

Die stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen den Eomyiden (Mammalia, Rodentia) Nordamerikas und Europas

Von VOLKER FAHLBUSCH, München¹⁾

Mit 7 Abbildungen und Tafel 6—10

Zusammenfassung

Der morphologische Vergleich von Gebißresten und einigen Schädeln nordamerikanischer und europäischer Eomyiden-Gattungen zeigt, daß diese Nager-Familie eine stammesgeschichtliche Einheit bildet. Die Eomyiden entwickeln sich im Mittel-Eozän Nordamerikas aus Sciuraviden. Sie haben auf beiden Kontinenten eine weitgehend eigenständige Geschichte mit Entwicklungshöhepunkten im Unter-Oligozän (Nordamerika), Ober-Oligozän/Unter-Miozän (Europa) und Mittel-Miozän (Europa). Verwandtschaftliche Beziehungen bestehen nur für *Adjidaumo-Eomys*, *Pseudotheridomys* und vermutlich *Leptodontomys*; zusätzlich 7 Genera sind auf Amerika, 6 weitere auf Europa beschränkt. Zu interkontinentalen Wanderungen kam es im Unter-Oligozän (Nordamerika — Europa: *Adjidaumo* — *Eomys*; erste europäische Eomyiden ab Beginn des Mittel-Oligozäns), Unter-Miozän (Europa — Nordamerika: *Pseudotheridomys*) und wahrscheinlich im Mittel-Miozän (Europa — Nordamerika?: *Leptodontomys*). Die Wanderungen erfolgten über die Bering-Landbrücke.

Summary

The morphological comparison of dentitions, teeth, and a few skulls of North American and European eomyid genera demonstrates the phylogenetic unity of the family. Eomyids developed from North American sciuravids during the Middle Eocene. Each continent has more or less its own eomyid history. Maxima of evolution are seen in the Lower Oligocene (North America), Upper Oligocene/Lower Miocene (Europe), and Middle Miocene (Europe). Phylogenetic relationships only exist for *Adjidaumo-Eomys*, *Pseudotheridomys*, and probably *Leptodontomys*; additional 7 genera only occur in North America, 6 in Europe. Intercontinental migrations — along the Bering Land Bridge in any case — took place in the Lower Oligocene (North America — Europe: *Adjidaumo* — *Eomys*; eomyids in Europe since Middle Oligocene), Lower Miocene (Europe — North America: *Pseudotheridomys*), and apparently during Middle Miocene (Europe — North America?: *Leptodontomys*).

¹⁾ Univ.-Dozent Dr. V. FAHLBUSCH, Universitäts-Institut für Paläontologie und historische Geologie, 8 München 2, Richard-Wagner-Str. 10.

Inhalt

1.	Einleitung	142
2.	Bemerkungen zu den nordamerikanischen Eomyiden	143
2.1	Die obereozänen Formen	143
2.2	Die oligozänen Formen	146
2.2.1	<i>Yoderimys</i> WOOD, 1955	146
2.2.2	<i>Meliakrouniomys</i> HARRIS & WOOD, 1969	146
2.2.3	<i>Centimanomys</i> GALBREATH, 1955	147
2.2.4	<i>Namatomys</i> BLACK, 1965	147
2.2.5	Die <i>Ajidaumo-Paradjidaumo</i> -Gruppe (incl. <i>Aulolithomys</i>)	148
2.3	Die miozänen Formen	150
2.3.1	<i>Pseudotheridomys</i> SCHLOSSER, 1926	150
2.3.2	„ <i>Adjidaumo</i> “ <i>quartzi</i> SHOTWELL, 1967, <i>Leptodontomys</i> SHOTWELL, 1956 und <i>Pseudadjidaumo</i> LINDSAY, 1972	151
2.3.3	<i>Kansasimys</i> WOOD, 1936	152
3.	Die Entwicklung der europäischen Eomyiden	152
3.1	Die ältesten europäischen Eomyiden	152
3.2	Die Entfaltung im Ober-Oligozän und Aquitan	155
3.3	Die Eomyiden des Jungtertiärs und Pleistozäns	156
4.	Vergleiche nordamerikanischer und europäischer Eomyiden-Genera	158
4.1	Die <i>Adjidaumo-Eomys</i> -Gruppe (incl. <i>Protadjidaumo</i>)	158
4.2	Die <i>Leptodontomys</i> -Gruppe	161
4.3	Die <i>Pseudotheridomys</i> -Gruppe	163
5.	Zusammenfassender Überblick (deutsch und englisch)	165
5.1	Die stammesgeschichtliche Entwicklung der Eomyiden	165
5.2	The evolution of the eomyids	167
6.	Literatur	170
	Tafelerklärungen	172

1. Einleitung

Bei der Bearbeitung neuer Eomyiden-Materialien aus tertiären Spaltenfüllungen Süddeutschlands (FAHLBUSCH 1970) ergab sich zwangsläufig die Frage nach der stammesgeschichtlichen Herkunft dieser lange bekannten Nagetiere, deren Vorkommen auch für Nordamerika bereits im vergangenen Jahrhundert beschrieben wurde. Von mehreren Autoren, erstmals durch SCHLOSSER (1884), wurde auf mögliche verwandtschaftliche Beziehungen zwischen einigen Vertretern beider Kontinente hingewiesen. Eine eingehende, auf direkten Vergleichen beruhende Untersuchung erfolgte dagegen bisher nur für wenige Formen (WILSON 1960, HUGUENEY & MEIN 1968). Auch bei meinen zuvor erwähnten Studien ergab sich, daß eine annähernd gesicherte Aussage nicht möglich ist, ohne die Belege aus Nordamerika einerseits und die zu jener Zeit bekannt gewordenen, aber zunächst nicht oder nicht ausreichend beschriebenen ältesten Dokumente (Mittel-Oligozän) aus Europa andererseits gesehen und unmittelbar vergleichen zu haben.

Die vorliegende Arbeit ist das Ergebnis solcher Vergleiche. Bedingt durch die Erhaltung des Materials erstreckten sich die Untersuchungen mit wenigen Ausnahmen auf Gebißreste. Ferner beschränkte ich mich überwiegend auf den Vergleich von Gattungen. Da Konvergenzen in der morphologischen Entwicklung der Zähne nicht auszuschließen sind, müssen die Ergebnisse nach Auffinden vollständigeren

Materials überprüft werden. Andererseits schien es gerechtfertigt, die aus odontologischen Vergleichen möglichen Informationen zu sammeln und zur Diskussion zu stellen.

Die Gelegenheit zu einem unmittelbaren Vergleich europäischer und nordamerikanischer Eomyiden bot sich bei einem 6wöchigen Aufenthalt am Carnegie Museum in Pittsburgh/Pa., USA, im Herbst 1969, der mir von der Deutschen Forschungsgemeinschaft, Bad Godesberg, und dem Carnegie Museum ermöglicht wurde, wofür ich auch an dieser Stelle herzlich danken möchte.

Im Carnegie Museum werden mehrere, für die Fragestellung wichtige Typen und Originale aufbewahrt. Weitere Materialien aus den Sammlungen in Lawrence/Kansas und Eugene/Oregon wurden für die Zeit meines Aufenthaltes nach Pittsburgh entliehen, um zusätzliche Reisen zu vermeiden. Für die damit verbundenen Bemühungen sage ich den ausleihenden Institutionen und besonders meinen Kollegen Dr. C. C. BLACK (jetzt Lubbock/Texas) und Dr. M. R. DAWSON aufrichtigen Dank, ebenso für die anregenden Diskussionen und die bereitwillige Gewährung eines Einblicks in noch unveröffentlichtes Material aus dem Ober-Eozän von Wyoming.

Für die Erlaubnis zur Bearbeitung aufschlußreichen, z. T. neuen Materials aus dem Mittel-Oligozän Europas bin ich den Herren Drs. M. FREUDENTHAL (Leiden) und H. de BRUIJN (Utrecht) zu großem Dank verpflichtet. Hilfe durch Bereitstellung von Vergleichsmaterial und wiederholte Diskussionen verdanke ich ferner Dr. G. DAXNER-HÖCK (Salzburg), Dr. M. HUGUENEY (Lyon), Dr. B. ENGESSER (Basel), Dr. O. FEJFAR (Prag), Dr. M. C. McKENNA (New York), Dr. C. E. RAY (Washington) und Prof. Dr. A. E. WOOD (Amherst, jetzt Cape May Court House).

Zur Terminologie der Kronenelemente an Eomyiden-Zähnen und zur Methodik der Bearbeitung kann auf meine frühere Untersuchung (FAHLBUSCH 1970, S. 9) verwiesen werden.

Bei dem Nachweis der Aufbewahrung angeführter Objekte werden folgende Abkürzungen verwendet:

AMNH	American Museum of Natural History, New York
AMFC	Frick Collection, American Museum of Natural History, New York
AW	Collection A. E. Wood, Cape May Court House/New Jersey
BSM	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München
CM	Carnegie Museum, Pittsburgh/Pa.
GJU	Geologisch Instituut der Rijksuniversiteit, Utrecht
RGM	Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie, Leiden
UKMNH	University of Kansas Natural History Museum, Lawrence/Kansas
UOMNH	University of Oregon Natural History Museum, Eugene/Oregon

2. Bemerkungen zu den nordamerikanischen Eomyiden

2.1 Die obereozänen Formen

Die bisher älteste in der Literatur beschriebene Art nordamerikanischer Eomyiden ist der von BURKE (1934, S. 394, Abb. 2) bekannt gemachte *Protadjidauimo typus* aus der Duchesne River Formation (Lapoint Member, NE-Utah). Für die immer

144

f) Übergangsformen zwischen unterschiedlichen Taxis sind durch Verbindungen von Kennzeichen

noch spärlichen Faunen aus diesem Horizont wird derzeit erneut diskutiert, ob sie dem Ober-Eozän oder dem Unter-Oligozän zuzuordnen sind. Sicher ist jedoch, daß sie älter als die gut bekannten Unter-Oligozän-Faunen (z. B. von Pipestone Springs) sind.

Zu *Protadjidaumo* gibt es bisher nur den Holotypus der Typus-Art (CM 11 931: P₄-M₂ eines linken Unterkiefers, von dem nur der obere Teil mit den Zähnen erhalten ist.

Die Beschreibung und Abbildung bei BURKE (1934, S. 394, Abb. 2) ist in einigen Punkten zu ergänzen: Die nur ganz schwach abgekauften Zähne sind brachyodont. Unter dem vorderen Kronenteil von M₁₋₂ befinden sich höchstwahrscheinlich je 2 Wurzeln, unter dem hinteren nur eine. Das Mesolophid des P₄ ist etwas länger als am M₁₋₂; es ist stets kräftiger als das Ectolophid („Längsgrat“). Am P₄ ist der vordere Teil des Ectolophids nur schwach erkennbar und zieht am Hinterabhang des Protoconids als flache Kante hinauf; beim M₁ ist das Ectolophid dünner als am M₂, und die Verbindung vom Mesolophid zum Protoconid ist schwächer als die zum Hypoconid. Auffallend gebaut ist die Rückseite des P₄: Von dem nur ganz wenig nach rückwärts ausgebuchteten Hypolophid, das Hypoconid und Entoconid miteinander verbindet, zieht ein ganz kurzer Grat longitudinal nach rückwärts; labial- und lingualwärts dieses Grates befinden sich deutliche Einmündungen (die lingual gelegene stärker als die labiale); ein Posterolophid wie am M₁₋₂ fehlt hier. Die Maße der Zähne sind:

P ₄ -M ₂ = 3,23 mm	P ₄ -M ₃ (geschätzt): ca. 4,0—4,2 mm
P ₄ : L = 1,00 mm	B _v = 0,76 mm B _h = 0,93 mm
M ₁ : L = 1,22 mm	B _v = 1,03 mm B _h = 1,13 mm
M ₂ : L = 1,16 mm	B _v = 1,10 mm B _h = 1,13 mm

Dieses Stück zeigt Ähnlichkeiten mit Vertretern der europäischen Gattung *Eomys*, worauf im Kap. 4.1 eingegangen werden soll.

Für den von RUSSELL (1954, S. 100) aus der obereozänen (?) oder unteroligozänen Kishenehn Formation (British-Columbia) beschriebenen *Protadjidaumo burkei* muß nach der Beschreibung und Abbildung offenbleiben, ob er tatsächlich zu dieser Gattung gehört, oder ob er zu *Adjidaumo* gestellt werden muß (vgl. Abschnitt 2.2.5, S. 149).

Einen geologisch noch älteren Beleg sicher als Eomyiden zu bezeichnender Nager bildet der von BLACK & DAWSON (1966a, S. 305; 1966b, S. 335) und BLACK (1969, S. 44) erwähnte „eomyid sp.“. Hierbei handelt es sich um eine große Zahl überwiegend isolierter Zähne von mehreren Lokalitäten am Badwater Creek, Wyoming, welche in das Uintan eingestuft werden und nach BLACK (1969, S. 45) ein absolutes Alter von etwa 41×10^6 Jahren haben. — Dieses Material wird derzeit von Dr. M. R. DAWSON, Pittsburgh, bearbeitet, die mir freundlicherweise einen Einblick gestattete. Sie erlaubte mir auch für die vorliegende Arbeit bereits den Hinweis, daß es sich hierbei mit ziemlicher Sicherheit um die Stammformen einiger oligozäner Eomyiden-Genera handelt, worin ich mit ihr vollständig übereinstimme. Andererseits zeigen die Zähne in ihrer Kronenmorphologie enge Beziehungen zu dem aus dem Mittel-Eozän Nordamerikas beschriebenen Genus *Pauromys* aus der Familie Sciuravidae (DAWSON 1968, S. 352). Danach scheint es einigermaßen gesichert zu sein, daß sich die Eomyidae von Sciuravidae herleiten und als ihr Entstehungsgebiet das westliche Nordamerika anzusehen ist.

2.2 Die oligozänen Formen

Im Unter-Oligozän (Chadronian) des westlichen Nordamerika stehen wir einer unerwartet großen Formenfülle von Eomyiden gegenüber, welche uns vor Probleme stellt, von denen viele zum gegenwärtigen Zeitpunkt ungeklärt bleiben müssen. Bereits im Unter-Oligozän sind bis jetzt 6 oder 7 Gattungen nachgewiesen, von denen aber etliche nur durch einen oder einige Kiefer belegt sind; Oberkieferbezeichnungen sind für mehrere Gattungen noch völlig unbekannt. Dieser Umstand sowie die Tatsache, daß es sich um morphologisch sehr unterschiedliche Formen handelt, macht ein auch nur vorläufiges Verständnis der phylogenetischen Beziehungen zwischen einigen dieser Eomyiden im Augenblick noch unmöglich — abgesehen von dem in den meisten Fällen sicheren Befund, daß es sich um Angehörige der Familie Eomyidae handelt.

2.2.1 *Yoderimys* WOOD, 1955

Typus-Art: *Yoderimys bumpi* WOOD, 1955.

Abbildung: WOOD 1955, Abb. 1 (für *Y. bumpi*) und BLACK 1965, Abb. 5 und 6 (für *Y. burkei*).

Aus dem tiefsten Teil des Chadronian wurde ein Eomyide beschrieben, der sich von allen anderen Vertretern der Familie durch den Besitz eines kleinen P^3 unterscheidet. Wesentlich diese Eigentümlichkeit war es, die WOOD veranlaßte, für diese Gattung die Unterfamilie Yoderimyinae zu errichten, welche den Eomyinae (mit allen anderen Genera) gegenübergestellt wurde.

Auch durch den gedrungenen, kräftigen Kiefer und im Zahnbau — einzeln betrachtet erinnern die Backenzähne fast an Eumyinen — ist diese Gattung mit hohen, spitzen Höckern und relativ weiten Synklinalen an den Backenzähnen von allen anderen Formen unterschieden.

Eine zweite, etwas größere Art dieser Gattung wurde 1965 durch BLACK aus dem Chadronian von Pipestone Springs bekannt gemacht (bisher nur 1 Unterkiefer).

Sowohl auf Grund der altertümlichen Zahnformel wie der Größe (vgl. Abb. 2, S. 153) und der Kronenmorphologie der Backenzähne steht diese Gattung abseits von allen anderen Eomyiden. Auch aus dem europäischen Tertiär ist bisher kein vergleichbares Tier bekannt geworden.

2.2.2 *Meliakrouniomys* HARRIS & WOOD, 1969

Typus-Art: *Meliakrouniomys wilsoni* HARRIS & WOOD, 1969.

Abbildung: HARRIS & WOOD 1969, Abb. 1 (für *M. wilsoni*); EMBRY 1972, Abb. 1—2 (für *M. skinneri*).

Bei der Erstbeschreibung dieser Gattung aus dem Chadronian durch HARRIS & WOOD blieb die Zuordnung zu den Eomyiden bereits unsicher, schien den Autoren aber eher vertretbar als eine Zugehörigkeit zu den Heteromyiden, welche gleichfalls eingehend diskutiert wurde mit der abschließenden Feststellung: „The most probable phylogenetic position for *Meliakrouniomys* seems to be an eomyid on the way becoming a heteromyid“ (HARRIS & WOOD 1969, S. 5).

Neues Material von *Meliakrouniomys* wurde kürzlich von EMBRY (1972) als *M. skinneri* beschrieben. Hieraus ergab sich, daß die Beziehungen zu den Heteromyiden enger sind als zu den Eomyiden. EMBRY, dessen Meinung ich mich nach dem Studium der Literatur anschließen muß, ordnet *Meliakrouniomys* den Heteromyiden zu.

Bezüglich der Vereinfachungen im Bau der Zahnkronen von *Meliakrouniomys* wurden von HARRIS & WOOD (1969, S. 6) Vergleiche mit *Ritteneria* (STEHLIN & SCHAUB 1951, Abb. 190 und 506) aus dem Aquitan Europas angestellt. Die Entstehung dieser wesentlich jüngeren und sehr viel kleineren Form aus der *Eomys-Rhodanomys*-Gruppe darf als ziemlich gesichert gelten, und die Ähnlichkeiten im Kronenbild müssen wohl als Konvergenz gedeutet werden. Irgendein engerer stammesgeschichtlicher Zusammenhang zwischen *Meliakrouniomys* einerseits und *Ritteneria* oder sonstigen europäischen Eomyiden andererseits besteht auf keinen Fall.

