by side.“

1. Definition of morphotypes, where variability in their whole extension is parted into morphological classes. The morphotypes are named with letters, with combinations of letters and numbers or with historical names of species.
2. Morphodynamic scheme (Fig. 1). The recorded and defined morphotypes are arranged after a scheme which corresponds to considerations and knowledge about functional morphology. An important role play transitional forms between two morphological types, as they can show the "morphodynamic way" that is

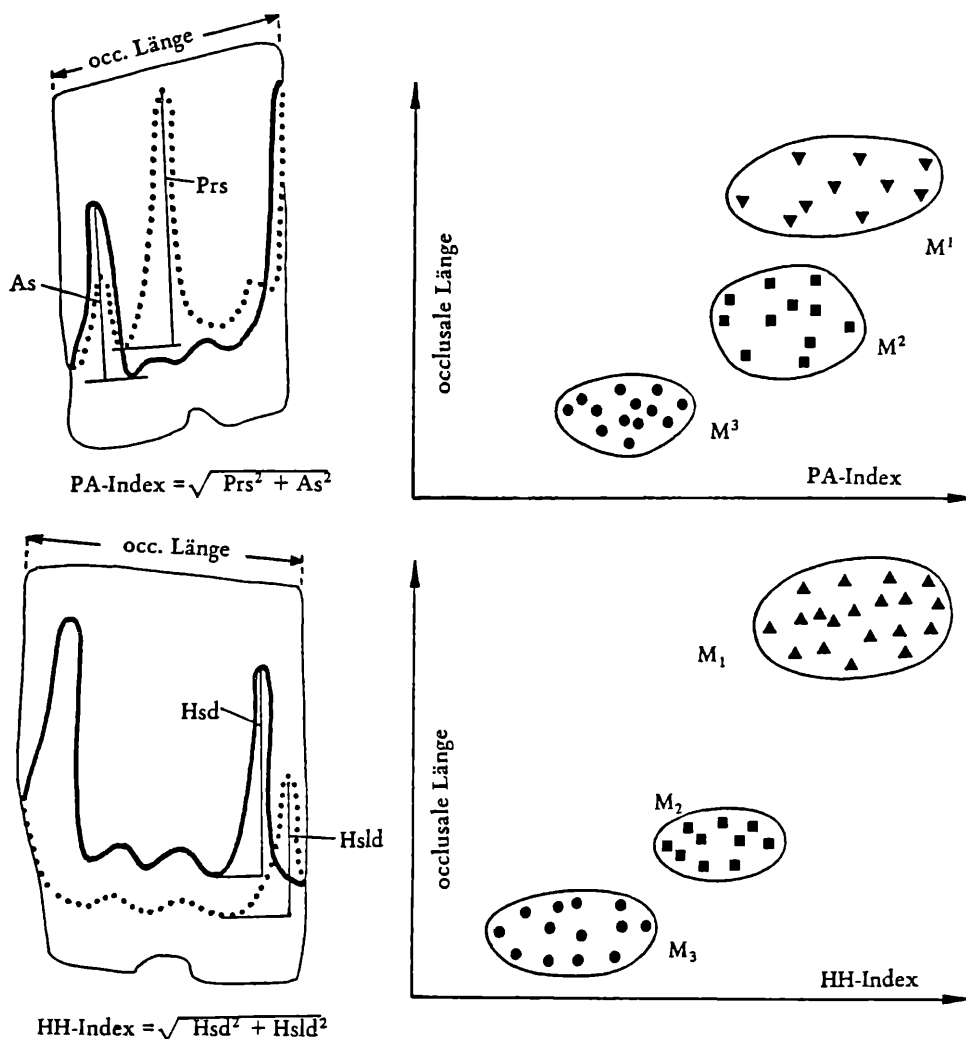


Abb. 7. Sinogramm-Schema/Scheme of Sinogram. Abkürzungen/abbrations: As – Anterosinushöhe, height of anterosinus; Hsd – Hyposinuid-Höhe/height of hyposinuid; Hsld – Hyposinulid-Höhe/height of hyposinulid; occ. Länge – occlusale Länge/occlusal length; Prs – Protosinus-Höhe/height of protosinus.

eine wichtige Rolle, indem sie den „morphodynamischen Weg“ anzeigen können, den die Evolution einschlägt. Bei der Erstellung des morphogenetischen Schemas fließen schon Erkenntnisse des 3. und 4. Schrittes ein.

3. Morphotypenfrequenzen. Durch die Auszählung der Häufigkeiten, mit denen die Morphotypen auftreten (Zwischenformen werden je zur Hälfte den benachbarten Morphotypen zugerechnet), erhält jede Fossilpopulation ein charakteristisches Morphotypenspektrum. Wie wir nun aus mehreren Profilen wissen, unterscheiden sich verschiedene alte Fossilpopulationen z.T. sehr deutlich in ihren Morphotypenfrequenzen indem die jüngeren Faunen Frequenzverschiebungen zugunsten von Morphotypen erkennen lassen, die funktionsmorphologisch als höher evoluiert anzusehen sind.
4. Frequenzvergleich. Aus dem Vergleich der Morphotypenspektren läßt sich die Morphodynamik als Verschiebung von Frequenzen erkennen. Um nicht einem circulus vitiosus zu erliegen, ist es notwendig, relative oder absolute chronologische Daten in die Untersu.

taken by evolution. In constructing the morphodynamic scheme the knowledge of step 3 and 4 is considered too.

3. Frequencies of morphotypes. By counting the quantities in which the morphotypes appear (transitional forms are counted to their half to each of the two neighbour-types), every fossil population gets a characteristic specimen of morphotypes. As we do know from a number of profiles, fossil populations of different ages differ sometimes very much in their frequencies at morphological types in a way, that younger associations show a shifting of frequencies in favour of morphotypes which can be regarded as higher evolved, if we interpret the morphology functionally.
4. Comparison of frequencies. In comparing the spectra of morphotypes, we notice that morphodynamic represents as a shifting of frequencies. It is necessary to include relative and absolute chronological dates into investigations to avoid a circulus vitiosus. Perfect of

chung einzubeziehen. Ideal sind natürlich Profile mit mehreren übereinander liegenden Fundschichten. Bei Beachtung dieser Einschränkung kann für jede Fossilpopulation das Evolutionsniveau bestimmt werden.

5. Phylogenetische Schlußfolgerungen. Die stammesgeschichtlichen Schlüsse stützen sich auf das Prinzip, daß einmal eingeschlagene morphodynamische Prozesse beibehalten werden, so lange die sie auslösenden funktionsmorphologischen Zwänge weiterwirken. Je besser die Morphodynamik bzw. das Form-Zeit-Kontinuum einer Fossilgruppe innerhalb eines Zeitabschnittes bekannt ist, desto aussagekräftiger sind Schlüsse über Fossilücken hinweg. Im Falle von *Microtus* schließen wir aus seiner gut bekannten Evolutionsgeschichte im Altpleistozän auf seine pliozäne oder ältestpleistozäne Stammgruppe. Dieser Schluß ist besonders dadurch relevant, daß mehrere voneinander unabhängige Merkmalsträger (M_1 , M^2 , M^3 , Kaufläche, Schmelzstrukturen, Triangelform etc.) gleichsinnige Frequenzverschiebungen erkennen lassen.“

cause are profiles with some overlying fossil bearing layers. If those reservations are noticed for each fossil population, it is possible to fix the niveau of evolution.

5. Phylogenetic conclusions. Phylogenetic results are supported by the principle that if once a morphodynamic process is chosen it will go on this way as long as those causing compulsions of functional morphology continue. The better the morphodynamic or the form-time-continuum of a fossil group of an epoch is known, the more evident are conclusions drawn over fossil gaps. In case of *Microtus* we conclude from its well known history of evolution during the Early Pleistocene to its Pliocene or Early Pleistocene origin. This conclusion especially became relevant, because some holder of characteristics (M_1 , M^2 , M^3 , chewing surface, enamel structures, shape of triangle etc.) showed — independant from each other — frequency-shifts in the same direction.“

Systematische Beschreibung / systematic description

Familia Arvicolidae GRAY, 1821
Subfamilia Arvicolinae GRAY, 1821

Genus *Pliomys* MEHELY, 1914

Isolierte *Pliomys*-Molaren treten im Material von Schernfeld mit einer Häufigkeit von etwa 7 %, also relativ selten auf. Die Gattungsmerkmale sind gut entwickelt, so daß an der Gattungszugehörigkeit kein Zweifel besteht: bewurzelt, ohne Zement, Schmelzband leptoknem differenziert mit charakteristischem „Pliomys-Knick“ an den leeseitigen Synklinalschenkeln. Aus den einheitlichen Verteilungsarealen des Sinugramms geht hervor, daß höchstwahrscheinlich nur eine Art vorliegt, die allerdings Aufspaltungstendenzen erkennen läßt.

Isolated molars of *Pliomys* are relatively rare in the Schernfeld material, they appear to only about 7 %. Without any doubt they can be referred to the genus *Pliomys* because of the very well developed characteristics: roots present, without cement, differentiation of enamel leptoknem, with typical "Pliomys-Knick" on the leeseide of reentrant folds.

The homogeneous distribution that is shown in the sinogram makes clear, that we obviously can distinguish only one species, which shows tendency of beginning radiation.

Pliomys schernfeldensis n. sp.

(Abb. 8–14, Tab. 1–5)

1958 *Pliomys episcopalis* MEHELY; K. KOWALSKI, An early Pleistocene fauna . 27

1967 *Pliomys episcopalis* MEHELY; F. HELLER, Die Wühlmäuse . 202

Derivatio nominis nach dem Fundort

Diagnose Primitive *Pliomys*-Art, die in der Evolution der Linea sinuosa weit hinter der biharischen Art *Pliomys simplicior* zurückliegt. M^3 mit eigentümlicher Insel-Bildung. Schmelz mesoknem.

Holotypus linker M_1 , Sf 2/9 (Abb. 8, Fig. 1)

Paratypen Alle übrigen Exemplare des untersuchten Materials

Untersuchtes Material. 43 M_1 , 30 M_2 , 10 M_3 , 40 M^1 , 40 M^2 , 16 M^3 Inv. No.: Sf/2, 22, 23, 24 und 25.

Locus typicus Spaltenfüllung in Schernfeld bei Eichstätt (s. DEHM, 1962)

Stratum typicum. Rotbraune bis rot gefärbte Sande und Lehme. Ältestpleistozän.

Derivatio nominis after the locality

Diagnosis Primitive species of *Pliomys*, that shows a much lower degree in evolution than the Biharian *Pliomys simplicior*. This can be seen in the development of the sinuous line.

M^3 with a special kind of islet-forming, enamel leptoknem.

Holotype left M_1 , Sf 2/9 (Fig. 7/1)

Paratypes all examined pieces

Studied material 43 M_1 , 30 M_2 , 10 M_3 , 40 M^1 , 40 M^2 , 16 M^3 Inv. no. Sf/2, 22, 23, 24 and 25.

Locus typicus. Fissure filling in Schernfeld close to Eichstaett (DEHM, 1962).

Stratum typicum reddish-brown to red coloured sands and loams, Earliest Pleistocene.

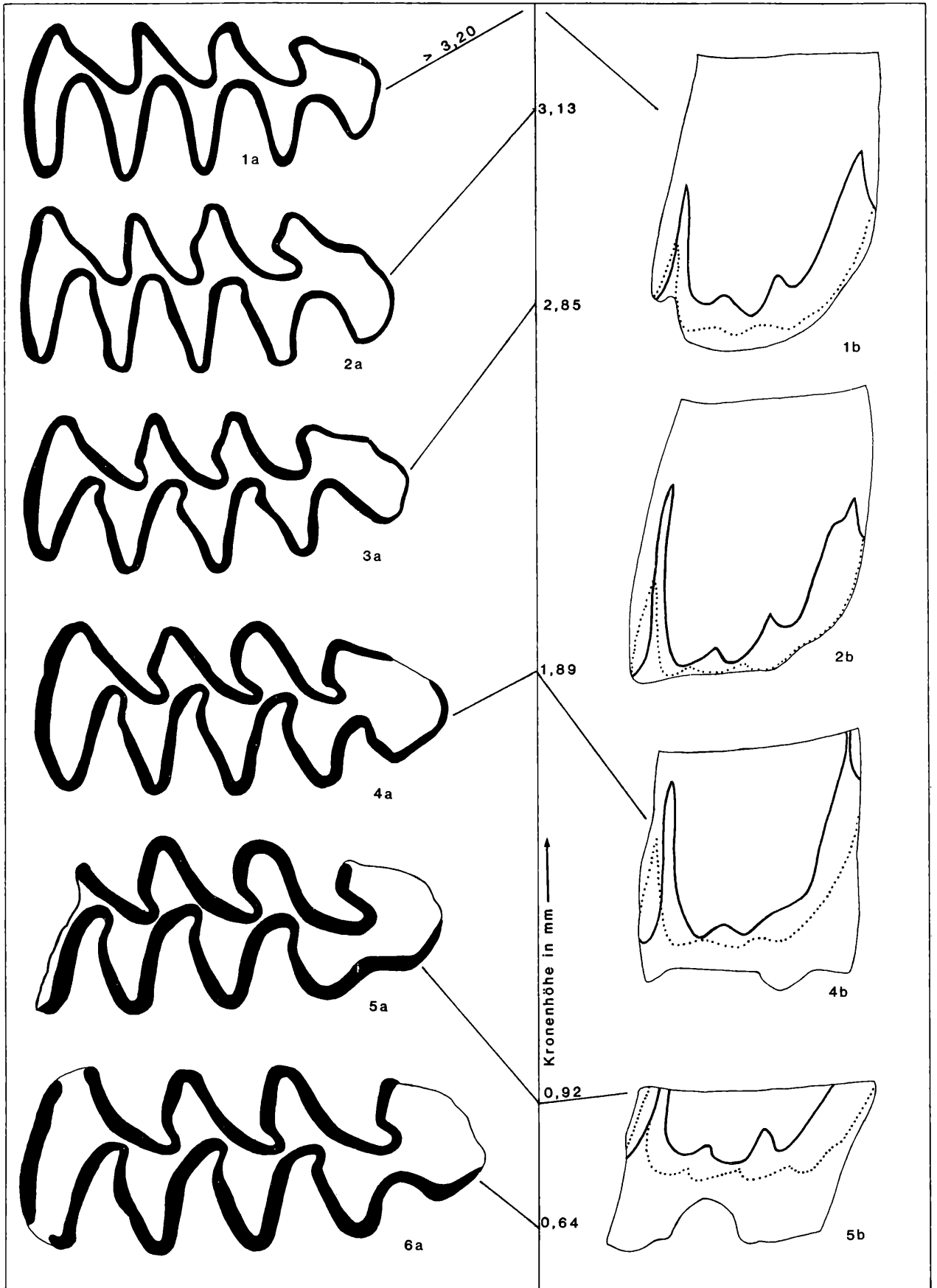


Abb. 8. Abkautungsstadien des M_1 (sin.) von *Pliomys schernfeldensis* n. sp.
 Chewing stages of M_1 (sin.) of *Pliomys schernfeldensis* n. sp.
 Fig. 1 = Sf 2/9, juvenil; Fig. 2 = Sf 2/26 (invers); Fig. 3 = Sf 2/3; Fig. 4 = Sf 2/14 (invers); Fig. 5 = Sf 22/37 (invers), senil;
 Fig. 6 = Sf 22/32 (invers), senil. a = occlusal (28 x), b = Linea sinuosa (14 x).

A u f b e w a h r u n g . In der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München.

B e s c h r e i b u n g . Die hier angeführten Molaren zeigen die besten Ähnlichkeiten mit den entsprechenden Zähnen des alt-biharischen *Pliomys simplicior* KRETZOI, so daß wir uns darauf beschränken können, die Unterschiede herauszuarbeiten.

Kauflächen-Bilder

M₁ Nur an der Vorderkappe finden wir wesentliche Differenzen zu anderen *Pliomys*-Arten. Alle vorkommenden Morphotypen lassen sich in das Schema bei MALEZ & RABEDER (1984: 482, Abb. 32) einordnen. Die prozentuelle Verteilung ergibt ein geschlossenes Morphotypenbild innerhalb der Morphotypen hollitzeri, simplicior und episcopalis mit dem Schwerpunkt beim ursprünglichen Typ simplicior: Vorderkappe kurz, ohne buccale (Sb 4) oder linguale (Sl 5) Einbuchtung.

Tabelle 1. Prozentualer Vergleich der M₁-Morphotypen verschieden alter *Pliomys*-Assoziationen. (Abkürzungen: DA = Deutsch-Altenburg)
Percentual comparison of M₁-morphotypes of different aged *Pliomys*-associations (DA = Deutsch-Altenburg)

| Morphotypen | Schernfeld | Deutsch-Altenburg | | | Podumci |
|------------------------|------------|-------------------|-------------------|------|---------|
| | | DA30A | DA2C ₁ | DA4B | |
| chalinei | — | — | 1 | — | — |
| hollitzeri | 9 | 6 | 11 | 52 | 3 |
| simplicior/hollitzeri | 17 | 3 | 9 | 4 | — |
| simplicior | 62 | 18 | 22 | 14 | 12 |
| simplicior/episcopalis | 7 | 24 | 22 | 5 | 26 |
| episcopalis | 7 | 42 | 27 | 20 | 37 |
| lenki | — | — | 2 | 3 | 17 |
| sonstige/other | 4 | 6 | 1 | — | 4 |
| Anzahl/number | 42 | 33 | 200 | 109 | 250 |

Gegenüber dem Morphotypen-Gefüge von Deutsch-Altenburg 2 ist das Evolutionsniveau von Schernfeld viel niedriger. Während jedoch die morphologische Variabilität beim *Pliomys* von Deutsch-Altenburg 2 auf zwei Arten zu verteilen ist, dürfte sie in Schernfeld nur eine Art umfassen.

M₂ und M₃. Auch die Kauflächen der M₂ und M₃ stimmen im wesentlichen mit den Occlusalbildern von *P. simplicior* überein (s. RABEDER, 1981: 264, Abb. 161), die Synklinale sind jedoch im allgemeinen weniger provergent.

M¹ Kaufläche wie bei *P. simplicior* (vgl. RABEDER, 1981: 266, Abb. 162).

M² In ähnlicher Weise wie bei *Microtus* (vgl. MALEZ & RABEDER, 1984 und RABEDER, 1986) entwickelt sich die M²-Kaufläche durch den Einbau einer zweiten Lingual-Synklinale. Nach dem Einbuchtungsgrad der Sl3 lassen sich drei Morphotypen unterscheiden, dazu kommt noch ein Primitiv-Merkmal an den drei großen Synklinalen, nach dem noch ein 4. Typ differenziert werden kann: bei den ursprünglichen *Pliomys*-Arten verläuft das Schmelzband im leeseitigen Schenkel der Synklinale mit dem sogenannten „Pliomys-Knick“, während es bei höher entwickelten Arten meist einen gleichmäßigen Bogen beschreibt. In den Morphotypen-Frequenzen

P r e s e r v a t i o n Bayerische Staatssammlung fuer Palaeontologie und historische Geologie Muenchen.

D e s c r i p t i o n The cited molars are very similar to those of the Early Biharian *Pliomys simplicior* KRETZOI so that we just need to work out the differences.

Morphology of chewing surface

M₁ Main differences to other species of *Pliomys* are mainly seen in the area of the anterior loop.

All morphotypes fit in the scheme of MALEZ & RABEDER (1984: fig. 32). The percental distribution shows an integrated field of morphological types, consisting of the morphotypes *hollitzeri*, *simplicior*, and *episcopalis* with the focal point on the original form *simplicior* with a short anterior loop that lacks a reentrant fold (Sb4 and Sl5).

Compared to DA 2 the standard of evolution is much lower in Schernfeld, which can be seen clearly in the composition of morphotypes. In contrast to DA2, where we can divide the morphological variants into two species, we obviously find just one species of *Pliomys* in Schernfeld.

M₂ and M₃. Also the chewing surfaces of M₂ and M₃ are closely related to those of *P. simplicior* (RABEDER, 1981: 264, fig. 161); only the reentrant folds are in most cases less provergent.

M¹ The M¹ resembles *P. simplicior* (RABEDER, 1981: 266, fig. 162).

M² The shape of the occlusal surface changes — like at *Microtus* — in connection with the development of a second lingual reentrant fold. Depending on the deepness of Sl3 we can distinguish three morphotypes. A forth type results from the primitive character which we see in the three main reentrant folds, where we recognize a so called "Pliomys-Knick" on the lee-side whereas in higher evolved forms we mostly find a well balanced curve. The frequency of morphotypes marks the similarity between *P. simplicior* and the Schernfeld *Pliomys*. The higher evolved *P. episcopalis* and *P. bolkayi* can be regarded as progressive even in this respect.

entspricht der *Pliomys* aus Schernfeld weitgehend *P. simplicior*; die höher evolvierten Arten *P. episcopalis* und *P. bolkayi* erweisen sich auch in diesem Merkmal als progressiv.

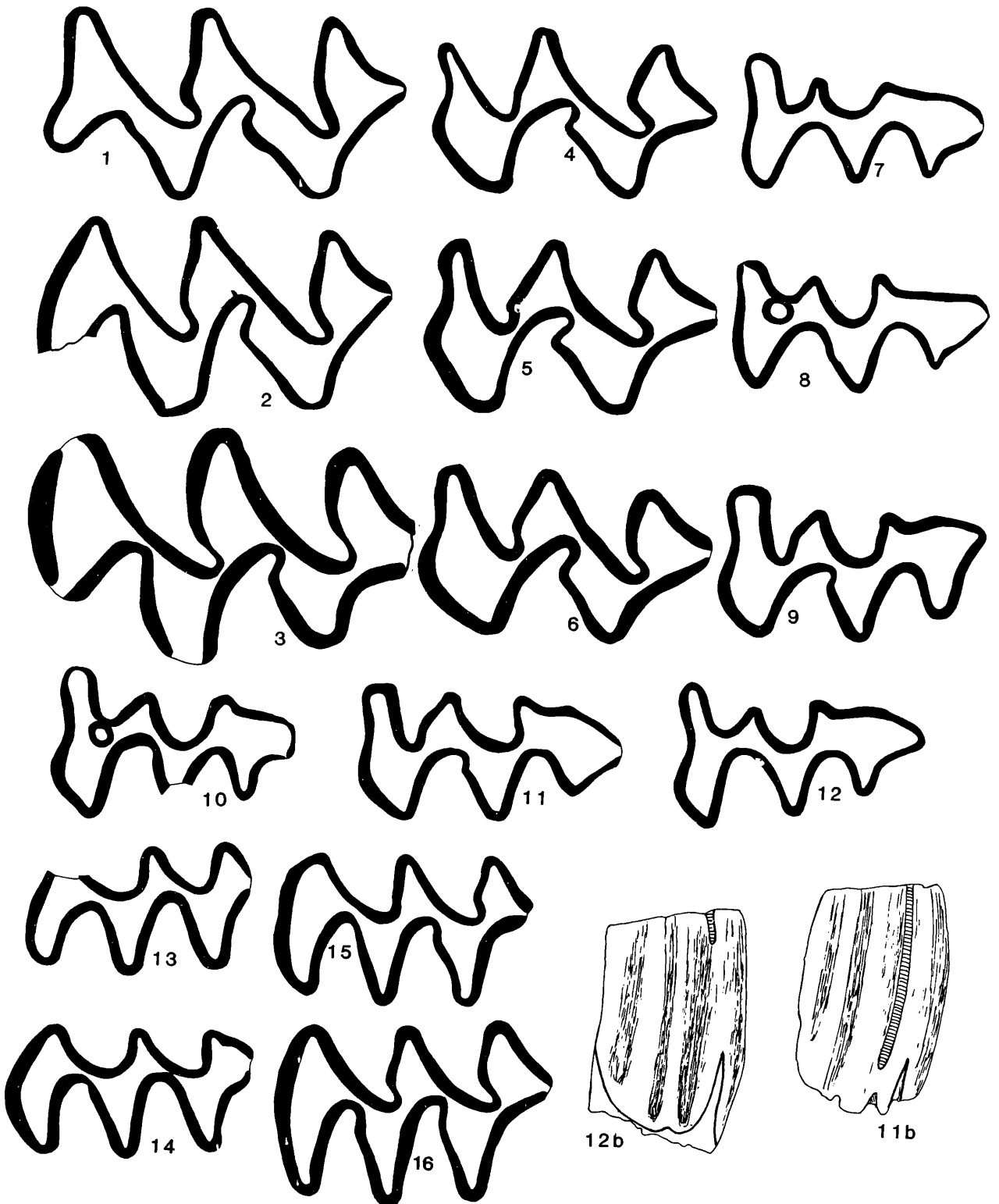


Abb. 9. Legende nebenstehend.

Tabelle 2. M²-Morphotypen-Frequenzen verschiedener *Pliomys*-Arten (in Prozent).
Frequencies of M²-morphotypes of different species of *Pliomys* (in %).

| Morphotyp | A1 | A2 | A/B | B | B/C | C | n |
|--|------|-----|------|------|------|-----|----|
| <i>P. bolkayi</i> , Podumci 1 | — | 2,5 | 32,5 | 55,0 | 2,5 | 7,5 | 40 |
| <i>P. episcopalis</i> , D.-Altenburg 2 | 22,0 | 5,5 | 33,5 | 28,0 | 11,0 | — | 18 |
| <i>P. simplicior</i> , D.-Altenburg 2 | 67,0 | 4,0 | 27,0 | 2,0 | — | — | 52 |
| <i>P. schernfeldensis</i> n. sp. | 70,0 | 2,5 | 18,5 | 10,0 | — | — | 40 |

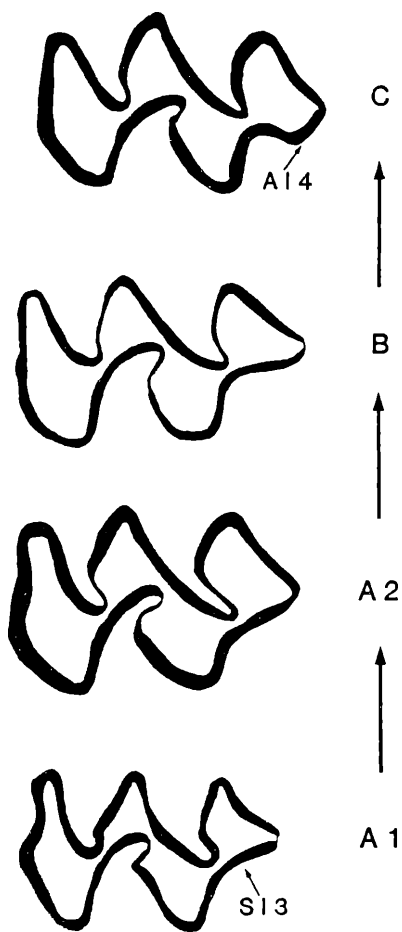


Abb. 10. Morphodynamisches Schema der M²-Kaufläche von *Pliomys*.
Morphodynamic scheme of the chewing surface of M² of *Pliomys*.

- Morphotyp A1: leeseitige Schenkel der großen Synklinalen S12, Sb1 und SB2 mit „Pliomys-Knick“; S13 seicht.
 - Morphotyp A2: leeseitige Synklinalschenkel gerundet, d.h. ohne „Pliomys-Knick“, sonst wie A1.
 - Morphotyp B: S13 vertieft, ihr distaler Schenkel verläuft fast parallel zur Kieferachse.
 - Morphotyp C: die weitere Vertiefung der S13 führt zur Bildung einer schwachen, zusätzlichen Antiklinale (A14).
-
- Morphotype A1: leeside section of the big reentrant folds S12, Sb1 and Sb2 with "Pliomys-Knick"; S13 shallow.
 - Morphotype A2: leeside section of reentrant fold rounded, without "Pliomys-Knick", otherwise like A1.
 - Morphotype B: S13 deeper, its distal section nearly parallel to the jaw-axis.
 - Morphotype C: the stronger deepening of S13 causes the formation of a weak additional antiklinal (A14).

Abb. 9. Kauflächenbilder der Molaren von *Pliomys schernfeldensis* in verschiedenen Abkauungsstadien.
Chewing surfaces of molars of *Pliomys schernfeldensis* in various stages of chewing.

- Fig. 1–3 M¹ sin. – Fig. 1 = Sf 24/28 (invers), Fig. 2 = Sf 24/23, Fig. 3 = Sf 24/38.
 - Fig. 4–6 M² sin. – Fig. 4 = Sf 24/18, Fig. 5 = Sf 23/22, Fig. 6 = Sf 23/37 (invers).
 - Fig. 7–12 M³ sin. – Fig. 7 = Sf 25/27, Morphotyp B1, Fig. 8 = Sf 25/2 (invers) Morphotyp A1, Fig. 9 = Sf 25/9, Morphotyp B2, Fig. 10 = Sf 25/3 (invers), Morphotyp A1/A2, Fig. 11 = Sf 25/1 (invers), Morphotyp B1/B2, Fig. 12 = Sf 25/8, Morphotyp B1.
 - Fig. 11b–12b Buccalansichten von 2 M³ sin. mit Insel, die im Kauflächenbild noch nicht aufscheint, weil der Inselconus seitlich in die Sb1 einmündet. Fig. 13 = Sf 25/8: Insel beginnt weit oberhalb der Protosinus-Spitze. Fig. 14 = Sf 25/11: Insel beginnt knapp unterhalb der Protosinus-Spitze.
Buccal views of 2 M³ sin. with islet, not yet to see in chewing surface, because the conus of islet is flowing aside into the Sb1. Fig. 13 = Sf 25/8: begin of the islet far above the top of protosinus. Fig. 14 = Sf 25/11; begin of the islet just under the top of protosinus.
 - Fig. 13–14 M₃ sin. – Fig. 15 = Sf 23/4, Fig. 16 = Sf 23/2.
 - Fig. 15–16: M₂ sin. – Fig. 17 = Sf 22/3 (invers), Fig. 18 = Sf 22/14.
- Vergrößerung/Enlargements: Fig. 13 und/and 14: 14 x, alle übrigen/all others: 28 x.

M³ Von allen Molaren weicht der M³ am stärksten von den bisher bekannten *Pliomys*-Arten ab:

In der ersten Buccal-Synklinale (Sb1) tritt eine eigentümliche Inselbildung auf, eigentümlich vor allem in der Lage des Inselconus. Dieser ist nicht wie bei vielen *Mimomys*-Arten senkrecht in die Occlusalfäche eingesenkt, so daß die Insel schon beim juvenilen Zahn im Kauflächenbild auftritt und dann im Laufe der Abkautung verschwindet, sondern schräg seitlich im innersten Winkel der Synklinale. Weil diese Schmelzeinstülpung in verschiedenen Höhen des Zahnes liegen kann, wie das die Abb. 9 in zwei extremen Beispielen zeigt, erfolgt das Auftreten und Verschwinden der Insel im Kauflächenbild in völlig verschiedenen Abkautungsstadien.

Neben dieser Besonderheit gibt es weitere Unterschiede in der Gestalt der Synklinalen, indem beim *Pliomys* aus Schernfeld die M³-Kaufläche meist runde, äquilaterale Synklinale besitzt. Bei höher entwickelten Arten dominieren Morphotypen mit postvergenten Synklinalen Sl2, Sl3 und Sb2. Durch die Einbeziehung der „hollitzeri“-Typen (mit reduziertem T2) läßt sich für den M³ von *Pliomys* ein morphodynamisches Schema entwerfen (Abb. 11).

Ein Vergleich von vier biharischen *Pliomys*-Vertretern mit *Pliomys schernfeldensis* (Tab. 3) zeigt auch hier beachtliche Frequenz-Verschiebungen, obwohl die vorliegenden Mengen aus Schernfeld und Deutsch-Altenburg nicht repräsentativ sind.

Die Inselbildung ist eine Eigenheit, die nur bei *P. schernfeldensis* n. sp. vorkommt.

M³ Molars of that position show best the striking discrepancy to all known species of *Pliomys*.

The first buccal reentrant fold (Sb1) shows a peculiar islet especially in consideration of the location or position of that conus.

In contrast to other *Mimomys*-species this islet conus is not vertically dipped into the occlusal surface, but implanted in a transversal manner in the inner angle of the reentrant fold.

The "turning point" of enamel can be placed in different niveaus of the tooth so that the appearance or disappearance of the islet is recognizable in completely different chewing-stages. Other differences we see in the shape of the reentrant folds of the Schernfeld *Pliomys* that mostly shows rounded, equilateral forms. Postvergent reentrant folds (Sl2, Sl3 and Sb2) dominate in higher evolved species.

If we integrate "hollitzeri"-types (with reduced T2), we are able to develop a morphodynamic schema for M³ of *Pliomys* (Abb. 11).

A comparison of four Biharian *Pliomys*-representatives with *Pliomys schernfeldensis* shows considerable shiftings in frequency, even though the material of Schernfeld and Deutsch-Altenburg doesn't seem to be representative in a quantitative sense.

Islets are only built by *P. schernfeldensis* n. sp.

Tabelle 3. Morphotypen-Frequenzen (in Prozent) der M³ von *Pliomys*.
Frequencies of morphotypes (in %) of M³ of *Pliomys*.

| Fundort/locality Art / species | Schernfeld <i>schernfeldensis</i> | DA 2 <i>simplicior</i> | DA 2 <i>episcopalis</i> | DA 4 <i>hollitzeri</i> | Podumci <i>bolkayi</i> |
|-----------------------------------|--------------------------------------|---------------------------|----------------------------|---------------------------|---------------------------|
| A 1 | 44 | — | — | — | — |
| A 2 | 13 | — | — | — | — |
| A 3 | 19 | — | — | — | — |
| B 1 | 6 | — | — | — | 2 |
| B 2 | 6 | 12 | — | — | 36 |
| B 3 | 13 | 79 | 91 | 15 | 58 |
| B 4 | — | — | — | — | 3 |
| C 2 | — | — | 8 | 39 | — |
| C 3 | — | 8 | — | 46 | — |
| n | 16 | 12 | 12 | 13 | 38 |

Linea sinuosa (Abb. 12): Die Molaren von *P. schernfeldensis* sind in allen Merkmalen der Linea sinuosa primitiver als bei *P. simplicior* aus Deutsch-Altenburg 2 (vgl. RABEDER, 1981: 273). Die Hauptsinus und Hauptsinuide sind wesentlich niedriger, die Nebensinusbildungen sind höher und deutlicher: besonders der Hyposinus des M¹ und M² sowie Protosinuid, Prismosinuid, Ento- und Metasinuid an M₁ und M₂. Auch die Gestalt der Sinusbildungen weicht ab. Beim *Pliomys* aus Schernfeld finden wir noch zungen- oder keilförmige Proto- und Anterosinus sowie Anterosinulide, während bei *P. simplicior* schon schlitzförmige Sinusformen dominieren.

Sinuuous line All features of the sinuous line testify that molars of *P. schernfeldensis* are more primitive than those of *P. simplicior* from DA2 (RABEDER, 1981: 273).

The main -sinus and -sinuids are much lower, the sub-sinus forms are higher and clearer, especially if we look at the hyposinus of M¹ and M² or at protosinuid, prismosinuid, ento- and metasinuid of M₁ and M₂.

Even the shape of sinus-forms differs. At *Pliomys* of Schernfeld we still find tongueshaped or wedgeshaped proto- and antero-sinus and anterosinulid, whereas at *P. simplicior* already slotted sinusforms dominate.

Tabelle 4. Molaren-Maße von *Pliomys schernfeldensis* n. sp. — Molar-measures of *Pliomys schernfeldensis* n. sp.

| | | | | | | | | |
|--------------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| Inv. Nr. Sf 2/ | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
| occlusale Länge | 2,44 | 2,55 | 2,44 | 2,48 | 2,53 | 2,53 | 2,44 | 2,48 |
| distale Breite | 1,01 | 1,01 | 1,06 | 1,06 | 0,99 | 1,01 | 0,97 | 0,99 |
| M ₁ distale Höhe | 2,76 | 2,67 | 3,36 | 3,27 | 3,08 | 3,45 | 3,08 | 2,44 |
| Hyposinuid-Höhe | 2,39 | 1,89 | 2,21 | 2,25 | 1,84 | 1,70 | 2,21 | 1,52 |
| Hyposinulid-Höhe | 1,70 | 1,29 | 1,33 | 1,38 | 0,97 | 1,20 | 1,43 | 1,43 |
| HH-Index | 2,93 | 2,29 | 2,58 | 2,64 | 2,08 | 2,08 | 2,63 | 2,09 |
| | M ₂ | M ₂ | M ₂ | M ₂ | M ₃ | M ₃ | M ₃ | M ₃ |
| Inv. Nr. Sf | 22/1 | 22/2 | 22/3 | 22/4 | 23/1 | 23/2 | 23/3 | 23/4 |
| occlusale Länge | 1,66 | 1,61 | 1,58 | 1,52 | 1,43 | 1,52 | 1,43 | 1,38 |
| distale Breite | 0,92 | 0,97 | 0,87 | 0,87 | 0,76 | 0,78 | 0,74 | 0,66 |
| distale Höhe | 2,35 | 2,30 | 2,35 | 2,39 | 2,16 | 2,62 | 1,79 | 2,21 |
| Hyposinuid-Höhe | 1,56 | 1,70 | 1,75 | 1,20 | 1,06 | 1,29 | 0,55 | 0,74 |
| Hyposinulid-Höhe | 1,15 | 1,06 | 1,38 | 0,83 | 0,83 | 0,60 | 0,46 | 0,74 |
| HH-Index | 1,94 | 2,00 | 2,23 | 1,46 | 1,35 | 1,42 | 0,72 | 1,05 |
| Inv. Nr. Sf 24/ | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 |
| occlusale Länge | 2,16 | 2,30 | 2,21 | 2,21 | 2,25 | 2,25 | 2,21 | 2,25 |
| mesiale Breite | 1,01 | 0,97 | 0,97 | 1,06 | 1,01 | 0,99 | 1,08 | 0,87 |
| mesiale Höhe | 2,30 | 2,21 | 2,94 | 2,30 | 2,62 | 2,97 | 1,89 | 3,31 |
| M ¹ Protosinus-Höhe | 1,61 | 1,47 | 1,38 | 1,61 | 1,43 | 1,75 | 1,24 | 1,70 |
| Anterosinus-Höhe | 1,84 | 1,52 | 1,15 | 1,89 | 1,43 | 1,89 | 1,10 | 1,84 |
| Anterosinulus-Höhe | 1,01 | 0,92 | 0,97 | 0,92 | 1,20 | 1,33 | 0,64 | 0,97 |
| PA-Index | 2,44 | 2,12 | 1,80 | 2,48 | 2,02 | 2,58 | 1,66 | 2,51 |
| PAA-Index | 2,65 | 2,31 | 2,04 | 2,65 | 2,35 | 2,90 | 1,78 | 2,69 |
| Inv. Nr. Sf 23/ | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 28 | 29 |
| occlusale Länge | 1,84 | 1,79 | 1,84 | 1,66 | 1,84 | 1,79 | 1,84 | 1,84 |
| mesiale Breite | 1,06 | 1,10 | 1,10 | 0,97 | 1,06 | 1,08 | 0,97 | 1,06 |
| M ² mesiale Höhe | 3,08 | 3,07 | 3,27 | 3,40 | 2,94 | 2,39 | 2,94 | 2,85 |
| Protosinus-Höhe | 1,20 | 0,92 | 0,97 | 1,47 | 1,24 | 1,06 | 1,20 | 1,01 |
| Anterosinus-Höhe | 1,43 | 1,70 | 1,20 | 1,56 | 1,56 | 1,47 | 1,75 | 1,61 |
| PA-Index | 1,87 | 1,93 | 1,54 | 2,14 | 2,00 | 1,81 | 2,12 | 1,90 |
| Inv. Nr. Sf 25/ | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
| occlusale Länge | 1,61 | 1,56 | 1,47 | 1,70 | 1,93 | 1,52 | 1,47 | 1,66 |
| mesiale Breite | 0,87 | 0,80 | 0,92 | 0,97 | 0,97 | 0,92 | 0,87 | 0,92 |
| M ³ mesiale Höhe | 2,39 | 2,62 | 2,25 | 2,07 | 2,21 | 2,67 | 2,48 | 2,71 |
| Protosinus-Höhe | 0,97 | 0,55 | 0,55 | 0,74 | 0,46 | 1,10 | 0,69 | 1,01 |
| Anterosinus-Höhe | 1,20 | 1,47 | 1,01 | 1,61 | 1,89 | 1,61 | 1,24 | 1,24 |
| PA-Index | 1,54 | 1,57 | 1,15 | 1,77 | 1,95 | 1,95 | 1,42 | 1,60 |

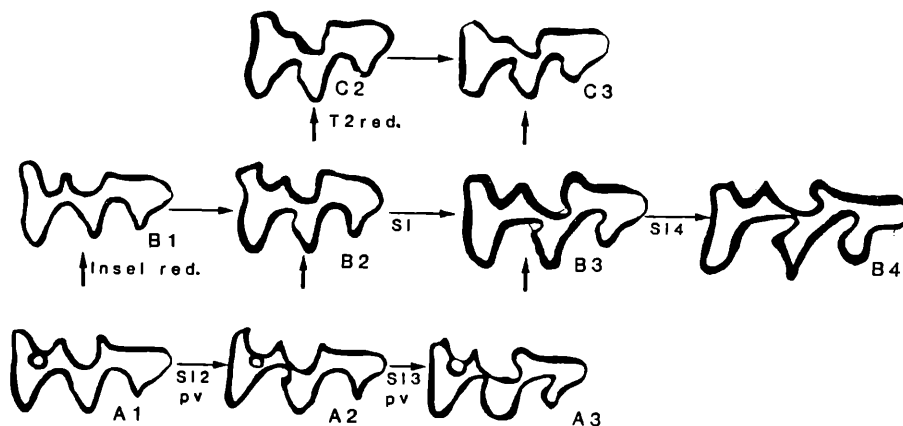


Abb. 11. Morphodynamisches Schema der M^3 -Kaufläche von *Pliomys*. – Morphodynamic scheme of M^3 -surface of *Pliomys*.

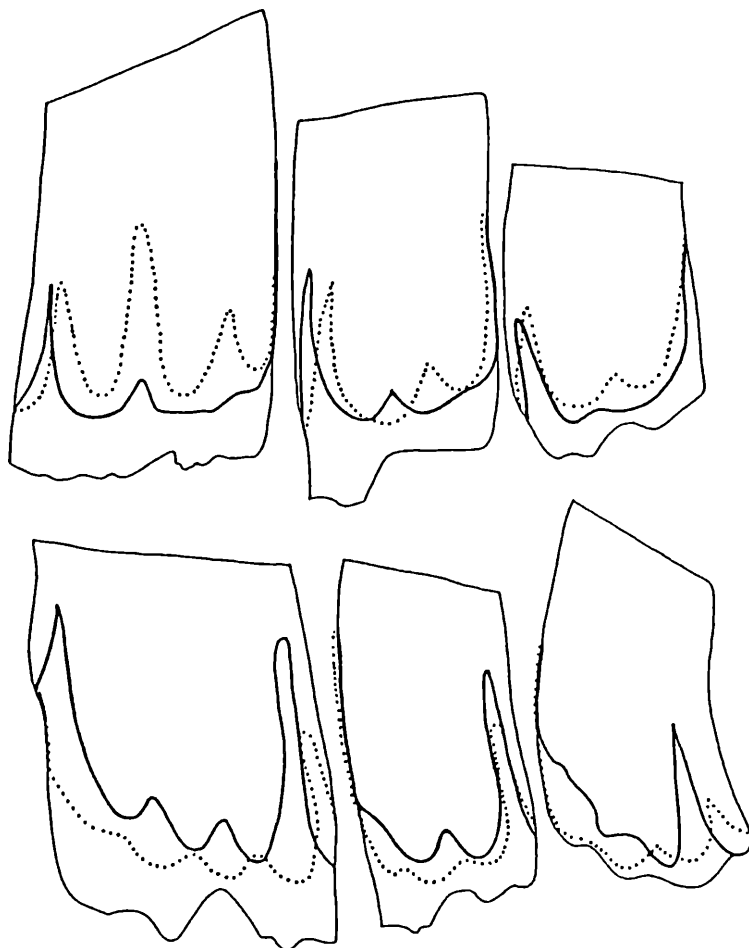


Abb. 12. Linea sinuosa von/of *Pliomys schernfeldensis* n. sp. aus/from Schernfeld, 28 x.

$M_1 = Sf\ 2/26$; $M_2 = Sf\ 22/3$; $M_3 = 23/2$. $M^1 = Sf\ 24/52$, $M^2 = 23/21$, $M^3 = 25/1$.

Sin u m e t r i e (Abb. 13): Wie weit *P. schernfeldensis* n. sp. im Evolutionsniveau hinter *P. simplicior* zurückbleibt, wird im Vergleich der Sinugramme deutlich. Die sinumetrischen Indices (HH- und PA-Index) liegen nicht nur in ihren Mittelwerten weit außerhalb der entsprechenden Verteilungsareale, sondern erreichen diese bei den M^1 , M^2 und M_2 nicht einmal mit den Extremwerten. Nur unter den M_1 gibt es eine progressive Gruppe von fünf Exemplaren, die sich von den übrigen absetzen

Sin u m e t r y How much *P. schernfeldensis* remains behind *P. simplicior* in an evolutive sense can be demonstrated by the sinograms.

The meanvalues of sinumetric indices (HH- and PA-index) are placed far out of the spreading areas, they don't even reach the extreme values, if we look at M^1 , M^2 and M_2 .

Only among the M_1 we find a progressive group of 5 specimens that separates from the other ones and breaks

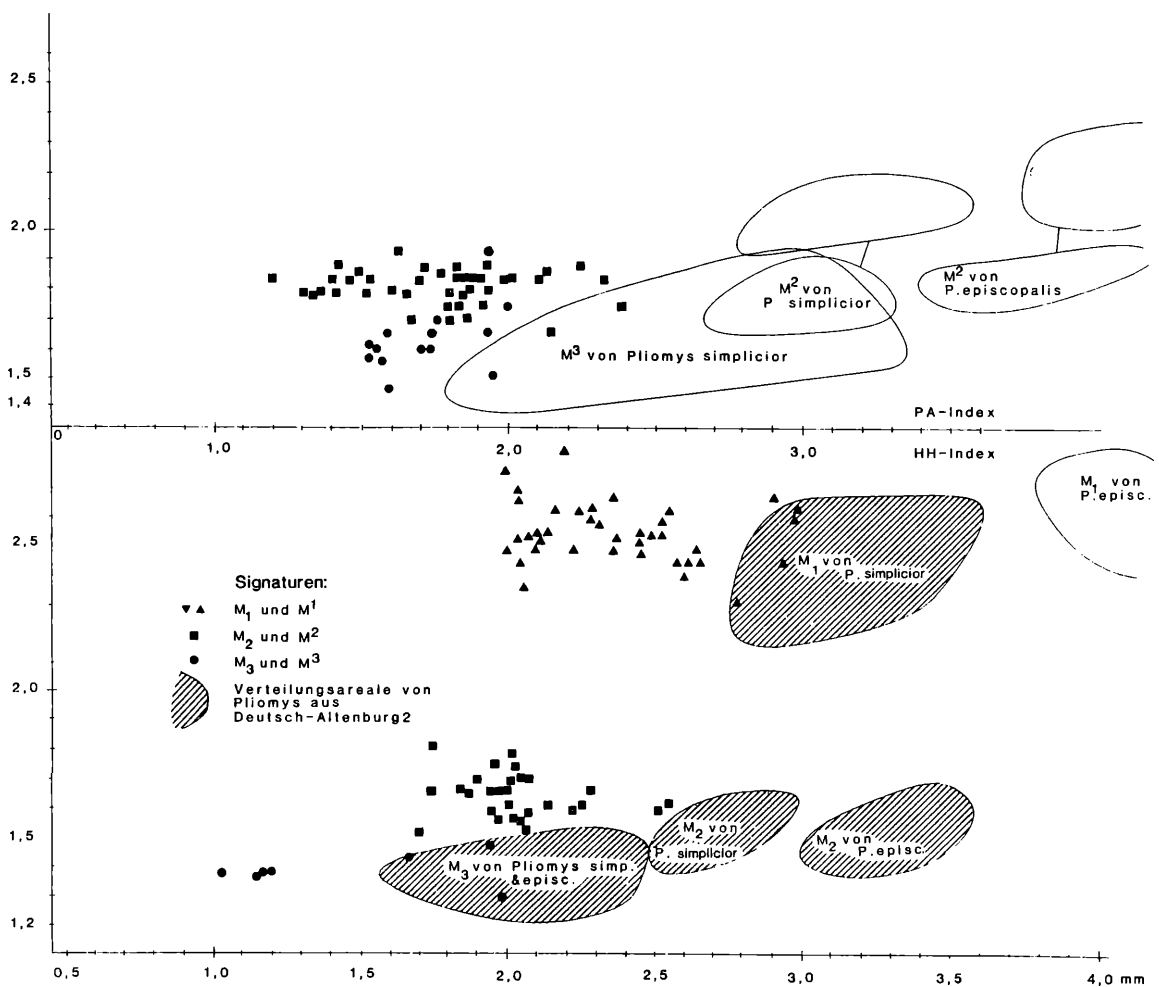


Abb. 13. Sinogramm von *Pliomys schernfeldensis* n. sp. im Vergleich zu *Pliomys simplicior* und *P. episcopalis* aus Deutsch-Altenburg. Sinogram of *Pliomys schernfeldensis* in comparison with *Pliomys simplicior* and *P. episcopalis* from Deutsch-Altenburg.

und in das Variationsgebiet von *P. simplicior* eindringen. Damit stellt sich hier eine – für die Phylogenie von *Pliomys* wichtige – Frage: Liegt hier eine beginnende Cladogenese vor? Auch die verhältnismäßig weit ausufernde Variabilität der morphodynamischen Indices drängt zur Vermutung, daß sich hier die Aufspaltung in die zwei *Pliomys*-Linien, in die dimensionell größere und sinumetrisch rascher evoluirende *episcopalis*–*coronensis*-Gruppe und in die kleinere *hollitzeri*–*chalconei*-Linie, schon anbahnt.

Wie sehr sich eine solche „sympatrische Cladogenese“ gegen etablierte Meinungen der meisten Evolutions-Theoretiker wendet, sei hier nur angedeutet, aber nicht diskutiert.

Wurzeln Alle Molaren mit Ausnahme des M¹ sind zweiwurzelig.

Die M₂ sind acrorhiz bis semipleurorhiz d.h. sie sitzen mit ihrer Distal-Wurzel direkt auf dem „First“ des Incisivs

into the distribution area of *P. simplicior*. Here we can put the important question whether we see a beginning cladogenesis in this case?

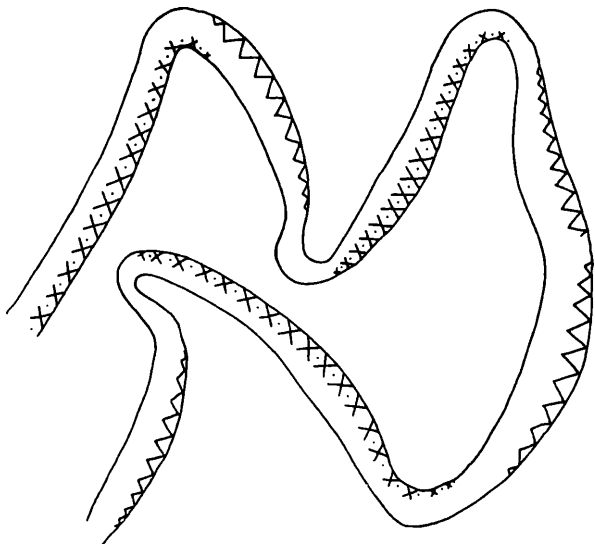
Even the widespread variability of the morphodynamic indices can be interpreted as a beginning segregation into two lines of *Pliomys* that lead to one taller and in a sinumetric sense faster evolving *episcopalis*–*coronensis*-group and to a second and smaller *hollitzeri*–*chalconei*-line.

To what a degree such a „sympatric cladogenesis“ doesn't conform with the established opinion of evolution-theorists shall just be mentioned here but not discussed.

Roots All molars – except M¹ – have two roots. The M₂ are acrorhiz to semipleurorhiz which means that their distal root is located upon the crest of the incisive or transversal at the side (semipleurorhiz, RABEDER,

oder schräg seitlich (semipleurorhiz, vgl. RABEDER, 1981), sodaß die Distalwurzel abgeschrägt erscheint. Alle adulten M^1 besitzen drei Wurzeln, die Protoconwurzel ist jedoch bei einigen Exemplaren mit der Mesialwurzel z.T. verwachsen.

S c h m e l z b a n d Die meisten Schmelzbandabschnitte sind ungefähr gleich dick, nur an den innersten Lee-Abschnitten der Synklinalen ist das Schmelzband stark ausgedünnt. Die ontogenetische Entwicklung der Synklinalen (Abb. 8) vollzieht sich anders als bei *Mimomys*, indem die zunehmende Provergenz nicht zu einer gleichmäßigen Krümmung der Synklinal-Schenkel führt, sondern zu einer jähen Umbiegung des leeseitigen Schenkels, die als „Pliomys-Knick“ bezeichnet wird. Innerhalb des Pliomys-Knickes ist das luvseitige Schmelzband so dünn, daß der Schmelz hier ausbricht. Ähnliche Ausbruchszonen sind auch charakteristisch für die Molaren der Gattung *Microtus* (s. KOENIGSWALD, 1980).



S c h m e l z m u s t e r An den Dünnschliffen wird sichtbar, daß das Schmelzmuster typisch mesoknem ist (RABEDER, 1981: 32). Damit muß die Hypothese, daß das proleptokneme Schmelzmuster der biharischen *Pliomys*-Arten (*P. simplicior*, *P. episcopalis*, *P. bolkayi*, *P. hollitzeri*) direkt vom isokenmen Muster herzuleiten wäre, fallengelassen werden. Die Molaren des Schernfelder *Pliomys* zeigen, daß in der *Pliomys*-Entwicklung zumindest ein mesoknemes (vielleicht sogar ein pachyknemes) Muster auftrat, was die Wurzel von *Pliomys* sehr nahe an *Mimomys* heranrückt. Weiters lassen die Dünnschliffbilder erkennen, daß das Schmelzband an den Ausbruchszonen ausschließlich aus Radialschmelz besteht. Außerhalb des Pliomys-Knickes ist reichlich Tangentialschmelz angelagert (s. Abb. 14).

S y s t e m a t i s c h e S t e l l u n g: Alle hier angeführten Molaren weisen die Charakteristika der Gattung *Pliomys* auf: bewurzelt, ohne Zement, Synklinalen bei stärkerer Abkautung mit Pliomys-Knick, Linea sinuosa relativ primitiv vom *Mimomys*-Typ, sodaß die Zugehörigkeit zu *Pliomys* gesichert erscheint. Die Zusammengehörigkeit aller Molaren zu einer einzigen Art wird aus der

1981) so that the distal root seems to be canted. All adult M^1 possess three roots, at some specimens the protocone and mesial roots are grown together.

E n a m e l b a n d. The thickness of the enamel is regular in most cases, only at the inner parts of the trailing edges the enamel is very thin. The ontogenetic development of the reentrant fold differs from that of *Mimomys*, so that increasing provergence doesn't lead to an equalized flexure, but to a steep turn of the lee side the so called "Pliomys-Knick". Within this Pliomys-Knick the luffside enamel becomes extremely thin, it can even break out. This phenomenon is characteristic for the genus *Microtus* too (KOENIGSWALD, 1980).

Abb. 14. Schmelzmuster von *Pliomys schernfeldensis*. Dargestellt ist der mesiale Abschnitt (Lobus ant. und T1) eines linken M^2 (Sf 41/4).

Schmelzmuster of *Pliomys schernfeldensis*. Shown is the mesial part (Lobus ant. and T1) of a M^2 sin. (Sf. 41/4).

S c h m e l z m u s t e r Thin sections testify that we have typical mesoknem differentiations of enamel (RABEDER, 1981: 32). So we have no more argument for the hypothesis, that the proleptokneme Schmelzmuster of the Biharian *Pliomys*-species (*P. simplicior*, *P. episcopalis*, *P. bolkayi*, *P. hollitzeri*) results directly from isoknem differentiation. Molars of the Schernfeld *Pliomys* show that at least a mesoknem – if not a pachyknem – differentiation existed during the evolution of *Pliomys* and that is why we can see in thin sections that the enamel is built up by radial Schmelz in those areas (zones) where it breaks out. Outside of the Pliomys-Knick we find plenty of tangential enamel (Abb. 14).

S y s t e m a t i c p o s i t i o n All mentioned molars show the characteristics of the genus *Pliomys*: roots no cement, reentrant folds with Pliomys-Knick when they are worn, Linea sinuosa of *Mimomys*-type, rather primitive, so it seems to be for shure that they belong to *Pliomys*. We have to suggest that all molars belong to one species because of the compact distribution which is shown in the sinugram.

Tabelle 5. Variationsbreite und Mittelwerte der Molaren-Maße von *Pliomys schernfeldensis* n. sp.
Range of variability and mean-values of the molar-measures of *Pliomys schernfeldensis* n. sp.

| | Variationsbreite | Mittelwert | Anzahl |
|------------------------|------------------|------------|--------|
| M ₁ - Länge | 2,35 – 2,83 | 2,55 | 40 |
| Hyposinuid-Höhe | 1,52 – 2,25 | 2,00 | 40 |
| Hyposinulid-Höhe | 0,92 – 1,70 | 1,26 | 40 |
| HH-Index | 1,73 – 2,98 | 2,35 | 40 |
| M ₂ - Länge | 1,47 – 1,82 | 1,64 | 30 |
| Hyposinuid-Höhe | 1,20 – 2,16 | 1,70 | 30 |
| Hyposinulid-Höhe | 0,69 – 1,47 | 1,07 | 30 |
| HH-Index | 1,45 – 2,54 | 2,02 | 30 |
| M ₃ - Länge | 1,29 – 1,52 | 1,39 | 10 |
| Hyposinuid-Höhe | 0,55 – 1,66 | 1,03 | 10 |
| Hyposinulid-Höhe | 0,37 – 1,10 | 0,71 | 10 |
| HH-Index | 0,72 – 1,67 | 1,26 | 10 |
| M ¹ - Länge | 2,07 – 2,39 | 2,26 | 20 |
| Protosinus-Höhe | 1,20 – 1,75 | 1,49 | 19 |
| Anterosinus-Höhe | 0,92 – 1,93 | 1,51 | 19 |
| Anterosinulus-Höhe | 0,64 – 1,33 | 1,00 | 19 |
| PA-Index | 1,66 – 2,57 | 2,13 | 19 |
| PAA-Index | 1,78 – 2,90 | 2,36 | 19 |
| M ² - Länge | 1,66 – 1,99 | 1,81 | 40 |
| Protosinus-Höhe | 0,66 – 1,75 | 1,07 | 40 |
| Anterosinus-Höhe | 0,97 – 1,84 | 1,41 | 40 |
| PA-Index | 1,21 – 2,33 | 1,77 | 40 |
| M ³ - Länge | 1,47 – 1,99 | 1,62 | 15 |
| Protosinus-Höhe | 0,46 – 1,10 | 0,83 | 14 |
| Anterosinus-Höhe | 1,20 – 1,89 | 1,41 | 14 |
| PA-Index | 1,15 – 1,95 | 1,65 | 14 |

Geschlossenheit der Verteilungsareale im Sinogramm vermutet.

Vergleich mit *Pliomys simplicior* aus Deutsch-Altenburg 2

Die zu *P. simplicior* gestellten *Pliomys*-Molaren aus Deutsch-Altenburg 2 haben deutlich niedrigere Mittelwerte bei den occlusalen Längen (vgl. RABEDER, 1981: 271). An den Index-Werten zeigt sich, daß *P. schernfeldensis* wesentlich primitiver ist als die biharische Art. Mit Ausnahme der M₁ und M³, bei denen einige progressive Exemplare in das Verteilungsgebiet von *P. simplicior* eindringen (s. Sinogramm, Abb. 12), liegen alle Molaren weit außerhalb dessen Arealen.

In den Mittelwerten der HH- und PA-Indices bleibt die Schernfelder Form weit (mehr als 30 %) hinter *P. simplicior* zurück. Besonders krass erscheint der Unterschied bei den M², wo er mehr als 70 % beträgt. Schon

Comparison with *Pliomys simplicior* from Deutsch-Altenburg 2

Those molars of Deutsch-Altenburg 2 which are considered to be representatives of *Pliomys simplicior* show significantly lower means if we look at the occlusal length (RABEDER, 1981: 271).

Index values prove that *P. schernfeldensis* must be regarded as much more primitive than the Biharian variants.

Except M₁ and M³ where we found some progressive specimens that come close to *P. simplicior*, all other molars are placed far outside of the distribution-areas of *P. simplicior* (fig. 13). Regarding the means of HH- and PA-index the Schernfeld-material has much lower values (more than 30 %) than *P. simplicior*. Extremely high differences show all M² with a discrepancy of more than 70 %.

aus diesen Gründen erscheint es notwendig, den Schernfelder *Pliomys* artlich von *P. simplicior* abzutrennen. An weiteren gravierenden Unterschieden sind zu nennen: die Schmelzstruktur (mesoknem in Schernfeld, proleptoknem in Deutsch-Altenburg) und die Inselbildungen bei den M^3 (bei *P. simplicior* fehlend).

Vergleich mit *Pliomys episcopolis* aus Deutsch-Altenburg 2

Die beim Vergleich mit *P. simplicior* herausgearbeiteten Unterschiede gelten im erhöhten Maß für *P. episcopolis*. Nur in den Dimensionen stehen sich *P. schernfeldensis* und *P. episcopolis* nahe; da dieser aber viel höher evoluiert ist als *P. simplicior*, braucht eine artliche Übereinstimmung gar nicht diskutiert werden.

Phylogenetische Beziehungen
Pliomys schernfeldensis n. sp. kommt als Ahnenform sowohl von *P. simplicior* als auch von *P. episcopolis* in Frage. Ja, es kann sogar die Vermutung geäußert werden, daß in der Schernfelder *Pliomys*-Assoziation die Trennung der beiden *Pliomys*-Linien (*episcopolis*–*bolkayi*–*coronensis*-Linie und *simplicior*–*hollitzeri*-Linie) schon ihren Anfang nimmt.

Die Vermutung (RABEDER, 1981: 275), daß *Pliomys* im Genus *Leukaristomys* (Csarnotium von Ivanovce und Csarnota 2) wurzelt, kann auch nach der Kenntnis von *Pliomys schernfeldensis* n. sp. aufrecht erhalten werden. Allerdings fehlt die eigentliche Inselbildung an den beiden überlieferten M^3 von *L. vagui* (s. RABEDER, 1981: 280), sodaß auch eine Bestätigung der vermuteten Beziehungen nicht möglich ist.

This is why it seems to be necessary that we separate the Schernfeld *Pliomys* from *P. simplicior*.

But there are still more arguments, like the enamel structure which is mesoknem in Schernfeld and proleptoknem in Deutsch-Altenburg, and the islet-forms at M^3 that doesn't exist at *P. simplicior*.

Comparison with *Pliomys episcopolis* of Deutsch-Altenburg 2

The discrepancy between the Schernfeld *Pliomys* and *P. episcopolis* is even higher than the mentioned differences that separate *P. schernfeldensis* from *P. simplicior*. Only metrically we find similar dimensions if we compare *P. schernfeldensis* and *P. episcopolis*. Because of the differing degrees of evolution a conformity in species need not to be discussed at all.

Phylogenetic relations *Pliomys schernfeldensis* might be regarded to be the ancestor of *P. simplicior* as well as of *P. episcopolis*. We may even assume that in the Schernfeld *Pliomys*-association the segregation of those two *Pliomys*-lines (*episcopolis*–*bolkayi*–*coronensis*-line and *simplicior*–*hollitzeri*-line) is in the beginning. The idea (RABEDER, 1981: 275) that *Pliomys* is based on the genus *Leukaristomys* (Csarnotium from Ivanovce and Csarnota 2) can be further supported even if we consider *P. schernfeldensis* n. sp. As we don't see the peculiar islet on the two preserved M^3 of *L. vagui* (RABEDER, 1981: 280), however, we can't confirm this guess.

GENUS *CLETHRIONOMYS* TILESIIUS, 1850

Clethrionomys kretzoi (KOWALSKI, 1958)

(Abb. 15–22, Tab. 6–8)

- 1958 *Dolomys kretzoi* n. sp.; K. KOWALSKI, An Early Pleistocene . . . : 27–29, Fig. 14–15.
? 1963 *Clethrionomys sebaldi* n. sp.; F. HELLER, Eine altquartäre . . . : 11–12, Abb. 9.
1967 *Clethrionomys* 1–2 Arten, F. HELLER, Die Wühlmäuse . . . 202.

Untersuchtes Material 84 M_1 , 14 M_2 , 10 M_3 , 49 M^1 , 20 M^2 , 32 M^3

Beschreibung. Die hier zusammengestellten Molaren haben folgende gemeinsame Merkmale: geringe Dimensionen, Schmelzband relativ dick und wenig differenziert, Linea sinuosa mit schlitzförmigen Hauptsinusbildungen, bewurzelt, mit Synklinalem. Dank dieser für *Clethrionomys* charakteristischen Merkmale bietet eine Abgrenzung zu *Ungaromys* und den kleinwüchsigen *Mimomys*-Arten keine Schwierigkeiten.

M_1 Im Grundbauplan besteht volle Übereinstimmung mit anderen *Clethrionomys*-Arten: die Zahl der Synklinalen und der Triangel ist konstant, nur in Ausnahmefällen ist eine fünfte Lingualsynklinale eingebaut (Abb. 17, Fig. 11).

Die Gestalt der Vorderklappe variiert etwas, indem – meist nur bei juvenilen Exemplaren – eine mesiale Synklinale sowie eine seichte buccale Einbuchtung (Sb4) einschneiden (Abb. 17, Fig. 12); nach

Studied material 84 M_1 , 14 M_2 , 10 M_3 , 49 M^1 , 20 M^2 , 32 M^3

Description. All molars have in common the following features: small dimension, enamel relatively thick and rarely differentiated, linea sinuosa with slitted mainsinus, roots, cement. So we have no difficulties in separating *Clethrionomys* from *Ungaromys* and from the smaller species of *Mimomys*.

M_1 Here we can find the characteristics that are true for all species of *Clethrionomys*: constant number of reentrant folds and triangles, only exceptionally there appears a fifth lingual synclinal (Abb. 17, fig. 11). The shape of the anterior loop varies mostly with juvenile specimens, so that we can observe shallow depressions on the mesial as well as on the buccal side (Abb. 17, fig. 12). This feature will be gone when molars are used (RABEDER, 1981:254).

stärkerer Abkauung verschwindet diese eigenartige Kauflächenform und macht dem üblichen Vorderkappenbild (meso-lingual abgerundet, mit seichter Sb4 und markanter, nach distal gerichteter Ab 4) Platz, das wir auch vom rezenten *C. glareolus* kennen (vgl. RABEDER, 1981: 254).

Evolutive Veränderungen können wir jedoch bei den an die Vorderkappe anschließenden Triangeln feststellen, wo als Parallelismus zu *Microtus* die Triangel T4 und T5 durch die mehr oder weniger provergente Sl3 entweder konfluieren oder getrennt sind. Diese Evolutionsstufen wurden durch einen der Autoren (RABEDER, 1981: 246–248) in mehreren Morphotypen festzulegen versucht.

Die vom Schernfelder Material ausgehenden Untersuchungen haben nun aber gezeigt, daß die Verwertung von solchen Alternativ-Merkmalen wie hier die Konfluenz oder die Trennung der Triangel T4 und T5 zu wesentlich besseren Ergebnissen führt, wenn die morphodynamischen Prozesse, die zu verschiedenen Merkmalsausprägungen führen, genau analysiert und erkannt werden können. Bei der Auswertung des Schernfelder M₁ entstand der Widerspruch, daß Formen mit halb getrennten Triangeln („acrorhiza“-Typ) häufiger auftreten als bei *C. hintonianus* von Deutsch-Altenburg. Dieser Widerspruch hob sich auf, als erkannt worden war, daß nicht nur die Sl3 sondern auch die buccalen Synklinalen Sb2 und v.a. Sb3 durch ihre Provergenz die T4/T5-Konfluenz wesentlich beeinflussen. In Abb. 16 soll deutlich gemacht werden, daß die unterschiedliche Geschwindigkeit, mit der die Vorwärtskrümmung der Synklinalen eintritt, zur Ausbildung der vier Morphotypen führt, die nicht nur vier phylogenetische sondern auch ontogenetische Stadien repräsentieren. Der Morphotyp *kretzoii* dominiert bei den adulten M₁ von *C. kretzoii* von Schernfeld aber auch bei den juvenilen Exemplaren der geologisch jüngeren Arten.

