

BAYERISCHE AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE

ABHANDLUNGEN · NEUE FOLGE, HEFT 150

NORBERT SCHMIDT-KITTLER

Odontologische Untersuchungen an
Pseudosciuriden (Rodentia, Mammalia)
des Alttertiärs

Mit 46 Textabbildungen, 8 Tabellen und zwei Kunstdrucktafeln

Vorgelegt von Herrn Richard Dehm
am 23. April 1971

MÜNCHEN 1971

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

ISBN 37696 25404
Druck: Buchdruckerei Gebr. Parcus, München
Printed in Germany

INHALTSVERZEICHNIS

Vorwort	5
I. Einleitung	7
1. Material und Methodisches	7
2. Die Beziehungen der Pseudosciuriden zu den Nachbarfamilien und ihre vertikale und horizontale Verbreitung	8
3. Allgemeine Charakteristik des Pseudosciuriden-Gebisses	9
II. Systematik	13
1. <i>Pseudosciurus</i> HENSEL 1856	13
1.1. <i>Pseudosciurus suevicus</i> HENSEL 1856	13
1.2. <i>Pseudosciurus praecedens</i> n. sp.	21
1.3. <i>Pseudosciurus A</i> n. sp.	28
2. <i>Sciuroides</i> MAJOR 1873	29
2.1. <i>Sciuroides siderolithicus</i> (PICHET & HUMBERT 1869)	29
2.2. <i>Sciuroides</i> aff. <i>siderolithicus</i> (PICHET & HUMBERT 1869)	34
2.3. <i>Sciuroides fontensis</i> (THALER 1966)	35
2.4. <i>Sciuroides A</i> n. sp.	35
2.5. <i>Sciuroides ehrensteinensis</i> n. sp.	37
3. <i>Suevosciurus</i> DEHM 1937	39
3.1. <i>Suevosciurus fraasi</i> (MAJOR 1873)	39
3.2. <i>Suevosciurus ehingensis</i> DEHM 1937	44
3.3. <i>Suevosciurus minimus</i> (MAJOR 1873)	47
4. <i>Treposciurus</i> nov. gen.	49
4.1. <i>Treposciurus mutabilis</i> n. sp.	50
4.1.1. <i>Treposciurus mutabilis mutabilis</i> n. sp. n. ssp.	50
4.1.2. <i>Treposciurus mutabilis helveticus</i> n. sp. n. ssp.	53
4.1.3. <i>Treposciurus</i> aff. <i>mutabilis</i> n. sp.	57
4.2. <i>Treposciurus intermedius</i> (SCHLOSSER 1884)	57
5. Die Beziehungen der beschriebenen Gattungen untereinander und ihre systematische Stellung innerhalb der Familie	59
5.1. Die Beziehungen zwischen den Gattungen <i>Pseudosciurus</i> , <i>Sciuroides</i> , <i>Suevosciurus</i> und <i>Treposciurus</i> nov. gen.	59
5.1.1. <i>Pseudosciurus</i>	60
5.1.2. <i>Sciuroides</i>	61
5.1.3. <i>Suevosciurus</i>	62
5.1.4. <i>Treposciurus</i> nov. gen.	62
5.2. Die Beziehungen der beschriebenen Gattungen zu den übrigen Gruppen der Familie Pseudosciuridae	63
5.2.1. Zur Frage der Unterteilung der Pseudosciuriden in zwei Subfamilien	63
5.2.2. Zur Eignung der Palatinum- und Gebißmerkmale für die Systematik der Pseudosciuriden	67
5.2.3. <i>Suevosciurus</i> , <i>Treposciurus</i> nov. gen. und <i>Protadelomys</i>	69
5.2.4. <i>Pseudosciurus</i> , <i>Adelomys</i> und <i>Paradelomys</i>	70
5.2.5. Die Stellung von <i>Sciuroides</i> innerhalb der Familie	71
5.2.6. Der „ <i>Sciuroides</i> “ <i>rütimeyeri</i> -Formenkreis in seiner Beziehung zur Gattung <i>Sciuroides</i>	72
5.3. Zur Frage der weiteren Untergliederung der Familie Pseudosciuridae	73

III. Das Schmelzleistensystem von <i>Pseudosciurus</i>	74
1. Die Grundelemente des Schmelzleistensystems	74
2. Die Variabilität der Schmelzleistenstrukturen	75
2.0.1. Die veränderliche Intensität der Schmelzmodellierung	76
2.0.2. Verzweigungen und Anastomosen	76
2.0.3. Variationsmöglichkeiten durch wechselnde Richtung der Leisten	76
3. Methodische Überlegungen zur Erfassung der Schmelzleistenstrukturen	77
3.1. Die Vergleichbarkeit der Strukturelemente	77
3.2. Die Behandlung von Systemen zusammenhängender Leisten	78
3.3. Die Rangordnung der Leisten	80
3.4. Die Indizierung des Verzweigungssystems	81
3.5. Einige besondere Arbeitsvorschriften	83
3.6. Kritik der Methode	85
3.7. Die Merkmalstabellen der Schmelzleistenmuster	85
4. Auswertung der Strukturanalyse	86
4.1. Die Eignung des Materials	86
4.2. Zur Darstellungsform des Merkmalsvergleichs	89
4.3. Die Abwandlung des Schmelzleistenmusters innerhalb der Maxillar- und Mandibularreihen am Beispiel der Fauna von Herrlingen	90
4.4. Strukturunterschiede zwischen den Prämolaren und Milchmolaren	94
4.5. Strukturverschiebungen des Zahnleistenmusters beim Vergleich der Populationen untereinander	96
IV. Phylogenie	102
1. Die Gebißentwicklung von <i>Pseudosciurus</i>	102
1.1. Phylogenetische Größenzunahme	102
1.2. Die Entwicklungsstadien der Kronenmorphologie	102
1.3. Die Merkmalsverschiebungen innerhalb des Zahnleistensystems	105
1.4. Die Deutung der Strukturänderungen im Laufe der <i>Pseudosciurus</i> -Entwicklung	107
2. Die phylogenetische Deutung der <i>Suevosciurus</i> -Funde	108
3. Die Abstammungsverhältnisse innerhalb der Familie Pseudosciuridae	110
3.1. Der Merkmalsbestand der Ausgangsgruppe und die neuerworbenen Strukturen	111
3.2. Die Differenzierung des Maxillargebisses	112
3.2.1. Die drei Entwicklungsrichtungen im Bereich der Innenbucht	112
3.2.2. Die beiden im Bereich der hinteren Haupthügel beschrifteten Entwicklungsrichtungen	112
3.2.3. Die Entwicklung des oberen Prämolaren und des Milchmolaren	114
3.3. Die Differenzierung der unteren Zähne	115
3.4. Die phylogenetische Stellung der Gattungen <i>Pseudosciurus</i> , <i>Suevosciurus</i> , <i>Sciuroides</i> und <i>Treposciurus</i> nov. gen. innerhalb der Familie Pseudosciuridae	116
3.4.1. <i>Treposciurus</i> und <i>Suevosciurus</i> , die Vertreter der „konservativen“ Linie der Pseudosciuriden-Entwicklung	116
3.4.2. <i>Pseudosciurus</i> und <i>Sciuroides</i> als Zugehörige des „progressiven“ Zweiges der Pseudosciuriden-Entwicklung	118
V. Stratigraphie	121
VI. Ökologie	125
VII. Zoogeographie	128
Zusammenfassung der Ergebnisse	129
Literaturverzeichnis	132
Tafeln 1–2	

VORWORT

Die Pseudosciuriden und insbesondere die Gattung *Pseudosciurus* gehören zu den am häufigsten belegten fossilen Säugetieren in Süddeutschland. Es ist daher nicht verwunderlich, daß die Funde in der vergangenen Zeit bereits wiederholte Male zum Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen gemacht wurden. Eine erste Bearbeitung stammt von HENSEL (1856). Weitere Erforschungen erfolgten durch MAJOR (1873), SCHLOSSER (1884), DIETRICH (1929) und DEHM (1937). Stets suchten diese Autoren zugleich den Zusammenhang mit den Pseudosciuriden-Funden Frankreichs und der Schweiz herzustellen, welche sich von den Vertretern Süddeutschlands in mancher Hinsicht unterschieden.

Einen erneuten Anlaß, das Pseudosciuriden-Thema in Angriff zu nehmen, boten die reichen Fundmaterialien, die in jüngerer Zeit durch die Entdeckung weiterer alttertiärer Spaltenfüllungen in Süddeutschland in die Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München gelangt waren. Von dem Direktor dieser Sammlung, Herrn Prof. Dr. R. DEHM, wurde mir im Juli 1966 die Aufgabe der Neubearbeitung übertragen.

Im Verlauf der Untersuchungen, welche bei den Gattungen *Pseudosciurus* und *Suevosciurus* ihren Ausgang nahmen, wurden neue alttertiäre Spaltenfüllungen in der Schwäbischen und Fränkischen Alb entdeckt. Insbesondere der Fund von Ehrenstein 1, der eine von den übrigen süddeutschen Spalten stark abweichende Pseudosciuriden-Fauna enthielt (N. SCHMIDT 1969), führte zu einer Erweiterung des Themas. Reisen zu den Museen und Instituten in Basel, Lausanne, Montpellier, Lyon, Tübingen und Stuttgart-Ludwigsburg begünstigten außerordentlich den Gang der Arbeiten. Aus Basel, Lausanne, Genf, Tübingen, Stuttgart-Ludwigsburg und Erlangen konnten zusätzliche Pseudosciuriden-Materialien zur Bearbeitung oder zum Vergleich entliehen werden. Außerdem wurde es durch die Reisen möglich, sämtliche bis einschließlich 1966 bekanntgemachten, noch vorhandenen oder verfügbaren Typen und Originale zu studieren. Dennoch wurde die vorliegende Neubearbeitung durch Einvernehmen mit Monsieur J. L. HARTENBERGER, Montpellier, welcher die Bearbeitung der französischen Pseudosciuriden-Funde durchführt, nicht auf die ganze Familie ausgeweitet, sondern auf die in Süddeutschland vorkommenden Gattungen beschränkt. Um deren systematische und phylogenetische Stellung innerhalb der Familie zu klären, wurde, unbeschadet dessen, von der gesamten, bisher bekanntgemachten Pseudosciuriden-Literatur ausgegangen.

Meinem sehr verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. R. DEHM, danke ich herzlichst für die Anregung zu der vorliegenden Arbeit, für seine stets rege Anteilnahme am Fortgang der Untersuchungen sowie für die zahlreichen wertvollen Fingerzeige und Ratschläge im Institut und auf gemeinsamen Exkursionen. Ihm gilt auch mein besonderer Dank für seine Bemühungen um finanzielle Unterstützung der Untersuchungen.

Bei Herrn Privatdozent Dr. V. FAHLBUSCH möchte ich mich ganz ausdrücklich für die wertvolle Hilfe bedanken, die er mir bei der Einarbeitung in die Säugetierpaläontologie sowie durch Einweisung in die Schlamm- und Aufbereitungsverfahren von Spaltenmaterial gewährte. Stets war er auch unter Zeitopfern gerne bereit, mich mit Hinweisen und Auskünften zu unterstützen.

Herrn Dr. H. K. ZÖBELEIN bin ich für die Hilfe bei der Beschaffung der erforderlichen Literatur und außerdem für die Mitteilung von Erfahrungen aus der Molasse-Stratigraphie zu Dank verpflichtet. Herrn Prof. Dr. H. HAGN danke ich für nützliche Hinweise zur Orientierung in der neuesten Oligozän-Stratigraphie.

Dank schulde ich ferner den Direktoren und Verwaltern der Institute und Museen, die mir für die Bearbeitung der Pseudosciuriden Typen und Originale sowie unveröffentlichtes Fundmaterial zur Ansicht zugänglich machten bzw. durch Leihnahme überließen: Herrn Dr. J. HÜRZELER, Basel; Herrn Dr. M. WEIDMANN, Lausanne; Herrn Dr. G. DE BEAUMONT, Genf; Herrn Dr. L. THALER, Montpellier; Herrn Prof. Dr. F. HELLER, Erlangen; Herrn Prof. Dr. F. WESTPHAL, Tübingen; Herrn Prof. Dr. H. TOBIEN, Mainz; Herrn Dr. K. D. ADAM, Ludwigsburg.

Bedanken möchte ich mich auch bei Herrn Dr. O. FEJFAR für seine Ratschläge bei der Fertigstellung der Textabbildungen sowie bei Herrn M. DRESSLER für seine Unterstützung bei den Photoarbeiten. Für zahlreiche fachliche Diskussionen und die daraus entstandenen Anregungen danke ich Herrn Dr. G. SCHAIRER und Herrn Dr. C. KLÖREN.

Danken möchte ich nicht zuletzt auch der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die Gewährung eines Stipendiums während der gesamten Zeit der Untersuchungen.

I. EINLEITUNG

1. Material und Methodisches

In der vorliegenden Arbeit kamen 384 Kiefer und 3251 Einzelzähne aus Süddeutschland, 5 Kiefer und 23 Zähne aus Mormont-Eclépens sowie 7 Kiefer aus Quercy zur Untersuchung. Nahezu das gesamte untersuchte süddeutsche Zahn- und Kiefermaterial stammt aus Spaltenfüllungen. Lediglich 2 Einzelzähne wurden aus einem Kohleflöz der Bayerischen Faltenmolasse, also horizontiert, geborgen. Zur eindeutigen Kennzeichnung verschiedener Spaltenfaunen aus dem gleichen engeren Fundbereich oder demselben Steinbruch wurden bereits in den Veröffentlichungen früherer Autoren gelegentlich arabische Zahlen zum Fundortnamen hinzugefügt. Diese Verfahrensweise wird im folgenden, entsprechend einem Vorschlag von DEHM & FAHLBUSCH (1970) generell auf alle Spalten angewendet. Dabei werden die Fundbereiche, soweit möglich, nach Gemarkungen von Gemeinden unterschieden. In diesem Sinne erhält jeweils der erste Spaltenfund eines Fundbereiches die arabische Zahl 1 zu dem Fundortnamen hinzu und jede weitere dementsprechend eine laufende Nummer.

Gelegentlich sind zwei verschiedenalttrige Faunen in ein und dieselbe Spalte gelangt, wie dies für Ehrenstein 1 bereits gesichert ist (N. SCHMIDT 1969) und für Bernloch 1 in der vorliegenden Arbeit (S. 123) nachgewiesen wird. Falls bzw. soweit in solchen Fällen eine nachträgliche Trennung der verschiedenen Lebensgemeinschaften möglich ist, wird hier für ihre Kennzeichnung der Zusatz eines Buchstabens in Klammern zu der arabischen Kennzahl der Spalte vorgeschlagen. Für die eben genannten Spaltenfüllungen ergeben sich dadurch die Bezeichnungen Ehrenstein 1 (A) für die ältere und Ehrenstein 1 (B) für die jüngere Faunenkomponente. Im gleichen Sinne kann auch zwischen Bernloch 1 (A) und Bernloch 1 (B) unterschieden werden.

Die untersuchten Stücke werden in folgenden Museen aufbewahrt:

Musée Géologique de Lausanne;

Muséum d'Histoire Naturelle de Genève;

Naturhistorisches Museum Basel;

Museum des Instituts für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen;

Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle Ludwigsburg;

Sammlung des Geologischen Institutes der Universität Erlangen-Nürnberg;

Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München.

Der Kürze halber ist bei den abgebildeten Exemplaren zusammen mit der Inventarnummer nur der Ort und nicht der Name des betreffenden Museums angegeben.

Die Einzelzähne wurden mit einem Leitz-Stereomikroskop unter Zuhilfenahme eines Okularmaßstabes bei 20facher bzw. 40facher Vergrößerung gemessen. Die Längenmaße der Zahnreihen wurden mit dem Okularmaßstab eines Wild-Mikroskops bei 8facher Vergrößerung ermittelt. In Abb. 2 sind die Meßstrecken für die Zahnlangen und Zahnbreiten eingetragen. Sie gelten für alle Zähne der Kieferreihen. Von den drei gemessenen Breiten der unteren Zähne wurde in den Längen-Breiten-Diagrammen stets die Breite zwischen den Höckerpaaren verwendet. Sie läßt sich jeweils am genauesten ermitteln und erlaubt

außerdem einen objektiveren Vergleich der Dimensionsverschiebungen innerhalb der Zahnreihen selbst, da sie von der besonderen Gestalt der Zähne unabhängig ist. Die Exemplare ein und derselben Kieferreihe sind in den Diagrammen durch Gerade miteinander verbunden.

Da unter den Einzelzähnen die ersten und zweiten Molaren meist nicht sicher auseinandergehalten werden können, steht für sie in diesen Fällen das Symbol $M^{1,2}$ bzw. $M_{1,2}$.

Die Zeichnungen der Zähne wurden nach den Originalen mit Hilfe eines Wild-Zeichenspiegelmikroskops gefertigt. Zur Verbesserung der Vergleichsmöglichkeiten sind in den Abbildungen und Tafeln verschiedentlich Einzelzähne oder Kiefer spiegelbildlich wiedergegeben. Dies ist an den entsprechenden Stellen jeweils besonders vermerkt.

Bei den Synonymievermerken zu den im systematischen Teil beschriebenen Arten ist diejenige Literatur angegeben, in welcher die betreffenden Spezies abgebildet oder besprochen wurden. Bloße Erwähnungen sind nicht berücksichtigt.

2. Die Beziehung der Pseudosciuriden zu den Nachbarfamilien und ihre vertikale und horizontale Verbreitung

Die zu der Familie der Pseudosciuridae gestellten alttertiären Nagerformen bilden in ihren Merkmalen eine sehr primitiv anmutende Gruppe. Sie haben ihren Platz zwischen den noch ursprünglicher gestalteten Paramyiden einerseits und den bereits evoluierten Theridomyiden andererseits. Von den ebenfalls sehr niederkronigen Paramyiden unterscheiden sie sich im Gebiß vor allem durch den Besitz eines Nachjochs an den unteren Zähnen und durch die Eigenständigkeit und kräftige Ausbildung des Hypoconus an den oberen Zähnen. Von dem mehr oder weniger hypselodonten Theridomyiden-Formenkreis differieren die Pseudosciuriden durch ihr Festhalten am niederkronigen Zahntyp und die Bunodontie der Höcker. In mancher Hinsicht, und vor allem auch in der Ausbildung des Gebisses, kommt den Pseudosciuriden eine vermittelnde Rolle zwischen den genannten Nachbarfamilien zu, worauf besonders STEHLIN hinwies (STEHLIN & SCHAUB 1951).

Auch in ihrem stratigraphischen Auftreten nehmen die Pseudosciuriden eine vermittelnde Stellung ein. Die ersten Vertreter sind aus dem Mitteleozän bekannt. Ihren größten Formenreichtum erreichte die Familie an der Wende vom Eozän zum Oligozän, also zu einer Zeit, als die Paramyiden bis auf wenige Vertreter erloschen und die Theridomyiden noch nicht zu ihrer vollen Entfaltung gelangt waren. Bereits im Laufe des Unteroligozäns nahm die Artenzahl zugunsten weniger individuenreicher Formen wieder ab, deren letzte Nachkommen im höheren Mitteloligozän ausstarben (vgl. V und Tab. 8, S. 124). Während der gesamten Dauer ihres Auftretens bleiben die Funde im wesentlichen auf den französischen, den Schweizer und den süddeutschen Raum beschränkt, wobei Nordspanien und Südengland als Randgebiete hinzukommen. In Abb. 1 ist eine Skizze der Fundverteilung der Pseudosciuriden von Süddeutschland wiedergegeben.

Entsprechend dem derzeitigen Kenntnisstand umfaßte die Familie während ihrer Lebensdauer nicht mehr als acht Gattungen. Als eine fragliche Untergruppe wurde durch TOBIEN (1954), wenngleich mit Vorbehalten, das Genus *Masillamys* hinzugefügt. Nach Schädeluntersuchungen von HARTENBERGER (1968) muß diese Gattung von den Pseudosciuriden abgetrennt werden. Nach den Gebißmerkmalen nähert sich *Masillamys*, vor allem durch das Fehlen eines echten Hypoconus an den Maxillarzähnen, an die Paramyiden an.