2.2.3 *Centimanomys* GALBREATH, 1955

Typus-Art: *Centimanomys major* GALBREATH, 1955.

Abbildung: GALBREATH 1955, Abb. 1.

Der im Chadronian des östlichen Colorado gefundene *Centimanomys* — bisher wurde nur ein einziger Unterkiefer mit P_4-M_3 beschrieben — ist der größte Eomyide, der jemals bekannt wurde (vgl. Abb. 2)²⁾. Der Kiefer ist der eines typischen Eomyiden. Im Bau der Zahnkronen sind in auffälliger Weise altertümliche Merkmale mit fortschrittlichen kombiniert: Die Kronen sind sehr niedrig und besitzen lange, leicht rückwärts tendierende Transversalgrate, welche die nur undeutlich ausgebildeten Haupthöcker miteinander verbinden. Derartige Zahnstrukturen — nur auf den ersten Blick an *Pseudotheridomys* erinnernd — sind mir von keinem anderen Eomyiden bekannt und dokumentieren die Sonderstellung auch dieser unteroligozänen Gattung. Irgendwelche Beziehungen zu *Protadjidaumo* sind nicht erkennbar.

2.2.4 *Namatomys* BLACK, 1965

Typus-Art: *Namatomys lloydi* BLACK, 1965.

Abbildung: BLACK 1965, Abb. 5 c—d und 6 d.

Wie BLACK (1965, S. 40) bereits bei der Erstbeschreibung der Gattung *Namatomys* hervorgehoben hat, ist auch dieser Eomyide eine Form, welche in ihrer Beziehung zu allen anderen eine Sonderstellung einnimmt. Leider ist die Oberkieferbezahnung dieses Tieres bisher unbekannt. Die Einzelzähne der Unterkiefer erinnern in ihrer geringen Kronenhöhe, den weiten, flachen Synklinalen, dem langen Ectolophid und der doppelten Protoconid-Metaconid-Verbindung eher an diejenigen einiger europäischer Cricetiden (*Pseudocricetodon*) oder Zapodiden (*Plesiosminthus*), ohne daß dadurch etwas über phylogenetische Verbindungen zu diesen Gruppen ausgesagt sein soll. Andererseits gibt es aber weder zu den derzeit bekannten Genera oligozäner Eomyiden noch zu dem obereozänen *Protadjidaumo* irgendwelche engeren verwandtschaftlichen Beziehungen. An einer Zuordnung zu den Eomyiden braucht jedoch auf Grund der Zahnformel und der Kiefergestalt nicht gezweifelt zu werden.

Von LINDSAY (1968, S. 5) wurden etliche Einzelzähne aus dem Uintan von Californien (Hartman Ranch Local Fauna) als neue Art der Gattung *Namatomys* zugeordnet. Auf Grund der ausführlichen Beschreibung und der Abbildungen der Zähne, welche ich selbst jedoch nicht sah, erscheint mir deren Zuordnung zu *Namatomys* kaum möglich zu sein (keine doppelte Protoconid-Metaconid-Verbindung, Ectolophid oft unvollständig, Mesolophid häufig isoliert); das von LINDSAY als besonders

²⁾ Bei GALBREATH (1955, S. 76) wurde als Vergrößerungsfaktor für seine Abbildung der Zahnkronen irrtümlich 16 angegeben; er beträgt tatsächlich nur etwa 7,5.

wichtig erachtete „Anteroconid“ am P_4 tritt auch bei anderen Eomyiden auf, ebenso z. B. bei *Pauromys*, und darf meines Erachtens nicht überbewertet werden. Ich halte „*Namatomys*“ *fantasma* für einen außerordentlich primitiven Eomyiden oder eine mögliche Übergangsform zwischen gewissen Sciuraviden und Eomyiden. Die Deutung, welche LINDSAY für die phylogenetische Position dieser Form gibt (1968, S. 12), erscheint mir unserem derzeitigen Wissensstand entsprechend erheblich verfrüht und in höchstem Grade hypothetisch.

2.2.5 Die *Adjidaumo-Paradjidaumo*-Gruppe (incl. *Aulolithomys*)

Abbildungen: Tafel 6—8

Diese Gruppe nordamerikanischer Eomyiden — der obereozäne *Protadjidaumo* steht ihr sehr nahe und ist hier anzuschließen — umfaßt jene Formen, welche seit etwa 100 Jahren bekannt sind und zu den bestbekannten und häufigsten Eomyiden der Neuen Welt gehören (WOOD 1937). Sie haben ihre Hauptverbreitung im Chadronian und Orellan³⁾. Diese Gruppe — insbesondere *Adjidaumo* — ist es auch, für welche wiederholt die Ähnlichkeit mit europäischen Eomyiden angeführt wurde (vgl. FAHLBUSCH 1970, S. 17).

Relativ wenig bekannt ist die erst 1965 durch BLACK beschriebene Gattung *Aulolithomys* aus dem Chadronian von Pipestone Springs. Den bisher bekannten vier Unterkiefern kann hier noch ein weiteres Stück hinzugefügt werden, das von „Little Pipestone“ stammt und mir aus der Frick Collection des American Museum of Natural History in New York zur Veröffentlichung überlassen wurde (AMFC Mont. 31—343). Es ist ein rechtes Unterkieferfragment mit M_{1-3} , das bis in Details hinein mit den von BLACK beschriebenen und abgebildeten Stücken übereinstimmt. Der Incisiv besitzt wie bei den anderen Exemplaren an der vorderen Externseite eine deutliche Leiste. Die Maße liegen z. T. etwas niedriger als bei den anderen Belegstücken:

$M_{1-3} = 5,2 \text{ mm}$ $P_4-M_3 = \text{ca. } 6,6-6,7 \text{ mm}$		
M_1 : L = 1,8 mm	$B_v = 1,75 \text{ mm}$	$B_{11} = 1,82 \text{ mm}$
M_2 : L = 1,7 mm	$B_v = 1,78 \text{ mm}$	$B_{11} = 1,8 \text{ mm}$
M_3 : L = 1,65 mm	$B_v = 1,7 \text{ mm}$	$B_{11} = 1,45 \text{ mm}$

An der spezifischen Identität dieses Stückes mit *Aulolithomys bounites* besteht nicht der geringste Zweifel.

Soweit das bisher vorliegende Material von *Aulolithomys* eine Aussage zuläßt (Oberkiefergebisse fehlen noch), sind bei dieser Gattung engere Beziehungen zu *Paradjidaumo* gegeben als zu jedem anderen Genus. Die Unterschiede, welche allerdings eine generische Trennung vollauf rechtfertigen, liegen in der größeren Kronenhöhe und den geringeren Maßen für *Paradjidaumo*. Ferner ist der P_4 von *Aulolithomys* relativ kurz gegenüber demjenigen von *Paradjidaumo*. In allen übrigen Merkmalen des Zahn- und Kieferbaus aber sind sich beide Gattungen so ähnlich, daß an einen engen phylogenetischen Zusammenhang in Form eines gemeinsamen Vorfahren (allerdings wohl nicht *Protadjidaumo*) im Ober-Eozän gedacht werden darf.

Paradjidaumo ist der häufigste aller nordamerikanischen Eomyiden im Unter- und Mittel-Oligozän. Neuerdings wurden von BLACK (1969, S. 45) einige Einzelzäh-

³⁾ Auf den von SIOTWIL (1967) beschriebenen *Adjidaumo quartzii* aus dem Barstovian von Oregon soll im Abschnitt 2.3.2 (S. 151) eingegangen werden.

ne als „eomyid 2sp.“ erwähnt, welche aus einer in das späte Oligozän eingestuften Fauna am Badwater Creek („loc. 19“) stammen⁴⁾. — Im Grundbauplan zwar mit *Adjidaumo* übereinstimmend — im Orellan stärker als im Chadronian — ist *Paradjidaumo* durch seine erhöhten Zahnkronen leicht von jenem zu unterscheiden. Die Außenhöcker der unteren Backenzähne sind säulenförmig erhöht und durch kräftige, auch bei wenig abgekauten Exemplaren sehr hohe Transversalgrate mit den Innenhöckern verbunden. Auch das Ectolophid ist kräftig und hoch. Das Anterolophid der Molaren geht aus dem Protoconid hervor und hat labialwärts keine frei endende Fortsetzung. Das Mesolophid ist durchschnittlich etwas länger als bei *Adjidaumo*. Der untere Prämolare ist bei *Paradjidaumo* verhältnismäßig lang. In der Gestalt der Oberkieferzähne sind sich *Paradjidaumo* und *Adjidaumo* (nur für *Adjidaumo minutus* besser belegt) ähnlicher, nach der unterschiedlichen Höhe der Krone und dem durchschnittlich längeren Mesoloph aber meistens sicher zu trennen. Ein Anteroloph am P⁴ kann fehlen oder vorhanden sein, womit dieses Merkmal zur Unterscheidung unbrauchbar ist.

Auch mit europäischen Eomyiden kann *Paradjidaumo* kaum verwechselt werden, bei welchen es eine derartig starke Tendenz zur Erhöhung der Kronen nicht gibt (auch bei *Rhodanomys* nicht).

Der aus dem Unter- und Mittel-Oligozän Nordamerikas gleichermaßen gut dokumentierten Gattung *Paradjidaumo* stehen im gleichen Zeitraum mehrere Arten der Gattung *Adjidaumo* gegenüber, deren phylogenetische Zusammenhänge im Rahmen dieser Untersuchung nicht endgültig geklärt werden konnten. Aus dem Chadronian von Pipestone Springs wurde der sehr kleine *Adjidaumo minimus* beschrieben, der weniger erhöhte Haupthöcker als der wesentlich ältere *Protadjidaumo* besitzt. Der Ansicht von BLACK (1965, S. 39), daß *Adjidaumo minimus* nicht ein direkter Nachkomme von *Protadjidaumo* sein könne, ist sicher zuzustimmen.

Die mit gewissem Vorbehalt in das Ober-Eozän eingestuften Eomyiden aus der Kishenehn Formation von British-Columbia (RUSSELL 1954) sollen hier nur der Vollständigkeit halber erwähnt werden. Die als *Protadjidaumo burkei* beschriebenen beiden Stücke sollten meiner Ansicht nach besser zu *Adjidaumo* gestellt werden.

Im Mittel-Oligozän ist *Adjidaumo* durch mehrere Entwicklungsreihen belegt, welche sich in erster Linie durch ihre Größe unterscheiden (vgl. Abb. 2): *Adjidaumo douglassi* und *Adjidaumo minutus* (Typus-Art). Ob diese beiden, in Kieferbau und Kronenmorphologie sehr ähnlichen Arten von *Adjidaumo minimus* abstammen, kann derzeit noch nicht sicher entschieden werden, wäre aber denkbar. Daß andererseits die Geschichte dieser Gattung noch komplexer ist als bisher angenommen wurde, wird durch einen relativ großen Unterkiefer mit P₄-M₃ von McCarty's Mountain belegt (CM 9997; vgl. Abb. 2). Nach freundlicher mündlicher Mitteilung von Herrn Dr. BLACK ist dieses Stück möglicherweise älter als die Fauna von Pipestone Springs. Nach der Gestalt der Zähne und des Kiefers muß es zu *Adjidaumo* gestellt werden und ist *Adjidaumo minutus* sehr ähnlich, aber deutlich größer als jener und alle anderen mir bekannten Stücke dieser Gattung. Es scheint eine Seitenlinie in der phylogenetischen Entwicklung der Gattung *Adjidaumo* zu repräsentieren.

⁴⁾ Herrn Dr. BLACK danke ich für die freundliche Erlaubnis, an dieser Stelle erstmals berichten zu dürfen, daß es sich bei diesen Zähnen um Vertreter oder sehr nahe Verwandte des Genus *Paradjidaumo* handelt.

Neben diesen ungelösten Detailfragen zur Gattung *Adjidaumo* ist in unserem Zusammenhang besonders die Ähnlichkeit mit der europäischen Gattung *Eomys* von Interesse. Die Vertreter der Gattungen *Adjidaumo* und *Protadjidaumo* dürften es auch in erster Linie gewesen sein, welche jene Autoren vor Augen hatten, welche die Ähnlichkeit der nordamerikanischen und europäischen Eomyiden erwähnten. Und tatsächlich kann nur diese Gruppe — *Adjidaumo* und *Protadjidaumo* einerseits, *Eomys* andererseits — unter dem Gesichtspunkt der interkontinentalen Beziehungen bei alttertiären Eomyiden betrachtet werden. Darauf soll im Abschnitt 4.1 (S. 158) gesondert eingegangen werden.

2.3 Die miozänen Formen

Mit dem Ende des Mittel-Oligozäns bricht die Dokumentation für die Eomyiden in Nordamerika ziemlich plötzlich nahezu vollständig ab. Als letzte Vertreter der *Paradjidaumo*-Gruppe wurden die von BLACK erwähnten Belegstücke aus dem oberen Ober-Oligozän vom Badwater Creek bereits genannt (S. 148). Nach der allein stehenden Beschreibung des pliozänen *Kansasimys* (WOOD 1936), dessen Zugehörigkeit zu den Eomyiden von SCHAUB (in STEHLIN & SCHAUB 1951) erstmals erörtert wurde, blieben jungtertiäre Vertreter dieser Familie bis 1960 (WILSON 1960, S. 72) unbekannt. Seither wurden von mehreren Lokalitäten meist kleinere Kollektionen beschrieben, welche anschließend zusammengestellt und kurz behandelt werden sollen.

2.3.1 *Pseudotheridomys* SCHLOSSER, 1926

Typus-Art: *Pseudotheridomys parvulus* (SCHLOSSER, 1884).

Abbildungen: Tafel 10.

Der Nachweis der europäischen Gattung *Pseudotheridomys* im nordamerikanischen Unter-Miozän war sehr überraschend. Von WILSON (1960, S. 72) wurden die wenigen ihm vorliegenden Kieferfragmente und Einzelzähne ausführlich beschrieben und mit europäischen Arten unmittelbar verglichen. Irgendwelche Zusammenhänge mit den Eomyiden Nordamerikas ließen sich nicht feststellen, so daß an einer Einwanderung der Gattung *Pseudotheridomys* aus der Alten Welt kein Zweifel bestand und auch heute nicht besteht (vgl. Abschnitt 4.3, S. 163).

Ein weiterer, geologisch jüngerer Vertreter der Gattung *Pseudotheridomys* wurde von SHOTWELL im Barstovian von Oregon gefunden und als *Pseudotheridomys pagei* beschrieben (SHOTWELL 1967, S. 7).

Pseudotheridomys hesperus und *Ps. pagei* unterscheiden sich nur geringfügig. Eine erneute Überprüfung der Maße (vgl. Abb. 5) ergab, daß *Ps. pagei* etwas größer als *Ps. hesperus* ist. SHOTWELL (1967, S. 8) wies auf die unterschiedliche Abriegelung der Innensynklinalen der unteren Zähne und den bei *Ps. pagei* stets langen Mesoloph der oberen Backenzähne hin. Auch im Umriss der Zähne mögen gewisse Unterschiede bestehen (relativ längere Krone der Mandibularzähne bei *Ps. hesperus*).

Die Kenntnis der Variationsbreite europäischer *Pseudotheridomys*-Populationen läßt die Unterschiede zwischen den beiden amerikanischen Arten recht gering erscheinen, zumal sie durch eine zeitliche Lücke von ca. 5 Millionen Jahren getrennt sind. Die spezifische Verschiedenheit soll dadurch nicht in Zweifel gezogen werden, aber an der direkten Abstammung des *Pseudotheridomys pagei* von *Pseudotherido-*

mys hesperus, welche bisher nicht gesondert erörtert wurde, dürfte kaum ein Zweifel bestehen.

Auf die Beziehungen zu den europäischen *Pseudotheridomys*-Arten werden wir im Abschnitt 4.3 (S. 163) zurückkommen.

2.3.2 „*Adjidaumo*“ *quartzi*, *Leptodontomys* und *Pseudadjidaumo*

Abbildungen: Tafel 9.

Bereits bei der Erstbeschreibung der Gattung *Leptodontomys* aus dem Pliozän von Oregon, für die zunächst nur ein einziger Unterkiefer mit P_4 vorlag, betonte SHOTWELL (1956, S. 731) die starke Ähnlichkeit mit dem oligozänen *Adjidaumo*. Die Zugehörigkeit dieses winzigen Nagers (vgl. Abb. 2 und 4) zu den Eomyidae war offensichtlich.

1967 wurden von SHOTWELL mehrere Einzelzähne aus der Black Butte Fauna (Clarendonian) und vom Bartlett Mountain (Hemphillian) in Oregon als *Leptodontomys* sp. bekannt gemacht. Gleichzeitig wurde aus dem Quartz Basin (Barstovian) *Adjidaumo quartzi* beschrieben, dessen Ähnlichkeit mit *Leptodontomys* hervorgehoben wurde. Auch wurde *A. quartzi* als wahrscheinlicher Vorfahre von *Leptodontomys* erkannt.

Nach erneutem Studium des gesamten Materials von Oregon besteht für mich kein Zweifel daran, daß „*Adjidaumo*“ *quartzi*, zu dem die Maxillarbezahnung leider noch unbekannt ist, generisch mit *Leptodontomys* übereinstimmt. Beiden sind die geringe Größe und der cricetoide Bauplan der Zahnkronen gemeinsam, ferner die Form der Bewurzelung (P_4 mit zwei, M_{1-3} mit drei Wurzeln) und die Gestalt der Mandibeln. Außerdem zeigen viele Zähne das meist kurze, fast isoliert stehende, nur über eine schmale Brücke mit dem Hypolophid verbundene Posterolophid. Hierdurch unterscheiden sie sich auch von dem sonst ähnlichen *Adjidaumo*. Die von SHOTWELL angeführten Unterschiede zwischen „*Adjidaumo*“ *quartzi* und *Leptodontomys* im Bau des unteren Prämolaren („anterior cingulum“ und „stronger protoconid-metaconid connection“ bei *Leptodontomys*) dürfen bei der sonst von Eomyiden bekannten Variabilität des P_4 (vgl. FAHLBUSCH 1970) nicht als Gattungsunterschiede gewertet werden.