Tabelle 6. Morphotypen-Frequenzen adulter M₁ bei verschiedenen *Clethrionomys*-Arten.
Frequency of Morphotypes at adult M₁ of different species of *Clethrionomys*.

| | n | kretzoii | hintonianus | acrorhiza | glareolus |
|--|-----|----------|-------------|-----------|-----------|
| <i>C. glareolus</i> , rezent | 40 | — | 3 % | 22 % | 75 % |
| <i>C. acrorhiza</i> , Hundsheim ⁺ | 57 | 5 % | 14 % | 72 % | 9 % |
| <i>C. hintonianus</i> , DA 4B ⁺⁺ | 52 | 12 % | 80 % | 8 % | — |
| <i>C. hintonianus</i> , DA 2 ⁺⁺ | 104 | 10 % | 81 % | 10 % | — |
| <i>C. kretzoii</i> , Schernfeld | 84 | 57 % | 43 % | — | — |

⁺ Mittelpleistozän, ⁺⁺ DA = Deutsch-Altenburg 2 und 4, basales Biharium

M₂-, M₃-, M¹- und M²-Kauflächen wie bei *C. hintonianus*/Occlusal surfaces like at *C. hintonianus*.

M³ Die im Material von Schernfeld auftretenden Morphotypen ähneln den Kauflächenbildern von *C. hintonianus* von Deutsch-Altenburg 2 (RABEDER, 1981:249–253). Im allgemeinen sind die Synklinalen weniger postvergent, besonders die Sl3 ist auch bei adulten Exemplaren nicht gekrümmt, sondern äquilateral bis inäquilateral. Nach der Ausbildung einer vierten Buccalsynklinalen können auch hier zwei Gruppen unterschieden werden (*hintonianus*- und *clethrio-simplex*-Gruppe), zwischen denen Übergangsformen vermitteln. Als Besonderheit, die als ursprünglich zu deuten ist, gibt es auch hier bei

Changing caused by evolution we recognize on those triangles that follow the anterior loop. There we see the same phenomenon we already know from *Microtus*: The broad and confluent connexion between T4 and T5 can be gradually narrowed by increasing deepness of Sl3. One of the authors (RABEDER, 1981) characterized those evolutionary steps in describing several typical morphotypes.

As the investigations of the Schernfeld-material could show the analysis of those changing features makes sense, if we look at it under morphodynamic aspects.

In Schernfeld M₁-variants with half-divided triangles ("acrorhiza"-type) are more frequently than at *C. hintonianus* from Deutsch-Altenburg. This contradiction could be set aside, when it became clear that not only Sl3 but also Sb2 and Sb3 can influence the connection between T4 and T5

As fig 16 can show, the provergence of reentrant folds takes place with different rapidity which again is responsible for those four morphotypes that show phylogenetic as well as ontogenetic stages.

The morphotype "*kretzoii*" dominates at adult M₁ of *C. kretzoii* in Schernfeld but also at juvenile specimens of geological younger species.

M³ The M³-variants of Schernfeld can be compared with those of Deutsch-Altenburg 2 (RABEDER, 1981:249–253). In general the reentrant folds are less provergent. Especially Sl3 can be described as equilateral to inequilateral, even at adult forms.

Two groups (*hintonianus*- and *clethrio-simplex*-group) are distinguishable after the different development of the fourth buccal reentrant fold, but we also can find interposing variants.

As a peculiarity we find islets here, which we take as an indication for the primitive character of this *Clethrionomys*.

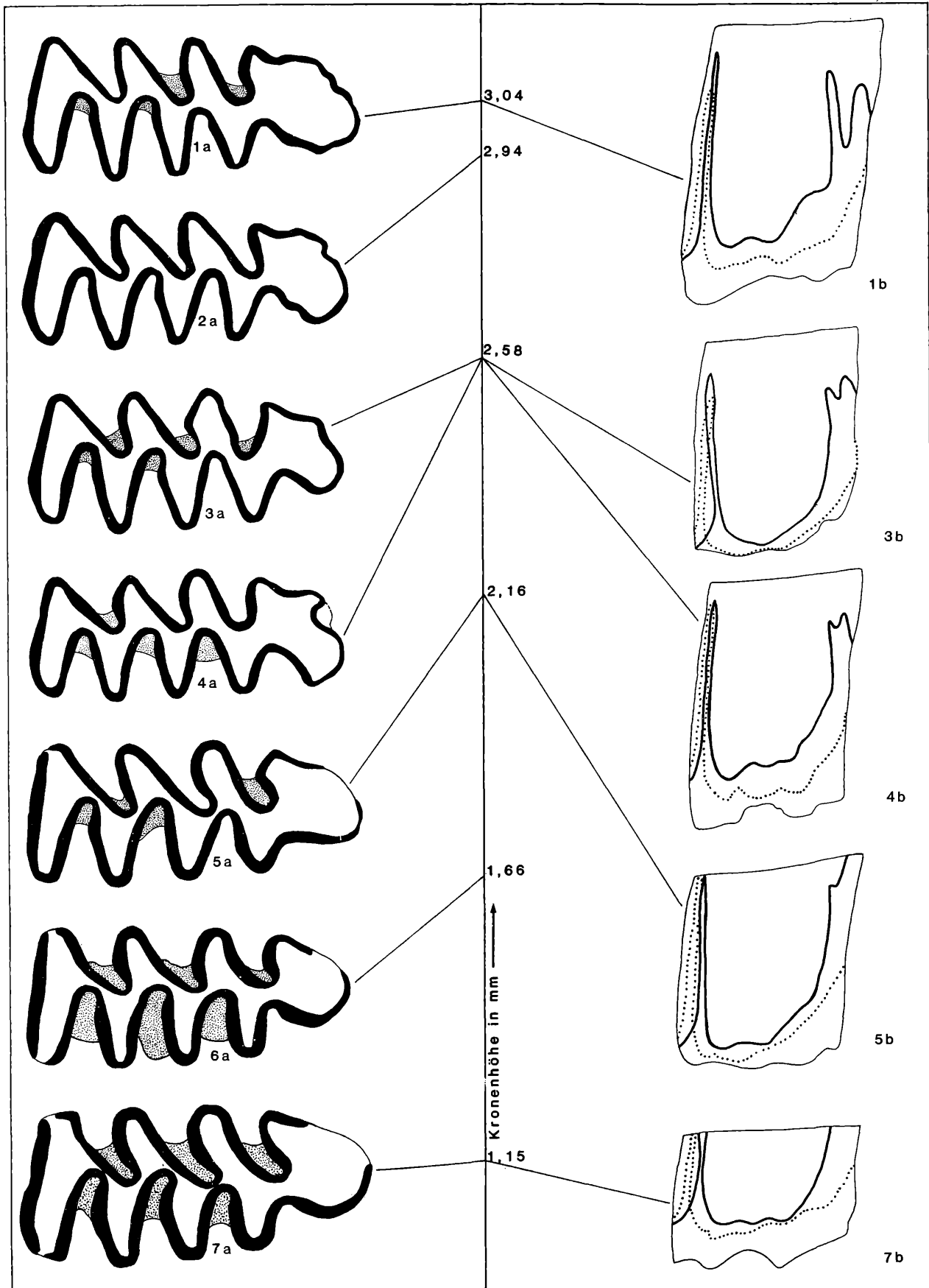


Abb. 15. Abkauungsstadien des M_1 von *Clethrionomys kretzoii* aus Schernfeld.

Chewing stages of M_1 of *Clethrionomys kretzoii* from Schernfeld.

Fig. 1 = Sf 6/2, Fig. 2 = Sf 6/3, Fig. 3 = Sf 6/5 (invers), Fig. 4 = Sf 6/34, Fig. 5 = Sf 6/4, Fig. 6 = Sf 6/16, Fig. 7 = Sf 6/17.
a = occlusal, 28 x, b = Linea sinuosa, 14 x.

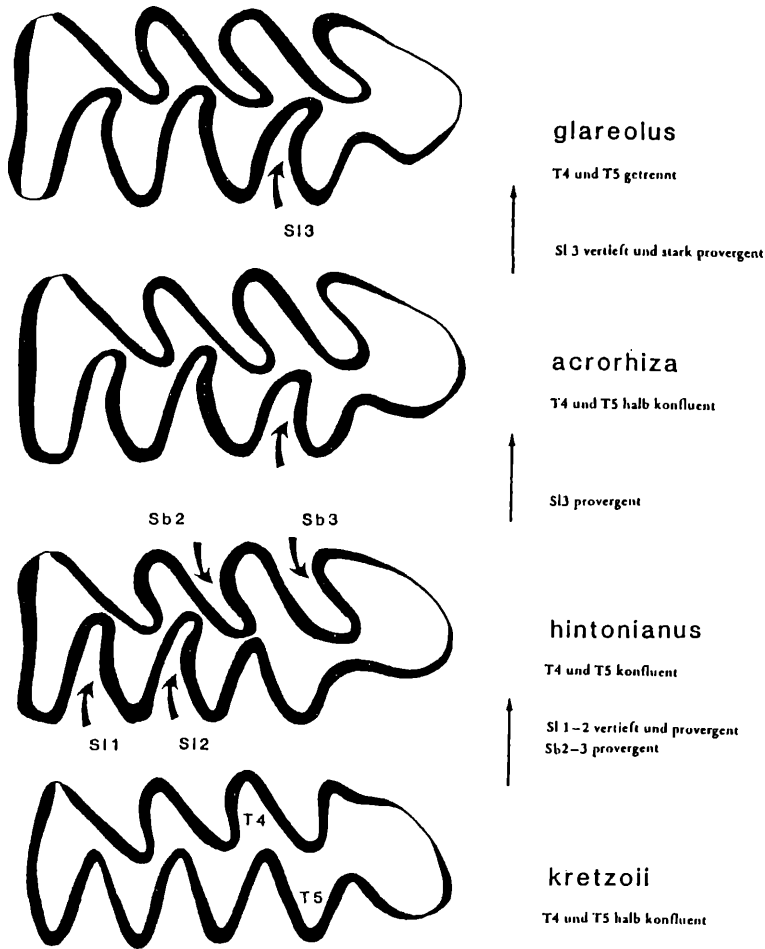


Abb. 16. Morphotypen der M_1 -Kaufläche bei *Clethrionomys*.
Morphotypes of M_1 chewing surface of *Clethrionomys*.

Morphotyp kretzoi: Lingualsynklinalen äquilateral, Buccalsynklinalen inäquilateral, T4/T5-Konfluenz schmal durch alternierende Stellung.

Morphotyp hintonianus: Sb1 schwach-, Sb2, Sb3, S11 und S12 stark provergent. Konfluenz der Triangel T4 und T5, weil die S13 die Provergenz zunächst nicht mitmacht.

Morphotyp acrorhiza: S13 schwach provergent, T4/T5-Konfluenz verschmälert.

Morphotyp glareolus: S14 stark provergent, T4/T5-Konfluenz völlig unterbunden.

Morphotyp kretzoi: lingual synclinales equilateral, buccal synclinals inequilateral, T4/T5-confluence narrow because of alternating position.

Morphotyp hintonianus: Sb1 weak, Sb2, Sb3, S11 and S12 strongly provergent. Confluence of triangles T4 and T5, because S13 is firstly not taking part in provergence.

Morphotyp acrorhiza: S13 weakly provergent, T4/T5-confluence smaller.

Morphotyp glareolus: S14 strongly provergent, T4/T5-confluence totally prevented.

dieser primitiven *Clethrionomys*-Art Inselbildungen. Drei Exemplare tragen eine kreisrunde Schmelzinsel innerhalb der Sb1; bei einem vierten Stück ist diese Insel nur mehr als Spur zu erkennen. Bei drei Exemplaren gibt es eine distale Insel im Bereich der Hinterkappe.

Three specimens show circular islets inside of Sb1, on a fourth piece we just can identify a hint of an islet

M^3 -Morphotypen-Frequenzen Auch an der M^3 -Morphologie ist das gegenüber *C. hintonianus* aus Deutsch-Altenburg niedrige Evolutions-Niveau erkennbar.

M^3 -frequency of morphotypes The standard of evolution is lower than in Deutsch-Altenburg as can be shown by M^3 -morphology.

Tabelle 7. M^3 -Morphotypen-Frequenzen von *Clethrionomys* (in Prozent).
Frequencies of M^3 -morphotypes of *Clethrionomys* (in %).

| Morphotyp | Schernfeld | Deutsch-Altenburg 2 |
|------------------------------|------------|---------------------|
| praehintonianus | 55 % | 36 % |
| hintonianus | 17 % | 36 % |
| hintonianus/clethrio-simplex | 9 % | — |
| clethriosimplex | 19 % | 28 % |
| Anzahl/number | n = 32 | n = 40 |

S c h m e l z b a n d Das Schmelzband ist relativ dick, besonders an adulten und senilen Kauflächen. Schmelzausdünnungen sind in den innersten Winkeln der Synklinalen festzustellen. Die leeseitigen Schmelzband-Abschnitte sind meist etwas dicker als die luvseitigen,

E n a m e l (S c h m e l z b a n d) The enamel is relatively thick, especially if we look at adult or senil molars. It become thinner in the inner parts of the re-entrant folds. Leeseide enamel is much thicker than it is on the luffside, but it doesn't show the distinct dif-

doch sind die Unterschiede nicht so deutlich wie beim typischen pachyknem Schmelzband des *Miomys*-Musters.

Schmelzmuster (Abb. 19) Drei Dünnschliffe (RABEDER & SATTLER, 1984) von verschieden usierten M_1 zeigen, daß tatsächlich keine Pachyknem vorliegt. Die leeseitigen Abschnitte sind durch reichliche Anlagerung von Tangentialschmelz verstärkt. Tangentialschmelz gibt es auch an den schwachen Antiklinalen der M_1 -Vorderkappe (Ab 4, Ab 5). Die dem Kaudruck zugewandten Schenkel zeigen aber meist nur Radialschmelz und wenig geordneten Lamellenschmelz. In der Dicke nimmt der Lamellenschmelz nur ein Drittel des Schmelzbandes ein, beim senilen Exemplar fehlt er überhaupt. Nur an wenigen Stellen sind typisch diagonal übereinanderliegende Prismen-Bündel zu erkennen. Dieses Schmelzmuster wird als protopachyknem bezeichnet (s. RABEDER, 1981: 31) und gilt als Vorstufe zur Pa-

ferentiation we find in typical pachyknem pattern.

Enamel pattern (Fig. 19): Three thinsections (RABEDER & SATTLER, 1984) of differently used molars (M_1) prove that we really don't have typical pachyknem differentiation. The sections on the leeside are strengthened through tangential enamel. This enamel type also exists on the weak apices of the triangles that belong to the anterior loop (Ab 4, Al 5). On the leading edges we just see radial enamel and discreet lamellar enamel.

Lamellar enamel takes part to only third of the complete thickness of enamel, with senile molars it even is lacking. At only a few points we can recognize typical transversal prisms. This enamel type we call protopachyknem (RABEDER, 1981:31) and it is meant to be the preceding stage that leads to pachyknemy. As Cle-

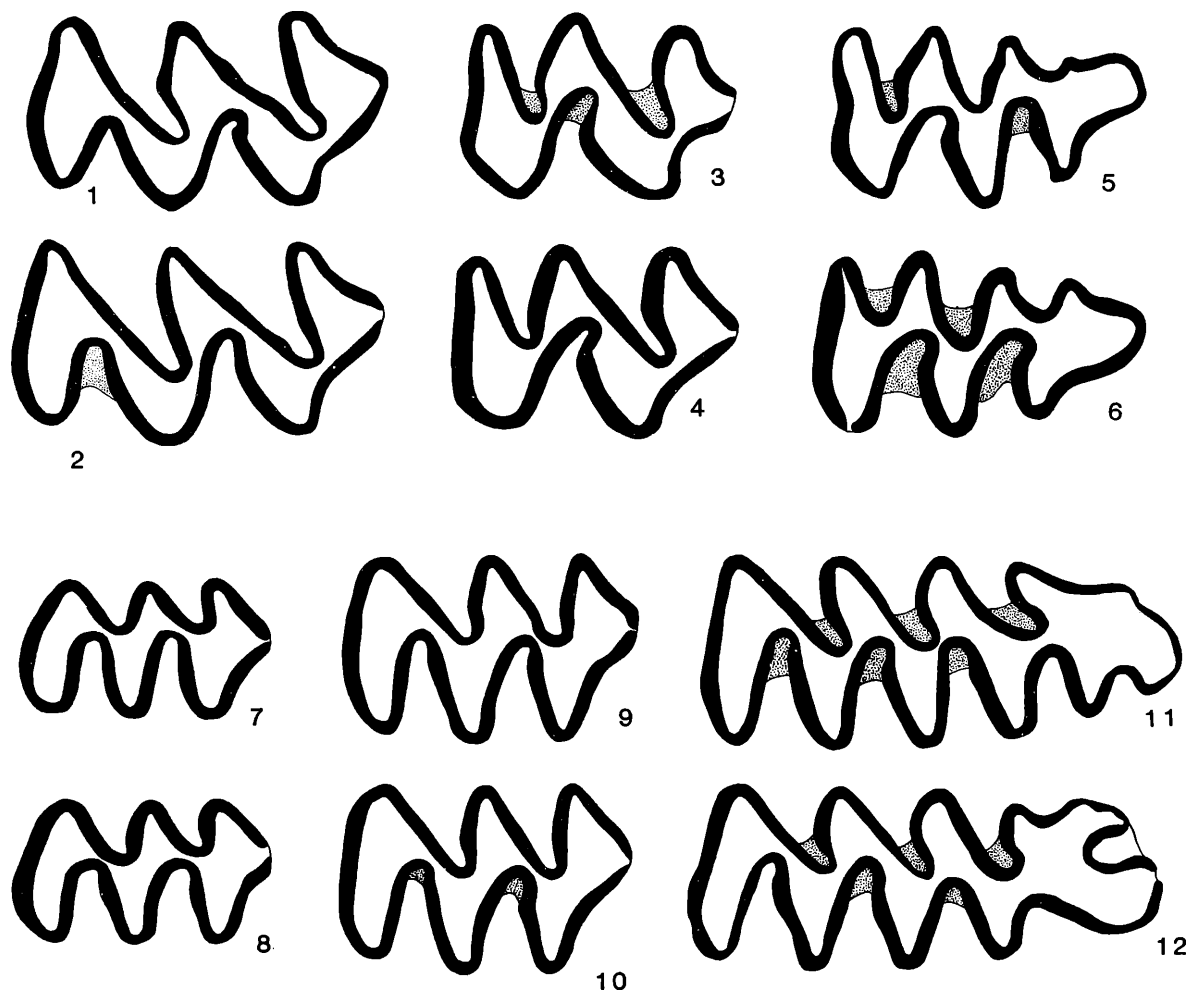


Abb. 17. Kauflächenbilder der Molaren von *Clethrionomys kretzoi* aus Schernfeld in zwei verschiedenen Abkauungsstadien. Chewing surfaces of molars of *Clethrionomys kretzoi* from Schernfeld in two different chewing-stages.

- | | | |
|------------|------------|---|
| Fig. 1–2 | M^1 sin. | Fig. 1 = Sf 26/6 (invers), Fig. 2 = Sf 26/15. |
| Fig. 3–4 | M^2 sin. | Fig. 3 = Sf 26/31, Fig. 4 = Sf 26/32. |
| Fig. 5–6 | M^3 sin. | Fig. 5 = Sf 27/15 (invers), Fig. 6 = Sf 27/5 (invers). |
| Fig. 7–8 | M_3 sin. | Fig. 7 = Sf 27/31 (invers), Fig. 8 = Sf 27/36. |
| Fig. 9–10 | M_2 sin. | Fig. 9 = Sf 27/29 (invers), Fig. 10 = Sf 27/24. |
| Fig. 11–12 | M_1 sin. | Fig. 11 = Sf 6/40 (invers), Fig. 12 = Sf 6/22 (invers, mit aberranter Vorderkappe / invers, with aberrant anterior loop). |

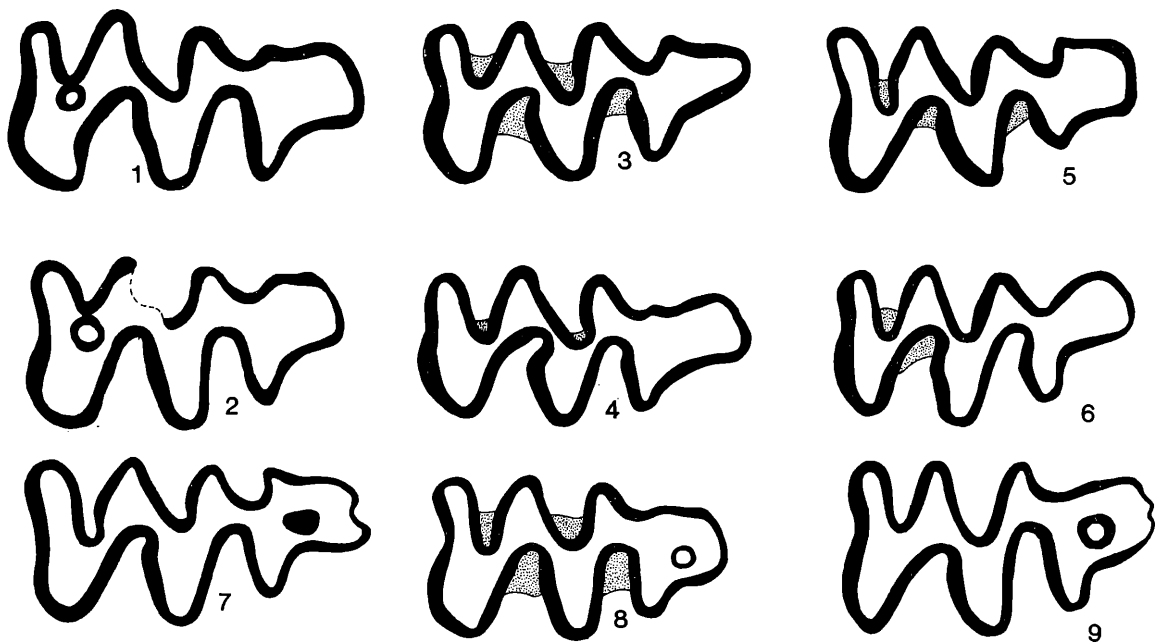


Abb. 18. Typische Kauflächenbilder sowie seltene Sonderformen beim M^3 von *Clethrionomys kretzoi* aus Schernfeld.
Typical chewing surfaces and rare special forms of M^3 of *Clethrionomys kretzoi* from Schernfeld.

Fig. 1–2 Morphotyp *hintonianus*, mit mesialer Insel/with mesial islet

Fig. 1 = Sf 27/10 (invers), Fig. 2 = Sf 42/11.

Fig. 3 = Sf 27/1 (Morphotyp *praehintonianus*),

Fig. 4 = Sf 27/17 (invers, Morphotyp *praehintonianus/clethriosimplex*).

Fig. 5 = Sf 27/6 (invers, Morphotyp *eohintonianus/praehintonianus*).

Fig. 6 = Sf 27/11 (invers, Morphotyp *clethriosimplex*).

Fig. 7–9 Sonderformen mit distaler Insel/special forms with distal islet

Fig. 7 = Sf 42/3, Fig. 8 = Sf 27/20 (invers), Fig. 9 = Sf 27/7.

Vergrößerung/enlargement: 28 x.

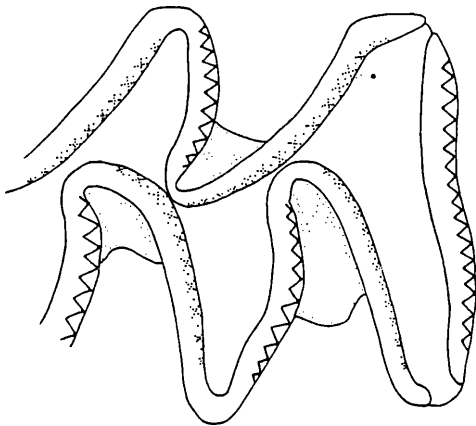


Abb. 19. Schmelzmuster von *Clethrionomys kretzoi* aus Schernfeld, distaler Abschnitt eines M_1 dext.

Schmelzmuster of *Clethrionomys kretzoi* from Schernfeld, distal part of M_1 dext.

chyknemie. Da *Clethrionomys hintonianus* an senilen Molaren schon das voll entwickelte pachykneme Muster besitzt und andererseits seine juvenilen Kauflächen isoknem sind, kann vermutet werden, daß das Schmelzmuster des modernen *Clethrionomys* folgende Stadien durchschritten hat:

eoknem – isoknem – protopachyknem – pachyknem.

Linea sinuosa (Abb. 20–21): Auch in der *Linea sinuosa* bestehen weitreichende Übereinstimmungen mit anderen Rötelmäusen: die Hauptsinusbildungen sind auffällig schmal schlitzförmig und untereinander meist gleich hoch. Das gilt besonders für den M_1 (Anterosinuid,

thrionomys hintonianus already developed pachyknem structure on senile molars whereas juvenile pieces possess isoknem structure, we can conclude, that the enamel of the modern *Clethrionomys* went through the following stages:

eoknem – isoknem – protopachyknem – pachyknem.

Sinuosa line (Fig. 20–21): Also in regarding the *linea sinuosa* we find great conformity between the species of *Clethrionomys*. Main sinus forms are extremely slim and slitshaped and they are all of the same height. This is true especially for M_1 (anterosinuid, hy-

Abb. 20. Linea sinuosa von *Clethrionomys kretzoi* aus Schernfeld, 28-fach.

Linea sinuosa of *Clethrionomys kretzoi* from Schernfeld, 28 x.

$M_1 = Sf\ 6/20$, $M_2 = Sf\ 27/24$, $M_3 = Sf\ 27/31$

$M^1 = Sf\ 26/6$, $M^2 = Sf\ 26/24$, $M^3 = Sf\ 27/11$

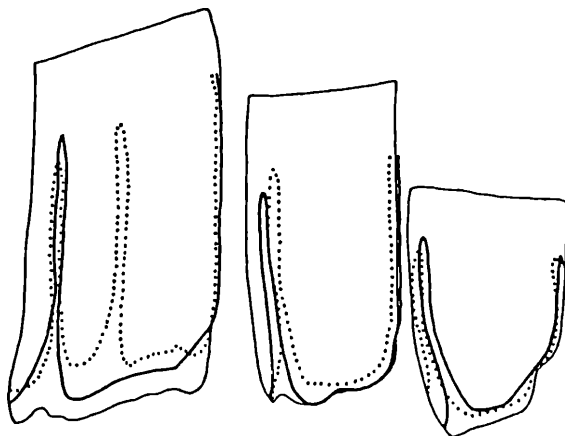
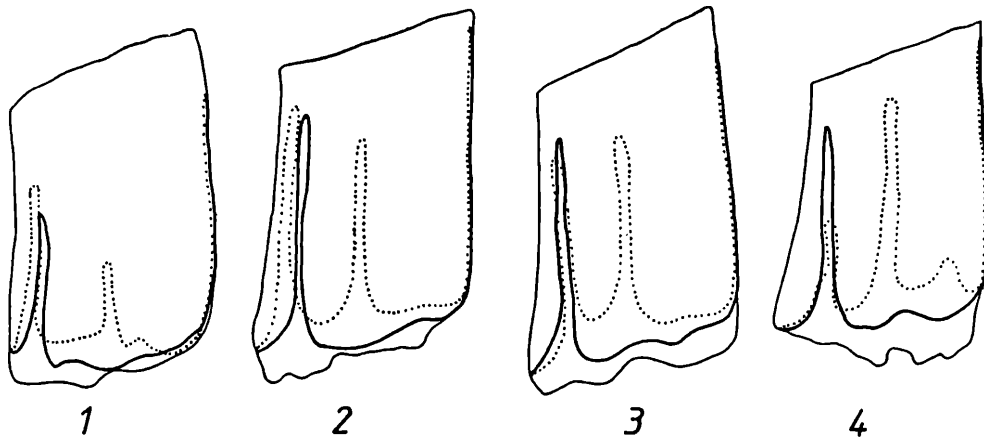
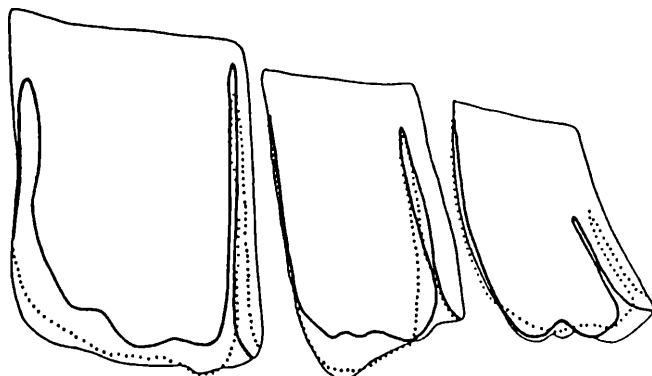


Abb. 21. Variabilität der Linea sinuosa des M^1 von *Clethrionomys kretzoi*, 14-fach.

Variability of sinuous line of M^1 of *Clethrionomys kretzoi*, 14 x.

Fig. 1 = Sf 42/26, Fig. 2 = 42/30 (invers),
Fig. 3 = Sf 26/11, Fig. 4 = Sf 42/35 (invers).



Hyposinuid und Hyposinulid) und den M^1 (Proto-, Antero- und Distosinus, Anterosinulus). Isolierte Molaren von *Clethrionomys* lassen sich auch an diesem typischen Muster der Linea sinuosa von Molaren mit *Mimomys*-Muster oder mit *Ungaromys*-Muster gut unterscheiden.

Die Linea sinuosa des M^1 variiert allerdings beträchtlich, indem einerseits Formen auftreten, die an *Ungaromys* erinnern (Protosinus niedrig, Abb. 21, Fig. 1–2), andererseits gibt es auch Exemplare mit *Mimomys*-Muster (Protosinus viel höher als Anterosinulus (Abb. 21, Fig. 4).

S i n u m e t r i e. Im Sinogramm (Abb. 22) wird der wichtigste Unterschied zum biharischen *Clethrionomys* offenbar. Die Molaren aus Schernfeld haben im Durchschnitt viel geringere Index-Werte, so daß ihre Mittel-

posinuid, and hyposinulid) and for M^1 (proto-, antero- and distosinus and anterosinulus). That is why isolated molars of *Clethrionomys* can be easily distinguished from molars which show *Mimomys*- or *Ungaromys*-structure.

The sinuous line of M^1 varies considerable yet, because on the one hand forms do appear which remember *Ungaromys* (low protosinus, Abb. 21, Fig. 1–2), on the other hand specimens exist with *Mimomys*-pattern (protosinus much higher as anterosinulus (Abb. 21, Fig. 4).

S i n u m e t r y (Fig. 22). If we look at the sinogram we see the striking difference between *Clethrionomys hintonianus* and the Biharian forms.

The Schernfeld molars have much lower index-values

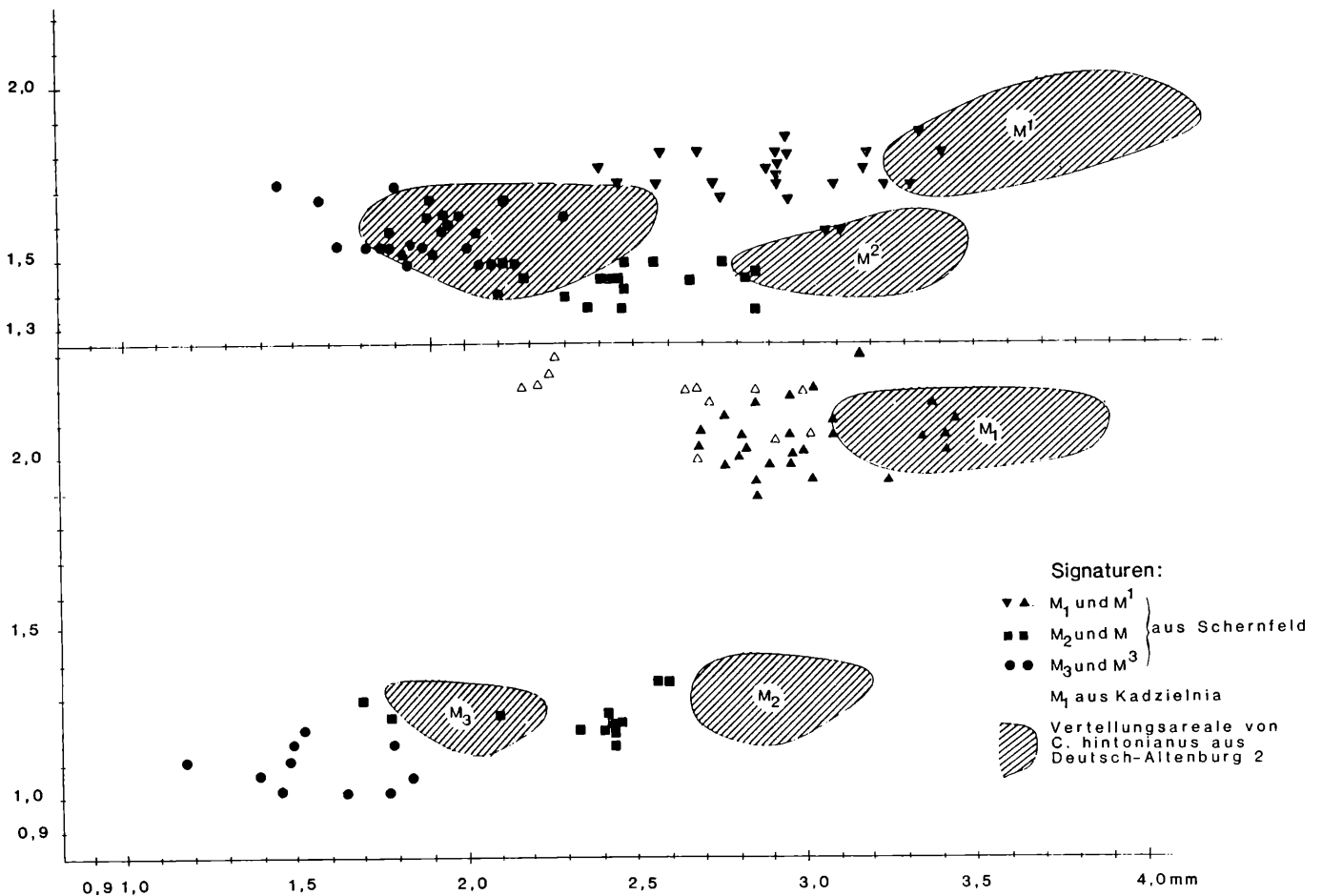


Abb. 22. Sinogramm von *Clethrionomys kretzoi* aus Schernfeld im Vergleich zu *C. kretzoi* von der Typuslokalität Kadzielnia und zu *C. hintonianus* aus Deutsch-Altenburg 2 (s. RABEDER, 1981).

Sinogram of *Clethrionomys kretzoi* from Schernfeld in comparison with *C. kretzoi* from the type locality Kadzielnia and with *C. hintonianus* from Deutsch-Altenburg 2 (s. RABEDER, 1981).

werte außerhalb der Verteilungsareale von *C. hintonianus* liegen. Es gibt jedoch Überlappungen im Bereich der M¹ und M₁, die auf einen allmählichen Übergang von *C. kretzoi* zu *C. hintonianus* schließen lassen. Die M₁ aus der Typlokalität Kadzielnia sind noch etwas primitiver.

Wurzeln Die M¹ haben mehrheitlich noch drei Wurzeln. Die Protoconwurzel ist jedoch viel kleiner als die beiden anderen und zeigt schon die Tendenz, mit der Mesialwurzel zu verschmelzen. Von 24 adulten M¹ haben 15 drei Wurzeln, bei 3 Exemplaren ist die Protoconwurzel z.T. verwachsen, 6 Stücke haben nur 2 Wurzeln.

Systematische Stellung. Zusammengehörigkeit und Zuordnung der beschriebenen Molaren zum Genus *Clethrionomys* ergeben sich aus den oben erwähnten Charakteristika.

in the mean so that their distribution areas don't touch those of *C. hintonianus*.

Some areas are overlapping if we look at M¹ and M₁. This we take as a hint for the gradual changing from *C. kretzoi* into *C. hintonianus*. The M₁ of the type-locality Kadzielnia are even more primitive.

Roots. The first upper molar mostly shows three roots. The protocon-root however is much smaller than the two other ones, it even shows tendency to merge with the mesial root. Out of 24 adult M¹ there are 15 pieces which possess three roots, at three specimen the protocon-root is nearly grown together, 6 molars only have two roots

Systematic position All features point out, that the studied molars belong to the genus *Clethrionomys*.

Tabelle 8. Molaren-Maße von *Clethrionomys kretzoi* aus Schernfeld.
Measurements of molars of *Clethrionomys kretzoi* from Schernfeld.

| | Variationsbreite | Mittelwert | Anzahl |
|---|------------------|------------|--------|
| M ₁ -occlusale Länge / occlusal length | 1,89–2,30 | 2,13 | 40 |
| Hyposinuid-Höhe / hyposinuid height | 1,70–2,53 | 2,19 | 40 |
| Hyposinulid-Höhe / hyposinulid height | 1,89–2,44 | 2,18 | 40 |
| HH-Index / HH-index | 2,44–3,55 | 3,09 | 40 |
| M ₂ -occlusale Länge / occlusal length | 1,24–1,43 | 1,33 | 12 |
| Hyposinuid-Höhe / hyposinuid height | 1,29–1,93 | 1,36 | 12 |
| Hyposinulid-Höhe / hyposinulid height | 1,24–1,98 | 1,71 | 12 |
| HH-Index / HH-index | 1,79–2,70 | 2,44 | 12 |
| M ₃ -occlusale Länge / occlusal length | 1,08–1,33 | 1,18 | 13 |
| Hyposinuid-Höhe / hyposinuid height | 0,74–1,38 | 1,12 | 13 |
| Hyposinulid-Höhe / hyposinulid height | 0,97–1,89 | 1,20 | 13 |
| HH-Index / HH-index | 1,29– | 1,63 | 13 |
| M ¹ -occlusale Länge / occlusal length | 1,66–1,87 | 1,73 | 25 |
| Protosinus-Höhe / protosinus height | 1,52–2,48 | 2,10 | 25 |
| Anterosinus-Höhe / anterosinus height | 1,84–2,53 | 2,19 | 25 |
| Anterosinulus-Höhe / anterosinulus height | 1,56–2,21 | 1,84 | 25 |
| PA-Index / PA-index | 2,51–3,51 | 3,04 | 25 |
| PAA-Index / PAA-index | 2,86–4,06 | 3,53 | 25 |
| M ² -occlusale Länge / occlusal length | 1,33–1,84 | 1,46 | 20 |
| Protosinus-Höhe / protosinus height | 1,47–2,07 | 1,77 | 17 |
| Anterosinus-Höhe / anterosinus height | 1,66–2,12 | 1,92 | 17 |
| PA-Index / PA-index | 2,29–2,96 | 2,62 | 17 |
| M ³ -occlusale Länge / occlusal length | 1,38–1,70 | 1,56 | 32 |
| Protosinus-Höhe / protosinus height | 0,92–1,56 | 1,27 | 28 |
| Anterosinus-Höhe / anterosinus height | 1,38–1,79 | 1,52 | 27 |
| PA-Index / PA-index | 1,68–2,41 | 2,02 | 27 |

Vergleich mit *Clethrionomys hintonianus*
aus Deutsch-Altenburg 2

Ein Vergleich der Kauflächenbilder, der Linea sinuosa und der Dimensionen läßt vermuten, daß hier eine nähere Verwandtschaft besteht. Aus allen Merkmalskomplexen wird aber ersichtlich, daß die Schernfelder Rötelmäuse einem niedrigerem Evolutionsniveau angehört als *C. hintonianus*:

Dimensionen geringer, M₁-Morphotypen-Zusammensetzung ursprünglicher. Synklinale besonders am M₁ und M₃ weniger vergent. Schmelzmuster primitiver; am besten lassen sich die Unterschiede am Sinugramm erkennen (Abb. 22). Die Index-Werte sind bei allen Molaren von *C. hintonianus* im Durchschnitt wesentlich höher, so daß sich die Verteilungsareale der einzelnen Molaren-Gruppen nur randlich überschneiden; am stärksten tun dies die M₁, wo eine Schar von fünf progressiven Schernfelder Exemplaren bis fast zum Mittelwert von *C. hintonianus* vorpreschen. Damit liegen die beiden Fossilpopulationen nur knapp über dem Diversitätsgrad, der eine artliche Abtrennung verlangt. Andererseits bestätigen die

Comparison with *Clethrionomys hintonianus*
of Deutsch-Altenburg 2

In comparing chewing surfaces, sinuous line and dimensions we constitute close relations. But we also notice that the Schernfeld *Clethrionomys* shows a lower degree of evolution than *C. hintonianus*: it is smaller, M₁-morphotypes are more primitive, reentrant folds especially on M₁ and M₃ are less vergent and moreover the enamel is more primitive.

But the differences can be best shown in the sinograms (Fig. 22).

Molars of *C. hintonianus* show much higher index-values in the mean, so that overlapping of the distribution-areas only exists marginally. Just one group of 5 progressive M₁ from Schernfeld nearly reaches the mean of *C. hintonianus*. Due to this fact those two fossil populations only lie a little over the degree of diversity that demands a separation into two species. On the other hand these taxonomic problems can testify that evolution takes place gradually — at least if we consider arvicolids.

Clethrionomys from Schernfeld has to be separated

se taxonomischen Probleme, die ja schließlich formal sind, das gradualistische Prinzip der Evolution – zumindest bei den Arvicoliden.

Clethrionomys von Schernfeld ist artlich von *C. hintonianus* abzutrennen, und war mit größter Wahrscheinlichkeit dessen Vorläufer.

Vergleich mit *Clethrionomys kretzoii* KOWALSKI aus Kadzielnia.

Die Typuserie von „*Dolomys kretzoii* n. sp.“ besteht aus 2 Mandibelfragmenten sowie aus 7 M_1 , die unzweifelhaft der Gattung *Clethrionomys* zuzuordnen sind. Dank der Freundlichkeit von Herrn Prof. Dr. Kowalski und Herrn Dr. Nadachowski war es möglich eine Auswahl weiterer *Clethrionomys*-Reste aus Kadzielnia zu studieren. Die zum Vergleich herangezogenen 20 M_1 ordnen sich im Sinogramm (Abb. 22) unter die M_1 von Schernfeld ein; allerdings liegt eine Anzahl von Werten außerhalb dieses Verteilungsareals und auch der Mittelwert der HH-Index-Werte liegt mit 2,71 deutlich unter dem Schernfelder Mittel (3,09). Daraus kann die Vermutung hergeleitet werden, daß die *Clethrionomys*-Form von Kadzielnia ein etwas niedrigeres Evolutionsniveau einnimmt, als die Schernfelder Rötelmäuse. Diese Vermutung kann nur durch das Studium größerer Materialien verifiziert werden.

Nach den bisherigen Daten steht die *Clethrionomys*-Form aus Schernfeld dem *C. kretzoii* sehr nahe und wird daher hier artlich zugeordnet.

Vergleich mit *Clethrionomys sebaldi* HELLER aus Deinsdorf.

Von dieser Art, die nur durch den Holotyp (M_1 dext. juvenil) bekannt ist, wurde vermutet (RABEDER, 1981), daß sie synonym mit *C. hintonianus* ist. Es besteht aber ebenso die Möglichkeit, daß dieser Einzelzahn den M_1 von *C. kretzoii* näher steht, was durch die chronologische Stellung von Deinsdorf wahrscheinlicher wäre. Eine Entscheidung kann mit einem einzigen Zahn natürlich nicht getroffen werden.

Phylogenetische Folgerungen. Durch die Analyse des reichen *Clethrionomys*-Materials aus Schernfeld konnte die Vermutung (RABEDER, 1981: 288–289), daß *C. kretzoii* mit *C. hintonianus*, *C. acrorhiza* und *C. glareolus* eine phylogenetische Reihe bildet, bestätigt werden.

from *C. hintonianus*; it obviously can be taken as its predecessor.

Comparison with *Clethrionomys kretzoii* KOWALSKI from Kadzielnia

Types of „*Dolomys kretzoii* n. sp.“, only exist in form of two fragments of mandibles and 7 M_1 which without any doubt belong to the genus *Clethrionomys*. Thanks to the kindness of Prof. Kowalski and Dr. Nadachowski it was possible to study more material of *Clethrionomys* from Kadzielnia.

Those 20 M_1 that could be compared fit in the distribution of the Schernfeld *Clethrionomys* if we look at the sinogram (Fig. 22). Only some pieces vary and even their mean of the HH-index (2,71) doesn't reach the Schernfeld-mean (3,09). Therefore we conclude that *Clethrionomys* from Kadzielnia is more primitive than the Schernfeld-*Clethrionomys*.

To prove this assumption we would need much more material, however. Till then our data seem to indicate that *Clethrionomys* from Schernfeld is closely related to *C. kretzoii* and therefore we assume that they belong to one species.

Comparison with *Clethrionomys sebaldi* HELLER from Deinsdorf.

This species is only known by the holotypus (M_1 dext. juv.). It was supposed (RABEDER, 1981) to be synonymous with *C. hintonianus*. But it also could be closely related to *C. kretzoii* – an assumption that makes more sense if we look at the chronological position. As we have just one single tooth we are not able to make a final decision.

Phylogenetic consequence By analysing the rich *Clethrionomys*-material from Schernfeld the assumption (RABEDER, 1981) could be confirmed that there is a phylogenetic lineage from *C. kretzoii* over *C. hintonianus* and *C. acrorhiza* to *C. glareolus*.

GENUS *MIMOMYS* FORSYTH-MAJOR, 1902

Subgenus *Mimomys* FORSYTH-MAJOR, 1902

Mimomys (Mimomys) ostramosensis JANOSSY & VAN DER MEULEN, 1975

(Abb. 23–28, Tab. 9–11)

1967 *Mimomys pliocaenicus* F. MAJOR bzw. *M. mehelyi* KRETZOI; F. HELLER, die Wühlmäuse . . . 202.

1975 *Mimomys ostramosensis* n. sp.; D. JANOSSY & A. VAN DER MEULEN, On *Mimomys* . . . 382–385.

1981 *Mimomys (Kislangia) kadzielniae* n. sp. nomen nudum; G. RABEDER, Die Arvicoliden . . . 309

Untersuchtes Material 60 M_1 , 30 M_2 , 30 M_3 , 30 M^1 , 30 M^2 und 30 M^3

Studied material 60 M_1 , 30 M_2 , 30 M_3 , 30 M^1 , 30 M^2 and 30 M^3

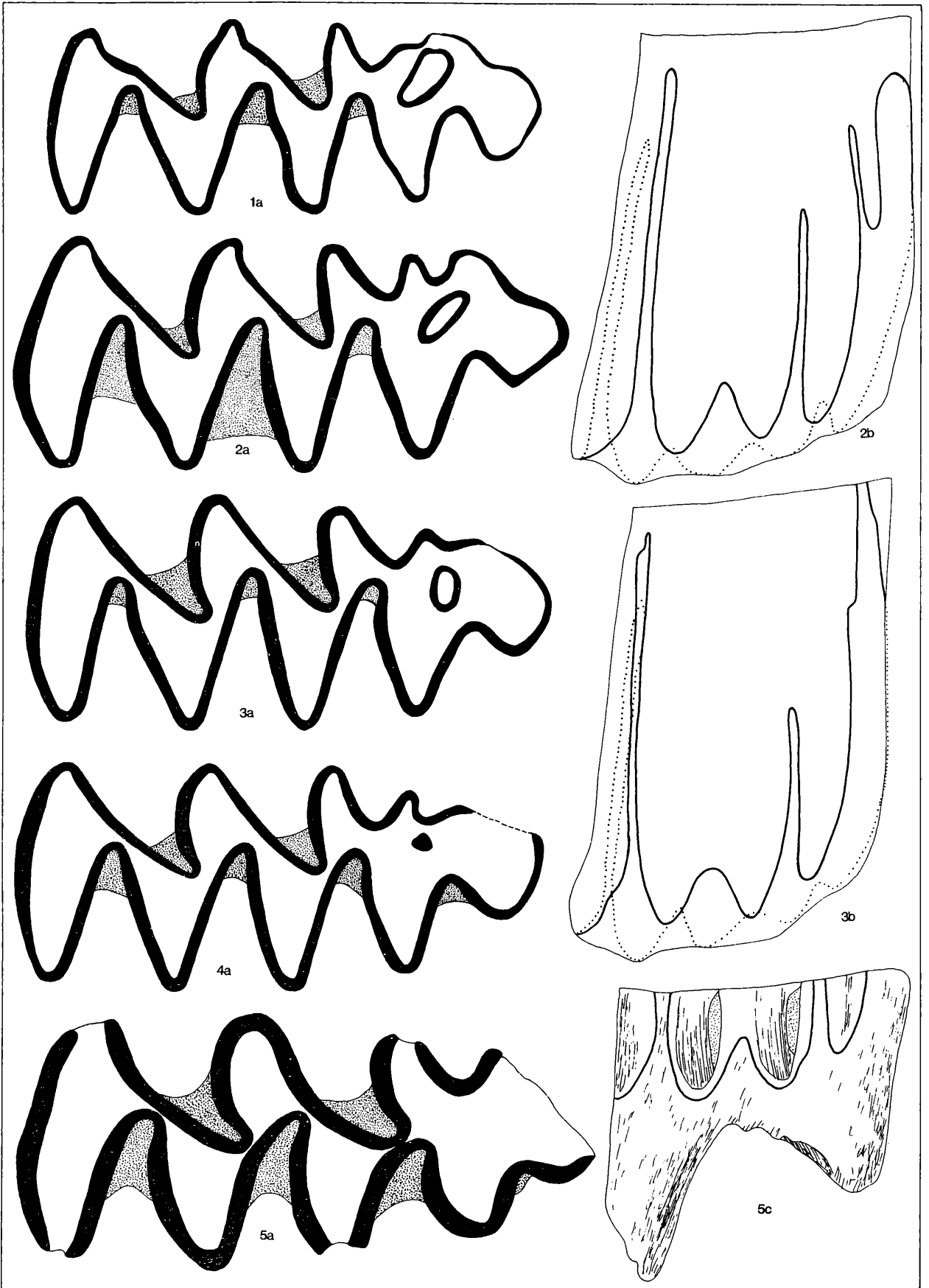


Abb. 23



Abb. 24. Kauflächenbilder der Unterkiefermolaren von *Mimomys ostromosensis* aus Schernfeld.

Chewing surfaces of lower jaw-molars of *Mimomys ostromosensis* from Schernfeld.

- Fig. 1–5 M_1 (sin.) seltene Morphotypen. – Fig. 1 = Sf 30/6 mit schmaler Vorderkappe und querovaler Insel. Fig. 2 = Sf 10/26, die Vorderkappe ist extrem schmal und nach lingual umgebogen, sodaß sie eine 5. Lingualantiklinale bildet. Fig. 3 = Sf 10/9, Sb1 schneidet nicht tief ein, sodaß T4 und T5 breit konfluieren. Fig. 4 = Sf 10/2 ohne *Mimomys*kante.
- Fig. 5–7 M_2 (sin.) in drei verschiedenen Abkautstadien. Beachte die Zunahme der Schmelzdicke, die Einschnürung der Konfluenz zwischen T1 und T2 sowie die Reduktion des Triangels T4. – Fig. 5 = Sf 32/2, Fig. 6 = Sf 32/25 (invers), Fig. 7 = Sf 40/15.
- Fig. 8–10 M_3 (sin.) in drei verschiedenen Abkautstadien. Auch beim M_3 kommt es zur Verdickung des Schmelzbandes und zur Reduktion des T4, die Konfluenz zwischen T1 und T2 wird aber nicht eingeschnürt! – Fig. 8 = Sf 33/8, Fig. 9 = Sf 33/31, Fig. 10 = Sf 33/32 (invers).
Vergrößerung: 22-fach.
- Fig. 1–5 M_1 (sin.) rare morphotypes. – Fig. 1 = Sf 30/6 with small anterior loop and oblique-oval islet. Fig. 2 = Sf 10/26, the anterior loop is extremely small and curved in lingual direction, forming so a 5. lingual anticlinal. Fig. 3 = Sf 10/9, Sb1 is cutting in not so deeply, therefore T4 and T5 are broadly confluent. Fig. 4 = Sf 10/2 without *Mimomys*kante.
- Fig. 5–7 M_2 (sin.) in three variant chewing stages. Notice the growth of enamel-thickness, the narrowing of the confluence between T1 and T2 and the reduction of the triangle T4. Fig. 5 = Sf 32/2, Fig. 6 = Sf 32/25 (invers), Fig. 7 = Sf 40/15.
- Fig. 8–10 M_3 (sin.) in three variant chewing stages. At M_3 also the Schmelzband is growing thicker and T4 reduced, but the confluence between T1 and T2 is not narrowed! – Fig. 8 = Sf 33/8, Fig. 9 = Sf 33/31, Fig. 10 = Sf 33/32 (invers).
Enlargement: 22 x.

Legende zu Abbildung 23 (linke Seite):

Abb. 23. Abkautstadien des M_1 (sin.) von *Mimomys ostromosensis* aus Schernfeld.

Chewing stages of M_1 (sin.) of *Mimomys ostromosensis* from Schernfeld.

- Fig. 1 = Sf 34/30 (invers), juvenil, Schmelzband noch nicht abgeschlossen / basis of enamel not yet finished. Fig. 2 = Sf 10/23 (invers), distale Höhe / distal height = 5,63 mm. Fig. 3 = Sf 10/4, distale Höhe / distal height = 5,48 mm. Fig. 4 = Sf 10/20, mit Inselrest / with rest-islet, distale Höhe / distal height = 4,65 mm. Fig. 5 = Sf 10/30, senil, distale Höhe / distal height = 1,25 mm. a = occlusal (25 x), b = Linea sinuosa / sinuous line (12,5 x), c = buccal (12,5 x).

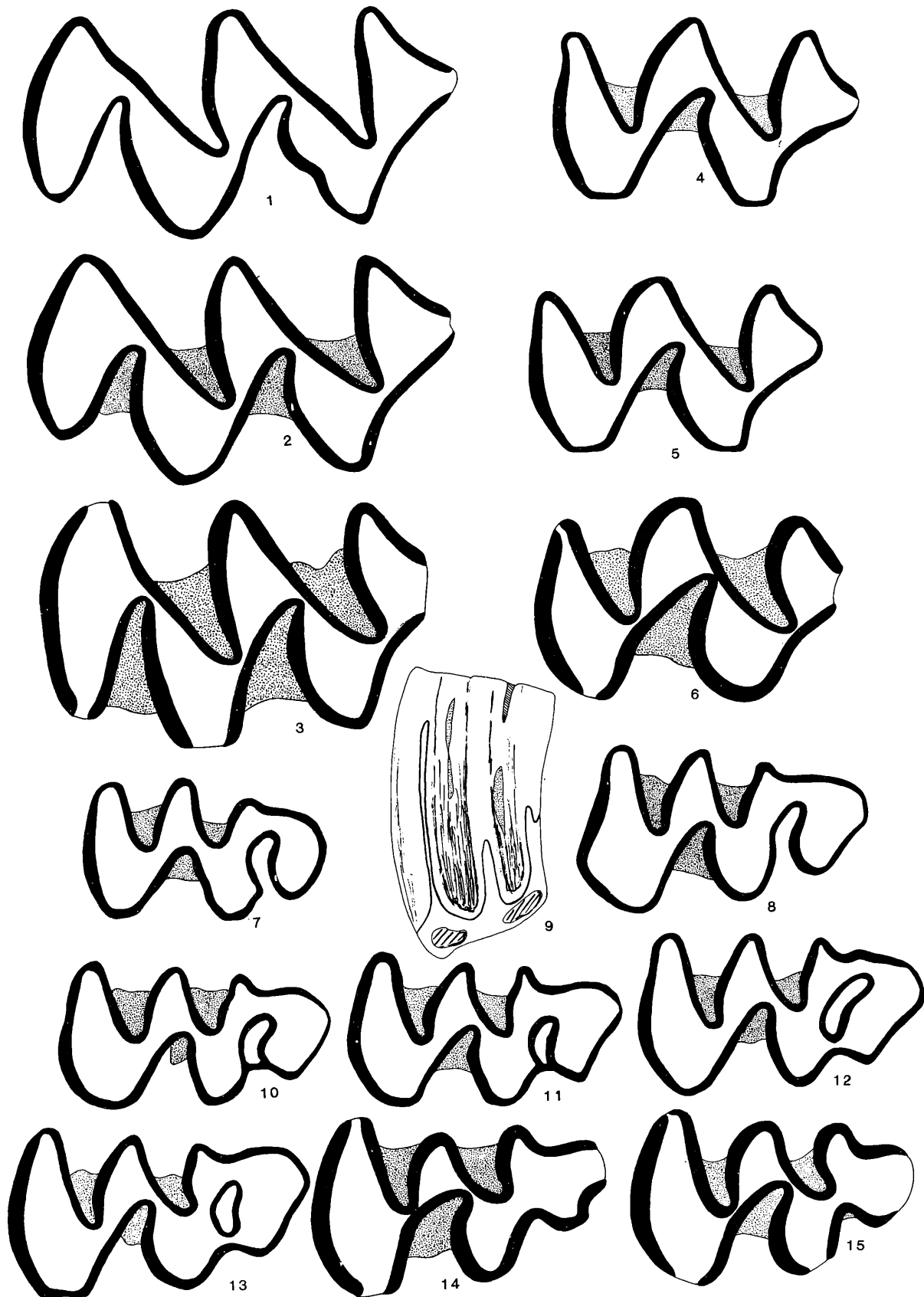


Abb. 25

B e s c h r e i b u n g Die großen, im Material von Schernfeld massenhaft auftretenden Molaren gehören einer einzigen *Mimomys*-Art an, deren Zusammengehörigkeit nicht nur durch die geschlossene Variabilität der Dimensionen, sondern auch durch markante morphologische Eigentümlichkeiten gesichert erscheint.

O c c l u s a l f l ä c h e n Die relativ breiten Dentinflächen sind durch tief einschneidende und daher wenig vergente Synklinale eingeschnürt, die einzelnen Dentinfelder (Triangel, Loben, Kappen) sind jedoch meist durch schmale Konfluenzen verbunden; nur an senilen Exemplaren sind einzelne Triangel völlig abgeschlossen.

M₁ Vom *Mimomys*-Typ: Die Kaufläche besteht aus dem Lobus posterior, drei Dreiecken und dem Anteroconidkomplex, meist mit Mimomyskante und Insel. Das Dentinfeld ist immer zwischen Lobus posterior und T1 sowie zwischen T3 und T4 eingeschnürt. Nur zwischen dem 1. und 2. Dreieck bleibt mitunter eine relativ breite Konfluenz bestehen.

Im Anteroconidkomplex liegt zwischen dem Dreieckpaar T4 und T5 und der Vorderkante stets eine, meist querovale, seltener kreisförmige Insel, die nur bei stark usierten Zähnen schon fehlt. Die Mimomyskante ist meist markant, nur an wenigen Exemplaren (ca. 2 %) fehlt sie völlig. Die Vorderkappe ist vielgestaltig: meist ist sie breit gerundet und nach lingual gebogen, mitunter bildet sie als schmaler Zipfel eine 5. Lingualantiklinale (s. Abb. 24, Fig. 2). Von den Lingualsynklinalen schneidet die Sl2 meist am tiefsten ein, es gibt jedoch Exemplare, bei denen auch die Sl3 sehr tief nach buccal vordringt und das Dentinfeld vor dem T4 einschnürt (Abb. 23, Fig. 2 und 3). Die Sl3 kann aber auch relativ seicht sein (Abb. 24, Fig. 3).

M₂ Die Dreiecke T1 und T2 sind bei allen juvenilen und adulten M₂ breit konfluent, nur bei einigen stark abgekauten Stücken wird auch diese Konfluenz stark eingeschnürt. Mit der Abkautung nimmt die Provergenz der Synklinalen zu, die Sb2 bedrängt das vor ihr liegende Dreieck T4 und, da es andererseits zu keiner distalen Verlängerung der Kauflächen kommt, wird das T4 verkürzt und reduziert (s. Abb. 24/5).

D e s c r i p t i o n These big molars which are abundant in the Schernfeld material, belong to just one species which can be shown not only by the closed variability of the dimensions, but also by the striking morphology.

C h e w i n g s u r f a c e The relatively broad dentine-areas are divided by deep and therefore scarcely vergent reentrant folds, but narrow dentine-bridges do exist in most cases. Only on senile specimens there exist completely isolated triangles.

M₁ of *Mimomys*-type. The chewing surface consists out of a posterior loop, three triangles and an anterior loop, which in most cases shows a so called "Mimomyskante" as well as an islet too. Only between T1 and T2 we sometimes can find a broad and confluent connexion, whereas the posterior loop and T1 are always well separated from each other, as well as T3 and T4 are. In the area of the anterior loop – between T4 and T5 and the anterior ridge – there we find an islet which in most cases is oval-shaped and only sometimes circular. This islet is only lacking in worn teeth.

The Mimomyskante is mostly very well marked, only at a few specimen (2 %) this fold is completely lacking.

The anterior loop can be described as polymorph: often it is broad, rounded and clined lingually, a fifth lingual anticline can also be found (Abb. 24/2). Out of the lingual reentrant folds especially Sl2 is very deep, in some cases Sl3 also incises in a way, that strangles the dentine area in front of T4 (Abb. 23/2–3); on the other hand Sl3 can be very shallow (Abb. 24/3).

M₂ On juvenile and adult M₂ the triangles T1 and T2 are always broadly confluent, only at strongly worn molars this confluence is narrowed. The provergence of the reentrant folds increases by wearing, so that Sb2 influences the area of T4: and because the chewing surface is not lengthened distally T4 will be shortened and reduced (Abb. 24/5).

Abb. 25. Kauflächenbilder der Oberkiefermolaren von *Mimomys ostromosensis* aus Schernfeld. Verschiedene Abkautungsstadien. Chewing surfaces of the upper jaw-molars of *Mimomys ostromosensis* from Schernfeld. Different chewing stages.

- Fig. 1–3 Drei M¹ (sin.) nach dem Abkautungsgrad geordnet. – Fig. 1 = Sf 28/1, Fig. 2 = Sf 27/5, Fig. 3 = Sf 40/20.
 Fig. 4–6 Drei M² (sin.) nach dem Abkautungsgrad geordnet. – Fig. 4 = Sf 29/1 (invers), Fig. 5 = Sf 29/11, Fig. 6 = Sf 40/19.
 Fig. 7–15 Kauflächenbilder der vier Abkautungsstadien des M³ (sin.).
 Fig. 7–9: Stadium 1: Die distale Insel ist mit der hinteren Lingualsynklinale (Sl3) verbunden. – Fig. 7 = Sf 31/14 (invers), Fig. 8 = Sf 31/3, Fig. 9 = Sf 31/3 in Lingualansicht.
 Fig. 10–11: Stadium 2: Zwischen Insel und Sl3 erscheint eine Trennwand. – Fig. 10 = Sf 31/12, Fig. 11 = Sf 31/1.
 Fig. 12–13: Stadium 3: Die Insel hat sich vom Schmelzband der Sl3 gelöst. – Fig. 12 = Sf 31/29 (invers), Fig. 13 = Sf 31/7.
 Fig. 14–15: Stadium 4 (senile): Die Insel ist verschwunden, die Sl3 kann sich vertiefen. – Fig. 14 = Sf 31/32 (invers), Fig. 15 = Sf 31/35.
 Vergrößerung: Fig. 9: 12,5-fach, alle anderen: 25-fach.
- Fig. 1–3 Three M¹ (sin.) arranged in following the degree of chewing. – Fig. 1 = Sf 28/1, Fig. 2 = 27/5, Fig. 3 = Sf 40/20.
 Fig. 4–6 Three M² (sin.) arranged in following the degree of chewing. – Fig. 4 = Sf 29/1 (invers), Fig. 5 = Sf 29/11, Fig. 6 = Sf 40/19.
 Fig. 7–15 Chewing surfaces of the four chewing stages of M³ (sin.). – Fig. 7–9 stage 1: The distal islet is united with the posterior lingual synclinale (Sl3). – Fig. 7 = Sf 31/14 (invers), Fig. 8 = Sf 31/3, Fig. 9 = Sf 31/3 seen from the lingual side.
 Fig. 10–11 stage 2: Between islet and Sl3 appears a dividing wall. – Fig. 10 = Sf 31/12, Fig. 11 = Sf 31/1.
 Fig. 12–13 stage 3: The islet is loosened from the enamel band of Sl3. – Fig. 12 = Sf 31/20 (invers), Fig. 13 = Sf 31/7.
 Fig. 14–15 stage 4: (senile): The islet has disappeared, that enables Sl3 to become deeper. – Fig. 14 = Sf 31/32 (invers), Fig. 15 = Sf 31/35.
 Enlargement: Fig. 9: 12,5 x, all others: 25 x.

M₃ Die Kaufläche des M₃ ist der des M₂ sehr ähnlich, was die Zahl und Anordnung der Triangel und auch die von der Usur abhängige Reduktion des T4 betrifft. Die breite Konfluenz zwischen T1 und T2 wird jedoch auch bei senilen M₃ nicht eingeschnürt (s. Abb. 24/10).

M¹ und M² Die Kauflächen bestehen aus gut voneinander getrennten Triangeln und Loben; eine markante Änderung des Kauflächenbildes tritt durch die zunehmende Abkautung nicht ein.

M³ Die Kaufläche zeigt das für *Mimomys* typische Muster; auch hier konfluieren die einzelnen Dentinfelder (Lobus anterior, zwei Triangel und der Metacon-Talon-Komplex) an juvenilen und adulten Occlusalflächen, bei senilen Exemplaren finden wir eine völlige Abschnürung der Dentinverbindung zwischen T2 und T3 durch die postvergente Lingualsynklinale Sl2.

Das Kauflächenbild erfährt aber während der Abkautung tiefgreifende Veränderungen. Es sind 4 Stadien zu unterscheiden (Abb. 25):

1. Juvenil: Der Metacon-Talon-Komplex ist durch die tief einschneidende und postvergente Sl3 zweigeteilt.
2. Adult 1: Von der Sl3 wird eine querovale Insel abgeschnürt, die mit dem Lingualrand noch in Verbindung steht.
3. Adult 2: Die Insel hat sich vom Lingualrand gelöst.
4. Senil: Die Insel ist verschwunden, da die Abkautung unter den Inselconus gelangt ist. Die Sl3 kann sich nun wieder stärker einbuchten.

Alle M³ besitzen eine distale Insel. Diese ist im juvenilen Stadium mit der Sl3 verbunden. Ab einer Kronenhöhe von 4,1 mm erscheint eine Trennwand und die Insel wird „abgeschnürt“. Da der Inselconus schräg nach buccal-basal gerichtet ist, entfernt sich die Insel vom lingualen Schmelzband bis zur Zahnmitte; erst im senilen Bereich – bei einer Kronenhöhe unter 2,5 mm – verschwindet sie.

S c h m e l z b a n d p a c h y k n e m Die beidseitigen Abschnitte des Schmelzbandes sind an juvenilen und frühadulten Kauflächen ein wenig, an stark usierten Occlusalflächen viel dicker als die luvseitigen. Das Schmelzmuster ist typisch für *Mimomys*: die leeseitigen Abschnitte bestehen aus Radialschmelz und einer breiten Auflage von Tangentialschmelz, die luvseitigen Teile zeigen Radialschmelz über einem gut entwickelten Lamellenschmelz.

Z e m e n t In den Synklinalen der adulten und senilen Molaren ist stets reichlich Zement eingelagert.

L i n e a s i n u o s a Gegenüber dem normalen *Mimomys*-Muster, das im Prinzip auch hier vorliegt, gibt es einige Besonderheiten. Die Hauptsinusbildungen sind zungenförmig oder schlitzförmig. An den Unterkiefermolaren, besonders an den M₁ und M₃, fällt auf, daß das Hyposinulid oft höher ist als das – bei anderen *Mimomys*-Arten meist dominante – Hyposinulid.

M₃ The chewing surfaces of M₃ and M₂ resemble each other very much if we look at the number and arrangement of the triangles and also the reduction of T4 (by using). Whereas the broad confluence between T1 and T2 will be narrowed at senile M₃ (Abb. 24/10).

M¹ and M² Chewing surfaces show well separated triangles and lobes. A striking changing of morphology can't be observed even at strongly worn teeth.

M³ The chewing surface shows the typical *Mimomys*-pattern. We see confluence between the anterior loop, the two triangles and the metacon-talon-complex on juvenile and adult teeth, on senile pieces we find T2 and T3 completely separated by the postvergent lingual reentrant fold Sl2.

The changing of the morphology, caused by chewing, can be described by the following four stages:

- 1) juvenile: Metacon-talon-complex is biparted by a deep cutting and postvergent Sl3.
- 2) adult 1: Sl3 separates a cross-oval islet, that is still in connexion with the lingual border.
- 3) adult 2: The islet broke off the connexion with the lingual edge.
- 4) senile: The islet has disappeared because the chewing stage lies under the islet-conus now. This enables Sl3 to cut in stronger.