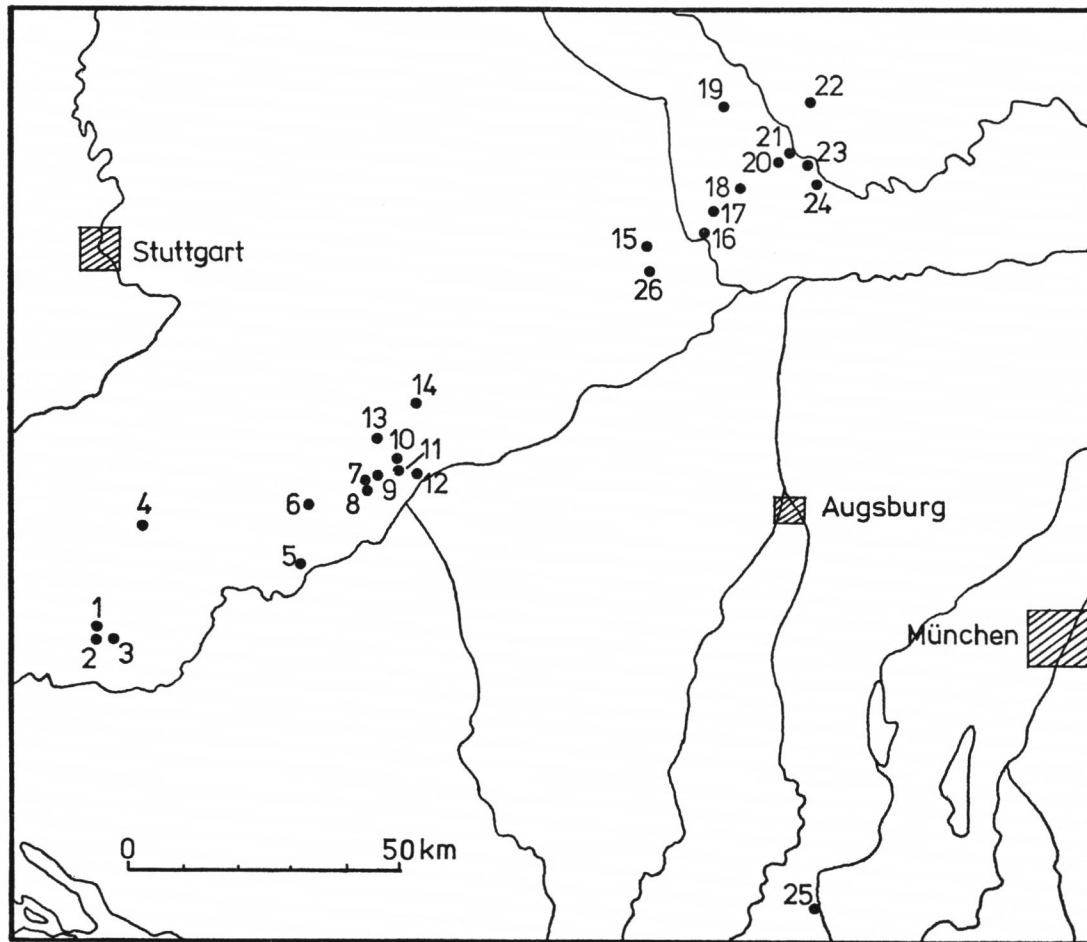


Abb. 1. Übersichtsskizze der geographischen Verteilung der Pseudosciuriden-Fundstellen in Süddeutschland. Die Zahlen stehen für folgende Fundorte:

1 Veringenstadt	10 Mähringen	19 Heidenheim i. Mfr.
2 Vehringendorf	11 Unterer Eselsberg	20 Möhren
3 Hochberg	12 Örlinger Tal	21 Treuchtlingen
4 Bernloch	13 Tomerdingen	22 Weißenburg i. B.
5 Ehingen	14 Weidenstetten	23 Grafenmühle bei Pappenheim
6 Schelklingen	15 Mönchsdeggingen	24 Solnhofen
7 Herrlingen	16 Ronheim	25 Echelsbacher Brücke
8 Arnegg	17 Huisheim	26 Burgmagerbein
9 Ehrenstein	18 Wolferstadt	

3. Allgemeine Charakteristik des Pseudosciuridengebisses

Um die nachfolgenden Artbeschreibungen zu entlasten, soll ein Überblick über die den Pseudosciuriden gemeinsamen Gebißmerkmale an den Anfang gestellt werden. Er betrifft den allgemeinen Bauplan der Zähne sowie dessen Abwandlung innerhalb der Kieferreihen. Bei der Benennung der Kronenelemente wird von den Nomenklaturvorschlägen von A. E. WOOD & W. WILSON (1936) ausgegangen. Die für die Beschreibung der Schmelzleistenstrukturen von *Pseudosciurus* notwendigen zusätzlichen Bezeichnungen werden im Teil III gesondert eingeführt.

Die Zahnreihen der Pseudosciuriden umfassen im Unter- sowie im Oberkiefer drei Molaren und einen Prämolare. Dabei geht dem Prämolare zum Teil ein im wesentlichen gleichgestalteter Milchmolar voraus. Bei Pseudosciurus und Sciuroides findet sich vor dem vierten oberen Milchmolar gelegentlich noch eine kleine Alveole des D³. Sie wird beim Nachschieben des Dauerzahnes resorbiert (vgl. hierzu S. 18 und 34). Der einheitliche Bautyp der Pseudosciuridenzähne kommt an den ersten und zweiten Molaren am deutlichsten zum Ausdruck und wird daher in erster Linie an ihnen dargestellt. Der Prä- bzw. Milchmolar als vorderster Zahn der Kieferreihe sowie der dritte Molar als letzter der Serie zeigen entsprechend ihrer exponierten Stellung gewisse Modifizierungen.

Obere Zahnreihe: Die ersten und zweiten oberen Molaren stimmen morphologisch so weitgehend überein, daß sie hier und auch im weiteren Verfolg der Beschreibung zusammen betrachtet werden können. Ihr Umriß entspricht im wesentlichen einem Quadrat mit gerundeten Ecken. Bei verschiedenen Formen ist er quer zur Kieferlänge etwas gestreckt und damit zum Rechteck umgebildet. Der Grundplan der Krone ist vierhügelig, wobei jeweils die Außenhöcker etwas höher und der Zahnwand mehr genähert erscheinen als die Innenhöcker. Letztere sind gegenüber den Außenhügeln stets ein wenig nach vorne versetzt. Jeder der vier Haupthöcker weist auf seinem vorderen und hinteren Abhang eine mehr oder minder deutlich ausgeprägte Vorder- bzw. Hinterkante auf, die im folgenden auch als Vorderarm bzw. Hinterarm bezeichnet wird. Die nach vorne gerichteten Arme der beiden Vorderhöcker und die Hinterarme der beiden rückwärtigen Höcker setzen sich jeweils in ein Vorder- respektive Schlußzingulum fort. Die Begrenzung der Krone gegenüber der labialen Zahnwand wird zwischen den Außenhöckern durch den Paracon-Hinterarm und den Metacon-Vorderarm gebildet. Sie treten nur bei Pseudosciurus miteinander in direkte Beziehung und sind bei den übrigen Gattungen durch ein Mesostyl voneinander getrennt. Im Bereich der Innenhöcker kommt kein entsprechender Abschluß zustande, vielmehr dringt die Innenwand mehr oder weniger weit in die Krone ein und bildet dabei eine zwischen Protocon und Hypocon eingesenkte Innensynklinale. Der Abschluß der Innenbucht zur Kronenmitte hin ist durch den Protocon-Hinterarm und durch den Hypocon-Vorderarm gegeben und bei den verschiedenen Pseudosciuridenformen recht unterschiedlich. Von den vier Haupthügeln treten die beiden vorderen sowie die beiden hinteren durch Quergrate miteinander in Beziehung oder sie werden durch Zwischenhöcker voneinander geschieden, wobei zwischen den zwei Ausbildungstypen alle Übergänge möglich sind. In allen Fällen kommt durch den Zusammenhang der beiden Höckerpaare eine Gliederung der Krone in drei Quertäler zustande: Als zentrale Einsenkung findet sich zwischen den vier Haupthügeln ein trogförmiges mittleres Quertal. Es wird im folgenden auch als „Kronenmittelfeld“ bezeichnet. Das vordere Quertal ist zwischen den Vorderhügeln und dem Vorderzingulum rinnenförmig eingetieft, das hintere Quertal ist ebenso schmal und erstreckt sich zwischen den Hinterhöckern und dem Schlußzingulum.

Durch die bereits beschriebenen, über die Haupthügel ziehenden Kanten und ihre Verbindung zum Vorder- bzw. Schlußzingulum entsteht ein nahezu geschlossener, um die Krone laufender Gratsaum. Er schließt die Querjoche, die Quertäler und die zentral gerichteten Abhänge der Haupthöcker zwischen sich ein. Dieses Areal zeigt verschiedentlich ein gerunzeltes oder sogar bis zur Leistenbildung erhobenes Schmelzrelief. Die außerhalb dieses Areals gelegenen Teile der Krone, das sind die Kronenwände und die nach außen gerichteten Abhänge der Haupthügel, zeigen stets glatte Schmelzoberfläche.

Das an den ersten und zweiten Maxillarmolaren aufgezeigte Grundschema findet sich an den oberen Prä- und Milchmolaren wieder und zeigt sich lediglich durch das Hinzutreten eines vor dem Paracon gelegenen, unterschiedlich deutlichen Vorderlobus verändert.

Der dritte obere Molar zeichnet sich gegenüber seinen vorderen Nachbarn durch weitgehende oder vollständige Reduktion der Hinterhügel aus. Der Kronenumriß ist außerdem nach hinten halbkreisförmig gerundet oder stumpf dreieckig abgestutzt.

Untere Zahnreihe: Die ersten und zweiten Molaren sind, wie alle Mandibularzähne, in Richtung der Kiefererstreckung verlängert. Außen- und Innenwand verlaufen einander etwa parallel gerichtet und gerade gestreckt oder etwas zur Krone einwärts geschwungen. Sie lenken in weicher Rundung zur vorderen bzw. hinteren Zahnwand um. Während die Krone nach vorne zu gerade abgeschnitten wird oder mäßig ausschwingt, ist ihr Hinterland halbkreisförmig ausgebogen. Von den vier Haupthöckern sind die Innenhügel höher und sitzen dem Zahnrand mehr genähert als die Außenhügel. Zudem zeigen sie sich gegenüber diesen deutlich nach vorne versetzt. Dabei ist von den Innenhügeln stets der vordere höher als der hintere.

Entsprechend den Verhältnissen an den Maxillarzähnen gehen von den Haupthöckern Vorder- und Hinterkanten aus, wobei jedoch die Vorderkanten stets schwächer ausgebildet sind und steiler von den Höckerspitzen absteigen als die Hinterkanten. Analog den oberen Molaren setzen sie sich in ein Schluß- und ein Vorderzingulum fort. Zwischen den Innenhöckern wird die linguale Begrenzung der Krone durch den Metaconid-Hinterarm und den Entoconid-Vorderarm gebildet. Zwischen den Außenhöckern dringt eine geräumige Außenbucht bis zu einem Drittel der Zahnbreite gegen die Kronenmitte vor, von welcher sie jedoch durch den verlängerten Protoconid-Hinterarm abgetrennt ist. Dieser zieht, meist mit Unterbrechungen, bis in die Nachbarschaft des Hypoconids vor und bildet dadurch einen mehr oder weniger ausgeprägten Längsgrat. Häufig zeigt sich der Grat vor dem Hypoconid durch eine Mesoconidknospe verstärkt. Die Hypoconid-Vorderkante ist demgegenüber häufig ganz zurückgebildet. Anderenfalls steigt sie steil nach vorne außen zum labialen Zahnrand ab.

Bei dem überwiegenden Teil der Pseudosciuriden sind die beiden vorderen und ebenso die beiden hinteren Haupthügel durch gut erkennbare Querjoche miteinander verbunden, was eine Gliederung der Krone in drei Quertäler zur Folge hat: Das mittlere davon ist zwischen die vier Haupthügel eingesenkt, sehr ausgedehnt und von nahezu quadratischer Umgrenzung. Das hintere Quertal hat halbmondförmige Gestalt, währenddessen das vordere meist nur als schmale Rinne existiert oder nahezu ganz zurückgebildet ist. Entsprechend den oberen Zähnen wird auch am Mandibularzahn durch die Vorder- und Hinterkanten der Haupthöcker sowie das Vorder- und Schlußzingulum ein geschlossenes Kronenareal eingesäumt, dessen Oberfläche zum Teil kräftige Schmelzrunzelung zeigt.

Der vierte untere Prämolare sowie der D_4 differieren gegenüber den ersten und zweiten Molaren in einigen charakteristischen Punkten: Der Zahnumriß verschmälert sich nach vorne zu deutlich. Das Vorderende der Krone ist dabei leicht zugespitzt und gerundet. Vorderzingulum und vorderes Quertal sind völlig reduziert. Das Protoconid verliert gegenüber dem kräftigen Metaconid meist an Bedeutung und kann fast ganz zurückgebildet sein. Zum Teil verschmilzt es auch mit dem Metaconid zu einem einzigen massiven Vorderhügel.

Am dritten unteren Molaren hat die hintere Kronenhälfte gegenüber den vorderen Nachbarn eine Verlängerung erfahren. Demgemäß ist auch das hintere Quertal mehr vergrößert. Die beiden Hinterhöcker bleiben sehr niedrig und haben über ein wulstartiges, bogenförmig nach hinten ausschwingendes Schlußzingulum miteinander Verbindung. Das Nachjoch ist stets schwächer als das Vorjoch und zum Teil völlig verwischt.

An der oberen Zahnreihe wie auch am Unterkiefer läßt sich ein allgemeiner Trend zur Erhöhung des Kronenreliefs vom dritten Molar zum Prämolare feststellen. Er betrifft

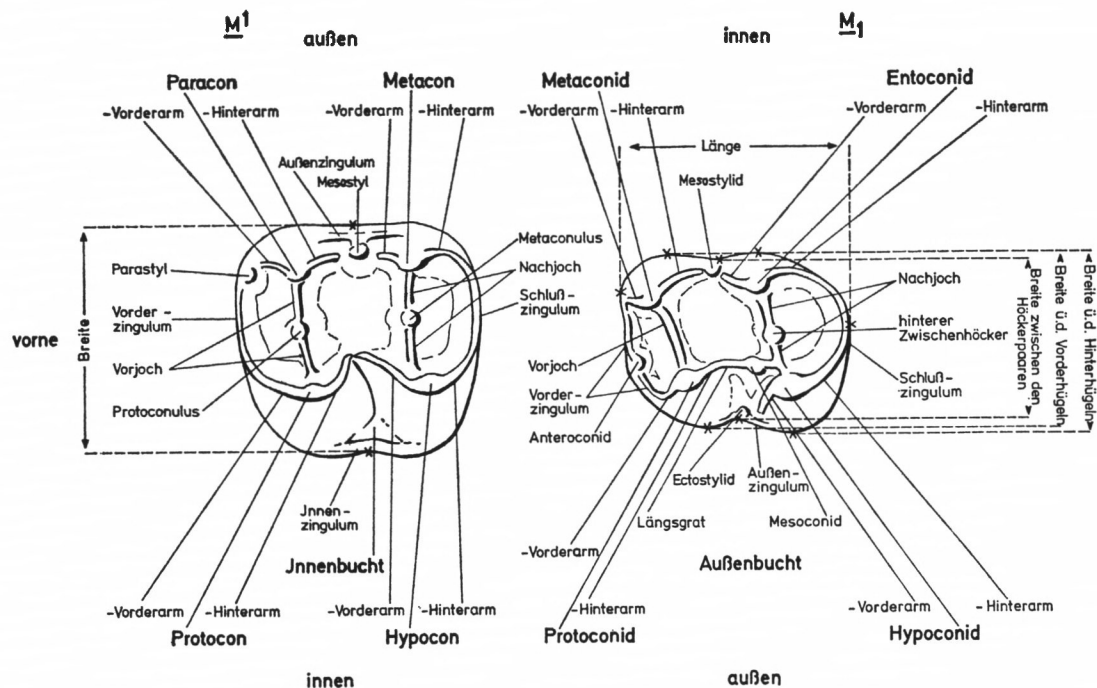


Abb. 2. Schematische Darstellung eines oberen und unteren linken Pseudosciuriden-Molaren mit den Bezeichnungen der Kronenelemente und den Meßstrecken.

gleichermaßen Höcker und Grate und gilt nur nicht für das Mesoconid der unteren Zähne. Dieses zeigt genau die umgekehrte Tendenz, indem es vom P₄ nach hinten zum M₃ an Umfang und Deutlichkeit zunimmt.

Entsprechend ihrer Niederkronigkeit besitzen die Pseudosciuridenzähne lange Wurzeln. Sämtliche Maxillarzähne sind dreiwurzelig, wobei den beiden Außenhöckern je eine dünne, den beiden Innenhöckern dagegen eine einzige kräftige, in Längsrichtung des Kiefers verbreiterte Wurzel entspricht. Die hintere Außenwurzel des M³ greift schräg nach rückwärts in den Kiefer. Am P⁴ und noch stärker am D⁴ ist die vordere Außenwurzel nach vorne abgespreizt und bei massiger Ausbildung des Vorderlobus außerdem ein wenig nach vorne gerückt. Die Mandibularzähne besitzen nur zwei, dafür aber kräftige, in Querrichtung zum Kiefer verbreiterte Wurzeln. Sie entsprechen dem vorderen und dem hinteren Haupthügelpaar. Die Vorderwurzel des P₄ bzw. D₄ ist etwas nach vorne, die hintere Wurzel des M³ ist etwas nach hinten abgespreizt. Die Wurzelenden der oberen Molaren sind mehr oder minder stark verdickt, und zwar bei den kleineren Arten wesentlich deutlicher als bei den größeren. Diesem Phänomen wird keine systematische Bedeutung zugemessen. Es dürfte vielmehr mit der mechanischen Verankerung der Zähne im Kiefer zusammenhängen.

Zu den im folgenden behandelten bereits bekannten Gattungen waren in der bisherigen Literatur meist keine eigentlichen Diagnosen, sondern nur verstreute Angaben zu finden. Sie erweisen sich im Lichte des neuen reicheren Materials als unzureichend, weshalb an den entsprechenden Orten Neufassungen gegeben werden.

II. SYSTEMATIK

Familie Pseudosciuridae ZITTEL 1893

1. *Pseudosciurus* HENSEL 1856

Vorbemerkung: Die Gattung umfaßte seit ihrer Erstbegründung durch HENSEL (1856) nur eine einzige Spezies, die Typusart *Pseudosciurus suevicus* HENSEL. Die Beschreibung dieser Spezies mußte zugleich auch als Charakterisierung der Gattung *Pseudosciurus* gelten. Neue Aufsammlungen von Weißenburg 8, Ehrenstein 1 und Mormont-Eclépens haben nun Formen erbracht, welche der Gattung *Pseudosciurus* zugerechnet werden müssen. Die bisherigen Darstellungen des Genus waren verständlicherweise sehr stark von dem Bild der sie allein repräsentierenden, zudem stark differenzierten Art geprägt. Nach dem Hinzutreten der neuen Formen können eine Reihe von unterscheidenden Merkmalen gegenüber benachbarten Gattungen wie z. B. „selenodonte“ Zuschnitt der Oberkiefermolaren oder die Ausbildung eines komplizierten Leistensystems zwischen den Haupthöckern, welche für die Art *Pseudosciurus suevicus* im besonderen Maße typisch sind, nicht mehr zur Beschreibung des Genus dienen.

Diagnose: Höcker an den Unterkieferzähnen bunodont, an den Oberkieferzähnen bunodont bis „selenodont“. Kronenoberfläche wenig gerunzelt bis wabig strukturiert. Maxillarzähne: Zwischen die vorderen und hinteren Höckerpaare ist je ein kleinerer, meist deutlich isolierter Zwischenhügel eingeschaltet. Im typischen Fall sind zwei Protocon-Hinterarme ausgebildet. Vorderlobus am P⁴ deutlich vorgeschoben, meist höckerartig verstärkt. Mandibularzähne: Der Längsgrat trifft das Nachjoch bzw. dessen homologes Rudiment in einem dem Hypoconid vorgelagerten Punkt. Vorjoch stets fehlend. Nachjoch teils niedrig und deutlich, teils zurückgebildet. Vorderer Außenhöcker am P₄ und D₄ kräftig, gleich hoch oder nahezu gleich hoch wie der vordere Innenhöcker.

Typusart: *Pseudosciurus suevicus* HENSEL 1856.

Beziehungen: Siehe II., 5.1, 5.1.1. und 5.2.4.

1.1. *Pseudosciurus suevicus* HENSEL 1856

(Taf. 1, Fig. 1–4; Taf. 2, Fig. 1–3; Abb. 3a–e, 4a–c, 5a–b)

Synonymie:

- 1856 *Pseudosciurus suevicus* – HENSEL: S. 660ff., Taf. 15, Fig. 1–9.
- 1873 *Pseudosciurus suevicus* HENSEL – F. MAJOR: S. 75ff., Taf. 3, Fig. 1–3.
- 1884 *Pseudosciurus suevicus* HENSEL – SCHLOSSER: S. 71f., Taf. 2, Fig. 16–35.
- v 1885 *Pseudosciurus suevicus* – QUENSTEDT: S. 59, Taf. 3, Fig. 36–46.
- v 1893 *Pseudosciurus suevicus* HENSEL – ZITTEL: S. 523f., Abb. 433.
- v 1902 *Pseudosciurus suevicus* HENSEL – SCHLOSSER: S. 139, Taf. 6, Fig. 35, Fig. 36.
- v 1912 *Pseudosciurus suevicus* HENSEL – STROMER V. REICHENBACH: S. 170, Abb. 147.

- v 1929 *Pseudosciurus suevicus* HENSEL – DIETRICH: S. 121 ff., Taf. 1, Fig. 3–10; Taf. 3, Fig. 5, Fig. 7–8; Taf. 4, Fig. 1, Fig. 3–4; Taf. 5, Fig. 1–2, Fig. 7–8.
 1937 *Pseudosciurus suevicus* HENSEL – DEHM: S. 269 ff., Taf. 1, Fig. 7–8.
 v 1951 *Pseudosciurus suevicus* HENSEL – STEHLIN & SCHAUB: S. 28 f., S. 210, Abb. 27, Abb. 315.
 v non 1955 *Pseudosciurus suevicus* SCHLOSSER – LAVOCAT: S. 79 ff., Abb. 1–11, Taf. 4, Fig. 1–3.

Vorbemerkung: Der aus der Spaltenfüllung Veringenstadt im Schwäbischen Jura stammende Unterkiefer, den HENSEL zur Artfestlegung heranzog, ist, wie diesbezügliche Anfragen in Tübingen und Berlin ergeben haben, gegenwärtig nicht auffindbar. Von derselben Lokalität liegen jedoch weitere Kiefermaterialien vor, welche nach der Typusabbildung HENSELS an der Identität mit *Pseudosciurus suevicus* keinen Zweifel lassen. Mit hin sind sämtliche in Tabelle 1 aufgeführten Schädel, Kieferexemplare und Einzelzähne dieser Spezies zuzurechnen. Die neueren Aufsammlungen im schwäbischen und fränkischen Raum haben neben reichlichem Material zu dieser Art auch Formen erbracht, die sich von dem Typ aus Veringenstadt erheblich entfernen. Sie werden im Anschluß an *Pseudosciurus suevicus* als selbständige Spezies beschrieben. Wie später gezeigt werden wird (IV, 1. bis IV, 1.3, S. 102 ff.) bilden die beiden *Pseudosciurus*-Arten Glieder einer phylogenetischen Reihe. Da außerdem alle zwischen den beiden Entwicklungsstadien liegenden Übergangsformen durch Funde belegt sind, erwachsen daraus Schwierigkeiten für die taxonomische Abgrenzung. Sie bestehen darin, daß intermediäre Formtypen, für die mehr oder weniger beide Artdiagnosen gelten, entweder zu der einen oder zu der anderen Art geschlagen werden müssen. In diesem Sinne wird die Fauna von Möhren 6 noch zu *Pseudosciurus suevicus* gezogen. Sie stellt zugleich den „Grenzstein“ zwischen den beiden Spezies dar.