Die von SHOTWELL (1967) als *Leptodontomys* sp. zusammengefaßten Einzelzähne zeigen eine erhebliche Variationsbreite in ihren Maßen⁵⁾ (vgl. Abb. 4). Möglicherweise liegen hier mehrere unterschiedliche Arten vor, zu deren sicherer Unterscheidung es aber eines größeren Materials bedarf.

Von STORER (1970, S. 1125) wurde unter dem Namen *Adjidaumo russelli* ein Unterkiefer von sehr geringer Größe aus dem Ober-Miozän von Saskatchewan beschrieben und abgebildet. Auch hierbei handelt es sich mit Sicherheit um *Leptodontomys*.

Durch LINDSAY (1972, S. 34) wurde für die von SHOTWELL beschriebenen Stücke von *Adjidaumo quartzi* und neue Funde aus dem Barstovian von Kalifornien die Gattung *Pseudadjidaumo* errichtet. Als Unterschied zu *Leptodontomys* wird lediglich die schwächere Ausbildung des Vordercingulums angegeben. Bei der Variabilität, welche für dieses Merkmal innerhalb von Eomyiden-Populationen zu beobachten ist, halte ich die generische Trennung von *Leptodontomys* und *Pseudadjidaumo*

⁵⁾ Bei dem M^{1+2} mit der Katalognummer UO 24452 (SHOTWELL 1967, S. 7) handelt es sich um einen Zapodiden.

für unhaltbar. Gerade in dem lingualwärts gerichteten Teil des Anteroloph am M^{1-2} besteht für *Leptodontomys* (incl. *Pseudadjidaumo*) ein gemeinsames Kriterium, durch das sich die sonst dem oligozänen *Adjidaumo* sehr ähnlichen obermiozänen Formen unterscheiden lassen.

Auf die stammesgeschichtlichen Beziehungen der aus Nordamerika und Europa bekannten Vertreter der *Leptodontomys*-Gruppe soll im Abschnitt 4.2 (S. 161) eingegangen werden, für die europäischen Vertreter vgl. Abschnitt 3.3 (S. 157).

2.3.3 *Kansasimys* WOOD, 1936

Typus-Art: *Kansasimys dubius* WOOD, 1936

Abbildung: WOOD 1936, Abb. 1

Dem Artnamen entsprechend bildet das Genus *Kansasimys* bis heute eine „du-biose“ Form, zu der neuere Belege noch fehlen. Dieser relativ große Nager (vgl. Abb. 2) aus dem Pliozän von Kansas wurde ursprünglich mit verschiedenen Gattungen insbesondere des Eozäns und Oligozäns (*Sciuravidae* und *Ischyromyidae*) verglichen, ohne daß eine Zuordnung zu einer dieser Familien auch nur einigermaßen sicher gewesen wäre. Durch SCHAUB (in STEHLIN & SCHAUB 1951, S. 296) wurde erstmals erörtert „... ob *Kansasimys* nicht in irgendwelchem Zusammenhang mit den Eomyiden steht und als modernisierter Vertreter dieser Gruppe betrachtet werden kann, ...“. Die neueren, relativ jungen Eomyiden aus der *Leptodontomys*-Gruppe zeigen, daß der cricetoide Bauplan der oligozänen Vertreter teilweise bis in das späte Tertiär hinein beibehalten wurde, wie er ja auch bei *Kansasimys* vorliegt. Auch in der Ausbildung des Posterolophids bestehen gewisse Ähnlichkeiten zwischen *Kansasimys* und *Leptodontomys*, welche aber zufälliger Natur sein können.

Einer Zuordnung der bis heute sehr isoliert stehenden Gattung *Kansasimys* zu den Eomyiden möchte ich durchaus zustimmen, für weitergehende Aussagen aber ist die spät-tertiäre Geschichte der Eomyiden mangels ausreichenden Materials noch zu wenig bekannt.

3. Die Entwicklung der europäischen Eomyiden

Ein wesentlicher Teil der europäischen Eomyiden war Gegenstand einer früheren umfassenden Untersuchung des Verfassers (FAHLBUSCH 1970). Gleichzeitig wurden die oberoligozänen und untermiozänen Formen einiger französischer Fundorte (insbesondere Coderet) durch HUGUENEY (1969) neu bearbeitet. Daher kann es genügen, an dieser Stelle lediglich die wichtigsten Phasen der Stammesgeschichte der Eomyiden in Europa aufzuzeigen. Eingehender sollen nur die mitteloligozänen und obermiozänen (und jüngeren) Arten behandelt werden, welche in den genannten Publikationen nur kurz erwähnt bzw. durch neue Funde inzwischen besser bekannt wurden.

3.1 Die ältesten europäischen Eomyiden

Bis in neueste Lehrbücher hinein hat sich die Ansicht erhalten, daß die Gattung *Eomys* in Europa erstmals im Ober-Eozän auftritt (THIENUS 1969, S. 303; A. H. MÜLLER 1970, S. 686, hier wird für *Eomys* sogar „Unt.-Mittl. Oligozän von Nordamerika“ angegeben). Diese Angaben beruhen auf der verhängnisvollen Vereini-

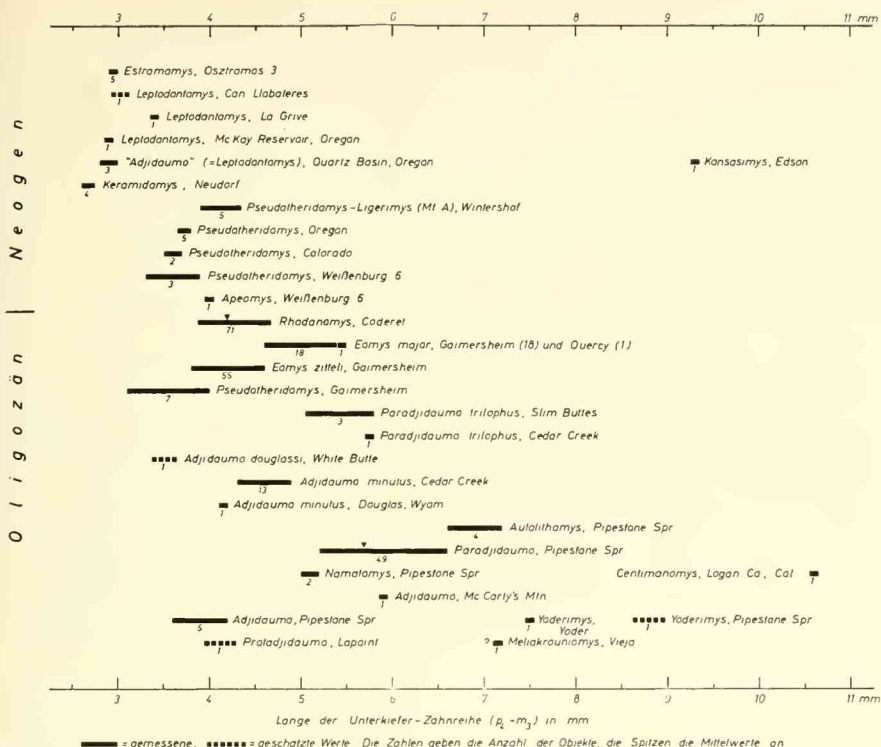


Abb. 2: Größenvergleiche von Unterkiefer-Zahnreihen (Länge P_4-M_3) europäischer und nordamerikanischer Eomyiden.

gung altersverschiedener Faunen unter der Bezeichnung „Phosphorite des Quercy“, aus welchen die Gattung *Eomys* erstmals beschrieben wurde (SCHLOSSER 1884, S. 84). Nach Vergleichen dieses Materials mit demjenigen aus oberoligozänen Spaltenfüllungen Süddeutschlands konnte inzwischen gezeigt werden (FAHLBUSCH 1970, S. 99), daß *Eomys zitteli* aus den Phosphoriten des Quercy vermutlich nur in einer oder wenigen oberoligozänen oder höchstens jung-mitteloligozänen Spalten jenes Gebietes vorkam. Nach unserer derzeitigen Kenntnis gibt es in Europa keine Eomyiden, welche älter sind als Mittel-Oligozän.

Eine in ihrer stratigraphischen Einstufung gesicherte und für lange Zeit die älteste Form europäischer Eomyiden ist *Eomys antiquus* aus dem Kalk von Ronzon (LAVOCAT 1951, S. 40, Taf. 5, Fig. 4), welcher früher dem Unter-Oligozän zugeordnet wurde, nach neueren Untersuchungen aber übereinstimmend an die Basis des Mittel-Oligozäns gestellt wird (THALER 1966, S. 188 und 228; FRANZEN 1968, S. 163 und 166). Nach den von LAVOCAT angegebenen Maßen des sehr geringen Materials ist *Eomys antiquus* deutlich kleiner als *Eomys zitteli*; in der Kronenmorphologie scheinen keine wesentlichen Unterschiede zu bestehen.

An mehreren mitteloligozänen Fundstellen Europas konnten in neuerer Zeit

kleine Kollektionen isolierter Eomyidenzähne gefunden werden. Da es sich überwiegend um bisher unpubliziertes Material handelt, das aber für die Frage nach der Herkunft der europäischen Eomyiden von großer Bedeutung ist, soll hierauf etwas ausführlicher eingegangen werden.

Die Säugetierfauna von Hoogbutsel (MISONNE 1957) besitzt ein etwas altertümlicheres Gepräge als diejenige von Ronzon und ist nach neuerer Ansicht in das untere Mittel-Oligozän einzustufen (THALER 1966, S. 228). An dieser Fundstelle wurden durch Dr. M. FREUDENTHAL in jüngster Zeit erneute Aufsammlungen durchgeführt, aus welchen er mir die im Rijksmuseum voor Geologie en Mineralogie in Leiden aufbewahrten 14 isolierten Backenzähne von Eomyiden zur Untersuchung überließ (RGM 149 065—149 078 vgl. Abb. 3 und Taf. 6 u. 8). Es sind die bis jetzt ältesten Belege dieser Familie aus Europa.

Bemerkungen zur Morphologie: Mesoloph kurz bis höchstens halblang, an einem $M^{1/2}$ doppelt ausgebildet (Taf. 8, Fig. 2). Anteroloph an $M^{1/2}$ mit scharfem Knick aus dem Protoloph hervorgehend, P^1 ohne Anteroloph. Längsgrat an einem $M^{1/2}$ (Taf. 8, Fig. 3) vor dem Mesoloph unterbrochen. P_4 ohne Anterolophid; ein Zahn zeigt eine kleine Knospe schräg vor dem Protoconid. Mesolophid der unteren Zähne halblang, nur an einem korrodierten P_4 und einem M_3 lang.

Montalban: Herr Dr. H. de BRUIJN stellte mir von der durch ihn entdeckten Fundstelle alle Eomyiden zur Bearbeitung zur Verfügung, welche von Mitarbeitern des Geologisch Instituut der Rijksuniversiteit te Utrecht dort gefunden und in Utrecht aufbewahrt werden (GJU—MO 701—749 vgl. Abb. 3 und Taf. 6 u. 8): unter großen Mengen von Kleinsäugetern waren es 49 isolierte *Eomys*-Zähne. Inzwischen wurden weitere Stücke von dieser Lokalität durch THALER (1969, S. 204) und VIANEY-LIAUD (1969, S. 236) als *Eomys* cf. bzw. aff. *zitteli* erwähnt. Durch beide Autoren wird die Fauna von Montalban in die Zone von La Sauvetat (THALER 1966, S. 188 und 229) eingestuft.

Bemerkungen zur Morphologie: Mesoloph und Mesolophid kurz bis halblang, an den unteren Zähnen kräftiger als an den oberen; an den beiden D^1 fehlend. Anteroloph nur an einem der neun P^1 ausgebildet (Taf. 8, Fig. 13), bei $M^{1/2}$ in mehreren Fällen unter Ausbildung eines scharfen Knicks aus dem Protoloph hervorgehend (Taf. 8, Fig. 17—20); an zwei Zähnen ist eine lingualwärts gerichtete Fortsetzung des Anterolophs schwach angedeutet (Taf. 8, Fig. 17). Das Hypolophid der $M_{1/2}$ ist schräg rückwärts gerichtet und mündet — mehr oder minder weit vom Hypoconid entfernt — in das kräftige Posterolophid ein. Der einzige M_3 besitzt ein rudimentäres Entoconid.

Mège und Pech-Crabit: Für diese beiden neuen mitteloligozänen Spaltenfüllungen im Gebiet des Quercy erwähnt VIANEY-LIAUD (1969, S. 236, Abb. 16) je einen isolierten $M^{1/2}$ unter der Bezeichnung *Eomys* aff. *zitteli*. Die Faunen dieser beiden Fundorte werden ebenfalls in die Zone von La Sauvetat eingestuft.

Bernloch 1 (B): Von hier liegen zwei isolierte $M_{1/2}$ vor (BSM 1955 III 519 und 1566 vgl. Abb. 3 und Taf. 6). Für die bisher in das Mittel-Oligozän eingestufte Fauna (DEHM 1961, S. 31, mit weiteren Literaturangaben) konnte SCHMIDT-KITTLER (1971, S. 123) mit Hilfe der Pseudosciuriden zeigen, daß durch sie zwei zeitlich verschiedene Niveaus belegt sind: Bernloch 1 (A) = oberes Unter-Oligozän, Bernloch 1 (B) = oberes Mittel-Oligozän. Auf die Zugehörigkeit der Eomyiden zu Bernloch 1 (B) darf mit ziemlicher Sicherheit geschlossen werden, da bisher von keiner anderen Fundstelle, deren unteroligozänes oder höheres Alter gesichert ist, Eomyiden bekannt wurden.

Bemerkungen zur Morphologie: 1955 III 519 (Taf. 6, Fig. 19): Kräftig entwickeltes Anterolophid mit dem Metalophid schwach verbunden. Mesolophid $\frac{3}{4}$ -lang. Hypolophid leicht rückwärts gerichtet. Posterolophid kräftig. 1955 III 1566 (Taf. 6, Fig. 18): Mesolophid kaum entwickelt. Posterolophid unter Bildung eines rechten Winkels aus dem Hypolophid hervorgehend.

Alle von den erwähnten Lokalitäten vorliegenden Zähne zeigen enge morphologische Beziehungen zu *Eomys zitteli* des Ober-Oligozäns. Zieht man von diesem eine größere Population (Gaimersheim; FAHLBUSCH 1970) zum Vergleich heran, so kann festgestellt werden, daß alle morphologischen Details der mitteloligozänen Zähne auch dort beobachtet werden können. Erst wenn größere Materialmengen aus dem Mittel-Oligozän vorliegen, werden mit Hilfe statistischer Methoden möglicherweise morphologische Unterschiede faßbar werden können. Ein solcher deutet sich bereits in der Länge des Mesoloph und Mesolophid an: während die Zähne aus dem Mittel-Oligozän nur einen kurzen bis halblangen Mesoloph bzw. Mesolophid besitzen, ist bei den oberoligozänen Vertretern ein höherer Prozentsatz von Zähnen enthalten, an denen dieser Grat länger ist oder sogar den Zahnrand erreicht.

Stellt man nun die Maße der mitteloligozänen Zähne denjenigen des oberoligozänen *Eomys zitteli* gegenüber (Abb. 3), so zeigen sich deutliche Unterschiede: Die Maße der mitteloligozänen Zähne liegen unterhalb des Variationsbereichs von *Eomys zitteli* oder höchstens an dessen unterer Grenze (gilt auch für *Eomys antiquus* von Ronzon) und fallen damit in den Bereich des kleinen *Pseudotheridomys pusillus* von Gaimersheim, von dem sie jedoch morphologisch durch den cricetoiden Bauplan ihrer Kronen unterschieden sind.

Damit sind die Eomyiden des Mittel-Oligozäns von *Eomys zitteli* artlich zu trennen. Ob sie dagegen alle einer einzigen Art angehören und mit *Eomys antiquus* identisch sind, kann auf Grund des bisher vorliegenden Materials nicht entschieden werden. Die Zähne von Hoogbutsel, Montalban, Mège, Pech-Crabit und Bernloch sollen daher vorerst als *Eomys* cf. *antiquus* bezeichnet werden. Sie dürfen nach jetziger Kenntnis als die direkten Vorfahren von *Eomys zitteli* angesehen werden.

3.2 Die Entfaltung im Ober-Oligozän und tieferen Miozän

In den oberoligozänen Spaltenfüllungen von Burgmagerbein und Gaimersheim stellen die Eomyiden erstmals einen beachtlichen Bestandteil der Nagetierfaunen dar und lassen gleichzeitig eine Differenzierung in mehrere Entwicklungslinien erkennen. Bis in das mittlere Miozän hinein gehören sie dann zu normalen Komponenten vieler europäischer Kleinsäugerfaunen.

Zunächst handelt es sich überwiegend oder ausschließlich um die Gattung *Eomys*⁶⁾, welche große Ähnlichkeit mit den nordamerikanischen Genera der *Adidauma*-Gruppe besitzt, worauf im Abschnitt 4.1 (S. 158) gesondert eingegangen werden soll. Die Backenzähne der Gattung *Eomys*, die ihren Höhepunkt im Ober-Oligozän hat, bleiben stets niederkronig und cricetoid gebaut. Aus ihr entwickeln sich im höheren Ober-Oligozän die Arten der nahe verwandten Gattung *Rhodanomys*, in welcher die Transversalgrate erhöht werden und die Kronen einfacher gebaut

⁶⁾ Bezüglich der Verwendung des Namens *Omegodus* vgl. FAHLBUSCH 1970, S. 14.

sind (Omega-Muster), was im Aquitan zur Gattung *Ritteneria* führt. Zu einer Erhöhung der Kronen ähnlich wie bei *Paradjidaumo* kommt es in dieser Entwicklungsreihe nicht. *Rhodanomys* und *Ritteneria* entsprechende Formen sind aus Nordamerika nicht bekannt. Daneben bleibt offenbar die Gattung *Eomys* mit nur geringfügigen Veränderungen bis in das Mittel-Miozän hinein erhalten (Bissingen, Vieux Collonges). Ob es sich hierbei um die Ausgangsform des obermiozänen *Leptodontomys* handeln kann, soll später (Abschnitt 4.2, S. 161) diskutiert werden.