All M³ possess a distal islet. On juvenile stages there is a connexion between islet and Sl3. If the crown reaches a height of 4.1 mm, there appears a separating wall, and the islet will be strangled. Because of the orientation of the islet-conus, which is buccal-basal, the islet is moving from the lingual enamel band to the center of the tooth. The islet disappears if the crown only measures 2.5 mm, that means not before reaching senile stage.

E n a m e l b a n d p a c h y k n e m The differentiation in thick enamel on the lee-side and much thinner enamel on the luff-side can be clearly seen on adult and senile molars. We find the typical pattern for *Mimomys*: on the convex sections we have radial enamel combined with a thick layer of tangential enamel. Whereas on the luff-side radial enamel is lying over well-developed lamellar enamel.

C e m e n t Adult and senile molars show rich cement.

S i n u o u s l i n e We see a "normal" *Mimomys*-pattern in combination with some specialities: The main sinus are slitted or tongue-shaped. Molars of the lower jaw – especially M₂ and M₃ – show as a peculiarity that the hyposinulid can be higher than the hyposinulid which normally is the dominant one at other *Mimomys*-species.

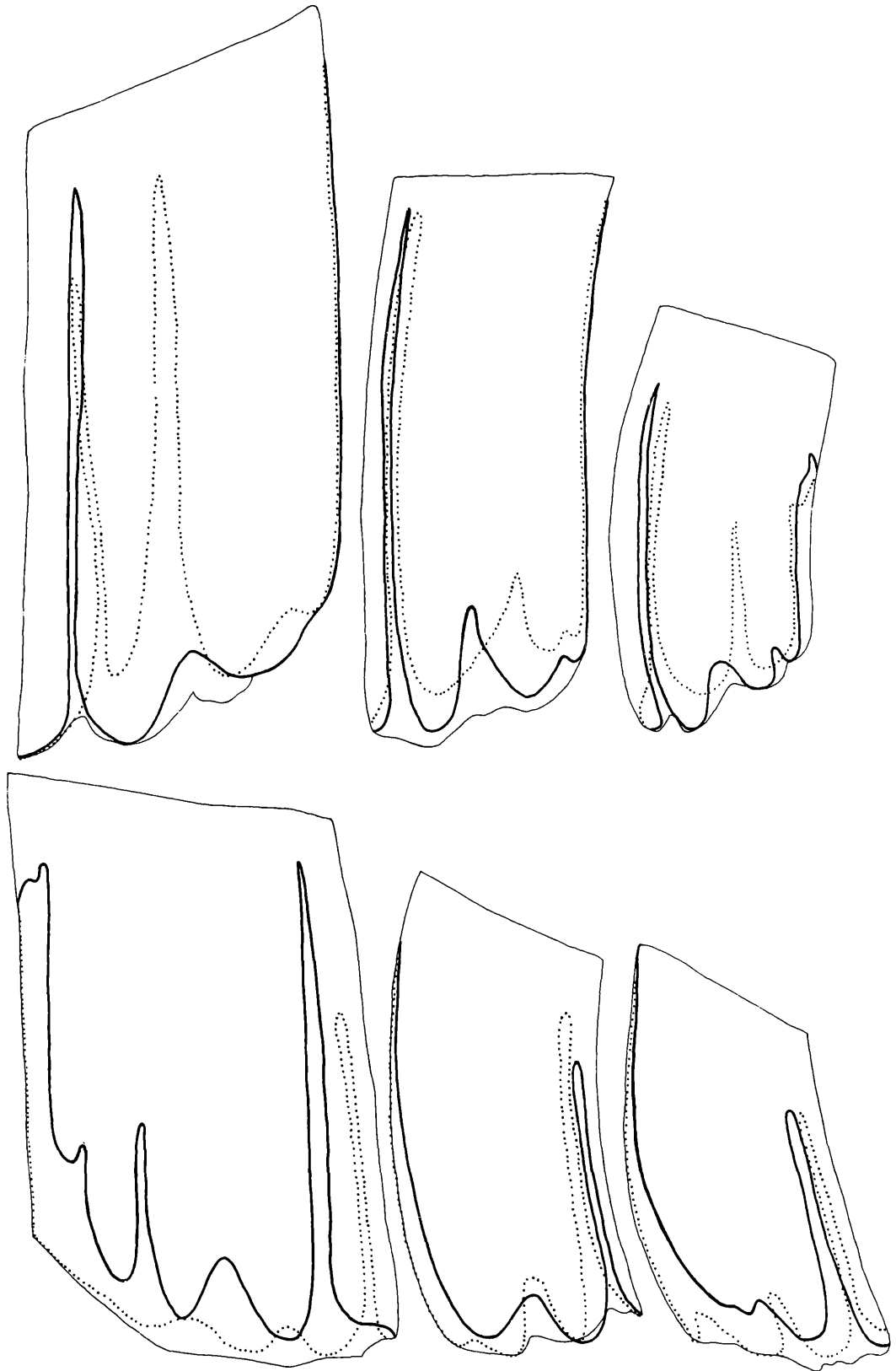


Abb. 26. Linea sinuosa von *Mimomys ostromosensis* aus Schernfeld, 12,5-fach.
Sinuous line of *Mimomys ostromosensis* from Schernfeld, 12,5 \times .
 $M_1 = Sf 30/23$, $M_2 = Sf 32/2$, $M_3 = Sf 33/21$. $M^1 = Sf 28/1$, $M^2 = Sf 29/6$, $M^3 = Sf 31/10$.

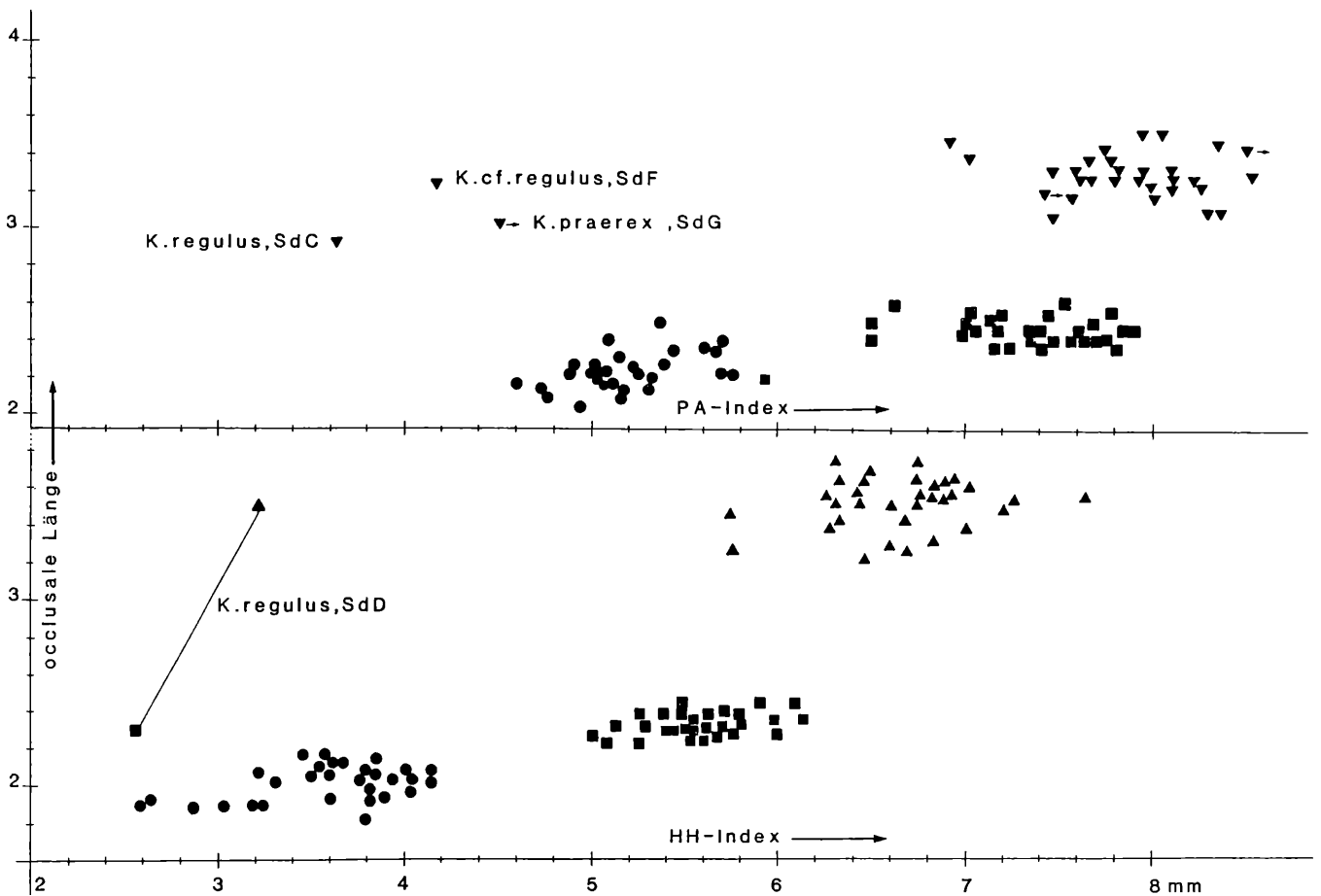


Abb. 27. Sinogramm der Molaren von *Mimomys ostromosensis* aus Schernfeld im Vergleich zu *Kislania regulus* und *K. praerex* aus Stranzendorf (= Sd).

Sinogram of the molars of *Mimomys ostromosensis* from Schernfeld in comparison with *Kislania regulus* and *K. praerex* from Stranzendorf (= Sd).

Bei den M sup. finden wir, daß die buccalen Hauptsinus (Anterosinus) meist größere Höhenwerte aufweisen als der Protosinus.

Einige Nebensinuide sind auffällig hoch. Am M_1 kommt – wie auch bei anderen *Mimomys*-Angehörigen – ein deutliches Mimosinuid vor, manchmal ist es aber nur angedeutet (Abb. 22, Fig. 2b und 3b).

Eine Ausnahmestellung nimmt das hohe Prismosinuid ein, das als schmale, fingerförmige Sinuidbildung meist weit an der Prismenkante emporsteigt (Abb. 22, Fig. 2b und Abb. 26).

Diese Erscheinung hat eine Entsprechung an den M^3 . Hier ist es der Hyposinus, der in ähnlicher Weise entwickelt ist und fast den Grad eines Hauptsinus erreicht.

Sin u m e t r i e Alle sechs Molaren-Kategorien liegen mit ihren Index-Werten in relativ gut geschlossenen Verteilungsarealen des Sinogramms (Abb. 27). Auch die wenigen negativen „Ausreißer“ unter den M_1 und M^1 und M^2 können das einheitliche Bild nicht stören: die großwüchsigen Molaren des Schernfelder Materials gehören einer einzigen *Mimomys*-Art an.

Die Extravaganz der zusätzlichen Hauptsinusbildungen (Prismosinuid des M_1 , Hyposinus des M^3 , z.T. auch des M^2) läßt sich auch metrisch ausdrücken (Tab. 9). Die Prismosinuid-Höhe erreicht im Mittel mehr als die

On the upper molars we find higher values for the buccal main-sinus (anterosinus) than for the protosinus.

Some subsinus are especially high. On M_1 we notice a distinct mimosinuid like on other *Mimomys*-variants, but sometimes we just can find a hint for it (Abb. 22).

As an exception the high prismosinuid appears as a slim, finger-shaped sinuid, which rises high on the prism-edge (Abb. 22 and 26). On the M^3 the hyposinus – as analogy – developed nearly like a main-sinus.

Sin u m e t r y The index-values of all six molar-categories show a relatively closed distribution-area in the sinogram (Abb. 27). Even the few "runaways" amongst the M_1 , M^1 and M^2 can't destroy the uniform picture, so that we can conclude that all big molars of the Schernfeld-material just belong to one single *Mimomys*-species.

The extravagance of additional main-sinus (prismosinuid of M_1 , hyposinus of M^3 and partly also of M^2) can also be expressed metrically (Tab. 9). The height of the prismosinuid reaches in the mean more than half of

Tabelle 9. Molaren-Maße von *Mimomys ostramosensis* aus Schernfeld.
Molar-measures of *Mimomys ostramosensis* from Schernfeld.

| | | | | | | | | | |
|-----------------------------------|--------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| M ₁ | Inv. Nr. Sf/ | 10/1 | 10/2 | 10/3 | 10/4 | 10/5 | 10/7 | 10/8 | 10/10 |
| | occlusale Länge | 3,54 | 3,54 | 3,52 | 3,54 | 3,31 | 3,50 | 3,40 | 3,39 |
| | distale Breite | 1,66 | 1,47 | 1,47 | 1,52 | 1,54 | 1,52 | 1,56 | 1,47 |
| | distale Höhe | 5,85 | 5,47 | 5,83 | 5,55 | 5,04 | 5,84 | 4,60 | 4,96 |
| | Anterosinuid-Höhe | — | 5,22 | 5,57 | — | — | — | — | — |
| | Prismosinuid-Höhe | 2,48 | 2,21 | 3,04 | 2,85 | 2,94 | 2,02 | 3,17 | 3,03 |
| | Hyposinuid-Höhe | 5,11 | 5,20 | 5,15 | 5,11 | 4,92 | 4,51 | 4,28 | 4,65 |
| | Hyposinulid-Höhe | 4,65 | 5,11 | 5,11 | 4,78 | 4,78 | 4,46 | 4,69 | 4,46 |
| | HH-Index | 6,90 | 7,29 | 7,25 | 7,00 | 6,86 | 6,34 | 6,35 | 6,44 |
| M ₂ und M ₃ | | M ₂ | M ₂ | M ₂ | M ₂ | M ₃ | M ₃ | M ₃ | M ₃ |
| | Inv. Nr. Sf/ | 32/1 | 32/2 | 32/3 | 32/11 | 33/1 | 33/2 | 33/4 | 33/9 |
| | occlusale Länge | 2,44 | 2,30 | 2,25 | 2,30 | 1,89 | 1,93 | 2,02 | 1,89 |
| | distale Breite | 1,38 | 1,38 | 1,33 | 1,47 | 0,93 | 0,97 | 1,15 | 1,08 |
| | distale Höhe | 4,90 | 4,09 | 4,67 | 4,14 | 3,45 | 3,22 | 3,40 | 3,13 |
| | Hyposinuid-Höhe | 4,14 | 3,17 | 4,37 | 3,54 | 2,44 | 2,48 | 2,99 | 2,02 |
| | Hyposinulid-Höhe | 4,23 | 4,14 | 4,14 | 3,73 | 2,44 | 2,62 | 2,90 | 2,53 |
| | HH-Index | 5,92 | 5,21 | 6,02 | 5,14 | 3,45 | 3,61 | 4,17 | 3,24 |
| M ¹ | Inv. Nr. Sf/ | 28/1 | 28/2 | 28/3 | 28/4 | 28/5 | 28/6 | 28/8 | 28/9 |
| | occlusale Länge | 3,50 | 3,36 | 3,27 | 3,08 | 3,45 | 3,31 | 3,27 | 3,27 |
| | mesiale Breite | 1,43 | 1,38 | 1,41 | 1,38 | 1,44 | 1,50 | 1,40 | 1,35 |
| | mesiale Höhe | 6,64 | 5,84 | 5,69 | 6,13 | 3,77 | 5,18 | 5,55 | 6,20 |
| | Protosinus-Höhe | 5,33 | 5,40 | 5,99 | 5,84 | 5,91 | 5,47 | 5,63 | 5,84 |
| | Anterosinus-Höhe | 5,91 | 5,40 | 5,47 | 5,99 | 5,91 | 5,61 | 6,42 | 5,40 |
| | Anterosinulus-Höhe | 4,38 | 3,94 | 4,55 | 4,52 | 5,11 | 4,60 | 4,52 | 4,74 |
| | PA-Index | 7,96 | 7,03 | 8,11 | 8,37 | 8,36 | 7,84 | 8,54 | 7,26 |
| | PAA-Index | 9,08 | 8,06 | 9,30 | 9,51 | 9,80 | 9,09 | 9,66 | 9,26 |
| M ² | Inv. Nr. Sf/ | 29/1 | 29/2 | 29/3 | 29/4 | 29/5 | 29/6 | 29/7 | 29/8 |
| | occlusale Länge | 2,35 | 2,48 | 2,35 | 2,58 | 2,39 | 2,44 | 2,39 | 2,48 |
| | mesiale Breite | 1,38 | 1,40 | 1,38 | 1,49 | 1,38 | 1,43 | 1,39 | 1,43 |
| | mesiale Höhe | 6,00 | 5,40 | 6,06 | 6,20 | 5,69 | 6,00 | 5,63 | 6,20 |
| | Protosinus-Höhe | 5,17 | 3,72 | 5,11 | 5,11 | 5,11 | 5,33 | 4,09 | 4,60 |
| | Anterosinus-Höhe | 5,91 | 5,33 | 5,40 | 5,69 | 5,48 | 5,77 | 5,04 | 5,48 |
| | PA-Index | 7,82 | 6,50 | 7,44 | 7,65 | 7,49 | 7,86 | 6,49 | 7,16 |
| M ³ | Inv. Nr. Sf/ | 31/1 | 31/2 | 31/3 | 31/4 | 31/5 | 31/6 | 31/7 | 31/8 |
| | occlusale Länge | 2,25 | 2,39 | 2,39 | 2,12 | 2,16 | 2,25 | 2,48 | 2,21 |
| | mesiale Breite | 1,24 | 1,29 | 1,40 | 1,24 | 1,24 | 1,26 | 1,47 | 1,29 |
| | mesiale Höhe | 4,20 | 4,69 | 4,46 | 4,75 | 4,31 | 4,90 | 4,42 | 4,27 |
| | Protosinus-Höhe | 3,08 | 3,63 | 3,45 | 3,17 | 2,90 | 3,36 | 3,22 | 3,31 |
| | Anterosinus-Höhe | 3,96 | 4,42 | 3,77 | 4,27 | 3,59 | 4,23 | 4,32 | 3,86 |
| | PA-Index | 5,02 | 5,72 | 5,11 | 5,32 | 4,62 | 5,40 | 5,39 | 5,09 |
| | Hyposinus-Höhe | 1,75 | 1,70 | 1,15 | 1,61 | 0,74 | 1,79 | 1,15 | 1,06 |

Hälfte der Hyposinuid-Höhe, auch der Hyposinus des M³ kommt im Mittel an die halbe Protosinus-Höhe heran.

W u r z e l n Mit Ausnahme des M¹ sind alle Molaren zweiwurzellig. Die Wurzelbildung erfolgt ontogenetisch relativ spät, meist erst dann, wenn die Hauptsinusbildungen von der Abkautung ihrer Spitzen beraubt sind.

Der M¹ bildet prinzipiell noch drei Wurzeln aus. Die Protocon-Wurzel ist jedoch immer viel kleiner, d.h. im Querschnitt dünner als die beiden anderen Wurzeln. Bei 66 Prozent (von 50 bewurzelten M¹) ist die Protocon-

the hyposinus-level and even the hyposinus of M³ reaches half of the protosinus-level.

R o o t s. With the exception of M¹ all molars possess two roots. In general the roots grow relatively late in an ontogenetic sense: in most cases the tops of the main sinus already have disappeared by chewing then.

The M¹ in general is developing three roots. The protocon-root however is much smaller, that means it is much thinner in cross-section if we compare it to the other two roots. At 66 % (out of 50 rooted M¹) the pro-

Tabelle 10. Variationsbreiten und Mittelwerte der wichtigsten Molarmaße von *Mimomys ostramosensis* aus Schernfeld. Range-latitudes and mean-values of the most important molar-measures of *Mimomys ostramosensis* from Schernfeld.

| | Variationsbreite | Mittelwert | Anzahl |
|------------------------------------|------------------|------------|--------|
| M ₁ -Länge | 3,27–4,19 | 3,55 | 60 |
| M ₁ -Hyposinuid-Höhe | 4,01–5,55 | 4,85 | 29 |
| M ₁ -Hyposinulid-Höhe | 3,72–4,96 | 4,61 | 40 |
| M ₁ -HH-Index | 5,77–7,65 | 6,66 | 29 |
| M ₁ -Prismosinuid-Höhe | 0,64–3,73 | 2,58 | 30 |
| M ₂ -Länge | 2,21–2,44 | 2,33 | 30 |
| M ₂ -HH-Index | 5,01–6,15 | 5,60 | 30 |
| M ₃ -Länge | 1,89–2,16 | 2,01 | 30 |
| M ₃ -HH-Index | 2,64–4,16 | 3,62 | 30 |
| M ¹ -Länge | 3,04–3,50 | 3,28 | 30 |
| M ¹ -Protosinus-Höhe | 5,18–5,99 | 5,60 | 30 |
| M ¹ -Anterosinus-Höhe | 5,11–5,91 | 5,58 | 30 |
| M ¹ -Anterosinulus-Höhe | 3,80–5,18 | 4,47 | 30 |
| M ¹ -PA-Index | 6,92–8,54 | 7,87 | 30 |
| M ¹ -PAA-Index | 8,06–9,82 | 9,04 | 30 |
| M ² -Länge | 2,16–2,55 | 2,46 | 30 |
| M ² -Protosinus-Höhe | 3,72–5,77 | 4,89 | 30 |
| M ² -Anterosinus-Höhe | 4,45–5,91 | 5,42 | 30 |
| M ² -PA-Index | 5,95–7,91 | 7,30 | 30 |
| M ³ -Länge | 2,02–2,35 | 2,23 | 30 |
| M ³ -PA-Index | 4,61–5,78 | 5,20 | 30 |
| M ³ -Hyposinus-Höhe | 0,51–2,16 | 1,50 | 30 |

Tabelle 11. Vergleich der Mittelwerte der M₁- und M¹-Längen verschiedener *Mimomys*-Arten. Comparison of the mean-values of M₁- and M¹-lengths of different *Mimomys*-species.

| Art, Fundort | M ₁ -Länge | n | M ¹ -Länge | n | M ¹ /M ₁ x 100 |
|---|-----------------------|----|-----------------------|----|--------------------------------------|
| <i>M. ostramosensis</i> Schernfeld | 3,55 | 60 | 3,28 | 30 | 92,4 |
| <i>M. ostramosensis</i> Osztramos 3 | 3,66 | 1* | 3,40 | 1* | 93,0 |
| <i>M. „ostramosensis“</i> Deutsch-Altenburg 2 + 4 | 3,34 | 4 | 2,74 | 3 | 82,0 |
| <i>M. kretzoi</i> Deutsch-Altenburg 20 | 2,73 | 8 | 2,32 | 8 | 85,0 |

* zu einem Individuum gehörig, belonging to one specimen

wurzel schon teilweise mit der Mesialwurzel verwachsen, bei 16 % ist sie ganz verschmolzen. Nur bei 18 % ist die Protoconwurzel noch ganz frei.

Der M₂ ist acrorhiz, d. h. er sitzt mit seiner verbreiterten Distalwurzel dem Incisiv direkt auf.

An den M₃ fällt auf, daß eine Wurzelbildung auch bei stärker abgekauten Exemplaren unterbleibt. Es kann dies mit der relativ hohen Hypsodontie in Zusammenhang gebracht werden, die sich in viel höherem Maß auch bei *Mimomys tornensis* zeigt.

D i m e n s i o n e n Die hier zusammengefaßten Molaren heben sich schon durch die sehr großen Dimensionen von allen anderen Arvicoliden-Zähnen aus Schernfeld ab. Eine Besonderheit besteht darin, daß der M¹ überaus groß ist und in seiner Länge nahe an den M₁ herankommt. In der Tabelle 11 werden die Längenverhältnisse der ersten Molaren von drei großwüchsigen, hoch-evoluierten *Mimomys*-Vertretern verglichen und den Werten einer sehr ursprünglichen Art gegenübergestellt. Im Verhältnis der Zahnlangen von M¹ zu M₁ besteht Übereinstimmung zwischen den Schernfelder Mittelwerten mit einem schon stark usierten Exemplar (Mandibel

tocon-root is partly grown together with the mesial root; at 16 % those two roots are completely grown together. Only 18 % possess completely free protocon-roots.

M₂ is acrorhiz which means, the broadened distal root is placed directly upon the incisiv.

It is striking, that the M₃ don't show any development of roots, even if we regard stronger used teeth. This can be taken as a sign for a relatively high degree of hypsodonty which can be shown to a higher extent in the case of *Mimomys tornensis*.

D i m e n s i o n s In contrast to all other arvicolid-teeth of Schernfeld the molars which are here put together are marked by their huge dimensions. As a peculiarity the length of M¹ nearly reaches the values, that could be measured for the M₁. Tab. 11 shows dimensions of M₁ from three big and highly evolved *Mimomys*-variants in comparison to one primitive species.

If we compare the length of the M₁ with that of the M¹ we notice a conformity between the Schernfeld molars (in the mean) and one specimen (lower and upper jaw in situ) out of the type locality Osztramos 3.

und Maxilla in situ) aus der Typuslokalität Osztramos 3. Gegenüber den fälschlich zu *M. ostramosensis* gestellten Molaren aus Deutsch-Altenburg 2 und 4 ergibt sich eine beträchtliche Diskrepanz, die ebenfalls darauf hindeutet, daß in Deutsch-Altenburg eine andere *Mimomys*-Linie auftritt. Bei primitiven *Mimomys*-Arten liegt das $M^1/1$ -Verhältnis ebenfalls weit unter 90 Prozent, woraus zu vermuten ist, daß die Verlängerung des M^1 ein Neuerwerb hochevoluiertes *Mimomys*-Arten ist.

Systematische Stellung. Die Zugehörigkeit zum Genus *Mimomys* ist durch die typischen Kauflächenbilder, die Linea sinuosa und das pachykne Schmelzmuster gesichert. Nach den Dimensionen kommen nur großwüchsige Vertreter der Gattung in Frage, die den Subgenera *Kislangia* und *Mimomys* s.str. zugeordnet werden.

Vergleich mit *Mimomys „ostramosensis“* aus Deutsch-Altenburg 2 + 4

Die größten der im Altbiharium von Deutsch-Altenburg gut belegten *Mimomys*-Reste wurden von RABEDER (1981) dem aus dem Jungvillanyium von Ungarn beschriebenen *M. ostramosensis* zugeschrieben, eine Zuordnung, die einer Überprüfung nicht standhielt. Die großwüchsige Form aus Deutsch-Altenburg ist kleiner als *M. ostramosensis*, die Linea sinuosa hat kein Prismosinuid und das Verhältnis M^1 - zu M_1 -Länge ist „normal“ (vgl. Tab. 11).

M. ostramosensis ist aus der Faunenliste von Deutsch-Altenburg zu streichen, vermutlich liegt hier ein noch unbenannter Vorläufer von *Mimomys savini* vor.

Vergleich mit *Mimomys ostramosensis* JANOSSY & VAN DER MEULEN 1975 aus Osztramos 3

Dank der Liebesswürdigkeit von Herrn Prof. Dr. Janossy (Ungarisches Nationalmuseum in Budapest) war ein direkter Vergleich mit Stücken der Typus-Serie möglich: Sowohl in den Kauflächenbildern als auch in der Linea sinuosa (M_1 mit hohem Prismosinuid) besteht Übereinstimmung. Da die Schernfelder Exemplare auch dimensionell den Molaren aus Osztramos (Mittelwert der M_1 -Länge = 3,58, n = 14) sehr nahe kommen, steht einer taxonomischen Zuordnung nichts im Wege. Auch die eigentümliche Vergrößerung des M^1 ist beiden eigen.

In contrast to the molars of Deutsch-Altenburg 2 and 4, that were determined as *M. ostramosensis* by mistake, we see a striking discrepancy which gives us another hint for the appearance of a different *Mimomys*-line in Deutsch-Altenburg.

At primitive *Mimomys*-species the $M^1/1$ -ratio is much less than 90 %. As a conclusion we take the prolongation of M^1 as a sign of higher evolution at *Mimomys*.

Systematic position. The belonging to the *Mimomys*-genus is given by typical chewing surfaces, the sinuous line and by the pachykne enamel band. Moreover the high dimensions imply that the studied specimens can be included into the subgenus *Kislangia* or *Mimomys* sstr.

Comparison with *Mimomys „ostramosensis“* from Deutsch-Altenburg 2 and 4

The biggest of the numerous *Mimomys*-variants of the Early Biharian locality Deutsch-Altenburg were assigned by RABEDER (1981) to *M. ostramosensis* which originally was described out of the younger Villanyium from Hungary. But new investigations show that the variants of Deutsch-Altenburg are smaller than *M. ostramosensis*, moreover the sinuous line has no prismosinuid and the $M^1/1$ -ratio (of the length) can be described as „normal“.

That is why *M. ostramosensis* has to be deleted for Deutsch-Altenburg. It is probably a still unnamed ancestor of *M. savini*.

Comparison with *M. ostramosensis* JANOSSY and VAN DER MEULEN, 1975 from Osztramos 3

Thanks the kindness of Prof. Dr. D. Janossy (Hungarian National Museum in Budapest) it became possible to compare our material directly with specimens of the type-series. In chewing surfaces as well as in sinuous lines (M_1 with high prismosinuid) we find agreement. Because the Schernfeld molars show even close dimensional relations to the specimens of Osztramos (mean of the length of M_1 = 3.58, n = 14) the taxonomic determination seems to be clear. Moreover we find, on both, this peculiar enlargement of M^1

Vergleich mit *Mimomys pliocaenicus* F. MAJOR, 1902

Wie von einem der Autoren (RABEDER, 1981:233) schon hingewiesen worden war, ist die systematische Stellung der in der Literatur als „*Mimomys pliocaenicus*“ bezeichneten *Mimomys*-Formen problematisch, da ihre taxonomische Zuordnung meist lediglich auf der Kauflächenmorphologie des M_1 aufgebaut worden war, ohne das Evolutionsniveau der Hypsodontie und der Linea sinuosa zu beachten. Leider besteht das Typusmaterial dieser Art nur aus dem Holotypus (Mandibel mit M_1 und

Comparison with *Mimomys pliocaenicus* F. MAJOR, 1902

As already cited by one of the authors (RABEDER, 1981:233) the systematic position of those forms that are called „*M. pliocaenicus*“ in literature is problematic, because the taxonomic determination was mostly based just upon the morphology of the M_1 -surfaces, without regard to hypsodonty or sinuous line, which indicate the evolutionary standard too.

Unfortunately the type-material of this species just

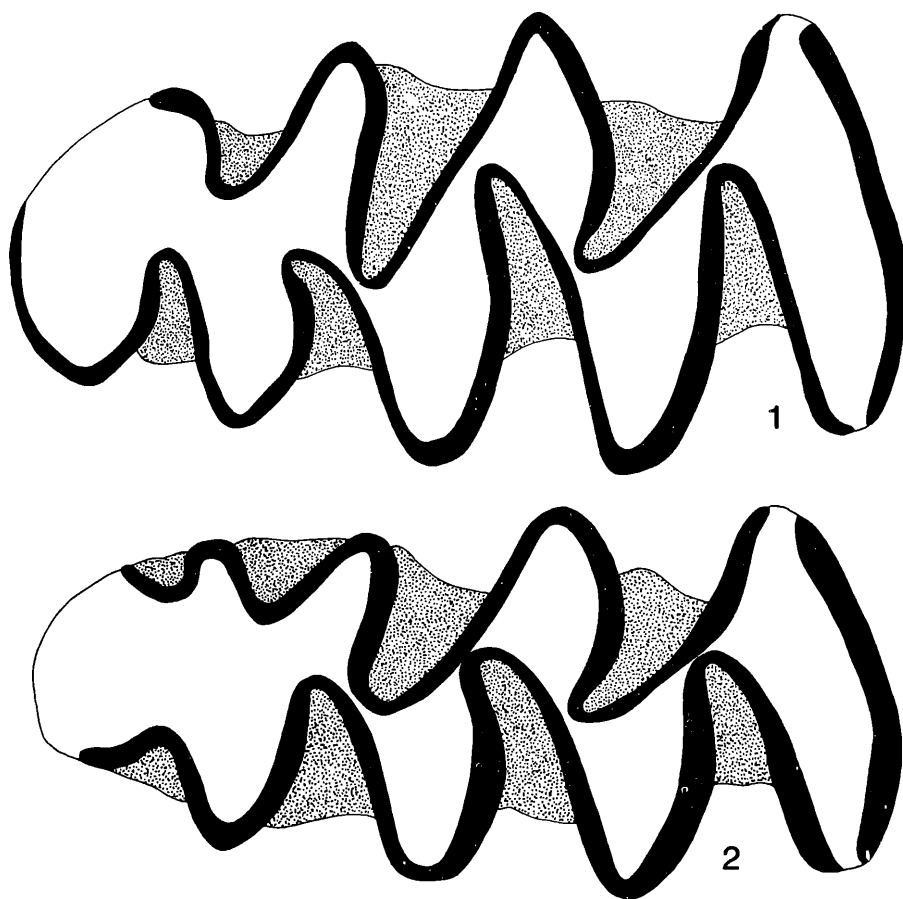


Abb. 28. Vergleich zwischen dem Holotyp von *Kislangia rex* (Ungarisches Nationalmuseum) und dem größten M_1 (dext.) von *Mimomys ostramosensis* aus Schernfeld. Vergrößerung: 28-fach

Comparison between the holotype of *Kislangia rex* (Hungarian National Museum) and the biggest M_1 (dext.) of *Mimomys ostramosensis* from Schernfeld. Enlargement: 28 x.

M_2 in situ), so daß wir nur die Kauflächenmerkmale der beiden Unterkiefermolaren zur Verfügung haben: Trotz der relativ weit fortgeschrittenen Abkautung trägt die M_1 -Kaufläche des Typusexemplares noch eine Insel sowie eine markante Mimomyskante, die Triangel sind aber schon ganz geschlossen. Einem ähnlichen Evolutionsniveau könnten die als *Mimomys pliocaenicus* beschriebenen Molaren aus Kadzielnia (Polen) angehören (vgl. KOWALSKI, 1958 und CHALINE, 1974), mit denen ein Vergleich deswegen schon angebracht erscheint, weil die Faunen von Kadzielnia und von Schernfeld chronologisch nicht weit voneinander liegen dürften. *M. pliocaenicus* aus Kadzielnia steht in den Dimensionen nicht weit hinter der Schernfelder Art zurück, doch zeigen die Buccalansichten des M_1 bei CHALINE (1974: 353, Fig. 11/3, 5 und 7), daß kein Prismosinuid entwickelt ist.

Vergleich mit *Mimomys (Kislangia) rex* KORMOS, 1934

Daß im „Ober-Pliozän“ eine zweite großwüchsige *Mimomys*-Linie existiert, wurde zum ersten Mal von KORMOS, 1934 behauptet. KORMOS begründete seinen *Mimomys rex* auf einige Kiefer und Molaren, die in den Dimensionen weit über *M. pliocaenicus* hinausgehen. Die M_1 weichen außerdem durch das Fehlen einer Insel-falte und durch eine „verkürzte“ Vorderkappe ab.

Da die Dimensionen im wesentlichen mit der Schernfelder *Mimomys*-Form übereinstimmen, vermuteten wir zuerst, daß *M. rex* auch in Schernfeld vorkommt. Ein

exists in form of the holotype (lower jaw with M_1 and M_2 in situ), so that for further investigations we only can study the characteristics of the chewing-surfaces. And in spite of the fact that those two molars are relatively worn already, the M_1 shows an islet and moreover a distinct Mimomyskante, whereas the triangles are completely closed. Of nearly the same standard of evolution could be the molars of Kadzielnia (Poland) which were determined as *M. pliocaenicus* (see KOWALSKI, 1958 and CHALINE, 1974). A comparison with the Polish material seems to be useful because there shouldn't be too much difference in age between the fauna of Schernfeld and of Kadzielnia. *M. pliocaenicus* from Kadzielnia is much smaller than the Schernfeld species but the buccal views of the M_1 which can be seen at CHALINE (1974:353, fig. 11/3, 5, 7) testify that there is no prismosinuid developed.

Comparison with *Mimomys (Kislangia) rex* KORMOS, 1934

The idea that two big *Mimomys*-lines existed during the Upper Pliocene was first mentioned by KORMOS, 1934. KORMOS gave reasons for *Mimomys rex* by some mandibles and molars which go beyond *M. pliocaenicus* dimensionally. Moreover the M_1 have no islets and they show a shortening of the anterior loop.

We first suggested, that *M. rex* should also be found in the Schernfeld material, because of similar dimensions. But a comparison with the holotype of *M. rex* (Abb. 28) shows important differences: The M_1 -surface is adequate

Vergleich mit dem Holotypus von *M. rex* (Abb. 28) läßt jedoch beträchtliche Unterschiede erkennen: Das M_1 -Kauflächenbild*) der Typusmandibel entspricht einem schon stark abgekauten Exemplar. Wir haben versucht, ein Schernfelder Exemplar von gleicher Länge (ca. 4,2 mm) und ähnlichem Abkautungsgrad zum Vergleich heranzuziehen. Folgende Unterschiede drängen sich sofort auf:

1. Die Kaufläche von *M. rex* ist viel breiter, die Synklinalen und Triangel sind daher schmaler und spitzer.
2. Die Mimomyskante fehlt.
3. Die Sl_3 ist viel tiefer und provergent.

Alle diese Merkmale können als progressiv betrachtet werden, die Differenzen sind so groß, daß eine artliche Übereinstimmung unwahrscheinlich ist.

Weitere Unterschiede finden wir am M_3 des Holotypus sowie an den beiden anderen durch KORMOS (1934) abgebildeten M_1 .

Der M_3 von *M. rex* hat den gleichen Evolutionsgrad wie der M_2 erreicht, indem alle Triangel geschlossen sind. Derartige Kauflächenbilder treten im Schernfelder Material (Abb. 24) – auch bei stark usierten M_3 – nicht auf.

Die beiden abgebildeten M_1 (die wir leider nicht studieren konnten) tragen eine Insel, aber keine Mimomyskante und eine kurze Vorderkappe. Auch wenn man einräumt, daß die von KORMOS zu *M. rex* gestellten Molaren nur ausgewählte Extremformen sind, während die kleineren, weniger evoluierten Molaren dem *M. pliocaenicus*-Kreis zugerechnet worden seien, bleibt der Unterschied, daß derartige Kauflächenbilder im Schernfelder Material überhaupt nicht vorkommen. M_1 ohne Mimomyskante (Abb. 24, Fig. 4) sind hier sehr selten, ihre Vorderkappe ist jedoch schmal und wird durch relativ seichte Synklinale Sb_3 und Sl_4 nur mäßig abgeschnürt. Die besprochenen Differenzen sind so gewichtig, daß eine taxonomische Zuordnung nicht möglich erscheint.

Vergleich mit *M. (Kislangia) praerex* RABEDER, 1981 aus Stranzendorf G

Das bisher von dieser Art vorliegende Material ist zwar sehr klein (2 M_1 , 2 M^1), reicht aber zur Feststellung aus, daß ihr Evolutionsniveau viel niedriger war als das der Schernfelder Art: Der PA-Index des M^1 ist wesentlich kleiner, wie aus dem Sinogramm Abb. 27 eindeutig hervorgeht.

Vergleich mit *Mimomys „savini“* HINTON aus Kamyk

Ein von CHALINE (1974:353) abgebildeter M_1 aus Kamyk dürfte ebenfalls zu *M. ostramosensis* gehören. Nach dem Kauflächenbild, den Dimensionen und der Linea sinuosa (mit hohem Prismosinuid) steht diese Form der Schernfelder Art sehr nahe.

Anmerkung: Diese *Mimomys*-Form aus Kamyk wurde von RABEDER (1981:309, Abb. 181) *irrtümlich* der Fauna von Kadzielnia zugeordnet und als „*Mimomys (Kislangia) kadzielniae* n. sp.“ = *nomen nudum* bezeichnet.

*) Für die Möglichkeit dieser Zeichnung danken wir Herrn Prof. Dr. D. Janossy, Ungarisches Nationalmuseum, Budapest.

to a strongly worn specimen. (Thanks to Prof. Dr. D. Janossy it became possible to draw that tooth!).

We tried to compare a Schernfeld molar of the same length (about 4,2 mm) and of nearly the same chewing-stage and came to the following striking differences:

1. The chewing-surface of *M. rex* is very much broader, and that is why the reentrant folds and triangles are slimmer and more pointed.
2. No Mimomyskante.
3. Sl_3 is much deeper and provergent.

Those characteristics can be taken as progressive. The differences are that high that it seems to be improbable to regard all molars as representatives of just one species.

More differences we can find if we look at the M_3 -holotype or at those two M_1 shown by KORMOS (1934).

That M_3 of *M. rex* reached the evolutionary standard of M_2 can be seen in the closed triangles. Such chewing surfaces don't appear in Schernfeld, even if one looks at strongly worn teeth. Those two figured M_1 (which we were unfortunately not able to study) possess an islet but no Mimomyskante or shortened anterior loop. Even if we assume that those molars that were described as *M. rex* by KORMOS are extreme variants, while the smaller molars of lower evolution belong to *M. pliocaenicus*, there still remains the striking difference, that those forms don't appear in Schernfeld at all.

M_1 without Mimomyskante (Abb. 24, Fig. 4) are rare, their anterior loop however is slim and not completely separated by Sb_3 and Sl_4 , which are just moderate.

The cited differences are too big to draw taxonomic consequences.

Comparison with *M. (Kislangia) praerex* RABEDER, 1981 from Stranzendorf G

Although there exist just a few molars (2 M_1 , 2 M^1) which belong to that species, it is enough to testify the much lower degree of evolution compared to the Schernfeld species. The PA-index for M^1 is obviously lower, as can be seen in the sinogram Abb. 27.

Comparison with *Mimomys „savini“* HINTON from Kamyk

One of the M_1 from Kamyk, figured by CHALINE (1974:353) probably belongs to *M. ostramosensis* too. Chewing surface, dimension and sinuous line (with high prismosinuid) are closely related to the Schernfeld species.

Comment: The *Mimomys*-variant from Kamyk was meant to be "*Mimomys (Kislangia) kadzielniae* n. sp." = *nomen nudum* by mistake (RABEDER, 1981:309).

SUBGENUS n.

Mimomys tornensis JANOSSY & VAN DER MEULEN, 1975

(Abb. 29–37, Tab. 12)

- 1967 *Mimomys newtoni* F. MAJOR; F. HELLER, Die Wühlmäuse . . . 202.
 1975 *Mimomys tornensis* n. sp.; JANOSSY & VAN DER MEULEN, On *Mimomys* . . . 385–386, Fig. 4–7.
 1981 *Mimomys tornensis* JANOSSY & VAN DER MEULEN, 1975; G. RABEDER, Die Arvicoliden . . . 172–175, partim
 1983 *Mimomys (Cseria) newtoni tornensis* (JANOSSY & VAN DER MEULEN, 1975); O. FEJFAR & I. HORACEK, Zur Entwicklung . . . 143–144.
 1986 *Mimomys tornensis* JANOSSY & VAN DER MEULEN, 1975; G. RABEDER, Herkunft . . . 350–367.

Untersuchtes Material/studied material: 250 M₁, 50 M₂, 40 M₃, 50 M¹, 40 M² und 200 M³

B e s c h r e i b u n g . Die häufigsten Molaren des Schernfelder Materials sind an ihrer extremen Hypsodontie, die bis zur Wurzellosigkeit reicht, sowie an mächtigen Einlagerungen von Synklinalzement erkennbar. Ihre systematische Stellung und die Bedeutung für die Herkunft der Gattung *Microtus* wurde schon ausführlich erläutert (RABEDER, 1986), sodaß wir uns hier auf eine kurze Beschreibung beschränken können.

O c c l u s a l f l ä c h e n .

M₁ Die Kaufläche des M₁ besteht aus dem Lobus posterior, mindestens drei abgeschlossenen Dreiecken T1–T3 und dem polymorphen Anteroconid-Komplex. An juvenilen und frühadulten Kauflächen sind mitunter auch Konfluenzen zwischen den Dreiecken T1 und T2 oder T2 und T3 beobachtbar; es ergeben sich so starke Ähnlichkeiten zu den M₁ von *Mimomys pitymyoides*-Morphotyp r2, vgl. Abb. 41 und Abb. 43. Die sehr starke Hypsodontie sowie der reichliche Synklinalzement erweisen sich so als die entscheidenden Kriterien für die Trennung der beiden Arten. Abb. 30 zeigt alle auftretenden Morphotypen des Anteroconid-Komplexes nach morphodynamischen Gesichtspunkten geordnet. Dieses Schema stimmt weitgehend mit dem morphodynamischen Schema von *Microtus pliocaenicus* überein; es zeigt sich im Auftreten primitiver Morphotypen „*Mimomys*“ und „*praemalezi*“ und im Fehlen progressiver Formen wie „*nivalinus*“, „*praevalidens*“ und „*ratticeps*“ ursprünglicher (vgl. RABEDER, 1981, 1986. MAIS & RABEDER, 1984), was auf das höhere geologische Alter zurückzuführen ist.

Nach den Morphotypen-Frequenzen dominiert der Morphotyp „*pliocaenicus*“ bei weitem. Morphotypen mit progressiven Elementen (Ab 4, provergenter Sl4, Al5) spielen nur eine untergeordnete Rolle. Überraschend ist das Vorkommen von Exemplaren, bei denen der „*Microtus-Schritt*“ (d.h. die Abtrennung der Dreiecke T4 und T5 durch die provergente Sl3) schon erfolgt ist. Damit tritt hier ein Merkmal mit immerhin schon 7,5 % (*mesonivalis* + *praeratticeps*) auf, das erst im Mittelpleistozän dominant wird.

M₂ (Abb. 32). Die Kaufläche des M₂ variiert nur in bezug auf die mehr oder weniger tief einschneidende Sl1, während die Sl3 stets ganz seicht bleibt. Die hier verwendete Morphotypen-Gliederung entspricht wiederum der von *Microtus pliocaenicus* (s. RABEDER, 1981:198). Die Morphotypen A1 (T1–2 breit konfluent), A1/2 (Übergangstyp) und A2

D e s c r i p t i o n The most frequent molars of the Schernfeld material can be distinguished by their extreme hypsodonty which can even reach rootless stages, and by the presence of lots of cement. Their systematic position and their meaning for the origin of *Microtus* have already been discussed (RABEDER, 1986) in full length so there is no need to go into details here.

C h e w i n g s u r f a c e s :

M₁ The surface of M₁ consists of a posterior loop, at least three closed triangles T1–T3 and a polymorph anterior loop. At juvenile and early-adult surfaces from time to time confluences between the triangles T1 and T2 or between T2 and T3 can be observed; so we state close affinities to the M₁ morphotypes r2 (see Abb. 41) of *Mimomys pitymyoides*.

Extreme hypsodonty and plenty of cement are therefore the characteristics that lead to a separation of those two species. Abb. 30 shows all appearing morphotypes of the anterior loop, arranged under morphodynamic aspects. This morphodynamic scheme shows close relations to that of *Microtus pliocaenicus*; the appearance of primitive types as „*Mimomys*“ and „*praemalezi*“ and the lack of progressive variants as „*nivalinus*“, „*praevalidens*“ and „*ratticeps*“ testify the more original character (see RABEDER, 1981, 1986; MAIS & RABEDER, 1984) which can be explained by the older geological age.

A quantitative analysis of the morphotypes shows a clear dominance of the type „*pliocaenicus*“. Morphotypes with progressive details (Ab 4, Sl4 provergenter Al5) are just of secondary importance. But surprisingly we notice specimens at the same time where the „*Microtus-Schritt*“ already has taken place (that means: separation of the triangles T4 and T5 by provergenter Sl3). This feature here already appears to 7,5 % (*mesonivalis* + *praeratticeps*) it becomes dominant not before the Middle Pleistocene.

M₂ (Abb. 32). The surface of M₂ varies only with regard to more or less deepened Sl2, whereas Sl3 stays just slightly deepened. The here used classification of morphotypes is the same that was already used for *Microtus pliocaenicus* (see RABEDER, 1981:198). The morphotypes A1 (T1–2 broadly confluent), A 1/2 (transitional form) and A2 (T1–2-

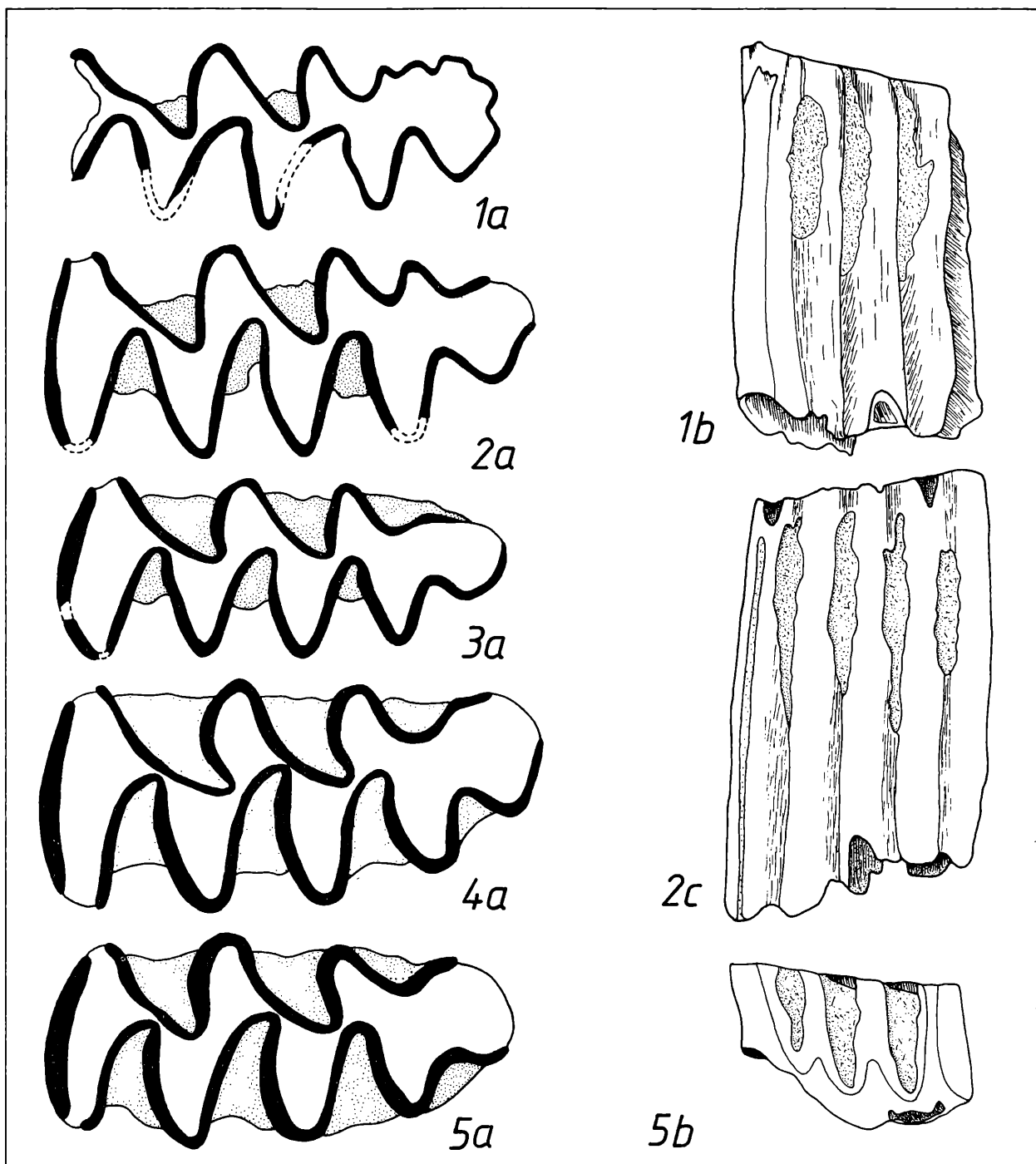


Abb. 29. Abkautstadien des M_1 (sin.) von *Mimomys tornensis* aus Schernfeld.
Chewing stages of M_1 (sin.) of *Mimomys tornensis* from Schernfeld.

Fig. 1 = Juvenilstadium 1: wurzellos, Vorderkappe mit welligem Verlauf des Schmelzbandes, Anterosinuid von der Abkautung noch nicht erfaßt, Sf 1/30. Fig. 2 = Juvenilstadium 2: wurzellos, Anterosinuid- und Hyposinuid-Spitze noch erhalten, Sf 1/36 (invers). Fig. 3 = Adultstadium 1: wurzellos, alle Sinuide sind als schmelzfreie Streifen entwickelt, Sf 8/33 (invers). Fig. 4 = Adultstadium 2: wurzellos, aber einige Synklinalen sind basal schon abgeschlossen, Sf 8/31. Fig. 5 = Senil, merorhiz, Sf 8/5 (invers). a = occlusal, 28-fach; b = buccal, 14-fach; c = lingual, 14-fach.

Fig. 1 = Juvenile stage 1: rootless, anterior loop with wavy course of enamel band, anterosinuid not yet seized of wearing out by using, Sf 1/30. Fig. 2 = Juvenile stage 2: rootless, top of anterosinuid and hyposinuid already seized of wearing out by using, top of hyposinuid yet conserved, Sf 1/36 (invers). Fig. 3 = Adult stage 1: rootless, all sinuoids developed as enamel-free stripes, Sf 8/33 (invers). Fig. 4 = Adult stage 2: rootless, but some synclinals are already finished basally, Sf 8/31. Fig. 5 = Senile, merorhiz, Sf 8/5 (invers). a = occlusal, 28 x; b = buccal, 14 x; c = lingual, 14 x.

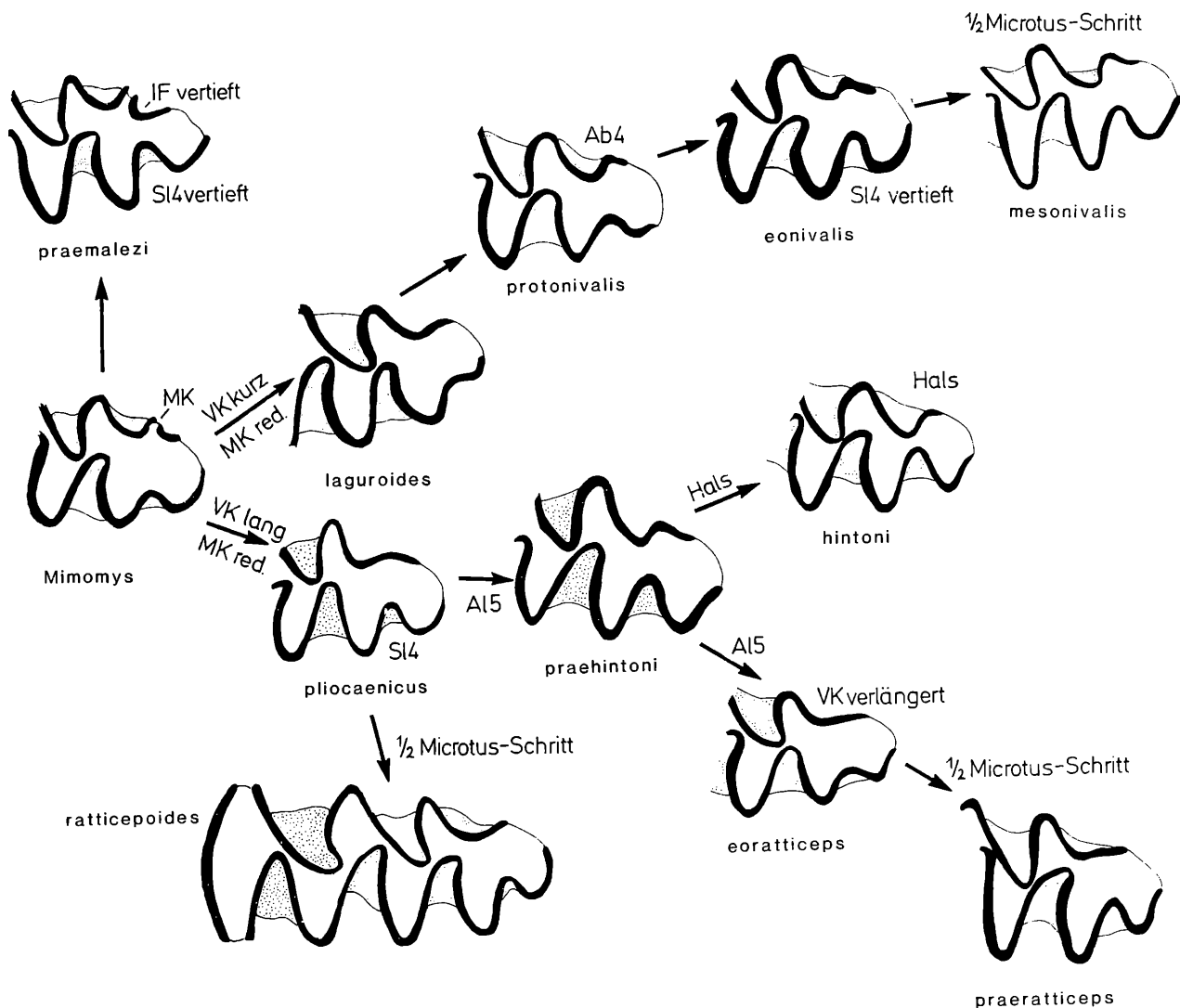


Abb. 30. Morphodynamisches Schema des M₁-Anteroconid-Komplexes (sin.) von *Mimomys tornensis* aus Schernfeld. Morphodynamic scheme of M₁-anteroconid-complex (sin.) of *Mimomys tornensis* from Schernfeld.

Abk.: IF = Inselfalte, MK = Mimomyskante, VK = Vorderkappe, red. = reduziert.
 Abbr.: IF = islet fold, MK = Mimomyskante, VK = anterior cap, red. = reduced.

(T1–2-Konfluenz stark eingengt) treten in den Prozentsätzen 47,5 %, 17,5 % und 35 % (n = 40) auf.

confluence narrowed) appear to 47,5 %, 17,5 % respectively 35 % (n = 40).

M₃ (Abb. 32). Die Occlusalfläche des M₃ entspricht in 100 % dem Morphotyp „pliocaenicus“ bei *Microtus* (s. RABEDER, 1981:198). Es gibt also weder Reduktionen noch eine Vertiefung der Sb2.

M₃ (Abb. 32). The chewing surface of M₃ is corresponding to 100 % with the morphotype „pliocaenicus“ at *Microtus* (see RABEDER, 1981:198). This means there is no reduction or deepening of Sb2.

M¹ (Abb. 32). Auch die M¹-Kauflächen zeigen ein urtümliches Gepräge, indem Exemplare mit schwach vertiefter Sl3 (Morphotyp A/B) mit nur 10 % auftreten und der Morphotyp B völlig fehlt (vgl. RABEDER, 1981:200).

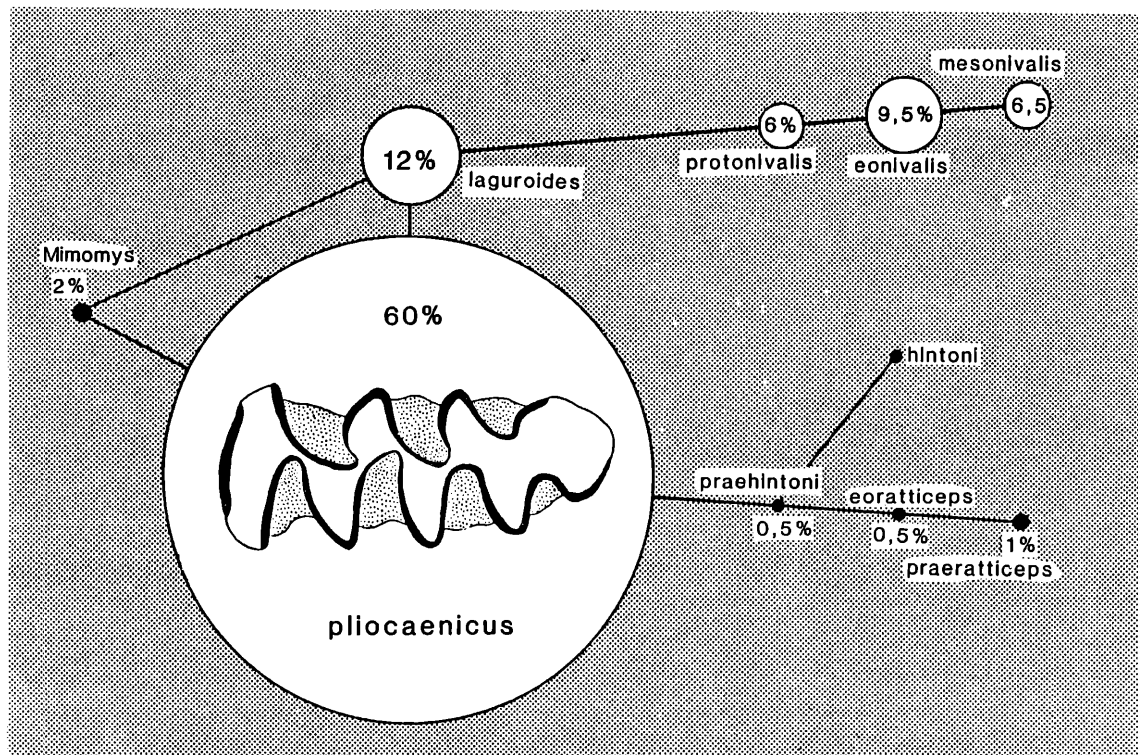
M¹ (Abb. 32). Also the M¹-surfaces show an original shape, as specimens with a weakly deepened Sl3 morphotype A/B appear to only 10 % and morphotype B is missing at all (see RABEDER, 1981:200).

M² (Abb. 32). Ganz ähnliche Verhältnisse finden wir beim M². Auch hier dominiert der ursprüngliche Morphotyp A (ohne Sl3), nur 22 Prozent gehören dem Übergangstyp A/B (Sl3 seicht) an, (vgl. RABEDER, 1986:355, Abb. 3).

M² (Abb. 32). A similar situation we can observe, if we look at the M². Also in this case the original morphotype A (without Sl3) is dominating, whereas 22 % belong to the transitional type A/B (Sl3 slightly), (see RABEDER, 1986:355, Fig. 3).

M³ (Abb. 32–34). Im Vergleich zum M₁ zeigt sich der

M³ (Abb. 32–34). Compared to the M₁, the chewing



MIMOMYS tornensis, SCHERNFELD

Abb. 31. Morphotypenfrequenzen des M₁. / Frequencies of M₁-morphotypes.

Abb. 32. Kauflächenbilder der Molaren (excl. M₁) von *Mimomys tornensis* aus Schernfeld.
Chewing surfaces of molars (excl. M₁) of *Mimomys tornensis* from Schernfeld.

- Fig. 1–3. Morphotypen des M₂ (sin.). – Fig. 1 = Morphotyp A1 (Triangel T1 und T2 breit konfluent), Sf 49/41. Fig. 2 = Morphotyp A 1/2, Sf 49/1. Fig. 3 = Morphotyp A2 (T1–T2-Verbindung eingengt), Sf 49/3.
- Fig. 4–5. Abkautungsstadien des M₃ (sin.). – Fig. 4 = juvenil, wurzellos, Sf. 50/25. Fig. 5 = stark abgekaut, bewurzelt, die Vorderwurzel sitzt acrorhiz dem Incisiv auf (Fig. 5 b), Sf 50/21.
- Fig. 6–7. Abkautungsstadien des M¹ (sin.). – Fig. 6 = adult, wurzellos, Sf 51/1 (invers). Fig. 7 = seril, merorhiz (Pulpa basal weitgehend abgeschlossen, aber keine Wurzelbildung, s. Fig. 7c–d), Sf 51/7 (invers).
- Fig. 8–9. Morphotypen des M² (sin.). – Fig. 8 = Morphotyp A (SI3 ganz seicht), Sf 17/2 (invers). Fig. 9 = Morphotyp A/B (SI3 vertieft, Sf 17/6 (invers).
- Fig. 10–15. Morphotypen des M³ (sin.). – Fig. 10 = Morphotyp „mit Insel“, juvenil, Sf 35/10. Fig. 11 = Morphotyp „mit Insel“, adult, Sf 9/16 (invers). Fig. 12 = Morphotyp eosimplex (SI3 vertieft), Sf 9/3. Fig. 13 = Morphotyp eo-oconomus (mit Sb3 und Ab4), Sf 9/5. Fig. 14 = Morphotyp protosimplex (SI3 vertieft und postvergent), Sf 9/35. Fig. 15 = Morphotyp praesimplex (mit A14), Sf 21/39 (invers).
a = occlusal, 28-fach; b = buccal; c = lingual; d = basal; b, c, d: 14-fach.
- Fig. 1–3. Morphotypes of M₂ (sin.). – Fig. 1 = Morphotype A1 (triangles T1 and T2 broadly confluent), Sf 49/41. Fig. 2 = Morphotype A 1/2, Sf 49/1. Fig. 3 = Morphotype A2 (T1–T2-confluence narrowed), Sf 49/3.
- Fig. 4–5. Chewing stages of M₃ (sin.). – Fig. 4 = juvenile, rootless, Sf 50/25. Fig. 5 = strongly used, rooted, the anterior root acrorhiz sitting upon the incisor (Fig. 5 b), Sf 50/21.
- Fig. 6–7. Chewing stages of M¹ (sin.). – Fig. 6 = adult, rootless, Sf 51/1 (invers). Fig. 7 = senile, merorhiz (pulp basally further finished, but no roots, s. Fig. 7c–d), Sf 51/7 (invers).
- Fig. 8–9. Morphotypes of M² (sin.). – Fig. 8 = Morphotype A (SI3 only shallowed), Sf 17/2 (invers). Fig. 9 = Morphotype A/B (SI3 deepened), Sf 17/6 (invers).
- Fig. 10–15. Morphotypes of M³ (sin.). – Fig. 10 = Morphotype "with islet", juvenile, Sf 35/10. Fig. 11 = Morphotype "with islet", adult, Sf 9/16 (invers). Fig. 12 = Morphotype eosimplex (SI3 deeped), Sf 9/3. Fig. 13 = Morphotype eo-oconomus (with Sb3 and Ab4), Sf 9/5. Fig. 14 = Morphotype protosimplex (SI3 deepened and postvergent), Sf 9/35. Fig. 15 = Morphotype praesimplex (with A14), Sf. 21/39 (invers).
a = occlusal, 28 x; b = buccal, c = lingual, d = basal; b, c, d: 14 x.

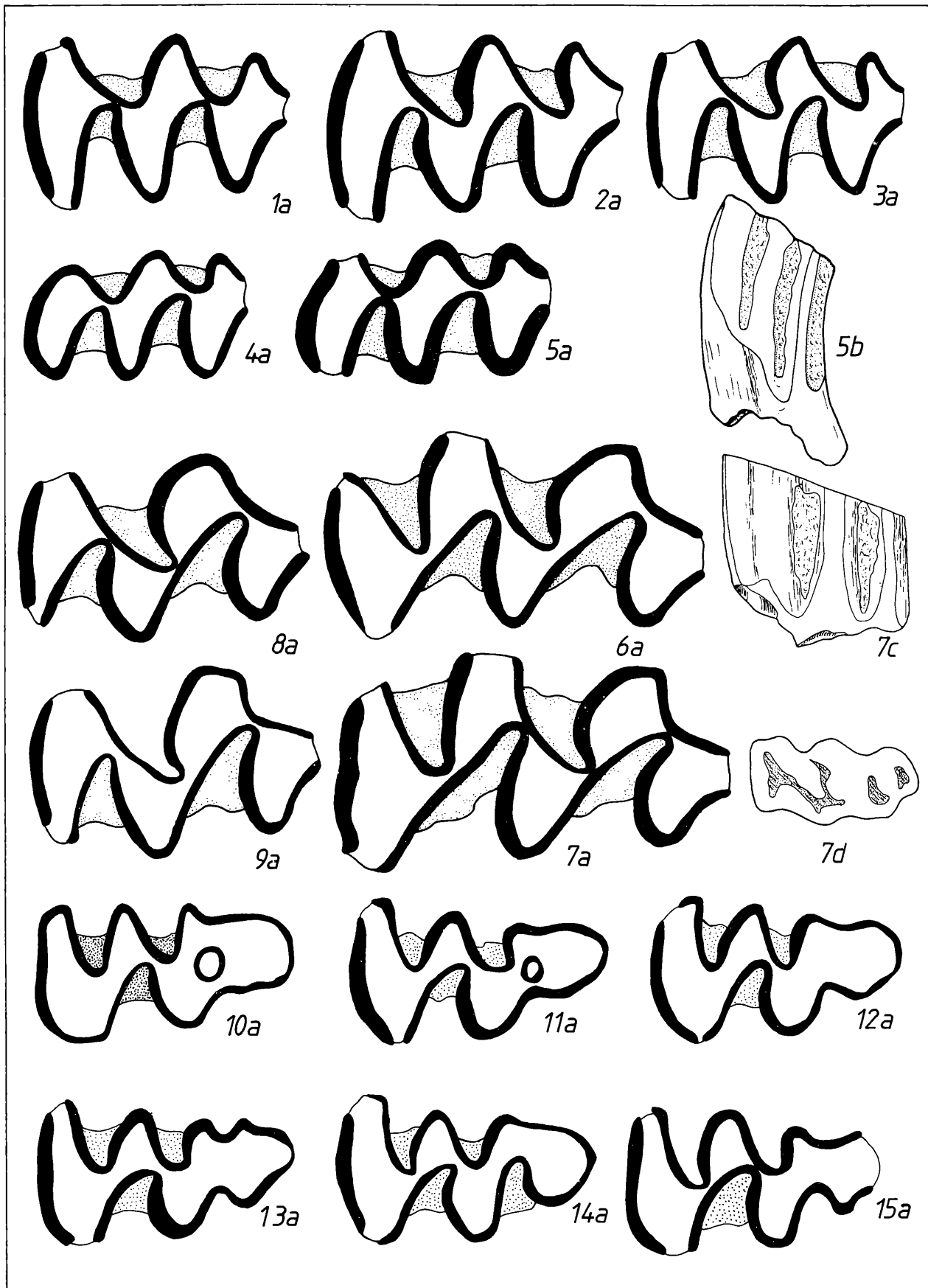


Abb. 32. Legende siehe Seite 173!