Diagnose: Für ein Nagetier überdurchschnittlich groß. Kronenoberfläche mit einem Netz von Schmelzleisten überzogen. Maxillarzähne: Zahnumriß breiter als lang. Außen-ecken der Krone weniger gerundet als die Innenecken. Die über die vier Haupthöcker ziehenden Grate sind scharf, spitz gewinkelt und bilden vier labialwärts geöffnete V-Formen. Außenhöcker über eine nach labial ausbiegende Gratschleife miteinander verbunden. Ein Mesostyl fehlt. Labiale Abhänge der Außenhügel eben bis konkav eingesenkt. Mandibularzähne: Die beiden Vorderhügel stehen voneinander isoliert. Zwischen den beiden hinteren Haupthügeln findet sich am D_4 , P_4 und M_1 stets ein akzessorischer Höcker. Am M_2 und M_3 kann er fehlen.

Material: Siehe Tabelle 1, S. 15 f.

Maße: Siehe Abb. 8, S. 27.

Beschreibung:

Schädel und oberer Incisiv: Es liegt das von ZITTEL (1893, Abb. 433), SCHLOSSER (1902, Taf. 1, Fig. 35 und 37) und STROMER (1912, Abb. 147) abgebildete Schädelexemplar vom Eselsberg bei Ulm vor sowie ein Schädefund, welcher im Frühjahr 1966 durch Herrn Dipl.-Geol. D. MÜLLER aus einer Bohnerzspalte in Mönchsdeggingen sichergestellt wurde. Der Schädel vom Eselsberg, der durch den Besitz eines großen foramen infraorbitale seine Zugehörigkeit zu den Theridomorphen beweist, zeigt in der Palatinumregion gute Erhaltung. Das foramen incisivum ist kurz und endigt deutlich vor dem Vorderrand des Jochbogens. Der Hinterrand des os palatinum befindet sich in Höhe der Mitte des M^3 . Beide Merkmale entsprechen dem von LAVOCAT herausgestellten primitiven Palatinumtyp A (1951, S. 56). An dem Schädel von Mönchsdeggingen fehlt die Knochenerhaltung an den entsprechenden Stellen des Gaumendaches. Seine Abmessungen sind auf Grund der starken Deformation nicht zu erhalten, doch ist er insgesamt größer als das ZITTELSche Original. Der Schmelzbelag des oberen Incisiven läßt im Gegensatz zu dem noch zu beschreibenden

Tabelle 1: Das untersuchte Material zu *Pseudosciurus suevicus* HENSEL

Fundstelle und Aufbewahrungsort	Literatur, Entdecker	P ⁴ D ⁴	M ¹ M ²	M ³	Oberkiefer und-bruch- stücke	P ₄ D ₄	M ₁ M ₂	M ₃	Oberkiefer und-bruch- stücke
Arnegg 2	J. PALMOVSKI (1963)							2	
Bernloch 1 (A)	DEHM (1961 a, S. 31)	7	12	2		5	9	4	
Ehingen 2	DEHM (1970, Manuskript)	1	3	1		1	2	1	
Ehingen 3	DEHM (1970, Manuskript)					1	1		
Ehingen 7	DEHM (1970, Manuskript)							1	
Ehingen 8	DEHM (1970, Manuskript)	3	12	3		3	4	2	
Ehingen 9	DEHM (1970, Manuskript)		1				1		
Ehingen 11	DEHM (1970, Manuskript)	1	1				1		
Ehingen 12	DEHM (1970, Manuskript)	7	40	31		5	35	19	
Ehingen 13	DEHM (1970, Manuskript)			1					
Ehingen 14	DEHM (1970, Manuskript)	1							
Ehrenstein 1 (B)	N. SCHMIDT (1969)	80	106	53	8	98	110	66	12
Grafenmühle 1	HEISSIG (1970, Manuskript)		4	2	2	2	6	3	
Heidenheim 2	DEHM (1961, S. 30)					1			
Herrlingen 1	PALMOVSKI & WACHENDORF (1966)	109	320	134	87	122	200	107	89
Herrlingen 2	PALMOVSKI & WACHENDORF (1966, S. 231)								1
Hochberg (Tübingen)	SCHLOSSER (1902, S. 131)					1	1	1	6
Mähringen	DIETRICH (1922)								1
Möhren 4	HEISSIG (1970, Manuskript)	3	1		1	3	6	2	3
Möhren 6	HEISSIG (1970, Manuskript)	2	10	6	2	2	7	2	1
Mönchsdeggingen 2	MÜLLER, D. (1966)				Schädel				7
Örlinger Tal (Stuttgart)	SCHLOSSER (1902, S. 131)				1				1
Ronheim 1	TRISCHLER & WINKLER (1968)	50	78	38	44	67	41	27	25
Schelklingen 1	MAYER & SCHINDLMAYR (1967)	16	52	14	11	17	31	11	2
Solnhofen 4 (Erlangen)	DEHM (1937 a, S. 349)				2				
Tomerdingen (Stuttgart)	DEHM (1935, S. 7)								1
Treuchtlingen	V. KOENIGSWALD (1970, S. 38)	1	1				1	1	
Unterer Eselsberg (Basel)	SCHLOSSER (1902, S. 132)				Schädel				1
(Tübingen)		2	1		3	1			1
(Stuttgart)		1	1	1	1		5	1	4
Veringendorf (Tübingen)	SCHLOSSER (1902, S. 131)				3				2
Veringenstadt (Tübingen)	SCHLOSSER (1902, S. 131)	7	5		6		2	2	9
Weidenstetten 1	DEHM (1935, S. 15 ff.)						1		
Weißenburg 2	DEHM (1939, S. 114 f.)	7	15	6	7	15	18	8	22
Weißenburg 3	DEHM (1939, S. 114 f.)	1	5	1	3	3	9	4	2
Weißenburg 9	Vorarbeiter A. VÖGELE								1
Wolferstadt 2	WEBER (1958)		2	1			1	1	1

unteren Schneidezahn keine Längsleisten erkennen. Sein größter Durchmesser schwankt um 3 mm, der kleinste Durchmesser um 1,5–1,8 mm.

Unterkiefer und unterer Incisiv: Eine ausführliche Beschreibung des Unterkiefers und seiner Proportionen findet sich bei HENSEL (1856, S. 662f.). Eine gewisse Bedeutung kommt der Massetergrube an der Außenwand des Unterkieferkörpers zu. Sie hat Dreiecksform und ist nach vorne zu durch zwei Knochenkanten begrenzt, welche sich unter dem Vorderrand des M_2 im spitzen Winkel treffen. Zur Unterscheidung gegenüber *Suevosciurus* ist zu bemerken, daß an dem Vorderende der Muskelgrube bei *Pseudosciurus* keine spornartige Knochenleiste ansetzt. Außerdem sind die beiden das Masseterdreieck begrenzenden Leisten gleich deutlich. Diese Unterkiefermerkmale sind aber zu variabel und zu fließend, um diagnostisch verwertbar zu sein.

Am unteren I beschreibt HENSEL vier schwache Längsleisten, die auf der Schmelzbeleidung des Incisiven zum Vorschein kommen (S. 662). Die Durchmusterung einer großen Zahl von unteren Schneidezähnen hat ergeben, daß die Anzahl der Längsleisten nicht konstant bleibt, sondern zwischen zwei und vier variiert. Die Deutlichkeit der Leisten nimmt von der Spitze des Schneidezahns aus ab und ist überhaupt von Exemplar zu Exemplar recht unterschiedlich. Der größte Durchmesser des Zahnes beträgt durchschnittlich 2,5 mm, der kleinste dagegen 1,3–1,5 mm.

MP: Die Zahnkrone zeigt annähernd Rechteckform mit der besonderen Abwandlung, daß sich ihr Umriß nach den Innenhöckern zu etwas verschmälert. Die vordere und hintere Zahnwand, die den längeren Seiten entsprechen, verlaufen nahezu gerade oder etwas nach außen gebogen und lenken im Bereich der Innenhöcker in gleichmäßiger Rundung in die labiale Kronenwand um. Im Bereich der Außenhügel biegen sie allmählich oder abrupt zum äußeren Zahnrand um, was gelegentlich zur Bildung regelrechter Außenecken führt (Taf. 1, Fig. 1). Die Kroneninnenwand ist zwischen den Innenhöckern entweder gerade oder geringfügig nach innen gebogen. Die labiale Zahnwand schwingt gleichmäßig nach auswärts (Taf. 1, Fig. 3–4) oder sie zeigt in der Mitte einen labialwärts vorspringenden Knick. Vielfach ist der Außenknick durch Einbiegungen im Bereich der Labialwände der Außenhöcker noch weiter betont (Taf. 1, Fig. 1). Die vier spitzen Haupthöcker sind je mit einer kräftigen Vorder- und Hinterkante versehen. Diese Kanten treffen auf den Höckergipfeln spitzwinklig aufeinander und bilden dabei vier labialwärts geöffnete V-Formen. Die beiden Vorderhöcker werden ebenso wie die beiden Hinterhöcker je durch einen kleinen Zwischenhügel voneinander getrennt. Er ist mehr oder weniger spitz und, von untergeordneten Leistenverbindungen an seiner Basis abgesehen, deutlich abgesetzt. Die konvex gewölbten lingualen Abhänge der Innenhügel gehen in weicher Rundung und meist ohne erkennbare Grenze in die Kroneninnenwand über. Demgegenüber sind die ebenen oder konkav eingesenkten Labialabhänge der beiden Außenhöcker durch ein mehr oder weniger vollständiges Außenzingulum von der Zahnwand abgesetzt. Es bildet einen durchgehenden Randsaum entlang der äußeren Zahnwand und zeigt Verbindung mit dem Vorder- bzw. Schlußzingulum (Abb. 3c, Taf. 1, Fig. 2) oder es ist undeutlich und nur abschnittsweise ausgebildet (z. B. Abb. 3a, b). Durch das Zusammenspiel der scharf gewinkelten Kanten auf den Haupthügeln und der konkav eingesenkten Labialwände der Außenhöcker kommt der für *Pseudosciurus suevicus* bezeichnende „selenodonte“ Zuschnitt der Krone zustande. Die aufeinander zustrebenden Kanten zwischen den Außenhügeln, das sind der Paracon-Hinterarm und der Metacon-Vorderarm, laufen stumpfwinklig aufeinander zu und haben auf halbem Wege über eine labialwärts ausbiegende Gratschleife miteinander Verbindung. An dem Punkt, an dem der Gratsinus den äußeren Zahnrand berührt, ist das Außenzingulum etwas hochgezogen oder selten zu einer kleinen Knospe verstärkt (Abb. 3a).

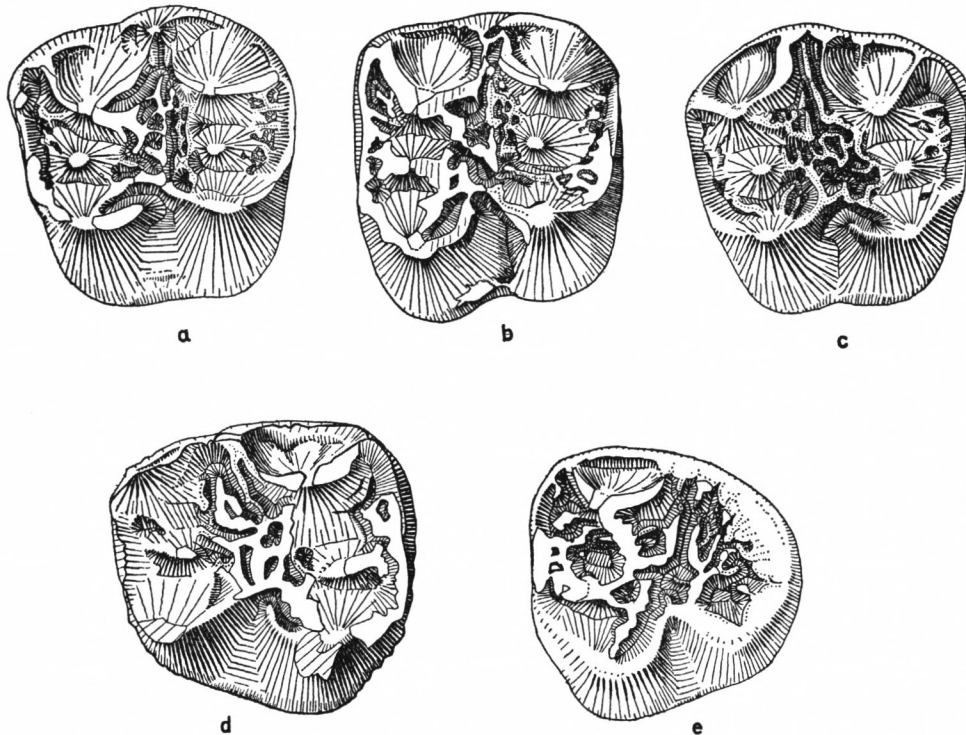


Abb. 3. *Pseudosciurus suevicus* HENSEL.

- a) M¹, ² sin., Weißenburg 2, 1938 IV-37;
 - b) M¹, ² sin., Herrlingen 1, 1965 XIV-223;
 - c) M¹, ² dex., Ehrenstein 1 (B), 1968 VII-43;
 - d) M³ dex., Herrlingen 1, 1965 XIV-979;
 - e) M³ sin., Ehrenstein 1 (B), 1968 VII-781;
- 12-fach.

Zwischen den Innenhöckern kommt eine Gratverbindung auf sehr unterschiedliche Weise zustande: Anstatt eines einzigen Protocon-Hinterarms finden sich am vorderen Innenhügel zwei Hinterkanten, welche einander etwa parallel laufen und vom Protocongipfel in Richtung Metacon absteigen. Der Hypocon-Vorderarm kann dabei mit der labialen Hinterkante Beziehung aufnehmen (Abb. 3a, c) oder er trifft den lingual verlaufenden Hintergrat (für diesen Typ der Innenhöckerverbindung ist kein Molar abgebildet. Eine solche Struktur findet sich jedoch an dem in Abb. 4a wiedergegebenen P⁴), oder aber er verbindet sich mit beiden zugleich (Abb. 3b). In selteneren Fällen ist der Hypocon-Vorderarm von beiden durch eine Rinne getrennt und trifft den Protoconulus. Diese und weitere mögliche Konstellationen in der Beziehung der Innenhöckergrate zueinander werden bei der später folgenden Untersuchung des Schmelzleistensystems (III., 4.3, S. 90) näher behandelt. In allen Fällen entsteht jedoch durch das labiale Einbiegen der Innenhöckergrate, insbesondere durch den zum Kronenmittelfeld einspringenden Knick des verlängerten Hypocon-Vorderarms, eine zwischen den Innenhöckern wannenartig eingesenkte Innensynklinale. Verschiedentlich ist sie von der lingualen Zahnwand durch ein schwaches Zingulum abgeschlossen (Abb. 3b). Von den drei Quertälern der Krone ist das mittlere, zwischen den Haupthügeln gelegene auf Kosten der randlichen erweitert. Das vordere und hintere Quertal existieren nur mehr als schmale Rillen, welche das Vorder- bzw. Schlußzingulum von der Krone abgrenzen und die häufig durch Schmelzleisten in mehrere Teilsenken gegliedert

werden. Die Zahnwände, die Innenbucht und die nach außen weisenden Abhänge der Haupthügel besitzen glatte Oberflächen. Das von den Haupthöckergraten und vom Vorder- bzw. Schlußzingulum umsäumte Kronenareal zeigt dagegen ein intensives Schmelzrelief. Während im hinteren und vorderen Quertal vereinzelt unzusammenhängende längsverlaufende Leisten auftreten, kommt es im mittleren Quertal zur Ausbildung eines zusammenhängenden Leistensystems. Es wird im morphologischen Teil näher analysiert.

M²: Die Beschreibung des ersten Molaren gilt ebenso für den zweiten. Dieser zeigt lediglich im Bereich des hinteren Zwischenhöckers verschiedentlich verbläutere Schmelzleistenstrukturen.

M³: Sein Umriß ist nach hinten zu stark verschmälert. Die beiden hinteren Haupthügel sind wesentlich niedriger als die vorderen und zum Teil nur mehr andeutungsweise vorhanden. Die über sie hinwegziehenden Kanten erscheinen fast oder ganz an den Zahnrand gerückt. Zwischen den vorderen Haupthügeln kommt stets ein Protoconulus zur Ausbildung. Der Metaconulus kann auftreten (Abb. 3d), doch fehlt er zumeist (Abb. 3e). Während die vordere Kronenhälfte durch den Protocon, Protoconulus und Paracon gegliedert wird, erscheint der hintere Kronenteil vorwiegend in eine flache, wabig modellierte Quetschfläche umgewandelt.

P⁴: Er entspricht im Bau grundsätzlich den ersten und zweiten Molaren und zeichnet sich gegenüber diesen vor allem durch das Auftreten einer dem Paracon vorgelagerten Vorderknospe aus. Seine Zahnbreite ist meist etwas größer als die der benachbarten Zähne. Die Ausbildung der Vorderknospe schwankt erheblich und kommt nicht selten der Stärke der Haupthöcker gleich (Abb. 4c). Zum Teil bildet sie auch nicht mehr als eine zwar deutlich ausgeprägte, aber nur geringfügig erhöhte Ausbauchung des vorderen Zahnrandes (Abb. 4a). Hin und wieder fehlt der Metaconulus zwischen den hinteren Höckern. Die Innenbucht wird manchmal durch ein Zingulum von der lingualen Zahnwand abgeschlossen. Gelegentlich entwickelt sich aus ihm eine Enterostylknospe, wie sie z. B. an dem von F. MAJOR (1873) in Taf. 3, Fig. 1b und 1c abgebildeten Prämolaren auftritt. Im Unterschied zum nachfolgend beschriebenen D⁴ bilden der vordere und hintere Zahnrand mit der Innenwand der Krone etwa rechte Winkel.

D⁴: Die Existenz eines dem vierten oberen Prämolaren vorausgehenden Milchmolaren wurde neben statistischen Untersuchungen (III., 4.4., S. 94) durch ein Oberkieferbruchstück aus Ehingen 12 gesichert, welches denselben auf dem Prämolarenkeimling reitend und noch fest mit dem Kiefer verankert zeigte (Abb. 4b). Der D⁴ stimmt mit dem ihm nachfolgenden Prämolaren im Bau völlig überein und unterscheidet sich von diesem neben Einzelheiten im Schmelzmuster (siehe S. 94f.) in seiner durchschnittlich etwas geringeren Größe (Abb. 40, S. 95) und seinem gegen die Innenhöcker zu deutlich verschmälerten Umriß. Verglichen mit dem benachbarten M¹ zeigt er etwas geringere Breite. Die Wurzeln sind dünner und stärker abgespreizt als am P⁴.

D³: An einem gut erhaltenen Maxillarstück von Möhren 6 (1969, XIII–25) findet sich dicht vor dem Milchmolar D⁴, etwa in der Mitte zwischen dessen Innenwurzel und vorderer Außenwurzel, die sehr kleine Alveole eines rudimentären D³. Der Alveole nach zu schließen, besaß er stiftförmige Gestalt. Ob er als solcher in Erscheinung trat oder ob er lediglich als Keimling existierte, ohne je das Zahnfleisch zu durchstoßen, kann nicht entschieden werden.

M₁: Der Zahnumriß ist länger als breit (Maße siehe Abb. 8, S. 27), gut gerundet und zwischen dem vorderen und hinteren Höckerpaar mehr oder weniger deutlich eingeschnürt. Über die Hinterhügel gemessen zeigt er größere Breite als über den Vorderhügeln. Zwischen Hypoconid und Entoconid findet sich stets ein akzessorischer Höcker. Er sitzt auf

dem die beiden hinteren Höcker verbindenden Nachjoch auf (Taf. 2, Fig. 3; Abb. 5b) oder steht isoliert, wobei gleichzeitig das Nachjoch völlig zurückgebildet ist (Taf. 2, Fig. 2, Abb. 5a). Zwischen den vorderen Haupthügeln kommt keine eigentliche Querverbindung zustande. Als ein dem Vorjoch anderer Pseudosciuriden-Formen homologes Element tritt am Protoconid lediglich ein kurzer, sich gabelnder Lingualgrat auf. Ebenfalls als Relikt

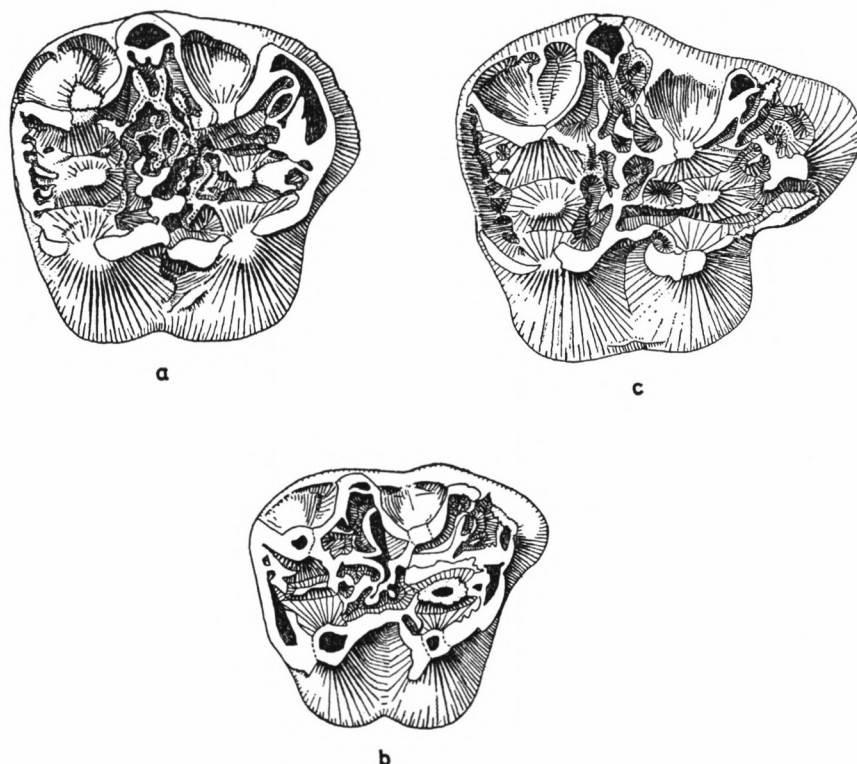


Abb. 4. *Pseudosciurus suevicus* HENSEL.