Eine abseits stehende und in ihrer phylogenetischen Stellung noch ungeklärte Form ist *Apeomys* (FAHLBUSCH 1968, S. 233) aus dem Unter- und Mittel-Miozän. Mit u. a. stärker lophodonten und etwas erhöhten Kronen ist sie von allen anderen Eomyiden deutlich verschieden. Auch ist sie auf Europa beschränkt.

Von größter Bedeutung für die Geschichte der miozänen Eomyiden ist die Gattung *Pseudotheridomys*. Sie entsteht im unteren Ober-Oligozän aus *Eomys*, ist aber bereits in Gaimersheim neben jenem als selbstständige Form (*Ps. pusillus*) erkennbar (FAHLBUSCH 1969; 1970, S. 99) und auch in Cournon (*Ps. „schaubi“*; LAVOCAT 1951, S. 42) und Coderet (HUGUENEY 1969, S. 98) belegt. Einer Weiterentwicklung dieser Form begegnen wir im Aquitan von Weissenburg 6 (FAHLBUSCH 1968), wo sich neben altertümlichen Elementen bereits moderne finden, welche der Typusart *Pseudotheridomys parvulus* bereits sehr ähnlich sind. In der Zeitspanne zwischen den Faunen von Coderet und Weissenburg 6 muß die Einwanderung der Gattung *Pseudotheridomys* nach Nordamerika erfolgt sein: Bei *Pseudotheridomys parvulus* (höheres Aquitan und Wende zum Burdigal) finden sich nämlich schon Merkmale (leichte Erhöhung der Kronen, Größenzunahme; vgl. Abschnitt 4.3, S. 163), welche dem nordamerikanischen *Pseudotheridomys hesperus* fehlen.

Als direkter Nachkomme von *Pseudotheridomys parvulus* findet sich im europäischen Mittel-Miozän die Gattung *Ligerimys* — ein Umbildungsvorgang, den ich im Detail beschrieben habe (FAHLBUSCH 1970). Dem europäischen *Ligerimys* vergleichbare Formen sind aus Amerika nicht bekannt. In Europa stirbt diese Gattung noch im Mittel-Miozän nachkommenlos aus.

Damit lassen sich für die europäischen Eomyiden zwei Entwicklungshöhepunkte erkennen: Der erste wird mit *Eomys* und *Rhodanomys* im Ober-Oligozän erreicht (z. B. Gaimersheim, Coderet) und fällt mit dem Zurücktreten bzw. Aussterben der Theridomorphen zusammen. Der zweite Höhepunkt liegt mit *Pseudotheridomys* und *Ligerimys* im höheren Aquitan und Burdigal (z. B. Estrepouy, Wintershof, Erkertshofen u. a.), wo die Cricetiden nach dem ersten Maximum ihrer Entwicklung im Ober-Oligozän und Aquitan und vor dem erneuten Aufblühen im Ober-Miozän vorübergehend stark an Bedeutung verlieren.

3.3 Die Eomyiden des höheren Jungtertiärs und Pleistozäns

Daß sich die Geschichte der europäischen Eomyiden bis in das Jungtertiär und sogar nahe an die Gegenwart fortsetzt, war bis zum Jahre 1953 unbekannt. Die Spaltenfüllung Neudorf a. d. March lieferte die damals jüngsten Vertreter dieser Familie, welche SCHAUB & ZAPFE als *Pseudotheridomys carpathicus* beschrieben. HARTENBERGER errichtete für sie und eine jüngere Form die Untergattung *Keramidomys*, welche durch HUGUENEY & MEIN (1968) zur Gattung erhoben wurde.

Neben dieser *Keramidomys*-Gruppe mit lophodonten Zahnkronen ist im

europäischen Jungtertiär eine Reihe von Arten mit cricetoidem Zahnbau bekannt, welche erstmals durch HUGUENEY & MEIN (1968) der amerikanischen Gattung *Leptodontomys* zugeordnet wurden. Bei beiden Gruppen handelt es sich um sehr kleine Tiere, für die meistens nur wenige Exemplare vorliegen. Aus der Vermehrung der Fundorte (z. T. noch unpubliziert) zeigt sich aber, daß sie eine größere Verbreitung hatten als zunächst angenommen werden konnte. Bei den nachfolgenden Bemerkungen kann nur ein vorläufiges Bild entworfen werden, da ausreichendes Material, zusammenfassende Bearbeitungen und Vergleiche noch fehlen.

Die ältesten Vertreter der Gattung *Keramidomys* wurden von HUGUENEY & MEIN als *Keramidomys thaleri* aus Vieux Collonges beschrieben. Diese Art gleicht so weitgehend gewissen Zähnen aus dem Aquitan von Weißenburg 6 (FAHLBUSCH 1968), daß trotz der erheblichen Dokumentationslücke zwischen den beiden Faunen nicht an einem direkten phylogenetischen Zusammenhang gezweifelt zu werden braucht. Eine Abstammung des *Keramidomys thaleri* von *Pseudotheridomys parvulus* oder *Ligerimys*, wie sie HARTENBERGER (1967) annahm, kommt auf Grund des inzwischen bekannt gewordenen Materials kaum mehr in Betracht.

Weitere Entwicklungsstadien der *Keramidomys*-Reihe sind durch *Keramidomys carpathicus*, *mohleri*, *anwilensis* und *pertesunatoi* von mehreren europäischen Fundorten bis in das Vallesien hinein bekannt. Eine vermutlich direkte Fortsetzung findet *Keramidomys* in dem kürzlich durch JÁNOSSY (1969, 1970) beschriebenen *Estramomys simplex* aus dem Altpleistozän (oberes Villanium) Ungarns. Eomyiden der *Keramidomys*-Gruppe sind bisher nur aus Europa bekannt geworden.

Europäische Vertreter der *Leptodontomys*-Gruppe, welche durch den cricetoiden Bau ihrer Backenzähne leicht von *Keramidomys* zu unterscheiden sind, liegen ebenfalls von mehreren obermiozänen, pliozänen und pleistozänen Lokalitäten vor. Nach der noch unvollständigen Kenntnis umfaßt diese Gruppe vermutlich mehrere Entwicklungslinien, die durch unterschiedliche Größe ausgezeichnet sind. Der bisher älteste Beleg stammt aus dem Mittel-Miozän von Vieux Collonges (CÍCHA, FAHLBUSCH & FEJFAR 1972, Tab. 2); durch de BRUIJN wurde bereits 1965 (S. 183, Taf. 6, Fig. 18) ein Zahn von Manchones/Spanien bekannt gemacht, den er als *Eomys* sp. bestimmte; 1967 beschrieb HARTENBERGER *Eomys catalaunicus* von Can Llobateres. Diese Formen wurden neben einigen anderen, z. T. neuen Belegstücken von La Grive und Lissieu durch HUGUENEY & MEIN alle der Gattung *Leptodontomys* zugeordnet, darunter auch die von DEHM (1962, S. 51) als *Eomyidarum* gen. et sp. indet. beschriebenen Zähne aus dem Altpleistozän von Schernfeld.

Neben dem lingualwärts verlängerten Anteroloph der oberen Molaren, auf das HUGUENEY & MEIN (1968, S. 200) besonders hingewiesen haben, fällt an vielen der unteren Zähne das Posterolophid auf, welches häufig nicht in den Hinterarm des Hypoconids (wie bei *Eomys*) übergeht, sondern vielmehr unter Ausbildung eines nahezu rechten Winkels in das Hypolophid einmündet oder dieses auch nur schwach berührt.

Die generische Trennung dieser Formen von *Eomys* ist sicher gerechtfertigt. Da die erwähnten Besonderheiten in der Ausbildung des Anteroloph der oberen und des Posterolophid der unteren Molaren auch bei den nordamerikanischen *Leptodontomys*-Arten beobachtet werden können, erfolgt die Zuordnung der Arten beider Kontinente zu einer Gattung wohl zu Recht. Hierauf sowie auf die Frage nach der phylogenetischen Herkunft der Gattung *Leptodontomys* soll im Abschnitt 4.2 (S. 161) eingegangen werden.

4. Vergleiche nordamerikanischer und europäischer Eomyiden-Genera

Aus der vorangegangenen Übersicht über die bis jetzt bekannten Gattungen nordamerikanischer und europäischer Eomyiden ergibt sich, daß jeder der beiden Kontinente eine weitgehend eigenständige Geschichte seiner Eomyiden aufweist. Aus der Vielzahl der Gattungen treten nur wenige hervor, welche beiden Kontinenten gemeinsam oder mindestens sehr ähnlich sind. Diese verteilen sich auf folgende drei Gruppen:

1. Die *Adjidaumo-Eomys*-Gruppe, in welche *Protadjidaumo* einzubeziehen ist,
2. die *Leptodontomys*-Gruppe und
3. die *Pseudotheridomys*-Gruppe.

Nur die hierin aufgeführten Genera kommen für einen näheren Vergleich in Betracht. Alle restlichen Gattungen sind auf einen der beiden Kontinente beschränkt.

4.1 Die *Adjidaumo-Eomys*-Gruppe (incl. *Protadjidaumo*)

Alle Arten der Gattungen *Protadjidaumo*, *Adjidaumo* und *Eomys* sind durch den typisch cricetoiden Bauplan ihrer Backenzähne ausgezeichnet. Sie besitzen niedrige Kronen, bei welchen die Verbindungsgrate etwas niedriger sind als die Haupthöcker. Die Unterkiefer-Molaren besitzen ein durchlaufendes Anterolophid, welches gelegentlich isoliert steht, häufiger aber durch einen kurzen Steg mit dem Metalophid oder dem lingualen Teil des Protoconids in Verbindung steht; das Protoconid rückt niemals an den Vorderrand der Krone (wie z. B. bei *Paradjidaumo*). Das Hypolophid des P_4 - M_2 verbindet sich mit dem rückwärtigen Teil des Hypoconids oder dem in dessen geradliniger Verlängerung liegenden Posterolophid; lediglich der P_4 von *Protadjidaumo* zeigt hierin eine abweichende Ausbildung (vgl. S. 145). Während sich bei *Adjidaumo* und *Eomys* die schmalste Stelle des Ectolophids normalerweise vor dem Hypoconid befindet, liegt diese bei *Protadjidaumo* hinter dem Protoconid; ob diesem Unterschied irgendwelche Bedeutung zukommt, kann vorläufig nicht entschieden werden. Die Länge des Mesolophids schwankt zwischen kurz und lang und ist — auch innerhalb einzelner Populationen (vgl. FAHLBUSCH 1970, Abb. 25) — so variabel, daß sie für unsere Vergleiche nicht in Betracht kommt. Auch die Vorderseite der P_4 und P^1 ist innerhalb der jeweiligen Fundorte großen Schwankungen unterworfen — Anteroloph(id) lang, kurz oder fehlend; vgl. FAHLBUSCH 1970, Abb. 9 und 26 —, so daß sie als diagnostisches Merkmal ausscheidet.

Zwischen dem Backenzahnbiss von *Adjidaumo* und *Eomys* sind somit keine morphologischen Unterschiede festzustellen. *Protadjidaumo* (bisher nur durch den Typus belegt) steht durch die Ausbildung in kleinen Details etwas abseits.

In der Größe der Backenzähne sind teilweise erhebliche Unterschiede festzustellen. Die nach der Morphologie sicher zu *Adjidaumo* zu stellende Mandibel von McCarty's Mountain (vgl. S. 149) ist deutlich größer als alle mir sonst bekannt gewordenen Stücke von *Adjidaumo* und *Eomys*; auch *Eomys major* (Gaimersheim und Quercy) bleibt in den Maßen ein wenig hinter diesem Unterkiefer zurück. — *Adjidaumo minutus*, aus dem nordamerikanischen Orellan gut belegt, liegt mit seinen Zahnmaßen im oberen Teil des Verbreitungsbereichs von *Eomys zitteli* aus Gai-

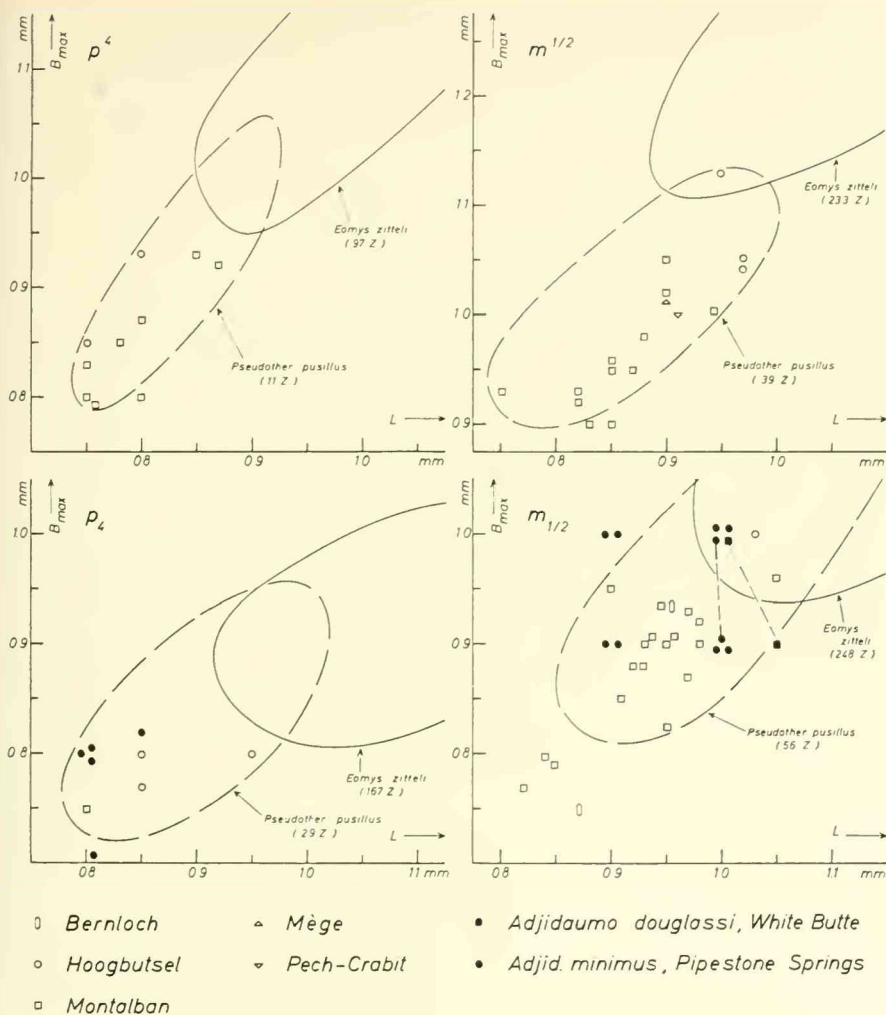


Abb. 3: Längen-Breiten-Diagramme für Eomyiden-Zähne aus dem Mittel-Oligozän Europas und vergleichbare Formen aus dem Unter- und Mittel-Oligozän Nordamerikas. Die eingezeichneten Größenbereiche beziehen sich auf Material aus der oberoligozänen Spaltenfüllung Gaimersheim (vgl. FAHLBUSCH 1970).

mersheim oder darüber (außerhalb der in Abb. 3 erfaßten Bereiche), erreicht also fast oder ganz die Größe des *Eomys major*. Möglicherweise sind die P^4 des *Adjidaumo minutus* relativ kürzer als bei *Eomys*; sie stimmen größenmäßig besser mit *Eomys zitteli* überein. *Protadjidaumo* liegt im Größenbereich des *Eomys zitteli*. Kleiner als *Eomys zitteli* dagegen sind der mitteloligozäne *Adjidaumo douglassi*

und der unteroligozäne *Adjidaumo minimus*. Sie zeigen in ihren Maßen auffallende Übereinstimmung mit den Zähnen aus dem europäischen Mittel-Oligozän.

In der Ausbildung der Zahnwurzeln zeigen sich keine Unterschiede. — Zwischen *Eomys* und *Adjidaumo minutus* besteht auch insofern Übereinstimmung, als der Schneidezahn des Unterkiefers an der Vorderseite extern eine deutliche Schmelzleiste besitzt; bei *Adjidaumo minimus* dagegen fehlt diese; von *Adjidaumo douglassi* ist der Schneidezahn nicht bekannt. — Im Bau des Unterkiefers bestehen zwischen *Adjidaumo* und *Eomys* keine Unterschiede. Hierin sind sich jedoch auch einige andere Eomyiden-Gattungen sehr ähnlich, so daß auf Einzelheiten in diesem Zusammenhang nicht eingegangen werden braucht.

Der Vergleich einiger Gesichtsschädel von *Eomys zitteli* und *Adjidaumo minutus* ergab ebenfalls weitestgehende Übereinstimmung. Ein geringfügiger Unterschied war nur insofern zu erkennen, als die Naht zwischen Prämaxillare und Maxillare bei *Eomys zitteli* unmittelbar vor dem Infraorbitalforamen liegt, bei *Adjidaumo minutus* dagegen etwas weiter davor. Bei einem gemeinsamen Studium des Materials mit Prof. Dr. A. E. WOOD in Amherst äußerte er die Ansicht, daß es sich hierbei um ein Merkmal von generischer Bedeutung handle, und daß die Verhältnisse bei *Eomys zitteli* einen progressiven Zustand kennzeichnen insofern, als das Infraorbitalforamen im Laufe der Entwicklung näher an die Prämaxillare-Maxillare-Naht verlagert werde (im Zusammenhang mit der Vergrößerung der Muskelansatzstellen hinter dem Infraorbitalforamen). Zur sicheren Beurteilung dieses Unterschiedes bei den Eomyiden bedarf es wohl noch weiteren Schädelmaterials.

Aus dem Vergleich ergibt sich also, daß die Arten der Gattung *Eomys* denen der Gattung *Adjidaumo* morphologisch sehr ähnlich sind. Die engsten Beziehungen (auch in der Größe) bestehen zwischen den mitteloligozänen Formen Europas einerseits und *Adjidaumo minimus* (Unter-Oligozän) und *Adjidaumo douglassi* (Mittel-Oligozän) aus Nordamerika andererseits; hier dürfte es in Einzelfällen sogar schwierig sein, bei dem meist geringen Material spezifische Unterschiede festzustellen.