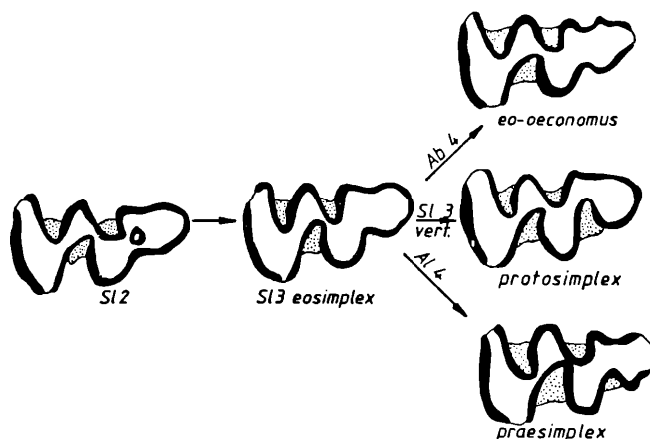


Abb. 33. Morphodynamisches Schema der M³-Kaufläche / Morphodynamic scheme of M³ surface.

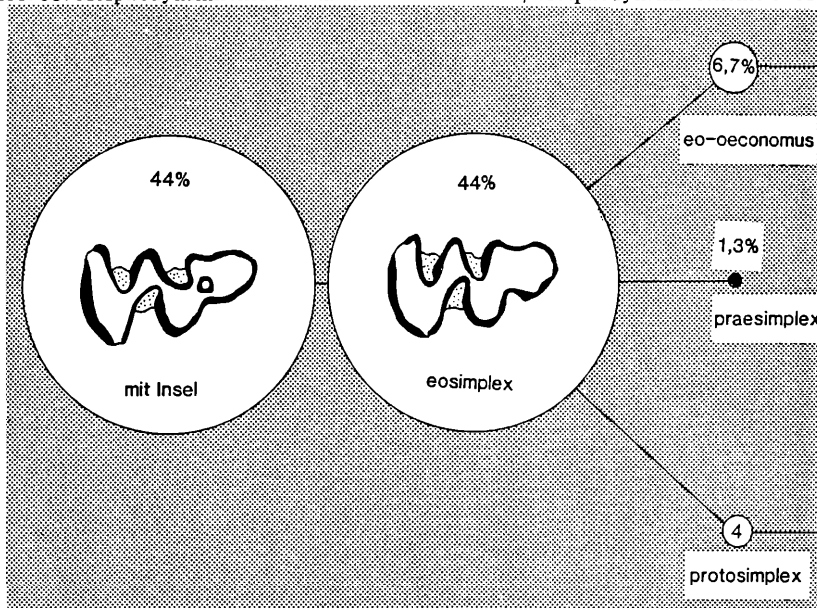


Abb. 34. Morphotypen-Frequenzen des M³ von *Mimomys tornensis* aus Schernfeld.
Frequencies of M³-morphotypes of *Mimomys tornensis* from Schernfeld.

M³ in seinem Kauflächenbild primitiver und weniger variabel. Es können lediglich fünf Morphotypen unterschieden werden, von denen die zwei häufigsten, „mit Insel“ und „eosimplex“, nur zwei verschiedene Abkautstadien repräsentieren. Die progressiveren Morphotypen sind noch selten, zeigen aber den Weg zum biharischen *Microtus pliocaenicus*.

Linea sinuosa (Abb. 35). Die Sinus und Sinuide sind sehr hoch und schmal; in ihrer relativen Höhe zueinander entsprechen sie dem *Mimomys*-Muster, d.h. Hyposinuid > Hyposinulid > Protosinus > Anterosinus > Anterosinulus.

Da die Spitzen der Sinusbildungen von der Abkautung früher erfaßt werden, bevor die Basis der Synklinalen ge-

surfaces of M³ are more primitive and of less variability. There are no more than five morphotypes to distinguish, two of them, "with an islet" and "eosimplex", are the most frequent ones here, but they only represent two different chewing stages. Progressive forms rarely appear, but they are leading to the Biharian *Microtus pliocaenicus*.

Sinuosa line (Abb. 35). The sinus and sinuids are very high and slim; their relative height corresponds with the *Mimomys*-pattern, it means hyposinuid > hyposinulid > protosinus > anterosinus > anterosinulus.

Because the peaks are chewed away before the base of the reentrant folds was built, on M¹, M₁ and M₂ we can only appraise the real values for sinus-height and

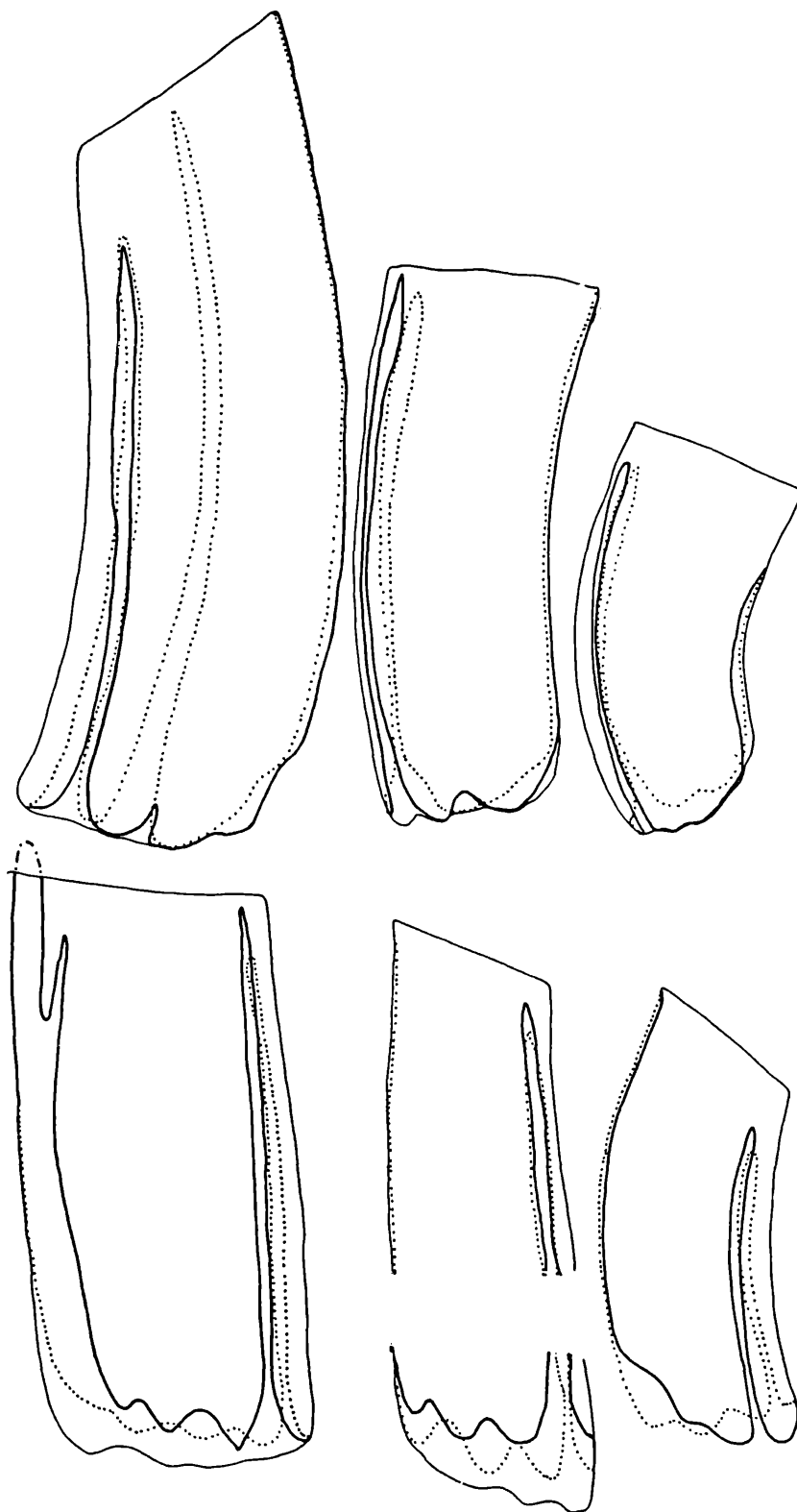


Abb. 35. Linea sinuosa von *Mimomys tornensis* aus Schernfeld. / Sinuous line of *Mimomys tornensis* from Schernfeld.

Fig. 1 = M^1 rekonstruiert aus Sf/5117 (juvenil) und Sf 51/7 (senil), Fig. 2 = M^2 Sf 40/37, Fig. 3 = M^3 , Sf 9/15, Fig. 4 = M_1 rekonstruiert aus Sf 40/39 (juvenil) und Sf 1/25 (adult), Fig. 5 = M_2 rekonstruiert aus Sf 40/38 (juvenil) und Sf 49/26 (adult), Fig. 6 = M_3 , Sf 50/30. Vergrößerung: 14-fach.

Fig. 1 = M^1 reconstructed from Sf 51/17 (juvenile) and Sf 51/7 (senile), Fig. 2 = M^2 Sf 40/37, Fig. 3 = M^3 Sf 9/15, Fig. 4 = M_1 reconstructed from Sf 40/39 (juvenile) and Sf 1/25 (adult), Fig. 5 = M_2 reconstructed from Sf 40/38 (juvenile) and Sf 49/26 (adult), Fig. 6 = M_3 Sf 50/30. Enlargement: 14 x.

bildet war, sind an den M^1 , M_1 und M_2 die wirklichen Höhen der Sinusbildungen und somit auch die Indices nur abschätzbar. Bei den M^2 , M^3 und M_3 gibt es jedoch Exemplare mit vollständig erhaltener Linea sinuosa. Offenbar erfolgt bei diesen Molaren der Schmelzabschluß ontogenetisch früher.

Auch nach der Linea sinuosa ist erkennbar, daß hier eine *Mimomys*-Art vorliegt, die knapp vor der Erreichung der Wurzellosigkeit steht.

W u r z e l n Die Entstehung der Wurzellosigkeit konnte an den M_1 von *Mimomys tornensis* eindrucksvoll dokumentiert werden (RABEDER, 1986). Die gleichen Wurzelbildungs-Stadien (juvenil, arhiz, merorhiz und rhizodont) können auch an den anderen Molaren registriert werden. Dabei zeigt sich, daß die ontogenetische Verzögerung der Wurzelbildung von vorne nach hinten fortschreitet, d.h. die Anzahl bewurzelter M_3^3 ist wesentlich höher als die der rhizodonten M_1^1 . Bei den M_1 beträgt der Anteil wurzelloser Exemplare immerhin schon 19,2 %, d.h. der Morphotyp „deucalion“ erreicht schon fast ein Fünftel (s. RABEDER, 1986, Tab. 2).

Das merorhize Stadium (Schmelzbasis abgeschlossen, aber ohne Wurzel) dominiert mit über 60 %; es tritt nicht nur bei hochkronigen, sondern auch bei stark abgekauten Zähnen auf (s. Abb. 3, Fig. 5 b und Fig. 7 c–d) und ist so als echte Zwischenstufe zwischen den bewurzelten *Mimomys*- und den wurzellosen *Microtus*-Molaren anzusehen.

Tabelle 12. Molaren-Maße von *Mimomys tornensis* aus Schernfeld
Molar measurements of *Mimomys tornensis* from Schernfeld.

| | Variationsbreite | Mittelwert | n |
|-----------------------|--------------------|--------------|--------|
| M_1 occlusale Länge | 2,33– 3,04 | 2,66 | 214 |
| | A/L-Index | 34,5 – 44,8 | 39,22 |
| | Hyposinulid-Höhe | 3,77– > 4,95 | > 4,49 |
| | HH-Index | – | > 5,90 |
| M_2 occlusale Länge | 1,56– 1,93 | 1,73 | 50 |
| | HH-Index | – | > 5,47 |
| M_3 occlusale Länge | 1,33– 1,66 | 1,47 | 40 |
| | HH-Index | 2,90– > 4,35 | > 3,60 |
| M^1 occlusale Länge | 2,12– 2,67 | 2,32 | 40 |
| | Anterosinulus-Höhe | 4,23– > 5,10 | > 4,67 |
| | PA-Index | – | > 7,30 |
| M^2 occlusale Länge | 1,72– 2,02 | 1,88 | 40 |
| | PA-Index | – | > 7,00 |
| M^3 occlusale Länge | 1,33– 1,79 | 1,67 | 100 |
| | PA-Index | 4,86– > 5,70 | > 5,26 |

S c h m e l z b a n d (Abb. 36) schwach pachyknem, d.h. die leeseitigen Schmelzbandabschnitte sind nur wenig dicker als die lufseitigen; es liegt also das typische *Mimomys*-Muster vor, doch gibt es offensichtlich schon Reduktionen in der Schmelzdicke, was mit der schon fast erreichten Wurzellosigkeit zusammenhängen dürfte.

therefore the indexes too.

At the M^2 , M^3 and M_3 however there still are specimens with complete sinuous lines. Obviously at those molars the enamel base was built ontogenetically earlier. Also the sinuous line indicates, that this species of *Mimomys* is just before giving up root-development.

R o o t s How the rootless forms developed could be clearly demonstrated at the M_1 of *Mimomys tornensis* (RABEDER, 1986). Comparable root-stages (juvenile, arhiz, merorhiz and rhizodont) can also be seen at other molars. It can be shown, that the ontogenetic retardement of building roots is proceeding from front to rear which implicates, that there are much more rooted M_3^3 than rhizodont M_1^1 .

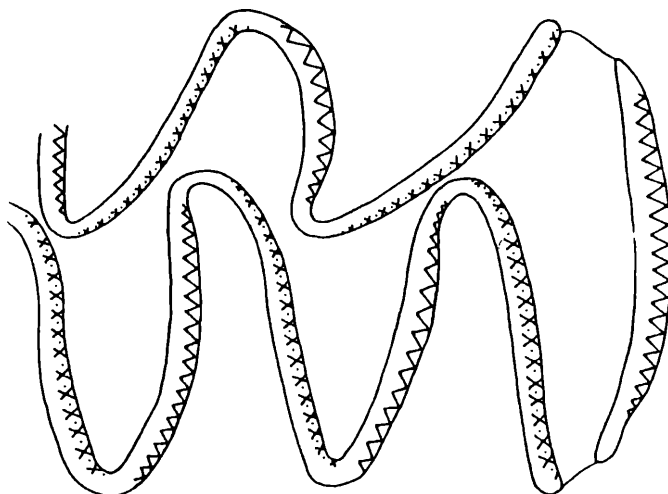
At the M_1 rootless specimens already exist to 19.2 % which means the "deucalion"-type reaches nearly one fifth (s. RABEDER, 1986, Tab. 2).

With more than 60 % the merorhiz stage (enamel-base closed, but without root) is dominating; it appears at high-crowned as well as at strongly used teeth (see Abb. 3, fig. 5b, 7c–d) and therefore it has to be regarded as a real transitional form between rooted *Mimomys* and rootless *Microtus* molars.

The e n a m e l b a n d is weakly pachyknem, which means the lee-side sections are just a little thicker than those of the luff-side. So there is a typical *Mimomys*-differentiation, but obviously combined with beginning reduction of enamel which might be connected with an almost reached persistent growth.

Abb. 36. Schmelzmuster eines M_1 (dext.) von *Mimomys tornensis* aus Schernfeld. Dargestellt ist der Lobus posterior sowie die Triangel 1 bis 3, Sf 48/2.

Schmelzmuster of M_1 (dext.) of *Mimomys tornensis* from Schernfeld. Lobe posterior and triangles 1–3 are pictured Sf 48/2.



Zement Senile, adulte, z. T. auch juvenile Molaren haben reichlich Zement in den Synklinalen eingelagert. Die Menge an Synklinalzement nimmt ontogenetisch deutlich zu; dazu kommt noch eine relativ dicke Schicht von Antiklinalzement (= Wurzelzement), der die schmelzfreien Stellen der Sinusbildungen überzieht.

Zusammengehörigkeit Für die M_1 wurde die Einheitlichkeit durch die Morphotypen-Analyse schon hinlänglich dargestellt (RABEDER, 1986), die übrigen Molaren lassen sich nach folgenden Kriterien zuordnen:

- o Hypsodontie und Linea sinuosa sehr weit fortgeschritten
- o reichlich Zement in den Synklinalen, auch juvenile Zähne mit Zement
- o die meisten Synklinalen (v.a. aber die Sl2) sind gleichmäßig vergent und schneiden relativ tief ein, sodaß geschlossene Triangel entstehen
- o Dimensionen mittelgroß

Die ersten drei Merkmale erlauben meist eine Abtrennung von den etwa gleich großen Molaren von *Mimomys pitymoides*. Nur bei Zahnkeimen und senilen, bewurzelten Molaren besteht manchmal die Schwierigkeit der Zuordnung.

Systematische Stellung. Mit Ausnahme der Schmelzinsel am M_1 sind alle typischen *Mimomys*-merkmale vorhanden, insbesondere Schmelzmuster, Zahl der Synklinalen, Insel am M^3 , Linea sinuosa und Wurzeln (wenn auch nur zum Teil), sodaß einer Zuordnung zum Genus *Mimomys* nichts im Wege steht. Zweifellos liegt hier ein hochevoluierter Angehöriger einer *Mimomys*-Linie vor, der kurz vor der Transformation in ein wurzelloses Genus steht.

Vergleich mit *Mimomys tornensis* JANOSSY & VAN DER MEULEN aus Osztramos 3

Die in der Originalpublikation abgebildeten Stücke der Typuserie passen alle gut in die oben beschriebene

Cement Senile, adult and partly juvenile molars too possess lots of cement in their reentrant folds. Cement is increasing ontogenetically and in addition a relatively thick layer of anticlinal-cement (= root cement) is covering those parts of the sinus formations which are free of enamel.

Homogeneous The uniformity of the M_1 has already been demonstrated in detail by the analysis of morphotypes (RABEDER, 1986). All other molars can be classified by the following criteria:

- o hypsodonty and sinuous line evolved
- o plenty of cement in the reentrant folds, even juvenile forms show cementfillings
- o most of the reentrant folds (but especially Sl2) are equally vergent and cut in relatively deep, so that the triangles get closed
- o medium-sized dimensions

In most cases the first three of the features mentioned above allow a separation from *Mimomys pitymoides* which is nearly of the same size. Only dental-pulps and senile rooted molars are sometimes hard to classify.

Systematic position With exception of the islet on the M_1 , all other typical *Mimomys*-characteristics are present, especially the enamel-pattern (Schmelzmuster), number of reentrant-folds, islet on M^3 , sinuous line and (even if only partly) roots.

So finally nothing speaks against a belonging to the genus *Mimomys*.

Without any doubt we have a highly evolved member of a *Mimomys*-line here, that stands close before the transformation into a rootless genus.

Comparison with *Mimomys tornensis* JANOSSY & VAN DER MEULEN from Osztramos 3

The published drawings of the original type-specimens fit very well to the variability mentioned above: the M_1

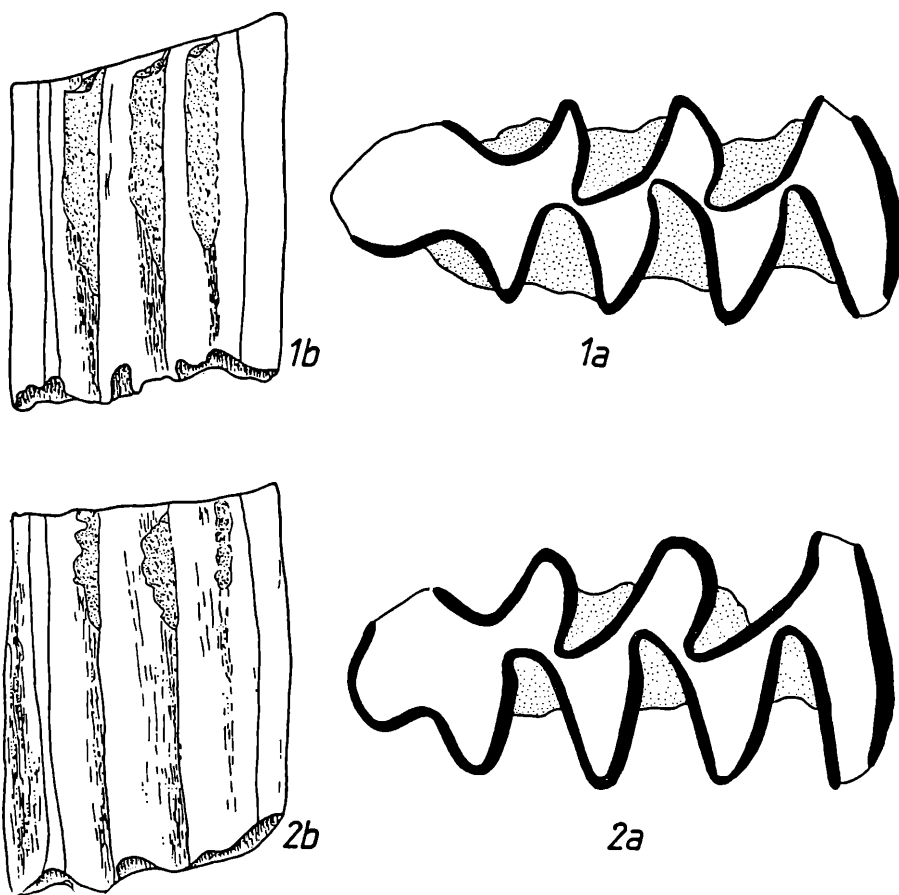


Abb. 37.

Vergleich eines wurzellosen M_1 (dext.) von *Mimomys tornensis* (Morphotyp „deucalion“) mit einem M_1 von *Microtus pliocaenicus*.

Fig. 1 = DA 2 C₁ 11/27, Deutsch-Altenburg 2

Fig. 2 = Sf 18/13, Schernfeld
a = occlusal, 28-fach, b = buccal, 14-fach.

Comparison of rootless M_1 (dext.) of *Mimomys tornensis* (morphotype "deucalion") with one M_1 of *Microtus pliocaenicus*

Variabilität: die M_1 entsprechen den Morphotypen „*pliocaenicus*“ und „*protonivalis*“, der M^3 des Typusexemplars kann als „*protosimplex*“ bezeichnet werden, die M_2 -Kauflächen zeigen die Morphotypen A1 und A 1/2. Da auch die übrigen Merkmale wie Zementreichtum und Dimensionen übereinstimmen, erscheint die artliche Zuordnung zu *Mimomys tornensis* gut abgesichert.

equal the morphotypes "pliocaenicus" and "protonivalis", the M^3 of the type-specimen can be described as "protosimplex", the M_2 -surface show the morphotypes A1 and A1/2. As the other characteristics, as cement and dimensions, show a great conformity too, the belonging to *Mimomys tornensis* seems to be for sure.

Vergleich mit *Microtus pliocaenicus* (KORMOS)
aus Deutsch-Altenburg 2

Comparison with *Microtus pliocaenicus* (KORMOS)
from Deutsch-Altenburg 2

Vergleichende Studien durch RABEDER (1986) haben gezeigt, daß zwischen den beiden Arten so enge Beziehungen bestehen, daß *Mimomys tornensis* mit einer an Sicherheit grenzenden Wahrscheinlichkeit als phylogenetischer Vorläufer von *Microtus* anzusehen ist. Die bestehenden Unterschiede sind durchwegs im Zusammenhang mit der Entstehung der Wurzellosigkeit zu sehen und können funktionsmorphologisch gedeutet werden. Die für *Microtus* charakteristische Polymorphie der Kauflächen hat schon in der Stammart *Mimomys tornensis* ihren Ursprung genommen.

Comparative studies by RABEDER (1986) could demonstrate, that the relations between those two species are so close, that *Mimomys tornensis* can be taken quite for sure as the phylogenetic ancestor of *Microtus*.

Differences only exist in connection with the genesis of transformation into rootless forms, which we have to interpret under functional-morphological aspects.

The polymorphology of surfaces which is characteristic for *Microtus*, had its origin in *Mimomys tornensis* already.

Vergleich mit *Microtus (Allophaiomys) deucalion*
KRETZOI

Comparison with *Microtus (Allophaiomys) deucalion*
KRETZOI

Mit diesem Namen wurde ursprünglich ein einziger wurzelloser M_1 aus Villany 5 belegt (vgl. KRETZOI, 1956). VAN DER MEULEN beschrieb 1974 weitere

Originally just one single M_1 from Villany 5 stood for this name (compare KRETZOI, 1956). In 1974 VAN DER MEULEN described 23 more M_1 as well as 13 M^3

23 M_1 sowie 13 M^3 von der Typuslokalität. Dieser Fauna gehört auch *Mimomys tornensis* (= „*M. newtoni*“ bei FREUDENTHAL & al. 1976) an. Wir haben also eine ähnliche Situation wie bei der Fauna von Schernfeld; nur läßt sich hier erkennen, daß die wurzellosen „*deucalion*“-Molaren zu *Mimomys tornensis* gehören und nur ein bestimmtes ontogenetisches Stadium repräsentieren. Ob es innerhalb dieser Fossilpopulation schon Individuen gegeben hat, bei denen kein Schmelzabschluß erfolgt wäre und die Molaren zeitlebens gewachsen wären, läßt sich nicht beantworten. Fest steht, daß von den Schernfelder M_1 etwa 20 % wurzellos sind, bei den M_1 von *Microtus* aus Deutsch-Altenburg 2 aber 100 %.

Abb. 37 zeigt den Vergleich zwischen einem wurzellosen M_1 (Morphotyp „*deucalion*“) aus Schernfeld und einem urtümlichen M_1 (Morphotyp „*laguroides*“) aus Deutsch-Altenburg 2: Der M_1 aus Schernfeld ist bei gleicher Länge etwas breiter, hat weniger Zement, ein besonders leeseitiges dickeres Schmelzband und gleichmäßig provergente Synkinalen. Der M_1 aus Deutsch-Altenburg 2 zeigt schon den charakteristischen Knick an den luvseitigen Synkinal-Schenkeln der Sb1, Sb2 und Sl2, was mit der beginnenden Revergenz (s. RABEDER, 1986) zusammenhängt. So deutlich diese Unterschiede auf der Abb. 37 erkennbar sind, für eine Unterscheidung zwischen einem wurzellosen Molaren von *Mimomys tornensis* und einem echten *Microtus*-Molaren reichen sie nicht aus, weil auch diese Merkmale einer breiten Variabilität unterworfen sind.

Was für die überaus reiche Schernfelder Fauna klar belegbar ist, daß nämlich die wurzellosen „*deucalion*“-Molaren zu *Mimomys tornensis* gehören, ist bei weniger reichen Arvicoliden-Faunen hinter der geringen Stückzahl verborgen. Hierher zu zählen sind neben Villany 5 folgende Faunen: Kolinany 3, Mókra, Včelare 3B/1 (FEJFAR & HORACEK, 1983), Kamyk (KOWALSKI, 1958b) und Deutsch-Altenburg 10 (RABEDER, 1981).

Nach dem derzeitigen Wissensstand gehören diese Faunen in den Übergangsbereich *Mimomys tornensis* / *Microtus pliocaenicus*. Da wir annehmen, daß sich die Wurzellosigkeit in kleinen Schritten allmählich durchgesetzt hat, vermuten wir, daß sich das Evolutions-Niveau dieser *tornensis/pliocaenicus*-Assoziationen im Prozentsatz der wurzellosen Molaren äußert. Bei keiner der oben genannten Faunen liegen repräsentative Mengen von Molaren vor, sodaß nur grobe Schätzungen möglich sind: In Včelare 3B/1 dürfte bei einem Verhältnis von *tornensis*:*deucalion* = 31:34 etwa die Hälfte der M_1 wurzellos sein, in Mókra (1:28) dürfte das wurzellose Stadium schon fast erreicht sein.

Ob man den Artnamen „*deucalion*“ für diese Übergangsfalunen weiter verwenden soll – und zwar nicht nur für die wurzellosen Molaren –, ist eine Frage der Konvention, ebenso die Grenzziehung zwischen *Mimomys* und *Microtus*. Die wurzellosen M_1 und M^3 von Villany 5 (VAN DER MEULEN, 1974) stimmen mit den wurzellosen Molaren von Schernfeld überein. Die abgebildeten M_1 aus Villany 5 gehören den Morphotypen *pliocaenicus* und *laguroides* an und liegen in den A/L-Werten (Mittelwert: 39,9; n = 16) nur wenig über den Schernfelder M_1 (39,2; n = 214). Die M^3 erweisen sich als etwas progressiver, indem schon der Morphotyp *simplex* (mit postvergener Sl3 und mit Al4) auftritt. Die Dimensionen liegen

out of the type-locality. *Mimomys tornensis* (= „*M. newtoni*“ at FREUDENTHAL & al., 1976) belongs to that fauna too. The situation is therefore comparable to that of Schernfeld, only that in our case it can be seen, that the rootless „*deucalion*“-molars belong to *Mimomys tornensis*, just representing a special ontogenetic stage.

Whether there already existed individuals in this fossil-population which would never build an enamel-base, so that they were already constantly growing, can't be answered. But it is for certain that 20 % of the Schernfeld- M_1 are rootless, whereas in Deutsch-Altenburg 2 100 % of the *Microtus*- M_1 are rootless.

Abb. 37 shows a comparison between a rootless M_1 (morphotype „*deucalion*“) from Schernfeld and an original M_1 (morphotype „*laguroides*“) from Deutsch-Altenburg 2: The Schernfeld M_1 is of the same length but it is a little broader, has less cement, the enamel-band is somewhat thicker – especially on the lee-side – and the reentrant-folds are equally provergent.

The M_1 from Deutsch-Altenburg 2 already shows that characteristic angle on the luff-side of Sb1, Sb2 and Sl2 which depends on the beginning revergency (s. RABEDER, 1986). Although these differences can be clearly seen in Abb. 37, they are not sufficient for a separation of a rootless molar of *Mimomys tornensis* from a real *Microtus*-molar, because those features are also varying widely. That even rootless „*deucalion*“-molars belong to *Mimomys tornensis* can be observed in the rich Schernfeld-material, whereas at other arvicolid-faunas those connections don't come out clearly, because there are not enough specimens; namely there are: Kolinany 3, Mókra, Včelare 3B/1 (FEJFAR & HORACEK, 1983), Kamyk (KOWALSKI, 1958b) and Deutsch-Altenburg 10 (RABEDER, 1981). After all we know so far the cited faunas represent a period, when *Mimomys tornensis* changes into *Microtus pliocaenicus*. And as we suppose that the rootless forms evolved step by step, we argue, that the evolutionary stage of the *tornensis/pliocaenicus*-association is expressed by the percentage of rootless molars. None of the above mentioned faunas is supported by much material, so just a rough guess can be made: In Včelare 3B/1 the ratio *tornensis*:*deucalion* = 31:34 might express, that about half of the M_1 are rootless, whereas in Mókra (1:28) the rootless (hypsodont) stage already seems to be nearly reached.

Whether the systematic name „*deucalion*“ should be used even for those transitional faunas – and then not only for rootless molars – is a question of convention, as it also is for the demarcation between *Microtus* and *Mimomys*. The rootless M_1 and M^3 from Villany 5 (VAN DER MEULEN, 1974) do agree with the rootless molars of Schernfeld. The pictured M_1 from Villany 5 belong to the morphotypes *pliocaenicus* and *laguroides*, their A/L-values (mean: 39,9, n = 16) are very similar to those of Schernfeld (39,2, n = 214).

The M^3 on the other hand are a little more progressive which is indicated by the morphotype *simplex* (with provergent Sl3 and Al4) that already appears there.

The dimensions lie within the variability of the Schernfeld-material, but in the mean they are a little bigger.

innerhalb der Schernfelder Variabilität, sind im Durchschnitt etwas größer.

Vergleich mit „*Mimomys*“ *newtoni* MAJOR 1902

Bis vor kurzem war es üblich, *Mimomys*-M₁ ohne Insel und mit reduzierter *Mimomys*kante als „*Mimomys newtoni*“ zu bezeichnen (z.B. HELLER, 1967; FREUDENTHAL & al., 1976; FEJFAR & HORACEK, 1983). Aus der Revision durch MAYHEW & STUART (1986) geht aber hervor, daß „*Mimomys*“ *newtoni* zur Gattung *Borsodia* zu stellen und ein älteres Synonym von *B. hungarica* ist.

Comparison with "*Mimomys*“ *newtoni* MAJOR 1902

Until recently those M₁ of *Mimomys* without islets and with a reduced *Mimomys*kante were called or described as "*Mimomys newtoni*" (e.g. HELLER, 1967; FREUDENTHAL & al., 1976; FEJFAR & HORACEK, 1983). The revision by MAYHEW & STUART (1986) could make clear, that "*Mimomys*" *newtoni* belongs to the genus *Borsodia* and represents an older synonym of *B. hungarica*.

Vergleich mit *Mimomys* „*tornensis*“ aus Casablanca 1

Die vor kurzem durch ESTEBAN & LOPEZ-MARTINEZ (1987) publizierte Fauna von Casablanca 1 (Spanien) enthält neben *Mimomys medasensis* und *M. „aff. rex“* eine mittelgroße *Mimomys*-Art (mit tief einschneidenden Synklinalen, pachyknemem Schmelzband und reichlich Zement in den Synklinalen), die von den Autoren zu *Mimomys tornensis* gestellt wird. Im Gegensatz zu den Exemplaren aus Schernfeld besitzen die M₁ aus Casablanca 1 meist eine *Mimomys*kante, die durch eine erweiterte Prismenfalte nach mesial verlagert ist. Derartige M₁ (Morphotyp „*Mimomys*“ und „*praemalezi*“) kommen im Schernfelder Material nur mit 2 % vor. Es liegt also in Casablanca 1 eine *Mimomys*-Art vor, die nicht *M. tornensis* entspricht, sondern ein deutlich niedrigeres Evolutionsniveau besitzt. In der Tendenz, die Prismenfalte zu erweitern, die *Mimomys*kante und das Mimosinuid zu vergrößern, zeigen sich Ähnlichkeiten zu *Mimomys malezi* RABEDER, 1983, der jedoch in diesen Merkmalen weiter fortgeschritten ist. Der kleine *Mimomys* aus Casablanca 1 kommt aber als Vorläufer von *M. malezi* in Betracht.

Comparison with *Mimomys* "*tornensis*" from Casablanca 1

Published just lately by ESTEBAN & LOPEZ-MARTINEZ (1987) the fauna of Casablanca 1 (Spain) contains *Mimomys medasensis* and *M. "aff. rex"*, and moreover a medium-sized species of *Mimomys* (with deep reentrant-folds, pachyknem enamel and plenty cement-fillings) which by the authors is meant to be *Mimomys tornensis*. In contrast to the specimens of Schernfeld the M₁ from Casablanca 1 show a *Mimomys*kante in most cases, which is shifted mesially, caused by an extended prism-fold.

M₁ of such shape (morphotype "*Mimomys*" and "*praemalezi*") appear at Schernfeld to only 2 %. The *Mimomys*-species of Casablanca 1 is therefore not equal to *M. tornensis*, it is of a much lower evolutionary level.

The tendency to extend the prism-fold and to enlarge the *Mimomys*kante as well as the Mimosinuid, indicates similarities with *Mimomys malezi* RABEDER, 1983, which on the other hand is more evolved in those features.

The small *Mimomys* from Casablanca 1 is probably an ancestor of *M. malezi*.

Subgenus *Pusillomimus* RABEDER, 1981

Mimomys (Pusillomimus) pitymyoides JANOSSY & VAN DER MEULEN, 1975 (Abb. 38–51, Tab. 13–14)

1967 *Mimomys pusillus* MEHELY und *Mimomys reidi* HINTON; F. HELLER, Die Wühlmäuse . . . 202

1975 *Mimomys pitymyoides* n. sp.; JANOSSY & VAN DER MEULEN, On *Mimomys* . . . 381–391

1981 *Mimomys pitymyoides* JANOSSY & VAN DER MEULEN, 1975; G. RABEDER, Die Arvicoliden . . . 156–161.

U n t e r s u c h t e s M a t e r i a l . 575 M₁ (davon 8 juvenile, 467 adulte und 100 senile M₁), 10 M₂, 10 M₃, 20 M¹, 40 M² und 30 M³

B e s c h r e i b u n g . Der Großteil des Schernfelder Arvicoliden-Materials besteht aus kleinen bis mittelgroßen Molaren, die der Gattung *Mimomys* zuzuordnen sind. Auf Grund der M₁-Morphologie lassen sich zwei Gruppen unterscheiden: die im Durchschnitt etwas größeren, extrem hochkronigen Molaren mit reichlichem Synklinalzement sind *Mimomys tornensis* zuzurechnen. Die meist etwas kleineren und z.T. primitiveren Molaren zeigen Gemeinsamkeiten, wie sie für das Subgenus *Pusillomimus* charakteristisch sind:

S t u d i e d m a t e r i a l . 575 M₁ (including 8 juvenile, 468 adult and 100 senile M₁), 10 M₂, 10 M₃, 20 M¹, 40 M² and 30 M³

D e s c r i p t i o n The Schernfeld material mostly consists of small to medium-sized molars which belong to the genus *Mimomys*. After the morphology of the M₁ two groups can be distinguished: the slightly bigger, extremely high-crowned molars with plenty of cement belong to *Mimomys tornensis*. The smaller and sometimes a little more primitive molars show characteristics which are typical for the subgenus *Pusillomys*:

1. Die Synklinalen (insbesondere die Sl2 der M_1 , M^2 und M^3) neigen dazu, äquilateral zu bleiben, und schneiden nicht tief ein, sodaß es zu typischen Konfluenzen zwischen den Triangeln T2 und T3 kommt.
2. Juvenile und adulte Molaren haben wenig oder gar keinen Zement in den Synklinalen.
3. Das Schmelzband ist an juvenilen, aber auch häufig an frühadulten Kauflächen nicht oder nur wenig differenziert (isoknem bis schwach pachyknem); erst an den senilen Kauflächen ist der leeseitige Schmelz stark verdickt (pachyknemes Muster).
4. Die Linea sinuosa ist weniger hoch evoluiert als beim gleichaltrigen *M. tornensis*.
5. Dimensionen kleiner.

Nach diesen Kriterien läßt sich die Mehrheit der Molaren gut den beiden Gruppen zuordnen. Da jedoch ein nicht unwesentlicher Anteil der Molaren dazu neigt, die Synklinalen (besonders die Sl2) zu krümmen, wodurch geschlossene Triangel entstehen, gibt es morphologische Affinitäten zu *M. tornensis*, die sich mit zunehmender Usur verstärken. Senile und spätadulte Exemplare der M_2 , M_3 , M^1 und M^2 sind daher nicht immer eindeutig zuzuordnen.

Kauflächenbilder

M_1 Das Kauflächenbild des M_1 variiert in so hohem Maße, daß man bei der ersten Durchsicht dazu verleitet wird, hier mehrere Arten zu vermuten. Die Analyse größerer Mengen läßt jedoch eine morphologische Kontinuität erkennen: zwischen allen definierbaren Morphotypen vermitteln Übergangsformen. Im Gegensatz zu den meisten anderen *Mimomys*-Abkömmlingen beschränkt sich die Variabilität der M_1 -Kaufläche nicht nur auf den Anteroconidkomplex, sondern betrifft auch die Elemente des Zahnschnittes, die Triangel T1, T2 und T3. Die beiden Merkmalskomplexe variieren nicht unabhängig voneinander; trotzdem erscheint es günstiger, sie getrennt zu beschreiben.

Morphotypen des Anteroconid-Komplexes

Ausgehend vom ursprünglichen „*Mimomys*-Typ“ können alle Morphotypen durch wenige Schritte morphodynamisch erklärt werden (s. Abb. 38).

Morphotyp m (*Mimomys*): mit Mimomyskante und Insel. Die buccalen Synklinalen „Prismenfalte“ und „Inselfalte“ sind etwa gleich tief, die vierte Lingualsynklinale ist immer deutlich, schneidet aber nur halb so tief ein wie die Sl3. Vorderkappe breit.

Morphotyp r (*reidi*): wie m, aber Insel reduziert, d.h. fehlend oder nur als Spur vorhanden.

Morphotyp c (*coelodus*): wie m, aber ohne Mimomyskante.

Morphotyp s (*stenokorys*): wie r, aber Inselfalte und meist auch die Sl4 vertieft, sodaß die Vorderkappe durch einen Hals mehr oder weniger abgeschnürt ist.

Morphotyp t: wie s, aber Mimomyskante reduziert. Dadurch entsteht eine weite 3. Buccalsynklinale, die dazu neigt, seichter zu werden, sodaß der „Hals“ dicker wird. Dies erfolgt vor allem während der Abkautung.

- 1) The reentrant-folds (especially Sl2 of M_1 , M^2 and M^3) tend to stay equilateral, they are not very deep, so that T2 and T3 are confluent.
- 2) Juvenile and adult molars have little or no cement.
- 3) Enamel is not, or just a little differentiated at juvenile or early-adult chewing surfaces (isoknem to weakly pachyknem); only at senile surfaces the lee-side enamel is very thick (pachyknem).
- 4) The sinuous-line is less evolved compared to *Mimomys tornensis* of the same age.
- 5) Dimensions are smaller.

After these criteria most of the molars can be classified into one of the two groups. But quite a number of molars tends to curve the reentrant-folds (this is especially true for Sl2) which in the end leads to closed triangles; as a result we can see morphological affinities to *M. tornensis*, especially on worn teeth, and that is why senile and late-adult specimen of M_2 , M_3 , M^1 and M^2 are sometimes hard to be identified unambiguously.

Chewing surfaces

M_1 The surface of M_1 varies to such an extent, that on the first view one can get the impression, that the molars belong to different species.

But by analysing much material there a morphological continuity can be observed: between all morphotypes that can be defined there exist interposing variants. In contrast to most of the other *Mimomys*-descendants the variability of the M_1 -surface can not only be seen in the area of the anterior loop but also at other tooth-elements: namely the triangles T1, T2 and T3.

Although the features are varying in dependency of each other, it seems to be better to describe them separately:

Morphotypes of the anterior loop

Starting with the primitive „*Mimomys*-type“ all further morphotypes can be connected with just a few morphodynamic steps (Abb. 38).

Morphotype m (*Mimomys*): possessing Mimomyskante and islet. The buccal synclines „prism-fold“ and „islet-fold“ equal each other, the fourth lingual syncline is always clearly developed, but it cuts in just half as deep as Sl3. Broad anterior cap.

Morphotype r (*reidi*): comparable to m, but with reduced islet, that can be just marked, or is even lacking completely.

Morphotype c (*coelodus*): comparable to m, but without Mimomyskante.

Morphotype s (*stenokorys*): like r, but islet-fold and in most cases even Sl4 deepened, so that the anterior cap is more or less separated by a „neck“.

Morphotype t: like s, but with reduced Mimomyskante. Therefore a third buccal syncline is resulting, which tends to become slighter, while the „neck“ becomes thicker; this happens especially through wearing.

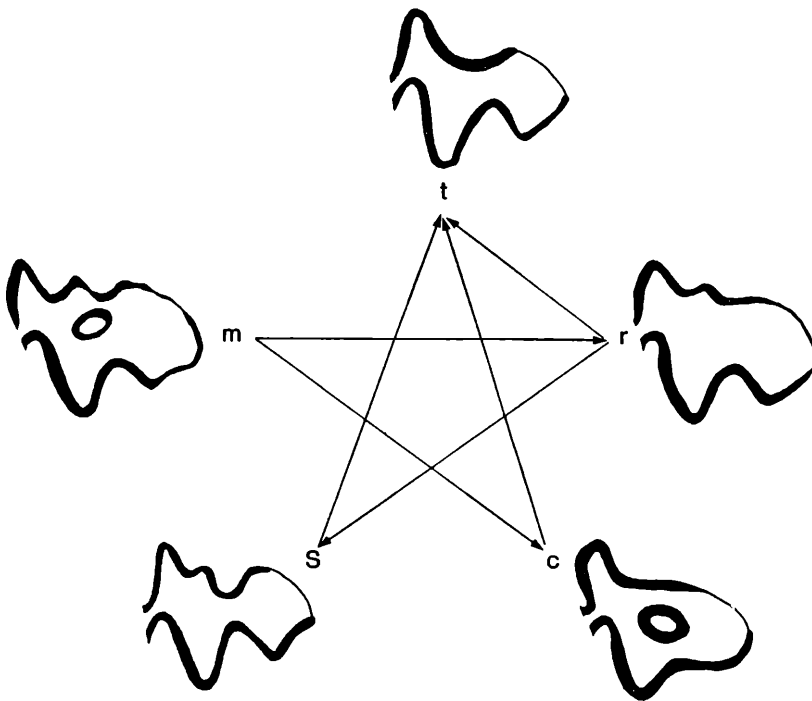


Abb. 38.

Morphodynamisches Schema des Anteroconid-Komplexes des M_1 (sin.) von *Mimomys pitymyoides* aus Schernfeld.
Abk.: c, m, r, s, t = Morphotypen.

Morphodynamic scheme of the anteroconid-complex of M_1 (sin.) of *Mimomys pitymyoides* from Schernfeld.
Abbr.: c, m, r, s, t = morphotypes.

Ein morphodynamisches Schema des Anteroconid-Komplexes läßt sich in Form eines Pentagramms (Abb. 38) darstellen; die Formenfülle wird durch drei verschiedene Evolutionsschritte bewirkt: Reduktion der Insel, Reduktion der Mimomyskante und Vertiefung der Inselfalte.

A morphodynamic scheme for the anterior loop can be symbolized in the form of a pentagram (Abb. 38); the high variability results from three evolutionary steps: reduction of the islet, reduction of the Mimomyskante and deepening of the islet-fold.

Morphotypen der Triangel T1–3 (Abb. 39).

Entgegen der sonst bei *Mimomys* zu beobachtenden Tendenz, die Triangel T1 bis T3 durch zunehmende Vertiefung und Provergenz der Synklinalen Sb1, Sb2 und Sl2 voneinander abzutrennen, bis völlig geschlossene Dreiecke entstehen, kommt es bei der Untergattung *Pusillomimus* im Laufe des Villanyiums zu einer auffälligen Vereinfachung des Kauflächenbildes, indem die schon einsetzende Provergenz der Synklinalen unterbleibt, sodaß in der Zahnmitte ein breites Dentinfeld entsteht (gebildet aus den Triangeln T2 und T3), das die Form eines Parallelogramms einnimmt und auch als „Rhombus“ bezeichnet wird. Verfolgt man die ontogenetische Entwicklung dieses Merkmals von der juvenilen Kaufläche zur adulten und schließlich zur senilen, wird das Phänomen des „pitymyoides-Rhombus“ als ein neotenisches Festhalten an juvenilen Synklinalformen erkennbar. Folgende Morphotypen des mittleren Kauflächenbildes können unterschieden werden:

Morphotyp 1: Die Schenkel der Synklinalen verlaufen entweder etwas unregelmäßig oder geradlinig, die buccalen Synklinalen sind inäquilateral, die Sl1–3 äquilateral. Eine Krümmung nach mesial (Provergenz) tritt noch nicht auf. Da die Synklinalen relativ tief einschneiden, sind die Dentinfelder mehr oder weniger eingengt, insbesondere kommt es nicht zur Bildung eines „T2–3-Rhombus“.

Diesen Morphotyp finden wir bei fast allen juvenilen Kauflächen.

Morphotyp 2: Die innersten Drittel der Synklinalen

Morphotypes of the triangles T1–3 (Abb. 39).

In contrast to the usual trend that can be observed at *Mimomys*, where the triangles T1–T3 get closed by increasing provergence and deepening of Sb1, Sb2 and Sl2, we recognize at the subgenus *Pusillomimus*, that during Villanyian times the surface will be simplified; the already starting provergence of the synclines doesn't take place here and a broad dentine-area results (built by the triangles T2 and T3) that is shaped like a parallelogram, this is called "rhombus" too.

In watching the ontogenetic development of this feature from juvenile stages on over adult to senile surfaces, one can notice that the phenomenon of the "pitymyoid-rhombus" is an expression for the neotenic keeping of juvenile synclinal-forms.

For the middle part of the chewing surface we can distinguish the following morphotypes:

Morphotype 1: The sides of the reentrant-folds are straight or somewhat irregularly shaped, the buccal synclines are inequilateral, the lingual synclines are equilateral. A turning in mesial direction (provergence) doesn't take place yet. The reentrant folds cut in relatively deep and therefore the dentine-areas are more or less narrowed in, in particular there will be no "T2–3 rhombus". This morphotype we find nearly at all juvenile specimens.

Morphotype 2: the inner parts (to about one third) of

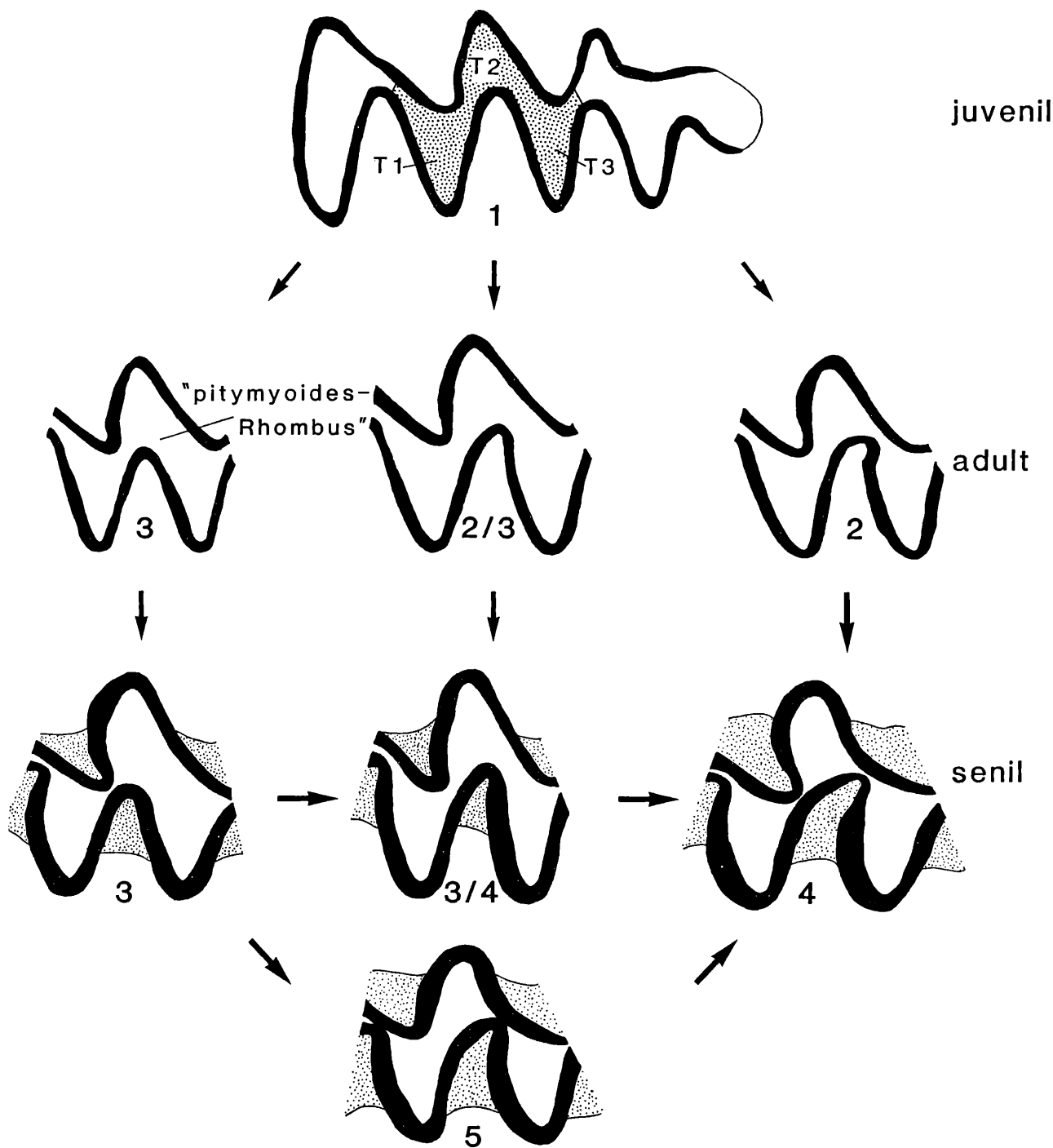


Abb. 39. Morphodynamisches Schema der Triangelform der T1-3 von *M. pitymyoides* aus Schernfeld.
Morphodynamic scheme of the triangleform of T1-3 of *M. pitymyoides* from Schernfeld.

sind schwach provergent, wodurch die Konfluenz der Triangel etwas eingengt wird. Die Dentinbrücke zwischen T2 und T3 ist schmaler als die T1-T2-Verbindung.

Diesen Morphotyp finden wir bei fast allen ursprünglichen *Mimomys*-Arten, im Schernfelder Material tritt er relativ selten auf.

Morphotyp 3: Der gleichmäßige Verlauf des Schmelzbandes (äquilateral bei den lingualen, inäquilateral bei den buccalen Synklinalen) stimmt mit dem Morphotyp 1

the reentrant-folds are weakly provergent, so that the confluence of the triangles will be narrowed a little. The dentine-bridge between T2 and T3 is a little thinner than the T1-2 connection. This type exists at nearly all primitive *Mimomys*-species, in the Schernfeld-material we find it only seldom.

Morphotyp 3: The uniform contours of the enamel (equilateral at the lingual, inequilateral at the buccal reentrant-folds) we already know from morphotype 1. But

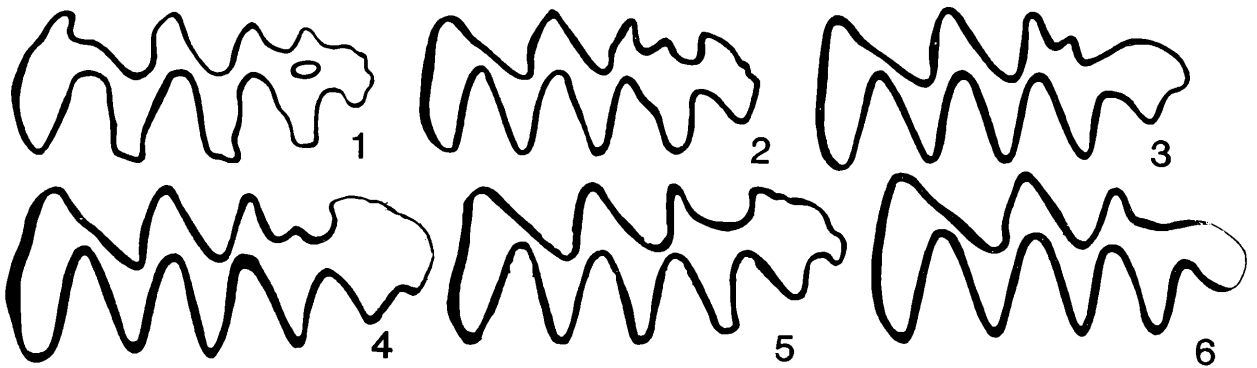


Abb. 40. Kauflächenbilder juveniler M_1 sin. von *Mimomys (Pusillomimus) pitymyoides* aus Schernfeld.

Chewing surfaces of juvenile M_1 sin. of *Mimomys (Pusillomimus) pitymyoides* from Schernfeld.

Fig. 1 = Sf 47/23, Morphotyp m 1; Fig. 2 = Sf 47/16, Morphotyp s 1 mit kurzer Vorderkappe; Fig. 3 = Sf 47/26, Morphotyp s 1 mit langer schmaler Vorderkappe und einer SI5; Fig. 4 = Sf 15/33, Morphotyp s 1 mit breiter Vorderkappe; Fig. 5 = Sf 15/27, Morphotyp t 1/3 mit breiter Vorderkappe und SI5; Fig. 6 = Sf 4/39, Morphotyp t 1 mit schmaler Vorderkappe.

Fig. 1 = Sf 47/23, morphotype m 1; Fig. 2 = Sf 47/16, morphotype s 1 with short anterior cap; Fig. 3 = Sf 47/26, morphotype s 1 with long narrow anterior cap and a SI5; Fig. 4 = Sf 15/33, morphotype s 1 with broad anterior cap; Fig. 5 = Sf 15/27, morphotype t 1/3 with broad anterior cap and SI5; Fig. 6 = Sf 4/39, morphotype t 1 with small anterior cap.

überein. Die Synklinale schneiden jedoch weniger tief ein, sodaß die Konfluenz der Triangel T2–3 ganz breit wird und der charakteristische „Rhombus“ entsteht. Dieser Typ dominiert im Schernfelder Material.

Morphotyp 4: Bei etwa einem Viertel der senilen (selten auch schon bei adulten) M_1 setzt schließlich doch die Provergenz der Synklinale ein. Die Schenkel der Synklinale krümmen sich nach vorne, bis die Triangel T1, T2 und T3 völlig voneinander getrennt sind.

Morphotyp 5: Eine seltene Sonderform entsteht dann, wenn die SI2 provergent wird und die T2/3-Konfluenz unterbindet, während die Vorwärtskrümmung der Sb1 so schwach bleibt, daß zwischen den Triangeln T1 und T2 eine breite Dentinbrücke entsteht – wie bei primitiven *Mimomys*-Arten.

Morphotypen der ganzen M_1 -Kaufläche

Von den 25 möglichen Kombinationen der beiden Merkmalsbereiche werden bei weitem nicht alle ausgeschöpft. Dies läßt vermuten, daß eine gewisse Abhängigkeit besteht. Dies wird noch deutlicher bei der Beachtung von Morphotypen-Frequenzen in verschiedenen Altersstadien:

Als **juvenile** Molaren werden solche abgetrennt, deren Schmelzbasis noch an keiner Stelle ausgebildet ist und/oder deren Kaufläche juvenile Merkmale (welliger Verlauf des Schmelzbandes) zeigt. Von dieser Gruppe liegen zu wenig Exemplare für eine statistische Auswertung vor.

Als **adult** wird die Mehrzahl der Molaren bezeichnet: von der Bildung der Schmelzbasis im Bereich zumindest einer Synklinale bis zum Abkauungsstadium, bei dem die distale Höhe noch größer ist als die occlusale Länge.

Senil sind alle M_1 , deren distale Höhe kleiner als deren Länge ist.

Juvenile Morphotypen des M_1 (Abb. 39).

Schon unter den wenigen überlieferten juvenilen M_1 herrschen die Typen ohne Insel vor: die Tendenz zur Un-

in this case the reentrant folds are less deep and therefore the confluence of T2–3 leads to the characteristic 'rhombus'. This type dominates in the Schernfeld material.

Morphotyp 4: A fourth of the senile M_1 (very rarely also at adult specimen) shows a now beginning provergence. The sides of the reentrant-folds are curved forward until T1, T2 and T3 are completely separated from each other.

Morphotyp 5: As a special variant we notice only here and there a form with a strongly provergent SI2 which separates T2 and T3, whereas at the same time Sb1 is just very weakly provergent and there still remains a broad dentine-bridge between T1 and T2, like at primitive *Mimomys*-species.

Morphotypes of the complete M_1 surface

Out of 25 possible combinations of features there are only a few which come to realization, and so we suggest a kind of interdependency. This becomes even more clearly if we regard the frequency of morphotypes from different individual ages.

As **juvenile** we describe molars without any enamel basis and/or those which show juvenile characteristics of the chewing surface (wave-curved enamelband). For statistic analysis we don't have enough material.

As **adult** we can describe most of the molars: from the moment when the enamel basis is built (on at least one reentrant-fold), until the stage, when the distal height is bigger than the occlusal length.

Senile are all M_1 with a smaller distal height compared to their length.

Juvenile morphotypes of the M_1 (Abb. 39).

Even those few preserved juvenile M_1 show a majority of variants without islets: the tendency to suppress

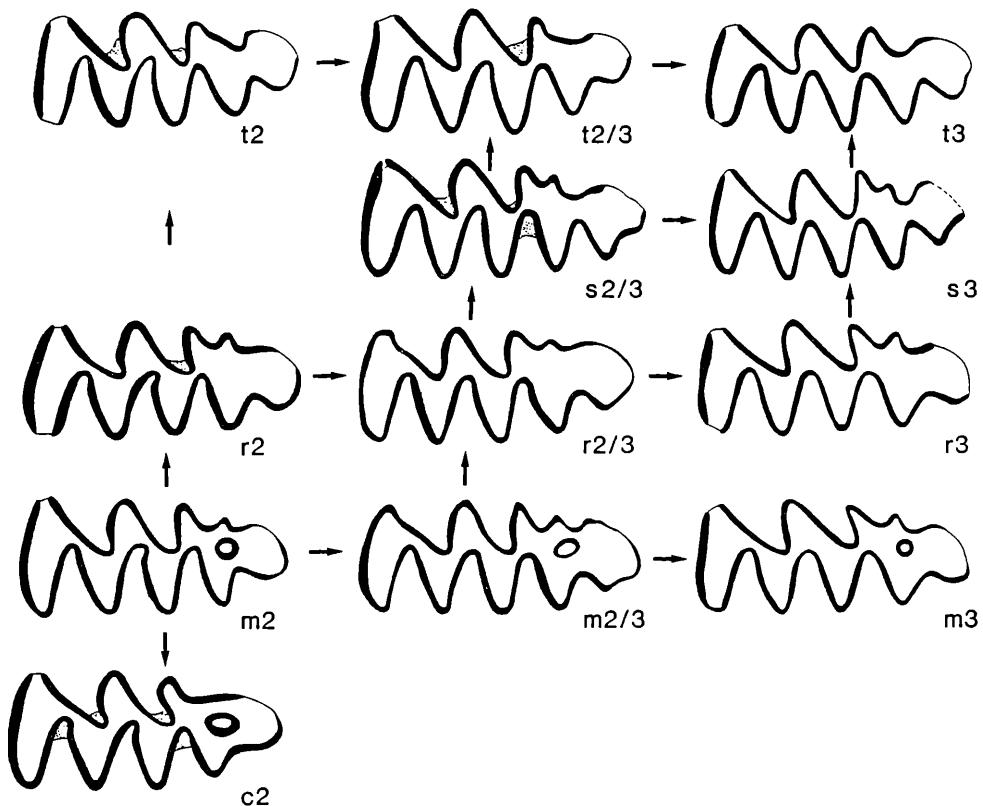


Abb. 41. Morphotypen der adulten M_1 -Kaufläche des M_1 sin. von *Mimomys (Pusillomimus) pitymyoides* aus Schernfeld, geordnet nach der Gestalt des Anteroconids (c, m, r, s und t) und der Form der linguale Synklinale (2, 2/3 und 3).

Morphotypes of adult M_1 -chewing surface of M_1 sin. of *Mimomys (Pusillomimus) pitymyoides* from Schernfeld, following of the form of the anteroconid (c, m, r, s and t) and the form of the lingual synclinale (2, 2/3 and 3).

Morphotyp m 2: mimomyoid, mit Insel und Mimomyskante, SI schwach provergent, Konfluenz der Triangel T1/T2 (K 1/2) größer als Konfluenz T2/T3 (K 2/3) = Sf 40/28.

Morphotyp c: *M. coelodus*-ähnlich; wie m 2, aber ohne Mimomyskante = Sf 3/13.

Morphotyp m 2/3: wie m 2, K 1/2 = K 2/3 = Sf 15/1.

Morphotyp r 2: *reidi*-ähnlich; wie m 2, aber Insel reduziert = Sf 47/12.

Morphotyp r 2/3: wie r 2, aber K 1/2 = K 2/3.

Morphotyp r 3: wie r 2, aber K 1/2 < 2/3.

Morphotyp s 2/3: wie r 2/3, aber Inselfalte und SI 4 schneiden so tief ein, daß die Vorderkappe durch einen „Hals“ abgetrennt wird = Sf 47/7 (?46/7).

Morphotyp s 3: wie s 2/3, aber K 1/2 < K 2/3 = Sf

Morphotyp t 2/3: wie s 2/3, Mimomyskante reduziert.

Morphotyp t 3: wie s 3, Mimomyskante reduziert.

Die theoretisch möglichen Morphotypen c 2/3 und s 2 traten unter 467 Exemplaren nicht auf.

Die Präsenz bzw. Absenz einer SI5 wurde nicht berücksichtigt.

Morphotype m 2: mimomyoid, with islet and Mimomyskante, SI weakly provergent, confluence of triangles T1/T2 (K 1/2) bigger than confluence T2/T3 (K 2/3) = Sf 40/28.

Morphotype c: *M. coelodus*-like; as m 2, but without Mimomyskante = Sf 3/13.

Morphotype m 2/3: like m 2, K 1/2 = K 2/3 = Sf 15/1.

Morphotype r 2: *M. reidi*-like; like m 2, but islet reduced = Sf 47/12.

Morphotype r 2/3: like r 2, but K 1/2 = K 2/3.

Morphotype r 3: like r 2, but K 1/2 < 2/3.

Morphotype s 2/3: like r 2, but islet fold and SI4 are cutting in so deeply, that the anterior cap is separated by a "neck" = Sf 47/7 (?46/7).

Morphotype s 3: like s 2/3, but K 1/2 < K 2/3 = Sf

Morphotype t 2/3: like s 2/3, Mimomyskante reduced.

Morphotype t 3: like s 3, Mimomyskante reduced.

The theoretically possible morphotypes c 2/3 and s 2 were not to find under 467 specimen.

The presence respectively absence of a SI5 was not considered.

terdrückung der Inselbildung betrifft also schon den frühesten Bereich des Zahnkeimes. Der Morphotyp m 1 tritt nur einmal auf (Abb. 39, Fig. 1). Formen mit (s1) oder ohne (t1) Mimomyskante, aber mit vertiefter Sb3 dominieren. Die Tendenz zur Bildung eines „Rhombus“ (T2 + T3) kann schon erkennbar sein (Fig. 5).

the islets already starts on a very early ontogenetic stage. The morphotype m 1 appears in only one case. Variants with (s1) or without (t1) Mimomyskante, that at the same time show a deeper Sb3, are dominating. The tendency to build a "rhombus" (T2 + T3) can already be noticed (Fig. 5).

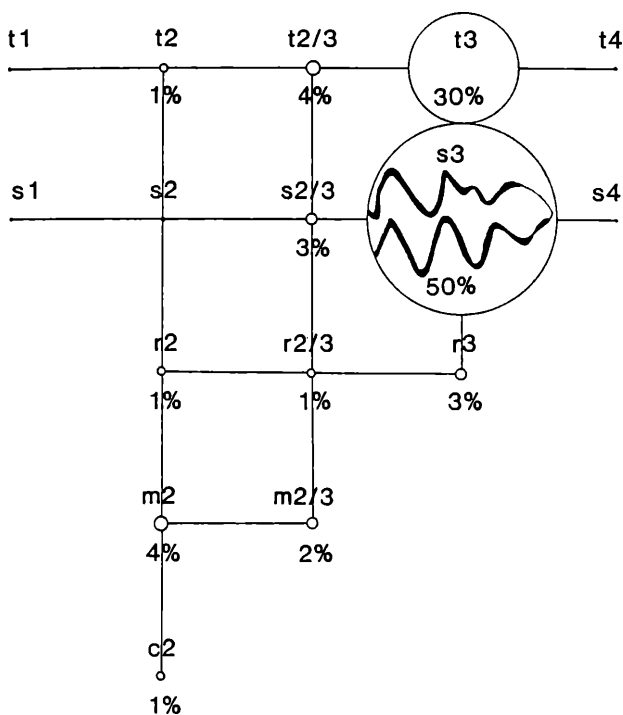


Abb. 42. Morphotypen-Spektrum der adulten M_1 -Kaufläche von *Mimomys pitymyoides* aus Schernfeld, $n = 465$.
Morphotype-spectrum of the adult M_1 -chewing surface of *Mimomys pitymyoides* from Schernfeld, $n = 465$.