- a) P⁴ dex., Weißenburg 3, 1953 XXXVI-22;
- b) D⁴ dex., Ehingen 12, 1963 XXXII-99;
- c) P⁴ dex., Herrlingen 1, 1965 XIV-841;
12fach.

findet sich am Metaconid häufig eine kurze, in labialer Richtung vordringende Kante. Durch ihr unverbindliches Auftreten und ihre Variabilität haben diese Leistenstrukturen keinerlei taxionomische Bedeutung, weshalb sie an diesem Ort nicht weiter betrachtet, sondern innerhalb der morphologischen Detailuntersuchungen auf S. 135, Tab. 5 gesondert berücksichtigt werden. Das vordere Quertal ist nur sehr schmal und häufig durch Leisten in einzelne Teilgruben gegliedert. Der Metaconid-Hinterarm ist einfach (Abb. 5b, Taf. 2, Fig. 3), oder er teilt sich in zwei etwa parallel laufende Äste (Taf. 2, Fig. 1, 2), die mit dem Entoconid-Vorderarm auf unterschiedliche Weise Beziehung aufnehmen (siehe morphologische Detailuntersuchungen S. 101). Der Protocon-Hinterarm setzt sich in einen deutlichen Längsgrat fort. Er steigt zunächst in Richtung Entoconid bis zur Kronenbasis ab, knickt dann in Richtung Hypoconid um und zieht in einer engen, labial ausbiegenden Schleife zum Vorderabhang des Hypoconids. Dort verbindet er sich mit dem Nachjoch (Taf. 2, Fig. 3) bzw. dessen homologem Relikt, einem vom Hypoconid absteigenden lingualen Gratfortsatz (Abb. 5b). Von der Schleife des Längsgrates ausgehend dringt

ein mehr oder weniger deutlich ausgeprägter Querrücken in labialer Richtung vor. Teils steigt er bis zum äußeren Zahnrand ab und teilt dadurch die Außensynklinale in eine flache vordere und eine tief eingekerbte hintere Querfurche (Taf. 2, Fig. 3), teils verbindet er sich am Zahnrand mit dem Hypoconid-Vorderarm und grenzt dadurch eine vor dem Hypoconid gelegene längliche Grube von der Außenbucht ab (Abb. 5 b). Die Schmelzoberfläche

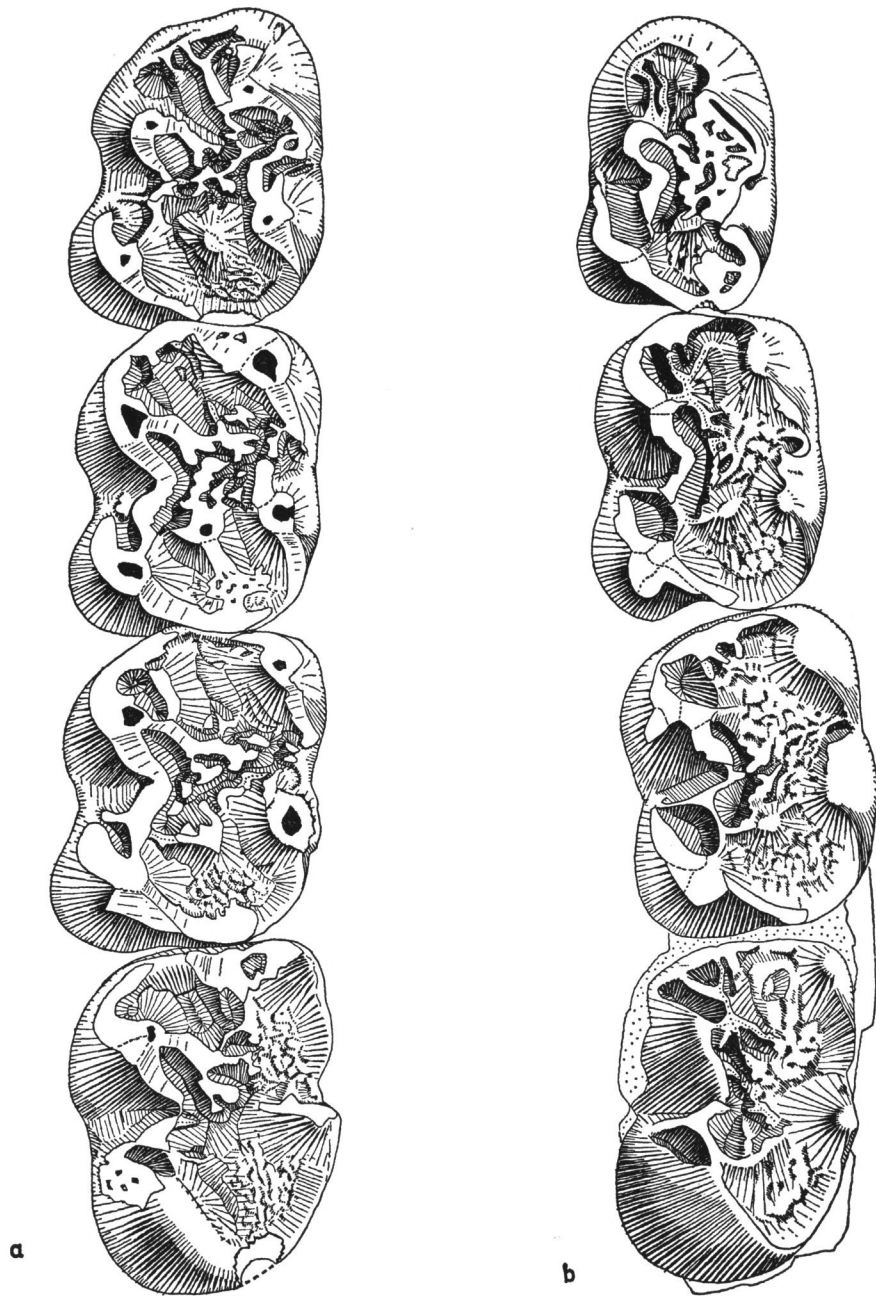


Abb. 5. *Pseudosciurus suevicus* HENSEL.

a) Mand. sin. P₄-M₃, Herrlingen 1, 1965 XIV-1150;

b) Mand. dex. P₄-M₃, Örlinger Tal, Samml. Stuttgart-St 6 (invers!);
12-fach.

der drei Quertäler sowie der nach innen weisenden Abhänge der Haupthöcker zeigt intensive Schmelzrunzelung. Wie an den Maxillarzähnen treten Schmelzleistenstrukturen auf. Sie sind jedoch nicht so zahlreich.

M₂: Er gleicht dem ersten Molar fast in allen Punkten. Sein Umriß zeigt sich nach vorne zu etwas weniger verschmälert als der M¹. Der akzessorische Höcker zwischen den Hinterhügeln ist, entsprechend seiner allgemeinen Abschwächungstendenz innerhalb der Zahnreihe, von vorn nach hinten (vgl. S. 11), stets etwas undeutlicher und kleiner als am ersten Molaren. Umgekehrt ist der vom Längsgrat ausgehende labiale Querrücken am M₂ stets kräftiger als am M₁.

M₃: Er zeigt den gleichen Bau wie die ersten und zweiten Molaren. Im Gegensatz zu diesen ist jedoch seine Breite über die Hinterhöcker gemessen geringer als in Höhe der vorderen Haupthügel. Zudem ist die rückwärtige Hälfte der Krone und damit auch das hintere Quertal etwas mehr ausgedehnt. Der hintere Zwischenhügel kommt nur schwach zur Ausbildung oder er fehlt ganz (Abb. 5a). Zum Teil findet sich an seiner Stelle ein unsicher verlaufendes Nachjoch (Abb. 5b).

P₄: Der untere Prämolare (Abb. 5a) gleicht weitgehend den unteren Molaren, ist jedoch im Durchschnitt etwas größer als der M₁ und vorne besser abgerundet. Er zeichnet sich ihnen gegenüber außerdem durch Reduktionserscheinungen im Bereich der vorderen Haupthügel aus: Das vordere Quertal fehlt und ein eigentliches Vorderzingulum wird nicht ausgebildet. Statt dessen ist die Zahnwand bis zur halben Höhe der Höcker hochgezogen. Protoconid und Metaconid sind einander mehr genähert als am ersten Molar. Dadurch erscheint der Umriß nach vorn noch deutlicher verschmälert als am M₁.

D₄: Er ist stets etwas kleiner als der ihm benachbarte M₁ (Abb. 5b) und unterscheidet sich vom unteren Prämolare nur in den durchschnittlich geringeren Abmessungen, dem im ganzen schlankeren und in der vorderen Hälfte noch weiter verschmälerten Kronenumriß sowie durch die deutlicher abgespreizte Vorderwurzel. Eine Trennung der unteren Prä- und Milchmodaren kann nur statistisch erfolgen (S. 93, Abb. 39).

Beziehungen: Siehe II., 5.1.1, S. 60.

1.2. *Pseudosciurus praecedens* n. sp.

(Taf. 1, Fig. 5; Taf. 2, Fig. 4; Abb. 6a–d, 7a–e)

Synonymie:

1929 *Pseudosciurus suevicus* HENSEL – DIETRICH: S. 121–150, Taf. 2, Fig. 1, Fig. 3, Fig. 6; Taf. 3, Fig. 1; Taf. 4, Fig. 2; Taf. 5, Fig. 6.

Diagnose: Dem *Pseudosciurus suevicus* nahe verwandt, aber kleiner. Maxillarzähne: Kronenumriß und Zwischenhöcker stärker gerundet als bei *Pseudosciurus suevicus*. Labialabhänge der Außenhöcker konvex gewölbt. Mesostyl fast stets vorhanden. Mandibularzähne: Nachjoch an allen Zähnen als durchgehender Grat, ohne Andeutung eines Zwischenhöckers ausgebildet.

Material:

Ehrenstein 1, 1968 VII:

	D ⁴	P ⁴	M ^{1, 2}	M ³	P ₄	D ₄	M _{1, 2}	M ₃
sin.	9	9	31	4	8		44	10
dex.	9	7	62	1	9		31	8

2 Max. sin. P⁴–M₃, Max. dex. P⁴–M³

Mand. sin. D₄–M¹, Mand. dex. P₄–M₂ (Holotyp), Mand. dex. M₁–M₃

Weißenburg 8, 1966 XXXIV:

	D ⁴	P ⁴	M ^{1, 2}	M ³	P ₄	D ₄	M _{1, 2}	M ₃
sin.	4		4					
dex.	4		6				6	1

Max. dex. M¹-M², Max. sin. M¹-M²

Mähringen:

Mand. sin. D₄-M₃, Mand. dex. P₄-M₂

Huisheim:

1 M^{1, 2} dex.

Maße: Siehe Abb. 8, S. 27.

Namengebung: Die zu beschreibende Art ist die unmittelbar vorausgehende Stammform von *Pseudosciurus suevicus* HENSEL. Dem wird die Bezeichnung „praecedens“ (lat.) = vorangehend, gerecht.

Typlokalität: Ehrenstein, westlich Ulm.

Holotypus: Rechtes Unterkieferfragment mit P₄-M₂; P₄ beschädigt; geringe Abkauungsspuren. Ehrenstein 1 (A), Samml. München 1968 VII-712.

Maße in mm:	P ₄ -M ₂	P ₄	M ₁	M ₂
Länge:	8,55	2,93	2,75	2,80
Breite über den Vorderhügeln:	—	—	1,96	2,18
Breite über den Hinterhügeln:	—	—	2,23	2,40
Breite zwischen den Haupthöckerpaaren:	—	—	1,95	2,15

M₁: Der gut gerundete, nach vorn etwas verschmälerte Kronenumriß wird zwischen den vorderen und hinteren Haupthügelpaaren nur geringfügig eingeschnürt. Das Nachjoch ist schmal, gratförmig und gerade. Zwischen den Vorderhügeln kommt keine eigentliche Quer Verbindung zustande. Statt dessen finden sich Gratstrukturen von untergeordneter Bedeutung: Der vom Protoconid ausgehende Labialgrat gabelt sich in drei Äste, von denen einer zum vorderen Zahnrand, ein anderer in Richtung Entoconid verläuft, während der dritte zur Basis des Metaconids vordringt. — Der Protoconid-Hinterarm bzw. dessen Verlängerung, der Längsgrat, richtet sich zunächst auf das Entoconid und knickt dann in der Mitte zwischen den Außenhöckern zum Hypoconid um. Er trifft das Nachjoch, kurz bevor er das Hypoconid erreicht. Der Hypoconid-Vorderarm steigt nach vorn außen zum labialen Zahnrand ab und läuft in ein schwaches Zingulum aus, welches bis zum Außenabhang des Protoconids reicht. Das dadurch von der äußeren Zahnwand abgetrennte Außental zwischen dem Längsgrat und den Außenhügeln ist durch einen niedrigen Querrücken in eine vordere und hintere Querrinne gegliedert. Im Bereich der Innenhöcker finden sich nur der Metaconid- und der Entoconid-Hinterarm deutlich ausgeprägt, während die Vorderabhänge der Höcker gut gerundet erscheinen. Der Metaconid-Hinterarm wird von der Basis des Entoconids durch eine Kerbe getrennt, der Entoconid-Hinterarm setzt sich in das mäßig hohe Schlußzingulum fort. Durch die Abkauung sind die Schmelzleistenstrukturen im mittleren und hinteren Quertal verwischt.

M₂: Er gleicht dem M₁ in allen wesentlichen Punkten und differiert gegenüber diesem in folgenden Einzelheiten: Er ist etwas größer und nach vorn zu weniger deutlich verschmälert. Der Längsgrat ist klarer und bildet, bevor er das Nachjoch erreicht, eine kleine, labialwärts ausbiegende Schleife. Der Protoconid-Innengrat gabelt sich in einen den vorderen Zahnrand erreichenden Ausläufer und in einen Ast, welcher am Hinterabhang des Metaconids zu Ende kommt. Der Metaconidhöcker sendet eine in labialer Richtung absteigende Kante aus. Sie trifft den vorderen Zahnrand an dem gleichen Punkt wie der vom Protoconid ausgehende Gratausläufer.

P₄: Sein Entoconidhöcker und ein Teil der inneren Zahnwand sind abgebrochen. Das Nachjoch läßt sich dennoch als ein kurzer, verdickter Quergrat erkennen. Die Vorderhügel sind nahe zusammengedrückt, aber durch eine Längsfurche voneinander getrennt. Der Längsgrat besitzt keinen labialen Quersporn. Die tiefe Außensynklinale ist daher nicht weiter gegliedert. Weil ein Außenzingulum nicht existiert, leitet sie allmählich in die Kronenaußenwand über. Im Vergleich zum ersten und zweiten Molar zeigt der P₄ weniger Abkauungsspuren. Die Schmelzleisten treten daher deutlicher in Erscheinung.

Paratypen:

M¹: Der Zahnumriß ist quadratisch gerundet. Die linguale und die labiale Zahnwand sind leicht nach auswärts gebogen. Alle vier Haupthügel weisen deutliche Vorder- und Hinterkanten auf. Dabei sind die über die Innenhöcker ziehenden Grate wie bei *Pseudosciurus suevicus* V-förmig gewinkelt, die Außenhügelgrate dagegen im wesentlichen in Längsrichtung gestreckt. Protocolulus und Metaconulus haben niedrige, gerundete Gestalt und zeigen sich von den Haupthöckern klar abgesetzt. Im Gegensatz zu der vorher beschriebenen Art sind die Labialabhänge der Außenhöcker nach außen gewölbt und gehen, ohne durch ein Zingulum unterbrochen zu werden, in die äußere Kronenwand über. Eine kurze zingulumartige Verstärkung des labialen Zahnrandes findet sich lediglich im Bereich zwischen den Außenhügeln. Paracon-Hinterarm und Metacon-Vorderarm verbinden sich gewöhnlich in der Mitte zwischen den Außenhöckern und senden dabei einen kurzen, zum Außenzingulum vordringenden Quergrat aus (Abb. 6b). Seltener bilden sie eine geöffnete, labial-

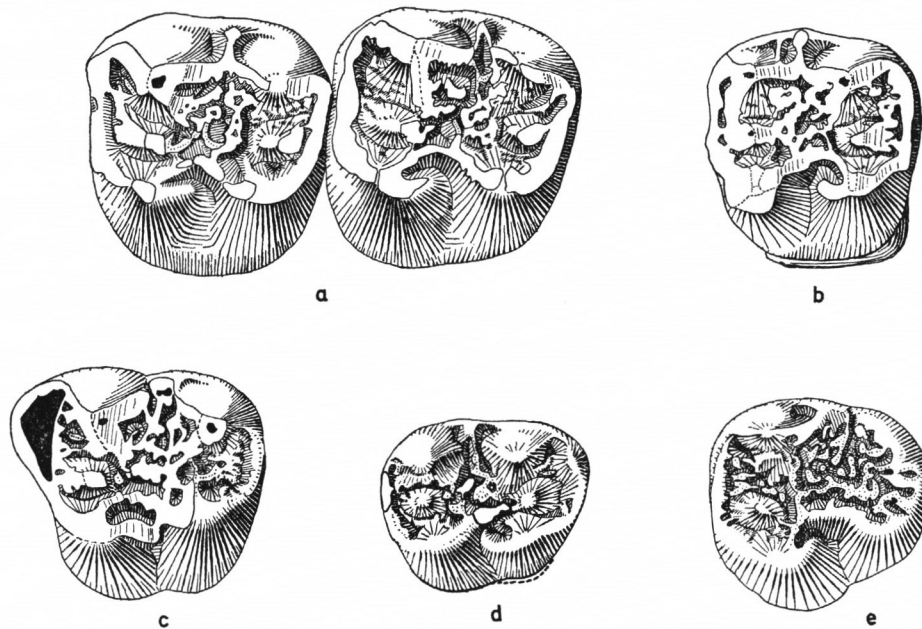


Abb. 6. *Pseudosciurus praecedens* n. sp.

- a) Max. sin., M¹-M³, Weißenburg 8, 1966 XXXIV-35;
- b) M¹ dex., Ehrenstein 1 (A), 1968 VII-32;
- c) P⁴ sin., Ehrenstein 1 (A), 1968 VII-579;
- d) D⁴ dex., Ehrenstein 1 (A), 1968 VII-337;
- e) M³ sin., Ehrenstein 1 (A), 1968 VII-743;
- f) 12-fach.

wärts ausbiegende Gratschleife aus, wie bei der vorigen Art (Abb. 6a). An dem Punkt, an dem der Quergrat bzw. die Gratschleife den äußeren Randsaum trifft, ist dieser etwas hochgezogen und fast immer zu einem Mesostyl verstärkt. Die Verbindung der Innenhöcker kommt stets durch den verlängerten Hypocon-Vorderarm zustande. Er trifft von den beiden Hinterkanten stets die mehr labial gelegene. Die Innensynklinale ist meist

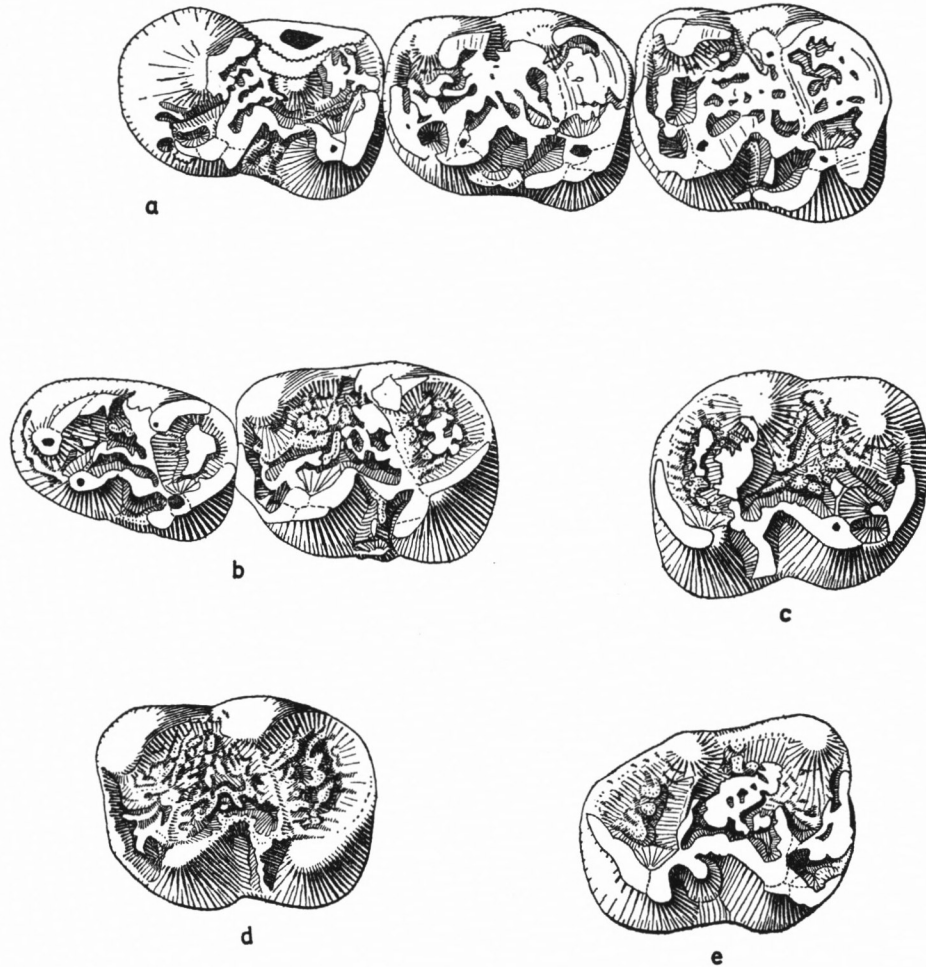


Abb. 7. *Pseudosciurus praecedens* n. sp.

- a) Mand. dex. P_4-M_2 (Holotyp), Ehrenstein 1 (A), 1968 VII-712 (invers!);
 - b) Mand. sin. D_4-M_1 , Ehrenstein 1 (A), 1968 VII-801;
 - c) $M_{1,2}$ dex., Weißenburg 8, 1966 XXXIV-48;
 - d) $M_{1,2}$ sin., Weißenburg 8, 1966 XXXIV-52;
 - e) M_3 dex., Ehrenstein 1 (A), VII-802;
- 12-fach.

geringfügig eingekerbt und hakenförmig nach vorn umgebogen. Im Durchschnitt zeigt sich das Schmelzleistenmuster des Kronenmittelfeldes weniger klar heraus modelliert als bei der vorigen Art.