An einem engen verwandtschaftlichen Zusammenhang beider Gattungen ist daher nicht zu zweifeln. Dem entsprechen auch die stratigraphischen Befunde: In Nordamerika erscheinen die Eomyiden erstmals im Ober-Eozän; es spricht manches dafür, daß sie sich auch auf nordamerikanischem Boden entwickelt haben (vgl. S. 145). Im Unter-Oligozän finden sich in Nordamerika Formen, welche den ersten (mitteloligozänen) Vertretern in Europa sehr ähnlich sind; der mitteloligozäne *Adjidaumo minutus* kommt wegen seiner Größe als Ausgangsform für die europäischen Vertreter wahrscheinlich nicht in Frage. Vor der Zeit des unteren Mittel-Oligozän sind Eomyiden oder mögliche Vorläufer aus Europa nicht bekannt.

Es darf daher festgestellt werden, daß sich die europäischen Eomyiden aus nordamerikanischen Formen entwickelt haben, welche den Arten *Adjidaumo minimus* und *A. douglassi* sehr nahestehen, und vermutlich im (oberen?) Unter-Oligozän in die Alte Welt einwanderten.

Zur Nomenklatur erhebt sich abschließend die Frage, ob es bei der großen Ähnlichkeit zwischen *Adjidaumo* und *Eomys* gerechtfertigt ist, beide Gattungsnamen länger aufrecht zu erhalten, oder ob der Name *Adjidaumo* HAY, 1899 als jüngeres Synonym zu *Eomys* SCHLOSSER, 1884 aufzugeben ist. Angesichts der Tatsache, daß mit *Eomys* in Europa ein völlig neues Kapitel in der Geschichte der Eomyiden beginnt, daß sich ferner beide Namen in den jeweiligen Kontinenten seit vielen

Jahrzehnten eingebürgert haben, und daß die Aufgabe des jüngeren Namens eher Verwirrung als Klärung herbeiführen würde, möchte ich mich für die Beibehaltung beider Gattungsnamen aussprechen. Das Wissen um die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge braucht dadurch nicht beeinträchtigt zu werden.

4.2 Die *Leptodontomys*-Gruppe

Die Zuordnung europäischer, zunächst mehr provisorisch zu *Eomys* gestellter kleiner Formen des Jungtertiärs zur amerikanischen Gattung *Leptodontomys* erfolgte erstmals durch HUGUENY & MEIN (1968). Einige morphologische Details, insbesondere die linguale Fortsetzung des Anteroloph am $M^{1/2}$ und der Verlauf des Posterolophid am P_4-M_2 (vgl. Kap. 2.3.2, S. 151, und 3.3, S. 161) bilden — bei anderen Eomyiden normalerweise unbekannt — eine auffallende Übereinstimmung. Nur bei *Protadjidaumo* aus dem Ober-Eozän Nordamerikas beobachtet man ein Posterolophid, das demjenigen von *Leptodontomys* ähnlich ist (vgl. S. 145).

Obwohl der Vergleich sich vorerst nur auf die Kronenmorphologie stützen kann, ist die Ähnlichkeit zwischen den Formen beider Kontinente so groß, daß die Zugehörigkeit zu einer Gattung nach jetziger Kenntnis als sehr wahrscheinlich zu bezeichnen ist.

Vorerst ungeklärt ist die Frage nach der Abstammung der Gattung *Leptodontomys*. SHOTWELL (1967, S. 5) glaubte Beziehungen zur unter- und mittelligozänen Gattung *Adjidaumo* zu sehen. Auf die Unterschiede zwischen beiden wurde bereits früher (S. 151) hingewiesen. HUGUENY & MEIN (1968, S. 196) andererseits erörterten die Beziehungen zwischen den europäischen *Leptodontomys*-Arten und den letzten (mittelmiozänen) Vertretern der Gattung *Eomys*; trotz großer morphologischer Ähnlichkeit meinten sie enge stammesgeschichtliche Beziehungen nicht annehmen zu können wegen der relativen Größe des letzten *Eomys rhodanicus* (Vieux Collonges) im Vergleich zum ersten sehr kleinen *Leptodontomys*, der seinerzeit aus Manchones bekannt war.

Inzwischen konnte *Leptodontomys* auch aus Vieux Collonges nachgewiesen werden (CICHA, FAHLBUSCH & FEJFAR 1972, Tab. 2). Ferner können bei älteren Belegen von *Eomys rhodanicus* oder ihm nahestehenden Zähnen aus dem Burdigal von Bissingen (FAHLBUSCH 1970, Taf. 2, Fig. 4) Anklänge an die für *Leptodontomys* charakteristischen Merkmale beobachtet werden (vgl. auch HUGUENY & MEIN 1968, Abb. 23). So ist es nicht ausgeschlossen, daß sich *Leptodontomys* von Spätformen der Gattung *Eomys*, über die noch relativ wenig bekannt ist, ableitet — jedoch nicht von *Eomys rhodanicus* selbst. Dabei müßte allerdings mit einer gewissen Größenabnahme gerechnet werden — ein Prozeß, der bei Nagetieren zwar selten ist, aber in neuerer Zeit gelegentlich beschrieben wurde.

Weiterhin ist zu bedenken, daß es in Amerika für den Zeitraum zwischen Orellan und Barstovian — d. h. über ca. 15 Millionen Jahre hin — keinerlei Anzeichen eines Weiterbestehens von Nachkommen der Gattung *Adjidaumo* gibt. Eine Entstehung der Gattung *Leptodontomys* auf europäischem (oder eurasiatischem) Boden im Laufe des Mittel- (oder Unter-) Miozäns und Einwanderung nach Nordamerika im Ober-Miozän halte ich vorläufig nicht für ausgeschlossen. Eine Klärung dieser Frage kann aber wohl nur durch neues und reicheres Material von beiden Kontinenten erbracht werden.

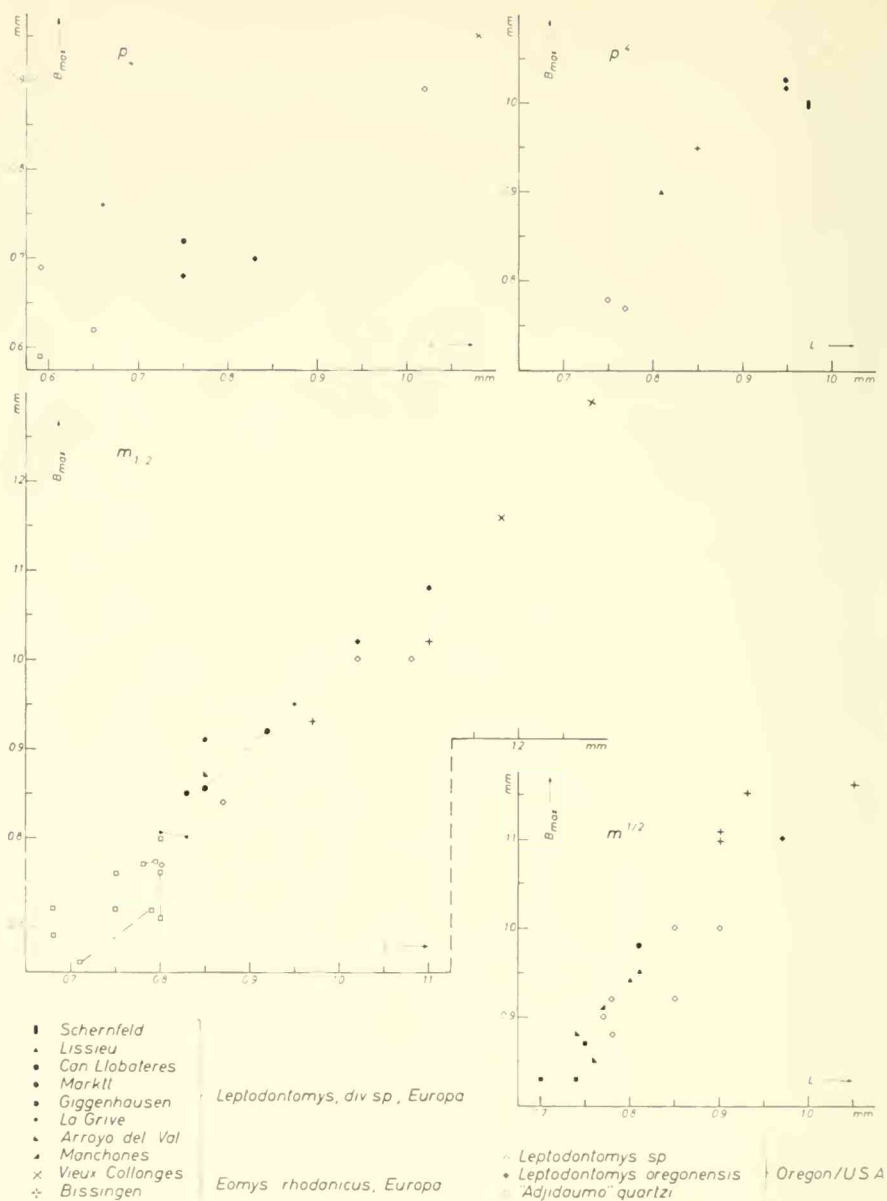


Abb. 4: Längen-Breiten-Diagramme für Eomyiden-Zähne der *Leptodontomys*-Gruppe aus Europa und Nordamerika.

4.3 Die *Pseudotheridomys*-Gruppe

Seit dem ersten Nachweis der Gattung *Pseudotheridomys* in Nordamerika (WILSON 1960) hat es keinen Zweifel an der generischen Identität der alt- und neuweltlichen Formen gegeben. Da inzwischen die Kenntnis der europäischen *Pseudotheridomyiden* erweitert werden konnte (FAHLBUSCH 1968, 1970; HUGUENEY 1969), und auch aus Amerika zusätzliches Material vorliegt, soll hier nochmals auf einige Details eingegangen werden.

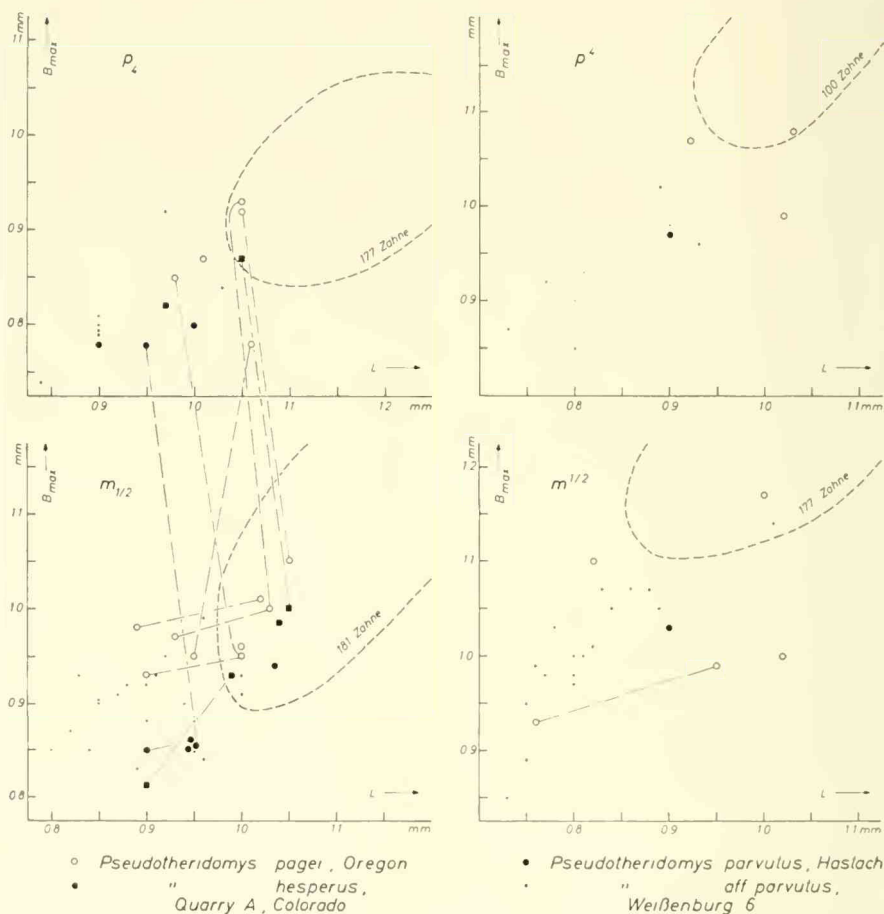
Bei einem unmittelbaren Vergleich des nordamerikanischen Materials mit verschiedenen Kollektionen europäischer Fundorte zeigt sich, daß *Pseudotheridomys hesperus* einigen Zähnen von Weißenburg 6 (FAHLBUSCH 1968) besonders ähnlich ist. Die Population dieser Fundstelle steht vermittelnd zwischen dem altertümlichen *Pseudotheridomys pusillus* und *Ps. parvulus*, und die fortschrittlichen Elemente von diesem Fundort — ähnliche gibt es bereits in Coderet (HUGUENEY 1969, Taf. 3, Fig. 7, 8, 10) — entsprechen denjenigen von *Pseudotheridomys hesperus* besonders gut, auch in den Maßen und Proportionen. Die oberaquitane und unterburdigale Repräsentanten, welche meist als *Pseudotheridomys parvulus* bezeichnet werden und mit welchen seinerzeit WILSON sein Material verglichen hat, besitzen bereits eine geringfügig höhere Krone, sind größer, haben ein stärker vorwärts gebogenes Metalophid und ein seltener unterbrochenes Ectolophid; die Innensynklinalen I, II und IV sind häufiger abgeriegelt als bei der mittelaquitane und den oberoligozänen Formen. Daß es sich bei der Weißenburger Form aber eben in den erwähnten fortschrittlichen Elementen um eine Vorstufe des typischen *Pseudotheridomys parvulus* handelt, habe ich 1968 und 1970 zu zeigen versucht.

Bei den ersten Einwanderern der Gattung *Pseudotheridomys* muß also jenes Entwicklungsstadium, welches von *Pseudotheridomys pusillus* aus zu *Pseudotheridomys parvulus* führte, bereits erreicht gewesen sein, und zwar ausschließlich. In Nordamerika ist bisher jedenfalls nichts bekannt geworden, was an *Keramidomys* (= „*Pseudotheridomys*“ *carpathicus* u. a.) erinnert, welcher sich nach meiner Meinung an die altertümlichen Elemente der Population von Weißenburg 6 und Coderet anschließen läßt. Andererseits ist bei *Pseudotheridomys hesperus* noch nicht jenes Stadium erreicht, das durch die Formen von Estrepouy oder Bissingen (Morphotyp A, FAHLBUSCH 1970) gut belegt ist. Auch von einer Tendenz zu *Ligerimys*-artigen Eomyiden ist in Nordamerika nichts bekannt.

Daraus dürfen wir schließen, daß die Einwanderung der Gattung *Pseudotheridomys* nach Nordamerika nicht vor dem unteren oder mittleren Aquitan (Weißenburg 6), aber noch vor dem Ende des Aquitans/Unter-Burdigals (Estrepouy und Bissingen) erfolgt sein muß. Hieraus darf andererseits gefolgert werden, daß die Lokalität Quarry A nicht älter als das europäische Mittel- oder Ober-Aquitane sein kann.

Wie die weitere Entwicklung der Gattung *Pseudotheridomys* in Amerika zeigt, verläuft diese nicht etwa parallel mit derjenigen, welche aus Europa gut belegt ist. *Pseudotheridomys pagei* entspricht morphologisch dem Stadium, das aus dem ausgehenden Aquitan und Burdigal bekannt ist (jedoch ohne die Tendenz zur Entwicklung eines *Ligerimys*), obgleich die Fundstellen des Quartz Basin und Red Basin in Oregon erheblich jünger sind. Die gleiche Entwicklung, welche sich in Europa zwischen dem mittleren Aquitan (Weißenburg 6) und untersten Burdigal (Bissingen, Estrepouy) vollzog, lief in Amerika wesentlich langsamer und dauerte bis in

das Barstovian an, bis in eine Zeit also, da es in Europa längst keinen *Pseudotheridomys* (s. str.) mehr gab. Sie kommt dort aber ohne eine Weiterentwicklung offensichtlich zum Ende.



Zum Vergleich die Variationsbereiche für die Zähne des Morphotyps A (= *Pseudotheridomys*) aus der *Pseudotheridomys*-*Ligerimys*-Übergangspopulation von Bissingen („Wutherich“)

Abb. 5: Längen-Breiten-Diagramme für Kiefer und Zähne verschiedener Arten der Gattung *Pseudotheridomys* aus Europa und Nordamerika.