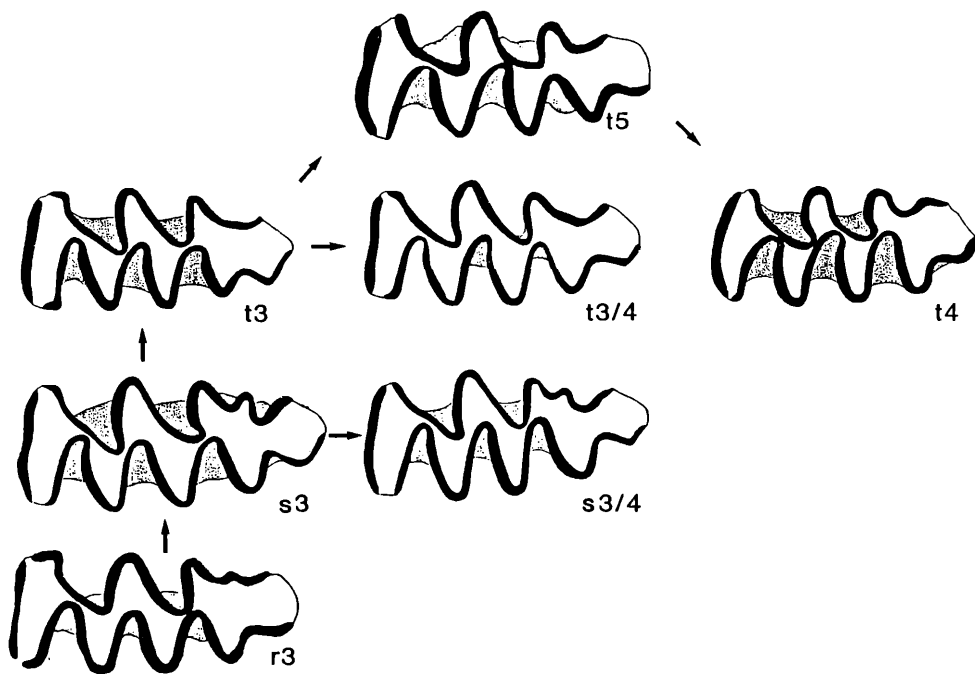


Abb. 43. Morphodynamisches Schema der senilen M_1 -Kaufläche (sin.) von *Mimomys pitymyoides* aus Schernfeld.
Morphodynamic scheme of the senile M_1 chewing surface (sin.) of *Mimomys pitymyoides* from Schernfeld.

Adulte Morphotypen (Abb. 41).

Die größte Formenfülle finden wir bei den adulten Kauflächenbildern. Die Varianten des Anteroconids sind alle vertreten. Ihre Kombination mit den Triangel-Typen ist aber eingeschränkt. Das liegt nicht nur daran, daß die Morphotypen 1 auf die juvenilen und die Morphotypen 2 auf die senilen Molaren beschränkt sind. Aus dem Fehlen der Morphotypen s2 und c3 kann schon geschlossen werden, daß zwischen der Gestalt des Anteroconids und der Form der Triangel eine Abhängigkeit besteht.

Die übrigen Morphotypen-Kombinationen bilden ein geschlossenes morphologisches Feld, in dem alle Über-

Adult morphotypes (Abb. 41).

The highest variability can be observed at adult surfaces. All variants of the anterior loop do exist. Their combination with triangle-types however is reduced.

This is not only because morphotype 1 only exists at juvenile, and morphotype 2 only at senile molars. In addition we can also conclude a dependency between the habitus (shape) of the anterior loop and the triangle-forms out of the fact, that the types s2 and c3 are not realized.

All other combinations of morphotypes form a closed morphological picture where "connecting links" unite

gangstypen besetzt sind. Aus dem morphodynamischen Schema (Abb. 41) geht vor allem hervor, daß die für *M. pitomyoides* charakteristische und namengebende Triangelform durch viele Übergangsformen mit typischen *Mimomys*-Formen verbunden ist; in der Darstellung besonders hervorgehoben sind Zwischenformen (mittlere Reihe), mit schwach gekrümmter SL2.

Morphotypen-Frequenzen der adulten M_1 (Abb. 42).

Unter den Occlusalbildern der adulten ersten Molaren herrschen bei weitem jene vor, die den „pitomyoides-Rhombus“ kombiniert mit vertiefter Inselfalte zeigen: die Morphotypen s3 und t3. Die Verteilung der übrigen 20 Prozent läßt nicht nur die morphologische Geschlossenheit noch deutlicher hervortreten als das morphodynamische Schema, sondern bekräftigt auch die Vermutung, daß zwischen den Morphotypen des Anteroconids und der Ausbildung der Triangel eine Korrelation besteht, auf die wir später noch zurückkommen.

M_1 mit stark gekrümmten Synklinalen (s4, t4) oder mit juvenilem Muster (s1, t1) bleiben sehr sehr selten (unter 1 %), die Morphotypen m3, m4 und r4 kommen überhaupt nicht vor.

Senile Morphotypen (Abb. 43).

Im Übergang zum senilen Abkautungsstadium wird das Schmelzband – wie bei den meisten *Mimomys*-Verwandten – verdickt und die Vergenz der Synklinalen nimmt im allgemeinen zu. Dabei kann der eigentümliche „pitomyoides-Rhombus“ erhalten bleiben oder durch die stark provergente SL2 unterbrochen werden. Daß die *Mimomys*-Merkmale (Insel, *Mimomys*kante) bei stärkerer Abkautung verschwinden, war zu erwarten.

Morphotypen-Frequenzen der senilen M_1 (Abb. 44).

Es erscheint daher nicht verwunderlich, daß der Morphotyp t3 dominiert. Als (für die Bestimmung des Evolutionsniveaus) wichtiges Detail sei hervorgehoben, daß am Merkmal des „pitomyoides-Rhombus“ mit erstaunlicher Zähigkeit festgehalten wird. Nur knapp ein Fünftel der stark usierten M_1 zeigt den Morphotyp t4 und somit das für *Mimomys pusillus* typische Bild.

M_2 , M_3 und M^1 . Die Kauflächen dieser Molaren zeigen keine Besonderheiten. Die Triangel T1 und T2 sind an den juvenilen und frühadulten M_2 stets breit konfluent. Diese Konfluenz kann bei stark abgekauten Zähnen durch die Vergenz der Sb1 eingeengt werden, so daß die Unterscheidung von den M_2 von *M. tornensis* nicht immer einwandfrei möglich ist. Diese Schwierigkeit besteht auch bei stärker usierten M_3 und M^1 .

M^2 Die Kaufläche des M^2 besteht meist aus drei Teilen: aus dem Lobus anterior, dem distalen T4 und einer mittleren Dentinfläche mit der Form eines Parallelogramms, das durch die Konfluenz der Triangel T2 und T3 zustandekommt. Diese eigentümliche Konfiguration kann als analoge Bildung zum „pitomyoides-Rhombus“ des M_1 angesehen werden; sie ent-

different types. The morphodynamic scheme can especially make clear that the triangle-shape, characteristic and namegiving for *Mimomys pitomyoides*, is connected with typical *Mimomys*-forms with intermediate or transitional types; in the diagram emphasis is especially put on transitional-forms (middle row) with an only slightly curved SL2.

Morphotype frequencies, of adult M_1 (Abb. 42)

Among the surfaces of adult M_1 dominate by far those variants which show a "pitomyoid rhombus" in combination with a deepened islet fold: i.e. s3 and t3. The distribution of the left 20 % not only demonstrates the unity much better than the morphodynamic scheme, it can also confirm the guess, that there is a correlation between morphotypes of the anterior loop and the triangle shape (we will return to that later).

M_1 with strongly curved reentrant folds (s4, t4) or with juvenile pattern (s1, t1) are very rare (under 1 %), the morphotypes m3, m4, and r4 don't appear at all.

Senile morphotypes (Abb. 43).

Changing into senile chewing-stages the thickness of enamel – like at relatives of *Mimomys* – as well as the inclination (vergence) of the reentrant-folds increases. The peculiar "pitomyoides-rhombus" can be preserved or interrupted by a provergent SL2. As it was already expected, the *Mimomys*-signs (islet, *Mimomys*kante) disappear in old age.

Morphotype frequencies of senile M_1 (Abb. 44).

It is not surprising, that morphotype t3 is dominating in this case. As an important detail for determining the standard of evolution it shall be mentioned, that the "pitomyoid rhomb" is kept to a great number. Not even one fifth of the strongly worn M_1 belong to morphotype t4 which shows the *Mimomys pusillus*-picture.

M_2 , M_3 and M^1 : The surface of those molars don't show and peculiarities. The triangles T1 and T2 are broadly confluent at early chewing stages. At strongly used molars the T1/2-confluence can be narrowed by Sb1, so that those molars can sometimes not be distinguished exactly from *M. tornensis*.

M^2 The surface of the M^2 consists of three parts: the anterior loop, the distal T4 and a dentine area in the middle (which is shaped like a parallelogram) that is caused by the confluence of T2 and T3.

This peculiar configuration can be regarded as an analogy to the pitomyoid rhombus of M_1 ; it even existed earlier within the *Pusillomimus*-line than on

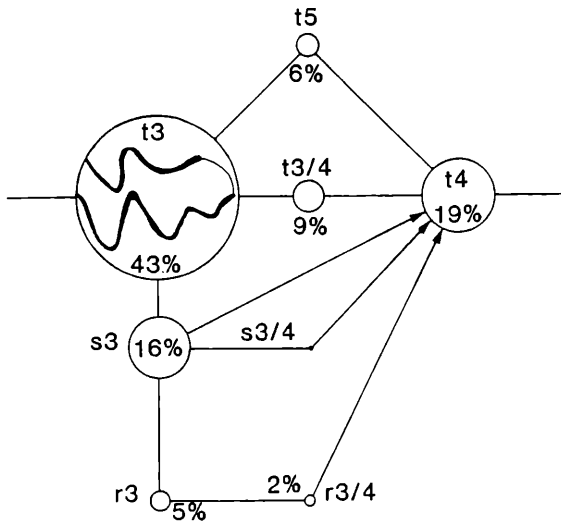


Abb. 44. Morphotypen-Spektrum der senilen M_1 -Kaufläche von *Mimomys pitymyoides* aus Schernfeld; n = 100.

Morphotype-spectrum of the senile M_1 -chewing surface of *Mimomys pitymyoides* from Schernfeld; n = 100.

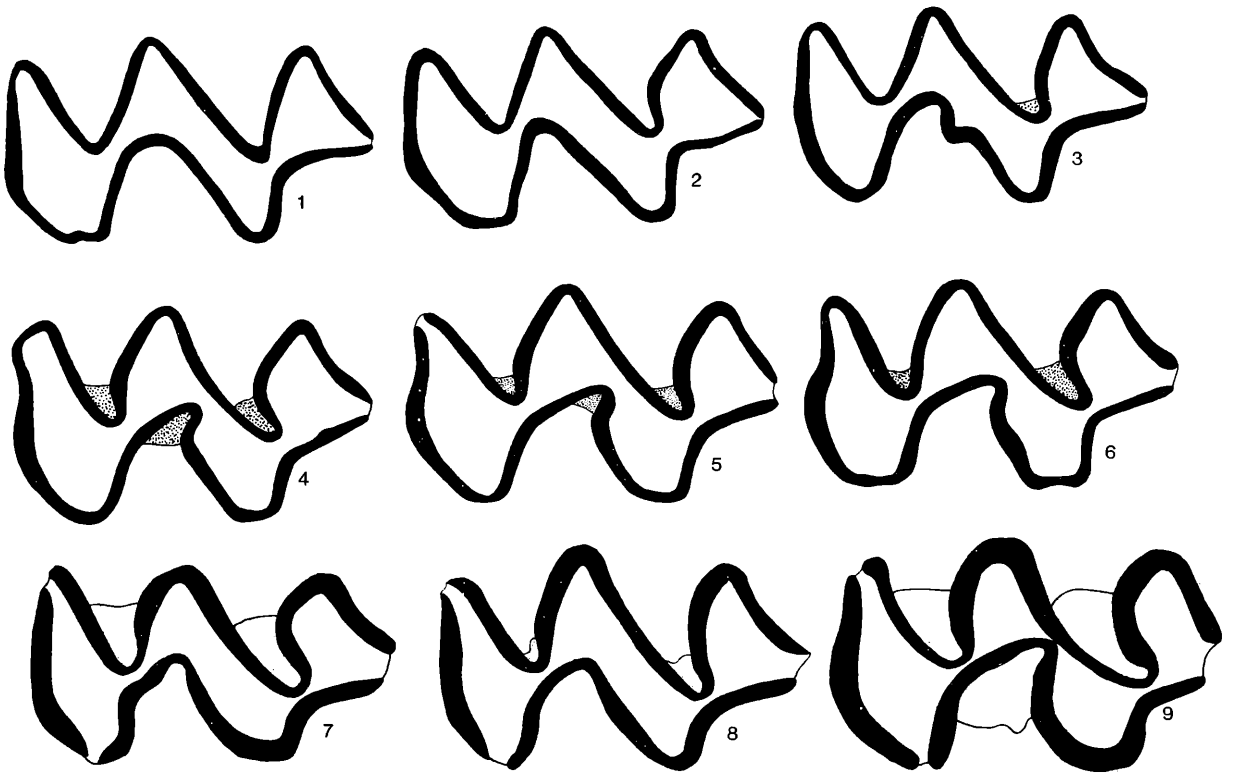


Abb. 45. Variabilität der M_2 -Kaufläche (sin.) von *Mimomys pitymyoides* aus Schernfeld.

Variability of the M_2 -chewing surface (sin.) of *Mimomys pitymyoides* from Schernfeld.

Fig. 1 juvenile M_2 with broad, rounded SI2, Sf = 36/1

Fig. 2-6 adult M_2 with a crown-height of 3,80 to 4,2 mm. Fig. 2 = dominant morphotype with T2 + T3-rhombus, SI2 inequilateral, Sf = 36/29; Fig. 3 = with aberrant fold in the SI2, Sf = 36/14.

Fig. 4-6 with \pm strongly curved SI2, so that the confluence of the triangles T2 and T3 is interrupted, Sf = 36/32, 4 u. 11

Fig. 7-9 senile chewing-surfaces of M_2 , with confluent bzw. getrennten Triangeln, Sf = 36/32, 31 und 3.

Vergrößerung: 28-fach.

Fig. 1 juvenile M_2 with broad, rounded SI2, Sf = 36/1

Fig. 2-6 adult M_2 with a crown-height of 3,80 to 4,2 mm. Fig. 2 = dominant morphotype with T2 + T3-rhombus, SI2 inequilateral, Sf = 36/29; Fig. 3 = with aberrant fold in the SI2, Sf = 36/14.

Fig. 4-6 with \pm strongly curved SI2, so that the confluence of the triangles T2 and T3 is interrupted, Sf = 36/32, 4 and 11.

Fig. 7-9 senile chewing-surfaces of M_2 , with confluent respectively separated triangles, Sf = 36/32, 31 and 3.

Enlargement: 28 x.

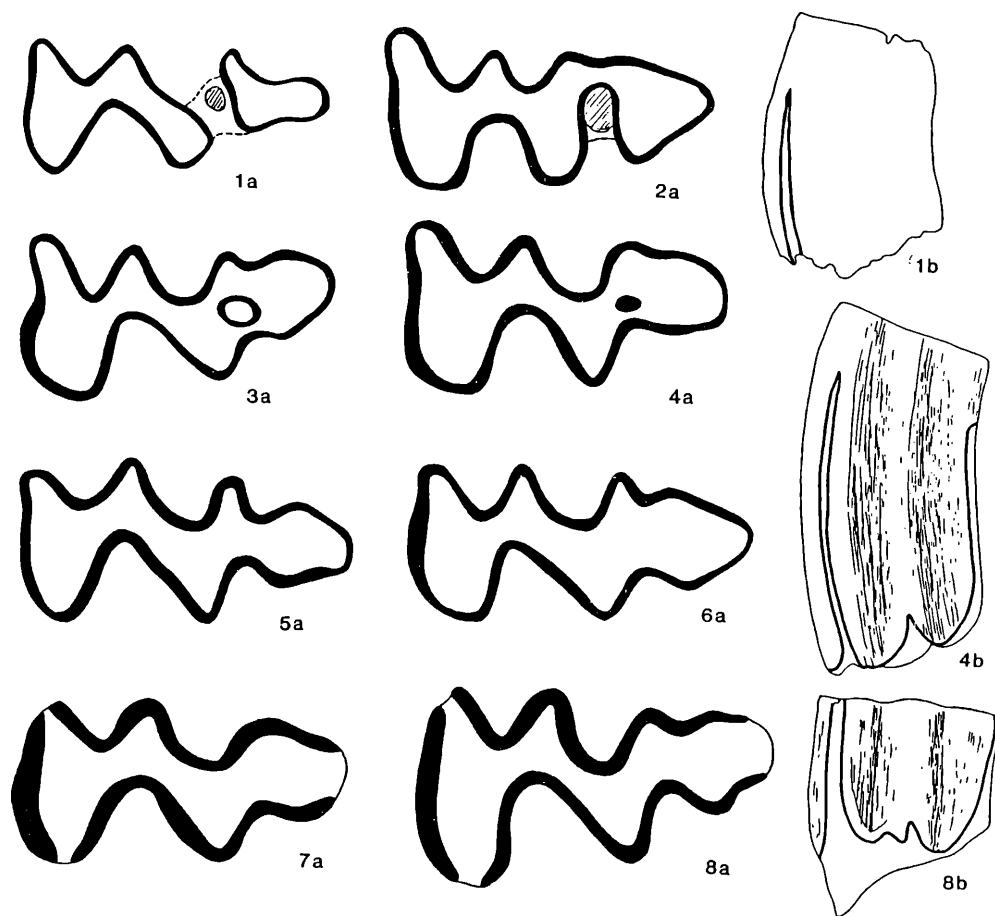


Abb. 46. Variabilität der M^3 -Kaufläche in verschiedenen Abkaugezustadien.
Variability of the M^3 -chewing surface in variant chewing stages.

Fig. 1–2 juvenile M^3 , distale Insel noch nicht abgeschnürt, Sf 43/1 und Sf 35/40.

Fig. 3–6 adulte M^3 , mit oder ohne Insel, Sf 35/23, 25 und 26.

Fig. 7–8 senile M^3 , Sf 35/32 und Sf 43/8.

a = occlusal, 28-fach; b = lingual, 14-fach.

Fig. 1–2 juvenile M^3 , distal islet not yet laced off, Sf 43/1 and Sf 35/40.

Fig. 3–6 adult M^3 , with or without islet, Sf 35/23, 33, 25 and 26.

Fig. 7–8 senile M^3 , Sf 35/32 and Sf 43/8.

a = occlusal, 28 x; b = lingual, 14 x.

steht jedoch innerhalb der *Pusillomimus*-Linie wesentlich früher als am M_1 . Schon bei *M. altenburgensis* finden wir erste Ansätze, bei *M. stranzendorfensis* und *M. stenokorys* hat sich diese charakteristische M^2 -Form schon durchgesetzt (RABEDER, 1981). Sie entsteht ontogenetisch (wie der „Rhombus“ am M_1) durch das Persistieren juveniler Synklinalfornen; die Sl_2 und die Sb_1 bleiben äquilateral und schneiden so wenig in die Kaufläche ein, daß die breite Konfluenz der Triangel T2 und T3 möglich wird. Bei einer geringen Anzahl von M^2 -Kauflächen ist jedoch die Tendenz zu erkennen (Abb. 45, Fig. 4–6), die inneren Teile der Sl_2 nach hinten zu krümmen und die Triangel T2 und T3 voneinander zu trennen. Bei der stärkeren Abkauge derartiger Exemplare (Abb. 45, Fig. 9) kann es schließlich zu Affinitäten mit *Mimomys tornensis* kommen, so daß eine Trennung nicht mehr möglich ist. In den meisten Fällen aber bleibt die charakteristische Gestalt der Kaufläche bis in das senile Stadium erhalten (Abb. 45, Fig. 7–8).

the M_1 . First hints are given already at *M. altenburgensis*, at *M. stranzendorfensis* and *M. stenokorys* the characteristic M^2 -shape established then (RABEDER, 1981). Ontogenetically we explain the genesis of this form (like the M_1 -rhombus) with the persistence of juvenile stages. Sl_2 and Sb_1 stay equilateral, they don't cut in deep and as a result T2 and T3 are broadly confluent. Only a few pieces show a tendency to separate T2 and T3 by a curving the inner section of Sl_2 backwards (Abb. 45, Fig. 9). At stronger used specimen we finally can find affinities with *M. tornensis* – a splitting then isn't possible any more. In most cases however we notice the characteristic habitus of the chewing surface even at senile stages (Abb. 45, Figs. 7–8).

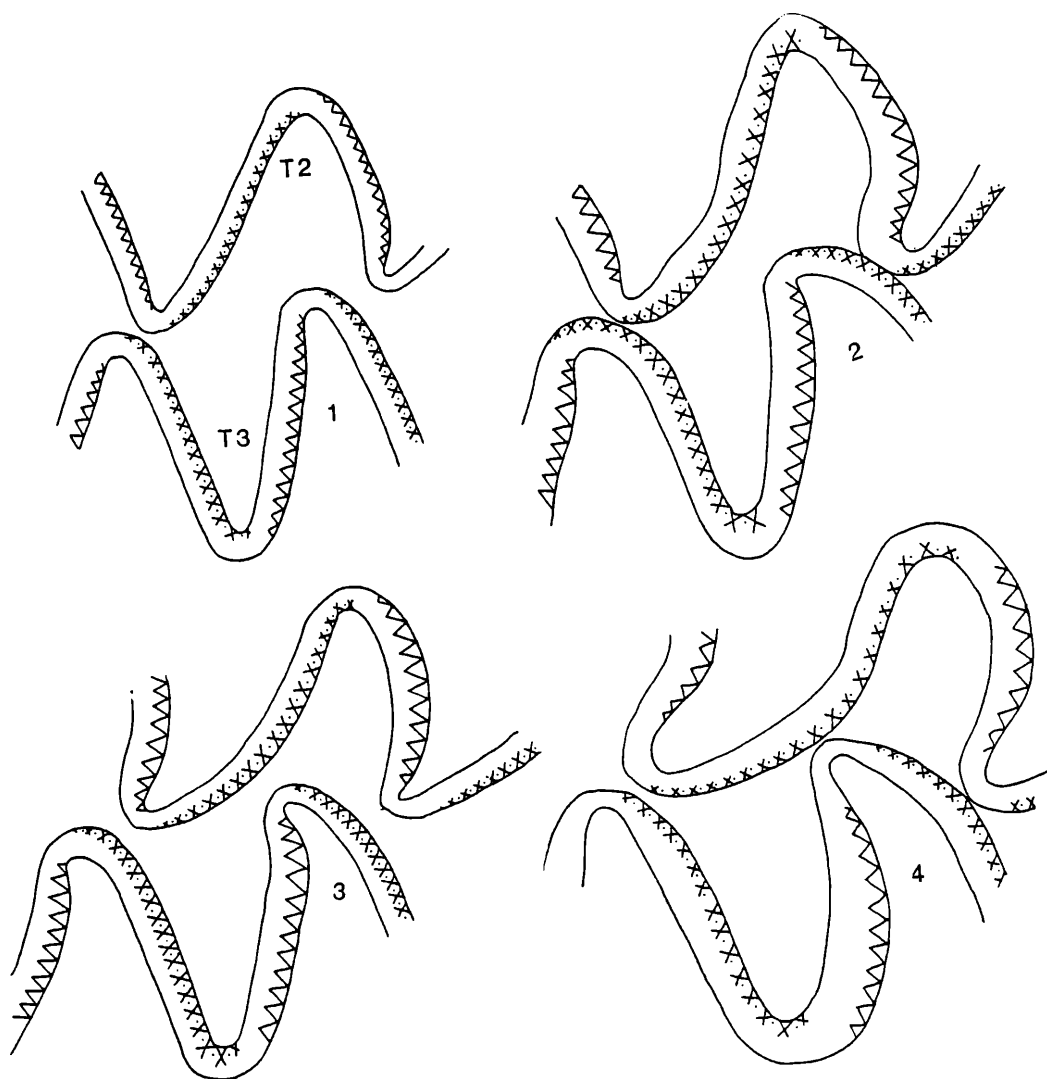


Abb. 47. Schmelzmuster des M_1 von *Mimomys pitymyoides* aus Schernfeld in Abhängigkeit von Morphotypen und Abkauungsgrad. Dargestellt sind die Triangel T2 und T3 eines rechten M_1 .

Schmelzmuster of M_1 of *Mimomys pitymyoides* from Schernfeld in dependence of morphotypes and degree of chewing (wearing). Demonstrated are the triangles T2 and T3 of a right M_1 .

Fig. 1–3 adult, Fig. 4 senil. – Fig. 1 = Morphotyp 3, Fig. 2 = Morphotyp 3/4, Fig. 3 = Morphotyp 2, Fig. 4 = Morphotyp 4

M^3 Die Kaufläche des M^3 ist ebenso arttypisch wie die Occlusalflächen des M_1 und des M^2 . Die Dentinfläche ist breit konfluent. Die gerundeten und relativ seichten Synklinalen schneiden nicht so weit in das Zahninnere ein, daß geschlossene Triangel oder eine Abschnürung des distalen Teilen vorkommen.

Besonders die breite äquilaterale und nie postvergente Sl2 ermöglicht die breite Konfluenz der Triangel T2 und T3, die stets seichte Sb1 läßt eine breite Dentinbrücke zwischen Lobus anterior und dem T2. Eine mesiale Insel innerhalb der Sb1 wurde an keinem Exemplar beobachtet. Eine distale Insel innerhalb der Sl3 ist bei juvenilen und frühadulten Stücken meist vorhanden. An einem Zahnkeim (Abb. 46, Fig. 1) ist die Anlage der Insel schon zu erkennen, während die Sl3 noch nicht ausgeprägt ist. Eine Hinterkappe wird durch die seichten Synklinalen Sb3 und Sl3 angedeutet.

Das Kauflächenbild entspricht damit weitgehend den Occlusalformen bei anderen *Pusillomimus*-Vertretern (vgl. RABEDER, 1981, Abb. 80).

M^3 The chewing surface of the M^3 is as typical for the species as the surface of M_1 and M^2 are. The dentine area is always broadly confluent. The rounded and relative shallow reentrant-folds don't cut in deep, and so there are no closed triangles or a separation of the distal part.

Especially the broad, equilateral and never postvergent Sl2 enables a wide confluence between T2 and T3; the always shallow Sb1 is responsible for the dentine-bridge between the anterior loop and T2. We never found a mesial islet inside the Sb1. A distal islet inside Sl3 is mostly seen at juvenile and early adult specimen. One dental pulp (Abb. 46, Fig. 1) proves that there is already an islet, but no Sl3 yet. A posterior cap is indicated by a slight Sb3. The chewing surface therefore is comparable to other *Pusillomimus*-variants (see RABEDER, 1981, Abb. 80).

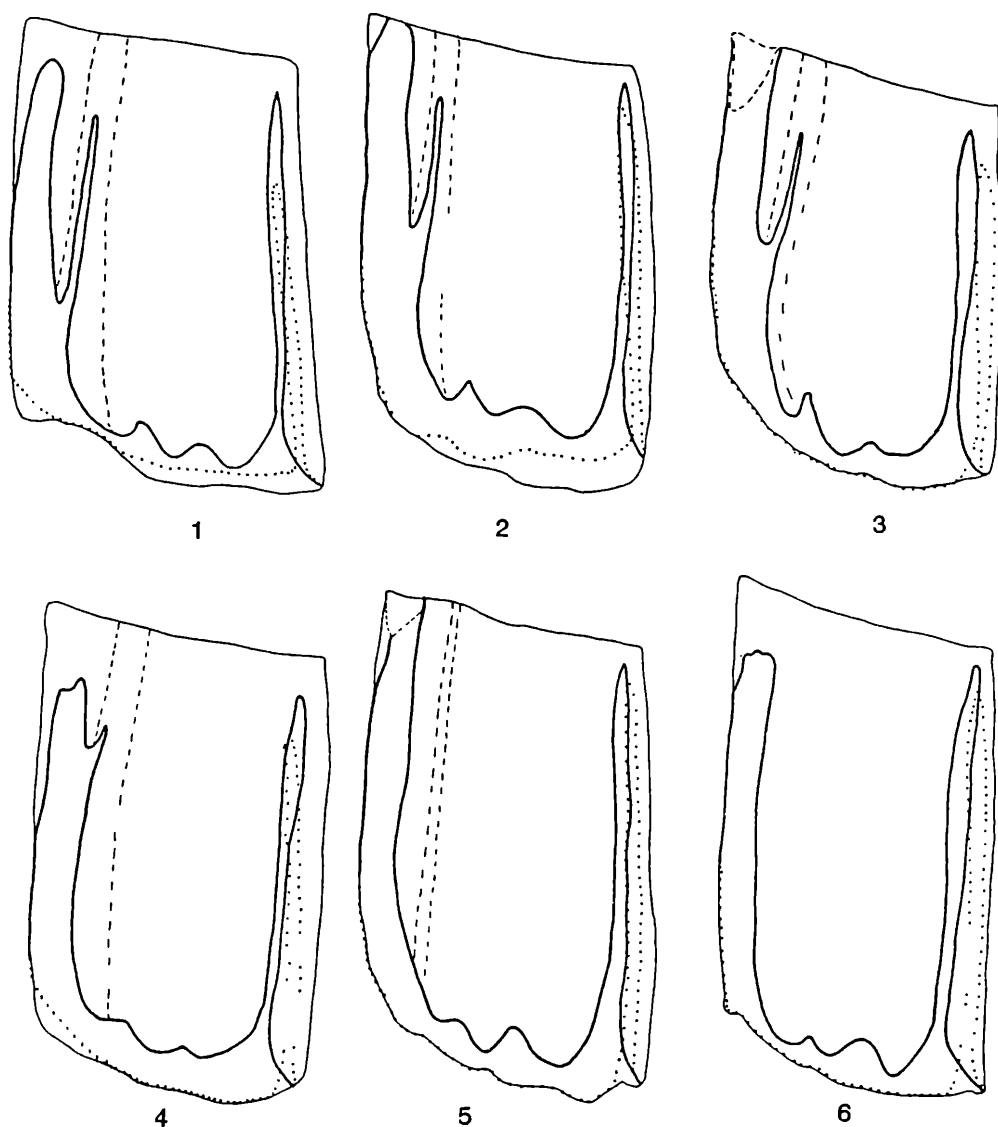


Abb. 48. Variabilität der Linea sinuosa des M_1 von *Mimomys pitymyoides* aus Schernfeld.

Variability of the sinuous line of M_1 of *Mimomys pitymyoides* from Schernfeld.

Fig. 1 = Sf 15/1, Fig. 2 = Sf 15/13, Fig. 3 = Sf 3/11, Fig. 4 = Sf 15/4, Fig. 5 = Sf 15/30, Fig. 6 = Sf 15/27.

Vergrößerung/Enlargement: 14 x.

S c h m e l z b a n d Die allgemeine Gestalt des Schmelzbandes, d.h. seine mehr oder weniger starke Krümmung (Vergenz) hängt nicht nur (wie bei anderen *Mimomys*-Gruppen) von der Abkauungsstufe allein, sondern auch, wie schon bei der Beschreibung des M_1 gezeigt worden ist, vom Morphotyp ab.

Geringe oder fehlende Vergenz finden wir bei den juvenilen Kauflächen, aber auch sehr häufig an adulten Occlusalbildern der Morphotypen s3 und t3. Daneben gibt es selten auch frühadulte Exemplare mit schwach vergentem Synklinalem (Morphotypen m2, c2 und r2). Bei stärkerer Abkauung verdickt sich das Schmelzband – leeseitig stärker als lufseiteig – und krümmt sich immer mehr, bis schließlich fast halbkreisförmige Triangel der Morphotypen s4 und t4 entstanden sind.

S c h m e l z m u s t e r mesoknem bis pachykнем. Prinzipiell entspricht das Schmelzmuster dem auch für andere *Mimomys*-Arten charakteristischen Typ. Es ist pachykнем, d.h. mit Tangentialschmelz im Lee und La-

E n a m e l b a n d In general the outward form of the enamel band, that means its more or less marking vergence, depends not only (as at other *Mimomys*-groups) on the chewing stage, but also on the morphology, as could already be shown by describing the M_1 .

Slight, or no vergence at all we notice at juvenile surfaces but also very often at adult variants of the morphotypes s3 and t3. Besides there are only few early adult specimen with slightly vergent reentrant folds (morphotypes m2, c2 and r2). While chewing the thickness of enamel increases – on the lee-side even more than on the luff-side – and curves more and more, until finally the triangle-shape is nearly circular as at morphotypes s4 and t4.

E n a m e l s t r u c t u r e mesoknem to pachykнем. In general the here appearing structure is comparable to other *Mimomys*-species. It is pachykнем which means that we have tangential enamel on the trailing edges and

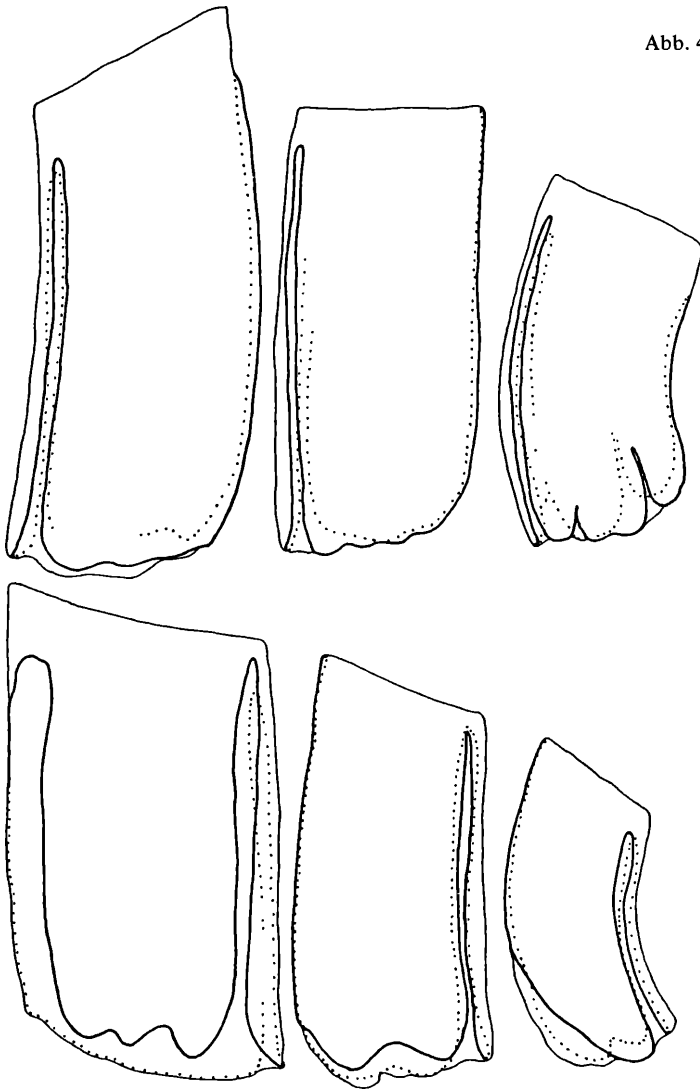


Abb. 49. Linea sinuosa von *Mimomys pitymyoides* aus Schernfeld. Dargestellt sind Beispiele, die in ihren PA- bzw. HH-Indices den Mittelwerten nahekommen.

Sinuous line of *Mimomys pitymyoides* from Schernfeld. Pictured are examples whose PA-respectively HH-indices lie about the mean-values.

$M^1 = Sf\ 43/34$, $M^2 = Sf\ 36/22$, $M^3 = Sf\ 35/26$.
 $M_1 = Sf\ 15/27$, $M_2 = Sf\ 43/20$, $M_3 = Sf\ 3/22$.

mellenschmelz im Luv (vgl. v. KOENIGSWALD, 1980, RABEDER, 1981). An luvseitigen Kauflächen ist die Tangentialschmelz-Auflage so gering, daß der leeseitige Abschnitt nicht dicker ist als der luvseitige. Von diesem mesoknemem Zustand ausgehend kommt es bei zunehmender Abkautung zu einer differenzierten Verdickung des Schmelzes und führt zur ausgeprägten Pachyknemie des senilen Schmelzbandes (vgl. Abb. 47).

Andererseits besteht auch eine Beziehung zwischen Schmelzmuster, Schmelzbandkrümmung, Triangelform und Morphotypen. Die Morphotypen s3 und t3 (Abb. 40) behalten nicht nur die juvenile Synklinalform, sondern auch das jugendliche Schmelzmuster bei, indem der Tangentialschmelz schmal bleibt. Schwach gekrümmte Schmelzbänder (Morphotyp 2) zeigen bedeutend mehr Tangentialschmelz (Abb. 39) als die nicht gekrümmten der Morphotypengruppe 3, sodaß eine Korrelation zwischen Schmelzmuster und Krümmung zu vermuten ist.

Linea sinuosa (Abb. 48 und Abb. 49). Die Hauptsinusbildungen sind schlitz- oder lanzettförmig und so hoch, daß nur eine beschränkte Anzahl von Molaren ein Stadium repräsentieren, das eine Messung aller Höhen zuläßt. Die Nebensinusbildungen sind meist sehr

lamellar enamel on the leading edges (see VON KOENIGSWALD, 1980: RABEDER, 1981). At juvenile surfaces tangential enamel is so weak that the lee-section is not thicker than the luff-section. This mesoknem situation changes into distinct pachyknem differentiation at senile teeth (Abb. 47).

On the other hand we notice a relation between enamel structure, curving of the enamel band, triangle-forms and morphotypes. The morphotypes s3 and t3 (Abb. 40) do not only keep their juvenile reentrant-shapes but even their juvenile enamel structure, which means, that the tangential enamel stays thin.

Curved enamel bands (morphotype 2) show much more tangential enamel (Abb. 39) than uncurved (= straight) ones (morphotype group 3) do. Enamel structure and curving therefore might be correlated.

Sinuosa line (Abb. 38 and Abb. 49). Main-sinus-forms are slitted or spear-shaped and so high that just a few molars allow a measuring of all heights. Sub-sinus mostly are very low and meaningless for function. Only at the M_1 the mimosinuid plays a certain role, be-

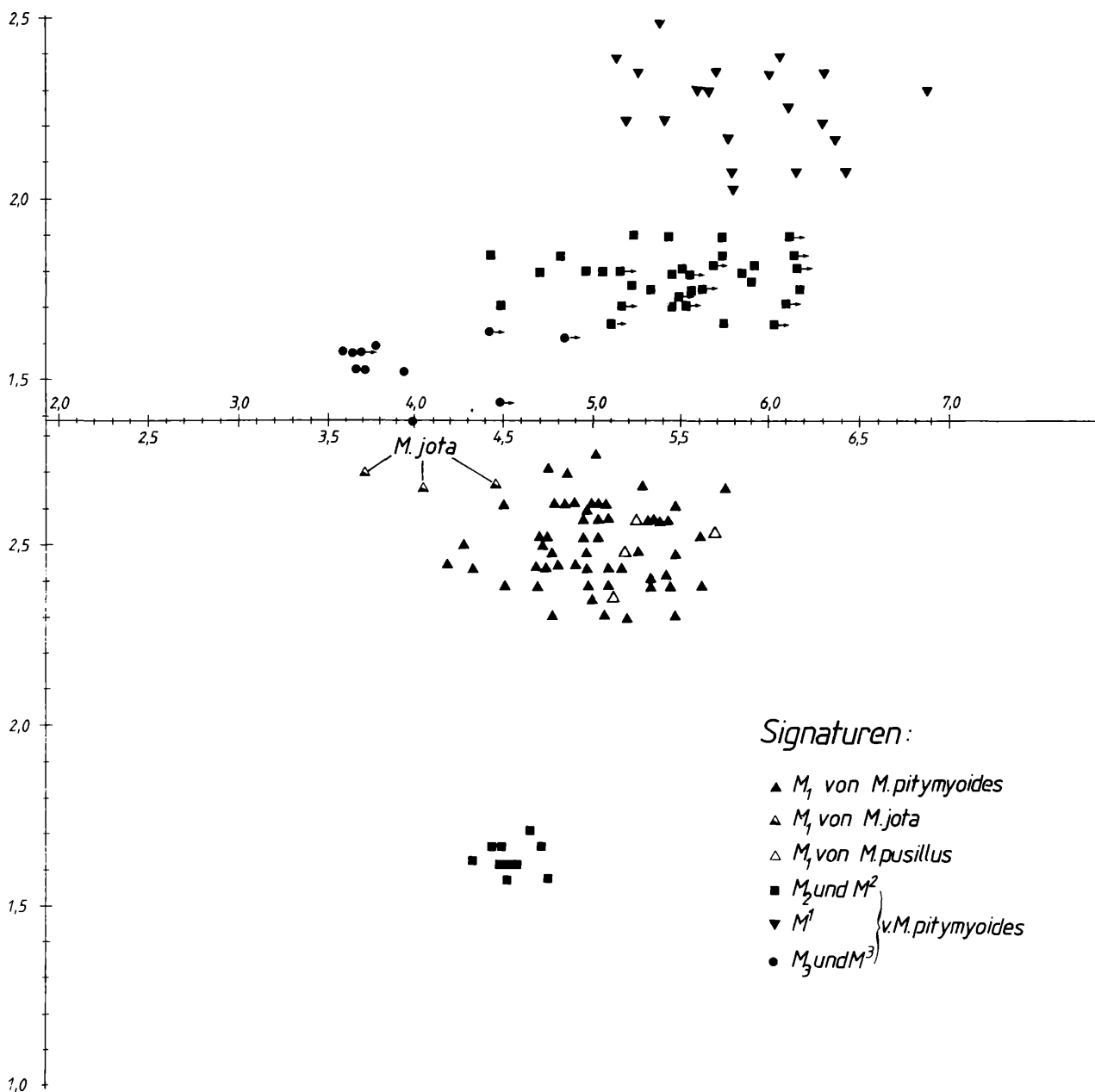


Abb. 50. Sinogramm von *Mimomys pitymyoides* aus Schernfeld. Im Vergleich dazu HH-Index-Werte von *Mimomys jota* aus Stranzendorf i und *M. pusillus* aus Deutsch-Altenburg 2.
Sinogram of *Mimomys pitymyoides* from Schernfeld. In comparison of the HH-index-values of *Mimomys jota* from Stranzendorf i and *M. pusillus* from Deutsch-Altenburg 2.

flach und funktionell ohne Bedeutung. Nur am M_1 spielt das Mimosinuid eine gewisse Rolle, indem es an der Mimomyskante weit emporsteigt (Abb. 48).

Sinuometrie (Abb. 50). Die Indices der Linea sinuosa haben hohe Schwankungsbreiten, die aber rechnerisch den Variationsbreiten niedrigkroniger *Mimomys*-Arten entsprechen.

Die Verteilungsareale der M^1 , M^2 und besonders der M_1 zeigen ein geschlossenes Bild. Hervorzuheben ist, daß die PA-Werte des M^1 im Mittel weit über den HH-Werten des M_1 liegen; bei geologisch älteren *Pusillomimus*-Arten liegen die Verhältnisse umgekehrt oder die Werte von M_1 und M^1 kommen sich sehr nahe.

cause it reaches relatively high (Abb. 48).

Sinuometry (Abb. 50). Indexes of the sinuous line are widely spread, but they conform mathematically with low-crowned *Mimomys*-species. The distribution-areas of M^1 , M^2 and especially of M_1 represent themselves in a closed way. It has to be mentioned that the PA-values of the M^1 in the mean are lying high above the HH-values of M_1 . At geological older *Pusillomimus*-species the situation is reverse, or at least the values of M_1 and M^1 are nearly the same.

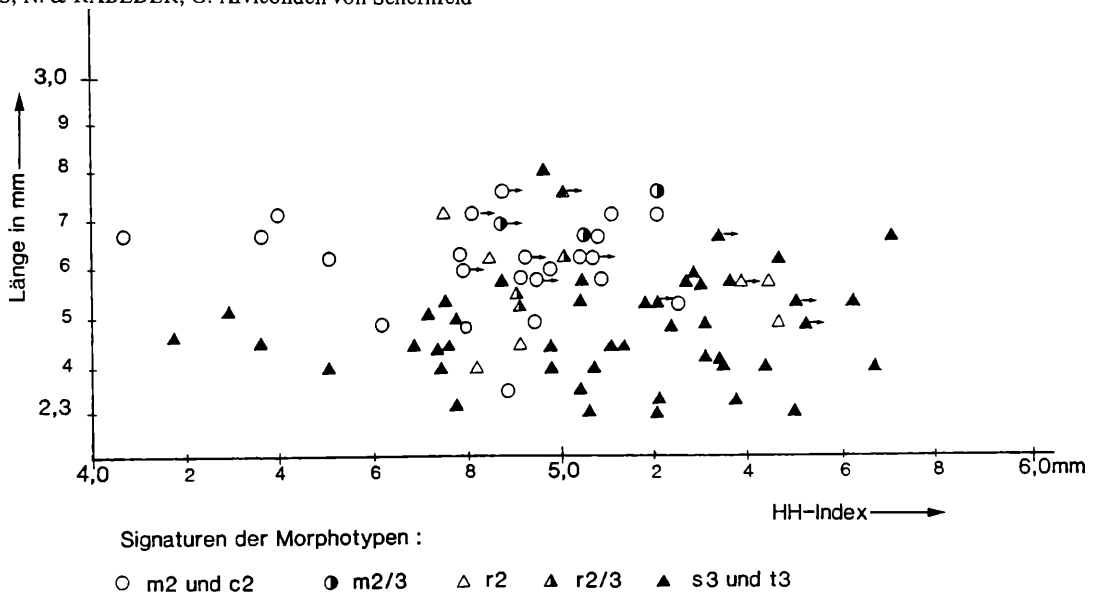


Abb. 51. Die Beziehung zwischen den Morphotypen, den Dimensionen und der Linea sinuosa des M_1 von *Mimomys pitymyoides* von Schernfeld.

The relations between the morphotypes, the dimensions and the sinuous line of the M_1 of *Mimomys pitymyoides* from Schernfeld.

Zement. An juvenilen und frühadulten Molaren fehlt der Synklinalzement oft noch ganz oder er füllt nur die innersten Winkel der Synklinalen aus. An senilen Molaren wird immer mehr Zement eingelagert.

Cement. At juvenile and early adult teeth no cement is filling the reentrant folds, or just a little in the innermost part. As cement increases with age, we find more at senile molars.

Wurzeln. Alle Molaren haben höchstens zwei Wurzeln, der M_2 ist ausschließlich pleurorhiz. Zur Wurzelbildung kommt es ontogenetisch relativ spät, sodaß nur ein geringer Anteil von – stark usierten – Molaren Wurzeln besitzt.

Roots. All molars possess two roots at most, the M_2 solely is pleurorhiz. Roots grow ontogenetically late, so that only a few molars (and then strongly used ones), are wearing roots.

Zusammengehörigkeit. Die artliche Zusammengehörigkeit der hier zusammengefaßten Molaren ist am besten an den M_1 zu prüfen. Bei der Beschreibung seiner Kaufläche wurde schon angedeutet, daß gewisse Beziehungen zwischen den Merkmalen des Anteroconids und der Triangelform bestehen. Durch Einbeziehung der Dimensionen und der Linea sinuosa kann nun die Frage, ob hier nur eine Art vorliegt, wesentlich aufschlußreicher untersucht werden.

Homogeneity. On the M_1 it can best be tested, that those molars which were put together here are monospecific.

While describing the surface it was already mentioned that there could be some relations between the anterior loop and the triangles. If we – in addition – include dimensions and sinuous line, we find even more arguments for having just one species here.

Abb. 51 zeigt das Sinugramm des M_1 , in dem die wichtigsten Morphotypen durch Symbole gekennzeichnet sind. Aus ihrer Verteilung ist folgendes abzulesen:

Abb. 51 shows the sinugram of M_1 , the most important morphotypes are signed with special symbols. Their distribution tells us as follows:

1. Alle M_1 liegen in einem geschlossenen Verteilungsareal.
2. Die Morphotypen mit Insel (m2 und m2/3) sind im Durchschnitt größer aber primitiver, was die Linea sinuosa betrifft.
3. Die abgeleiteten Morphotypen s3 und t3 haben im Mittel höhere HH-Werte, sind aber kleiner.

- 1) All M_1 are distributed in a closed area.
- 2) Morphotypes that show an islet (m2 and m2/3) are bigger in the mean, but more primitive in regard to the sinuous line.
- 3) The derived morphotypes s3 and t3 show higher HH-values in the mean, but they are smaller.

Daraus ist zu schließen, daß die dem morphodynamischen Schema (Abb. 41) entsprechende Evolutionstendenz mit der Verringerung der Dimensionen und der Höherentwicklung der Linea sinuosa korreliert ist. Eine Aufspaltung in zwei oder mehrere Gruppen ist auch bei Berücksichtigung mehrerer Merkmalskomplexe nicht herauszulesen. Daß andererseits die hier als „*pitymyoides*-Entwicklung“ bezeichnete Evolutionstendenz in eine Sackgasse führt, wird im Rahmen von Vergleichsstudien mit anderen *Pusillomimus*-Arten zu zeigen sein.

It has to be concluded, that the tendency of evolution in accordance to the morphodynamic scheme (Abb. 41) represents a correlation between diminution of dimensions on one side and a higher evolution of the sinuous line on the other.

A splitting into two or more groups can't be observed, even if more characteristics are considered. That on the other hand this trend – here called the "*pitymyoides*-evolution" – comes to a dead end, has to be shown in comparison with other *Pusillomimus*-species.

Tabelle 13. Variations und Mittelwerte der Molaren-Werte von *Mimomys pitymyoides* aus Schernfeld.
Variations and mean-values of the measures of molars of *Mimomys pitymyoides* from Schernfeld.

| Inv. Nr. Sf | Variationsbreite | Mittelwert | Anzahl |
|-------------------------------|------------------|------------|--------|
| Morphotypen m + c: | | | |
| M ₁ -Länge, adult | 2,48–2,82 | 2,63 | 25 |
| HH-Index | 4,36–6,35 | 4,83 | 16 |
| Morphotypen s + t: | | | |
| M ₁ -Länge, adult | 2,30–2,81 | 2,47 | 44 |
| HH-Index | 4,17–5,70 | 5,22 | 38 |
| M ₁ -Länge, senil | 2,35–2,90 | 2,60 | 50 |
| M ₁ -Länge, gesamt | 2,30–2,90 | 2,56 | 119 |
| M ₂ -Länge | 1,56–1,68 | 1,63 | 10 |
| HH-Index | 4,32–4,75 | 4,53 | 10 |
| M ₃ -Länge | 1,24–1,47 | 1,35 | 10 |
| HH-Index | 2,25–3,48 | 2,94 | 10 |
| M ¹ -Länge | 2,02–2,51 | 2,21 | 20 |
| PA-Index | 5,14–6,48 | 5,86 | 20 |
| PAA-Index | 6,12–7,69 | 6,92 | 20 |
| M ² -Länge | 1,66–1,89 | 1,79 | 46 |
| PA-Index | 4,43–6,72 | 5,56 | 33 |
| M ³ -Länge | 1,29–1,70 | 1,58 | 30 |
| PA-Index | 3,11–4,87 | 3,90 | 14 |

Tabelle 14. M₁-Maße von *Mimomys pitymyoides* aus Schernfeld.
M₁-measurements from *Mimomys pitymyoides* from Schernfeld.

| Inv. Nr. Sf | 47/30 | 3/11 | 15/1 | 15/28 | 3/13 | 15/24 | 47/21 | 15/29 |
|------------------|-------|------|-------|-------|------|-------|-------|-------|
| Morphotyp | m 2 | m 2 | m 2/3 | m 2 | c 2 | m 2 | m 2/3 | s 3 |
| occlusale Länge | 2,67 | 2,68 | 2,62 | 2,48 | 2,60 | 2,58 | 2,71 | 2,53 |
| distale Breite | 1,10 | 1,15 | 0,99 | 1,01 | 1,06 | 1,06 | 1,20 | 1,06 |
| Hyposinuid-Höhe | 2,99 | 3,08 | 3,45 | 3,45 | 3,44 | 3,77 | 3,73 | 3,86 |
| Hyposinulid-Höhe | 2,76 | 3,08 | 2,90 | 3,31 | 3,22 | 3,40 | 3,63 | 3,54 |
| HH-Index | 4,07 | 4,36 | 4,51 | 4,78 | 4,71 | 5,08 | 5,21 | 5,25 |
| Inv. Nr. Sf | 4/10 | 4/9 | 4/17 | 4/37 | 4/18 | 4/6 | 15/39 | 4/3 |
| Morphotyp | r 3 | s 3 | s 3 | t 3 | s 3 | t 3 | t 3 | s 3 |
| occlusale Länge | 2,46 | 2,39 | 2,31 | 2,30 | 2,42 | 2,30 | 2,39 | 2,67 |
| distale Breite | 1,06 | 1,06 | 0,97 | 0,97 | 1,01 | 0,99 | 1,06 | 1,10 |
| Hyposinuid-Höhe | 3,04 | 3,27 | 3,40 | 3,68 | 3,82 | 3,86 | 3,91 | 4,23 |
| Hyposinulid-Höhe | 2,85 | 3,17 | 3,36 | 3,68 | 3,82 | 3,82 | 4,09 | 3,86 |
| HH-Index | 4,17 | 4,51 | 4,78 | 5,20 | 5,40 | 5,47 | 5,66 | 5,73 |

Systematische Stellung. Die Zuordnung zum Subgenus *Pusillomimus* erfolgt auf Grund der schon bei der Beschreibung angeführten Gemeinsamkeiten: Synklinalform, Tendenz zur Bildung von „Rhomben“ an M₁ und M², relativ wenig Synklinalzement, Dimensionen relativ klein.

Systematic position The integration into the subgenus *Pusillomimus* follows from the already mentioned similarities of: shape of reentrant-folds, tendency to "rhomb"-building on M₁ and M², just a little cement and small dimensions.

Die *Pusillomimus*-Molaren von Schernfeld gehören einem schon sehr fortgeschrittenen Evolutions-Niveau an, was die Hypsodontie und die Linea sinuosa betrifft, weshalb Vergleiche vor allem mit den jüngeren *Pusillomimus*-Vertretern anzustellen sind.

Vergleich mit *Mimomys (Pusillomimus) stenokorys* RABEDER, 1981 aus Stranzendorf F und G

In den Dimensionen sowie in der Form der M^2 -Kaufläche besteht Übereinstimmung. An den Occlusalbildern des M_1 von *M. stenokorys* läßt sich die Tendenz zur Bildung des „pitymyoides-Rhombus“ schon erkennen, indem neben den Morphotypen s1 und s2 (s. RABEDER, 1981, Abb. 94, Fig. 2 und 3) schon s2/3 und r2/3 (RABEDER, 1981, Abb. 94, Fig. 4–5) auftreten. Ein typischer T2 + 3 Rhombus erscheint erst bei stark abgekauten Molaren (Fig. 6). Deutlicher sind die Differenzen in der Entwicklungshöhe der Linea sinuosa (vgl. RABEDER, 1981, Sinugramm 4 und 5). Die Index-Werte differenzieren im Mittel um mehr als 20 %.

M. stenokorys erweist sich in allen Merkmalen der *Pusillomimus*-Entwicklung als deutlich ursprünglicher als die Schernfelder Art.

Vergleich mit *Mimomys (Pusillomimus) jota* RABEDER, 1981 aus Stranzendorf i

Bei dieser schon etwas weiter entwickelten Art herrscht der Morphotyp s2 schon vor: wie in Schernfeld! Die Indexwerte der Linea sinuosa (s. Abb. 50) bleiben jedoch noch deutlich hinter den Schernfelder Werten, sodaß wir in *M. jota* den unmittelbaren Vorfahren vermuten dürfen.

Vergleich mit *Mimomys pitymyoides* JANOSSY & VAN DER MEULEN, 1975

Sowohl die Typus-Exemplare aus Osztramos 3 (s. JANOSSY & VAN DER MEULEN, 1975, Fig. s8–9) als auch die Molaren aus Deutsch-Altenburg 3 und 10, die wir zum Vergleich heranzogen, liegen innerhalb der Variationsbreite des wesentlich umfangreicheren Schernfelder Materials. In allen Vergleichs-Mengen dominieren die M_1 -Morphotypen s3 und t3 (vgl. auch RABEDER, 1981) und die Linea sinuosa ist sehr hoch entwickelt. Daß im Deutsch-Altenburger Material kein einziger M_1 oder M^1 vorliegt, an dem die HH-Werte zu messen wären, mag an dem vielleicht höheren Evolutionsniveau liegen. An den Molaren von Osztramos 3 wurde die Linea sinuosa noch nicht studiert.

Wegen der überaus großen morphologischen Variabilität, wie sie nun am Schernfelder Material demonstriert wurde, sind taxonomische Zuordnungen zu *Pusillomimus*-Arten wohl nur mit größeren Materialien sinnvoll. Die Evolutionshöhe kann an der Kauflächen-Morphologie viel schlechter abgelesen werden als an der Linea sinuosa.

Pusillomimus-molars from Schernfeld show a highly evolved niveau if we look at hypsodonty and sinuous line, and therefore they have to be compared to younger *Pusillomimus*-variants.

Comparison with *Mimomys (Pusillomimus) stenokorys* RABEDER, 1981 from Stranzendorf F and G

Conformity consists in dimensions and in the shape of M^2 -surfaces. The M_1 -surface of *M. stenokorys* already shows a tendency to form a "pitymyoid-rhomb"; this can be seen in already existing morphotypes like s2/3 and r2/3 (RABEDER, 1981, Abb. 94, fig. 4–5) besides s1 and s2 (RABEDER, 1981, Abb. 94, fig. 2 and 3). The typical T2 + T3-rhomb appears only at strongly used molars (fig. 6).

Differences come out more clearly if we look at the sinuous line (RABEDER, 1981, sinugram 4 and 5). The index-values differ in the mean more than 20 %. Due to all those characteristics *M. stenokorys* is distinctly more primitive than the Schernfeld-species.

Comparison with *Mimomys (Pusillomimus) jota* RABEDER, 1981 from Stranzendorf i

This a little higher evolved species already shows a dominance of morphotype s2: like at Schernfeld! The index-values of the sinuous-line (see Abb. 50) however stay significantly behind those of Schernfeld, so that as a conclusion we see the direct ancestor in *M. jota*.

Comparison with *Mimomys pitymyoides* JANOSSY & VAN DER MEULEN, 1975

Not only the type-specimen from Osztramos 3 (see JANOSSY & VAN DER MEULEN, fig. 8–9), but also the molars from Deutsch-Altenburg 3 and 10 which we entered into the comparison are integrated in the range of the much bigger material of Schernfeld. In all cases the M_1 -morphotypes s3 and t3 are the dominating ones (see also RABEDER, 1981) and moreover the sinuous-line is very much evolved.

The fact that in the material of Deutsch-Altenburg there was no M_1 or M^1 which allowed to measure the HH-value might be caused by the higher degree of evolution. The sinuous line of the molars of Osztramos 3 hasn't been studied yet. Because of the extremely high morphologic variability – as could be demonstrated on the Schernfeld-material – taxonomic determination of *Pusillomimus*-species only seems to make sense if a rich material can be studied. The sinuous line can show the niveau of evolution much better than the morphology of chewing-surfaces does.

Vergleich mit *Mimomys reidi* HINTON, 1910 aus Trimmingham

Die Neubearbeitung der plio-pleistozänen Arvicoliden Ostenglands durch MAYHEW & STUART (1986) löste das taxonomische Problem, das mit dem Namen *M. reidi* verknüpft war (s. RABEDER, 1981: 121–122). Aus den Abbildungen des Holotypus geht folgendes hervor:

1. *Mimomys reidi* gehört dem Subgenus *Pusillomimus* an; dies geht aus den relativ wenig einschneidenden Synklinalen und der daraus resultierenden Konfluenz der Triangel T1–T2–T3 hervor. Weitere Kriterien für diese Zuordnung sind: das schwach pachykne Schmelzband, die Dimensionen.
2. Die Linea sinuosa ist auf einem Evolutionsniveau (Hyposinuid etwa so groß wie die occlusale Länge), das für altvillanyische *Pusillomimus*-Arten typisch ist (RABEDER, 1981).

Mimomys reidi ist höchstwahrscheinlich mit *Mimomys stranzendorfensis* RABEDER, 1981 oder mit *M. stenokorys* RABEDER, 1981 synonym. Der Holotyp gehört dem Morphotyp r2/3 an, in der Höhe des Hyposinuids steht er aber weit hinter dem primitivsten M₁ aus Schernfeld zurück. Die von F. HELLER (1967) mit „*Mimomys reidi*“ bezeichneten M₁ umfassen einen Teil der Variabilität von *M. pitymyoides*, *Mimomys reidi* ist daher aus der Faunenliste von Schernfeld zu streichen.

Vergleich mit *Mimomys pusillus* (MEHELY, 1914)

Von dieser Art lag uns ein reiches Vergleichsmaterial aus Deutsch-Altenburg 2 und 4 vor, das mit dem Typus-Material aus Betfia 2 gleichaltrig anzusehen ist.

In den Dimensionen herrscht Übereinstimmung, die Hypsodontie und die Linea sinuosa ist bei *M. pusillus* weiter entwickelt, indem die Spitzen der Sinusbildungen in den Abkautungsprozeß geraten, bevor die Schmelzbasis gebildet ist; für die HH- bzw. PA-Indices sind daher meist nur Minimalwerte anzugeben, nur an wenigen M₁ und M¹ sind die Indices meßbar. Diese Werte liegen im obersten Drittel der Verteilungs-Areale für *M. pitymyoides* (s. RABEDER, 1981: 234).

Deutlicher sind die Unterschiede an den Kauflächenbildern, indem bei den adulten M₁ die Morphotypen r4, s4 und t4 dominieren; daneben gibt es noch Übergangsformen 2/3 (z.B. t2/3, s. RABEDER, 1981, Abb. 103/8a) und senile M₁ mit dem Morphotyp 3 (RABEDER, 1981, Abb. 102/5a), die zeigen, daß zwischen beiden Arten ein morphodynamischer Zusammenhang besteht. Bekräftigt wird dies durch die Übereinstimmungen im Occlusalbild der M³ und M², in der Linea sinuosa des M₁ (Mimosinuid, vgl. RABEDER, 1981, Abb. 104) und in der ontogenetischen Entwicklung des Schmelzbandes.

Der Hauptunterschied besteht in der verschiedenen starken Krümmung der Synklinalen. Bei *M. pusillus* wird das „*pitymyoides*“-Stadium (d.h. die Morphotypen 3 mit T2 + T3-Rhombus) unterdrückt, indem aus den juvenilen Kauflächenbildern (Morphotypen m1 und s1, s. RABEDER, 1981, Abb. 102/1a und 103/1a) schon nach geringer Usur die Morphotypen s2/3, s3/4, s4, t4 etc. entstehen, während die Morphotypen s3 und t3 nur

Comparison with *Mimomys reidi* HINTON, 1910 from Trimmingham

The revision of Plio-Pleistocene arvicolids from East England by MAYHEW & STUART (1986) solved the taxonomic problem that was connected with *M. reidi* (see RABEDER, 1981: 121–122). The pictures of the holotype teach us as follows:

- 1) *Mimomys reidi* belongs to the subgenus *Pusillomimus*; this is shown by the reentrant folds that don't cut in very deep, and as a result we notice a confluence between the triangles T1–T2–T3. Other features are: a weakly pachykne enamel band and the dimensions.
- 2) The sinuous line represents an evolutionary degree (hyposinuid is about the same as the occlusal length) which is typical for the Early Villanyian species of *Pusillomimus*.

Mimomys reidi quite likely is synonymous with *Mimomys stranzendorfensis* RABEDER, 1981, or with *M. stenokorys* RABEDER, 1981. The holotype belongs to the morphotype r2/3; the height of its hyposinuid however stays far behind the measure of the most primitive M₁ of Schernfeld.

Those M₁ that were described as „*Mimomys reidi*“ by HELLER (1967) belong to the variability of *M. pitymyoides*; therefore *M. reidi* is to be deleted from the Schernfeld-fauna.

Comparison with *Mimomys pusillus* (MEHELY, 1914)

For comparison the rich material from Deutsch-Altenburg 2 and 4 could be studied, which has to be regarded to be of the same age as the type-material from Betfia 2.

In dimensions both species agree, but hypsodonty and sinuous line are more evolved at *M. pusillus* in that way that the peaks of the sinus will be chewed away before the enamel basis is built; for HH- or PA-indices we just can give the minimal values, at only a few M₁ and M¹ we have the chance to figure out the indexes. Those values lie in the upper third of the distribution-areas of *M. pitymyoides* (see RABEDER, 1981: 234).

The differences in chewing surfaces are more distinct, because at adult M₁ the types r4, s4 and t4 are dominating; besides there are transitional forms 2/3 (e.g. t2/3, see RABEDER, 1981, Abb. 103/8a), and senile M₁ of type 3 (RABEDER, 1981, Abb. 102/5 a) that can prove the morphodynamic connection.

We find confirmation in the uniformity of the surfaces of M³ and M², of the sinuous line of M₁ (Mimosinuid, see RABEDER, 1981, Abb. 104) and of the ontogenetic development of the enamel band.

The main difference exists in form of the reentrant folds, that show various degrees of curvings. At *M. pusillus* the „*pitymyoides*“-stage (that means morphotype 3 with a T2 + T3-rhomb) is suppressed in that way, that juvenile surfaces (morphotype m1 and s1, RABEDER, 102/1a and 103/1a) very soon change into morphotypes s2/3, s3/4, s4, t4 etc. while the morphotypes s3 and t3 only rarely appear.

So we observe a huge shifting in frequency of the T2–T3-morphotypes that changed from the ontogenetic

mehr selten auftreten. Es kommt also zu beträchtlichen Frequenz-Verschiebungen im Bereich der T2–T3-Morphotypen, von der ontogenetischen Folge 1–3–4 zu 1–2–4 (s. Abb. 39). Man kann es auch so ausdrücken: die konservative Folge 1–2, wie wir sie von geologisch älteren *Pusillomimus*-Arten, aber auch von *M. pitymyoides* kennen, hat sich letztlich wieder durchgesetzt, während sich die *pitymyoides*-Entwicklung mit Occlusalbildfolge 1–3 als morphodynamische Sackgasse erwiesen hat. Frequenzverschiebungen sind auch am Anteroconid-Komplex zu beobachten; bei *M. pusillus* ist die Mimomyskannte viel häufiger reduziert (vgl. RABEDER, 1981: 165; Tabelle 27). Das Evolutionsniveau von *M. pusillus* war in Schernfeld bei weitem noch nicht erreicht, die *pusillus*-ähnlichen M_1 sind senile Abkauungsstadien, die in die Variabilität von *M. pitymyoides* gehören, *M. pusillus* ist daher nicht nur aus der Faunenliste von Schernfeld, sondern wohl auch von Deutsch-Altenburg 3 und 10 (RABEDER, 1981) und Osztramos 3 (JANOSSY & VAN DER MEULEN, 1975) zu streichen.

Zur Phylogenie von *Pusillomimus*. Das reiche Daten-Material, das nun durch die Bearbeitung der Schernfelder Fauna vorliegt, hat die von RABEDER, 1981 vermuteten Zusammenhänge bestätigt: *M. pitymyoides* ist der phylogenetische Nachfolger der jüngstpliozänen *Pusillus*-Arten *M. stenokorys* und *M. jota* und der Vorläufer von *M. pusillus* aus dem basalen Biharianum.

1–3–4 sequence into 1–2–4 line (see Abb. 39). In other words: the conservative sequence 1–2, as we know it from the geologically older *Pusillomimus*-species as well as from *M. pitymyoides*, succeeded in the end, whereas the *pitymyoides*-evolution with the 1–3 sequence turned out to lead into a dead-end, in a morphodynamic sense.

Frequency-shifting is also to recognize if we look at the anterior loop: at *M. pusillus* the Mimomyskannte is often reduced (RABEDER, 1981: 165: Tab. 27). The evolutionary standard of *M. pusillus* lies far above the Schernfeld-level; *pusillus*-like M_1 are senile chewing stages that belong to the variability of *M. pitymyoides*. *M. pusillus* therefore has to be deleted from Schernfeld as well as from Deutsch-Altenburg 3 and 10 (RABEDER, 1981) and even from Osztramos 3 (JANOSSY & VAN DER MEULEN, 1975).

Phylogeny of *Pusillomimus*. These many data that could be collected from the Schernfeld-material testify what RABEDER (1981) already assumed: *M. pitymyoides* in a phylogenetic sense is the follower of the Youngest-Pliocene *Pusillomimus* species *M. stenokorys* and *M. jota* and the ancestor of the basal Biharian *M. pusillus*.