M²: Er gleicht ganz dem M¹, besitzt aber häufig ein etwas schwächeres Mesostyl als dieser. Sofern zwischen den Außenhügeln eine Gratschleife zur Ausbildung kommt, ist sie am

M² stets eher ausgebildet als am M¹, wie der in der Abbildung 6 a wiedergegebene Oberkiefer zeigt.

M³: Der Zahn verschmälert sich nach hinten zu wie bei *Pseudosciurus suevicus*, hat aber mehr gerundete Gestalt. Der Paraconus wird voll ausgebildet, weniger gut der Protoconus. Von den hinteren Höckern fehlt vielfach jede Andeutung. Statt ihrer findet sich ein die hintere Kronenfläche einrahmender geschlossener Randsaum. Paracon und Protocon sind über einen niederen, unsicher verlaufenden Quergrat miteinander verbunden. Vor diesem sitzt, in der Mitte zwischen den Höckern, eine mehr oder minder deutlich ausgeprägte Protoconulus-Knospe. Die dem Hypocon-Vorderarm der ersten und zweiten Molaren homologe Fortsetzung des lingualen Randsaums trifft den vorderen Quergrat in der Nähe der Ansatzstelle des Zwischenhöckers. Die Außensynklinale dringt tief in die Krone ein und biegt nach vorn um, indem sie den kurzen, aber kräftigen Hinterarm des Protoconus umläuft. In der runzeligen Beschaffenheit der Schmelzoberfläche entspricht der Zahn den M¹ und M².

P⁴: Sein Umriß ist, abgesehen von dem an der Paracon-Vorderseite mäßig vorgeschobenen Vorderlobus, quadratisch und an den Ecken gut abgerundet. Die Kronenmorphologie gleicht grundsätzlich dem ersten und zweiten Molaren und zeigt folgende Besonderheiten: Protocon und Paracon sind durch eine unsicher bis deutlich verlaufende Leiste miteinander verbunden. Der Protoconulus sitzt als eine kräftige, klar abgesetzte Knospe immer vor dieser Querverbindung und nimmt mit ihr meist über einen kurzen Steg Verbindung auf. Der Metaconulus kann auftreten oder fehlen. Ist er vorhanden, so steht er isoliert oder er hat mit dem Hypocon und Metacon über kurze Quergrate Verbindung. Fehlt der hintere Zwischenhöcker, so treten an seine Stelle wechselnd deutliche Schmelzleisten (Abb. 6c). Der Paracon-Hinterarm tritt mit dem Metacon-Vorderarm über eine zum Zahnrand ausbiegende Gratschleife in Beziehung. Der labiale Teil des Gratsinus ist zu einem mehr oder weniger kräftigen Mesostyl aufgetrieben. Ein Außenzingulum wird hin und wieder und nur unmittelbar vor und hinter dem Mesostyl erkennbar. Der Hypocon-Vorderarm ist in seinem Verlauf nicht so konstant wie am M¹ und M², sondern variiert wie bei *Pseudosciurus*. Die Schmelzrunzelung entspricht in ihrer Intensität den Molaren.

D⁴: Er ist kleiner und zierlicher als der ihm nachfolgende Prämolare (siehe Abb. 6d und Diagramm Abb. 40), gleicht diesem aber im Grundplan vollkommen. Sein Umriß wird nach den Innenhöckern zu deutlich verschmälert. Der Vorderlobus ist weit vorgeschoben und am Vorderrand zu einem niederen Höcker verstärkt. Die Haupthügel sind spitz, ebenso die stets ausgebildeten Zwischenhöcker. Eine den Paracon-Hinterarm und den Metacon-Vorderarm verbindende, labial ausbiegende Gratschleife, entsprechend dem in Abb. 6c gezeigten Prämolaren, kommt nicht zur Ausbildung. Das Mesostyl wird entweder durch einen kurzen labialen Quergrat von den Höckerkanten abgetrennt, ähnlich dem in Abb. 6b gezeichneten Molar, oder es wird von ihnen durch Querkerben isoliert (Abb. 6d). Ein Außenzingulum findet sich nur in unmittelbarer Nähe des Mesostyls. Es tritt in der Regel klarer in Erscheinung als an den Prämolaren. Der Hypocon-Vorderarm setzt sich in seiner Verlängerung meist bis zum Protoconulus fort, seltener trifft er den Protoconus.

D³: Der Nachweis eines rudimentären D³ kann mangels geeigneten Kiefermaterials nicht erbracht werden. Es ist jedoch zu vermuten, daß er auch bei dieser Art gelegentlich auftritt.

M₁: Für die Variabilität des ersten Molaren ergibt sich folgendes Bild: Die Labial- wie auch die Lingualwand des Zahnes ist zwischen den Außen- bzw. Innenhöckern etwas eingebogen oder geradegestreckt. Die Höcker sind gegenüber den Mandibularzähnen von *Pseudosciurus suevicus* niedriger und mehr abgestumpft. Das Nachjoch ist schmal oder in

der Mitte zwischen Hypoconid und Entoconid ein wenig angeschwollen (Abb. 7c). Vom Protoconid dringt ein kurzer Quergrat in labialer Richtung vor und verliert sich an der Metaconbasis oder er verzweigt sich in untergeordnete Leisten unterschiedlichen Verlaufs (zu den Schmelzleisten des Mandibulargebisses siehe Tab. 5, S. 87). Vom Metacongipfel dringt eine kurze Kante in labialer Richtung vor und nimmt gelegentlich Verbindung mit einer der vom Protoconid herkommenden Leisten auf. Das Vorderzingulum wird von der Vorderhügelregion durch eine schmale, vom Protoconid zum Metaconid reichende Querrinne getrennt (Abb. 7b, d). Sie ist verschiedentlich durch die von den Vorderhügeln ausgehenden Leisten in mehrere Teilsenken gegliedert (Abb. 7a, c). Der Längsgrat zeigt einen ins Kronenmittelfeld vorspringenden Knick. Vor dem Nachjoch bildet er eine Anschwellung oder eine kleine, labial ausbiegende Schleife aus, von welcher ein unterschiedlich kräftiger labialer Querrücken ausgeht. Die Außensynklinale wird dadurch in zwei Quertäler getrennt, von denen meist das vordere breiter ist als das hintere. Die Grate zwischen den Innenhöckern – das sind der Metaconid-Hinterarm und der Entoconid-Vorderarm – zeigen wechselnde Klarheit. Der Entoconid-Vorderarm ist dabei immer etwas undeutlicher und kann in der Rundung des Entoconid-Vorderabhangs völlig aufgelöst sein. Das Schlußzingulum ist gut individualisiert und schmal bis voluminös. Auf der intensiv gerunzelten Schmelzoberfläche der Krone dominieren Körnchenstrukturen, während regelrechte Leisten mehr zurücktreten.

M₂: Die Variabilität des zweiten Molaren deckt sich weitgehend mit derjenigen des ersten. Wie bereits beim Holotypus beschrieben, wird der Umriß nach vorn etwas weniger verschmälert als am M₁. Der vom Längsgrat ausgehende labiale Querrücken ist in der Regel noch klarer herausgearbeitet.

M₃: Er gleicht im Prinzip den ersten und zweiten Molaren, zeigt aber gegenüber diesen charakteristische Abwandlungen: Sein Umriß ist nach hinten zu etwas verlängert. Die Breite im Bereich der Vorderhöcker übertrifft die über die Hinterhügel gemessene. Das rückwärtige, nur durch ein niederes Nachjoch verbundene Höckerpaar ist deutlich schwächer als das vordere. Die Streckung des Zahnes bewirkt, daß der Längsgrat weniger gestaucht erscheint als bei den vorderen Nachbarn. Der vor dem Hypoconid vom Längsgrat ausgehende Querrücken tritt im Durchschnitt noch kräftiger in Erscheinung und wird gelegentlich zu einem kurzen Quersporn verstärkt (Abb. 7e). Die Schmelzmodellierung weist gegenüber den übrigen beschriebenen Zähnen keinerlei Besonderheiten auf.

P₄: Nach der Beschreibung des Prämolaren des Holotypus sind nur wenige Abweichungen nachzutragen: Die Vorderhügel sind einander nicht immer so sehr genähert wie beim P₄ des Typus. Verschiedentlich entspringen an den Gipfeln der Vorderhöcker kurze, aufeinander zustrebende Quergrate, die sich aber nicht treffen, sondern durch eine Einkerbung voneinander getrennt bleiben.

D₄: Er gleicht im Bau dem P₄, ist aber im Gegensatz zu diesem kleiner, vor allem schmaler als der ihm benachbarte M₁ (Abb. 7b). Das Nachjoch erreicht fast die Höhe der hinteren Haupthügel. Der vordere Außenhöcker ist wesentlich niedriger und schwächer als der Innenhöcker. Zum Teil wird er auch nur als Knospe angedeutet. Immer sitzt er gegenüber dem Innenhügel weit nach hinten verschoben (Abb. 7b).

Ähnlich dem P₄ sind die Vorderhügel durch eine Einkerbung voneinander getrennt. Der Längsgrat verläuft S-förmig gebogen oder gerade. Die Außensynklinale wird verschiedentlich vom Zahnrand durch ein schwaches Zingulum abgetrennt. Gelegentlich findet sich auch eine schwache Ectostylidknospe angedeutet. Die Schmelzrunzelung entspricht in ihrer Ausbildung und Intensität dem Dauergebiß.

Beziehungen: Siehe II., 5.1.1, S. 60.

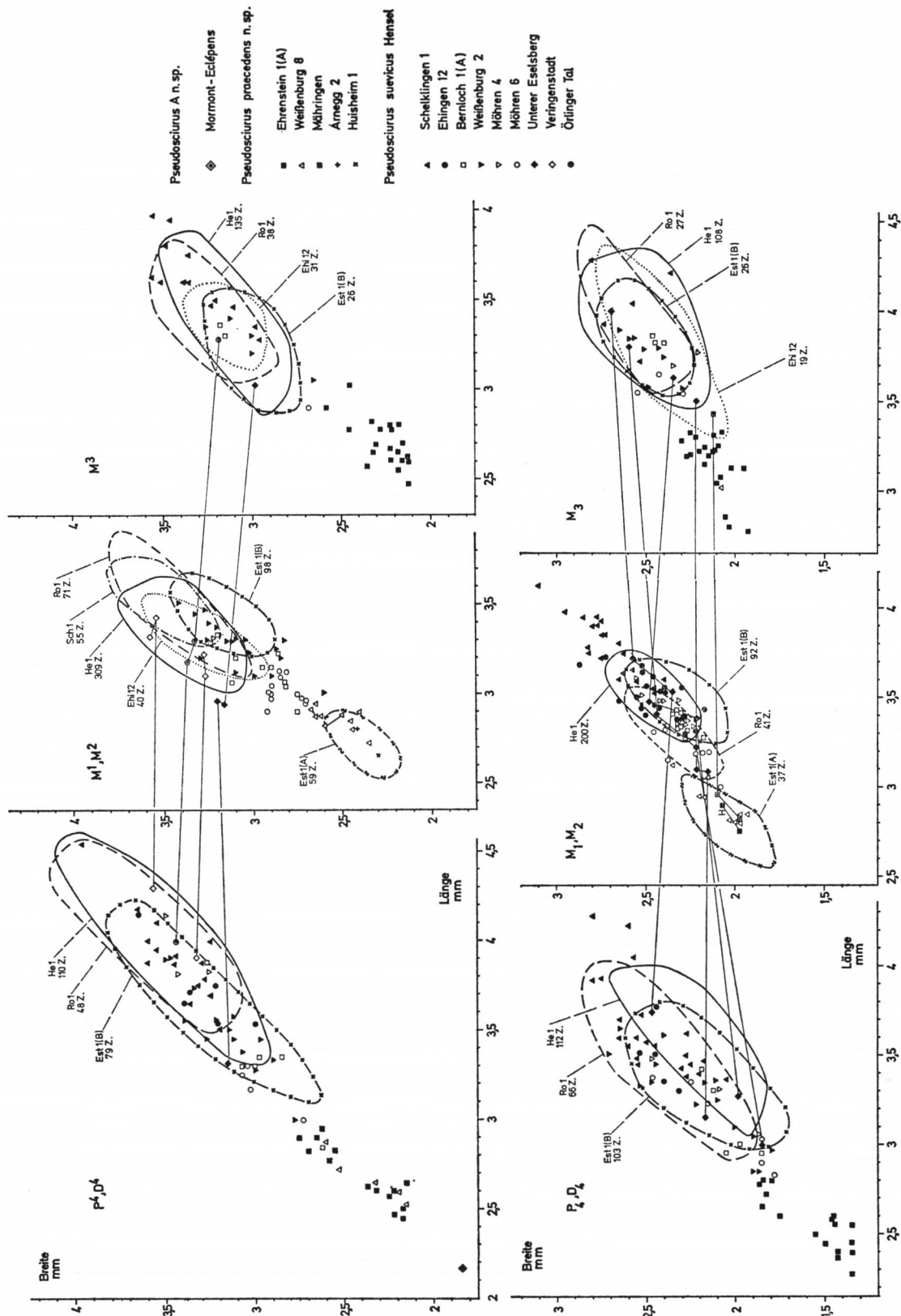


Abb. 8. Längen-Breiten-Diagramme für *Pseudosciurus suevicus* HENSEL, *Pseudosciurus praecedens* n. sp. und *Pseudosciurus A* n. sp. der wichtigsten Fundstellen.

Est 1 (A) und Est 1 (B) = Ehrenstein 1 (A) und 1 (B); Ro 1 = Ronheim 1; He 1 = Herrlingen 1; Sch 1 = Schelklingen 1; Ehi 12 = Ehingen 12.

1.3. *Pseudosciurus A n. sp.*

(Taf. 1, Fig. 6; Abb. 9)

Vorbemerkung: Aus Mormont-Eclépens ist nur ein einziger zu dieser Gattung gehöriger Zahn belegt. Er zeigt ausgezeichnete Erhaltung. Aller Wahrscheinlichkeit nach handelt es sich um einen D⁴. Durch seine spitzen Höcker und den deutlichen, verstärkten Vorderlobus weist er sich als *Pseudosciurus*-Vertreter aus.

Obwohl der Zahn sicher einer neuen Art angehört, wird von einer Benennung aus zweierlei Gründen abgesehen: Der genaue Herkunftsort ist nicht mehr feststellbar, da Mormont-Eclépens nicht eine einzelne Fundstelle bezeichnet, sondern einen Fundstellenkomplex (SUDRE 1969, S. 141), welcher Faunen bartonischen bis unteroligozänen Alters erbracht hat. Weiter ist, wie bereits erwähnt, die Frage nicht entscheidbar, ob es sich bei dem vorliegenden Exemplar um einen Prämolare oder um den ihm vorausgehenden Milchmolar handelt, womit eine Artdiagnose nur überschlägig gegeben werden kann.

Diagnose: Kleiner als *Pseudosciurus praecedens* n. sp. Maxillarzähne: Kronenumriß gut gerundet. Außenhügel spitz-kegelförmig mit wenig angedeuteten Vorder- und Hinterkanten. Zwischenhöcker sehr klein, wenig individualisiert und durch Quergrate mit den Haupthöckern verbunden. Mesostyl deutlich und ohne Beziehung zu den Außenhügeln.

Material:

Mormont-Eclépens (Collection ROCHAT):

D⁴ dex.**Maße:**

Länge: 2,15 mm; Breite: 1,85 mm (siehe auch Diagramm Abb. 8)

Beschreibung:D⁴ dex., Mormont-Eclépens, Samml. Lausanne.

Der Kronenumriß gleicht einem Trapez mit gut gerundeten Ecken, dessen Basis und längste Breite durch die labiale Kronenwand repräsentiert wird und dessen konvergierende Seiten dem vorderen und hinteren Zahnrand entsprechen. Die labiale Kronenwand verläuft geradegestreckt. Sie biegt nach rückwärts in den etwas konvex ausgebogenen Hinterend des Zahnes um und geht nach vorn zu in den vor dem Paracon sitzenden Vorderlobus über. Der Vorderrand dieser labialen Ausbauchung ist hochgezogen. Da sich der Zahnumriß zu den Innenhöckern hin erheblich verschmälert, ist die linguale Zahnwand, ähnlich den Milchmolaren der anderen *Pseudosciurus*-Arten, nur sehr kurz. Die beiden Außenhöcker sind hoch und spitz mit nur geringer Andeutung von Vorder- und Hinterkanten. Sie schließen zwischen sich ein deutliches, klar abgesetztes Mesostyl ein. Während sich die Außenhügel in ihrer Stärke entsprechen, ist von den Innenhöckern der Protoconus schwächer und niedriger als der Hypoconus. Die Zwischenhöcker sind klein, spitz und nur wenig höher als die kurzen Quergrate, die sie mit den Haupthügeln verbinden. Die für die beiden vorangehend beschriebenen *Pseudosciurus*-Arten so charakteristischen, über die Haupthügel ziehenden Grate sind an dem vorliegenden Zahn nur unvollständig herausgearbeitet: An den Außenhügeln lassen sich blasse Kanten lediglich auf den zum Mesostyl weisenden Abhängen erkennen. Am Protocon ist nur der in den vorderen Zahnrand mündende Vorderarm ausgebildet, wogegen der Hinterarm fehlt. Nur der Hypoconus weist beide Grate auf: Während der Hinterarm in das voluminöse Schlußzingulum überleitet, steigt der Vorderarm in Richtung Protoconulus von der Höckerspitze ab und endet am Labialabhang des Protoconus. Die zwischen die Innenhügel eingetiefte Innensynklinale hat über eine schmale Kerbe Verbindung mit dem Kronenmittelfeld. Vom Metaconulus geht eine unsicher ver-

laufende Leiste aus, welche in einem engen Bogen die Metaconbasis erreicht. Die Schmelzoberfläche des Zahnes zeigt lediglich zwischen den Haupthöckern kleine, körnchenartige Unebenheiten.

Beziehungen: Siehe II., 5.1.1. S. 60.



Abb. 9. *Pseudosciurus A n. sp.*, D⁴ dex., Mormont-Eclépens, Samml. Lausanne LM-40218; 12-fach.

2. *Sciuroides* MAJOR 1873

Vorbemerkung: Diese Gattung wurde seit ihrer Begründung durch F. MAJOR (1873, S. 79) von SCHLOSSER (1884 und 1902), DIETRICH (1929) und DEHM (1937) bestätigt. STEHLIN jedoch (1951, S. 23) erschienen die Unterschiede zwischen *Sciuroides* und der von GERVAIS (1859) bekanntgemachten Gattung *Adelomys* nicht bedeutend genug, weshalb er *Sciuroides* zu dieser synonym erklärte. THALER (1966) führte *Sciuroides* als Subgenus von *Adelomys* wieder ein. Nach der Untersuchung der noch existierenden Typen und Originale muß die Selbständigkeit beider Gattungen wiederum betont werden (vgl. II., 5.2.5, S. 71).

Diagnose: Schmelzoberfläche der Angehörigen dieses Genus glatt. Maxillarzähne: Kronenumriß quadratisch gerundet. Haupthügel niedrig, Außenhöcker mit wenig deutlichen Vorder- und Hinterkanten. Vorderer Zwischenhöcker kräftig, hinterer gut erkennbar bis fehlend. Vor dem Metaconulus ist eine bogenförmig nach vorn ausschwingende Gratverbindung zwischen Metacon und Hypocon ausgebildet. Die Verbindung zwischen den Innenhöckern kommt durch den Protocon-Hinterarm und dem Hypocon-Vorderarm zustande und bildet einen symmetrisch in die Krone einspringenden Sinus. P⁴ quadratisch wie der erste und zweite Molar und ohne Vorderlobus. D⁴ etwas kleiner als die Molaren und mit einem deutlichen Vorderlobus versehen. Mandibularzähne: Zahnumriß gedrungen, ohne Einbuchtung der Innen- bzw. Außenwand. Querjoche kräftig. Längsgrat ebenfalls markant, außerdem geradegestreckt und ebenso hoch wie die Quergrate. Er trifft das Nachjoch in einem vom Hypoconid in labialer Richtung deutlich abgerückten Punkt. Anteroconid vorwiegend gut ausgeprägt.

Typusart: *Sciuroides siderolithicus* (PICTET & HUMBERT) 1869.

Beziehungen: Siehe II., 5.1, S. 59 und 5.2.5, S. 71.

2.1. *Sciuroides siderolithicus* (PICTET & HUMBERT 1869)

(Abb. 10a-c, 11)

Synonymie:

- v 1855-57 *Theridomys siderolithicus* PICTET – PICTET, GAUDIN & DE LA HARPE: S. 85f., Taf. 6, Fig. 13.
- v 1855-57 *Sciurien* – PICTET, GAUDIN & DE LA HARPE: S. 86, Taf. 6, Fig. 14a-c.
- v 1869 *Sciurus siderolithicus* (I. MAJOR) – PICTET & HUMBERT: S. 132f., Taf. 14, Fig. 5a-c, Fig. 6a-d.

- v 1869 *Sciurus siderolithicus* (I. MAJOR) – PICTET & HUMBERT:
S. 132f., Taf. 14, Fig. 5a–c, Fig. 6a–d.
- v 1873 *Sciuroides siderolithicus* MAJOR MANUSCR. – MAJOR: S. 83ff., Taf. 3, Fig. 4a, b, Fig. 8a, b.
- ? 1873 *Sciuroides siderolithicus* MAJOR MANUSCR. – MAJOR: S. 83ff., Taf. 3, Fig. 9.
- 1884 *Sciuroides siderolithicus* PICTET sp. – SCHLOSSER: S. 59f. (ohne Abbildung).
- 1937 *Sciuroides siderolithicus* F. MAJOR 1869 MANUSCR. – DEHM: S. 279f. (ohne Abbildung).
- v 1951 *Adelomys siderolithicus* (MAJOR) – STEHLIN & SCHAUB: S. 26, S. 207, Abb. 21C, 22, 312.
- v 1966 *Adelomys* (*Suevosciurus*) sp. – THALER: S. 36, Taf. 3, Fig. A, Abb. 6D.
- 1966 *Adelomys* (*Sciuroides*) *siderolithicus* (MAJOR 1869) – THALER: S. 36f. (ohne Abbildung).
- non 1855–57 *Theridomys siderolithicus* PICTET – PICTET, GAUDIN & DE LA HARPE: S. 84f., Taf. 6, Fig. 11, 12a–b.
- non 1891 *Sciuroides siderolithicus* MAJOR – RÜTIMEYER: S. 90, Taf. 6, Fig. 25–27.