5. Zusammenfassender Überblick (deutsch und englisch)

5.1 Die stammesgeschichtliche Entwicklung der Eomyiden

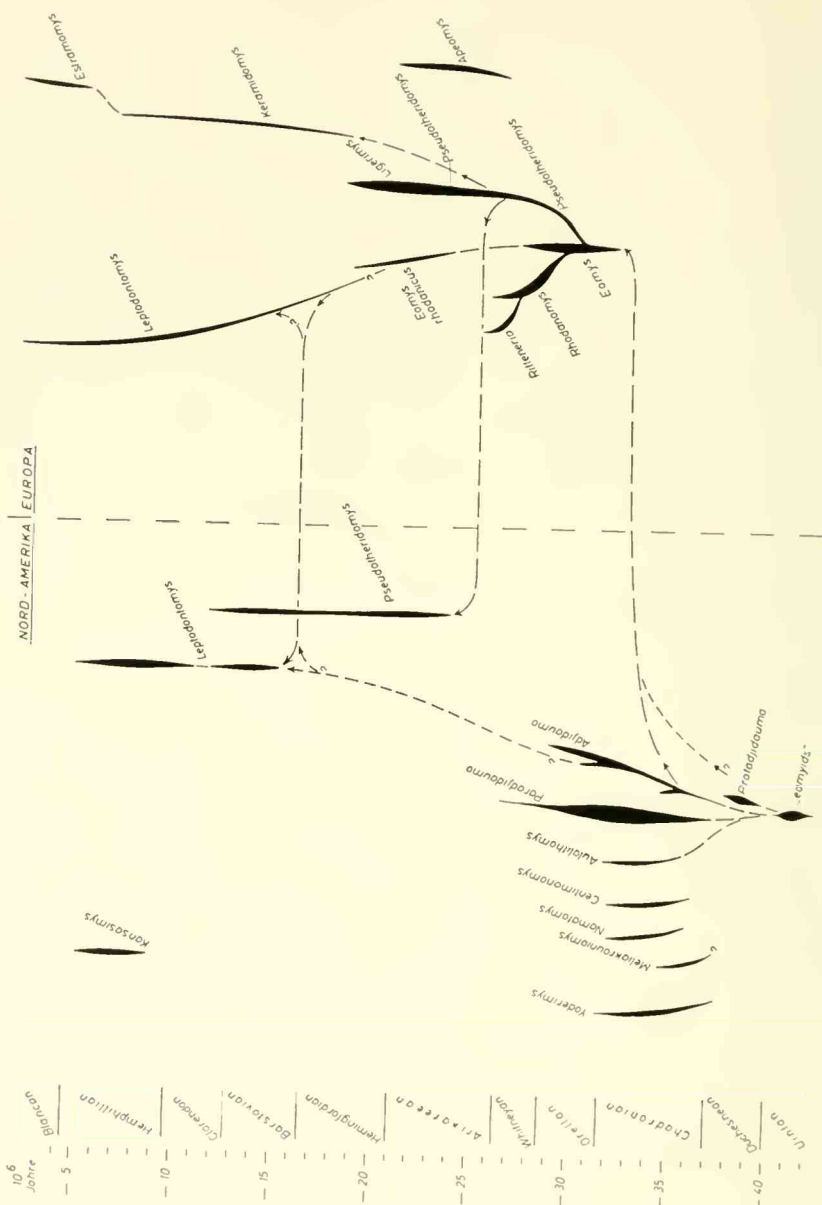
Der Beginn der Geschichte der Eomyiden als selbständiger Nagetiergruppe, welche bis in das Pleistozän große morphologische Geschlossenheit zeigt, liegt im Ober-Eozän, höchstwahrscheinlich in Nordamerika. Als Stammgruppe kommen bestimmte Gattungen aus der Familie der Sciuravidae in Betracht, am ehesten *Pauromys* oder verwandte Formen aus dem Mittel-Eozän. Eine erste Aufspaltung in verschiedene Entwicklungsreihen muß für die Zeit des Ober-Eozäns angenommen werden, obgleich Eomyiden aus dieser Zeit nur von wenigen Lokalitäten bekannt sind. Bereits im Unter-Oligozän begegnen wir in Nordamerika mindestens 6, allerdings meist dürftig belegten Eomyiden-Gattungen, welche untereinander stark voneinander verschieden sind, und deren Differenzierung teilweise bis in das Ober-Eozän zurückreichen dürfte. Nur zwei dieser Genera (*Adjidaumo* und *Paradjidaumo*) sind noch im Mittel-Oligozän Nordamerikas anzutreffen, gehören jetzt aber zu normalen Komponenten zahlreicher Kleinsäuger-Faunen. Als einzige Gattung dauert *Paradjidaumo* mit vereinzelt Belegen bis in das Ober-Oligozän an. Mit dem Verschwinden der Eomyiden in Nordamerika treten die Geomyiden und Heteromyiden stark in den Vordergrund.

Während wir für die nordamerikanischen Eomyiden einen ersten Entwicklungshöhepunkt im Unter-Oligozän (Zahl der Gattungen) und Mittel-Oligozän (Zahl der Individuen weniger Arten) beobachten, fehlt in Europa vor dem Mittel-Oligozän jede Spur von Eomyiden oder möglicher Vorfahren. Erst ab dem basalen Mittel-Oligozän sind hier Formen belegt, welche den kleinen Arten der Gattung *Adjidaumo* so ähnlich sind, daß es schwer fällt, sie von jenen zu unterscheiden. Leider besteht für den gesamten asiatischen Raum bezüglich der Eomyiden noch immer eine absolute Dokumentationslücke. Dennoch gibt es nach den morphologischen Vergleichen und den stratigraphischen Befunden für die europäischen Eomyiden keine andere Möglichkeit als sie — wie manche andere Säugetiere des europäischen Mittel-Oligozäns — als Einwanderer aus bzw. über Asien zu betrachten.

Ein erster Entwicklungshöhepunkt der europäischen Eomyiden fällt in das Ober-Oligozän, gleichzeitig mit dem Zurücktretten der Theridomorphen. Ein nicht minder markanter Höhepunkt ist im Aquitan/Burdigal festzustellen (gleichzeitig mit *Melissiodon*), wo die im Oligozän und Unter-Miozän herrschenden Cricetiden fast völlig erlöschen. Die große Blüte der burdigalen Eomyiden findet ihr Ende (*Ligerimys*), nachdem die offenbar aus Asien eingewanderten modernen Cricetiden im Mittel-Miozän die Vorherrschaft eingenommen haben.

Während im Unter-Oligozän eine Wanderung von *Adjidaumo* in die Alte Welt erfolgte, welcher hier als *Eomys* eine neue erfolgreiche Ausbreitung erfuhr, gelangten im Unter-Miozän Angehörige der in Europa aus *Eomys* entstandenen Gattung *Pseudotheridomys* nach Nordamerika. Sie blieben in Amerika bis in das Ober-Miozän zwar ohne wesentliche Veränderungen erhalten, erfuhren aber — den Geomyiden, Heteromyiden und später auch Cricetiden unterlegen — keine große Ausbreitung oder Differenzierung.

Eine ähnliche Konkurrenz — wohl hauptsächlich durch die äußerst erfolgreichen Cricetiden — dürfte ein Grund dafür sein, daß Abkömmlinge der Gattung



166

Pseudotheridomys in Europa zwar bis in das Pleistozän hinein existierten (*Keramidomys*, *Estramomys*), größen- und zahlenmäßig aber äußerst unscheinbar blieben. Dasselbe gilt für die Arten der Gattung *Leptodontomys*, welche in Europa ebenfalls erst im Pleistozän ausstarben, in Nordamerika nur bis zum Hemphillian bekannt sind. Gebiß-morphologische Eigentümlichkeiten sprechen dafür, daß die europäischen und nordamerikanischen Vertreter eine gemeinsame Wurzel in mittelmiozänen Nachkommen der Gattung *Eomys* haben, welche erst im Ober-Miozän nach Nordamerika gelangten. Andererseits bestehen Ähnlichkeiten zu dem obereozänen *Protadjidaumo*, von dem die ersten nordamerikanischen Arten des obermiozänen *Leptodontomys* allerdings durch eine Dokumentationslücke von mindestens 15 Millionen Jahren getrennt sind. Die Frage, ob die europäischen und nordamerikanischen Arten tatsächlich gemeinsamen Ursprungs sind und dementsprechend in einer Gattung vereinigt werden dürfen — die bisherigen Befunde sprechen meines Erachtens dafür — können derzeit noch nicht hinreichend beantwortet werden.

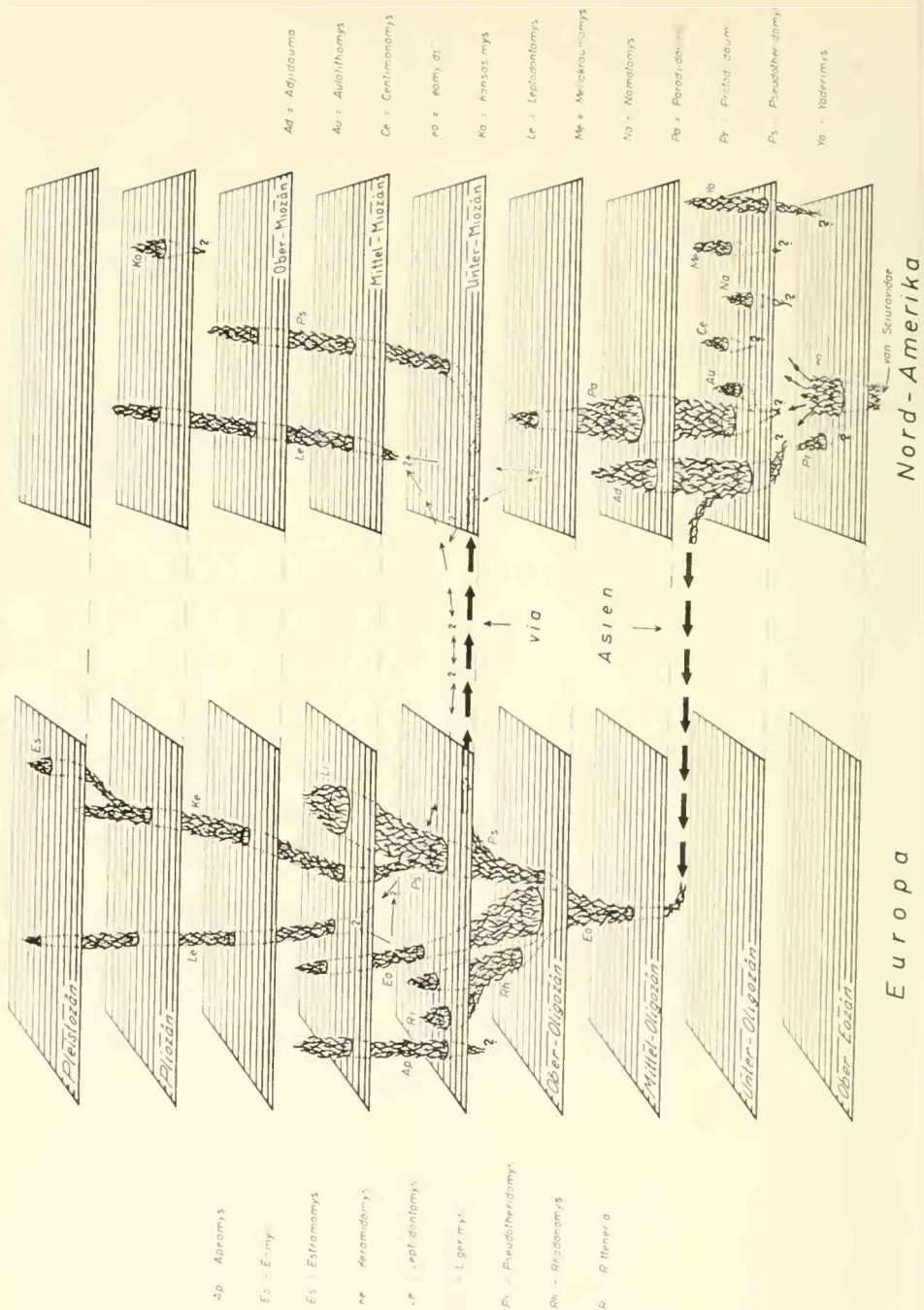
Zusammenfassend läßt sich festhalten:

Zeiten der Wanderung von Eomyiden sind: Unter-Oligozän — von Nordamerika nach Europa (von mindestens 6 Gattungen nur *Adjidaumo*). Unter-Miozän — von Europa nach Nordamerika (von mindestens 5 Gattungen nur *Pseudotheridomys*). Möglicherweise Mittel-Miozän — von Europa nach Nordamerika? (*Leptodontomys*). — Als Wanderweg kommt in jedem Fall nur die Route Asien — Beringstraße bzw. umgekehrt in Betracht, nachdem die direkte Verbindung Europa-Amerika bereits ab Unter-Eozän unterbrochen war, andererseits die bis in das Eozän hinein Europa und Asien trennende Turgai-Straße von der Tethys zum Arktischen Meer nicht mehr bestand (SIMPSON 1947; SZALAY & MCKENNA 1971). Für die Existenz einer direkten, bis in das Jungtertiär bestehenden Landverbindung zwischen Nordamerika und Europa über Grönland—Island, wie sie kürzlich von STRAUCH (1970) diskutiert wurde, gibt es seitens der Nagetiere trotz des sicheren Austausches in einigen Gruppen insgesamt betrachtet keine gesicherten Argumente.

5.2 The evolution of the eomyids

The eomyids developed during the Upper Eocene most probably in North America, being an independent group of rodents which show a great morphological conformity up to the Pleistocene. As ancestors we consider certain genera of the Sciuravidae, especially *Pauromys* or related forms from the Middle Eocene. A first splitting into different evolutionary lines has to be assumed for the Upper Eocene although at that time eomyids are known only from a few localities. From the Lower Oligocene already 6 genera are known in North America, most of which are represented so far by only very few specimens. These genera, however, are highly different from each other and the differentiation should partly date back to the Upper Eocene. Only two genera (*Adjidaumo* and *Paradjidaumo*) are still to be found in the Middle Oligocene of North America; they now belong to normal components of many micromammal faunas. *Paradjidaumo* is the only genus that lasts to the Upper Oligocene with single records. Already during the Oligocene the eomyids seem to have been replaced by geomyids and heteromyids.

While we do observe in North America a first maximum of evolution in the Lower Oligocene (number of genera) and Middle Oligocene (number of individuals of



a few species), in Europe there is no trace of eomyids or any possible ancestors before the Middle Oligocene. Only from the very beginning of Middle Oligocene time we find eomyids here which look so much like the small species of the genus *Adjidaumo* that it is hard to separate them from one another. Unfortunately in Asia there is still an absolute lack of documentation concerning eomyids. Nevertheless, on the basis of morphological comparison and according to the stratigraphic record there is no other possibility for the European eomyids than to consider them as being immigrants from or through Asia — as there are several other mammals of the European Middle Oligocene.

In European eomyids there is a first maximum of evolution to be seen in the Upper Oligocene, simultaneously with the retreat of the Theridomorpha. A second maximum can be recognized in the Aquitanian/Burdigalian (also true for *Melissiodon*) when the cricetids vanish almost completely which were dominant during Upper Oligocene and Aquitanian time. The flourishing time of eomyids with the genus *Ligerimys* in the Burdigalian came to an end probably by the immigration of modernized types of cricetids from Asia during the Middle Miocene.

As in the Lower Oligocene the genus *Adjidaumo* migrated from North America to the Old World where it found a successful extension and development as *Eomys*, members of the European genus *Pseudotheridomys* — originated from *Eomys* — migrated in opposite direction in Lower Miocene time. There are records in North America up to Upper Miocene, and without any major changes; they did not get spread out or differentiated probably because they were overcome by geomyids, heteromyids, and lateron cricetids.

In Europe a similar rivalry — especially with the very successful cricetids — is supposed to be the reason for the descendants of the genus *Pseudotheridomys* to stay very small and few although they did exist until Pleistocene (*Keramidomys*, *Estratomys*). The same seems to be true for the genus *Leptodontomys*. It became extinct in Europe during Pleistocene time while it is known in North America only up to the Pliocene. Because of morphological peculiarities in the dentition it seems reasonable that there is a common ancestor for both, North American and European species, possibly represented by the Middle Miocene species of *Eomys* which only got to North America during the Upper Miocene. On the other hand there are similarities to the Upper Eocene genus *Protadjidaumo*. But first North American representatives of Upper Miocene *Leptodontomys* are separated from *Protadjidaumo* by a gap in documentation of at least 15 million years. So we cannot answer the question sufficiently if the European and North American species are of the same origin and hence are to be put into the same genus — so far it seems reasonable to me.

We can summarize as follows:

Times of eomyid migrations are: During the Lower Oligocene from North America to Europa (only *Adjidaumo* out of at least 6 genera); during the Lower Miocene from Europe to North America (only *Pseudotheridomys* out of at least 5 genera); probably during the Middle Miocene from Europe to North America? (*Leptodontomys*). In any case the route of migration was only via Asia — Bering Strait or reverse, as the direct connection between North America and Europe was interrupted since Lower Eocene; on the other side the Turgai Strait which had separated Europe and Asia did exist only until Eocene time (SIMPSON 1947; SZALAY & MCKENNA 1971). In spite of some exchange in different groups of rodents bet-

ween North America and Europe there is no certain evidence for the existence of a direct connection between the two continents across Greenland — Iceland until Young Tertiary time as has been discussed recently by STRAUCH (1970).

6. Literatur

- BLACK, C. C.: Fossil Mammals from Montana. Pt. 2. Rodents from the Early Oligocene Pipestone Springs Local Fauna. — Ann. Carnegie Mus., **38** (1), 1—48, 6 Abb., Pittsburgh/Pa. 1965.
- BLACK, C. C.: Fossil Vertebrates from the Late Eocene and Oligocene, Badwater Creek Area, Wyoming, and some Regional Correlations. — 21. Ann. Field Confer., Wyoming Geol. Assoc. Guidebook, 43—47, 1 Abb., 2 Tab., Casper/Wyom. 1969.
- BLACK, C. C. & DAWSON, M. R.: Paleontology and Geology of the Badwater Creek Area, Central Wyoming. Part 1. History of Field Work and Geological Setting. — Ann. Carnegie Mus., **38** (13), 297—307, 1 Abb., 1 Tab., Pittsburgh/Pa. 1966 (1966a).
- BLACK, C. C. & DAWSON, M. R.: A Review of Late Eocene Mammalian Faunas from North America. — Amer. J. Sci., **264**, 321—349, 4 Abb., 2 Tab., New Haven 1966 (1966b).
- BRUIJN, H. de: Miocene Gliridae, Sciuridae and Eomyidae (Rodentia, Mammalia) from Calatayud (Prov. Zaragoza, Spain), and their Bearing on the Biostratigraphy of the Area. (Ms.) — Unveröff. Diss., 204 S., 18 Abb., 11 Taf., Univ. Utrecht 1965.
- BURKE, J. J.: New Duchesne River Rodents and a Preliminary Survey of the Adjidaumidae. — Ann. Carnegie Mus., **23**, 391—398, 4 Abb., Pittsburgh/Pa. 1934.
- CICHA, I., FAHLBUSCH, V. & FEJFAR, O.: Die biostratigraphische Korrelation einiger jungtertiärer Wirbeltierfaunen Mitteleuropas. — N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **140** (2), 129 bis 145, 2 Tab., Stuttgart 1972.
- DAWSON, M. R.: Middle Eocene Rodents (Mammalia) from Northeastern Utah. — Ann. Carnegie Mus., **39** (20), 327—370, 54 Abb., 6 Tab., Pittsburgh/Pa. 1968.
- DEHM, R.: Über neue tertiäre Spaltenfüllungen des süddeutschen Jura- und Muschelkalk-Gebietes. — Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **1**, 27—56, 5 Abb., 2 Taf., München 1961.
- DEHM, R.: Altpleistocäne Säuger von Schernfeld bei Eichstätt in Bayern. — Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **2**, 17—61, 7 Abb., 4 Taf., München 1962.
- EMRY, R. J.: A New Heteromyid Rodent from the Early Oligocene of Natrona County, Wyoming. — Proc. Biol. Soc. Washington, **85** (14), 179—190, 2 Abb., 1 Tab., Washington 1972.
- ENGESSER, B.: Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland). — Tätigkeitsber. Naturforsch. Ges. Baselland, **28**, 35—363, 134 Abb., 6 Tab., 38 Diagr., 6 Taf., Liestal 1972.
- FAHLBUSCH, V.: Neue Eomyidae (Rodentia, Mamm.) aus einer aquitanen Spaltenfüllung von Weißenburg in Bayern. — Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **8**, 219—245, 9 Abb., 2 Taf., München 1968.
- FAHLBUSCH, V.: *Pseudotheridomys pusillus* n. sp., ein neuer Eomyide (Rodentia, Mamm.) aus dem Oligozän Süddeutschlands. — N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1969** (11), 673—679, 1 Abb., Stuttgart 1969.
- FAHLBUSCH, V.: Populationsverschiebungen bei tertiären Nagetieren, eine Studie an oligozänen und miozänen Eomyidae Europas. — Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., N. F. **145**, 1—136, 42 Abb., 26 Tab., 11 Taf., München 1970.
- FRANZEN, J. L.: Revision der Gattung *Palaeotherium* CUVIER 1804 (Palaeotheriidae, Perisodactyla, Mammalia). 2 Bde. — Diss. Univ. Freiburg, 1—181, 20 Abb., 15 Tab., 35 Taf., Freiburg/Br. 1968.
- GALBREATH, F. C.: A New Eomyid Rodent from the Lower Oligocene of Northeastern Colorado. — Trans. Kansas Acad. Sci., **58** (1), 75—78, 1 Abb., 1 Tab., Topeka 1955.