Genus UNGAROMYS KORMOS, 1932

Die ausschließlich isolierten Molaren der kleinsten Wühlmaus von Schernfeld sind mit nur 5 % relativ selten. Doch dank des fast unerschöpflichen Materials war es möglich, repräsentative Mengen auszulesen, um die morphologische und dimensionale Variabilität voll zu erfassen.

Ungaromys-Molaren sind an den geringen Dimensionen, dem relativ breiten isoknemem Schmelzband, dem meist breit konfluenten Dentinfeldern und an der vergleichsweise primitiven Linea sinuosa leicht zu erkennen und von den Zähnen anderer Gattungen problemlos abzutrennen.

The smallest of the Schernfeld arvicoliden only exist in form of isolated molars; it takes part to only 5 %.

But thanks to the huge material it was possible to select a representative number to check the morphology as well as the dimensional variability.

Significant for *Ungaromys* molars are small dimensions, a relatively broad and isoknem enamel-band, in most cases broad-confluent dentine-areas and primitive sinuous line; therefore it is quite easy to separate *Ungaromys* from other genera.

Ungaromys dehmi n. sp.

(Abb. 52–62, Tab. 15–16)

1967 *Ungaromys nanus* KORMOS; F. HELLER, Die Wühlmäuse
1981 *Ungaromys* sp. aus Tegelen; RABEDER, Die Arvicoliden .

: 202.
284 und 317.

Derivatio nominis Zu Ehren von Herrn Univ. Prof. Dr. Richard Dehm (München).

Diagnose Morphologisch und dimensionell dem alt-pleistozänen *Ungaromys nanus* nahestehend aber deutlich primitiver: Juvenile M_1 und M^3 , z.T. mit Insel, Linea sinuosa primitiver.

Holotypus Linker M_1 , Sf 7/1, Abb. 52, Fig. 2a und 2b.

Paratypes alle übrigen Exemplare des untersuchten Materials.

Derivatio nominis In honour of Mr. Prof. Dr. Richard Dehm (Munich).

Diagnosis morphological and dimensional related to Early Pleistocene *Ungaromys nanus* – but distinctly more primitive: juvenile M_1 and M^3 partly with an islet, sinuous line more primitive.

Holotype left M_1 , Sf 7/1, Abb. 52, Fig. 2a and 2b.

Paratypes all specimens of the studied material.

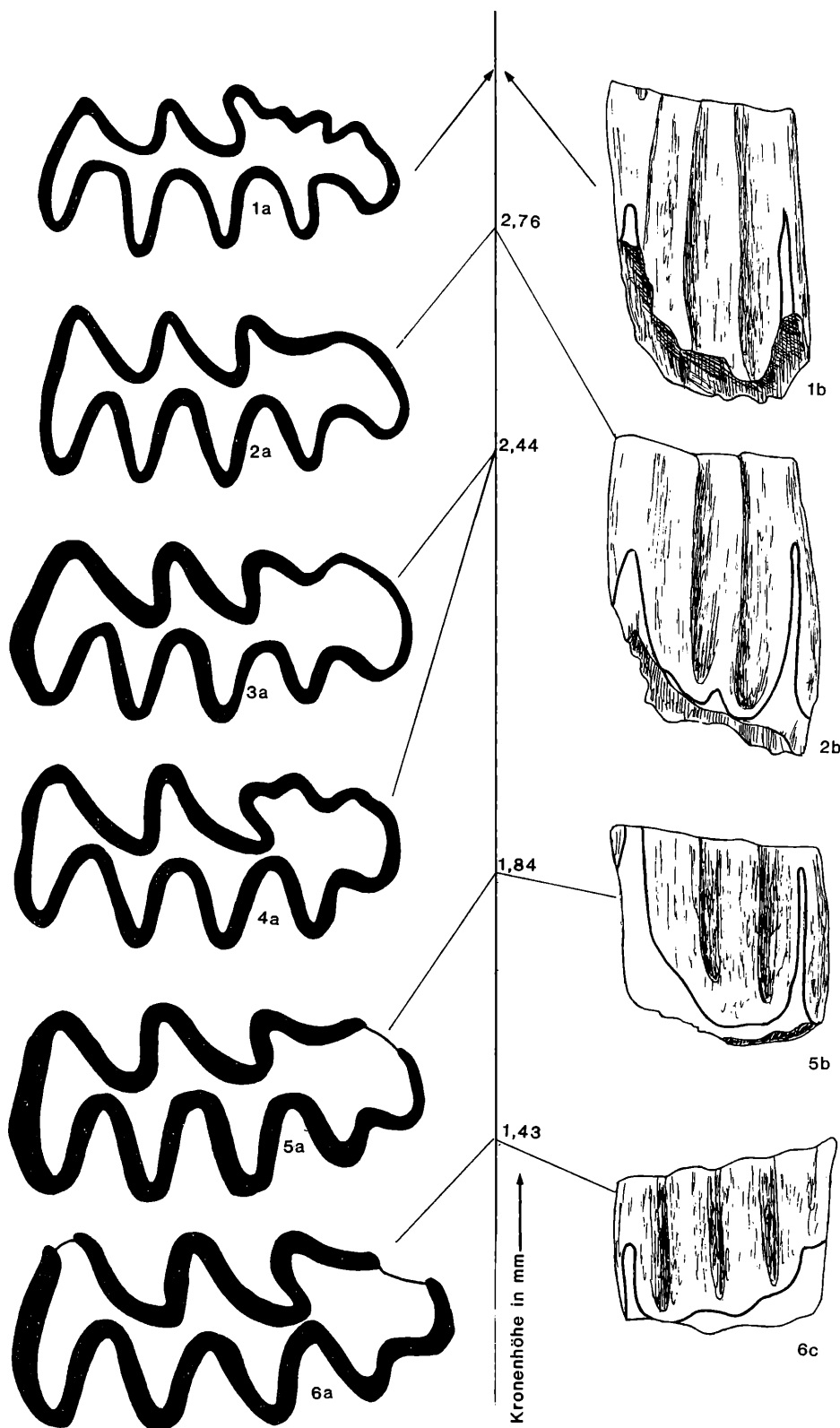


Abb. 52.
Abkautstadien des M_1 (sin.) von *Ungaromys dehmi* n. sp. aus Schernfeld.

Chewing stages of M_1 (sin.) of *Ungaromys dehmi* n. sp. from Schernfeld.

Fig. 1 = Sf 7/18, juvenil, Fig. 2 = Sf 7/1, Fig. 3 = Sf 7/17, Fig. 4 = Sf 7/7, Fig. 5 = Sf 7/23, Fig. 6 = Sf 7/40.

a = occlusal, 28 x, b = buccal, 14 x, c = lingual, 14 x.

Untersuchtes Material. 160 M_1 , 20 M_2 , 20 M_3 , 40 M^1 , 30 M^2 , 10 M^3
Locus typicus Spaltenfüllung in Schernfeld bei Eichstätt (s. DEHM, 1962).
Stratum typicum Rotbraune bis rot gefärbte Sande und Lehme, Ältestpleistozän.
Aufbewahrung. In der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München.

Studied material 160 M_1 , 20 M_2 , 20 M_3 , 40 M^1 , 30 M^2 , 10 M^3
Locus typicus Fissure filling in Schernfeld close to Eichstätt (see DEHM, 1962).
Stratum typicum reddish-brown to red coloured sands and loams, Earliest Pleistocene.
Preservation Bayerische Staatssammlung fuer Palaeontologie und historische Geologie, Muenchen.

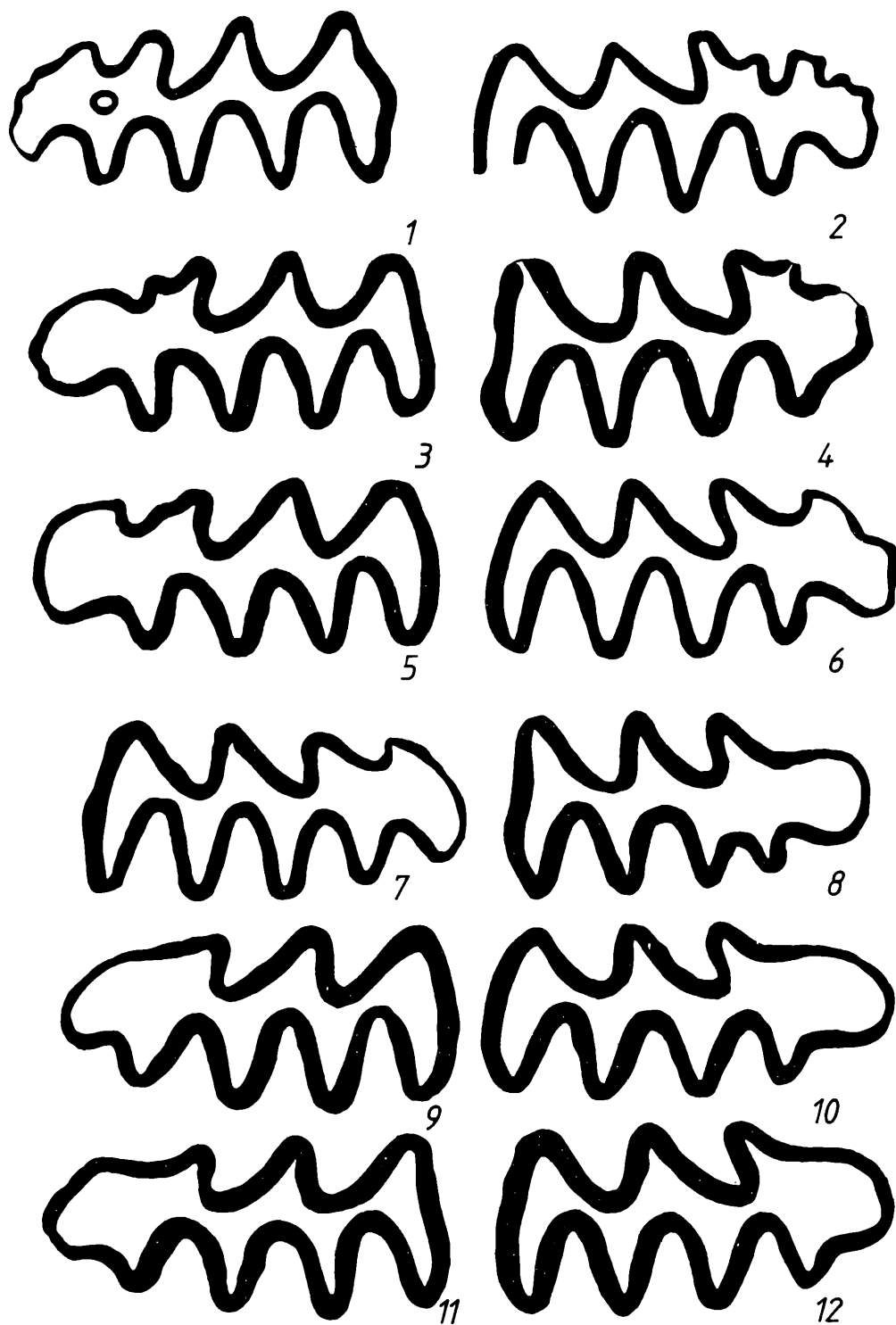


Abb. 53. Variabilität der M_1 -Kaufläche von *Ungaromys dehmi* n. sp. aus Schernfeld (sin.: Fig. 2, 4, 6, 7, 8, 10 und 11).

Variability of M_1 -chewing surface of *Ungaromys dehmi* n. sp. from Schernfeld (sin.: Fig. 2, 4, 6, 7, 8, 10 and 11).

Fig. 1 = Sf 40/1, mit Insel; Fig. 2 = Sf 44/32, juvenil mit Mimomyskante; Fig. 3 = Sf 44/25, mit Mimomyskante; Fig. 4 = Sf 44/18, mit Mimomyskante; Fig. 5 = Sf 44/8, Mimomyskante schwach, Ab4 deutlich; Fig. 6 = Sf 45/11, mit Ab4 und mesialer Synklinale; Fig. 7 = Sf 7/21, mit Ab4, Vorderkappe verkürzt. Fig. 8–11: Occlusalbilder mit einfacher Vorderkappe (ohne Mimomyskante, ohne Ab4). Fig. 8 = Sf 46/1, Fig. 9 = Sf 44/10, Fig. 10 = Sf 46/14, Fig. 11 = Sf 45/20, Fig. 12 = Sf 44/1 (S14 seicht, Vorderkappe kurz). Vergrößerung: 28-fach.

Fig. 1 = Sf 40/1 with islet; Fig. 2 = Sf 44/32, juvenile with Mimomyskante; Fig. 3 = Sf 44/25, with Mimomyskante, Fig. 4 = Sf 44/18, with Mimomyskante; Fig. 5 = Sf 44/8, Mimomyskante weakly, Ab4 distinct; Fig. 6 = Sf 45/11, with Ab4 and mesial syncline; Fig. 7 = Sf 7/21, with Ab4, anterior loop shortened; Fig. 8–11: occlusal pictures with simple anterior loop (without Mimomyskante, without Ab4); Fig. 8 = Sf 46/1, Fig. 9 = Sf 44/10, Fig. 10 = Sf 46/14, Fig. 11 = Sf 45/20, Fig. 12 = Sf 44/1 (S14 shallow, anterior loop shortened). Enlargement: 28 x.

B e s c h r e i b u n g Die hier angeführten Molaren sind relativ klein, mäßig hypsodont, mit konfluenten Dentinfeldern und breitem nicht differenzierten Schmelzband. Man hat diese Merkmale bisher alle als Primitivmerkmale gedeutet. Das reiche *Ungaromys*-Material von Schernfeld läßt aber erkennen, daß die Evolution eine ganz andere Richtung eingeschlagen hat.

D e s c r i p t i o n The here mentioned molars are relatively small, of moderate hypsodonty, with fusing dentine-areas, the thick enamel-band is not differentiated.

Till now those characteristics were thought to be primitive. But the rich *Ungaromys*-material from Schernfeld could show, that evolution took a completely different way!

K a u f l ä c h e n b i l d e r

M₁ Die Kaufläche besteht wie bei ursprünglichen *Mimomys*-Abkömmlingen aus dem Lobus posterior, den stets konfluenten Triangeln T1–T3 und dem vielgestaltigen Anteroconid-Komplex. Überraschenderweise gibt es relativ viele *Mimomys*-Merkmale: bei 21 % ist eine Mimomyskante ausgebildet, bei zwei juvenilen Exemplaren ist sogar der Rest einer Schmelzinsel vorhanden (s. Abb. 53). Daraus und aus dem Vergleich mit dem jüngeren *Ungaromys nanus* geht nun hervor, daß auch *Ungaromys* ein Abkömmling von *Mimomys* ist und daß die einfachen Formen des Anteroconids als abgeleitet zu deuten sind. Ebenfalls sekundär ist die runde und seichte Gestalt der Synklinalen: *U. nanus* hat seichtere Synklinalen (vgl. RABEDER, 1981, Abb. 170) und daher auch breitere Konfluenzen, besonders zwischen dem Lobus posterior und dem T1 sowie zwischen dem T3 und dem Anteroconidkomplex.

Die drei großen Lingualsynklinalen sind breit und bogenförmig, die Sl3 zeigt die Tendenz zur Reduktion am stärksten (Abb. 53, Fig. 8). Die vierte linguale Synklinale, Sl4, ist immer vorhanden, z.T. aber sehr seicht (Abb. 53, Fig. 11–12), während sie bei *U. nanus* schon fehlen kann (RABEDER, 1981, Abb. 170, Fig. 1).

Auch die Buccalsynklinalen zeigen die Tendenz zur Reduktion ihrer Tiefe, die Sb1 neigt sogar dazu, äquilateral zu werden.

Nach der Variabilität des Anteroconid-Komplexes können in ähnlicher Weise wie bei hochevoluierten *Mimomys*-Arten folgende Morphotypen unterschieden werden, vgl. Abb. 53.

1. mit Insel und Mimomyskante (Fig. 1)
2. mit Insel, ohne Mimomyskante
3. ohne Insel, mit Mimomyskante (Fig. 3–4)
4. ohne Insel, ohne Mimomyskante (Fig. 8–12)
5. wie 4., aber mit vertiefter Sb3 und einer vierten Buccalantiklinale (Fig. 7)
6. wie 5., aber Vorderkappe verlängert und mesial eingebuchtet (Fig. 6).

Die morphodynamische Entwicklung vom Morphotyp 1 über 2 bzw. 3 zu 4 und 5 z.T. auch zu 6 läßt sich bei den verschiedenen *Mimomys*-Linien als Parallelevolution wiederfinden (z.B. *Mimomys coelodus*, *Mimomys pusillus*, *Mimomys ostramosensis*, vgl. RABEDER, 1981 und dieser Band).

Während die genannten Beispiele in bestimmten anderen Merkmalen (Form der Synklinalen, Schmelzband) sowie in den Dimensionen von unseren *Ungaromys*-Molaren abweichen, finden wir bei der kleinwüchsigen *Cseria*-Gruppe ganz ähnliche Formen und

C h e w i n g s u r f a c e s

M₁ The chewing surface consists – like at other *Mimomys*-variants – of a posterior loop, always confluent triangles T1 – T2 and a polymorph anterior loop. Surprisingly there is quite a number of *Mimomys*-characteristics: at 21 % we found a Mimomyskante; at two juvenile specimen we even noticed remains of an islet (Abb. 53). This, and a comparison with the younger *Ungaromys nanus* leads to the conclusion, that also *Ungaromys* is a descendant of *Mimomys*; the simple forms of the anterior loop then must be interpreted as deduced. Also the rounded and shallow habitus of the reentrant folds is regarded as secondary: *U. nanus* has shallow reentrant folds (see RABEDER, 1981, Abb. 170) and that is why there are broader confluences especially between the posterior loop and T1, as well as between T3 and the anterior loop.

Those three big lingual reentrant folds are broad and arch-shaped, especially Sl3 shows tendency to reduction (Abb. 53, Fig. 8).

A fourth big reentrant fold, Sl4, is always existing, although it can be only shallow (Abb. 53, Figs. 11–12), whereas at *U. nanus* it might already be missing (RABEDER, 1981, Abb. 170, Fig. 1).

The buccal reentrant folds also show the tendency to reduction of deepness; Sb1 even tends to become equilateral.

Like at other high-evolved *Mimomys*-species, the following morphotypes can be distinguished, in dependency of the variability of the anterior loop, s. Abb. 53:

- 1) with an islet and with Mimomyskante (Fig. 1)
- 2) with an islet, without Mimomyskante
- 3) no islet, Mimomyskante present (Figs. 3–4)
- 4) no islet and no Mimomyskante (Figs. 8–12)
- 5) like 4) Sb3 deeper, a fourth buccal salient angle developed (Fig. 7)
- 6) like 5) anterior loop lengthened, mesially there is a depression (Fig. 6).

The morphodynamic development, starting with morphotype 1, over type 2, respectively 3 and 4, 5 and partly 6, can be recognized at different *Mimomys*-lines as a parallel-evolution (e.g. *Mimomys coelodus*, *Mimomys pusillus*, *Mimomys ostramosensis*, compare RABEDER, 1981 and this volume).

While in the cited examples distinct characteristics (like reentrant folds or enamel) and dimensions differ from molars of *Ungaromys*, we find on the other hand similar variants and tendencies at the *Cseria*-group, so that we have to think about closer relations

Tendenzen, sodaß an eine nähere Beziehung gedacht werden muß. Mit der Zusammenstellung der M_1 -Formen von *Cseria* und *Ungaromys* (incl. „*Stachomys* und *Germanomys*“ und „*Leukaristomys*“) aus fünf verschiedenen Zeiteinheiten, soll die Grundlage für die Hypothese geschaffen werden, daß alle „kleinstwüchsigen“ Arvicoliden des Plio-Pleistozän von Mitteleuropa (mit einer M_1 -Länge von ca. 1,8 bis 2,5 mm) eine stammesgeschichtliche und systematische Einheit bilden könnten.

Die Variabilität der M_1 -Kaufläche von *Ungaromys* läßt sich durch die Überlagerung von zwei Evolutionstendenzen erklären: Die erste, ältere – wir wollen sie „*Mimomys*-Dynamik“ nennen – entspricht der morphodynamischen Reihe der Morphotypen 1 bis 6; dazu kommen allgemeine Tendenzen in der Molaren-Entwicklung, sodaß wir zusammenfassen können: die *Mimomys*-Dynamik hat folgende Schwerpunkte:

- o Reduktion der Insel
- o Reduktion der *Mimomys*kante
- o Verlängerung der Vorderkappe
- o Vertiefung des Sb 3 und Bildung einer Ab 4
- o Vertiefung und Provergenz der Synklinalen, was schließlich zu abgeschlossenen Triangeln führt
- o Schmelzband-Differenzierung: von isoknem zu pachyknem
- o allgemeine Größenzunahme

Eine z.T. gegenläufige Tendenz beginnt zumindest ab dem jüngeren Csarnotium auf die *Cseria*–*Ungaromys*-Gruppe einzuwirken; die „*Ungaromys*-Dynamik“ läßt sich folgendermaßen analysieren:

1. Verflachung und Verrundung der Synklinalen
2. Gleichmäßige Verdickung des Schmelzbandes
3. Verringerung der Dimensionen
4. Verkürzung der Vorderkappe
5. Reduktion der mesialen Lingualsynklinalen Sl 4 und Sl 3.

Die ersten drei dieser Veränderungen sind schon am Weg von *Cseria gracilis* zu *C. carnuntina* und *C. opsia* zu verfolgen (vgl. RABEDER). Das reiche *Ungaromys*-Material von Schernfeld hat nun überraschenderweise eine morphodynamische Lücke geschlossen, die uns anzeigt, daß *Ungaromys* nicht als Immigrant aus einem geheimnisvollen ost- oder zentralasiatischen Refugium im älteren Pleistozän von Europa auftritt, sondern daß die Möglichkeit denkbar ist, daß *Ungaromys* auf eine bodenständige Gruppe zurückzuführen ist, die schon seit dem älteren Pleistozän zumindest Europa und Westasien bewohnt hatte. Dieser, zunächst nur als Hypothese formulierten Annahme, wollen wir auch bei der Beschreibung der übrigen Merkmalskomplexe nachgehen.

M_2 , M_3 , M^1 und M^2 Die Kauflächen dieser Molaren zeigen keine Besonderheiten; die Dentinflächen bestehen aus den für *Mimomys*-Abkömmlinge typischen Abschnitten, die Tendenz zur Verrundung und Verflachung der Synklinalen führt auch hier zu einer weitgehenden Konfluenz der Triangel, doch ist diese Erscheinung auch vom Abkautungsgrad abhängig, wie dies schon beim M^1 von *Ungaromys nanus* demonstriert worden ist (RABEDER, 1981, Abb. 170).

here. A combination of M_1 -variants from *Cseria* and *Ungaromys* (incl. „*Stachomys*“ and „*Germanomys*“ and „*Leukaristomys*“) out of five different time-units should be regarded as the basis for the hypothesis, that all „smallest grown“ arvicolides (M_1 -length about 1,8–2,5 mm) of Plio-Pleistocene age from Central-Europe could represent an evolutive as well as a systematic unit.

The variability of the M_1 -surface of *Ungaromys* can be explained with an overlapping of two evolutionary trends: the first and older one – which we would like to call „*Mimomys*-dynamic“ – is corresponding to the morphodynamic scheme of the morphotypes 1–6; in addition we notice general tendencies in the molar evolution which lead us to the *Mimomys*-dynamic, based on the following points:

- o reduction of the islet
- o reduction of the *Mimomys*kante
- o lengthening of the anterior loop
- o deepening of Sb 3 and forming of Ab 4
- o deepening and provergency of the reentrant folds, that finally lead to closed triangles
- o enamel differentiation, changing from isoknem to pachyknem
- o general trend to enlargement

A partly contrarotating tendency starts to influence the *Cseria*–*Ungaromys*-group from the Younger Csarnotium on: „*Ungaromys*-dynamic“ therefore can be analysed as following:

- 1) flattening and rounding of the reentrant folds
- 2) symmetrical thickening of enamel
- 3) diminution of dimension
- 4) shortening of the anterior loop
- 5) reduction of the mesial lingual reentrant folds Sl 4 and Sl 3.

The first three changing points are already realized in the evolution from *Cseria gracilis* into *C. carnuntina* and *C. opsia* (see RABEDER). The rich *Ungaromys*-material of Schernfeld could now surprisingly fill a morphodynamic gap that indicates, that *Ungaromys* didn't appear as an immigrated form from a mysterious East- or Central-Asiatic refuge during the Older Pleistocene in Europe, but it now became possible to believe that *Ungaromys* is reducible to an endemic group, which inhabited at least Europa and West-Asia since the Older Pleistocene. We will follow this hypothesis also when describing other features.

M_2 , M_3 , M^1 and M^2 The chewing surfaces don't show any peculiarities; dentine areas are built like at other *Mimomys*-derivates. Here we also notice a tendency to rounded and flattened reentrant folds that leads to confluent triangles – this however is also dependant on the chewing stage – as could be demonstrated at the M^1 of *Ungaromys nanus* (RABEDER, 1981, Abb. 170).

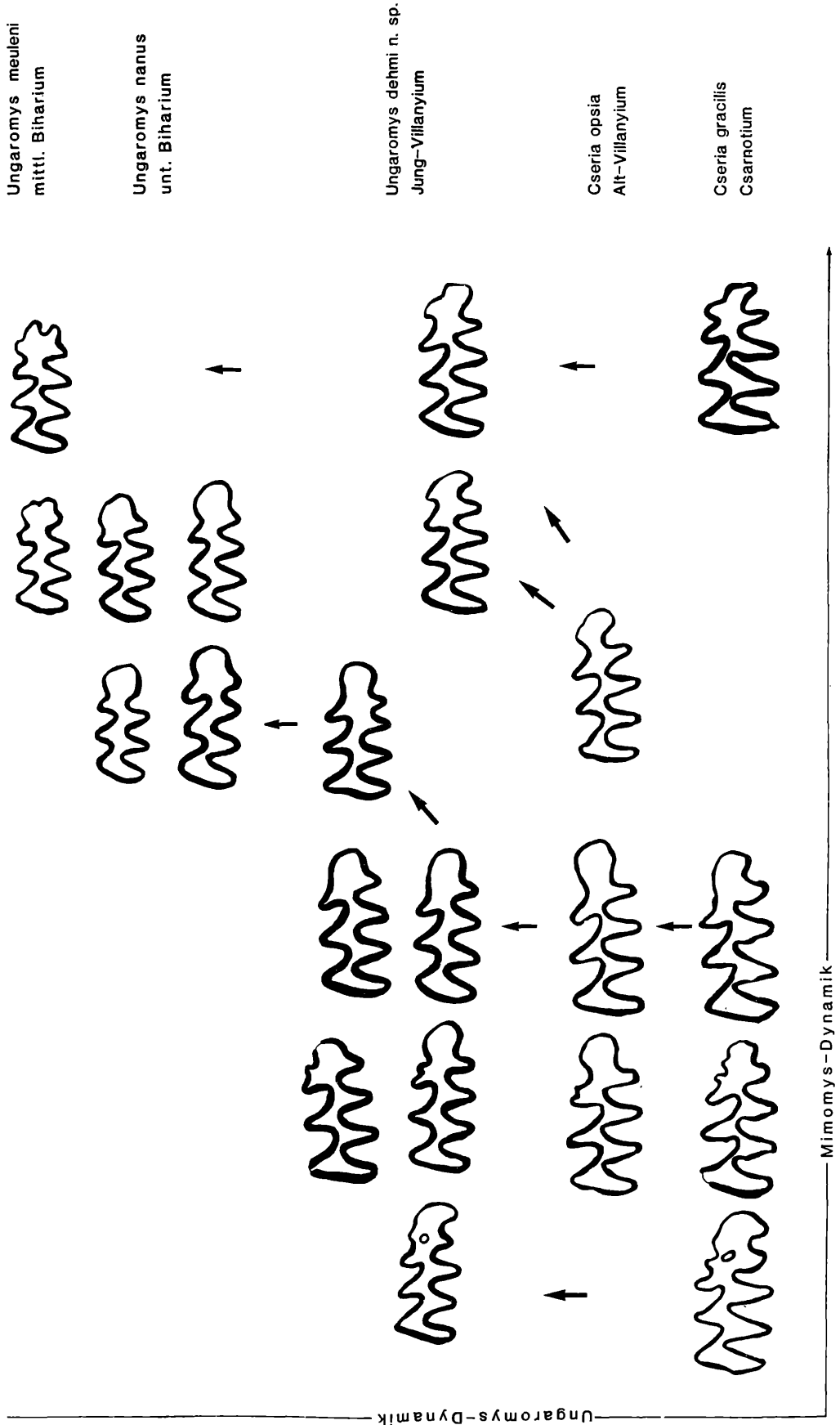


Abb. 54

Abb. 55. Variabilität der M^3 -Kaufläche von *Ungaromys dehmi* n. sp. aus Schernfeld.
Variability of the M^3 -chewing surface of *Ungaromys dehmi* n. sp. from Schernfeld.

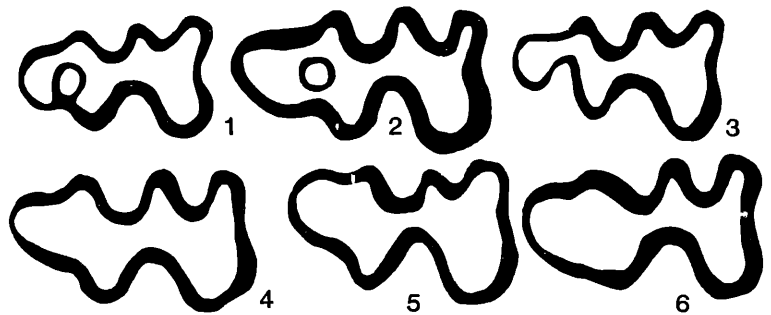


Fig. 1–3: juvenil, Fig. 4–6: adult.
Fig. 1 = Sf 12/33 (Insel mit SL3 verbunden), Fig. 2 = Sf 12/35 (Insel frei), Fig. 3 = Sf 12/34 (ohne Insel, mit tiefer SL3).
Fig. 4 = Sf 12/32, Fig. 5 = Sf 12/37, Fig. 6 = Sf 12/38 (ohne SL3). M^3 sin.: Fig. 4 und 5, M^3 dext.: alle anderen.
Vergrößerung: 28-fach.

Fig. 1–3: juvenile, Fig. 4–6: adult. Fig. 1 = Sf 12/33 (islet with SL3 united), Fig. 2 = Sf 12/35 (islet free), Fig. 3 = Sf 12/34 (without islet, with deep SL3), Fig. 4 = Sf 12/32, Fig. 5 = Sf 12/37, Fig. 6 = Sf 12/38 (without SL3). M^3 sin.: Fig. 4 and 5, M^3 dext.: all others. Enlargement: 28 x.

M^3 Die juvenilen Kauflächenbilder des M^3 bringen weitere Argumente zur Ableitung vom *Mimomys*-Stock (Abb. 55, Fig. 1–3).

Es gibt wie bei primitiven *Mimomys*-Arten (z.B. *M. postsilasensis*, *Cseria carnuntina*, s. RABEDER, 1981, Taf. 1–2) zwei mäßig tief einschneidende Buccalsynklinalen (SL1–2) sowie eine etwas tiefere Lingualsynklinale (SL2), eine dritte Buccal- (Sb3) und eine weitere Lingual-Synklinale sind nur angedeutet. In der Hinterkappe gibt es entweder eine Insel, die mit der SL3 verbunden sein kann, oder die Insel fehlt und die SL3 ist tief eingebuchtet. Nach stärkerer Abkautung entsteht ein einheitliches Bild (Abb. 55, Fig. 4–6); die Hinterkappe ist kurz und inselfrei, von den Synklinalen SL3 und Sb3 nur schwach oder gar nicht eingedellt.

S c h m e l z b a n d. *Ungaromys*-Molaren sind auch an dem gleichmäßig dicken Schmelzband zu erkennen, das in runden, zur Symmetrie neigenden Bögen und Schleifen die Dentinfelder umzäunt. Bisher wurden diese Eigenschaften für primitiv gehalten, weil auch die ältesten Arvicoliden ähnliche Schmelzmuster aufweisen. Nun zeigt sich aber, daß der Verlauf des Schmelzbandes erst im Zuge der *Ungaromys*-Dynamik entstanden ist.

Die Schmelzbanddicke beträgt 80–90 μ und ist damit nicht größer als bei *Cseria carnuntina* (vgl. RABEDER, 1981, Taf. 10); es gibt aber keine Schmelzver-

M^3 Chewing surfaces of juvenile M^3 give us more arguments that *Ungaromys* can be traced back to the *Mimomys*-stem (Abb. 55, Figs. 1–3). Like at primitive *Mimomys*-species (e.g. *M. postsilasensis*, *Cseria carnuntina*, see RABEDER, 1981, Taf. 1–2) there are two moderately deepened buccal reentrant folds (SL1–2) as well as a slightly deeper lingual reentrant fold (SL2). A third buccal (Sb3) and another lingual reentrant fold can be noticed just in traces. The posterior loop can possess an islet that might be connected with SL3; if the islet is missing, SL3 is very deep.

In proceeding chewing stages we get a uniform picture (Abb. 55, Figs. 4–6): then the posterior loop is short, without an islet, and SL3 and Sb3 appear only as small depressions, or they are even missing.

E n a m e l. *Ungaromys*-molars can also be identified by their symmetrical enamel which is surrounding the dentine-areas like rounded, regular arches. Until now those features were thought to be primitive because the oldest arvicolides show similar enamel bands. But now it can be demonstrated that the enamel-development firstly took place during the *Ungaromys*-dynamic. The thickness of enamel is about 80–90 μ and therefore it is comparable to *Cseria carnuntina* (RABEDER, 1981, Taf. 10); but there are no thinner enamel parts at the apex of the reentrant folds as it is at all the other enamel sections

Abb. 54. Morphodynamisches Schema der M_1 -Kaufläche in der *Cseria*-*Ungaromys*-Gruppe.

Morphodynamic scheme of M_1 -chewing surface in the *Cseria*-*Ungaromys*-group.

Der Wandel des Kauflächenbildes läßt sich auf zwei Evolutions-Tendenzen zurückführen.

1. Die *Mimomys*-Dynamik (bekannt aus mehreren *Mimomys*-Linien) besteht aus folgenden Schritten:
Reduktion der Schmelzinsel, Reduktion der Mimomyskante, Verlängerung der Vorderkappe, Bildung einer vierten Buccalantiklinale (Ab4), Einbau einer vierten Buccalsynklinale (Sb4).
2. Die „*Ungaromys*-Dynamik“ führt zur Vereinfachung des Kauflächenbildes und läßt sich auf folgende Punkte reduzieren:
o Verringerung der Dimensionen
o Verrundung und Reduktion der Synklinalen; dadurch höhere Konfluenz
o Verkürzung der Vorderkappe.

The changing of the chewing surfaces can be traced back to two evolutionary tendencies.

1. The *Mimomys*-dynamic (known out of numerous *Mimomys*-lines) consists of the following steps.
reduction of enamel-islet, reduction of the Mimomyskante, lengthening of the anterior loop, forming of a fourth buccal anticline (Ab4), building of a fourth buccal synclinale (Sb4).
2. The „*Ungaromys*-dynamic“ is leading to a simplification of the chewing surface and is reducible to the following points:
o reduction of the dimensions
o rounding and reduction of the synclinale; therefore higher confluence
o shortening of the anterior loop.

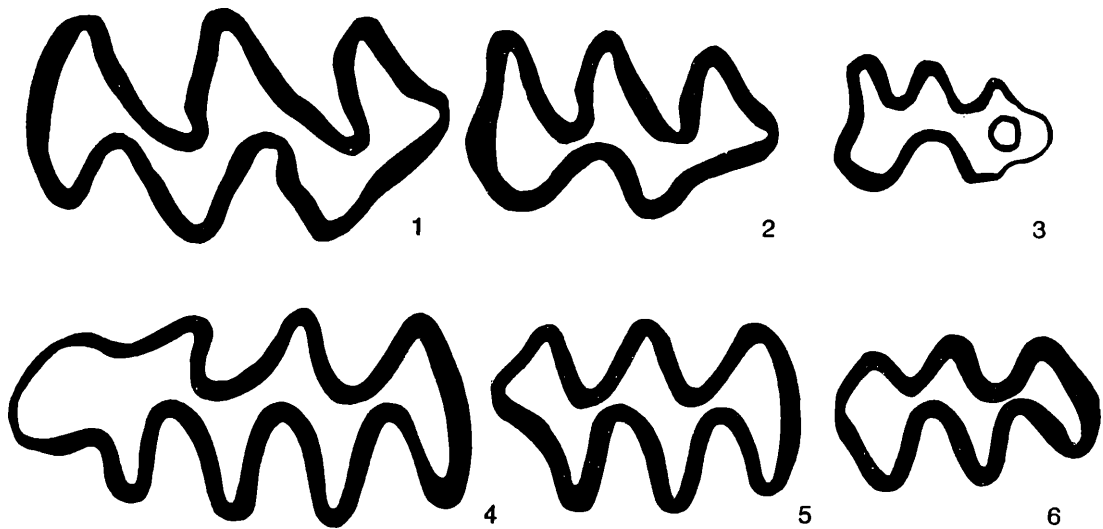


Abb. 56. Oberkieferzahnreihe (sin.) und Unterkieferzahnreihe (dext.) von *Ungaromys dehmi* n. sp. aus Schernfeld, zusammengestellt. Dental row upper jaw (sin.) and dental row of lower jaw (dext.) of *Ungaromys dehmi* n. sp. from Schernfeld, placed together. Fig. 1 = M¹, Sf 11/3 (invers), Fig. 2 = M², Sf 12/1 (invers), Fig. 3 = M³, Sf 12/31 (invers), Fig. 4 = M₁, Sf 7/24, Fig. 5 = M₂, Sf 13/7, Fig. 6 = M₃, Sf 13/26. Vergrößerung/Enlargement: 28 x.

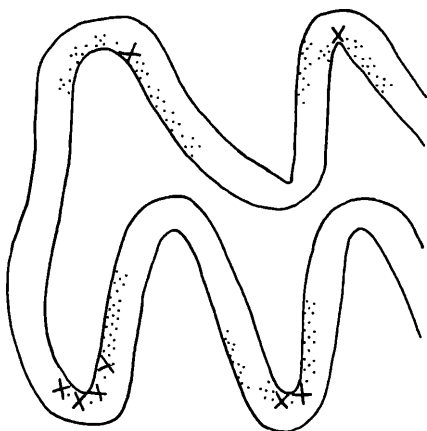


Abb. 57. Schmelzmuster von *Ungaromys dehmi* n. sp., Schernfeld; distaler Abschnitt eines M₁ sin.

Schmelzmuster of *Ungaromys dehmi* n. sp., from Schernfeld; distal section of M₁ sin.

dünnungen an den Scheiteln der Synklinalen, wie das bei allen durch die Vergenz asymmetrischer Schmelzband-Abschnitten der Fall ist. Auf Grund der bogenförmig und symmetrisch gebauten Syn- und Antiklinalen kann auch das Schmelzband in gleicher Dicke verlaufen.

Schmelzmuster (Abb. 57). Der Schmelz von *Ungaromys* besteht zum größten Teil aus Radialschmelz. Nur an den Innenseiten der Antiklinalen finden wir einen meist nur schlecht geordneten Lamellenschmelz, der im Luv-Schenkel ein Stück nach innen reicht und sich allmählich verliert. Tangentialschmelz ist nur in Spuren an den äußeren Bereichen der Lee-Schenkel zu bemerken.

Linea sinuosa (Abb. 58–61). Bei allen Molaren finden wir eine relativ primitive Linea sinuosa; sie besteht aus keil- oder fingerförmigen, selten aus schlitzzartigen Hauptsinusbildungen, während die Nebensinus und Nebensinuide nur schwach ausgeprägt erscheinen. Bei den M¹ und M₁ herrscht eine große Variabilität, die in den Abb. 59–60 dokumentiert wird.

An den M₁ fällt auf, daß Anterosinuid und Hyposinuid etwa gleich hoch sind (Parallelismus zu *Clethrionomys*), die Höhe des Hyposinulids schwankt stärker, was

which are asymmetric by vergency.

Caused by the arched and symmetrically built reentrant folds and salient angles the enamel can be of equal thickness.

Schmelzmuster (Abb. 57). The enamel of *Ungaromys* consists for the most part out of radial enamel. Only at the inner sides of the anticlinales we find a mostly badly arranged lamellar enamel, reaching on the luff-side a little at the inner side and disappearing little by little. Tangential enamel is to observe only by traces at the outer region of the lee-side.

Sinuosa line (Abb. 58–61). At all molars we find a relatively primitive sinuous line. Main-sinus forms are wedge- to fingershaped, rarely slitted, whereas sub-sinuses or sinuids are only weakly marked.

M¹ and M₁ show a high variability as can be seen in Abb. 59–60. It is striking that anterosinuid and hyposinuid of M₁ are of the same height (parallelism to *Clethrionomys*); the height of the hyposinulid is varying, and therefore the HH-indexes are dispersed.

Abb. 59 demonstrates that those M₁ with a *Mimomys*-

Abb. 58. Linea sinuosa von *Ungaromys dehmi* aus Schernfeld.

Sinuuous line of *Ungaromys dehmi* from Schernfeld.

Fig. 1 = M¹, Sf 11/3, Fig. 2 = M², Sf 12/1, Fig. 3 = M³, Sf 12/31, Fig. 4 = M₁, Sf 7/24, Fig. 5 = M₂, Sf 13/7, Fig. 6 = M₃, Sf 13/24.
Vergrößerung/Enlargement: 28 x.

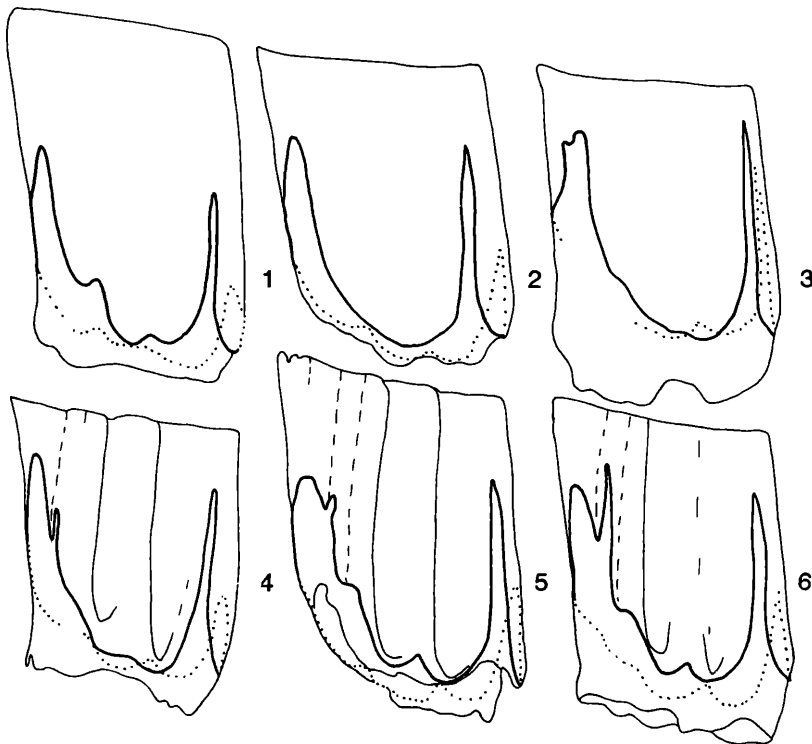
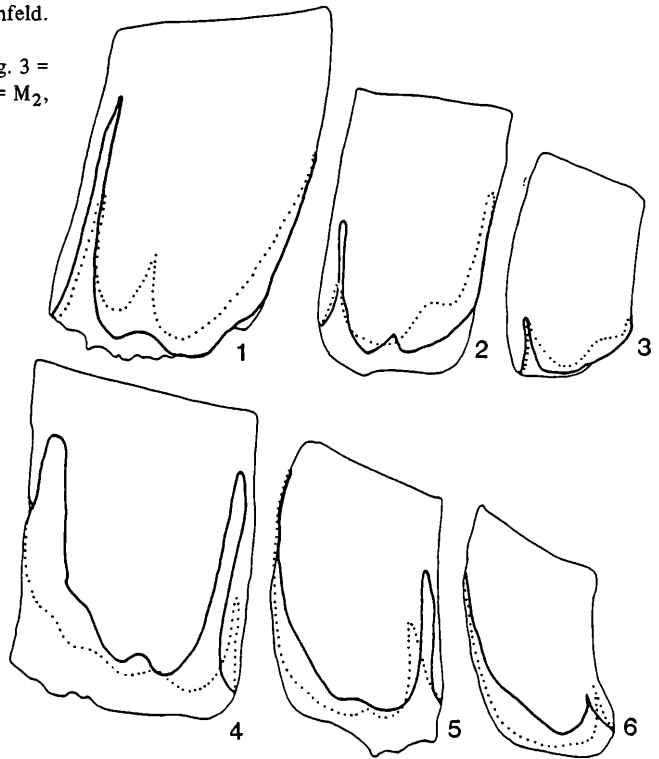


Abb. 59. Variabilität der Linea sinuosa des M₁ von *Ungaromys dehmi* n. sp. aus Schernfeld.

Variability of sinuous line of M₁ of *Ungaromys dehmi* n. sp. from Schernfeld.

Fig. 1 = Sf 44/3 (kleinster HH-Index-Wert / smallest HH-index-value)

Fig. 2 = Sf 44/2 (kommt dem Mittelwert am nächsten / most approaching to the mean value)

Fig. 3 = Sf 7/29 (größter HH-Wert / highest value)

Fig. 4–6 = Linea sinuosa mit Mimosinuid / sinuous line with mimosinuid

Fig. 4 = Sf 44/26, Fig. 5 = Sf 44/32, Fig. 6 = Sf 7/39.

Vergrößerung / Enlargement: 14 x.

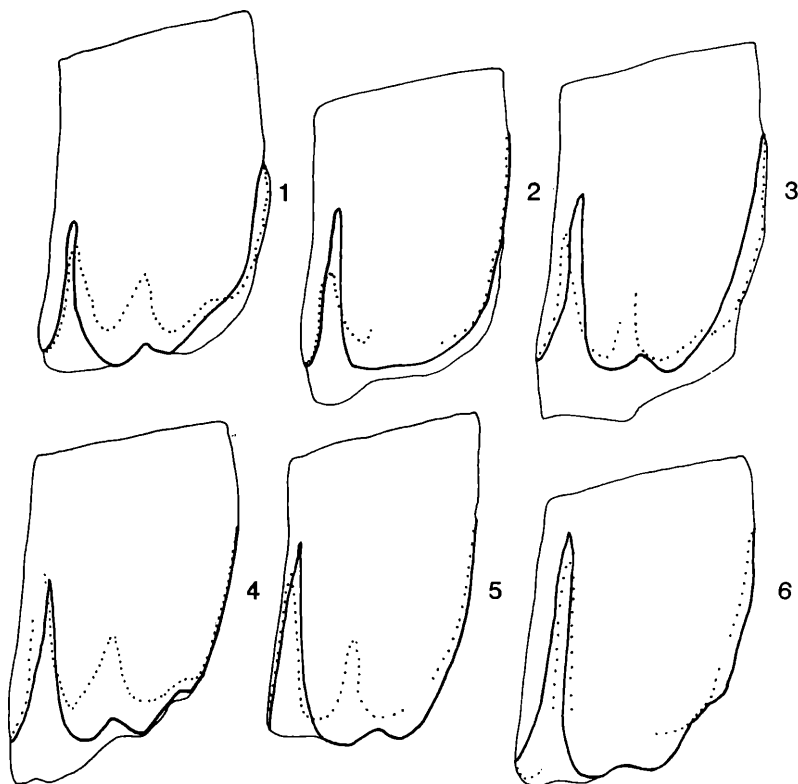


Abb. 60. Variabilität der Linea sinuosa des M^1 von *Ungaromys dehmi* n. sp. aus Schernfeld.

Variability of sinuous line of M^1 of *Ungaromys dehmi* n. sp. from Schernfeld.

Fig. 1 = Sf 11/26, Fig. 2 = Sf 11, 12, Fig. 3 = Sf 11/25, Fig. 4 = Sf 11/15, Fig. 5 = Sf 11/24, Fig. 6 = Sf 11/14; geordnet nach dem AA-Index / arranged following the AA-index; Vergrößerung / Enlargement: 14 x.

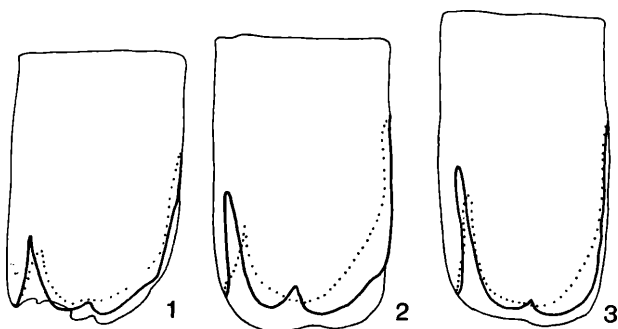


Abb. 61. Variabilität der Linea sinuosa des M^2 von *Ungaromys dehmi* n. sp. aus Schernfeld.

Variability of sinuous line of M^2 of *Ungaromys dehmi* from Schernfeld.

Fig. 1 = Sf 12/30 (kleinster PA-Wert /smallest PA-value),
Fig. 2 = Sf 12/15 (nahe dem PA-Mittelwert / close to the PA-mean value),
Fig. 3 = Sf 12/56 (größter PA-Index / highest PA-index).

für die Streuung der HH-Werte Hauptursache ist. In Abb. 59 ist auch dargestellt, daß bei den M_1 mit *Mimomys* kante teilweise gut entwickelte Mimosinuide vorkommen, eine Extremform zeigt Abb. 59, Fig. 6.

Für phylogenetische Fragen am aufschlußreichsten erscheint die Linea sinuosa des M^1 , da sie einem anderen Bauplan folgt als die *Mimomys*-Arten. Während bei allen anderen *Mimomys*-Abkömmlingen der Protosinus den Anterosinulus und meist auch den Anterosinus überträgt, spielt er bei *Ungaromys* eine untergeordnete Rolle.

Die Variabilität besteht, wie die Abb. 60 erkennen läßt, in der verschiedenen Höhe von Anterosinus und Anterosinulus; dieses Paar spielt die gleiche Rolle wie die Paarung Proto—Antero-Sinus im *Mimomys*-Bauplan. An den primitivsten Beispielen (Fig. 1–2) sehen wir einen so niedrigen Anterosinulus, daß er den Protosinus kaum überragt. Ähnliche, allerdings noch primitivere Bil-

kante show quite well-developed mimosinuids, an extreme variant is shown in Abb. 59, Fig. 6. Most instructive for phylogenetical questions seems to be the sinuous line of M^1 , because the construction there is completely different compared to other *Mimomys*-species. While at all other *Mimomys*-descendants the protosinus rises above the anterosinulus and in most cases above the anterosinus too, at *Ungaromys* the protosinus is of secondary importance.

The variability is caused by different heights of anterosinus and anterosinulus, as can be seen in Abb. 60; this pair plays the same role as proto- and anterosinuses do in the *Mimomys*-construction. If we look at the most primitive examples (Figs. 1–2) we notice that the anterosinulus is so low that it hardly rises above the protosinus. A similar development of the lingual sinuous line (but even more primitive) we recognize at *Cseria* (see

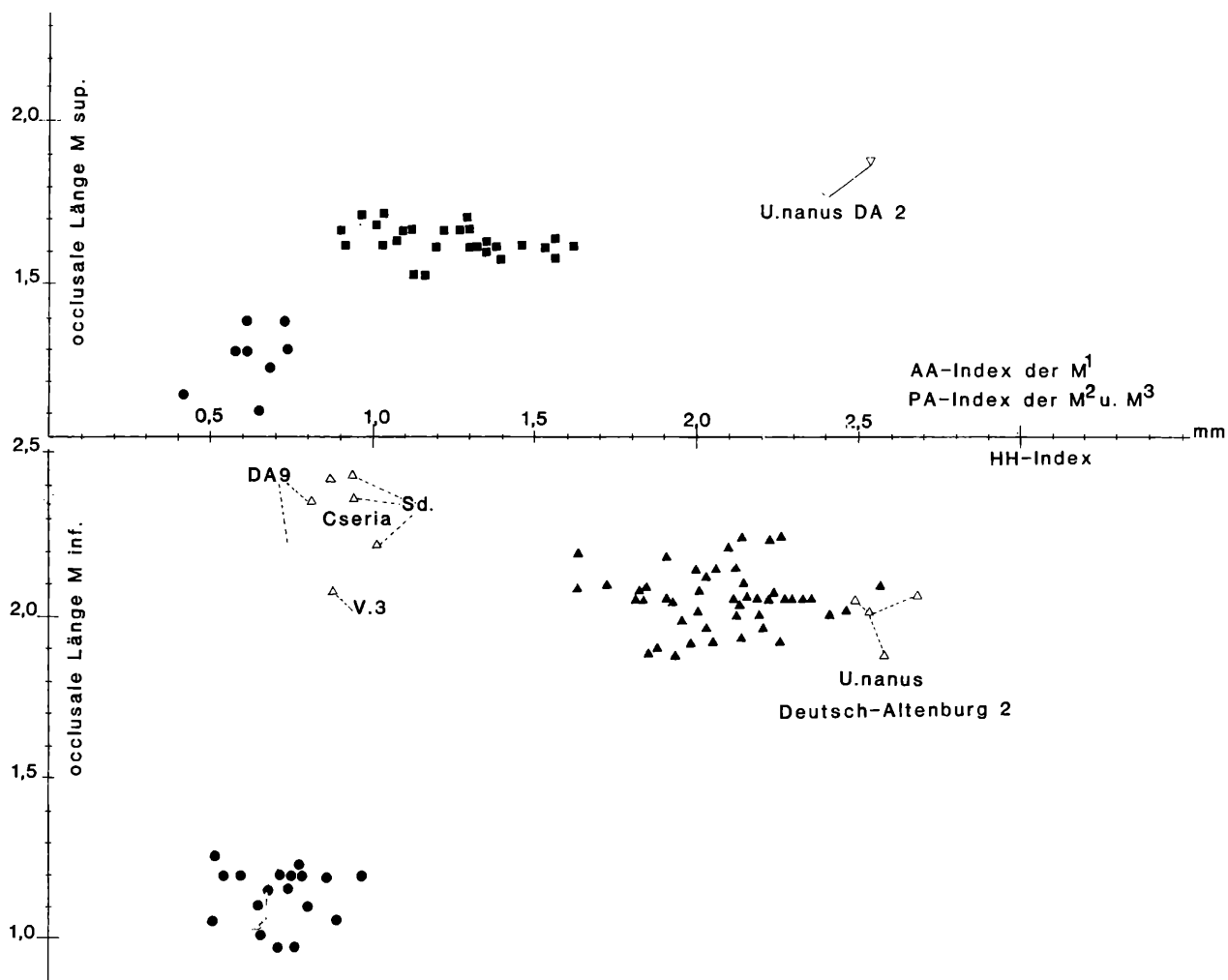


Abb. 62. Sinogramm von *Ungaromys dehmi* n. sp. aus Schernfeld im Vergleich zu *Ungaromys nanus* aus Deutsch-Altenburg 2 (DA 2), zu *Cseria opsia* aus Stranzendorf (Sd) und *Cseria carnuntina* aus Deutsch-Altenburg 9 (DA 9) sowie zu *Cseria* (= ? *Villanyia*) aus Villany (V 3).

Sinogram of *Ungaromys dehmi* n. sp. from Schernfeld in comparison with *Ungaromys nanus* from Deutsch-Altenburg 2 (DA 2), with *Cseria opsia* from Stranzendorf (Sd) and *Cseria carnuntina* from Deutsch-Altenburg 9 (DA 9) and with *Cseria* (= ? *Villanyia*) from Villany (V 3).

der der lingualen Linea sinuosa kennen wir von *Cseria* (vgl. RABEDER, 1981, Abb. 36), womit sich auch hier ein Zusammenhang zwischen *Cseria* und *Ungaromys* aufdrängt. Auch am M^2 variiert die Linea sinuosa beträchtlich (Abb. 61).

Sinometrie (Abb. 62). Die sinumetrischen Werte liegen in geschlossenen Verteilungsarealen. Das höhere Evolutionsniveau von *Ungaromys nanus* aus Deutsch-Altenburg drückt sich trotz des geringen Materialumfanges aus.

Bei den M^1 wird nicht der PA-Index verwendet, weil der Protosinus funktionell nur untergeordnet ist, sondern der AA-Index (d.h. Anterosinus—Anterosinulus-Index =

RABEDER, 1981, Abb. 36). As a conclusion, also in this case we have to think about a relation between *Cseria* and *Ungaromys*. Also at M^2 the sinuous line varies to a high degree (Abb. 61).

Sinometry (Abb. 62). The sinumetric values are distributed in closed areas. And although we have just little material, the higher level of evolution of *Ungaromys nanus* from Deutsch-Altenburg shows off.

At the M^1 we don't use the PA-index, because the protosinus is of secondary range in a functional sense and so we take the AA-index (anterosinus—anterosinulus-index = $\sqrt{As^2 + Asl^2}$; As = anterosinus-height, Asl = anterosinulus-height).

Tabelle 15. Molaren-Maße von *Ungaromys dehmi* n. sp. / Molar-measures of *Ungaromys dehmi* n. sp.

| | | | | | | | | |
|-----------------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| Inv. Nr. Sf | 7/1 | 7/2 | 7/5 | 7/7 | 7/17 | 7/21 | 7/29 | 7/39 |
| occlusale Länge | 1,93 | 1,91 | 2,12 | 2,02 | 2,07 | 2,02 | 2,12 | 2,10 |
| distale Breite | 0,92 | 0,78 | 0,87 | 0,83 | 0,87 | 0,87 | 0,99 | 0,87 |
| distale Höhe | 2,71 | 2,30 | 2,62 | 2,44 | 2,48 | 2,62 | 2,30 | 2,38 |
| M ₁ Hyposinuid-Höhe | 1,75 | 1,56 | 1,52 | 1,93 | 1,84 | 1,89 | 2,07 | 1,70 |
| Hyposinulid-Höhe | 1,01 | 1,10 | 0,87 | 1,52 | 1,10 | 1,20 | 1,61 | 1,10 |
| Anterosinuid-Höhe | 1,61 | 1,60 | 1,52 | 1,66 | 1,75 | 1,93 | 1,89 | 1,75 |
| HH-Index | 2,02 | 1,91 | 1,75 | 2,46 | 2,15 | 2,24 | 2,62 | 2,03 |
| | M ₂ | M ₂ | M ₂ | M ₂ | M ₃ | M ₃ | M ₃ | M ₃ |
| Inv. Nr. Sf 13/ | 2 | 3 | 4 | 5 | 21 | 22 | 23 | 24 |
| occlusale Länge | 1,43 | 1,38 | 1,43 | 1,24 | 0,97 | 1,06 | 1,20 | 1,06 |
| distale Breite | 0,71 | 0,78 | 0,75 | 0,69 | 0,52 | 0,46 | 0,55 | 0,48 |
| distale Höhe | 2,39 | 1,98 | 2,16 | 2,15 | 1,79 | 1,47 | 1,75 | 1,43 |
| Hyposinuid-Höhe | 0,87 | 1,52 | 1,52 | 1,56 | 0,74 | 0,51 | 0,74 | 0,55 |
| Hyposinulid-Höhe | 0,55 | 1,06 | 1,56 | 1,06 | 0,32 | 0,28 | 0,42 | 0,28 |
| HH-Index | 1,03 | 1,85 | 2,18 | 1,89 | 0,81 | 0,58 | 0,85 | 0,62 |
| Inv. Nr. Sf 11/ | 1 | 2 | 3 | 11 | 12 | 14 | 15 | 24 |
| occlusale Länge | 1,70 | 1,70 | 2,00 | 1,89 | 1,81 | 2,02 | 2,00 | 1,75 |
| mesiale Breite | 0,78 | 0,78 | 0,89 | 0,83 | 0,87 | 1,01 | 0,92 | 0,76 |
| mesiale Höhe | 3,00 | 2,85 | 2,85 | 2,70 | 2,44 | 2,70 | 2,67 | 2,70 |
| Protosinus-Höhe | 0,42 | 1,37 | 0,89 | 0,37 | 0,42 | 0,92 | 0,74 | 0,83 |
| Anterosinus-Höhe | 1,61 | 1,75 | 1,89 | 1,43 | 1,52 | 2,21 | 1,43 | 1,84 |
| M ¹ Anterosinulus-Höhe | 1,20 | 1,10 | 1,20 | 0,83 | 0,60 | 1,61 | 1,47 | 1,38 |
| Distosinus-Höhe | 1,52 | 1,47 | 1,56 | 1,33 | 1,75 | 1,61 | 1,66 | 1,44 |
| AA-Index | 2,00 | 2,07 | 2,23 | 1,65 | 1,63 | 2,73 | 2,05 | 2,30 |
| PA-Index | 1,66 | 2,22 | 2,09 | 1,48 | 1,58 | 2,39 | 1,61 | 2,02 |
| PAA-Index | 2,05 | 2,48 | 2,41 | 1,69 | 1,69 | 2,88 | 2,18 | 2,45 |
| | M ² | M ² | M ² | M ² | M ³ | M ³ | M ³ | M ³ |
| Inv. Nr. Sf 12/ | 1 | 15 | 26 | 30 | 32 | 33 | 37 | 39 |
| occlusale Länge | 1,52 | 1,47 | 1,54 | 1,56 | 1,20 | 1,01 | 1,15 | 1,24 |
| mesiale Breite | 0,83 | 0,88 | 0,78 | 0,89 | 0,69 | 0,64 | 0,74 | 0,69 |
| mesiale Höhe | 2,25 | 2,39 | 2,62 | 2,39 | 1,70 | 1,78 | 1,70 | 1,20 |
| Protosinus-Höhe | 0,64 | 0,69 | 1,20 | 0,46 | 0,51 | 0,37 | 0,42 | 0,23 |
| Anterosinus-Höhe | 1,15 | 1,06 | 1,43 | 0,78 | 0,37 | 0,55 | 0,55 | 0,28 |
| PA-Index | 1,32 | 1,26 | 1,87 | 0,91 | 0,63 | 0,66 | 0,69 | 0,36 |

= $\sqrt{As^2 + Asl^2}$, As = Anterosinus-Höhe, Asl = Anterosinulus-Höhe).

Wurzeln Der Großteil der *Ungaromys*-Molaren ist so jung, daß noch keine Wurzeln gebildet sind; stärker usierte Molaren mit Wurzeln sind selten, z. B. hat von den untersuchten M₂ nur ein Exemplar schon Wurzeln und läßt erkennen, daß er semipleurorhiz war, d. h. daß er mit der Distalwurzel nur zur Hälfte dem Incisiv aufsaß.

Alle Molaren haben (höchstens) zwei Wurzeln, auch der M¹. An einem Exemplar ist zu erkennen, daß die Mesialwurzel mit der Protoconwurzel verschmolzen ist. *Ungaromys* verhält sich in der Reduktion der M¹-Wurzeln also progressiver als die gleichaltrigen Vertreter von *Clethrionomys* und *Pliomys*.

Systematische Stellung. Die Zugehörigkeit zum Genus *Ungaromys* ergibt sich aus der morphologischen Nähe zur Typus-Art *Ungaromys nanus* KOR-

Roots Most of the *Ungaromys*-molars are so young that they don't possess roots yet. More strongly used molars are rare, so that out of the examined M₂ we just found one specimen wearing roots which could prove, that it has been semipleurorhiz which means, that its distal root was set upon the incisiv only to its half.

All molars possess (at most) two roots which is also true for the M¹. One specimen shows that the mesial root was melted into the protocon-root.

Therefore *Ungaromys* has to be regarded as more progressive concerning the reduction of the M¹-roots than representatives of *Clethrionomys* and *Pliomys* of the same age.

Systematic position. The belonging to the genus *Ungaromys* results from the close morphological relation to the type-species *Ungaromys nanus* KOR-

Tabelle 16. Variationsbreite und Mittelwerte der Molaren-Maße von *Ungaromys dehmi* n. sp.
Range and mean-values of the molar-measurements of *Ungaromys dehmi* n. sp.

| | Variationsbreite | Mittelwert | Anzahl |
|------------------------|------------------|------------|--------|
| M ₁ - Länge | 1,88–2,35 | 2,08 | 50 |
| Hyposinuid-Höhe | 1,38–2,07 | 1,76 | 50 |
| Hyposinulid-Höhe | 0,46–1,61 | 1,13 | 50 |
| HH-Index | 1,66–2,62 | 2,10 | 50 |
| M ₂ - Länge | 1,29–1,56 | 1,38 | 19 |
| Hyposinuid-Höhe | 1,15–1,66 | 1,37 | 20 |
| Hyposinulid-Höhe | 0,64–1,33 | 1,28 | 20 |
| HH-Index | 1,36–2,06 | 1,70 | 20 |
| M ₃ - Länge | 0,92–1,24 | 1,15 | 16 |
| Hyposinuid-Höhe | 0,41–0,69 | 0,56 | 16 |
| Hyposinulid-Höhe | 0,23–0,64 | 0,43 | 16 |
| HH-Index | 0,51–0,91 | 0,76 | 16 |
| M ¹ - Länge | 1,70–2,02 | 1,86 | 30 |
| Protosinus-Höhe | 0,37–0,92 | 0,62 | 30 |
| Anterosinus-Höhe | 0,92–2,21 | 1,60 | 30 |
| Anterosinulus-Höhe | 0,60–1,56 | 1,12 | 30 |
| AA-Index | 1,56–2,73 | 1,96 | 30 |
| PA-Index | 1,21–2,39 | 1,66 | 30 |
| M ² - Länge | 1,43–1,66 | 1,54 | 30 |
| Protosinus-Höhe | 0,37–1,20 | 0,64 | 30 |
| Anterosinus-Höhe | 0,78–1,38 | 1,07 | 30 |
| PA-Index | 0,91–1,86 | 1,28 | 30 |
| M ³ - Länge | 1,01–1,29 | 1,18 | 10 |
| Protosinus-Höhe | 0,23–0,64 | 0,42 | 10 |
| Anterosinus-Höhe | 0,27–0,96 | 0,50 | 10 |
| PA-Index | 0,36–1,16 | 0,66 | 10 |

MOS. Aus den einheitlichen Verteilungsarealen der Molaren im Sinogramm geht hervor, daß nur eine Art vorliegt.

MOS. The homogeneous distribution-areas of the molars shown in the sinograms testify, that there is just one single species.

Vergleich mit *Ungaromys nanus* aus Deutsch-Altenburg 2

Die Molaren von *U. nanus* sind nicht nur in der Linea sinuosa etwas höher evoluiert als *U. dehmi* n. sp., sondern auch in der Kaufläche des M₁: Die Synklinalen sind stärker reduziert; sie schneiden weniger tief ein, die SL4 kann überhaupt fehlen (vgl. RABEDER, 1981, Abb. 170). Keiner der acht aus Deutsch-Altenburg 2 überlieferten M₁ hat eine Mimomyskante oder gar eine Insel, auch der Morphotyp 6 (Abb. 53, Fig. 6) fehlt völlig. Kurz gesagt: die „*Ungaromys*-Dynamik“ ist bei *U. nanus* weiter fortgeschritten, was durch die Errichtung einer neuen Art betont werden soll. Nach den bisherigen Befunden spricht nichts dagegen, daß *Ungaromys dehmi*, *U. nanus* und *U. meuleni* (RABEDER, 1981) eine phylogenetische Arten-Reihe bilden.

Herkunft von *Ungaromys*. Wegen der Eigentümlichkeiten der M¹-Kaufläche und der Linea sinuosa des M¹ sowie wegen gewisser Übereinstimmun-

Comparison with *Ungaromys nanus* from Deutsch-Altenburg 2

Molars from *U. nanus* are a little higher evolved than those of *U. dehmi* n. sp.; this can be proved by the sinuous line and by comparing the surfaces of M₁: the reentrant folds are more reduced; they cut in less, SL4 can even be absent (see RABEDER, 1981, Abb. 170). None of the eight preserved M₁ from Deutsch-Altenburg 2 has a Mimomyskante or an islet and moreover morphotype 6 (Abb. 53, Fig. 6) is completely missing. In short: The *Ungaromys*-dynamic is more advanced at *U. nanus* and that shall be pointed out by a new species. So far we have no objection to the assumption that *U. dehmi*, *U. nanus* and *U. meuleni* (RABEDER, 1981) represent a phylogenetic line of species.