Vorbemerkung: Erstmals wurde *Sciuroides siderolithicus* von F. MAJOR in einem unveröffentlichten Manuskript beschrieben. PICTET & HUMBERT (1869, S. 132) bezogen sich auf dieses und bildeten unter dem gleichen Namen ein Oberkieferfragment und ein Mandibelbruchstück derselben Spezies ab. Sie haben daher als Autoren dieser Art zu gelten. Die beiden Originale von PICTET & HUMBERT lagen hier erneut zur Untersuchung vor. Die Eigenheit der Art kommt an dem Maxillarfragment charakteristischer zum Ausdruck, weshalb es bei der Wahl des Lectotypus dem Unterkieferrest vorgezogen wurde.

Diagnose: Maxillarzähne: Der vor dem Metaconulus gelegene, die hinteren Haupthügel verbindende Gratbogen ist durchgehend oder in der Mitte eingeschnürt. Innere synklinale flach bis wenig eingekerbt. Mandibularzähne: Das Anteroconid nimmt keine Beziehung mit dem Vorjoch auf, sondern ist von diesem durch eine Querrinne getrennt.

Material:

Mormont-Eclépens:

Max. dex. M¹–M³ (Lectotypus) Max. dex. D⁴–M¹;

Mand. dex. M₁–M₃ (Paralectotypus), Mand. dex. D₄–M₁.

Quercy:

Max. dex. P⁴–M²,

Max. dex. P⁴–M¹.

Maße: Siehe Abb. 13, S. 36.

Lectotypus: Max. dex. M¹–M², Mormont-Eclépens, Samml. Lausanne Inv. Nr. 39560 (PICTET & HUMBERT 1869, S. 132, Taf. 14, Fig. 5a–c). Maße: M¹: Länge 2,47 mm, Breite 2,52 mm; M²: Länge 2,48 mm, Breite 2,45 mm. Das Stück wurde von STEHLIN & SCHAUB (1951, Abb. 22) hervorragend abgebildet.

Oberkiefer: Ein Stück des Hinterrandes des foramen incisivum wird an dem Maxillarbruchstück gerade noch erkennbar. Es endet vor dem Vorderrand des Jochbogens. Vor der Alveole der Innenwurzel des D⁴ findet sich eine sehr kleine Alveole des D³.

M¹: Der Zahn hat quadratischen Umriß. Seine lingualen Ecken sind etwas mehr gerundet als die labialen. Von den vier niedrigen Haupthügeln haben die Außenhöcker gedrängene Gestalt mit kaum ausgebildeten Vorder- und Hinterkanten. Von den Innenhöckern gehen dagegen markante Vorder- und Hinterarme aus. Zwischen den Vorderhügeln verläuft ein wenig prägnanter, niedriger Quergrat, an dessen Vorderseite ein deutlicher Protoconulus angelehnt ist. Die beiden hinteren Haupthöcker treten über zwei getrennte Grate miteinander in Verbindung. Der erste geht vom Metacongipfel aus und zieht in lingualer Richtung geradlinig zur Basis des Hypocons. Der zweite Grat verläuft vor dieser Querkante und verbindet die beiden Hinterhöcker, indem er einen nach vorn ausschwingenden Halbkreisbogen beschreibt. Zwischen den Außenhügeln ist trotz Beschädigung der entsprechenden Stelle ein gut individualisiertes Mesostyl erkennbar. Die von Protoconus und Hypoconus ausgehenden Arme setzen sich nach vorn und hinten in ein markantes Vorder- bzw. Schlußzingulum fort; zum anderen schaffen sie eine stumpfwink-

lig in die Krone einspringende Gratverbindung zwischen den Innenhöckern. Sie wird begleitet von einer mäßig tiefen, symmetrischen Eintalung der lingualen Zahnwand. Das Quertal, welches das Vorderzingulum von der Protoconulusregion trennt, ist schmal, aber ein wenig breiter als die Querrinne zwischen dem Schlußzingulum und der Querverbindung der Hinterhügel. Das mittlere Quertal wird durch den halbkreisförmigen Gratbogen vom Hypocon zum Metacon etwas eingengt. Seine Schmelzoberfläche zeigt schwach angedeutete, kleine Unebenheiten.

M²: Sein Umriß entspricht dem des M¹. In der Gestalt der Haupthöcker herrscht ebenfalls Übereinstimmung mit dem ersten Molar. Die Gratverbindung der beiden Vorderhügel ist jedoch kräftiger als bei dem Nachbarn und wie bei diesem durch einen vor der Querkante angebauten Protoconulus verstärkt. Ebenso findet sich ein halbkreisförmiger Gratbogen als Verbindung der beiden Hinterhügel. Er ist jedoch etwas voluminöser entwickelt. Der am ersten Molar auftretende, den Metaconus und Hypoconus geradlinig verbindende zweite Quergrat wird am M² nicht sichtbar. Statt seiner findet sich ein markanter Metaconulus. Er hat lediglich Verbindung zum Metacon und ist von dem vorgelagerten Halbkreisbogen, vom Hypoconus und vom Schlußzingulum durch eine U-förmig gebogene Rinne getrennt. Die flache Innenbucht entspricht ganz den Verhältnissen am M¹. Ebenso zeigt sich das Mesostyl zwischen den Außenhügeln gut entwickelt. Die vordere Querrinne ist schmal, die hintere durch den voluminösen Zwischenhöcker noch mehr reduziert. Das Schmelzareal zwischen den vier Haupthöckern zeigt schwache Unebenheiten.

Vor der Alveole der Innenwurzel des ausgefallenen D⁴ findet sich noch eine kleine Alveole des D³.

Paralelectotypus: Mand. dex. M₁–M₃, Mormont-Eclépens, Samml. Lausanne Inv. Nr. 39560 (PICTET & HUMBERT 1869, Taf. 14, Fig. 6a–d).

Maße (mm):	M ₁ –M ₃	M ₁	M ₂	M ₃
Länge:	8,56	2,25	2,27	3,05
Breite über den Vorderhügeln:			2,41	2,83
Breite über den Hinterhügeln:		2,35	2,42	2,16
Breite zwischen den Höckerpaaren:		2,17	2,35	2,13

Das Stück ist in STEHLIN & SCHAUB (1951, Abb. 312) hervorragend abgebildet.

Unterkiefer: Die vordere Spitze des Masseterdreiecks auf der Außenseite der Mandibel befindet sich unter dem Vorderrand des M₂. Sie besitzt keine spornartige Verlängerung. Die beiden die Massetergrube einsäumenden Knochenleisten sind gerundet und gleich kräftig.

M₁: Die Breite des Zahnes ist nach vorn zu etwas verringert. Außen- und Innenwand verlaufen gerade, Vorder- und Hinterrand konvex gebogen. Die Außenhöcker sind niedriger und besser gerundet als die kegelförmigen Innenhöcker. Beide Querjoche sind prägnant, aber wenig scharf. Während das Nachjoch ungestört ist, zeigt das Vorjoch in der Mitte eine Einkerbung. Vom Protoconid bis zu dieser Stelle behält es gleiche Höhe, um dann steil zum Metaconidgipfel aufzusteigen. Der Längsgrat verläuft gerade und ist den Querjochen an Höhe ebenbürtig. Er trifft das Nachjoch kurz bevor dieses das Hypoconid erreicht. Anstatt eines Mesoconids findet sich vor dem Hypoconid lediglich eine schwache Anschwellung des Längsgrates. Der Vorderabhang des hinteren Außenhöckers ist gleichmäßig gerundet und zeigt keine Andeutung einer Vorderkante. Im Bereich der Innenhöcker wird nur ein Metaconid-Hinterarm entwickelt. Er ist von dem gleichmäßig gerundeten Vorderabhang des Entoconids durch eine schwache Kerbe getrennt. Der hintere Zahnrand ist voluminös und fast so hoch wie der Längsgrat und die Querjoche. Das hintere

Quertal tritt dadurch als halbmondförmige Einsenkung besonders gut in Erscheinung. An Stelle eines Vorderzingulums findet sich ein gut entwickeltes, querovales Anteroconid. Es hat keinerlei Verbindung mit dem Vorjoch, sondern ist von diesem durch eine kurze Querrinne getrennt. Auf dem Grund des ausgedehnten Mitteltales zwischen den Haupthöckern machen sich geringe Schmelzunebenheiten bemerkbar.

M₂: Der hintere Zahnrand beschreibt einen konvexen Bogen, der Vorderrand ist annähernd gerade. Kroneninnen- und Außenwand sind einander parallel und wie am M₁ geradegestreckt. Der Zahn zeichnet sich gegenüber dem ersten Molar durch wenige Besonderheiten aus: Zwischen den Innenhöckern sitzt ein kleines Mesostylid. Der vordere Zahnrand wird durch ein kurzes Zingulum gebildet. Es besitzt eine geringfügige Verdickung als Andeutung des Anteroconids. Zwischen Vorjoch und Vorderzingulum findet sich eine kurze Querfurche.

M₃: Der Vorderrand des Zahnes ist gerade, der Hinterrand dagegen halbkreisförmig ausgebaucht. Zahninnen- und Außenwand sind gestreckt. Die Krone verliert nach hinten zu deutlich an Breite und zeigt die für den M₃ bezeichnende Verlängerung in seiner hinteren Hälfte. Der niedrige aber massige hintere Außenhügel setzt sich ohne erkennbare Grenze über seinen aufgeschwollenen Hinterarm in das wulstige Schlußzingulum fort. Dieses kommt in der Höhe den Querjochen gleich und ist im Besitz einer kleinen verwachsenen Hypoconulidknospe. Das Vorjoch ist in der Mitte zwischen den Vorderhügeln unterbrochen. Sein vom Metaconid ausgehender Abschnitt biegt im rechten Winkel zum vorderen Zahnrand um und nimmt mit diesem Verbindung auf. Das Mesostylid zwischen den Innenhöckern tritt etwas besser in Erscheinung als am M₂. An dem kräftigen Vorderzingulum läßt sich keinerlei Andeutung eines Anteroconids erkennen. In den übrigen Merkmalen gleicht der dritte Molar seinen vorderen Nachbarn.

Artvariation:

M¹: Der Umriß des Zahnes ist etwa quadratisch wie beim Lectotyp oder nach den Innenhöckern hin geringfügig verschmälert wie am M¹ des in Abb. 10c gezeigten Oberkieferstückes. Die beiden Innenecken sind weich gerundet, die Außenecken mehr oder weniger abgestumpft. Von den vier niedrigen Haupthügeln haben die äußeren kegelförmige Gestalt und weisen manchmal schwache Vorder- und Hinterkanten auf. Die über die Innenhöcker ziehenden V-förmig gewinkelten Grate sind stets kräftig entwickelt. Der zur Kronenmitte hin einspringende Gratsinus zwischen den Innenhöckern ist symmetrisch oder kaum merklich nach vorn geneigt. Die mit ihm verbundene Depression der lingualen Zahnwand hat die Form einer flachen Eintalung oder einer unterschiedlich tiefen Querfurche. Der Protoconulus sitzt stets vor dem die Vorderhöcker verbindenden Quergrat. Er schwankt in seiner Stärke nur geringfügig. Im Gegensatz dazu ist der Metaconulus sehr variabel, nämlich entweder als markante Knospe ausgebildet (Abb. 10a, b) oder nur blaß angedeutet (Abb. 10c), verschiedentlich sogar fehlend, wie am Lectotypus. Der vor dem Metaconulus gelegene halbkreisförmige Gratbogen ist von wechselnder Dicke und zeigt gelegentlich in der Mitte zwischen den Hinterhügeln eine kurze Unterbrechung (Abb. 10a, b). Der dem Hypocon benachbarte Abschnitt des Gratbogens ist schmal oder ein wenig aufgetrieben. Das Mesostyl sendet in lingualer Richtung gelegentlich einen unscharf konturierten, niederen Querrücken von wechselnder Länge aus. Das vordere Quertal setzt sich als schmale Rinne zum Teil bis zum labialen Kronenrand fort. Dadurch beginnt sich vom Paracon-Vorderabhang ein schwaches Parastyl abzutrennen (Abb. 10a). Das hintere Quertal ist zu einer langen Kerbe verengt und mehr oder minder tief eingraviert. Die Schmelzoberfläche weist nur zwischen den Haupthügeln schwache Unregelmäßigkeiten auf.

M²: Die Variabilität des M² deckt sich weitgehend mit derjenigen des ersten Molaren. Im Unterschied zu diesem tritt der Metaconulus meist deutlicher in Erscheinung.

M³: Er ist in dem bisher bekannten Fossilmaterial dieser Art nicht vertreten.

P⁴: Er hat quadratischen Umriss mit gerundeten Ecken und entspricht in der Größe den Molaren. Eine Vorderknospe kommt bei ihm nicht zur Ausbildung. Von den vier Haupthöckern erscheint jedoch der Paraconus besonders massig, während die anderen sich in ihrer Stärke gleichen. Das Vorderzingulum und das vordere Außental sind aufgelöst. Dadurch wird es möglich, daß der Protoconulus unmittelbar mit der vorderen Kronenwand verschmilzt. Wie am M¹ und M² findet sich zwischen den Vorderhügeln ein niedriger Quergrat eingeschaltet und zwischen den Hinterhügeln ein dem Metaconulus vorgelagerter halbkreisförmiger Gratbogen. Die Innenhöcker werden durch einen kurzen, wenig zur Kronenmitte eingebogenen Grat verbunden (Abb. 10a) oder sie sind in der Mitte durch eine Einkerbung voneinander getrennt (Abb. 10b). Von einer Innenbucht kann kaum gesprochen werden. Es findet sich im Bereich der Innenhügel lediglich eine geringfügige Depression der Zahnwand. Das zwischen den Außenhöckern sitzende niedere Mesostyl sendet in labialer Richtung einen Quergrat aus, welcher bis zur Kronenmitte zieht und dann mit dem für *Sciurides siderolithicus* typischen Gratbogen vor den Hinterhügeln verschmilzt. Das Kronenareal zwischen den vier Haupthöckern zeigt keine Schmelzrunzelung. Es wird aber von wenigen niederen Graten mit wechselndem Verlauf beherrscht.

D⁴: Der Zahn hat deutlich kleinere Abmessungen als der ihm benachbarte erste Molar und zeichnet sich diesem gegenüber außerdem durch den Besitz eines Vorderlobus aus.

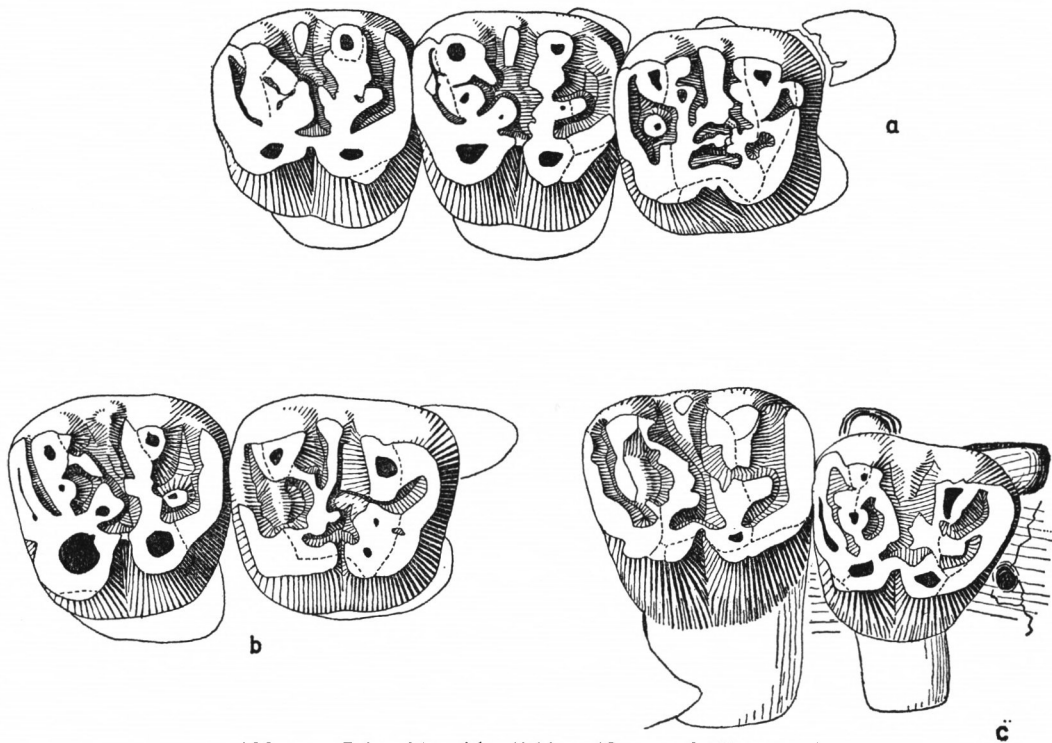


Abb. 10. *Sciuroides siderolithicus* (Pictet & Humbert).

- a) Max. dex. P⁴-M², Quercy, Samml. Genf LT-30;
- b) Max. dex. P⁴-M¹, Quercy, Samml. Genf LT-53;
- c) Max. dex. D⁴-M¹, Mormont-Eclépens, Samml. Lausanne Lm-2932;
12-fach.

Dieser wird vor dem Paracon mäßig weit vorgeschoben, um dann allmählich in gerader Linie bis zum Vorderabhang des Protocons zurückzufallen. Für den Zahn ergibt sich dadurch eine schräg abgestutzte Vorderwand. Die Kronenmorphologie entspricht in den anderen Punkten dem M^1 bzw. M^2 , auf deren Beschreibung deshalb verwiesen werden kann, weist jedoch noch niedrigere Höcker und Grate auf und ist dadurch im ganzen noch flacher (Abb. 10c).

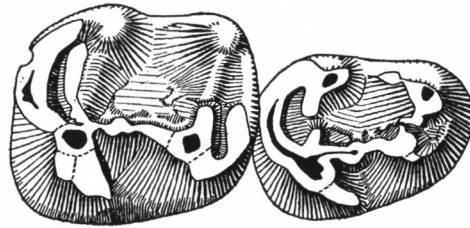


Abb. 11. *Sciurooides siderolithicus* (Pictet & Humbert).
Mand. dex. D_4 – M_1 , Mormont-Eclépens, Lm-2933; 12-fach.

D^3 : Dicht vor der Innenwurzel des D^4 findet sich eine kleine Alveole für den D^3 (Abb. 10c). Besonders deutlich tritt sie auch an dem von Thaler (1966, Taf. 1, Fig. B, Abb. 6d) abgebildeten Maxillarfragment in Erscheinung. Da sie am Dauergebiß nicht auftritt, wird sie wohl beim Nachrücken des etwas größeren P^4 resorbiert.

Vom Mandibulargebiß liegt außer dem bereits beschriebenen Paralectotyp nur ein einziges weiteres Unterkieferfragment vor:

Mand. dex. M_1 – D_4 (?), Mormont-Eclépens Samml. Lausanne (Pictet 1857, S. 86f., Taf. 6, Fig. 14).

M_1 : Der Zahn hat gedrungene Gestalt, gerade Innen- und Außenwände und verschmälert sich nach vorn zu etwas mehr als der M_1 des Paralectotypus. Die Querjochs sind sehr niedrig und verwaschen. Der ebenfalls unscharfe Längsgrat ist gerade und besitzt ein mittelstarkes Mesostyl. Das Vorjoch wird in der Mitte zwischen den Vorderhügeln durch eine Kerbe unterbrochen. Vom Paraconid bis zu der Einkerbung bleibt es relativ gut erkennbar. Der zweite Abschnitt hat sich dagegen fast ganz im Labialabhang des Metaconids aufgelöst. Das nur wenig angedeutete Anteroconid wird vom vorderen Quergrat durch eine Querrfurche getrennt.

D_4 (?): Der Zahn verschmälert sich nach vorn zu keilförmig fast auf die Hälfte seiner hinteren Zahnbreite und bleibt in seiner Größe merklich hinter seinem Nachbarn zurück (Abb. 11). Die Vorderhöcker sind ganz aneinandergerückt, das Vorjoch und Vorderzingulum völlig reduziert. Der vordere Außenhöcker ist niedrig, schwächer als der Innenhöcker und von diesem durch eine kurze Längsfurche geschieden. Nachjoch und Längsgrat sind dünn und wenig erhaben. Letzterer trägt eine kleine Mesoconidknospe. – Der ganzen Ausbildung nach handelt es sich wahrscheinlich um einen D_4 .

Beziehungen: Siehe II., 5.1.2, S. 61.

2.2. *Sciurooides* aff. *siderolithicus* (Pictet & Humbert 1869)

(Abb. 12a, b)

Material:

Weidenstetten: 1 M^1 , 2 sin., 1 D^4 dex.

Maße:

M^1 , 2 sin., B 2,62 mm; L 2,80 mm

D^4 dex., B 2,90 mm; L 2,71 mm

Von Weidenstetten liegen zwei Oberkieferzähne vor, welche in ihren Merkmalen ganz innerhalb der beschriebenen Variationsbreite von *Sciuroides siderolithicus* liegen (Abb. 12a, b). Sie sind jedoch durch ihre größeren Abmessungen von dieser Art etwas verschieden (siehe auch Diagramm Abb. 13).



Abb. 12. *Sciuroides* aff. *siderolithicus* (Pictet & Humbert).

- a) M^{1,2} sin., Weidenstetten, 1962 I-499;
b) D⁴ dex., Weidenstetten 1, 1962 I-500;
12-fach.

2.3. *Sciuroides fontensis* (Thaler 1966)

Synonymie:

v 1966 *Adelomys (Sciuroides) fontensis* n. sp. – Thaler: S. 37f., Taf. 3, Fig. C; Abb. 7.