- HARRIS, J. M. & WOOD, A. E.: A New Genus of Eomyid Rodent from the Oligocene Ash Spring Local Fauna of Trans-Pecos Texas. — *Pearce Sellards Ser.*, **14**, 1—7, 1 Abb., 1 Tab., Austin/Texas 1969.
- HARTENBERGER, J.-L.: Les Rongeurs du Vallésien (Miocène supérieur) de Can Llobateres (Sabadell, Espagne): Gliridae et Eomyidae. — *Bull. Soc. Géol. France*, 7e sér., **8** (4), 596—604, 5 Abb., 2 Tab., Paris 1967.
- HUGUENEY, M.: Les Rongeurs (Mammalia) de l'Oligocène supérieur de Coderet-Bransat (Allier). — *Thèse Univ. Lyon*, 1—227, 116 Abb., 5 Taf., Lyon 1969.
- HUGUENEY, M. & MEIN, P.: Les Eomyidés (Mammalia, Rodentia) néogènes de la région Lyonnaise. — *Geobios*, **1**, 187—203, 1 Taf., Lyon 1968.
- JÁNOSSY, D.: Új Eomyida (Rodentia, Mammalia) a bódvaszilasi Osztramosi köfejtő 3. lelethelyének alsópleistocén faunájából (A New Eomyid [Rodentia, Mammalia] from the Lowest Pleistocene of Hungary). — *Öslénytani Viták — Palaeont. Disc.*, **13**, 5—40, 1 Taf., Budapest 1969.
- JÁNOSSY, D.: Ein neuer Eomyide (Rodentia, Mammalia) aus dem Ältestpleistozän („Oberes Villafrankium“, Villányium) des Osztramos (Nordostungarn). — *Ann. Hist.-Natur. Mus. Nat. Hungar., Miner. Palaeont.*, **62**, 99—113, 4 Abb., 1 Tab., 1 Taf., Budapest 1970.
- LAVOCAT, R.: Révision de la faune des mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. — *Sciences et Avenir*, **153** S., 26 Taf., Paris 1951.
- LINDSAY, E.: Rodents from the Hartman Ranch Local Fauna, California. — *Paleobios*, **6**, 1—22, 5 Abb., 2 Tab., Berkeley 1968.
- LINDSAY, E. H.: Small Mammal Fossils from the Barstow Formation, California. — *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.*, **93**, 1—104, 55 Abb., 12 Tab., Berkeley und Los Angeles 1972.
- MISONNE, X.: Mammifères oligocènes de Hoogbutsel et de Hoeleden. I. Rongeurs et Ongulés. — *Bull. Inst. roy. Sci. natur. Belg.*, **33** (51), 1—16, 2 Taf., Bruxelles 1957.
- MÜLLER, A. H.: Lehrbuch der Paläozoologie, Bd. 3. Vertebraten, Teil 3. Mammalia. — **XV** + 855 S., 820 Abb., G. Fischer, Jena 1970.
- RUSSELL, L. S.: Mammalian Fauna of the Kishenehn Formation, Southeastern British Columbia. — *Bull. Nat. Mus. Canada*, **132**, 92—106, 8 Abb., 3 Taf., Ottawa 1954.
- SCHAUB, S. & ZAPFE, H.: Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (CSR). *Simplicidentata*. — *Sitz.-Ber. Österr. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., Abt. I*, **162** (3), 181—215, 5 Abb., 3 Taf., Wien 1953.
- SCHLOSSER, M.: Die Nager des europäischen Tertiärs nebst Betrachtungen über die Organisation und die geschichtliche Entwicklung der Nager überhaupt. — *Palaeontographica*, **31**, 1—143, 18 Abb., 8 Taf., Cassel 1884.
- SCHLOSSER, M.: Die Säugetierfauna von Peublanc (Dép. Allier). — *Soc. Sci. Natur. Croatica*, **38/39** (Kramberger-Festband), 372—394, 3 Abb., 2 Taf., Zagreb 1925—1926.
- SCHMIDT-KITTLER, N.: Odontologische Untersuchungen an Pseudosciuriden (Rodentia, Mammalia) des Alttertiärs. — *Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., N. F.* **150**, 1—133, 46 Abb., 8 Tab., 2 Taf., München 1971.
- SHOTWELL, J. A.: Hemphillian Mammalian Assemblages from North-eastern Oregon. — *Bull. Geol. Soc. Amer.*, **67**, 717—738, 7 Abb., Rochester/N. Y. 1956.
- SHOTWELL, J. A.: Late Tertiary Geomyoid Rodents of Oregon. — *Bull. Mus. Natur. Hist. Univ. Oregon*, **9**, 1—51, 28 Abb., Eugene/Oregon 1967.
- SIMPSON, G. G.: Holarctic Mammalian Faunas and Continental Relationships during the Cenozoic. — *Bull. Geol. Soc. Amer.*, **68**, 613—688, 6 Abb., 9 Tab., New York 1947.
- STEHLIN, H. G. & SCHAUB, S.: Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager. — *Schweiz. Paläont. Abh.*, **67**, 1—385, 620 Abb., Basel 1951.
- STORER, J. E.: New Rodents and Lagomorphs from the Upper Miocene Wood Mountain Formation of Southern Saskatchewan. — *Canad. J. Earth Sci.*, **7** (4), 1125—1129, 22 Abb., 1970.

- STRAUCH, F.: Die Thule-Landbrücke als Wanderweg und Faunenscheide zwischen Atlantik und Skandik im Tertiär. — Geol. Rundschau, 60 (1), 381—417, 2 Abb., Stuttgart 1970.
- SZALAY, F. S. & McKENNA, M. C.: Beginning of the Age of Mammals in Asia: The Late Paleocene Gashato Fauna, Mongolia. — Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 144 (4), 269 bis 318, 35 Abb., 3 Tab., New York 1971.
- THALER, L.: Les Rongeurs Fossiles du Bas-Languedoc dans leur Rapports avec l'Histoire des Faunes et la Stratigraphie du Tertiaire d'Europe. — Mém. Mus. Nat. Hist. Natur., N. S., Sér. C, 17, 1—295, 25 Abb., 15 Tab., 27 Taf., Paris 1966.
- THALER, L.: Rongeurs Nouveaux de l'Oligocène moyen d'Espagne. — Palaeovertebrata, 2 (5), 191—207, 9 Abb., Montpellier 1969.
- THENIUS, E.: Phylogenie der Mammalia. Stammesgeschichte der Säugetiere (einschließlich der Hominiden). — Handbuch der Zoologie, 8 (2), 722 S., 715 Abb., de Gruyter & Co., Berlin 1969.
- VIANEY-LIAUD, M.: Rongeurs de l'Oligocène moyen provenant de nouvelles fouilles dans les Phosphorites du Quercy. — Palaeovertebrata, 2 (5), 209—239, 16 Abb., Montpellier 1969.
- WILSON, R. W.: Early Miocene Rodents and Insectivores from Northeastern Colorado. — Univ. Kansas Paleont. Contr., Vertebrata, 7, 1—92, 131 Abb., Lawrence/Kansas 1960.
- WOOD, A. E.: A New Rodent from the Pliocene of Kansas. — J. Paleont., 10 (5), 392—394, 2 Abb., Menasha 1936.
- WOOD, A. E.: Rodentia. Part II in SCOTT, W. B. & JEPSEN, G. L.: The Mammalian Fauna of the White River Oligocene. — Trans. Amer. Philos. Soc., N. S. 28 (2), 153—269, 70 Abb., 11 Taf., Philadelphia 1937.
- WOOD, A. E.: Rodents from the Lower Oligocene Yoder Formation of Wyoming. — J. Paleont., 29 (3), 519—524, 1 Abb., Menasha 1955.
- WOOD, H. E. et al.: Nomenclature and Correlation of the North American Continental Tertiary. — Bull. Geol. Soc. Amer., 52, 1—48, 1 Tab., Rochester/N. Y. 1941.

Tafelerklärungen

Tafel 6

Fig 1a $\times 5,3$, alle anderen Figuren $\times 20$

- Fig. 1: *Adjidaumo minimus* (MATTHEW), li. UK mit J, P₄-M₂, AW 19.112.
Unter-Oligozän, Pipestone Springs/Montana.
a: Kiefer von labial, b: P₄-M₂ von oben
- Fig. 2: *Adjidaumo douglassi* BURKE, re. M_{1,3}, Holotypus, CM 1957.
Mittel-Oligozän, White Butte/North Dakota.
a: M_{1,3} von labial, b: M_{1,3} von oben (invers)
- Fig. 3—6: *Eomys cf. antiquus* (AYMARD). Mittel-Oligozän, Hoogbutsel.
3: re. D₄ (invers), RGM 149.068
4: re. P₄ (invers), RGM 149.065
5: li. M_{1,2}, RGM 149.069
6: re. M₃ (invers), RGM 149.070
- Fig. 7—11: *Eomys cf. antiquus* (AYMARD), Mittel-Oligozän, Montalban.
7: re. D₄ (invers), GJU-MO 730
8: li. P₄, GJU-MO 717
9: li. M_{1,2}, GJU-MO 719
10: re. M_{1,2} (invers), GJU-MO 726
11: re. M_{1,2} (invers), GJU-MO 724

- 12: re. $M_{1/2}$ (invers), GJU-MO 725
- 13: li. $M_{1/2}$, GJU-MO 718
- 14: li. $M_{1/2}$, GJU-MO 721
- 15: li. $M_{1/2}$, GJU-MO 720
- 16: li. $M_{1/2}$, GJU-MO 722
- 17: re. M_3 (invers), GJU-MO 727

Fig. 18—19: *Eomys cf. antiquus* (AYMARD). Mittel-Oligozän, Spaltenfüllung Bernloch.

18: re. $M_{1/2}$ (invers), BSM 1955 III 1566

19: li. $M_{1/2}$, BSM 1955 III 519

Fig. 20: *Eomys zitteli* SCHLOSSER, li. P_4-M_3 , BSM 1952 II 2201. Ober-Oligozän, Spaltenfüllung Gaimersheim.

Fig. 21: *Eomys zitteli* SCHLOSSER ? (vgl. FAHLBUSCH 1970, S. 77), li. P_4-M_3 , BSM 1939 XI 13. Ober-Oligozän, Spaltenfüllung Gaimersheim.

Tafel 7

Fig. 6a $\times$ 5,3, alle anderen Figuren $\times$ 20

Fig. 1— 6: *Adjidaumo minutus* (COPE). Mittel-Oligozän, Cedar Creek/Colorado.

1: re. P_4-M_2 ; a: von labial, b: von oben (invers); AMNH 5364

2: re. P_4-M_1 (invers), AMNH 5377

3: li. D_1-M_2 , AMNH 5383

4: li. P_4-M_2 , AMNH 5389

5: re. M_{1-2} (invers), AMNH 5371

6: re. UK mit P_4-M_2 , AMNH 5380; a: Kiefer von labial,
b: Zähne von labial, c: Zähne von oben

Tafel 8

alle Figuren $\times$ 20

Fig. 1— 6: *Eomys cf. antiquus* (AYMARD). Mittel-Oligozän, Hoogbutsel.

1: re. P^1 (invers), RGM 149.073

2: re. $M^{1/2}$ (invers), RGM 149.076

3: re. $M^{1/2}$ (invers), RGM 149.077

4: li. $M^{1/2}$, RGM 149.075

5: li. $M^{1/2}$, RGM 149.074

6: li. M^3 , RGM 149.078

Fig. 7—23: *Eomys cf. antiquus* (AYMARD). Mittel-Oligozän, Montalban.

7: re. D^1 (invers), GJU-MO 728

8: li. P^4 , GJU-MO 703

9: li. P^4 , GJU-MO 702

10: li. P^4 , GJU-MO 704

11: li. P^4 , GJU-MO 701

12: re. P^4 (invers), GJU-MO 705

13: re. P^4 (invers), GJU-MO 706

14: re. P^4 (invers), GJU-MO 707

15: re. $M^{1/2}$ (invers), GJU-MO 712

16: li. $M^{1/2}$, GJU-MO 709

17: re. $M^{1/2}$ (invers), GJU-MO 713

18: li. $M^{1/2}$, GJU-MO 710

- 19: re. $M^{1/2}$ (invers), GJU-MO 714
 20: li. $M^{1/2}$, GJU-MO 711
 21: li. $M^{1/2}$, GJU-MO 708
 22: re. $M^{1/2}$ (invers), GJU-MO 716
 23: re. $M^{1/2}$ (invers), GJU-MO 715
 Fig. 24: *Eomys zitteli* SCHLOSSER, re. P^1-M^3 (invers), BSM 1939 XI 14. Ober-Oligozän, Spaltenfüllung Gaimersheim.
 Fig. 25: *Adjidauino minutus* (COPE), li. P^1-M^3 von lingual. Mittel-Oligozän, Cedar Creek Colorado.

Tafel 9

Fig. 1a—b $\times 5,3$, alle anderen Figuren $\times 20$

- Fig. 1: *Leptodontomys oregonensis* SHOTWELL, re. UK mit P_4 , Holotypus, Pliozän. Mc Kay Reservoir/Oregon. a: Kiefer von oben, b: Kiefer von labial, c: P^4 von oben (invers).
 Fig. 2—4: *Leptodontomys quartzzi* (SHOTWELL). Ober-Miozän. Quartz Basin/Oregon.
 2: re. P_4-M_2 (invers.), Holotypus UOMNH 22.689
 3: re. $M_{1,2}$, UOMNH 22.688; a: von labial, b: von oben (invers.)
 4: li. $M_{1,2}$, UOMNH 22.619
 Fig. 5—10: *Leptodontomys* sp. Pliozän. Black Butte Oregon.
 5: li. $M_{1,2}$, UOMNH 25.284
 6: re. $M^{1/2}$ (invers), UOMNH 25.279
 7: li. $M^{1/2}$, UOMNH 25.282
 8: li. P^4 , UOMNH 24.852
 9: li. $M^{1/2}$, UOMNH 25.285
 10: li. $M^{1/2}$, UOMNH 24.849
 Fig. 11—15: *Leptodontomys* sp. Ober-Miozän. Giggenhausen.
 11: re. $M_{1,2}$ (invers), BSM 1952 XIV 275
 12: li. $M_{1,2}$, BSM 1952 XIV 299
 13: li. $M^{1/2}$, BSM 1952 XIV 298
 14: li. $M^{1/2}$, BSM 1952 XIV 139
 15: li. $M^{1/2}$, BSM 1952 XIV 137
 Fig. 16—19: *Leptodontomys* sp. Unter-Pliozän. Markt a. Inn.
 16: li. P^1 , BSM 1952 X 130
 17: re. P^4 (invers), BSM 1952 X 131
 18: li. $M_{1,2}$, BSM 1952 X 75
 19: li. $M^{1/2}$, BSM 1952 X 129
 Fig. 20: *Leptodontomys* sp., re. $M^{1/2}$ (invers), GJU-MA 5001. Manchones Spanien.
 Fig. 21—22: *Leptodontomys* sp. Ober-Miozän. Arroyo del Val Spanien.
 21: li. $M_{1,2}$, GJU-AR 6—3101
 22: li. $M^{1/2}$, GJU-AR 6—3102
 Fig. 23: *Leptodontomys* sp., li. P^4 , BSM 1951 XXVI 57. Alt-Pleistozän. Spaltenfüllung Schernfeld b. Eichstätt.

Tafel 10

Fig. 1a $\times 5,3$, alle anderen Figuren $\times 20$

- Fig. 1—5: *Pseudotheridomys hesperus* WILSON. Unter-Miozän. Quarry A, Logan Co., Colorado.
 1: re. UK mit J, P_4-M_2 , Holotypus, UKMNH 10.195; a: Kiefer von labial, b: P_4-M_2 von oben (invers).

2: li. P_4 , UKMNH 10.197

3: li. P_4 , UKMNH 10.199; a: von labial, b: von oben

4: li. P^4 , UKMNH 10.200; a: von lingual, b: von unten

5: re. $M^{1/2}$ (invers), UKMNH 10.201

Fig. 6—12: *Pseudotheridomys* cf. *parvulus* SCHLOSSER. Unter-Miozän. Spaltenfüllung Weißenburg 6.