Origin of *Ungaromys*. The peculiarities of the chewing surfaces and the sinuous line of M¹ and moreover some conformities with *Germanomys* and *Sta-*

gen mit *Germanomys* und *Stachomys* aus dem tieferen Pliozän (RABEDER, 1981) haben wir bisher angenommen, daß *Ungaromys* und die übrigen Ellobiinae einen Seitenzweig angehören, dessen Entstehung der sog. ersten Arvicoliden-Radiation zuzurechnen ist. *Ungaromys* sei im Ältestpleistozän nach Mitteleuropa eingewandert und hier im mittleren oder oberen Biharium erloschen, während sich die übrigen Ellobiinen in Westasien weiterentwickelt hätten – bis in das Holozän.

Die *Ungaromys*-Reste aus Schernfeld verleiten uns nun zu einer ganz anderen Interpretation.

- *Ungaromys* ist ein *Mimomys*-Abkömmling.
- Die scheinbar primitive Kauflächenform ist durch Reduktion von *Mimomys*-Merkmalen entstanden.
- Die gleichmäßige Dicke und der schlingenförmige Verlauf des Schmelzbandes sind abgeleitete Merkmale.
- Die für *Ungaromys* und *Ellobius* typische Form der Linea sinuosa des M¹ (Protosinus niedriger als Anterosinus) kommt auch bei *Cseria* und primitiven *Clethrionomys*-Vertretern vor.

Daraus ist abzuleiten, daß *Ungaromys dehmi* n. sp. phylogenetisch mit jener kleinwüchsigen *Mimomys*-Gruppe zusammenhängen dürfte, die unter dem Namen *Cseria* KRETZOI abgetrennt wurde und auch als Stammgruppe von *Clethrionomys* angesehen wird (s. RABEDER, 1981: 259).

Vergleich mit *Cseria opsia* RABEDER, 1981

Wie aus der Zusammenstellung auf Abb. 54 hervorgeht, läßt sich die M₁-Kauflächenform von *Ungaromys* von den *Cseria*-Formen ableiten, indem man die von *Cseria gracilis* über *C. carnuntina* zu *C. opsia* führende Morpho-Dynamik weiterverfolgt: gerundete Synkinalen, reduzierte *Mimomys*-Merkmale und verringerte Dimensionen kennzeichnen *Cseria opsia*. Eine Fortsetzung dieses Trends (= „*Ungaromys*-Dynamik“) führt zu *Ungaromys dehmi* n. sp. und weiter zu *U. nanus*. Da auch die zeitliche Lücke zwischen *Cseria opsia* (Stranzendorf L, ca. 1,8 MJ) und Schernfeld nicht sehr groß sein dürfte, ist ein phylogenetischer Zusammenhang sehr wahrscheinlich geworden.

Vergleich mit *Germanomys* und *Stachomys*.

Aus dem Pliozän von Gundersheim, Węże, Rębielice und Ivanovce B (HELLER, 1936, KOWALSKI, 1960a, 1960b, FEJFAR, 1961) wurden kleinwüchsige Arvicoliden (M₁-Länge zwischen 1,8 und 2,5) unter den Namen *Germanomys weileri*, *G. helleri*, *G. parvidens*, *Stachomys trilobodon*, *Villanyia exilis* und *Leukaristomys vagui* beschrieben. Allen diesen Formen sind neben den geringen Dimensionen Merkmale gemeinsam, die meist als Primitivmerkmale gedeutet wurden:

- M₁ ohne Insel
- Dentinfläche mehr oder weniger konfluent
- Schmelzband isoknem
- Linea sinuosa primitiv: Sinuide niedrig, wellenförmig.

Stellt man die unter diesen Namen beschriebenen Mor-

chomys from the Lower Pliocene (RABEDER, 1981) till now made us believe, that *Ungaromys* and all the other Ellobiinae belong to a branch that originated from the so-called first arvicolid-radiation. *Ungaromys* so far was thought to have immigrated into Central Europe during the Earliest Pleistocene where it became extinct in the Middle or Upper Biharian, while the other Ellobiinae could develop in West-Asia until Holocene times.

Ungaromys-finds from Schernfeld now lead to a completely different interpretation:

- *Ungaromys* descended from *Mimomys*.
- The seemingly primitively shaped surface resulted from reduction of *Mimomys*-features.
- The equal thickness and the arched form of the enamel are derived characteristics.
- The forms of the sinuous line of M¹ typical for *Ungaromys* and *Ellobius* (protosinus lower than anterosinus) also appear at *Cseria* and at primitive *Clethrionomys*-variants.

So there are good reasons for the assumption that *Ungaromys dehmi* n. sp. might be connected with the small-grown *Mimomys*-group which was separated under the name *Cseria* KRETZOI and which is also considered to be the origin of *Clethrionomys* (RABEDER, 1981: 259).

Comparison with *Cseria opsia* RABEDER, 1981

The combination figured in Abb. 54 shows, that the M₁-morphology of *Ungaromys* is deducible from *Cseria*-forms, if one follows the morphodynamic process from *Cseria gracilis* over *C. carnuntina* to *C. opsia*: rounded reentrant folds, reduced *Mimomys*-features and reduced dimensions are characterising *C. opsia*. The continuation of this trend (= „*Ungaromys*-dynamic“) leads to *Ungaromys dehmi* n. sp. and then to *U. nanus*.

And because the stratigraphic discrepancy between *Cseria opsia* (Stranzendorf L, about 1.8 mio. a.) and Schernfeld shouldn't be too big, it became rather probable, that there are phylogenetic connections.

Comparison with *Germanomys* and *Stachomys*

Out of the Pliocene of Gundersheim, Węże, Rębielice and Ivanovce B (HELLER, 1936, KOWALSKI, 1960a, 1960b, FEJFAR, 1961) there described small-grown arvicolides (M₁-length between 1.8 and 2.5 mm), under the names *Germanomys weileri*, *G. helleri*, *G. parvidens*, *Stachomys trilobodon*, *Villanyia exilis* and *Leukaristomys vagui*. All those variants have in common small dimensions and characteristics which can be interpreted as primitive:

- M₁ without islet
- dentine area more or less confluent
- enamel isoknem
- sinuous line primitive: sinuoids low and wave-shaped.

If we put together those just mentioned morphotypes of the M₁ with the morphotypes of *Cseria gracilis* and

photypen des M_1 zusammen mit den Morphotypen von *Cseria gracilis* und *C. carnuntina* ergibt sich eine erstaunliche Übereinstimmung mit dem Morphotypen-Spektrum von *Ungaromys dehmi* n. sp. Mit anderen Worten:

Die M_1 von *Cseria*, *Germanomys*, *Stachomys* und *Leukaristomys* lassen sich in ein morphodynamisches Schema einordnen, daß dem des *Ungaromys dehmi* n. sp. weitgehend entspricht – mit Ausnahme der bei *Ungaromys* weiter fortgeschrittenen Entwicklung der Synklinalen und der Verkürzung der Vorderkappe.

Damit entsteht der Verdacht, daß alle diese kleinwüchsigen Arvicoliden einer einzigen Gruppe (nämlich *Cseria*) angehören, die im Kauflächenbild einer ähnlichen Variabilität unterliegt, wie das für *Ungaromys dehmi* n. sp. dokumentiert werden kann.

Vergleich mit *Villanyia* KRETZOI

Die Gattung *Villanyia* wurde auf zwei M_1 aus Villany 5 begründet, die sich sowohl in der Kauflächenform als auch in der Linea sinuosa so stark unterscheiden, so daß sie von RABEDER (1981:63–64) zwei verschiedenen Taxa zugeordnet worden waren. Die große Variabilität von *Ungaromys* sowie dessen enge Beziehungen zu *Cseria* lassen das Problem der systematischen Stellung von *Villanyia* in einem neuen Licht erscheinen:

- Die Kauflächenbilder der beiden M_1 passen in das Morphotypen-Gefüge von *Cseria*–*Ungaromys*.
- Die Linea sinuosae der beiden M_1 differieren nicht stärker voneinander als es der Variabilität bei *Ungaromys* entspricht.
- Die Abtrennung des Lectotypus als *Cseria ultima* RABEDER, 1981 erscheint daher als nicht gerechtfertigt.
- Andererseits wird aber auch klar, daß *Villanyia exilis* mit dem geologisch etwa gleichalten *Ungaromys dehmi* n. sp. nicht ident. *Villanyia exilis* hat eine Linea sinuosa, die trotz der beim Schernfelder Material bestehenden Variabilität weit außerhalb von *Ungaromys dehmi* n. sp. liegt, weil sie viel primitiver ist.

Villanyia exilis dürfte aber höchstwahrscheinlich dem *Cseria*–*Ungaromys*-Kreis angehören. Eine Klärung der systematischen Stellung von *Villanyia* ist mit so einem kleinen Material nach wie vor nicht möglich.

C. carnuntina, we become aware of an astonishing conformity with variants of *Ungaromys dehmi* n. sp., in other words: the M_1 of *Cseria*, *Germanomys*, *Stachomys* and *Leukaristomys* fit into that morphodynamic scheme that is corresponding with that of *Ungaromys dehmi* n. sp. – with the exception of the higher evolved reentrant fold and the shortened anterior loop. So we suspect that all those small arvicoliden belong to one single group – and this is *Cseria* – whose chewing surface underlies a similar variability as can be demonstrated for *Ungaromys dehmi*.

Comparison with *Villanyia* KRETZOI

The genus *Villanyia* was based upon two M_1 from Villany 5 which differed so much in morphology as well as in the sinuous line that they were divided among two different taxa (RABEDER, 1981:63–64). The high variability of *Ungaromys* and its close relations to *Cseria* make the problem about systematic position of *Villanyia* appear in a new light:

- The surface of these two M_1 fit into the morphotype-scheme of *Cseria*–*Ungaromys*.
- The sinuous line of the two M_1 don't differ more than variants of *Ungaromys* do.
- The separation of the lecto-type described as *Cseria ultima* RABEDER, 1981, does not seem to be justified.
- On the other hand it becomes clear, that *Villanyia exilis* is not identical with *Ungaromys dehmi*, even though they are of about the same geological age.

Villanyia exilis has a much more primitive sinuous line that lies far out of the higher variability of the Schernfeld material of *Ungaromys dehmi* n. sp.

Villanyia exilis most likely belongs to the *Cseria*–*Ungaromys*-group. A final decision for the systematic position however can't be made with such a small material.

Borsodia newtoni (FORSYTH-MAJOR, 1902)

(Abb. 63, Tab. 17)

- 1902 *Mimomys newtoni* n. sp.: FORSYTH-MAJOR, Exhibit of some jaws . . . 103, fig. 7, 105, fig. 10.
 1938 *Mimomys Newtoni hungaricus* n. ssp.; KORMOS, *Mimomys newtoni* . . . : Taf. 2, Fig. 1–6, 6–9.
 1975 *Mimomys (Borsodia) hungaricus* KORMOS, 1938; JANOSSY & VAN DER MEULEN: 389.
 1981 *Borsodia hungarica* (KORMOS, 1938); RABEDER, Die Arvicoliden . . . 75–77.
 1983 *Borsodia hungarica* (KORMOS, 1938); FEJFAR & HORACEK, Zur Entwicklung . . . 147–148.
 ? 1983 *Borsodia arankoides* (ALEKSANDROVA, 1976); FEJFAR & HORACEK, Zur Entwicklung . . . : 148.
 1986 *Mimomys (Borsodia) newtoni* MAJOR 1902; MAYHEW & STUART, Stratigraphic and taxonomic . . . : 453–455.

Material 1 M_1 dext.

B e s c h r e i b u n g . Die Occlusalfäche besteht aus dem Lobus posterior, drei geschlossenen Dreiecken und dem einfachen Anteroconid-Komplex. Dieser setzt sich

D e s c r i p t i o n The chewing surface consists of a posterior loop, three closed triangles and a simply shaped anterior loop which is built by the broad confluent

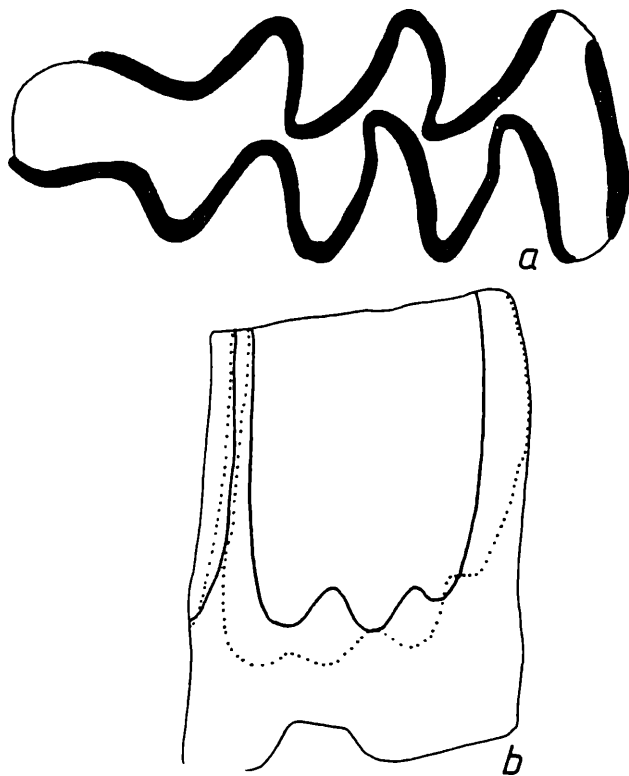


Abb. 63. M_1 sin. von *Borsodia newtoni* aus Schernfeld.
a = occlusal, 28-fach; b = Linea sinuosa, 14-fach.

M_1 sin. of *Borsodia newtoni* from Schernfeld.
a = occlusal, 28 x; b = sinuous line, 14 x.

Tabelle 17. Molaren-Maße von *Borsodia newtoni* aus Schernfeld.

Molar measurements of *Borsodia newtoni* from Schernfeld.

| M_1 | Sf/52/1 |
|------------------|---------|
| occlusale Länge | 2,71 |
| distale Breite | 1,10 |
| distale Höhe | 2,53 |
| Hyposinuid-Höhe | 2,58 |
| Hyposinulid-Höhe | 3,04 |
| HH-Index | 3,98 |

aus den beiden breit konfluenten Dreiecken T 4 + 5 und der Vorderkappe zusammen: keine Insel, keine Mimomyskante.

Schmelzband leptoknem, d.h. die leeseitigen Schmelzband-Abschnitte sind zum Teil (an den Sb 1–2, Sl 1–2) dünner als die luffseitigen.

Kein Zement

Linea sinuosa. Der M_1 ist so stark abgekaut, daß die Spitzen der Hauptsinuide fehlen; für den HH-Index kann daher nur ein Minimalwert angegeben werden. Die Nebensinuide sind wellenförmig und niedrig. Ein Mimosinuid ist nicht vorhanden, doch kann es der Abkaut zum Opfer gefallen sein. Wurzeln voll ausgebildet.

Systematische Stellung Aus der Kauflächenform (*Pliomys* scheidet aus) und der Leptoknemie des Schmelzbandes ergibt sich die Zuordnung zum Genus *Borsodia*. Wegen der fehlenden Mimomyskante gibt es Übereinstimmung nur mit der Art *B. newtoni* (= "*hungaricus*"). Am Typus-Exemplar (s. MAYHEW & STUART, 1986) ist zu erkennen, daß die Mimomyskante in einem schon sehr frühen ontogenetischen Stadium verschwindet. Allerdings ist bisher nicht bekannt, wie weit dieses Merkmal variiert und ob morphodynamische Zusammenhänge mit „arankoides“-Morphotypen (typisch für *B. petenyii* = ? *B. „arankoides*“) bestehen.

Bemerkenswert ist das äußerst seltene Vorkommen von *Borsodia* im Schernfelder Material bei gleichzeitigem Fehlen wurzelloser *Lagurus*-Molaren.

triangles T 4 and T 5 and the anterior loop: no islet, no Mimomyskante.

The enamel band shows leptoknem differentiation, that means that on the lee-side the enamel is at least partly (on Sb 1–2, Sl 1–2) thinner than on the luff-side.
No cement

Sinuosa line At the M_1 the peaks of the main-sinuids have already disappeared by chewing; that is why we can just refer to the minimum-value for the HH-index. The sub-sinuis are low and of wave-like shape. A Mimosinuid can't be seen, but it might have been already chewed away. Roots are well developed.

Systematic position The morphology (*Pliomys* does not apply) and the leptoknem differentiation of enamel make clear, that this molar belongs to the genus *Borsodia*. As a Mimomyskante is absent, conformity can just be found with the species *B. newtoni* (= ? "*hungaricus*"). The type-specimen (s. MAYHEW & STUART, 1986) shows that the Mimomyskante disappears of a very early ontogenetic stage already. Until now it is not known to what degree this feature can vary, or whether there are morphodynamic connections to the morphotypes of "arankoides" (typical for *B. petenyii* = ? *B. "arankoides*").

Remarkable is the extremely rare appearance of *Borsodia* in the Schernfeld material and the absence of rootless molars of *Lagurus* at the same time.

Subfamilia Lemminae GRAY, 1825

Genus *Lemmus* L.*Lemmus kowalskii* n. sp.

(Abb. 63–71, Tab. 18–19)

1967 *Lemmus* aff. *lemmus* (L.); F. HELLER, Die Wühlmäuse . . . : 202.? 1977 *Lemmus lemmus* (LINNAEUS 1758) partim; K. KOWALSKI, Fossil lemmings . . . 304, Fig. 2.

Derivatio nominis. Zu Ehren von Herrn Prof. Dr. Kazimierz KOWALSKI (Polnische Akademie der Wissenschaften in Krakau), der als erster die Evolution der pleistozänen Lemminge erkannt hat.

Diagnose Zwischen „*Synaptomys*“ *europaeus* und *Lemmus lemmus* vermittelnde *Lemmus*-Art, die sich in vielen Details der Molaren-Kaufläche vom rezenten *Lemmus* unterscheidet: die Hauptunterschiede liegen in der bei der ältestpleistozänen Form fehlenden Revergenz der Synklinalen, die alle Molaren erfassen, sowie der niedrigen „Ausbaustufe“ der M^3 -Hinterkappe und der M_1 -Vorderkappe.

Holotyp Rechter M^3 , Sf 39/37.

Paratypen. Alle übrigen untersuchten Molaren aus Schernfeld: 1 Mandibelfragment mit M_1 und M_2 , 41 M_1 , 22 M_2 , 10 M_3 , 42 M^1 , 19 M^2 und 19 M^3

Locus typicus Spaltenfüllung in Schernfeld bei Eichstätt (s. DEHM, 1962).

Stratum typicum. Rotbraune bis rot gefärbte Sande und Lehme, Ältestpleistozän.

Aufbewahrung. In der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München.

Beschreibung Isolierte *Lemmus*-Molaren sind leicht an folgenden Merkmalen erkennbar: wurzellos, Synklinalen mit Zement gefüllt, Linea sinuosa so hoch entwickelt, daß an allen Antiklinalen sowie an den Mesial- und Distalkanten das Schmelzband unterbrochen ist.

Occlusalflächen mit derselben Zahl von Loben, Triangeln und Synklinalen wie beim rezenten *Lemmus lemmus*. Die Synklinalen sind aber stärker vergent, d. h. die leeseitigen Schenkel sind stärker gekrümmt und die luvseitigen Schmelzband-Abschnitte stehen stärker geneigt zur Kaudruck-Richtung. Anders ausgedrückt: beim rezenten Berglemming ist die für hochevoluierte Arvicoliden typische Vergenz der Synklinalen teilweise abgeschwächt worden. Dieses Phänomen wurde auch an den ebenfalls wurzellosen Molaren von *Microtus* festgestellt (RABEDER, 1986) und mit dem Terminus „Revergenz“ belegt. Die funktionsmorphologische Deutung der Revergenz, wie sie für *Microtus* gegeben wurde, kann zum Teil auch für *Lemmus* gelten: „Durch Zurückbiegen des Synklinalscheitels werden die äußeren Teile der Luvschenkel immer steiler gegen den Kaudruck ausgerichtet, bis sie fast senkrecht zu ihm stehen“ (RABEDER, 1986: 363). Wenn auch die gleichzeitige Reduktion der leeseitigen Schmelzbandabschnitte bei *Lemmus* noch nicht in dem Ausmaß zutrifft wie beim rezenten *Microtus*, ist doch anzunehmen, daß auch hier die Drehung der Luvabschnitte zu einer funktionell günstigeren Position führt, sodaß die allgemeine Reduktion der Schmelzband-Dicke kompensiert wird. Von der Revergenz der Synklinalen sind alle Molaren betroffen, außerdem kommt es zur Bildung und Verstärkung zusätzlicher Synklinalen.

Derivatio nominis In honour of Mr. Prof. Dr. Kazimierz KOWALSKI (Polish Academy of Sciences in Krakow), who was the first to recognize evolution in pleistocene Lemmings.

Diagnosis Lemmings-species that intercedes between „*Synaptomys*“ *europaeus* and *Lemmus lemmus* and which can be distinguished by many details in molar-surfaces from recent *Lemmus*: main differences are the complete lack of revergent synclines at the oldest-pleistocene variants (on all molars) and the low standard of the M^3 -posterior loop and of M_1 -anterior loop.

Holotype Right M^3 , Sf 39/37.

Paratypes. All other examined molars from Schernfeld: 1 fragment of mandible with M_1 and M_2 ; 41 M_1 , 22 M_2 , 10 M_3 , 42 M^1 , 19 M^2 and 19 M^3

Locus typicus Fissure filling in Schernfeld near Eichstaett (s. DEHM, 1962).

Stratum typicum Reddish-brown to red coloured sands and loams, Earliest Pleistocene.

Preservation Bayerische Staatssammlung fuer Palaeontologie und historische Geologie in Muenchen.

Description Isolated molars of lemming are easy to recognize because of the following features: rootless, synclines filled with cement, sinuous line highly evolved so that the enamel band is interrupted at all mesial- and distal-edges as well as at all anticlines.

Occlusal surfaces show the same number of lobes, triangles and reentrant-folds as recent *Lemmus lemmus*. But the synclines are more (stronger) vergent, that means the lee-side sections are stronger curved and the luff-side enamel-sections are more inclined in the direction of the chewing-pressure. In other words: at the recent lemming the vergency of the synclines – which is typical for high-evolved arvicoliden – is partly diminished (weakened).

This phenomenon was already seen at also rootless molars of *Microtus* (RABEDER, 1986) and was named „revergency“. The functional interpretation of this revergency which was mentioned for *Microtus* is partly true for *Lemmus* too: „By bending backwards the apex of the syncline the outer parts of the luff-sections became more and more out of line of the chewing-pressure until they are almost vertical to it“ (RABEDER, 1986: 363).

Even if at *Lemmus* the reduction of the leeseide enamel sections is not yet on the same level as it is at the recent *Microtus* we can argue that also in this case the curving at the luff sections will lead to a better position for functional aspects, so that the general reduction of the enamel will be compensated.

Revergency happens at all synclines of all molars, and moreover additional synclines are built and strengthened. Differences between the Schernfeld lemming and the recent lemming can be worked out best in comparing of the specific chewing surfaces (Abb. 65–68).

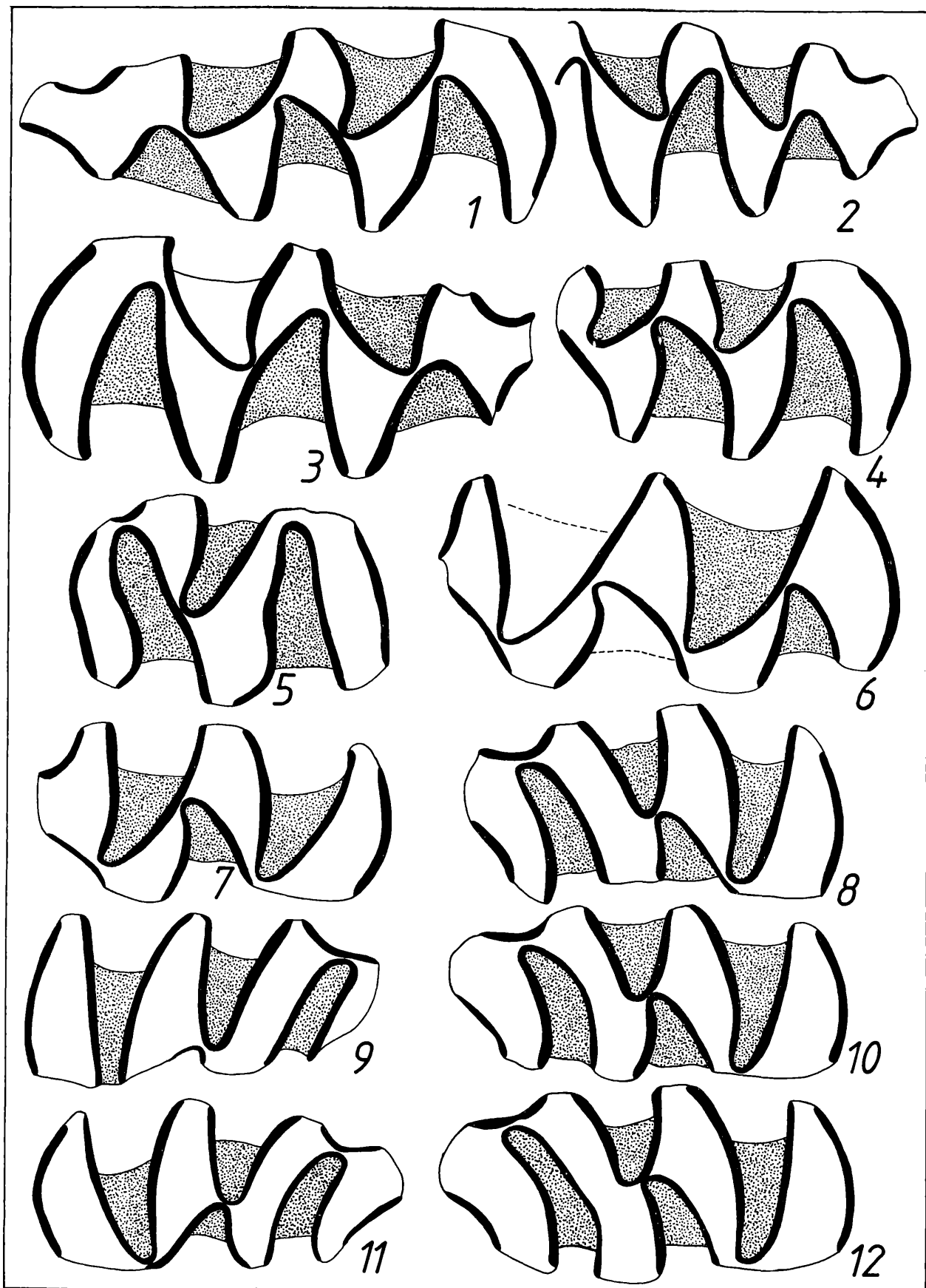


Abb. 64

Die Unterschiede zwischen dem Schernfelder Lemming und dem rezenten Berglemming lassen sich am besten im Einzel-Vergleich der Kauflächen (Abb. 65–68) herausarbeiten.

M₁ Die Kaufläche besteht wie beim rezenten *Lemmus lemmus* aus dem Lobus posterior, 3 geschlossenen Triangeln und dem einfach gebauten Anteroconid-komplex. Die Unterschiede betreffen vor allem den luvseitigen Schenkel der Synklinalen Sl 1, Sl 3, Sb1 und Sb2. Die äußeren Teile sind beim rezenten Lemming nach mesial gebogen, wodurch sie etwa senkrecht zur Mediane stehen, während sie beim Schernfelder Lemming schräg nach distal-extern gerichtet sind. Durch diese Drehung wird die schmelzfreie Zone am Außenrand der Triangel wesentlich verbreitert.

Die leeseitigen Schmelzbandabschnitte sind beim fossilen Lemming stärker gekrümmt – besonders in der Sb 1. Beim modernen *Lemmus* sind diese Teile mehr gestreckt.

M₁ The chewing surface consists – like at the recent *Lemmus lemmus* – of the posterior lobe, 3 closed triangles and a simply shaped anterior loop. Differences mostly occur on the luff-section of the syncline-islets Sl 1, Sl 3, Sb 1 and Sb 3. The outer parts are curved mesially at the recent lemming, so that they are placed rectangular to the median axis, whereas at the Schernfeld lemming the orientation is transversed in distal-external direction. That is why the enamel-free zone at the ridge of the triangle is much more extended.

The lee-side enamel-sections are stronger curved at the fossil lemming – and this is especially true for Sb 1. At the modern *Lemmus* these parts are more stretched. The shape of the anteroconid-complex is varying at both species, Sl 3 is deeper at most of the recent lemmings.



Abb. 65. Vergleich der Kauflächenbilder des M₁ (Fig. 1–2) und des M₂ (Fig. 3–4), sin., von *Lemmus kowalskii* n. sp. aus Schernfeld: untere Reihe, und *L. lemmus* rezent: obere Reihe.

Die wichtigsten morphodynamischen Tendenzen sind durch Pfeile angedeutet. Nicht maßstäblich.

Comparison of the chewing surfaces of M₁ (Fig. 1–2) and of M₂ (Fig. 3–4), sin., of *Lemmus kowalskii* n. sp. from Schernfeld: inferior row, and *L. lemmus* recent: superior row.

The most important morphodynamic tendencies are marked by arrows. Not in measure.

Abb. 64. Kauflächenbilder der Molaren von *Lemmus kowalskii* n. sp. aus Schernfeld.

Chewing surfaces of the molars of *Lemmus kowalskii* n. sp. from Schernfeld.

Fig. 1 = M₁ dext. Sf 37/11, Fig. 2 = M₁ sin.-Fragment Sf 37/35, Fig. 3 = M₁ sin. Sf 37/27, Fig. 4 = M₂ dext. Sf 39/11, Fig. 5 = M₃ dext. Sf 39/1, Fig. 6 = M₁ dext. Sf 38/4, Fig. 7 = M₂ dext. Sf 38/22, Fig. 8 = M₃ dext. Sf 39/37, Fig. 9 = M₃ sin. Sf 39/33, Fig. 10 = M₃ dext. Sf 39/23, Fig. 11 = M₃ sin. Sf 39/24, Fig. 12 = M₃ dext. Sf 39/21.

Vergrößerung / Enlargement: 28 x.

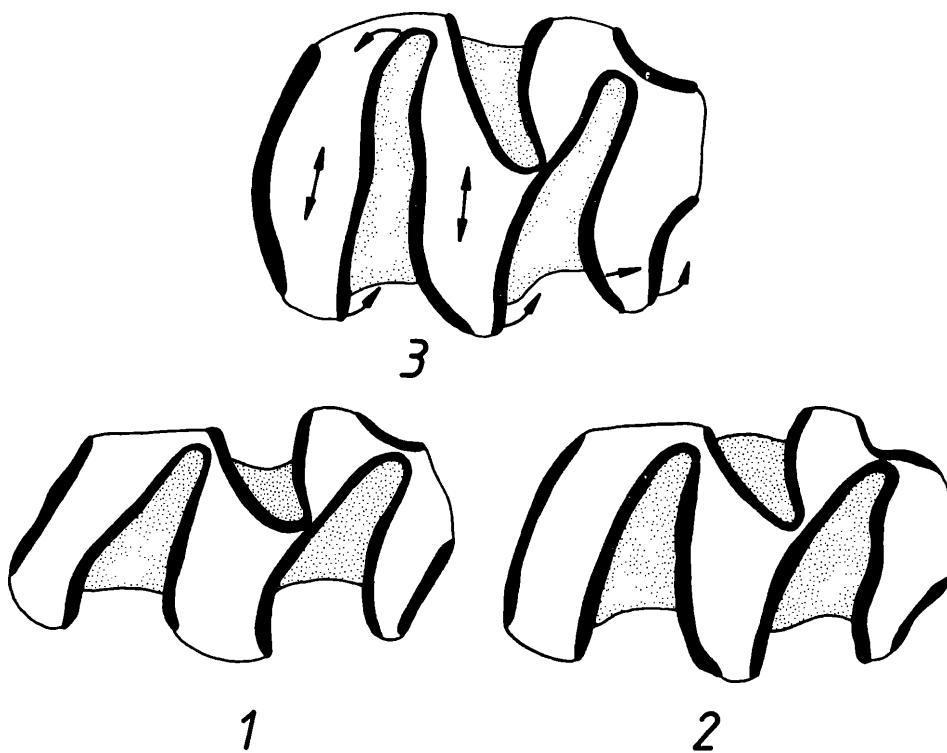


Abb. 66. Vergleich der Kauflächenbilder des M₃ sin. von *Lemmus kowalskii* n. sp. aus Schernfeld (Fig. 1–2) und von *L. lemmus*, rezent (Fig. 3). Die wichtigsten morphodynamischen Tendenzen sind durch Pfeile angedeutet. Nicht maßstäblich.

Comparison of the chewing surfaces of M₃ sin. of *Lemmus kowalskii* n. sp. from Schernfeld (Fig. 1–2) and of *L. lemmus*, recent (Fig. 3). The most important morphodynamic tendencies are marked by arrows. Not in measure.

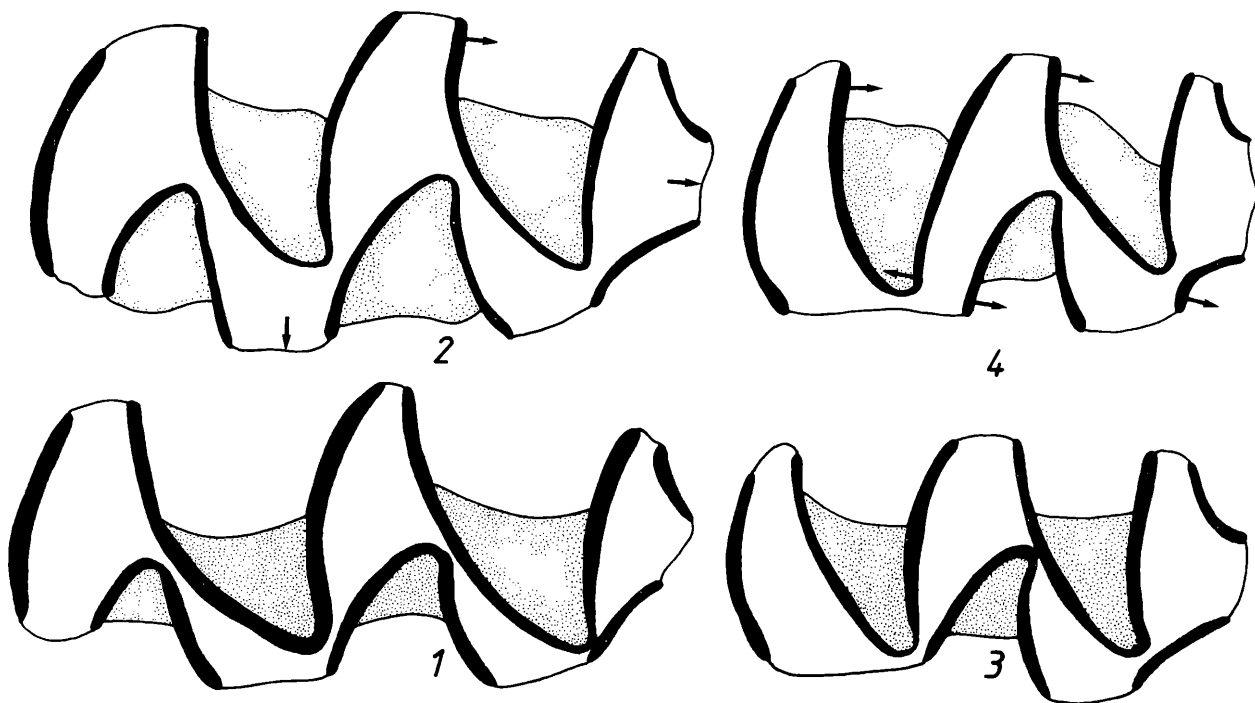


Abb. 67. Vergleich der Kauflächenbilder des M¹ (Fig. 1–2) und des M² (Fig. 3–4), sin., von *Lemmus kowalskii* n. sp.: untere Reihe, und *L. lemmus*, rezent: obere Reihe.

Die wichtigsten morphodynamischen Tendenzen sind durch Pfeile angedeutet. Nicht maßstäblich.

Comparison of the chewing surfaces of M¹ (Fig. 1–2) and of M² (Fig. 3–4), sin., of *Lemmus kowalskii* n. sp.: inferior row, and of *L. lemmus*, recent: superior row.

The most important morphodynamic tendencies are marked by arrows. Not in measure.

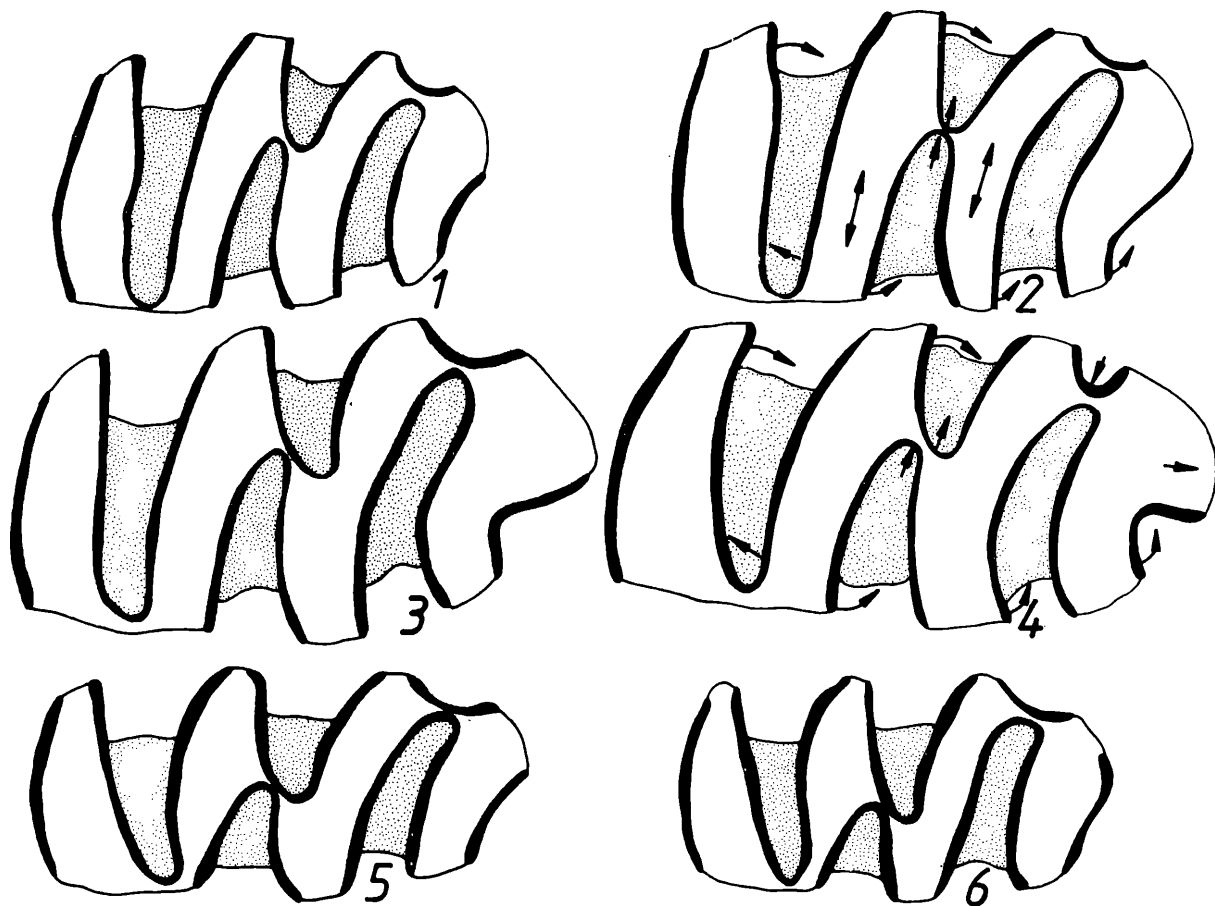


Abb. 68. Vergleich der M^3 -Kauflächen von „*Myopus*“ *schisticolor*, rezent: Fig. 1–2, *Lemmus lemmus*, rezent: Fig. 3–4, und *Lemmus kowalskii* n. sp. aus Schernfeld: Fig. 5 = Sf 39/27 und Fig. 6 = Sf 39/22.

Vergößerung: ca. 28-fach. Die wichtigsten morphodynamischen Tendenzen sind durch Pfeile angedeutet.

Comparison of the M^3 -chewing surfaces of „*Myopus*“ *schisticolor*, rezent: Fig. 1–2, *Lemmus lemmus*, rezent: Fig. 3–4, and *Lemmus kowalskii* n. sp. from Schernfeld: Fig. 5 = Sf 39/27 and Fig. 6 = Sf 39/22.

Enlargement: ca. 28 x. The most important morphodynamic tendencies are marked by arrows.

Die Gestalt des Anteroconid-Komplexes variiert in beiden Arten, die SL3 ist beim rezenten Lemming meist viel stärker eingetieft.

M_2 Die für den M_1 beschriebenen Unterschiede gelten auch für den M_2 . Die 4 tiefen Synklinalen sind beim rezenten *Lemmus* etwas zurückgebogen, sodaß die lufseitigen Schmelzbandteile steiler stehen. Auch hier ist die SL3 vertieft.

M_3 An dem für den Vergleich abgebildeten Exemplar ist die Revergenz sehr deutlich zu sehen. Besonders die SL1 ist bei *L. lemmus* so weit nach distal zurückgebogen, daß ihr Lufschenkel senkrecht steht, der durch die viel größere Zahnbreite wesentlich länger ist als bei den Schernfelder Exemplaren.

M^1 Neben der hier schwachen Provergenz der beiden Buccalsynklinalen ist bei den rezenten Vergleichsstücken die größere Breite der lingualen Triangel T1

M_2 Those for the M_1 described differences are also true for the M_2 . The 4 deep reentrant-folds are curved backwards a little at the recent lemming, so that the luff enamel sections are steeper. SL3 here too is deepened.

M_3 The pictured specimen shows the revergency very clearly. Especially SL1 of *L. lemmus* is turning distally to such an extent that its luff-side is standing vertically, moreover it is much longer than at Schernfeld because the molar is broader.

M^1 Besides the weak provergence of the two buccal synclines at the recent pieces the broadened lingual T1 and T3 are of importance. An enlargement of the

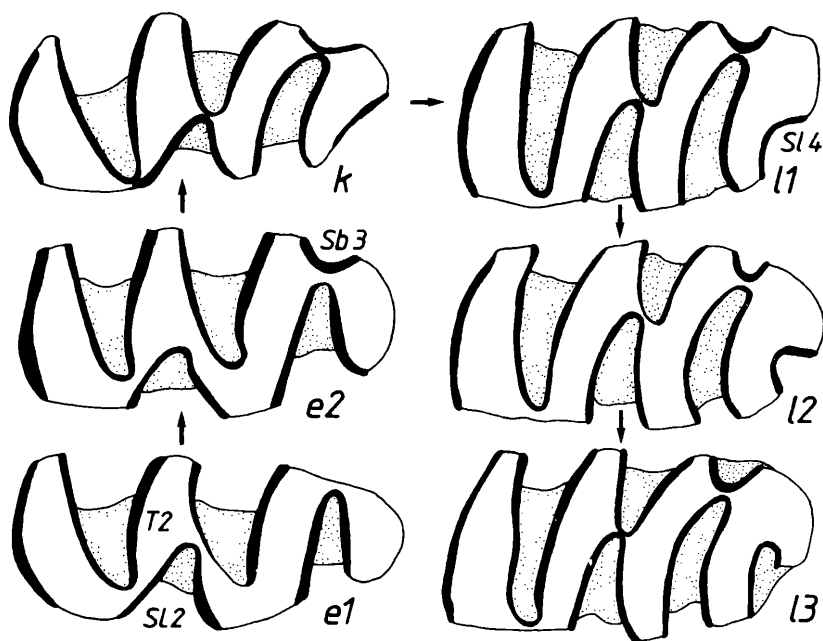


Abb. 69. Morphodynamisches Schema der M^3 -Kaufläche (sin.) von *Lemmus*.
Morphodynamic scheme of the M^3 -chewing surface (sin.) of *Lemmus*.

e 1 = ursprünglicher Typ bei *L. europaeus*: ohne Sb3 und SL4. SL2 seicht mit der tiefen Sb2 alternierend. Dentinfield zwischen Lobus anterior und T2 eingengt, Lobus posterior schmal.

e 2 = wie e 1, aber mit Sb3

k = wie e 2, aber SL2 und Sb2 treffen etwas lingual der Mediane aufeinander, Lobus anterior verbreitert. Typisch für *L. kowalskii* n. sp.

l 1 = wie k, aber Treffpunkt von SL2 und Sb2 buccal der Mediane, mit seichter SL4; T2 zu Rhomboid verbreitert.

l 2 = wie l 1, aber SL4 vertieft

l 3 = wie l 2, aber SL4 weiter vertieft, sodaß ein transversal verlaufender Vorderschenkel entsteht.

Morphotypen l 1, l 2 und l 3 häufig bei *Lemmus lemmus*.

e 1 = most original type of *L. europaeus*: without Sb3 and SL4. SL2 shallow and alternating with the deep Sb2. Dentine area between anterior lobe and T2 narrowed, posterior lobe narrow.

e 2 = like e 1, but with Sb3

k = like e 2, but SL2 and Sb2 meet a little lingually of the mediane, anterior lobe broadened. Typically for *L. kowalskii* n. sp.

l 1 = like k, but meeting of SL2 and Sb2 buccally of the mediane, with shallow SL4; T2 broadened to a rhomboid.

l 2 = like l 1, but SL4 deepened.

l 3 = like l 2, but SL4 more deepened, so a transversally passing forethigh is arising.

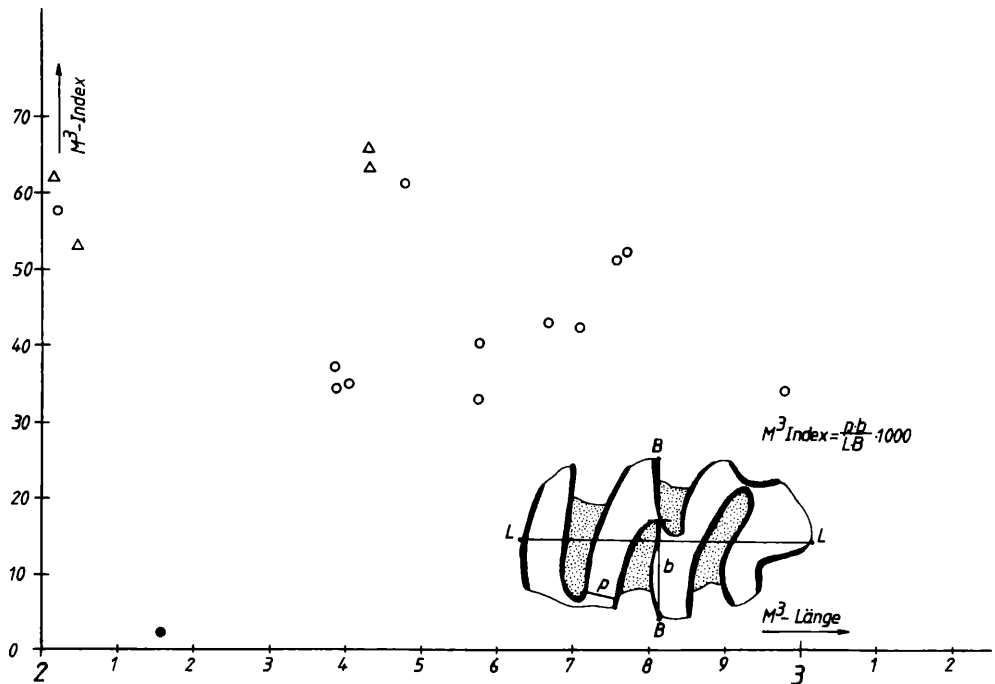
Morphotypes l 1, l 2 and l 3 are frequently at *Lemmus lemmus*.

und T3 von Bedeutung. Durch die Verbreiterung der Kaufläche an diesen Stellen erscheinen die lingualen Synklinalen viel tiefer und die Distanz zwischen dem Scheitel der Buccalsynklinalen zum Lingualrand ist erheblich vergrößert (s. Abb. 67).

M^2 Starke Revergenz der 3 Hauptsynklinalen verändert das Occlusalbild des rezenten gegenüber dem fossilen M^2 . Der Lee-Schenkel der Sb1 neigt sich dadurch und es entsteht eine breite Dentinbrücke zwischen der Sb1 und der SL3, das T2 erhält dadurch eine längliche, fast rhomboide Form. Bei den Schernfelder Exemplaren ist die Dentinbrücke stets schmal und das T2 hat eine gerundet dreieckige Form.

chewing surface in this places allows deeper lingual reentrance folds, moreover the distance between the apex of the buccal synclines and the lingual edge is much more extended (s. Abb. 67).

M^2 Strong revergency of the 3 main-synclines changed the morphology of the recent M^2 compared to the fossil forms. The lee-side is clinéd now and therefore a broad dentine-bridge leads from Sb1 to Sb3 and T2 gets a longish, nearly rhomboid shape. T2 of the Schernfelder material is rounded and triangular, the dentin bridge is always slim.

Abb. 70. Diagramm zur Morphologie der M³-Kaufläche von *Lemmus*.Diagram at the morphology of the M³-chewing surface of *Lemmus*.Signatures / Signatures: ● *L. kowalskii* n. sp., ○ *L. lemmus*, rezent, △ *L. schisticolor*, rezent.

M³ Als taxonomisch aussagekräftigster Molar erweist sich der M³ auch innerhalb der Gattung *Lemmus*. Das Dentinfeld wird durch vier ungleich tiefe Synklinalen in vier Teile getrennt: in den Lobus anterior, das Triangel T2, in ein Rhomboid, bestehend aus T3 + T4, und in den Lobus posterior. Die Unterschiede zum rezenten Lemming sind hier am deutlichsten ausgeprägt und lassen sich in die folgenden Punkte zusammenfassen:

- ★1. Der Hinterlobus ist beim rezenten *Lemmus* verlängert und verbreitert.
- ★2. Die distalen Synklinalen Sb3 und Sl4, beim Schernfelder *Lemmus* seicht oder nur angedeutet, sind bei den rezenten Vergleichsstücken meist vertieft.
- ★3. Die mittleren Synklinalen Sb2 und Sl2 treffen in der Zahnmitte aufeinander und trennen die mittleren Dentinflächen. Während die Sl2 bei den Schernfelder Exemplaren meist relativ seicht bleibt und stark nach distal gebogen ist, erscheint sie bei den rezenten Vergleichsstücken aufgerichtet und so vertieft, daß sie darin die Sb2 übertrifft (vgl. Diagramm Abb. 70).
- ★4. Die 1. Buccalsynklinale ist bei den Schernfelder Exemplaren gleichmäßig nach distal gekrümmt, also postvergent. Ihr mesialer Schenkel steht schräg zur Längsachse. Bei den rezenten Vergleichsstücken verläuft die Sb1 fast transversal, indem ihre Schenkel zuein-

M³ Of highest importance for taxonomy is the M³, also for the genus of *Lemmus*. Four synclines of different deepness divide the dentine-area into four sections: the anterior loop, the triangle T2, a rhomboid consisting of T3 and T4 and the posterior loop. The differences to the recent lemming are most significant here and can be summed up by the following points:

- ★1) Posterior loop is elongated and broadened at the recent *Lemmus*.
- ★2) Whereas at the Schernfeld *Lemmus* the distal synclines Sb3 and Sl4 are just marked or slight, they are deeper at most of the recent specimens
- ★3) The middle synclines Sb2 and Sl2 meet in the center of the tooth and divide the middle dentine areas. While at the Schernfeld specimens Sl2 stays more or less slight and distally curved, it seems to be erected and deepened so much that it even surpasses Sb2 (compare diagram Abb. 70).
- ★4) The first buccal syncline is turning equally in distal direction in Schernfeld, that means it's postvergent. Its mesial side turns diagonal to the longitudinal axis.

At the recent pieces Sb1 turns nearly transversal because of its approached sides. The mesial luff-side therefore is vertical to the median line, the lee-side is curved forward a little.

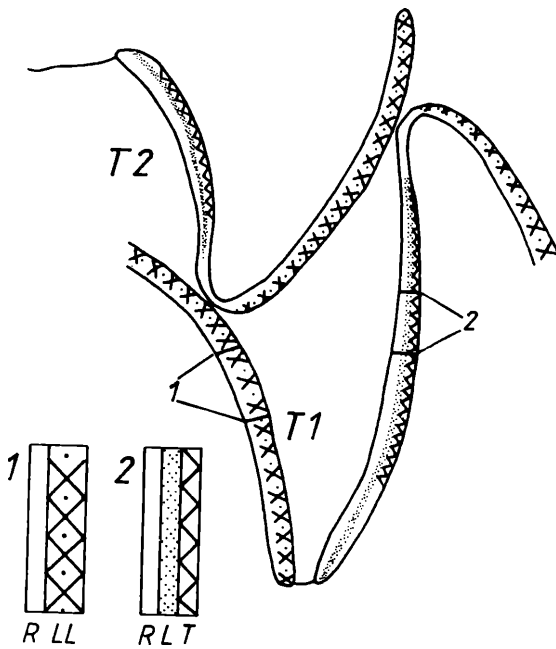


Abb. 71. Schmelzmuster von *Lemmus kowalskii* n. sp. aus Schernfeld. Dargestellt ist der mittlere Abschnitt (Triangel T1 und T2) eines M₁ dext.

Schmelzmuster of *Lemmus kowalskii* n. sp. from Schernfeld. The middle section (triangles T1 and T2) of M₁ dext. is represented.

Signaturen/Signatures: LL = Lamellenschmelz/lamellar enamel; L = Lemmingschmelz/lemming enamel (= wenig geordneter Lamellenschmelz); R = Radialschmelz/radial enamel; T = Tangentialschmelz/tangential enamel.

ander genähert sind. Der mesiale Luv-Schenkel steht dadurch senkrecht zur Mediane, der Lee-Schenkel ist schwach nach vorne geneigt.

- ★5. Durch diese Revergenz der Sb 1, aber auch durch die Drehung des Luvschenkels der Sl2 entsteht eine breite Dentinfläche zwischen Sb1 und Sl2 und aus dem Triangel T2, das bei den M³ aus Schernfeld ein gerundetes Dreieck bildet, entsteht ein längsgestrecktes Viereck, ähnlich dem distal anschließenden „Rhombus“, das sich aus den Triangeln T3 und T4 zusammensetzt.

S c h m e l z b a n d Das Schmelzband ist luv- und leeseitig etwa gleich dick und an allen Antiklinalen unterbrochen. An den Synklinalen dünnert es allmählich auf die halbe Dicke aus.

S c h m e l z m u s t e r tristratiknem (Abb. 71), d.h. die leeseitigen Schmelzband-Abschnitte bestehen aus drei Schmelzschichten, von innen nach außen sind dies: Radialschmelz – sog. „Lemmingschmelz“ und Tangentialschmelz. Als Lemmingschmelz wird der „wenig geordnete Lamellenschmelz“ bezeichnet (KOENIGSWALD & MARTIN, 1984:125), der typisch für das leeseitige Schmelzband von *Lemmus* ist. Der Tangentialschmelz zieht meist nicht über die ganze Breite der Triangels, sondern wird außen durch Radialschmelz ersetzt.

Damit entspricht das Schmelzmuster ganz dem Muster beim rezenten *Lemmus lemmus* (s. auch KOENIGSWALD, 1980:103).

Die Schmelzband-Dicke dürfte beim rezenten Lemming etwas geringer, d.h. reduziert sein. Für genaue Messungen fehlen uns die entsprechenden Serien von Dünnschliff-Präparaten.

L i n e a s i n u o s a Wie bei allen wurzellosen Arvicoliden-Molaren zeigt sich die Linea sinuosa als eine Reihe paralleler Linienpaare. Als Charakteristikum der Lemmings gibt es an allen Antiklinalen solche Sinusbil-

- ★5) Both revergency of Sb1 and the rotation of the luff-side of Sl2 are causing a broad dentine-area between Sb1 and Sl2. The rounded triangle T2 from Schernfeld changes into an elongated quadrangle, similar to the distally following 'rhomb', which is built by T3 and T4.

E n a m e l b a n d Enamel is of equal thickness on luff- and lee-sides, it is interrupted on every anticline. It thins out to its half at the apex of the reentrant fold. Enamel structure is tristratiknem (Abb. 71) which means, that the lee-sections consists of three layers, from inside to outside there are: Radialschmelz – so called 'lemming enamel' and Tangentialschmelz. In typical lemming enamel 'the lamellae move up and down in the section and are not parallel to the chewing surface' (KOENIGSWALD & MARTIN, 1984:125).

Tangentialschmelz normally doesn't reach over the whole length of the triangle, but will be replaced by Radialschmelz in the outer parts.

The **S c h m e l z m u s t e r** therefore is identical to that of recent *Lemmus lemmus* (s. KOENIGSWALD, 1980:103). Thickness of enamel should be reduced a little at the recent lemming. For exact measurements we unfortunately don't have adequate series of thin sections.

S i n u o u s l i n e. Comparable to all other rootless molars of arvicolides the sinuous line represents as a sequence of parallel pairs of lines. Characteristic for the lemmings are such sinus-formations at all anticlines.

dungen. Die Breite der schmelzfreien Streifen ist jedoch verschieden: bei den Unterkiefermolaren sind es die Hyposinuide, bei den M sup. die Protosinus, die überbreite Dentinstreifen erzeugen, während die bei anderen Arvicoliden als Nebensinus bzw. Nebensinuid bezeichneten Sinusbildungen meist relativ schmal bleiben. Eine Verbreiterung dieser Nebensinuide (Meta-, Proto- und Parasinuid an M_1 und M_2) und Nebensinus (Para- und Hyposinus an M^1 und M^3) unterscheidet die rezenten *Lemmus*-Molaren von den fossilen aus Schernfeld.

The extension of the enamel-free parts however is differing: at the molars of the lower jaw the hyposinuoids, at the upper molars the protosinus create extremely broad dentine bands whereas at other arvicolid the subsinus or subsinuoids stay relatively narrow. A broadening of subsinuoids (meta-, proto- and parasinuid of M_1 and M_2) and subsinus (para- and hyposinus of M^1 and M^3) distinguishes recent lemmings from fossil molars of the Schernfeld *Lemmus*.

Tabelle 18. Molaren-Maße von *Lemmus kowalskii* n. sp. aus Schernfeld.
Molar-measures of *Lemmus kowalskii* n. sp. from Schernfeld.

| | Variationsbreite | Mittelwert | n |
|-------------------------|------------------|------------|----|
| M_1 - Länge | 2,67–3,40 | 2,95 | 21 |
| distale Breite | 0,69–1,47 | 1,29 | 21 |
| M_2 - occlusale Länge | 1,89–2,16 | 2,05 | 10 |
| distale Breite | 1,06–1,24 | 1,15 | 10 |
| M_3 - occlusale Länge | 1,70–1,93 | 1,85 | 10 |
| mittlere Breite | 1,06–1,24 | 1,13 | 12 |
| M^1 - occlusale Länge | 2,44–2,81 | 2,67 | 20 |
| mesiale Breite | 1,01–1,23 | 1,08 | 20 |
| M^2 - occlusale Länge | 1,93–2,25 | 2,07 | 17 |
| mittlere Breite | 1,01–1,20 | 1,10 | |
| M^3 - occlusale Länge | 2,07–2,41 | 2,24 | 16 |
| mittlere Breite | 0,94–1,12 | 1,05 | 18 |

Systematische Stellung. Die Zuordnung zur *Lemmus*-Gruppe (Subfamilie Lemminae) ist auf Grund der reichlich vorhandenen Charakteristika ohne Problem. Wegen der – oberflächlich betrachtet – übereinstimmenden Kauflächenbilder ist es Usus geworden, alle pleistozänen *Lemmus*-Molaren der rezenten Art *Lemmus lemmus* zuzuordnen und dabei höchstens die zweite europäische Lemming-Art *Myopus schisticolor* in die Betrachtung einzubeziehen.

KOWALSKI (1977) hat als erster erkannt, daß auch die *Lemmus*-Molaren (wie alle anderen Arvicoliden-Molaren) einer Evolution unterworfen waren, die noch im Pleistozän weiterwirkte. KOWALSKI bezog sich dabei hauptsächlich auf den M^3 und hier besonders auf die Form der mittleren Synklinalen. Die Sb2 ist bei manchen M^3 aus der Zamkowa Dolna-Höhle so stark nach distal gekrümmt, daß es die Konfluenz der Triangel T3 und T4 beeinträchtigt. Wir finden dieses Merkmal auch bei einigen M^3 aus Schernfeld (Abb. 64). Aus den Abbildungen bei KOWALSKI (1977: 304) schließen wir, daß der Lemming der Zamkowa Dolna-Höhle einem ähnlichen Evolutionsniveau angehört wie unsere *Lemmus*-Reste aus Schernfeld.

Systematic position The association with the *Lemmus*-group (subfamily Lemminae) is without any problem because of the abundant characteristics. The just seemingly conformity of surfaces gave reason for putting together all pleistocene molars of *Lemmus* with the recent species *Lemmus lemmus*, or at most the second European species *Myopus schisticolor* is to be taken into consideration.

KOWALSKI (1977) was the first to recognize that even *Lemmus* molars (like all other arvicolid-molars) are liable to evolution which still endured in Pleistocene. KOWALSKI mainly referred to M^3 and there especially to the shape of the middle-syncline.

At some specimens of the Zamkova Dolna cave the Sb2 is curved distally so much, that the confluence between the triangles T3 and T4 is disturbed. This feature we find even at some of the Schernfeld- M^3 (Abb. 64). Looking at the pictures at KOWALSKI (1977: 304) we conclude that the lemmings of the Zamkova Dolna cave belong to a similar niveau of evolution as our *Lemmus* of Schernfeld.

Vergleich mit *Lemmus lemmus*, rezent

Die im Detail oben beschriebenen Unterschiede lauten zusammengefaßt: Der rezent *L. lemmus* ist etwas größer und besitzt relativ breitere Molaren. Die Synklinalen sind durch „Revergenz“ weniger ge-

Comparison with *Lemmus lemmus*, recent

Those differences which were worked out in detail above can be summed up as follows: recent *L. lemmus* is somewhat bigger and possesses relatively broad molars.

krümmt, die Luvschenkel stehen z.T. transversal.

Der Lobus posterior seiner M^3 ist verbreitert, Sb3 und Sl4 vertieft.

Die vertiefte Sl2 und die weniger tiefe Sb2 des M^3 treffen einander wegen der abgeschwächten Postvergenz etwa in der Zahnmitte.

Durch die Revergenz der Sb1 und Sl2 ist das Triangel „T2“ der M^2 und M^3 lingual zu einem Rhomboid verbreitert.

Alle diese Unterschiede können als progressiv gedeutet werden, weil sie in analoger Weise zu *Microtus* eine Verbesserung der Kauleistung bringen. Sie sind so groß, daß nicht nur eine taxonomische Abtrennung des Schernfelder Lemming notwendig erscheint, sondern daß vielleicht auch ein weiteres Evolutionsniveau – etwa im Biharium – erfaßt werden kann.

Es gibt keinen Hinweis dafür, daß *Lemmus kowalskii* n. sp. nicht der Vorläufer von *Lemmus lemmus* ist.

Vergleich mit „*Myopus*“ *schisticolor* (LILLJEBORG, 1844), rezent

Myopus kommt dimensionell dem Schernfelder Lemming nahe, unterscheidet sich aber sonst in den gleichen Merkmalen wie *Lemmus lemmus*; seine Molaren repräsentieren etwa das gleiche Evolutionsniveau wie der Berglemming, wie dies v.a. an der M^3 -Kaufläche zu erkennen ist (Abb. 68): die Sl2 schneidet tiefer ein als die Sb2 und das „Triangel“ T2 ist rhomboid geformt. Nach der Morphodynamik der Molaren-Kauflächen steht „*Myopus*“ von *Lemmus kowalskii* n. sp. etwa gleich weit entfernt wie *L. lemmus*, sodaß an eine späte, d.h. mittel- bis jungpleistozäne Abspaltung gedacht werden kann. Dabei ist jedoch die Möglichkeit einer Parallelevolution nicht außer Acht zu lassen.

Eine Abtrennung als eigene Gattung erscheint angesichts der so nahen Beziehung zu *Lemmus lemmus* nicht gerechtfertigt.

Vergleich mit „*Synaptomys (Praesynaptomys)*“ *europaeus* KOWALSKI, 1977

Dieser aus dem Csarnotium von Rębielice–Krolewskie beschriebene primitive Lemming unterscheidet sich von der geologisch wesentlich jüngeren Form aus Schernfeld in folgenden Punkten:

Lobus posterior des M^3 schmaler, distal abgerundet, Sl3 daher mit kürzerem Lee-Schenkel.

Sl2 stärker postvergent, z.T. seichter.

Sb2 tiefer und stärker postvergent: Lee-Schenkel steiler zur Zahn-Längsachse, Sb2-Scheitel weit hinter Sl2-Scheitel.

Durch die Postvergenz der Sb2 wird das Dentinfeld T3 + T4 teilweise eingeschnürt.

Sb1 stärker postvergent, z.T. weniger tief einschneidend.

In den meisten übrigen Kauflächen-Merkmalen, insbesondere in der Form des T2 am M^2 und M^3 , besteht Übereinstimmung.

Its reentrant folds are less curved, caused by 'revergency', the luff-side sections are partly orientated transversally.

The posterior loop of its M^3 is broadened, Sb3 and Sl4 are deepened.

The deepened Sl2 and the more shallow Sb2 of the M^3 meet each other at the centre of the tooth because of the weakened postvergency.

Because Sb1 and Sl2 are 'revergent' the triangle "T 2" of the M^2 and M^3 is broadened lingually, creating a rhomboid.

All those differences can be interpreted as progressive, because – as analogue to *Microtus* – they lead to an improved chewing-efficiency. They are so great that not only a taxonomic separation of the Schernfeld lemming seems to be necessary, moreover another niveau of evolution – about Biharium – could possibly be conceived.

There is no indication that *Lemmus kowalskii* n. sp. is not the ancestor of *Lemmus lemmus*.

Comparison with "Myopus" *schisticolor* (LILLJEBORG, 1844), recent

Myopus is nearly of the same size as the Schernfeld lemming, but in other features it differs like *Lemmus lemmus*; its molars represent a similar niveau of evolution as *Lemmus*, as can be recognized especially in the chewing surface of M^3 (Abb. 68): Sl2 cuts in deeper than Sb2 does and "triangle" T2 shows rhomboid shape. Looking at the molar-surfaces in morphodynamic sense we find that "Myopus" is as far away from *Lemmus kowalskii* n. sp. as *L. lemmus*, so that conclusively a late, that means middle- to young-pleistocene separation might be possible. But the possibility of a parallel evolution should not be forgotten!

A separation as a genus of its own doesn't seem to be justified because of the close relation to *Lemmus lemmus*.

Comparison with "Synaptomys (Praesynaptomys)" *europaeus* KOWALSKI, 1977

This primitive lemming described out of the Csarnotium from Rębielice–Krolewskie differs from the much younger (in geological sense) variant of Schernfeld as follows:

Posterior loop of M^3 more slender, rounded distally, Sl3 therefore with a shorter lee-side.

Sl2 more postvergent, partly slighter.

Sb2 deeper and more postvergent: lee-side steeper in relation to the longitudinal axis of the molar, apex of Sb2 placed far behind that of Sl2.

Due to the postvergency of Sb2 the dentine-area of T3 + T4 is partly narrowed.

Sb1 more postvergent, partly less deep.

Most of the other features of the surface – especially the shape of T2 of M^2 and M^3 – show conformity.

All cited differences have to be traced back to equal

Alle angeführten Differenzen sind auf die gleichen Evolutionstendenzen (hauptsächlich Revergenz und Verstärkung des Lobus posterior am M^3) zurückzuführen, die aus dem ältestpleistozänen *Lemmus kowalskii* n. sp. den jungquartären *L. lemmus* entstehen ließen. Es besteht daher auch kein Grund zur Annahme, daß der mittelepliozäne Lemming aus Reğişelice einer anderen Entwicklungslinie angehört. Wir stellen ihn daher zur Gattung *Lemmus*: *Lemmus europaeus* (KOWALSKI).

Vergleich mit „*Synaptomys (Pliotomys)*“ *mimomiformis* SUCHOV, 1976

Diese geologisch noch älteren Lemming-Reste aus dem frühen Csarnotium von Baschkirien dürften dem *L. europaeus* sehr nahe stehen, sodaß an eine Synonymie zu denken ist (KOENIGSWALD & MARTIN, 1984). Leider ist das von SUCHOV vorgelegte Material (nur 1 M^3 -Fragment) zu klein, um eventuell vorhandene Differenzen zu fixieren. Es gilt jedoch auch für diese Form das gleiche: sie dürfte derselben Entwicklungslinie angehören, sodaß wir nach den jetzigen Kenntnissen folgende phylogenetische Reihe vermuten:

Lemmus mimomiformis (älteres Csarnotium) – *L. europaeus* (jüngeres Csarnotium) – *L. kowalskii* n. sp. (Villanyium) – *L. sp.* (Biharium) – *L. lemmus* (rezent).