Maße:

Länge:	2,90 mm
Breite zwischen den Höckerpaaren:	2,44 mm
Breite über den Hinterhöckern:	2,65 mm

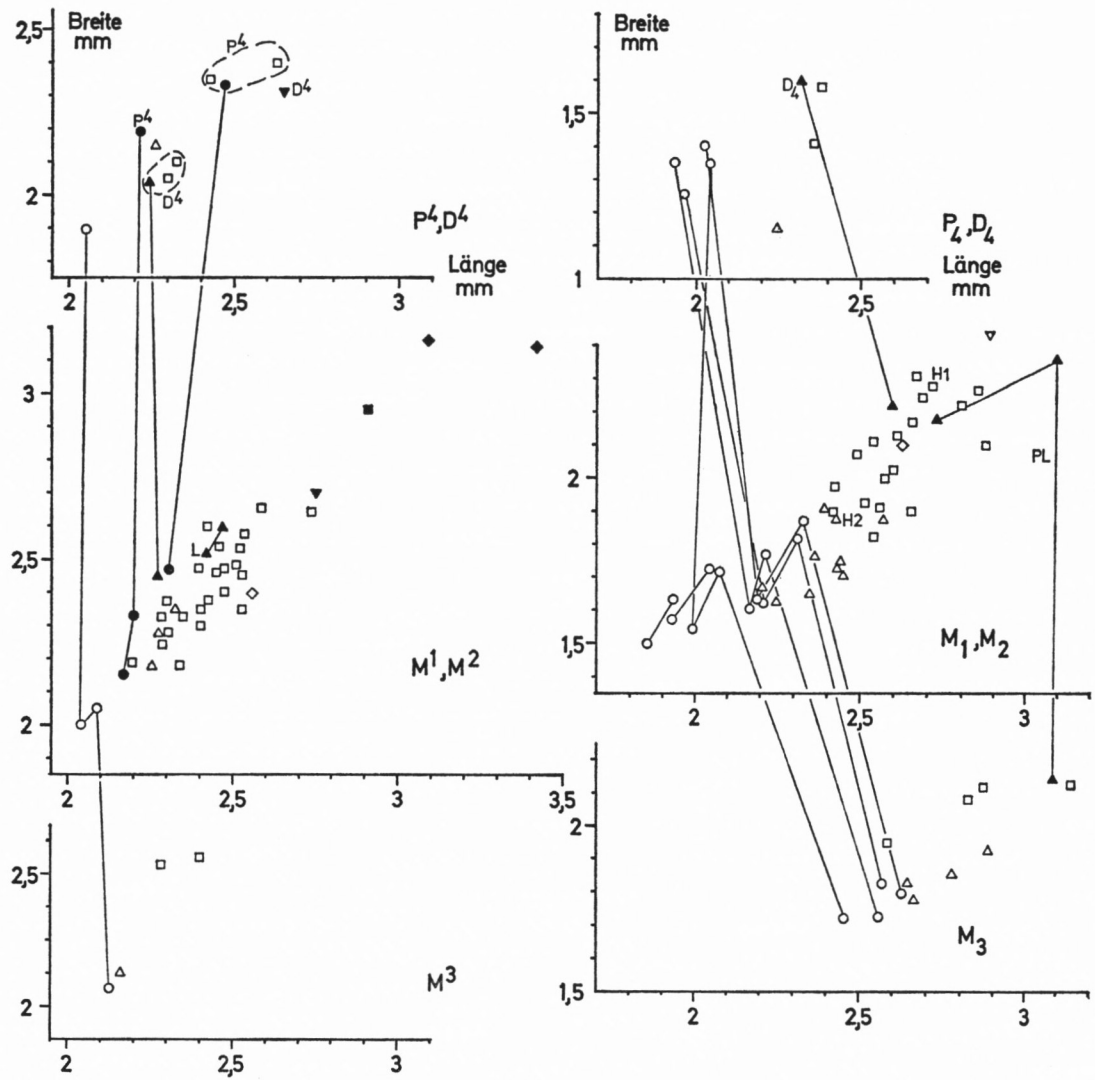
Bemerkung: Diese Art wurde von Thaler auf einem unteren Molar begründet, der bislang das einzige Belegstück der Spezies darstellt. Es handelt sich bei dem Holotyp nicht, wie Thaler schreibt, um einen M₂, sondern um einen M₁, was aus der Lage des vordersten Masseteransatzes auf dem miterhaltenen Unterkieferrest eindeutig hervorgeht. Da Thaler seiner Beschreibung die Abmessungen nicht beifügte, sind diese nachzutragen (siehe oben). Der Zahn stimmt in seiner Größe mit *Sciuroides siderolithicus* etwa überein (vgl. Diagramm Abb. 13). Morphologisch unterscheidet er sich von diesem lediglich durch das Auftreten eines kurzen Verbindungsgrates zwischen dem Anteroconid und dem Vorjoch. In allen anderen Punkten herrscht Übereinstimmung. Die Eigenständigkeit dieser Form ist daher nicht gesichert. Eine Entscheidung darüber, ob sie als Spezies berechtigt oder aber als Subspezies von *Sciuroides siderolithicus* zu führen sei, kann nur der Fund weiterer Zahnmaterials bringen.

Beziehungen: Siehe II., 5.1.2., S. 61.

2.4. *Sciuroides A* n. sp.

(Abb. 14)

Vorbemerkung: Diese aus Ehrenstein 1 (A) stammende Art wird nur durch einen erheblich beschädigten M^{1,2} belegt. Der Zahn ist vollständig genug, um die Existenz einer weiteren *Sciuroides*-Art außer Zweifel zu setzen, nicht aber, um eine Artbenennung zu rechtfertigen.



- *Treposciurus mutabilis mutabilis* n.sp., Ehrenstein 1(A)
- ◇ " aff. " " , Sosis
- △ " " *helveticus* n.sp. n.ssp., Mormont-Eclépens
- " *intermedius*(Schlosser), Quercy
- ▽ *Sciuroides fontensis* (Thaler), Fons 1
- ▲ " *siderolithicus* (Pictet u. Humbert), Mormont-Eclépens
- " " " , Quercy
- ▼ " aff. " " , Weidenstetten 1
- " *ehrensteinensis* n.sp., Ehrenstein 1(A)
- ◆ " *A* n.sp., Ehrenstein 1(A)

Abb. 13. Längen-Breiten-Diagramme für die Gattungen *Sciuroides* MAJOR und *Treposciurus* nov. gen.

Diagnose: Ein besonders großer Vertreter des Genus *Sciuroides* mit voluminös gestalteten Höckern und Graten. Innenbucht am oberen Molar weit in die Krone eindringend.

Material:

Ehrenstein 1 (A): 1 M^{1,2} dex. (beschädigt).

Maße:

Länge: 3,1 mm; Breite: 3,15 mm



Abb. 14. *Sciuroides A n. sp.*, M^{1,2} dex. (Fragment), Ehrenstein 1 (A), 1968 VII-528; 12-fach.

Beschreibung:

M^{1,2} (beschädigt): In der Größe nähert sich das Exemplar *Pseudosciurus suevicus*. Der Zahnschmelz ist glatt, die Innenhöcker sind voluminös und deutlich niedriger als der erhalten gebliebene vordere Außenhügel. Der Metaconulus ist massig und hat keine Verbindung zum Hypocon. Der Protoconulus liegt vor dem die beiden Haupthügel verbindenden Quergrat und hat sich von diesem nahezu völlig isoliert. Vor dem Metaconulus verläuft, ebenso wie bei *Sciuroides siderolithicus*, ein nach vorn halbkreisförmig gebogener Grat als Verbindung der hinteren Haupthügel. Die Innenbucht ist symmetrisch, geräumig und dringt zwischen den Innenhöckern weit in die Krone ein. Sie wird durch eine Querrfurche vertieft. Von dem abgebrochenen Mesostyl ausgehend läuft ein niedriger Quergrat in lingualer Richtung ab und verliert sich etwa in Höhe der Zwischenhöcker im Kronenmittelfeld. Auf dem Protocon-Vorderarm hat sich eine voluminöse Schmelzknospe entwickelt. Trotz der Beschädigung des vorderen labialen Zahnrandes kann ein kräftiges, vom Paracon durch eine Querrfurche getrenntes Parastyl konstatiert werden.

Beziehungen: Siehe II., 5.1.2, S. 61.

2.5. *Sciuroides ehrensteinensis* n. sp.

(Taf. 1, Fig. 7; Abb. 15)

Vorbemerkung: Von dieser Form liegt bislang nur ein einziger oberer Molar vor. Er unterscheidet sich von dem übrigen Oberkiefermaterial zu dieser Gattung in einigen Punkten. Als oberes Gegenstück zu dem Mandibularzahn von *Sciuroides fontensis* (THALER) kommt er vor allem auf Grund seiner zu großen Abmessungen, aber auch wegen seiner unruhig konturierten Grate nicht in Frage. Obwohl nur ein einziger Zahn vorliegt, erscheint eine Artbenennung gerechtfertigt.

Diagnose: Der *Sciuroides*-Vertreter besitzt größere Abmessungen als *Sciuroides siderolithicus* und zeigt am Maxillarmolaren folgende Abweichungen: Vom Hypocon-Vorderarm

dringt in labialer Richtung ein gesonderter Quergrat vor. Das Mesostyl sendet einen weit ins Kronenmittelfeld vordringenden deutlichen Mittelgrat aus.

Material:

Ein rechter $M^1, 2$ von Ehrenstein 1 (A).

Maße:

Länge: 2,98 mm; Breite: 2,95 mm; siehe auch Diagramm Abb. 13.

Namengebung: Nach dem Fundort Ehrenstein.

Typlokalität: Ehrenstein, westlich Ulm.

Holotypus: $M^1, 2$ dex., München 1968 VII-742. Der Zahn hat quadratisch gerundeten Umriß. Die Vorder-, Hinter- und Labialseite der Krone sind gleichmäßig nach auswärts

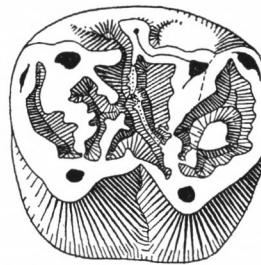


Abb. 15. *Sciurooides ehrensteinensis* n. sp., $M^1, 2$ dex., Ehrenstein 1 (A), 1968 VII-742; 12-fach.

gebogen, die Lingualwand ist dagegen ein wenig einwärts geschwungen. Die vier niedrigen Haupthügel besitzen kräftige Vorder- und Hinterkanten. An den Außenhöckern sind sie längsgestreckt, an den Innenhöckern V-förmig gewinkelt. Die beiden Vorderhügel haben über einen unregelmäßig ausgebildeten Quergrat miteinander Verbindung. Etwa in der Mitte zwischen dem Quergrat sitzt ein kräftiger, gut abgegrenzter Protoconulus. Er ist mit dem Quergrat über einen kurzen Leistensteg verbunden. Die beiden Hinterhügel treten über einen vom Metacon ausgehenden, breit aufgesetzten Wulst miteinander in Beziehung, welcher, sich immer mehr verschmälernd, den Hypoconus erreicht. Vor diesem Querwulst zeichnet sich die für alle *Sciurooides*-Arten charakteristische Gratbogenstruktur deutlich ab. Sie ist in der Mitte unterbrochen und dadurch in zwei Arme geteilt, wie dies auch bei *Sciurooides siderolithicus* verschiedentlich beobachtet werden kann. Als wesentliches Unterscheidungsmerkmal gegenüber dieser Art und auch gegenüber *Sciurooides A* n. sp. hat jedoch zu gelten, daß der linguale Arm nicht vom Hypocongipfel ausgeht, sondern nach vorn auf den Hypocon-Vorderarm verschoben ist. Das Mesostyl tritt deutlich in Erscheinung und hat lediglich Kontakt zum Hinterarm des Paraconus, während es vom Metacon-Vorderarm durch eine Querkerbe getrennt wird. Von dem äußeren Zwischenhügel geht ein niederer Quergrat aus. Er setzt sich auf dem Grunde des Kronenmittelfeldes in lingualer Richtung fort und verschmilzt in der Nähe des Protoconus mit dem vorderen Quergrat. Die Verbindung der Innenhügel ist symmetrisch in Richtung Kronenmittelfeld eingewinkelt. Die damit verbundene Innensynklinale ist etwas stärker eingesenkt und breiter als bei *Sciurooides siderolithicus*. Vorder- und Schlußzingulum sind je durch eine deutliche Querrinne vom übrigen Kronenfeld abgegrenzt. Die an dem Zahn beschriebenen Grate zeigen sich unregelmäßig konturiert. Im übrigen ist die Schmelzoberfläche glatt.

Beziehungen: Siehe II., 5.1.2., S. 61 und 5.2.5., S. 71.

3. *Suevosciurus* DEHM 1937

Vorbemerkung: Die Arten dieser Gattung lassen sich letzten Endes nur nach ihrer relativen Größe voneinander unterscheiden. Die bestehenden, aber geringfügigen morphologischen Unterschiede werden durch die erhebliche Variabilität verwischt. Eine sichere Trennung wird erst durch die Größenmessung eines reicheren Zahnmaterials durchführbar. Das ist der Grund, weshalb *Suevosciurus ehingensis* DEHM bisher nicht von *Suevosciurus fraasi* (MAJOR) geschieden werden konnte. Auf Grund des umfangreichen vorliegenden Materials ist dies jedoch für die meisten der in Frage kommenden Fundstellen möglich (vgl. dazu die Diagramme in den Abb. 20 und 45). Um die Gleichheit beider Formen zu demonstrieren, wurden sie in den Abb. 16 bis 19 nebeneinandergestellt.

Trotz der genügenden Untersuchungsobjekte ergab sich keinerlei Hinweis für die Existenz von Milchmolaren.

Gattungsdiagnose: Höcker niedrig und mäßig spitz bis stumpf. Zahnschmelz körnig gerunzelt. Maxillarzähne: Umriß der ersten und zweiten Molaren quadratisch. Äußere Ecken ebenso stark gerundet wie die inneren. Haupthöcker durch Querjoch verbunden. Protocon-Hinterarm und Hypocon-Vorderarm miteinander in Beziehung tretend oder in das Kronenmittelfeld hinein umgebogen. Prämolare im Besitz einer kräftigen Vorderknospe. Mandibularzähne: Vor- und Nachjoch klar, aber niedrig. Längsgrat bzw. dessen homologe Teilstücke stets in Protoconid-Hinterarm und Mesoconidknospe zergliedert und ohne Verbindung zum Nachjoch. Vorderer Zahnrand meist durch ein kleines Anteroconid verstärkt.

Beziehungen: Siehe II., 5.1., S. 59 und 5.2.3., S. 69.

3.1. *Suevosciurus fraasi* (MAJOR 1873)

(Abb. 16b, d; Abb. 17a–d; Abb. 18b, d, f; Abb. 19c–d)

Synonymie:

- v 1873 *Suevosciurus Fraasi* n. sp. – F. MAJOR: S. 82f., Taf. 3, Fig. 12.
- 1884 *Sciuroides Fraasi* F. MAJOR – SCHLOSSER: S. 63f., Taf. 1, Fig. 16, 21.
- 1902 *Sciuroides Fraasi* F. MAJOR – SCHLOSSER: S. 24f., Taf. 1, Fig. 31, 33, 33a.
- pars v 1929 *Pseudosciurus fraasi* (MAJOR) – DIETRICH: S. 129ff., Taf. 1, Fig. 1; Taf. 2, Fig. 2, 5; Taf. 3, Fig. 2, 4; Taf. 5, Fig. 3–5.
- ? 1929 *Pseudosciurus fraasi* (MAJOR) – DIETRICH: S. 129ff., Taf. 1, Fig. 2; Taf. 3, Fig. 9.
- 1937 *Suevosciurus* (nov. gen.) *fraasi* (F. MAJOR 1873) – DEHM: S. 273ff., Taf. 14, Fig. 1–6.

Vorbemerkung: Unter dieser Spezies wurden bislang zwei morphologisch nahezu übereinstimmende, in den Dimensionen aber verschiedene Formen vereint. Für die Lokalitäten des höheren Unteroligozäns und tieferen Mitteloligozäns lassen sie sich nach ihrer Größe ohne weiteres separieren. Dagegen ist ihre Trennung im tieferen Unteroligozän nur statistisch möglich (vgl. die Abb. 20 und 45). Wie ein Vergleich der Materialien mit dem Holotyp ergibt, gilt die Majorsche Artgrundlegung für die kleinere Form.

Diagnose: Kleiner *Suevosciurus*-Vertreter mit körnig gerunzelter Schmelzoberfläche. Maxillarzähne: Höcker mäßig zugespitzt. Vorderlobus am P⁴ vorwiegend kräftig und höckerartig verstärkt.

Material: Siehe Tabelle 2, S. 46.

Maße: Siehe Abb. 20, S. 45.

Beschreibung:

Oberkiefer: Der Hinterrand des foramen incisivum endigt vor der Vorderkante des Jochbogens.

M¹: Der Umriß des ersten Molaren ist etwa quadratisch mit gerundeten Ecken. Die labiale Kronenwand ist im Bereich der Innensynklinale mehr oder weniger eingebuchtet, die übrigen Zahnwände sind etwas nach außen gebogen. Gelegentlich weicht der Zahn von der quadratischen Form ab und wird breiter als lang, wobei die Labialwand der Krone in diesem Fall leicht nach innen geschwungen ist. Die Höcker sind kegelförmig und mit mehr oder minder scharfen bis voluminösen Vorder- und Hinterkanten versehen. An den Innenhügeln zeigen sie sich stets kräftig entwickelt und V-förmig gewinkelt. An den Außenhügeln erscheinen sie dagegen mehr oder weniger längsgestreckt. Das niedere und gerade verlaufende Vorjoch weist in der Mitte zumindest eine Andeutung des Protoconulus auf. Entweder existiert er als einfache Verdickung des Querjoches (Abb. 17d), oder er ragt als kleiner spitzer Höcker über den vorderen Quergrat hinaus (Abb. 17a). Zum Teil tritt der Protoconulus nicht als knospenartige Verdickung auf, sondern in Form eines vor dem

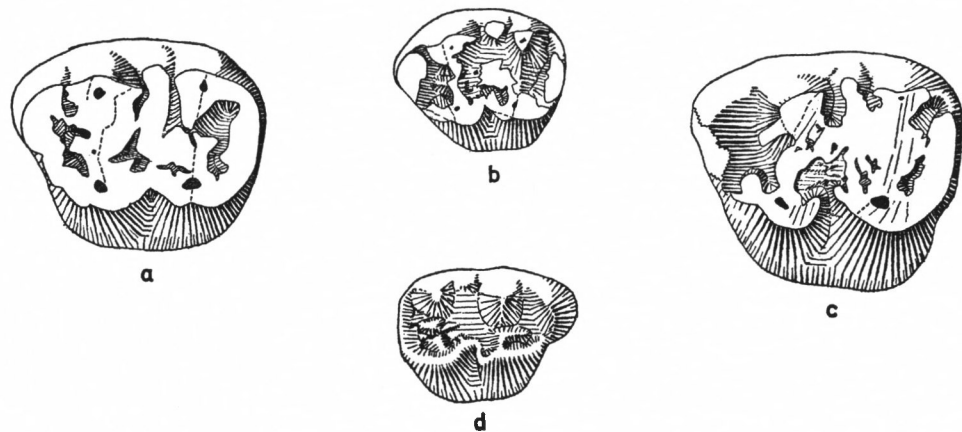


Abb. 16.

- a) *Suevosciurus ehingensis* DEHM, P⁴ sin., Herrlingen 1, 1965 XIV-1085;
- b) *Suevosciurus fraasi* (MAJOR), P⁴ sin., Herrlingen 1, 1965 XIV-1131;
- c) *Suevosciurus ehingensis* DEHM, P⁴ sin. (Holotyp zu DEHM 1937, S. 277, Taf. 14, Fig. 9, 10), Ehingen 1, 1940 IV-32;
- d) *Suevosciurus fraasi* (MAJOR), P⁴ dex., Ehingen 12, 1963 XXXII-167; 12-fach.

Querjoch ansetzenden kurzen Sporns (Abb. 17c). Das Nachjoch hat dagegen vorwiegend gratförmige Ausbildung. Gelegentlich zeigt es in der Mitte zwei Einkerbungen, womit sich die Anlage eines Metaconulus ankündigt (Abb. 17a). Das Mesostyl ist gut entwickelt und wird von den Außenhügeln durch Querfurchen isoliert. Im Bereich der Innenhöcker bilden Protocon-Hinterarm und Hypocon-Vorderarm einen zur Krone hin einspringenden Winkel und geben dadurch zur Bildung einer Innenbucht Anlaß. Die Gestalt der Innensynklinale hängt dabei davon ab, wie der Protocon-Hinterarm und der Hypocon-Vorderarm im einzelnen miteinander in Beziehung treten. Vorwiegend sind sie miteinander verschmolzen und bilden dadurch einen meist etwas nach vorn geneigten geschlossenen Gratsinus aus. Verschiedentlich ist diese Gratverbindung in der Mitte eingeschnürt (Abb. 17c). Bei extremen Varianten wird eine Gratverbindung der Innenhöcker nicht angestrebt. Protocon-Hinterarm und Hypocon-Vorderarm sind dann, bevor sie sich in der Mitte begegnen, in labialer Richtung umgebogen und voneinander weggekrümmt (Abb. 17b). Meist ist die Innenbucht in der Mitte durch eine Querkerbe tief eingeschnitten (Abb. 17a, b), seltener trogförmig eingesenkt (Abb. 17c). Vorder- und Schlußzingulum sind stets gut herausge-

arbeitet und von den Querjochen durch schmale Querrillen getrennt. Die Schmelzoberfläche der Krone ist meist gleichmäßig gerunzelt. Gelegentlich individualisieren sich einzelne Leisten oder wulstförmige Schmelzareale (Abb. 17d), deren Ort und Verlauf keinerlei Regelmäßigkeit erkennen läßt.

M²: Sein Umriß ist im Gegensatz zu dem quadratischen ersten Molaren häufig nach hinten zu ein wenig verschmälert (Abb. 17d). In allen anderen Punkten variiert der M² wie sein vorderer Nachbar.