6: li. P_4 , BSM 1961 XII 275

7: re. P_4 (invers), BSM 1961 XII 276

8: li. $M_{1/2}$, BSM 1961 XII 287

9: li. $M_{1/2}$, BSM XII 285

10: li. P^4 , BSM 1961 XII 306

11: re. $M^{1/2}$ (invers), BSM 1961 XII 322

12: li. $M^{1/2}$, BSM 1961 XII 318

Fig. 13—16: *Pseudotheridomys* *pagei* SHOTWELL. Ober-Miozän. Quartz Basin/Oregon.

13: re. P_4 - M_2 (invers), UOMNH 22.708; a: von labial, b: von oben

14: li. P_4 - M_1 , UOMNH 22.717; a: von labial, b: von oben

15: li. P^4 , UOMNH 22.720

16: re. $M^{1/2}$ (invers), UOMNH 22.710

Fig. 17: *Pseudotheridomys* *pagei* SHOTWELL, li. M^{2-3} , UOMNH 24.414. Ober-Miozän. Red Basin Quarry/Oregon.

Fig. 18—22: *Pseudotheridomys*-*Ligerimys*-Übergangsform, Morphotyp A. Mittel-Miozän. Spaltenfüllung Bissingen.

18: li. P_4 , BSM 1954 XVII 132

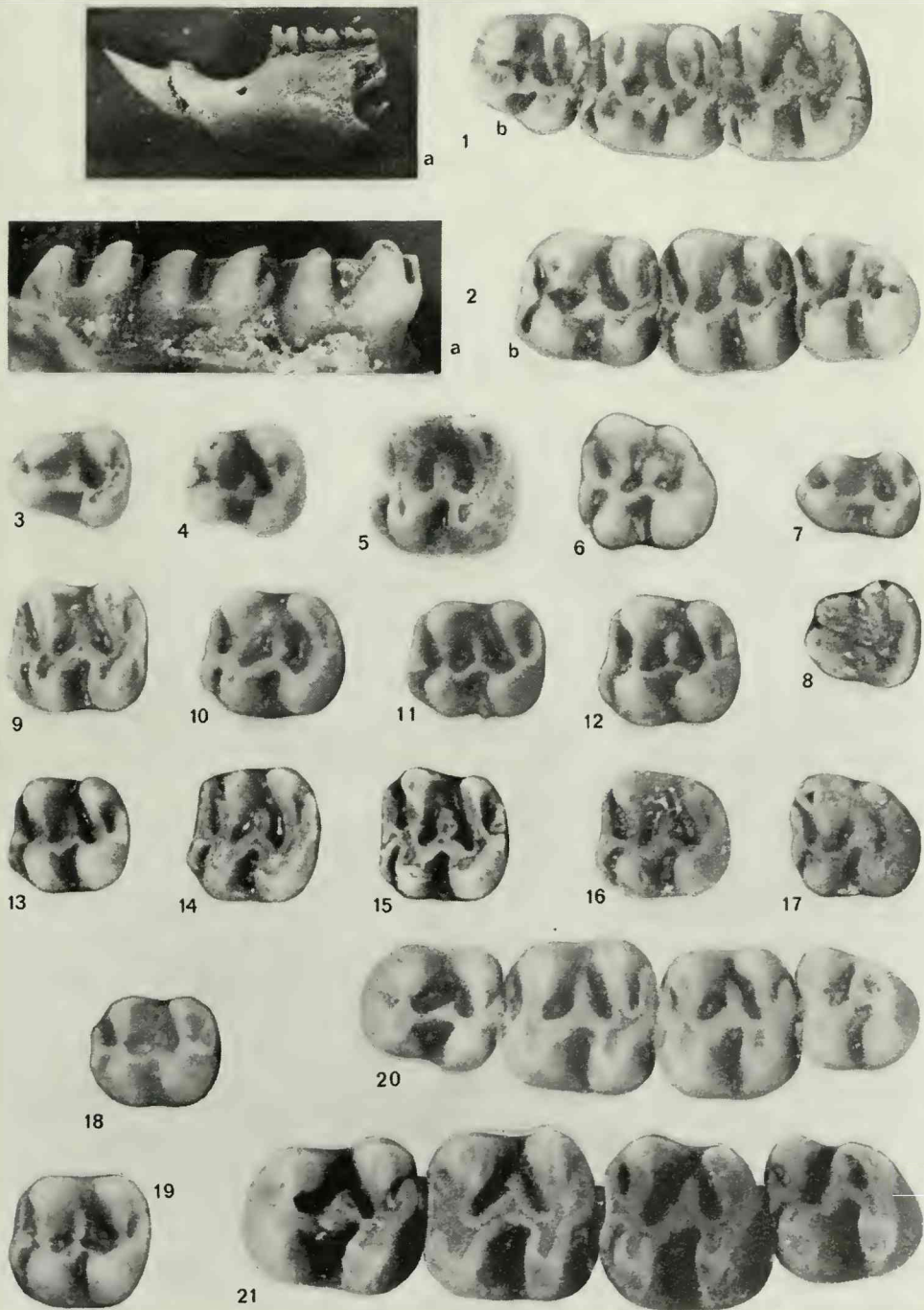
19: li. $M_{1/2}$, BSM 1954 XII 479

20: re. $M^{1/2}$ (invers), BSM 1954 XII 477

21: re. $M^{1/2}$ (invers), BSM 1954 XVII 2208

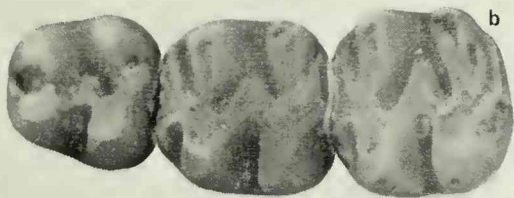
22: li. $M^{1/2}$, BSM 1954 XVII 753

Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 13, 1973





a

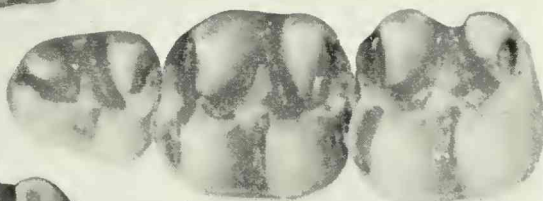


b

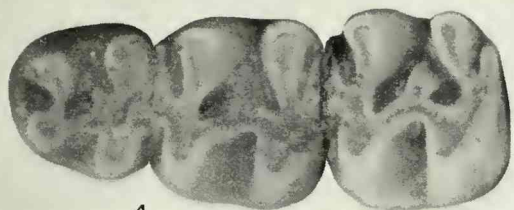
1



2



3



4



5



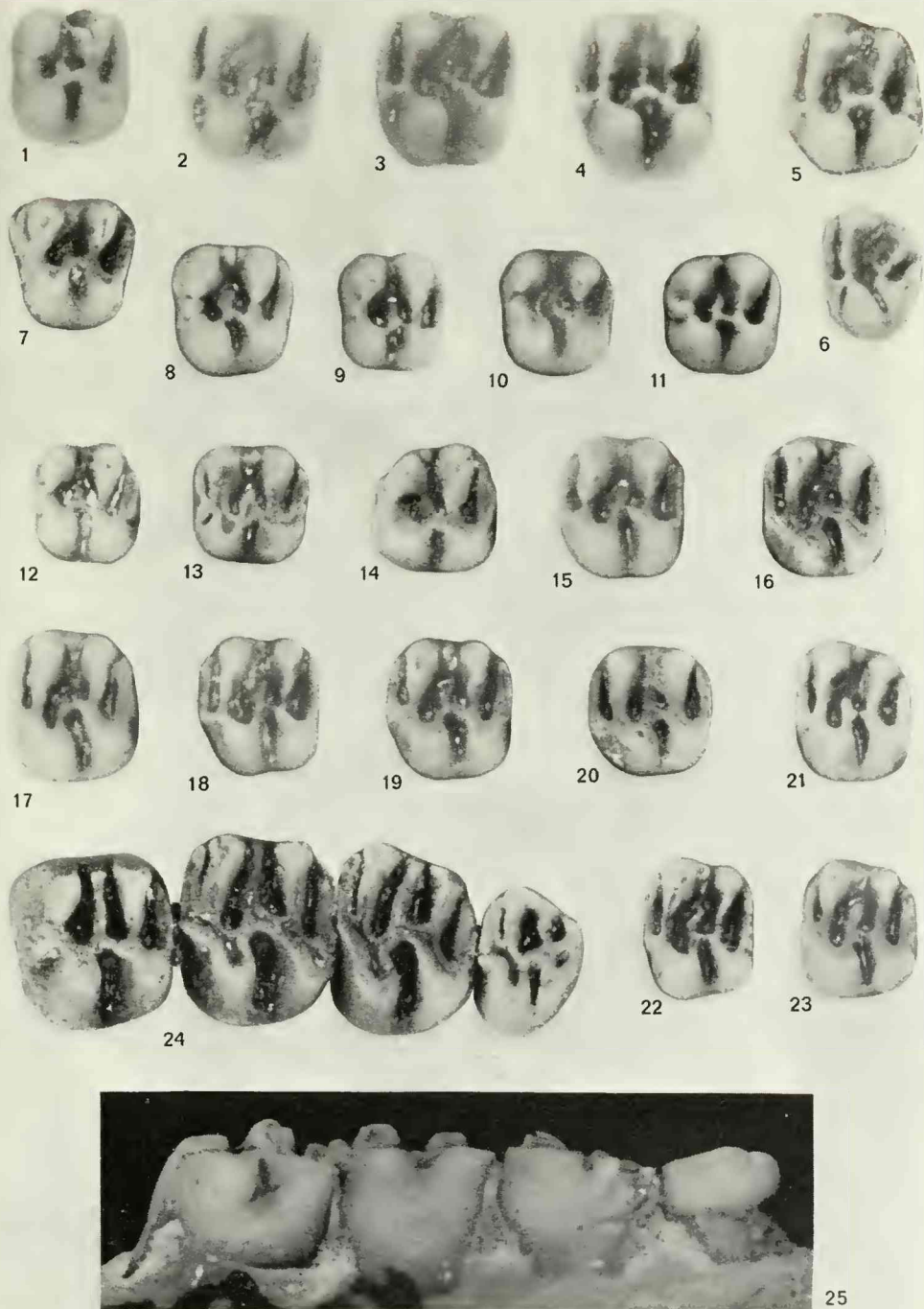
6a

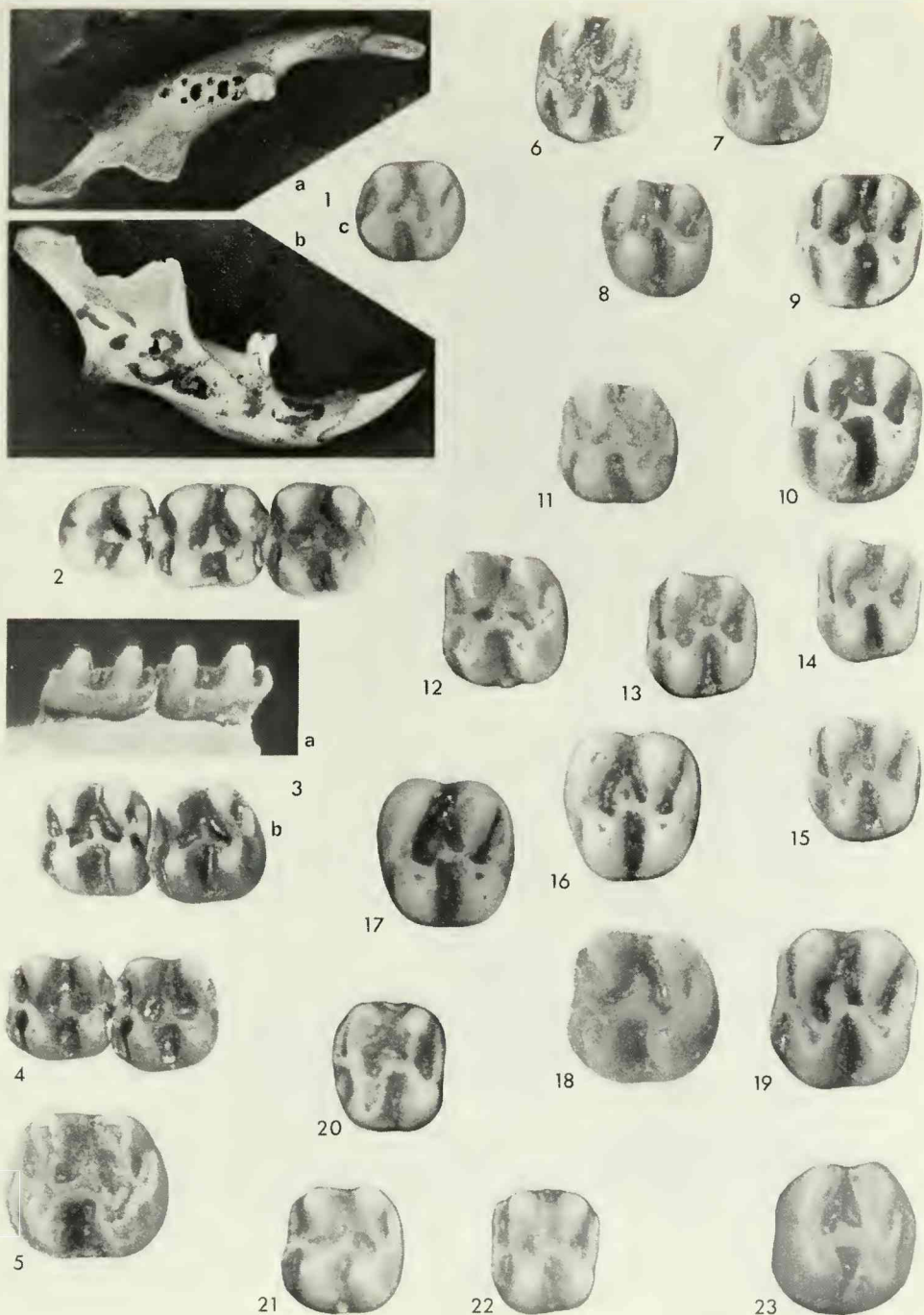
6a



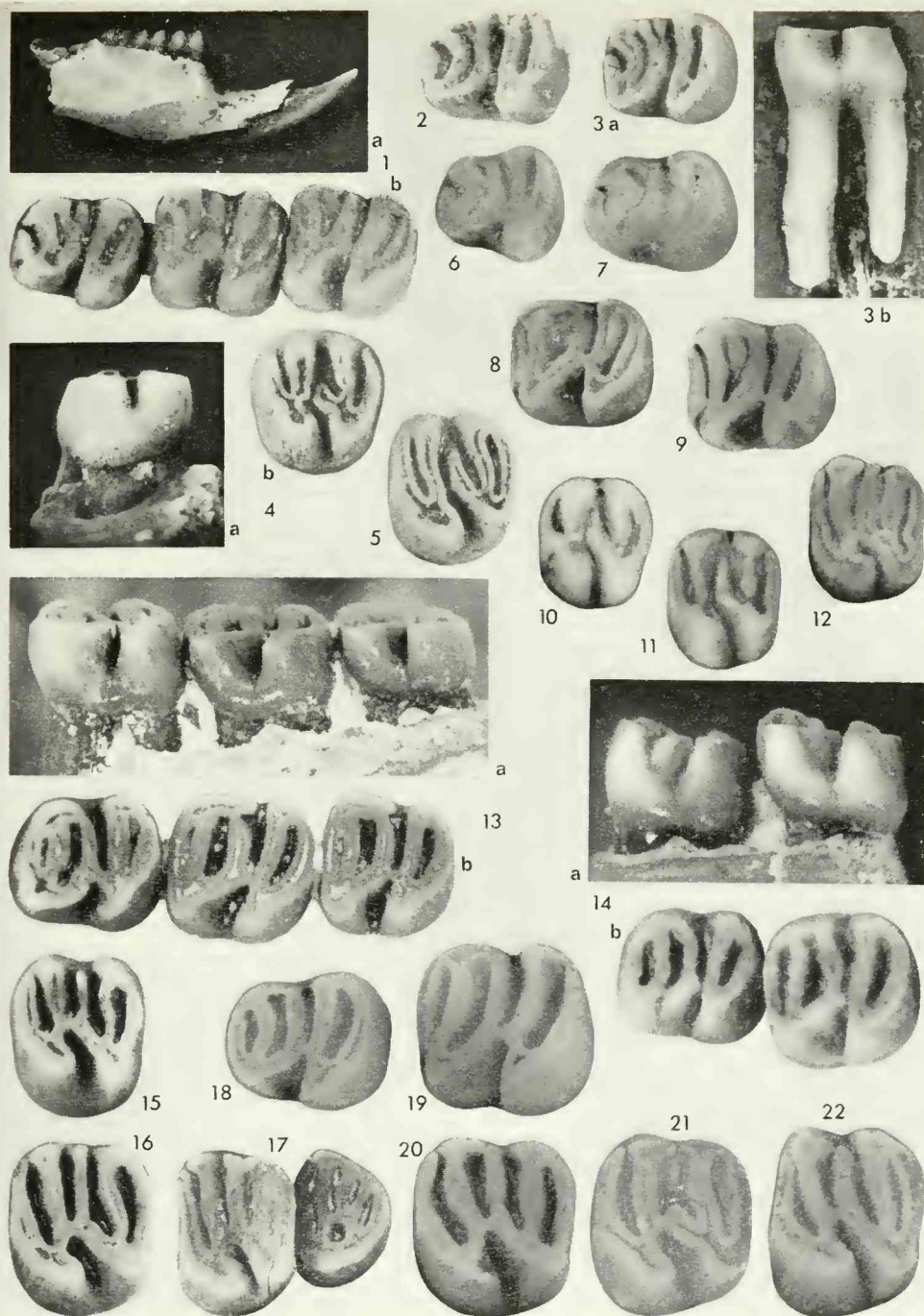
6b







itt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 13, 1973



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Histor. Geologie](#)

Jahr/Year: 1973

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Fahlbusch Volker

Artikel/Article: [Die stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen den Eomyiden \(Mammalia, Rodentia\) Nordamerikas und Europas 141-175](#)