Lemmus (= „*Myopus*“) *schisticolor* ist höchstwahrscheinlich das Ergebnis einer mittel- bis jungpleistozänen Abspaltung.

Evolution der M^3 -Kaufläche (Abb. 69)

Die Evolution innerhalb der *Lemmus*-Linie läßt sich am deutlichsten an der Morphodynamik der M^3 -Kaufläche demonstrieren.

Es werden sechs Morphotypen unterschieden, die in ein funktionell plausibles Schema gebracht werden. Die Morphodynamik kann folgendermaßen zusammengefaßt werden:

- Revergenz der Synklinalen
- Vertiefung der Sl2 und Zurückdrängen der Sb2
- Verbreiterung und Komplizierung des Lobus posterior.

Nach den Morphotypen-Frequenzen erweist sich *L. schisticolor* als etwas primitiver als *L. lemmus*. Die Morphotypen von *L. schisticolor* entnahmen wir Zeichnungen von Herrn G. Storch (Forschungsinstitut Senckenberg), der uns dieselben freundlicherweise zur Verfügung stellte.

tendencies of evolution (mostly revergency and strengthening of the posterior loop at M^3) which changed the Earliest-Pleistocene *Lemmus kowalskii* n. sp. into the Late Quaternary.

There are no arguments for the assumption that the middle-pliocene lemming from Reğişelice belongs to another line of evolution and that is why we regard it as member of the genus *Lemmus*: *Lemmus europaeus* (KOWALSKI).

Comparison with „*Synaptomys (Pliotomys)*“ *mimomiformis* SUCHOV, 1976

These geologically even older lemmings from the early Csarnotium of Bashkirian are probably very close to *L. europaeus* so that we should think about synonymy (KOENIGSWALD & MARTIN, 1984). Unfortunately the represented material of SUCHOV (just one M^3 -fragment) is too small to fix possible differences. But even in this case we assume that they belong to the same line of evolution. So far we can suspect the following phylogenetical line:

Lemmus mimomiformis (Early Csarnotium) – *L. europaeus* (Late Csarnotium) – *L. kowalskii* n. sp. (Villanyium) – *L. sp.* (Biharium) – *L. lemmus* (recent).

Lemmus (= „*Myopus*“) *schisticolor* most probably resulted from a middle- to young Pleistocene separation.

Evolution of M^3 -surface (Abb. 69)

The evolution of the *Lemmus*-lineage can be best demonstrated if we look at the morphodynamic of the M^3 -surface.

Six morphotypes were distinguished which were arranged in a functional fitting scheme.

Morphodynamic can be described as follows:

- revergency of the reentrant folds
- deepening of Sl2 and repressing of Sb2
- enlargement and growing complication of the posterior loop.

Due to morphotype-frequencies *L. schisticolor* turns out to be more primitive than *L. lemmus*.

Morphotypes of *L. schisticolor* we took from pictures from Mr. G. Storch (Forschungsinstitut Senckenberg), who kindly placed them to our disposal.

Tabelle 19. Morphotypen-Frequenzen der M^3 -Kaufläche von *Lemmus* (in Prozent)
Morphotype-frequencies of the M^3 -chewing surface of *Lemmus* (in %).

| Morphotyp | k | k/l1 | l1 | l1/2 | l2 | l3 | n |
|--|----|------|----|------|----|----|----|
| <i>L. lemmus</i> , rezent | 10 | 4 | 41 | 14 | 21 | 10 | 29 |
| <i>L. schisticolor</i> , rezent | – | 14 | 86 | – | – | – | 29 |
| <i>L. kowalskii</i> n. sp., Schernfeld | 70 | 30 | – | – | – | – | 20 |

Artenspektrum (Abb. 72)

Die relativen Häufigkeiten der einzelnen Arvicoliden-Arten wurden nach 3172 M_1 ausgezählt. Die Fauna wird von den mittelgroßen *Mimomys*-Arten, *M. tornensis* und *M. pitymyoides*, dominiert, die beide je ein Drittel erreichen. Zusammen mit dem großen *Mimomys ostromosensis* nehmen die *Mimomys*-Arten 83 % ein, weshalb wir von einer typischen *Mimomys*-Fauna sprechen können.

Die Anzahl der Arten beträgt inklusive der äußerst seltenen *Borsodia* sieben – eine Zahl, die dem sicher autochthonen Wühlmaus-Vorkommen in den Paläoböden von Stranzendorf nahekommt (Stranzendorf D: 6 Arten, Stranzendorf i: 6 Arten).

Es besteht also durchaus die Wahrscheinlichkeit, daß die sieben Arvicoliden-Arten aus einem einheitlichen Biotop stammen.

Spectrum of species (Abb. 72)

The relative frequencies of the particular arvicolid-species were numbered counting 3172 M_1 . The fauna is dominated by *Mimomys*-species of middle size, *M. tornensis* and *M. pitymyoides*, each reaching a third. Together with the big *Mimomys ostromosensis* the *Mimomys*-species embrace 83 %, therefore we can speak of a typical *Mimomys*-fauna.

The number of species exclusively the most rare *Borsodia* is seven – a number approaching to the surely autochthonous occurrence of voles in the paleosoils of Stranzendorf (Stranzendorf D: 6 species. Stranzendorf i: 6 species).

So it is probable, that the 7 arvicolid-species are out of a uniform biotope.

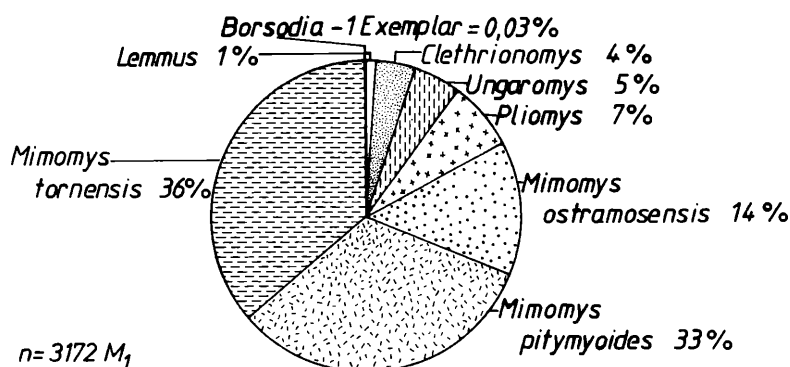


Abb. 72.. Artenspektrum der Arvicoliden von Schernfeld; ausgezählt nach 3172 M_1 .

Spectrum of arvicolid species from Schernfeld; numbered following 3172 M_1 .

Chronologie

Der Arvicolidenfauna von Schernfeld kommt wegen ihres nahezu unerschöpflichen Fossilreichtums, aber auch wegen ihrer chronologischen Stellung an der Basis des Quartärs eine entscheidende Rolle in der Stratigraphie des terrestrischen Plio–Pleistozäns von Mitteleuropa zu.

Die Schernfelder Fauna wurde von DEHM (1962) dem Cromerium (Altpleistozän) zugeordnet, jedoch schon mit dem Vermerk von „recht altertümlichen Komponenten (wie *Acinonyx*, *Megantereon*, *Hyaena perrieri* und *Petauria helleri*)“, die für DEHM „kaum ausreichen, um die Fauna in das früheste Quartär, in das Villafranchium einzustufen“. HELLER (1967) entschied sich jedoch schon nach einer provisorischen Durchsicht der Arvicoliden-Reste für die von DEHM abgelehnte Alternative und stellte die Schernfelder Fauna in das Ältestpleistozän – eine Einstufung, die wir durch unsere Untersuchungen bestätigen können.

Wegen der Bedeutung der Schernfelder Fauna auch in stratigraphischer Hinsicht seien hier einige grundsätzliche Bemerkungen angeschlossen.

Analog zur Behandlung phylogenetischer Fragen bietet das morphodynamische Konzept auch für die Chronologie neue Aspekte. Auf den grundsätzlichen Unterschied älterer statischer Art- und Gattungskonzepte zu dynamischen Betrachtungsweisen und Untersuchungsmethoden sind die völlig verschiedenen Gliederungsversuche des Plio–Pleistozäns zurückzuführen, wie sie in jüngster Zeit diskutiert werden. Zwei extrem auseinander-

Chronology

The arvicolid-fauna from Schernfeld plays an important role for the stratigraphy of the terrestrial Plio–Pleistocene of Middle-Europe because of its nearly inexhaustible abundance of fossils and moreover because of its chronological position at the base of Quaternary.

The Schernfeld fauna was associated with the Cromerium (Early Pleistocene) by DEHM (1962), but already with remark of 'quite archaic components (like *Acinonyx*, *Megantereon*, *Hyaena perrieri* and *Petauria helleri*)' which for DEHM 'hardly are sufficient for dating the fauna as Earliest Quaternary, the Villafranchium'. After just a provisional look at the arvicolids, HELLER (1967) decided for the alternative which was rejected by DEHM and put the Schernfeld fauna into the Earliest Pleistocene – a dating which we can confirm after these studies.

Because of the importance of the Schernfeld fauna also in stratigraphic sense some remarks on principle should be allowed:

Analogical to the treatment of phylogenetic questions the morphodynamic concept offers new aspects (even) for chronology.

Due to the basic difference between the former static species- and genus concepts and the dynamic view or methods leads to completely different attempts to classify the Plio–Pleistocene as they are discussed nowadays. Two extremely differing views can be seen at FEJFAR & HEINRICH on one side and RABEDER on the other.

klaffende Ansichten werden von FEJFAR & HEINRICH einerseits und durch RABEDER andererseits vertreten. Grundlegende Differenzen in Methodik und Ergebnis seien im folgenden erläutert:

1. Zonierung mit Gattungskombinationen (FEJFAR & HEINRICH, 1981, 1983, 1987).

Nach dem gemeinsamen Auftreten von charakteristischen Arvicoliden- und Muriden-Genera wird das Plio-Pleistozän sowie der jüngere Abschnitt des Miozäns von Europa in acht „Stufen“ untergliedert.

Diesem Gliederungsversuch liegt ein statisches Art- und Gattungskonzept zu Grunde, das die morphologische Entwicklung innerhalb einer Reihe nur z.T. benützt, indem es entweder stillschweigend Art- und Gattungsgrenzen in Fossilücken ansiedelt und sich so um die Problematik von taxonomischer Grenzziehung herumdrückt, oder Immigrationsgrenzen annimmt – auch dort, wo die autochthone Entstehung längst bewiesen ist (z.B. *Microtus*; s. RABEDER, 1986).

In Anlehnung an die Marin-Stratigraphie werden diese Rodentier-„Stufen“ (= Superzonen) durch die Reichweiten (total range, concurrence range) definiert, ein Unterfangen, das für terrestrische Verhältnisse irrelevant ist, da hier im Gegensatz zu marinen Sedimentationsräumen nur im seltensten Fall Profile vorliegen, die auch anderen stratigraphischen Untersuchungsmethoden (Paläomagnetismus, absolute Datierung) offenstehen.

Ein weiterer sehr wesentlicher Unterschied zu marinen Verhältnissen liegt in der überaus raschen Evolution der Arvicoliden, die eine dementsprechend feine Zonierung ermöglicht, während die Marin-Stratigraphie vorwiegend auffällige Fazies-Unterschiede und Immigrationen zur Grenzziehung heranzieht.

Als nicht gering sind die taxonomischen Probleme einzuschätzen, die bei einer Zonierung nach Gattungen in die Stratigraphie hereingeschleppt werden: so ist die taxonomische Stellung der Gattung *Villanyia*, „Leitform“ für das Villanyium, als dubios zu bezeichnen (s. S. 213), die Gattung *Lagurudon* von *Lagurus* nicht zu trennen und das Genus *Microtus* entsteht allmählich aus *Mimomys tornensis* (s. RABEDER, 1986).

Die Gliederung des Pliozäns (in Subzonen) erfolgt nach der Artenfolge *M. davocasi*, *M. occitanus*, *M. hajnackensis*, *M. polonicus* und *M. pliocaenicus*, einer Zonierung, der wir im Prinzip zustimmen können. Die stratigraphische Grenzziehung ist auch hier an die taxonomische Abgrenzung gekoppelt, die ohne quantitative Methoden an ausreichenden Fossilmaterialien nicht gelöst werden kann.

2. Morphodynamisches Konzept der Biostratigraphie

Grundlage einer neuen Biostratigraphie des terrestrischen Plio-Pleistozäns ist das gradualistische Evolutions-Prinzip, das sich an allen fossil gut belegten Säugetiergruppen erkennen läßt. Nicht nur bei den Arvicoliden, sondern auch bei den Muriden, Soriciden und Ursiden verliefen die morphologischen Veränderungen in der Zeit allmählich in kleinen Schritten und nicht in großen Sprüngen, die für eine chronologische Einteilung die beste Voraussetzung wären. Die Evolution äußert sich vielmehr in einer gleichmäßigen und relativ raschen Morphodynamik, die zumindest bei den Arvicoliden alle

Basic differences concerning methods and results shall be illustrated as follows:

1) Zones made by genus-combinations (FEJFAR & HEINRICH, 1981, 1983, 1987).

Due to the appearance of characteristic arvicolid- and muroid-genera the Plio-Pleistocene and even the younger Miocene of Europe is subdivided into eight "stages".

This classification is based upon a static species- and genus-concept which only partly takes into account the morphological evolution, since limits for species or genus are silently placed in 'fossil gaps' and therefore shirk from the problem of taxonomic boundaries, or take immigration-limits for granted – even there where autochthone origination was already proved long ago (e.g. *Microtus*; s. RABEDER, 1986).

To follow marine-stratigraphy those rodent-"stages" (= superzones) are defined by total ranges (concurrence ranges), an attempt that is not relevant under terrestrial circumstances, because in contrast to marine sediments we only very seldom have profiles, which allow further experiments for stratigraphical analyses (paleomagnetic, absolute dating).

Another striking difference compared to marine circumstances is given by the very quick evolution of arvicolids which allows a precise zonation, while marine stratigraphy mostly uses remarkable differences in facies and immigration for boundaries.

Not too little value should be attached to taxonomic problems, that are brought in into stratigraphy with a zonation basing on genus: the taxonomic position of the genus *Villanyia*, "index fossil" for the Villanyium has to be regarded as dubious (s. p. 213), the genus *Lagurodon* can't be divided from *Lagurus* and the genus *Microtus* develops gradually from *Mimomys tornensis* (s. RABEDER, 1986). A classification of the Pliocene (into subzones) results from the sequence of the species: *M. davocasi*, *M. occitanus*, *M. hajnackensis*, *M. polonicus* and *M. pliocaenicus*, a zonation which we do agree on principle. The interdependence between stratigraphic and taxonomic boundaries appears also in this case, therefore we need abundant material for analysing it with the help of quantitative methods.

2) Morphodynamic concept of biostratigraphy

The basis for a new biostratigraphy of the terrestrial Plio-Pleistocene is given by the gradualistic principle of evolution, which can be seen at all vertebrate-groups that are recorded by much material.

Not only at arvicolids but even at murids, soricids and ursids morphological changes through times took place gradually in small steps but not making bounds which were advantageous for chronological classifications. Evolution instead appears as a steady and relatively quick morphodynamic, which at least at arvicolids happens at all groups in partly completely different ways (compare *Ungaromys*, *Mimomys*, *Microtus*-groups and *Lemmus*). Species-splitting (cladogeneses) as well as immigrations don't play any important role.

In contrast to previous proceedings where boundaries of biostratigraphical units were placed in 'fossil-gaps', we

Gruppen erfaßt – in z.T. sehr unterschiedlicher Weise (vgl. *Ungaromys*, *Mimomys*, *Microtus*-Gruppe und *Lemmus*). Artliche Aufspaltungen (Cladogenesen) spielen ebenso wie Immigrationen kaum eine Rolle.

Entgegen der bisherigen Praxis, die Grenzen biostratigraphischer Einheiten in „Fossilücken“ anzusiedeln, wollen wir z.T. den umgekehrten Weg gehen und folgende Vorgangsweise vorschlagen:

- ★ Die Grenzen biostratigraphischer Einheiten sollen in fossilführenden Profilen definiert werden, an denen möglichst auch andere stratigraphische Methoden (Paläomagnetismus, Isotopen-Chronologie) ansetzen können. Dabei soll beachtet werden, die historischen Namen nach Möglichkeit zu verwenden.
- ★ Zur weiteren Unterteilung sollen quantitative Auswertungen der morphodynamischen Entwicklung herangezogen werden. Für den älteren Bereich des Plio-Pleistozäns haben sich die sinumetrischen Indices der bewurzelten Arvicoliden (RABEDER, 1981) bewährt, für den mittleren Abschnitt (Alt- bis Mittelpleistozän) kommt die quantitative Erfassung der Kauflächen-Morphologie (A/L-Werte, Morphotypen-Analyse, morphodynamische Indices, vgl. CHALINE, 1972; VAN DER MEULEN, 1973; VON KOENIGSWALD, 1973; HEINRICH, 1978; MALEZ & RABEDER, 1984; CARLS, 1987; RABEDER, 1981, 1987) hinzu und für den jüngsten Abschnitt des Pleistozäns bietet sich die „explosive Entfaltung“ der Höhlenbären-Backenzähne für eine Zonierung an (RABEDER, 1983, 1985, 1987).
- ★ Ausgehend von den faunistisch, paläomagnetisch und/oder geochronologisch definierten Grenzen können die Zeiträume der „Stufen“ nach den verschiedenen Evolutionsniveaus unterteilt werden, indem die quantifizierten Evolutionsfortschritte zur zeitlichen Interpolation verwendet werden.
- ★ Schließlich können auch paläoklimatologische Aspekte helfen, die einzelnen Faunen-Horizonte bestimmten Sauerstoff-Isotopen-Zonen zuzuordnen. (Diese Möglichkeit besteht derzeit nur für den jüngsten Bereich des Pleistozäns.)

Zur Großgliederung des terrestrischen Plio-Pleistozäns

Für die Unterteilung dieses Zeitabschnittes tragen sich in erster Linie die paläomagnetischen Ereignisse an, wie sie in mehreren fossilführenden Profilen meßbar sind.

Als markantester Einschnitt bietet sich uns die Gauß-Matuyama-Grenze bei etwa 2,48 Millionen Jahren an, da mit diesem paläomagnetischen Ereignis eine weltweite Klimaveränderung verbunden ist: Im nördlichen Polargebiet kam es zur ersten großen Eisakkumulation (vgl. SHACKLETON & al., 1984) und in Mitteleuropa wird der älteste Löß abgelagert (RABEDER, 1981). Mit dem Datum von 2,48 MJ wollen wir ein Säugetier-Zeitalter beginnen lassen, das ungefähr dem Beremendium von KRETZOI (1956) entspricht und von FEJFAR als „Villafranchium s. str.“ bezeichnet wird, ein unglücklich gewählter Name, weil dem Villafranchium in der sehr umfangreichen Literatur ein viel größerer Zeitraum (etwa 3,5 bis 1 MJ) eingeräumt wird. Man sollte deshalb bei dem KRETZOI'schen Namen Beremendium bleiben

now want to go the other way round and therefore propose as follows:

- ★ Boundaries of biostratigraphical units should be defined in between fossil bearing profiles (sections), where as far as possible other stratigraphical methods (paleomagnetism, isotope-chronology) can be proved in addition too. It should be taken into consideration that historic names should be used if possible.
- ★ For further subdivisions quantitative analysis (evaluations) of morphodynamic processes shall be worked out.
For the older sections of the Plio-Pleistocene the sinumetric indices of rooted arvicolidids proved its value (RABEDER, 1981), for the middle section (Early to Middle Pleistocene) there are in addition the quantitative analysis of morphology of the chewing-surfaces (see CHALINE, 1972; VAN DER MEULEN, 1973; VON KOENIGSWALD, 1973; HEINRICH, 1978; MALEZ & RABEDER, 1984; CARLS, 1987; RABEDER, 1981, 1987) and for the youngest Pleistocene the "explosive development" of cave-bear molars showed good results for working out fine zones (RABEDER, 1983, 1985, 1987).
- ★ Proceeding from faunistic, paleomagnetic and/or geochronologic defined boundaries, the ages of the 'stages' can be subdivided by different niveaus of evolution, since quantificated processes of evolution can be used for time interpolation.
- ★ Finally also paleoclimatological measurements can help to combine these faune-horizons with certain oxygen-isotope-zones. (This possibility at the moment only exists for the youngest section of Pleistocene.)

Classification of the terrestrial Plio-Pleistocene

To subdivide this era first of all the paleomagnetic events are of great importance, as they are measurable in some fossil bearing profiles.

The most striking section we see in the Gauß-Matuyama-boundary about 2.48 MY, because in combination with this paleomagnetic event a worldwide change of climate took place: in the north polar-region the first big ice-accumulations (s. SHACKLETON & al., 1984) took place and in Middle-Europa the oldest Loess was deposited (RABEDER, 1981).

With the date of 2.48 MY we want to let start a vertebrate-era that corresponds roughly with the Beremendium of KRETZOI (1956) and is called "Villafranchium s. str." by FEJFAR – a name which was chosen unfortunately, because in literature Villafranchium mostly represents a much longer period of about 3.5 to 1 MY. That is why KRETZOI's name Beremendium should be chosen (or, if there is any doubt about the synchronism

(oder ihn, wenn schon Zweifel an der Gleichzeitigkeit der Faunenelemente in der Typusfauna Beremend 5 bestehen, durch „Stranzendorfium“ ersetzen). Im Lößprofil von Stranzendorf in Niederösterreich (RABEDER, 1981) ist nicht nur die Gauß–Matuyama-Grenze, sondern der ganze Verlauf des „Beremendiums“ durch 7 übereinander liegende fossilführende Paläoböden abgeschlossen. Die Untergrenze der Matuyama-Epoche wurde in einem wenig mächtigen Lößpaket festgestellt, das zwischen den einander sehr ähnlichen Faunen von Stranzendorf C und D eingebettet ist. Die Fauna von Stranzendorf D mit *Mimomys hintoni*, *Mimomys stranzendorfensis*, *Mimomys praepliccaenicus*, *Cseria opsia* und *Borsodia parvisinuosa* kann als Grenz-Typus-Fauna gelten und markiert das Evolutionsniveau der Arvicoliden an der Basis des Beremendium. In gleicher Weise wird die Oberkante des Beremendiums durch die Fauna „Stranzendorf L“ mit *Mimomys tornensis*, *Mimomys jota* und *Clethrionomys kretzoi* fixiert. Im Paläoboden L verläuft die Unterkante des Olduvai-events (ca. 1,87 MJ), d.h. wir sind hier der Plio–Pleistozän-Grenze ganz nahe, die zwischen 1,8 und 1,7 MJ angesetzt wird. Der darauffolgende Zeitabschnitt wird als Villanyium s. str. (= „Jungvillanyium“) nach der Typuslokalität Villany (Wieland) 3 bezeichnet.

Nach oben hin wurde das Villanyium von KRETZOI mit dem sog. Allophaiomys-Horizont begrenzt, der die Basis des Bihariums einleitet. Das Auftreten einzelner wurzelloser Molaren der Gattung *Microtus* („*Allophaiomys deucalion*“) in verschiedenen Faunen des Villanyiums nahmen FEJFAR & HEINRICH (1981, 1987) zum Anlaß, die Biharium-Grenze nach unten zu verlegen.

Wie sich am Material von Schernfeld (RABEDER, 1986) gezeigt hat, ist diese Vorgangsweise nicht statthaft, da sich die Wurzellosigkeit nur allmählich durchsetzt und als grenzbestimmendes Ereignis nicht in Frage kommt.

Als einziges bisher bekannt gewordenes Profil an der Villanyium/Biharium-Grenze bietet sich das Höhlprofil von Deutsch-Altenburg 2–4–30 an (MAIS & RABEDER, 1984), das zwar keine paläomagnetischen Daten ermöglicht hat, aber als äußerst fossilreich zu bezeichnen ist. Die Villanyium/Biharium-Grenze ließe sich zwischen den zeitlich ganz nahe zueinander stehenden Faunen von Deutsch-Altenburg 30 und Deutsch-Altenburg 2C₁ gut definieren.

Für die obere Grenze des Bihariums schlagen wir das Lößprofil von Stranska Skala vor, das die Brunhes–Matuyama-Grenze (0,73 MJ) sowie eine reiche Arvicoliden-Fauna enthält.

Eine Grenzziehung mit dem Erstauftreten von *Arvicola*, wie sie von verschiedenen Autoren vorgeschlagen wird, birgt dieselben Probleme wie bei *Microtus*. Auch bei *Arvicola* tritt die Wurzellosigkeit nicht plötzlich auf, wie das Nebeneinander-Vorkommen von wurzellosen *Arvicola*- und bewurzelten *Mimomys*-Molaren beweist. Im Niveau von Stranska Skala (Lößprofil) treten echte *Arvicola*-Molaren noch nicht auf.

Die genannten Grenzfaunen können jene Fixpunkte bilden, an denen sich die weitere Gliederung nach quantitativen Daten der Morphodynamik zu orientieren hat.

of the faune-elements in the type-fauna Beremend 5, it should be replaced by 'Stranzendorfium'). In the loess-profile of Stranzendorf in Niederoesterreich (RABEDER, 1981) we not only find the Gauß–Matuyama-boundary, but this outcrop also shows the cause of the Beremendium in form of 7 superposed fossil bearing paleosoils.

The lower boundary line of the Matuyama-epoch was found in a not very mighty loess-package, which is in-bedded between those two very similar faunas Stranzendorf C and D. The fauna of Stranzendorf D, bearing *Mimomys hintoni*, *Mimomys stranzendorfensis*, *Mimomys praepliccaenicus*, *Cseria opsia* and *Borsodia parvisinuosa* might be taken as type-fauna and marks the niveau of evolution of arvicolids at the base of the Beremendium. By the same means the upper border of Beremendium is fixed by the fauna of "Stranzendorf L", containing *Mimomys tornensis*, *Mimomys jota* and *Clethrionomys kretzoi*. Within the paleosol L the lowest border of the Olduvai-event (about 1.87 MY) is located, that means the Plio–Pleistocene boundary with a dating between 1.8 and 1.7 MY is very close.

The following epoch is called Villanyium s. str. (= "Younger Villanyium") named after the type locality Villany (Wieland) 3.

Upwards the Villanyium of KRETZOI is limited by the so-called Allophaiomys-horizon, which initiates the base of the Biharium. The appearance of some isolated rootless molars of the genus *Microtus* ("Allophaiomys deucalion") in different Villanyian faunas was the reason why FEJFAR & HEINRICH (1981, 1987) removed the Biharium-boundary downwards.

As the Schernfeld-material (RABEDER, 1986) tested, this proceeding is to refuse because rootlessness evolves step by step and can't be taken as a significant feature to draw a boundary-line.

The only one of the known profiles of the Villanyium/Biharium-boundary is presented by the cave-profile of Deutsch-Altenburg 2–4–30 (MAIS & RABEDER, 1984); it is true that paleomagnetic dates are lacking, but it is very rich in fossils. The Villanyium/Biharium-boundary could be defined between those two very close (in stratigraphical sense) faunas of Deutsch-Altenburg 30 and Deutsch-Altenburg 2C₁.

For the upper boundary of Biharium we propose the loess-profile of Stranska Skala, which includes the Brunhes–Matuyama-boundary (0.73 MY) as well as a rich arvicolid fauna.

To draw a line, when *Arvicola* appears for the first time – as it is proposed by many authors – contains the same problems we found at *Microtus*. Also at *Arvicola* rootless teeth don't appear all at once, as it is proved by the occurrence of rootless *Arvicola*- and rooted *Mimomys*-molars side by side. In the niveau of Stranska Skala (loess-profile) real *Arvicola*-molars don't appear yet. The cited boundary-faunas can constitute those fixed points, where further classifications using quantitative datas of morphodynamic have to orientate.

Arvicoliden-Faunen des Villanyiums

Die Fauna von Schernfeld ist nach der oben definierten Grenzziehung dem Villanyium zuzuordnen:

1. Mit der Grenzfauna von Stranzendorf L hat sie die Arten *Mimomys tornensis* und *Clethrionomys kretzoi* gemeinsam. *Mimomys pitymyoides* aus Schernfeld ist aber deutlich höher evoluiert als *M. jota* von Stranzendorf i, K und L, sodaß wir annehmen können, daß Schernfeld dem Villanyium angehört.
2. Das Evolutionsniveau von Deutsch-Altenburg 30 ist wesentlich höher als das von Schernfeld, alle in beiden Faunen auftretenden Arvicoliden-Gattungen *Pliomys*, *Ungaromys*, *Clethrionomys*, *Mimomys tornensis*/*Microtus* und *Pusillomimus*) sind in Schernfeld viel primitiver.

Daraus ist der Schluß zu ziehen, daß die Fauna von Schernfeld dem mittleren Bereich des Villanyium s.str. angehört, d.h., daß sie deutlich oberhalb der Plio-Pleistozängrenze gebildet wurde – bei einem geschätzten absoluten Alter von 1,6 bis 1,5 Millionen Jahren.

Diese Annahme kann auch durch den Vergleich mit anderen relativ reichen Arvicoliden-Faunen des Villanyiums erhärtet werden; dafür sind vor allem die mitteleuropäischen Faunen aus Ungarn (Villany 3 und 5, Osztamos 3), der Tschechoslowakei (Kolinany 1 + 2, 3, Včelare 3, 3 B/1, Mokra), Polen (Kadzielnia) und Holland (Tegelen) heranzuziehen. Gemeinsame Arvicoliden-Gruppen dieser Faunen sind: *Mimomys tornensis* + „*Microtus*“, *Pusillomimus*, *Borsodia* + *Lagurus* und z.T. *Mimomys ostramosensis*. Ein Vergleich der in der Literatur (JANOSSY & VAN DER MEULEN, 1975; FREUDENTHAL & al. 1976; FEJFAR & HORACEK, 1983; KOWALSKI, 1958) angeführten Vorkommen dieser charakteristischen Arvicoliden ist auf Tab. 20 zusammengefaßt. Aus den verwendeten „Art“-namen läßt sich auf die Morphotypen schließen. Wie wir jetzt wissen, repräsentieren sich die Arten *Mimomys pitymyoides* und *M. tornensis* in mehreren Morphotypen („reidi“, „pitymyoides“ und „pusillus“ bzw. *tornensis*, „deucalion“ und „pliocaenicus“).

Die genannten Faunen lassen sich danach in drei Gruppen unterteilen:

1. In den Faunen der ersten Gruppe enthält die Art *Mimomys pitymyoides* nur die Morphotypen „reidi“ (m 2, r 2) und „pitymyoides“ (s 3, t 3), aber noch keine oder nur seltene (senile) „pusillus“-Morphotypen (t 4, t 5); in der Art *Mimomys tornensis* gibt es noch keine oder nur wenige wurzellose Molaren der Morphotypen „deucalion“ und „pliocaenicus“; mit *Mimomys ostramosensis*.
Zu dieser Gruppe, die den älteren Teil des Villanyium repräsentiert, gehören: Kolinany 1 und 2, Včelare 3, Villany 3, Kadzielnia, Schernfeld, Tegelen und Osztamos 3.
2. Die Faunen der zweiten Gruppe enthalten schon hohe Prozentsätze der Morphotypen „pusillus“ und „deucalion“ neben „pitymyoides“ bzw. „tornensis“; mit *Mimomys ostramosensis*.

Arvicolid-faunas of Villanyium

After the given definition for boundary-delimitation the fauna of Schernfeld has to be associated with the Villanyium:

- 1) Together with the boundary-fauna of Stranzendorf L it bears the species *Mimomys tornensis* and *Clethrionomys kretzoi*. *Mimomys pitymyoides* from Schernfeld however is clearly higher evolved than *M. jota* from Stranzendorf i, K and L, so that we can assume, that Schernfeld belongs to Villanyium.
- 2) The evolutionary standard of Deutsch-Altenburg 30 is significantly higher than that of Schernfeld, all arvicolid genera, which appear in both faunas (*Pliomys*, *Ungaromys*, *Clethrionomys*, *Mimomys tornensis*/*Microtus* and *Pusillomimus*) are much more primitive in Schernfeld.

It has to be concluded that the Schernfeld fauna belongs to the middle section of Villanyium s.str., that means it was built above the Plio/Pleistocene-boundary – with a guessed absolute age of about 1.6 to 1.5 MY. This assumption can be confirmed if one compares further relatively rich arvicolid-faunas of the Villanyium; for this comparison especially the Middle-European faunas are qualified as they are in Hungary (Villany 3 and 5, Osztamos 3), Czechoslovakia (Kolinany 1 + 2, 3, Včelare 3, 3B/1, Mokra). Poland (Kadzielnia) and the Netherlands (Tegelen).

Common arvicolid-groups of those faunas are: *Mimomys tornensis* + „*Microtus*“, *Pusillomimus*, *Borsodia* + *Lagurus* and partly *Mimomys ostramosensis*. A comparison with in literature cited occurrences of those characteristic arvicolids is shown in tab. 20.

The used names for the 'species' conclude from the morphotypes. As we know now, the species *Mimomys pitymyoides* and *M. tornensis* represent as some different morphotypes ("reidi", "pitymyoides" and "pusillus" respectively *tornensis*, "deucalion" and "pliocaenicus").

The cited faunas can be divided into three groups:

- 1) In faunas of the first group the species *Mimomys pitymyoides* is just showing the morphotypes "reidi" (m 2, r 2) and "pitymyoides" (s 3, t 3) but no – or just seldom – "pusillus"-morphotypes (t 4, t 5); within the species *Mimomys tornensis* there are no, or just a few rootless molars of the morphotype "deucalion" and "pliocaenicus"; with *Mimomys ostramosensis*.
Kolinany 1 and 2, Včelare 3, Villany 3, Kadzielnia, Schernfeld, Tegelen and Osztamos belong to this group, which represents the older part of Villanyium.
- 2) Faunas of the second group already contain some percent of the morphotypes "pusillus" and "deucalion" besides "pitymyoides" respectively "tornensis"; with *Mimomys ostramosensis*. Here we have to put the faunas of Villany 5, Kolinany 3, Včelare 3B/1 and may be even Mokra.

Tabelle 20. Übersicht der wichtigsten mitteleuropäischen Arvicoliden-Faunen des Villanyium.
Synopsis of the most important Middle European arvicolid faunas of Villanyium.

| | <i>Pusillomimus</i> | | <i>Mimomys/Microtus</i> | | A/L | <i>M. ostramosensis</i> | <i>Borsodia</i> | <i>Lagurus</i> | <i>Clethrionomys</i> | <i>Pliomys</i> | <i>Ungaromys</i> | <i>Lemmus</i> | |
|------------|---------------------|-------------|-------------------------|-------|-----|-------------------------|-----------------|----------------|----------------------|----------------|------------------|---------------|---|
| | r | + py pu | t | d + p | | | | | | | | | |
| BIHARIUM | Chlum | — | + | — | + | 45,1 | — | — | + | + | + | + | + |
| | D.-Altenburg 4 B | — | + | — | + | 45,1 | — | — | + | + | + | + | + |
| | D.-Altenburg 2 C | — | + | — | + | 43,7 | — | — | + | + | + | + | — |
| VILLANYIUM | D.-Altenburg 30 | — | + | — | + | 43,2 | — | — | + | + | + | + | + |
| | Včelare 4 A/7 | — | + | — | + | 42,3 | — | — | + | + | + | + | + |
| | ? Mokra | — | + | + | + | 39,8 | — | + | + | — | — | + | — |
| | Včelare 3 B/1 | — | + | + | + | 41,9 | + | + | + | + | + | — | + |
| | Kolinany 3 | + | + | + | + | 40,1 | + | + | — | + | + | — | — |
| | Villany 5 | + | + | + | + | 39,9 | + | + | — | + | — | ? | — |
| | Ostramos 3 | + | + | + | + | ? | + | — | — | + | — | ? | + |
| | Tegelen | + | — | + | — | | + | + | — | + | — | + | — |
| | Schernfeld | + | + | + | + | 39,2 | + | + | — | + | + | + | + |
| | Kadzielnia | ? | ? | + | + | | + | ? | ? | + | + | ? | + |
| | Včelare 3 | + | — | + | — | | + | + | + | + | + | + | + |
| | Kolinany 1, 2 | + | — | + | — | | + | — | — | + | + | + | + |
| BER. | Stranzendorf L | <i>jota</i> | — | + | — | | cf. | — | — | + | + | + | — |
| | Stranzendorf i | <i>jota</i> | — | + | — | | cf. | + | — | + | — | + | — |

Abkürzungen/abbreviations: A/L = A/L-Index des/of M₁, BER. = Beremendium, Morphotypen/morphotypes: d = deucalion, p = pliocaenicus, pu = pusillus, py = pitymyoides. r = reidi, t = tornensis.

Hierher sind die Faunen von Villany 5, Kolinany 3, Včelare 3 B/1 und vielleicht noch Mokra zu stellen.
3. Die Faunen der jüngsten Gruppe enthalten die Arten *Mimomys pusillus* (ohne Morphotyp pitymyoides) und *Microtus pliocaenicus* (ohne „tornensis“), *M. ostramosensis* fehlt.
Nach den A/L-Index-Werten nähern sie sich der Villanyium–Biharium-Grenze: Včelare 4 A/7 und Deutsch-Altenburg 30.

3) Faunas of the youngest group contain the species *Mimomys pusillus* (without morphotype pitymyoides) and *Microtus pliocaenicus* (without "tornensis"); *M. ostramosensis* is lacking. After the A/L-values they get near to the Villanyium/Biharium-boundary: Včelare 4 A/7 and Deutsch-Altenburg 30.

Diese Gliederung bzw. Reihung ist bloß als Provisorium gedacht und muß es auch bleiben, solange nicht die quantitativen Möglichkeiten der Sinumetrie (bei den Gattungen *Clethrionomys*, *Ungaromys* und *Pliomys*) und der Morphotypen-Analyse (bei *Microtus*, *Borsodia*–*Lagurus* und *Lemmus*) ausgeschöpft sind.
Wir sind überzeugt davon, daß bei voller Anwendung der morphodynamischen Methodik auch für das Villanyium eine enge Zonierung möglich ist.

This classification or sequence is just thought to be provisional and has to stay that until the quantitative possibilities of sinumetry (at the genera *Clethrionomys*, *Ungaromys* and *Pliomys*) and of morphotype-analysis (at *Microtus*, *Borsodia* – *Lagurus* and *Lemmus*) are "exhausted". We are convinced, that a finer zoning will be possible for the Villanyium if there is made complete use of the morphodynamic methods.

Phylogenetische Ergebnisse (Abb. 73)

Die fast unerschöpflich erscheinenden Mengen von Einzel-Molaren sowie die daran angepaßten Untersuchungsmethoden ermöglichten einige entscheidende Schritte in der Phylogenie der Arvicoliden. Die Ergebnisse sind in Abb. 73 zusammengefaßt:

Phylogenetic results (Abb. 73)

The nearly inexhaustible amount of isolated molars as well as the therefore adapted methods for investigations made possible to realize some decisive steps of arvicolid-phylogeny. The results are summarized in Abb. 73.

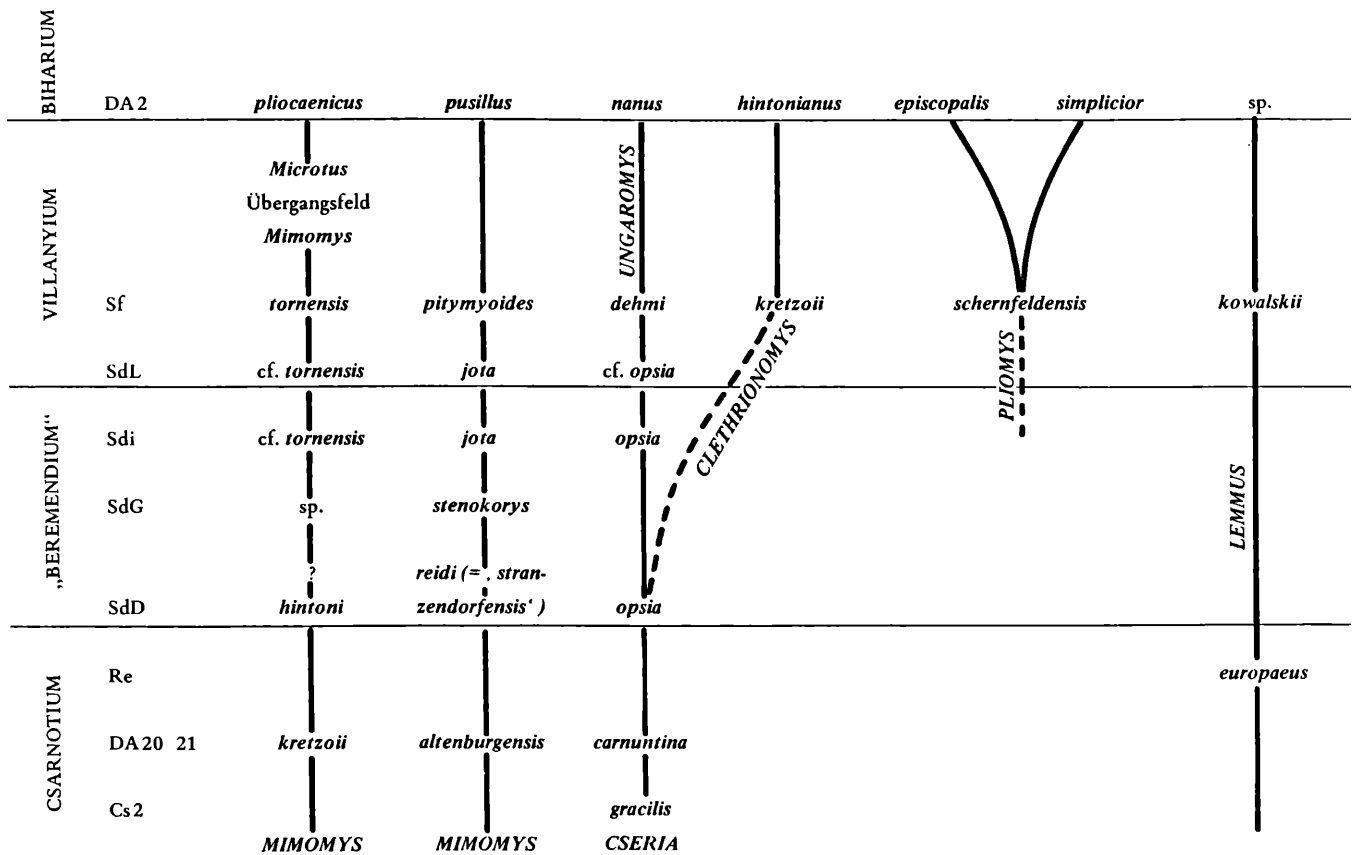


Abb. 73: Phylogenetische Ergebnisse / phylogenetic results

Abkürzungen, abbreviations: Cs Csarnota, DA Deutsch-Altensburg, Re Rebielice, Sd Stranzendorf, Sf Schernfeld

1. Die Herkunft der Gattung *Microtus* konnte geklärt werden. Die wurzellosen *Microtus*-Molaren werden nach allen Merkmals-Komplexen auf die (z.T.) bewurzelten Molaren von *Mimomys tornensis* zurückgeführt (vgl. RABEDER, 1981 und 1986).
 2. Der phylogenetische Zusammenhang von *Mimomys pitymyoides* und *M. pusillus* läßt sich am Schernfelder Material eindrucksvoll darlegen. Die (von RABEDER, 1981) vermutete Ahnenreihe *M. jota* – *M. pitymyoides* – *M. pusillus* konnte verifiziert werden.
 3. Aus der hohen Variabilität des *Ungaromys dehmi* n. sp. lassen sich enge Verbindungen zu „*Cseria opsia*“ nachweisen: auch *Ungaromys* wurzelt in der *Mimomys*-Gruppe; seine „Primitiv-Merkmale“ (Schmelz, Occlusalbilder) sind Vereinfachungen, die vielleicht mit dem Übergang zur subterranean Lebensweise verknüpft sind.
 4. Die phylogenetische Verbindung zwischen *Clethrionomys* und *Cseria* – von RABEDER (1981) vermutet – wurde durch die Merkmale der Schernfelder Form (*C. kretzoii*) viel wahrscheinlicher.
 5. In *Pliomys schernfeldensis* n. sp. konnte der bisher älteste und primitivste *Pliomys*-Vertreter beschrieben werden.
 6. Die Kauflächen-Morphologie der *Lemmus*-Molaren von Schernfeld ließ erkennen, daß auch diese Gattung einer starken Gebiß-Evolution unterworfen war. Daraus wird ein direkter phyletischer Zusammenhang zwi-
- 1) The origin of the genus *Microtus* could be cleared. The rootless molars of *Microtus* are traced back after all their complexes of characteristics to the (partly) rooted molars of *Mimomys tornensis* (see RABEDER, 1981 and 1986).
 - 2) The phylogenetic connection of *Mimomys pitymyoides* and *M. pusillus* can be exposed impressively with the Schernfeld material. The (RABEDER, 1981) presumed sequence *M. jota* – *M. pitymyoides* – *M. pusillus* could be verified.
 - 3) The high variabilities of *Ungaromys dehmi* n. sp. proved close relations to „*Cseria opsia*“: even *Ungaromys* is rooted in the *Mimomys*-group; its „primitive-signs“ (enamel, occlusal pictures) are simplifications which might be connected with the change to a subterranean way of life.
 - 4) The phylogenetic connection between *Clethrionomys* and *Cseria* – suspected by RABEDER (1981) – became much more probable because of the characteristics of the Schernfeld form (*C. kretzoii*).
 - 5) With *Pliomys schernfeldensis* n. sp. it was possible to describe the so far oldest and most primitive of *Pliomys*.
 - 6) The surface-morphology of the *Lemmus* molars of Schernfeld made clear, that even this genus was submitted to evolution concerning its set of teeth. Therefore a direct phyletic connection is supposed between the Middle Pliocene „*Synaptomys*“ (= *Lemmus*) euro-

- schen dem mittelplozänen „*Synaptomys*“ (= *Lemmus*) *europaeus*, dem villanyischen *L. kowalskii* n. sp. aus Schernfeld und den rezenten *Lemmus*-Arten (*L. lemmus*, *L. sibiricus* und *L. schisticolor*) vermutet.
7. Die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge der großwüchsigen *Mimomys*-Arten (*M. ostramosensis* – *M. pliocaenicus* einerseits und *Kislangia* andererseits, schließlich auch *Mimomys savini*) konnten hingegen nicht geklärt werden. In der durch das reiche Schernfelder Material ermöglichten Dokumentation (v.a. Kauflächen-Variabilität der M_1 und M^3 sowie Sinu-metrie) hoffen wir einen wichtigen Grundstein zur Lösung dieser Frage gesetzt zu haben.
- 7) The phylogenetic relations of the tall grown *Mimomys*-species (*M. ostramosensis* – *M. pliocaenicus* on the one hand and *Kislangia* on the other, and finally *Mimomys savini* too) could not be cleared. But we do hope, that the documentation which became possible through the rich Schernfeld material (especially surface variability of M_1 and M^3 as well as sinu-metry) could lay the foundation-stone of the solution of this question.

Literatur/Literature

- CARLS, N. 1986. Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Mittel- und Jungpleistozän Süddeutschlands. – 103 S., 59 Taf. Diss. Univ. Erlangen-Nürnberg.
- CHALINE, J. 1972. Les rongeurs du Pleistocene Moyen et Superieur de France. – Cah. Paléont.:1–410, Paris.
- CHALINE, J. 1974a. Un nouveau critère d'étude des *Mimomys*, et les rapports de *Mimomys occitanus* – *Mimomys stehlini* et de *Mimomys polonicus* (Arvicolidae, Rodentia). – Acta Zool. Cracov. XIX, 16:337–356, Krakow.
- DEHM, R. 1962. Altpleistocäne Säuger von Schernfeld bei Eichstätt in Bayern. – Mitt. Bayer. Staatssammlg. Paläont. hist. Geol. 2:17–61, München.
- ESTEBAN AENLLE, J. & LOPEZ MARTINEZ, N. 1987. Les arvicolidés (Rodentia, Mammalia) du Villanyen récent de Casablanca I (Castellon, Espagne). – Géobios. 20/5:591–623, Lyon.
- FEJFAR, O. 1961. Die plio-pleistozänen Wirbeltierfaunen von Hajnačka und Ivanovce (Slowakei) CSR, II. Microtidae und Cricetidae inc. sed. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 112:48–82, Stuttgart.
- FEJFAR, O. & HEINRICH, W.-R. 1981. Zur biostratigraphischen Untergliederung des kontinentalen Quartärs in Europa anhand von Arvicoliden (Rodentia, Mammalia). – Ecl. geol. Helv., 74/3:997–1006, Basel.
- FEJFAR, O. & HEINRICH, W.-D. 1983. Arvicoliden-Sukzession und Biostratigraphie des Oberpliozäns und Quartärs in Europa. – [In:] HEINRICH, W.D. (ed.) Wirbeltier-Evolution und Faunenwandel im Känozoikum. – Schriftenr. geol. Wiss. 19/20:61–109, Berlin.
- FEJFAR, O. & HEINRICH, W.D. 1987. Zur biostratigraphischen Gliederung des jüngeren Känozoikums in Europa an Hand von Muriden und Cricetiden (Rodentia, Mammalia). – Casopis Min. Geol., 32:1–16, Prag.
- FEJFAR, O. & HORACEK, I. 1983. Zur Entwicklung der Kleinsäugerfaunen im Villanyium und Alt-Biharium auf dem Gebiet der CSSR. – Schriftenr. geol. Wiss., 19/20:111–207, Berlin.
- FORSYTH MAJOR, C.I. 1902. Exhibition of, and remarks upon some jaws and teeth of Pliocene voles (*Mimomys* gen. nov.). – Proc. Zool. Soc. 1:102–107, London.
- FREUDENTHAL, M., MEIJERT, T., VAN DER MEULEN, A.J. 1976. Preliminary report on a field capaign in the continental Pleistocene of Tegelen (The Nederl.). – Scripta Geol. 34:1–27, Leiden.
- HEINRICH, W.D. 1978. Zur biometrischen Erfassung eines Evolutionstrends bei *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) aus dem Pleistozän Thüringens. – Säugetierkdl. Inform. 2:3–21, Berlin.
- HELLER, F. 1936. Eine oberpliocäne Wirbeltierfauna aus Rheinhessen. – N. Jb. Min. 76:99–160, Stuttgart.
- HELLER, F. 1963. Eine altquartäre Wirbeltierfauna des unteren Cromerium aus der nördlichen Frankenalb. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 118/1:1–20, Stuttgart.
- HELLER, F. 1967. Die Wühlmäuse (Arvicolidae GRAY 1821) der altpleistozänen Säugetierfauna von Schernfeld bei Eichstätt in Bayern. – Mitt. Bayer. Staatssammlg. Paläont. hist. Geol. 7:201–203, München.
- JANOSSY, D. & VAN DER MEULEN, A.J. 1975. On *Mimomys* (Rodentia) from Osztramos-3, North Hungary. – Koninkl. Nederl. Akad. Wet. Proc. B, 78/5:381–391, Amsterdam.
- KOENIGSWALD, W. v. 1973. Veränderungen in der Kleinsäugerfauna von Mitteleuropa zwischen Cromer und Eem (Pleistozän). – Eiszeitalter u. Gegenwart, 23/24:159–167, Öhringen.
- KOENIGSWALD, W. v. 1980. Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicoliden (Rodentia). – Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges., 539:1–94, Frankfurt/M.
- KOENIGSWALD, W. v. & MARTIN, L.D. 1984. Revision of the fossil and recent Lemminae (Rodentia, Mammalia). – Spec. Publ. Carnegie Mus. Natur. Hist., 9:122–137, Pittsburgh PA.
- KORMOS, T. 1934. Neue Insektenfresser, Feldermäuse und Nager aus dem Oberpliozän der Villanyer Gegend. – Földt. Közl., 64:296–321, Budapest.
- KORMOS, T. 1938. *Mimomys newtoni* F. MAJOR und *Lagurus panonicus* KORM., zwei gleichzeitige verwandte Wühlmäuse von verschiedener phylogenetischer Entwicklung. – Anz. Ungar. Akad. Wiss. math.-naturw. Kl. 57:353–379, Budapest.
- KOWALSKI, K. 1958a. An early Pleistocene fauna of small mammals from the Kadzielnia hill in Kielce (Poland). – Acta Palaeont. Pol., 3:1–47, Warschau.
- KOWALSKI, K. 1960a. An early Pleistocene fauna of small mammals from Kamyk (Poland). – Folia Quatern., 1960:1–24, Krakow.

- KOWALSKI, K. 1960b. Pliocene Insectivores and Rodents from Rebielice Krolewskie (Poland). — Acta Zool. Cracov. 5/5:155–191, Krakow.
- KOWALSKI, K. 1977. Fossil Lemmings from the Pliocene and Early Pleistocene of Poland. — Acta Zool. Cracov., 22/7:297–317, Krakow.
- KRETZOI, M. 1956. Die altpleistozänen Wirbeltierfaunen des Villanyer Gebirges. — Geol. Hungar., s. palaeont., 27/1:1–264, Budapest.
- MAIS, K. & RABEDER, G. 1984. Das große Höhlensystem im Pfaffenberg bei Bad Deutsch-Altenburg (Niederösterreich) und seine fossilen Faunen. — Die Höhle 35, 3/4 (Festschrift H. Trimmel):213–230, Wien.
- MALEZ, M. & RABEDER, G. 1984. Neues Fundmaterial von Kleinsäugetern aus der altpleistozänen Spaltenfüllung von Podumci 1 in Norddalmatien (Kroatien, Jugoslawien). — Beitr. Paläont. Österr. 11: 439–510, Wien.
- MAYHEW, D.F. & STUART, A.J. 1986. Stratigraphic and taxonomic revision of the fossil vole remains (Rodentia, Microtinae) from the Lower Pleistocene deposits of Eastern England. — Phil. Trans. R. Soc. London, B 312:431–485, London.
- RABEDER, G. 1981. Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich. — Beitr. Paläont. Österr. 8: 1–373, Wien.
- RABEDER, G. 1983a. *Mimomys malezi* n. sp. ein neuer Arvicolide (Rodentia) aus dem Altpleistozän von Dalmatien. — Beitr. Paläont. Österr. 10:1–13, Wien.
- RABEDER, G. 1983b. Neues vom Höhlenbären. Zur Morphogenetik der Backenzähne. — Die Höhle, 34/2:67–85, Wien.
- RABEDER, G. 1986a. Herkunft und frühe Evolution der Gattung *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). — Z. Säugetierkde., 51/6:350–367, Hamburg.
- RABEDER, G. 1986b. Paläontologische Evolutionsforschung. — Wiss. Nachr., 71:7–10, Wien.
- RABEDER, G. & SATTLER, F. 1984. Eine neue und rationale Methode zur Untersuchung von Schmelzstrukturen bei Wühlmauszähnen. — Der Präparator, 30/2:275–281, Bochum.
- SHACKLETON, J.J. & al. 1984. Oxygen isotope calibration of the onset of ice-rafting and history of glaciation in the North Atlantic region. — Nature, 307: 620–623.
- SUCKOV, V.P. 1976. Fossil lemmings in the Pleistocene strata of Bashkiria. — [In:] GROMOV (ed.), Rodents evolution and history of their recent fauna. — Proc. Zool. Inst. Acad. Sci. USSR, 66:117–121, Leningrad.
- VAN DER MEULEN, A.J. 1973. Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Peglia (Orvieto, Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). — Quaternaria, 17:1–144, Roma.

Verzeichnis der Textabbildungen / Index of text-figures

| Abb./fig. | deutsch | englisch | Seite/page |
|-----------|---|--|------------|
| 1 | Lageskizze des Fundortes | location map of deposit | 125 |
| 2 | Terminologie der Kauflächen | terminology of surfaces | 128 |
| 3 | Die wichtigsten Schmelztypen | most important enamel types | 129 |
| 4 | Terminologie der Linea sinuosa | terminology of the sinuous line | 132 |
| 5 | Schema zur Funktion der Linea sinuosa | functional scheme of sinuous line | 133 |
| 6 | Funktionsmorphologische Deutung der sinumetrischen Indices | functional morphological interpretation of sinumetric indices | 134 |
| 7 | Sinogramm-Schema | scheme of sinugram | 135 |
| 8 – 14 | <i>Pliomys schernfeldensis</i> | | |
| 8 | Abkautungsstadien des M ₁ von <i>Pliomys</i> | chewing stages of M ₁ of <i>Pliomys</i> | 138 |
| 9 | Kauflächenbilder der übrigen Molaren von <i>Pliomys</i> | occlusal pictures of surfaces of the other molars of <i>Pliomys</i> | 140 |
| 10 | morphodynamisches Schema der M ² -Kaufläche von <i>Pliomys</i> | morphodynamic scheme of the M ² -surface of <i>Pliomys</i> | 141 |
| 11 | morphodynamisches Schema der M ³ -Kaufläche von <i>Pliomys</i> | morphodynamic scheme of the M ³ -surface of <i>Pliomys</i> | 144 |
| 12 | Linea sinuosa von <i>Pliomys</i> | sinuous line of <i>Pliomys</i> | 144 |
| 13 | Sinogramm von <i>Pliomys</i> | sinugram of <i>Pliomys</i> | 145 |
| 14 | Schmelzmuster | „schmelzmuster“ | 146 |
| 15–22 | <i>Clethrionomys kretzoi</i> | | |
| 15 | Abkautungsstadien des M ₁ | chewing stages of M ₁ | 150 |
| 16 | Morphotypen der M ₁ -Kaufläche | morphotypes of M ₁ -surface | 151 |
| 17 | Kauflächenbilder | occlusal pictures of surfaces | 152 |
| 18 | Typische Kauflächenbilder und Sonderformen des M ³ | typical occlusal pictures of surfaces and special shapes of M ³ | 153 |
| 19 | Schmelzmuster | „schmelzmuster“ | 153 |

| Abb./fig. | deutsch | englisch | Seite/page |
|-----------|--|---|------------|
| 20 | Linea sinuosa | sinuous line | 154 |
| 21 | Variabilität der Linea sinuosa des M ¹ | variability of the sinuous line of M ¹ | 154 |
| 22 | Sinogramm | sinogram | 155 |
| 23–28 | <i>Mimomys ostramosensis</i> | | |
| 23 | Abkautstadien des M ₁ | chewing stages of M ₁ | 158 |
| 24 | Kauflächenbilder der M inf. | occlusal pictures of M inf. | 159 |
| 25 | Kauflächenbilder der M sup. | occlusal pictures of M sup. | 160 |
| 26 | Linea sinuosa | sinuous line | 163 |
| 27 | Sinogramm | sinogram | 164 |
| 28 | Vergleich mit <i>Kislangia rex</i> | comparison with <i>Kislangia rex</i> | 168 |
| 29–37 | <i>Mimomys tornensis</i> | | |
| 29 | Abkautstadien des M ₁ | chewing stages of M ₁ | 171 |
| 30 | Morphodynamisches Schema der M ₁ -Kaufläche | morphodynamic scheme of M ₁ occlusal surface | 172 |
| 31 | Morphotypenfrequenzen des M ₁ | frequencies of morphotypes of M ₁ | 173 |
| 32 | Kauflächenbilder der Molaren (excl. M ₁) | occlusal pictures of surfaces of molars (excl. M ₁) | 174 |
| 33 | Morphodynamisches Schema der M ³ -Kaufläche | morphodynamic scheme of M ³ -surface | 175 |
| 34 | Morphotypen-Frequenzen des M ³ | frequencies of morphotypes of M ³ | 175 |
| 35 | Linea sinuosa | sinuous line | 176 |
| 36 | Schmelzmuster | ”schmelzmuster“ | 178 |
| 37 | Vergleich mit <i>Microtus pliocaenicus</i> (M ₁) | comparison with <i>Microtus pliocaenicus</i> (M ₁) | 179 |
| 38–51 | <i>Mimomys pitymyoides</i> | | |
| 38 | Morphodynamisches Schema des M ₁ -Anteroconidkomplexes | morphodynamic scheme of M ₁ -anteroconid-complex | 183 |
| 39 | Morphodynamisches Schema der Triangel 1–3 des M ₁ | morphodynamic scheme of triangle T1–3 of M ₁ | 184 |
| 40 | Morphodynamisches Schema der juvenilen M ₁ -Kaufläche | morphodynamic scheme of juvenil M ₁ -occlusal surface | 185 |
| 41 | Morphodynamisches Schema der adulten M ₁ -Kaufläche | morphodynamic scheme of adult M ₁ -occlusal surface | 186 |
| 42 | Morphotypen-Spektrum der adulten M ₁ -Kaufläche | morphotypical spectrum of adult M ₁ -occlusal surface | 187 |
| 43 | Morphodynamisches Schema der senilen M ₁ -Kaufläche | morphodynamic scheme of senile M ₁ -occlusal surface | 187 |
| 44 | Morphotypen-Spektrum der senilen M ₁ -Kaufläche | morphotypical spectrum of senile M ₁ -occlusal surface | 189 |
| 45 | Variabilität der M ² -Kaufläche | variability of M ² -occlusal surface | 189 |
| 46 | Variabilität der M ³ -Kaufläche | variability of M ³ -occlusal surface | 190 |
| 47 | Schmelzmuster | ”schmelzmuster“ | 191 |
| 48 | Variabilität der Linea sinuosa des M ₁ | variability of sinuous line of M ₁ | 192 |
| 49 | Linea sinuosa | sinuous line | 193 |
| 50 | Sinogramm | sinogram | 194 |
| 51 | Beziehungen zwischen Kaufläche und HH-Index des M ₁ | relations between occlusal surface and HH-index of M ₁ | 195 |
| 52–62 | <i>Ungaromys dehmi</i> n. sp. | | |
| 52 | Abkautstadien des M ₁ | chewing stages of M ₁ | 200 |
| 53 | Variabilität der M ₁ -Kaufläche | variability of M ₁ -occlusal surface | 201 |
| 54 | Morphodynamisches Schema der M ₁ -Kaufläche in der <i>Cseria</i> - <i>Ungaromys</i> -Gruppe | morphodynamic scheme of M ₁ -occlusal surface of <i>Cseria</i> - <i>Ungaromys</i> -group | 204 |
| 55 | Variabilität der M ³ -Kaufläche | variability of M ³ -occlusal surface | 205 |
| 56 | Zahnreihen, Kauflächenbilder | dental series, occlusal pictures of surface | 206 |
| 57 | Schmelzmuster | ”schmelzmuster“ | 206 |
| 58 | Linea sinuosa | sinuous line | 207 |
| 59 | Variabilität der Linea sinuosa des M ₁ | variability of sinuous line of M ₁ | 207 |
| 60 | Variabilität der Linea sinuosa des M ₁ ¹ | variability of sinuous line of M ₁ ¹ | 208 |
| 61 | Variabilität der Linea sinuosa des M ₂ ² | variability of sinuous line of M ₂ ² | 208 |
| 62 | Sinogramm | sinogram | 209 |
| 63 | <i>Borsodia newtoni</i> ; M ₁ -Kauflächenbild und Linea sinuosa | <i>Borsodia newtoni</i> ; M ₁ -occlusal picture and sinuous line | 214 |

| Abb./fig. | deutsch | englisch | Seite/page |
|-----------|--|--|------------|
| 64–71 | <i>Lemmus kowalskii</i> n. sp. | | |
| 64 | Kauflächenbilder | occlusal pictures | 216 |
| 65 | Vergleich mit <i>Lemmus lemmus</i> : M ₁ und M ₂ | comparison with <i>Lemmus lemmus</i> : M ₁ and M ₂ | 217 |
| 66 | Vergleich mit <i>Lemmus lemmus</i> : M ₃ | comparison with <i>Lemmus lemmus</i> : M ₃ | 218 |
| 67 | Vergleich mit <i>Lemmus lemmus</i> : M ¹ und M ² | comparison with <i>Lemmus lemmus</i> : M ¹ and M ² | 218 |
| 68 | Vergleich mit <i>Lemmus lemmus</i> und <i>L. schisticolor</i> : M ³ | comparison with <i>Lemmus lemmus</i> and <i>L. schisticolor</i> : M ³ | 219 |
| 69 | Morphodynamisches Schema der M ³ -Kaufläche bei <i>Lemmus</i> | morphodynamic scheme of M ³ -occlusal surface of <i>Lemmus</i> | 220 |
| 70 | Diagramm zur Morphologie der M ³ -Kaufläche | diagram of morphology of M ³ -occlusal surface | 221 |
| 71 | Schmelzmuster | "schmelzmuster" | 222 |
| 72 | Artenspektrum | spectrum of species | 226 |
| 73 | Phylogenetische Ergebnisse | phylogenetic results | 232 |

Verzeichnis der Tabellen

| Tabelle | | Seite/page |
|---------|--|------------|
| 1–5 | <i>Pliomys schernfeldensis</i> n. sp. | |
| 1 | Prozentualer Vergleich der M ₁ -Morphotypen verschieden alter <i>Pliomys</i> -Assoziationen | 139 |
| 2 | M ² -Morphotypen-Frequenzen bei <i>Pliomys</i> -Arten | 141 |
| 3 | M ³ -Morphotypen-Frequenzen | 142 |
| 4 | Molaren-Maße | 143 |
| 5 | Variation und Mittelwerte der Molaren-Maße | 147 |
| 6–8 | <i>Clethrionomys kretzoi</i> | |
| 6 | Morphotypen-Frequenzen der M ₁ -Kaufläche | 149 |
| 7 | Morphotypen-Frequenzen der M ³ -Kaufläche | 151 |
| 8 | Molaren-Maße | 156 |
| 9–11 | <i>Mimomys ostramosensis</i> | |
| 9 | Vergleich der Mittelwerte der M ₁ - und M ¹ -Längen | 165 |
| 10 | Molaren-Maße | 166 |
| 11 | Variation und Mittelwerte der Molaren-Maße | 166 |
| 12 | <i>Mimomys tornensis</i> , Molaren-Maße | 177 |
| 13–14 | <i>Mimomys pitymyoides</i> | |
| 13 | Variation und Mittelwerte der Molaren-Maße | 186 |
| 14 | M ₁ -Maße | 186 |
| 15–16 | <i>Ungaromys dehmi</i> n. sp. | |
| 15 | Molaren-Maße | 210 |
| 16 | Variation und Mittelwerte der Molaren-Maße | 211 |
| 17 | <i>Borsodia newtoni</i> , Maße des M ₁ | 214 |
| 18–19 | <i>Lemmus kowalskii</i> n. sp. | |
| 18 | Variation und Mittelwerte der Molaren-Maße | 223 |
| 19 | Morphotypen-Frequenzen der M ³ -Kaufläche | 225 |
| 20 | Übersicht der wichtigsten europäischen Arvicoliden-Faunen des Villanyiums und der Grenz-Faunen | 231 |

Index of tables

| | | |
|-----|---|-----|
| 1–5 | <i>Pliomys schernfeldensis</i> n. sp. | |
| 1 | per cent-comparison of M ₁ morphotypes of variously old <i>Pliomys</i> -associations | 139 |
| 2 | M ² -morphotypes-frequencies of <i>Pliomys</i> -species | 141 |
| 3 | M ³ -morphotypes-frequencies | 142 |

| table | page | |
|-------|---|-------|
| 4 | measures of molars | . 143 |
| 5 | variation and middle-values of molar-measures | . 147 |
| 6–8 | <i>Clethrionomys kretzoi</i> | |
| 6 | morphotypes-frequencies of M ₃ -surface | . 149 |
| 7 | morphotypes-frequencies of M ³ -surface | . 151 |
| 8 | measures of molars | . 156 |
| 9–11 | <i>Mimomys ostramosensis</i> | |
| 9 | comparison of middle-values of M ₁ - and M ¹ -lengths | 165 |
| 10 | measures of molars | 166 |
| 11 | variation and middle-values of molar-measures | 166 |
| 12 | <i>Mimomys tornensis</i> , molar-measures | 177 |
| 13–14 | <i>Mimomys pitymyoides</i> | |
| 13 | variation and middle-values of molar-measures | 186 |
| 14 | measures of M ₁ | 186 |
| 15–16 | <i>Ungaromys dehmi</i> n. sp. | |
| 15 | measures of molars | . 210 |
| 16 | variation and middle-values of molar-measures | . 211 |
| 17 | <i>Borsodia newtoni</i> , measures of M ₁ | . 214 |
| 18–19 | <i>Lemmus kowalskii</i> n. sp. | |
| 18 | variation and middle-values of molar-measures | . 223 |
| 19 | morphotypes-frequencies of M ³ -surface | . 225 |
| 20 | survey of the most important European arvicolid-faunas of the Villanyium and of the boundary-faunas | 231 |