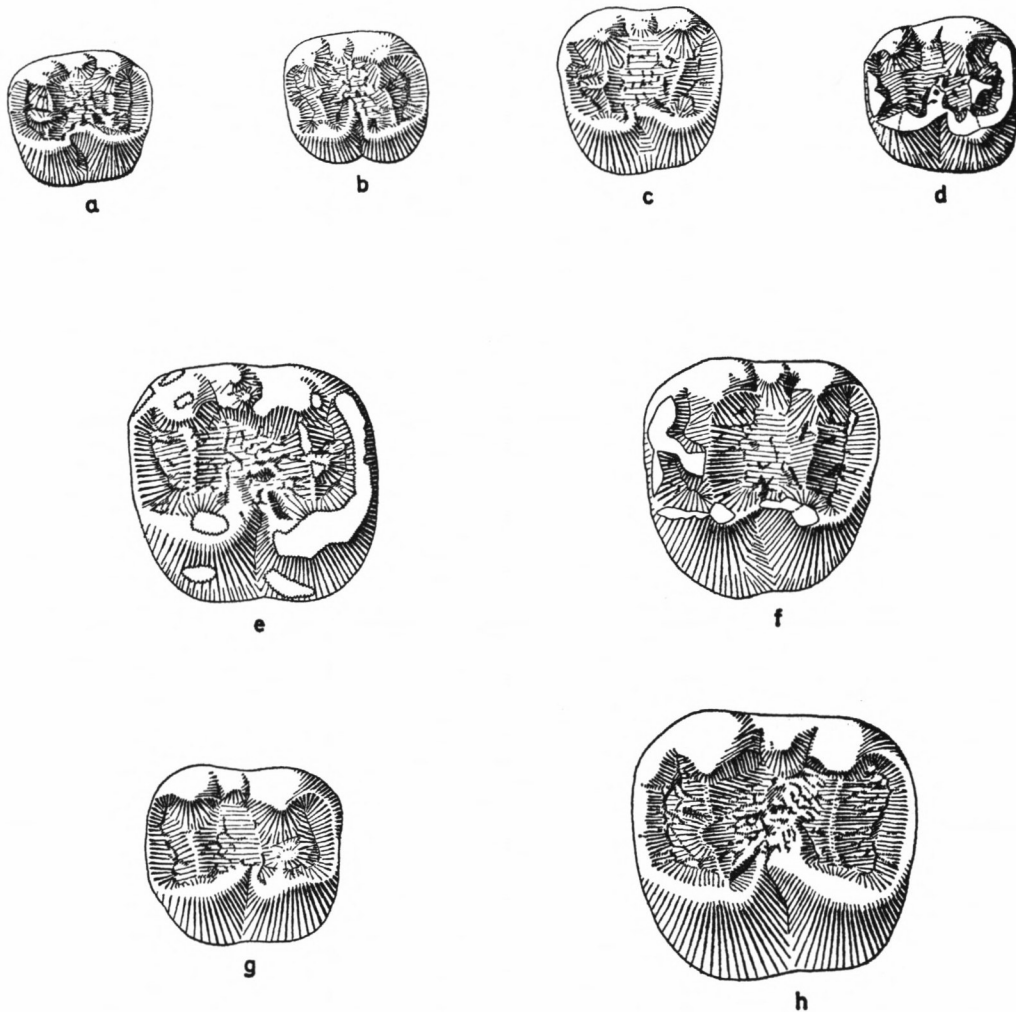


Abb. 17. Gegenüberstellung der ersten und zweiten oberen Molaren der Arten *Suevosciurus fraasi* (MAJOR) und *Suevosciurus ehingensis* DEHM.

- | | | |
|-------------------|--|-----------|
| Ehrenstein 1 (B): | a) <i>Suevosciurus fraasi</i> (MAJOR), M ¹ , ² sin., 1968 | VII-346; |
| Weißenburg 8: | b) <i>Suevosciurus fraasi</i> (MAJOR), M ¹ , ² dex., 1966 | XXXIV-48; |
| Herrlingen 1: | c) <i>Suevosciurus fraasi</i> (MAJOR), M ¹ , ² sin., 1965 | XIV-1115; |
| | f) <i>Suevosciurus ehingensis</i> DEHM, M ¹ , ² sin., 1965 | XIV-1076; |
| Schelklingen 1: | e) <i>Suevosciurus ehingensis</i> DEHM, M ¹ , ² dex., 1966 | XVII-121; |
| Bernloch 1 (A): | d) <i>Suevosciurus fraasi</i> (MAJOR), M ² dex., 1955 | III-2157; |
| | g) <i>Suevosciurus ehingensis</i> DEHM, M ¹ , ² dex., 1955 | III-2159; |
| Bernloch 1 (B): | h) <i>Suevosciurus ehingensis</i> DEHM, M ¹ , ² sin., 1955 | III-2172; |
| | | 12-fach. |

M³: Durch die starke Verkürzung oder vollständige Reduktion der Kronenhinterwand ergibt sich für den dritten Molaren ein an den Ecken gut gerundeter, dreiseitiger Zahn-umriß. Die vorderen Haupthügel sind gut erkennbar, die hinteren nur schwach angedeutet oder völlig reduziert. An ihre Stelle tritt in dem letzten Fall ein mehr oder weniger deutlicher Randsaum. Der Vorjochgrat ist weitgehend verblaßt oder er fehlt ganz, wie bei dem in Abb. 18f. gezeigten Exemplar. Das gleiche gilt auch für den Protoconulus. Außerdem fehlt ein eigentliches Nachjoch. Die rückwärtige Hälfte der Krone ist weitgehend eingeebnet und nur von fluktuierenden Schmelzleisten überzogen. Die Innenbucht wird meist nur als eine flache Eintalung angedeutet, seltener hat sie die Gestalt einer Querfurche. Gelegentlich tritt hinter dem Paraconus in der Mitte des äußeren Zahnrandes noch eine schwache Mesostylknospe auf.

P⁴: Er entspricht, abgesehen vom Vorderlobus, im Bau dem ersten Molaren, ist aber stets ein wenig kleiner als dieser. Dies macht sich in der durchschnittlich geringeren Zahnbreite bemerkbar. Der am vorderen Zahnrand ansetzende, für den Prämolaren bezeichnende Vorbau der Krone hat unterschiedliche Gestalt und variiert zwischen zwei gegensätzlichen Ausbildungstypen: Im einen Fall sitzt er nahe dem Labialrand des Zahnes und bildet eine weit nach vorn ausladende, höckerartig verstärkte Vorderknospe. An seiner Lingualseite ist er dabei durch einen einspringenden Winkel vom vorderen Zahnrand abgesetzt (Abb. 16d). Im zweiten Fall bildet der Prämolar einen mehr in die Mitte gerückten Vorderlobus aus. Er hat die Form eines der vorderen Kronenhälfte angegliederten Dreiecks mit gerundeter Spitze, dessen Basis der Zahnbreite entspricht. Der Vorderrand des Vorderlobus ist dabei etwas hochgezogen (Abb. 16b). – In den meisten Fällen wird das Vorjoch durch einen an seiner Vorderseite ansetzenden Protoconulus verstärkt. Eine Metaconulusknospe auf dem Nachjoch ist dagegen nur selten anzutreffen (Abb. 16d). Die Ausbildung des Gratsinus zwischen den Innenhöckern sowie die Innenbucht entspricht den Molaren. Doch ist die Verbindung der Höcker niemals aufgelöst.

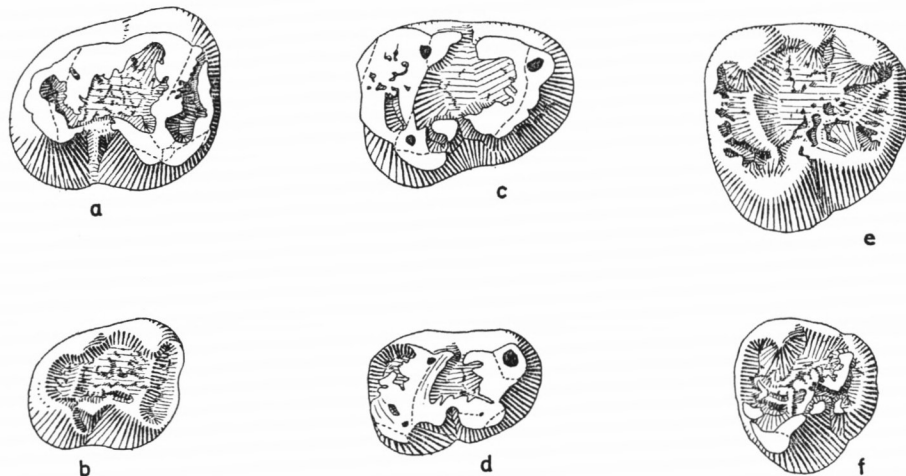


Abb. 18. Gegenüberstellung der Arten *Suevosciurus fraasi* (MAJOR) und *Suevosciurus ehingensis* DEHM.

- | | |
|---------------|--|
| Ehingen 8: | a) <i>Suevosciurus ehingensis</i> DEHM, M ₃ dex., 1963 XXXII-243; |
| | b) <i>Suevosciurus fraasi</i> (MAJOR), M ₃ dex., 1963 XXXII-245; |
| Herrlingen 1: | c) <i>Suevosciurus ehingensis</i> DEHM, P ₄ dex., 1965 XIV-1054; |
| | d) <i>Suevosciurus fraasi</i> (MAJOR), P ₄ dex., 1965 XIV-1103; |
| Herrlingen 1: | e) <i>Suevosciurus ehingensis</i> DEHM, M ³ sin., 1965 XIV-1086; |
| | f) <i>Suevosciurus fraasi</i> (MAJOR), M ³ sin., 1965 XIV-1089; |
| | 12-fach. |

Unterkiefer: Die Spitze des Masseterdreiecks befindet sich unter der Mitte des M_1 und setzt sich in einem kurzen kräftigen Sporn bis zum Vorderrand des M_1 fort. Die untere der beiden die Massetergrube begrenzenden Knochenleisten ist stärker als die obere.

Unterer Incisiv: Auf dem vorderen Schmelzbelag des unteren Incisiven finden sich zwei schwache Längsleisten.

M_1 : Die innere und äußere Kronenwand konvergieren ein wenig nach vorn und sind zwischen den Höckerpaaren zumeist ein wenig eingeschnürt. Die vordere Begrenzung des Zahns ist gerade abgeschnitten (Abb. 19e), gerundet (Abb. 19d) oder durch einen vorspringenden Knick ausgezeichnet (Abb. 19c). Die hintere Zahnwand besitzt demgegenüber stets eine gleichmäßige Wölbung. Die beiden Querjochs sind niedrig, aber deutlich erkennbar, und unterteilen die Krone in drei Quertäler. Während das ausgedehnte mittlere und halbmondförmige hintere Quertal in ihrer Gestalt im wesentlichen unverändert bleiben, zeigt das rinnenförmige vordere Quertal häufig Reduktionserscheinungen verschiedenen Grades: Entweder es ist zwischen Vorderzingulum und Vorjoch als Querrinne tief eingeschnitten und vom Protocon bis zum Metacon ausgedehnt (Abb. 19e), oder es reicht vom Protocon nur bis zur Mitte des Zahnrandes (Abb. 19c). Gelegentlich ist das Quertal in der Mitte durch einen niederen Steg in eine kleine linguale und eine größere labiale Furche unterteilt oder es fehlt ganz. Die dem Längsgrat der zuvor beschriebenen Gattungen entsprechenden Elemente – das sind der Protoconid-Hinterarm, das Mesoconid und ein gelegentlich auftretender, vom Hypoconid ausgehender Vordersporn – zeigen erhebliche Variabilität. Das Mesoconid steht entweder mit dem Protoconid-Hinterarm im Zusammenhang und wird vom Hypoconid durch eine Einkerbung abgetrennt (Abb. 19c, e) oder es hat über einen kurzen Steg Verbindung mit dem Hypoconid, während der Kontakt

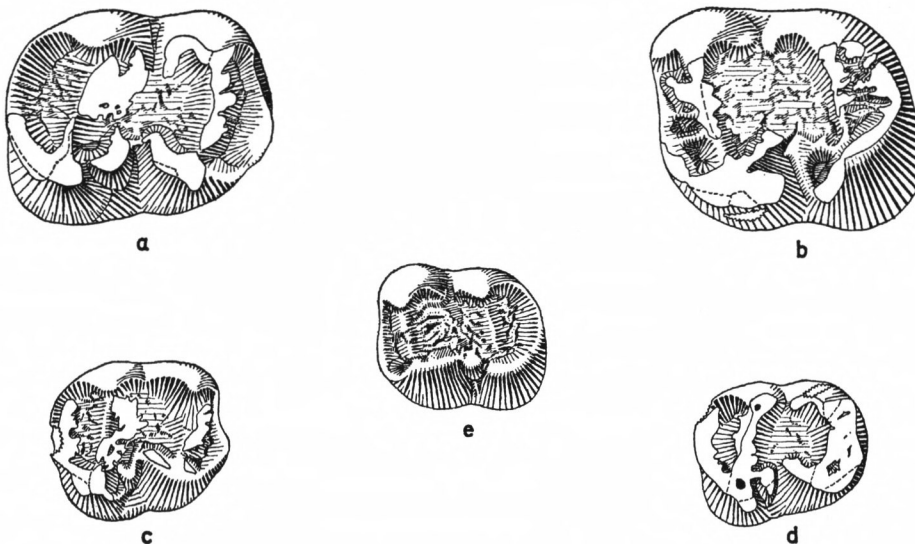


Abb. 19. Gegenüberstellung der unteren ersten und zweiten Molaren von *Suevosciurus fraasi* (MAJOR) und *Suevosciurus ehingensis* DEHM.

- Herrlingen 1: a) *Suevosciurus ehingensis* DEHM, $M_{1,2}$ dex., 1965 XIV-1042;
 b) *Suevosciurus ehingensis* DEHM, $M_{1,2}$ sin., 1965 XIV-1052;
 c) *Suevosciurus fraasi* (MAJOR), $M_{1,2}$ dex., 1965 XIV-1093;
 d) *Suevosciurus fraasi* (MAJOR), $M_{1,2}$ dex., 1965 XIV-1095;
 Bernloch 1 (A): e) *Suevosciurus fraasi* (MAJOR), $M_{1,2}$ sin., 1955 III-2164;
 12-fach.

zum Hinterarm des Protoconids abgerissen ist (Abb. 19d). In anderen Fällen ist das Mesoconid durch je eine vordere und hintere Einkerbung völlig isoliert. Der Protoconid-Hinterarm ist in seinem Verlauf meist etwa auf das Entoconid gerichtet (Abb. 19c, d), seltener verläuft er parallel der Außenwand (Abb. 19e). Nur gelegentlich kommt ein durchgehender „Längsgrat“ zur Ausbildung. Er trifft das Hypoconid an der gleichen Stelle wie das Nachjoch, oder er erreicht es an einem von der Ansatzstelle des Nachjochs getrennten Punkt. Meist setzt sich die Mesoconidknospe als Querrücken in labialer Richtung fort (Abb. 19c, d). Dieser transversale Wulst verbindet sich bisweilen mit dem Vorderabhang des Hypoconids. Dabei wird von der Außenbucht eine kleine Teilsenke abgetrennt. Das Vorderzingulum ist von etwa gleichmäßiger Stärke (Abb. 19e) oder in der Mitte zu einer Anteroconidknospe aufgetrieben (Abb. 19c). Es ist vor allem die kräftige Ausbildung des Anteroconids, welche den in Abb. 19c erscheinenden Knick in der vorderen Zahnwand bewirkt. Die Struktur der Kronenoberfläche ist durch die Abkautung häufig verwischt. An frischen Zähnen zeigt sich eine gleichmäßige Schmelzgranulation ohne hervortretende Leisten.

M₂: Er gleicht ganz dem M₁, ist aber im Umriß meist weniger nach vorne verschmälert als dieser.

M₃: Die hintere Hälfte der Krone ist rückwärts gut abgerundet und im Vergleich zu den vorderen Molaren etwas verlängert. Der Zahnumriß verschmälert sich nach hinten meist deutlich. Weniger häufig zeigt er über den Hinterhöckern die gleiche Breite wie über den Vorderhügeln. Das Schlußzingulum ist voluminös und zum Teil ebenso hoch wie die beiden hinteren Höcker. Diese bleiben sehr niedrig und treten gegenüber dem Protoconid und dem noch kräftiger ausgebildeten Metaconid sehr zurück. Während das Vorjoch stets gut erkennbar ist, wird das Nachjoch meist nur unvollständig ausgebildet. Die den Längsgrat zusammensetzenden Elemente variieren am M₃ entsprechend den vorderen Molaren. Im Gegensatz zu diesen ist der Vorderabhang des Hypoconids meist bugförmig zugeschnitten. Die Querrfurche zwischen dem Vorjoch und dem Vorderzingulum tritt meist gut in Erscheinung. Ein Anteroconid fehlt.

P₄: Die Kontur des unteren Prämolaren verjüngt sich nach vorn etwa um ein Drittel der hinteren Zahnbreite. Sein Vorderende ist stumpf gerundet. Die linguale Kronenwand ist gerade gestreckt, die labiale Zahnwand desgleichen, oder sie zeigt im Bereich der Innensynklinale eine kleine Einbuchtung. Mit der Umrißverschmälerung nach vorn steht die Reduktion des vorderen Außenhöckers in unmittelbarem Zusammenhang. Entweder wird er noch als kleine Knospe ausgebildet, wie an dem in Abb. 18d gezeigten Exemplar, oder er ist zugunsten des stattlichen Innenhöckers vollständig rückgebildet. Von diesem ausgehend reicht eine dem Vorjoch der Molaren homologe, mehr oder minder deutliche Querkante bis an die Außenhöckerknospe. Meist bleibt sie durch eine Einkerbung von dem Rest des Protoconids getrennt. Der Protoconid-Hinterarm tritt als klar abgesetzter Grat in Erscheinung oder er ist voluminös und undeutlich. Von der Mesoconidknospe wird er meist durch eine Einschnürung isoliert. Die Schmelzrunzelung des Zahnes bleibt an Intensität hinter der der Molaren zurück.

Beziehungen: Siehe II., 5.1.3., S. 62.

3.2. *Suevosciurus ehingensis* DEHM 1937

(Abb. 16a, c; Abb. 17e–h; Abb. 18a, c, e; Abb. 19a, b)

Synonymie:

v 1937 *Suevosciurus ehingensis* n. sp. – DEHM: S. 277f., Taf. 14, Fig. 9, 10.

v 1955 *Pseudosciurus Suevicus* HENSEL, SCHLOSSER – LAVOCAT: S. 79ff., Taf. 4, Fig. 1–3; Abb. 1–11

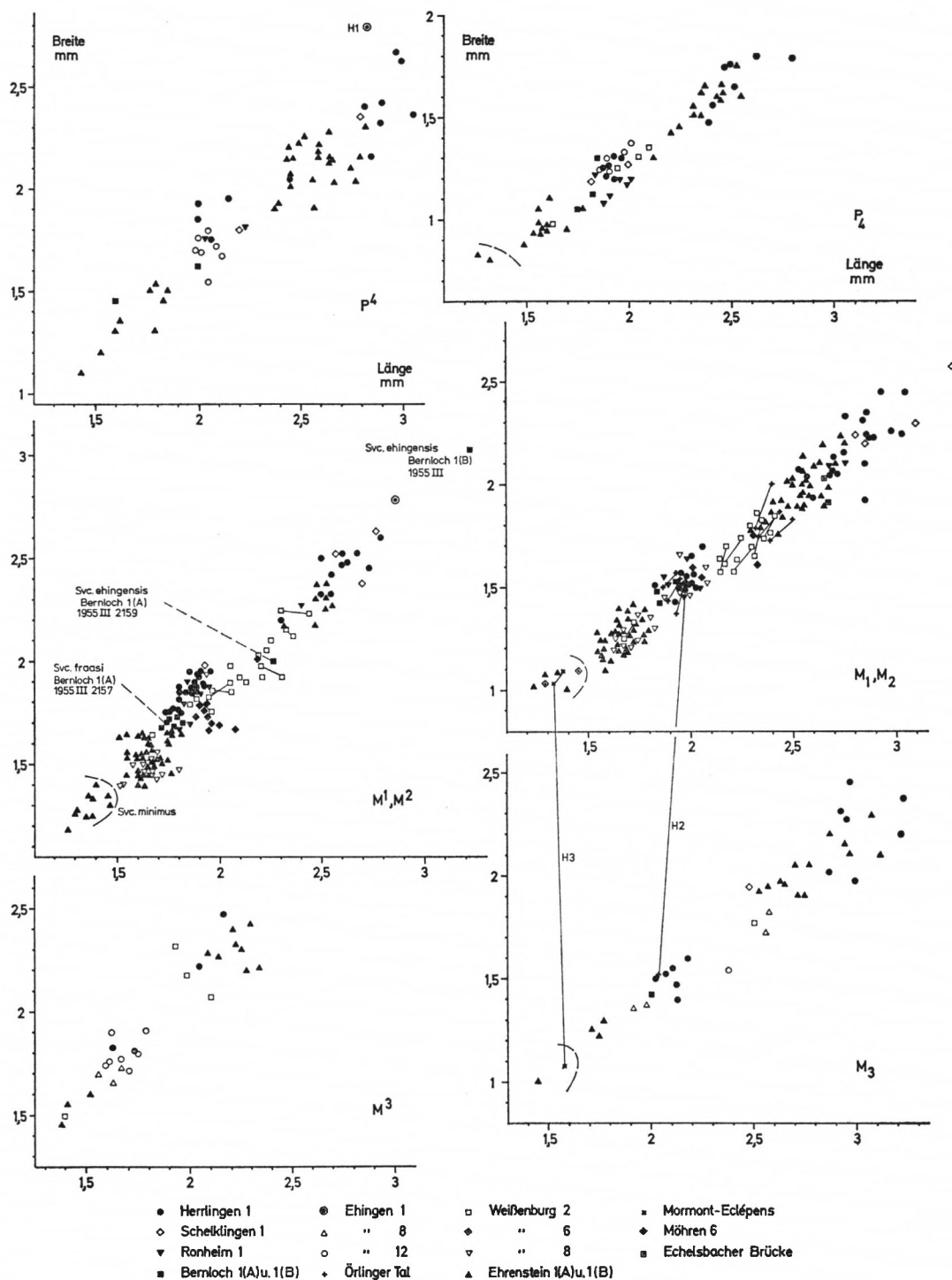


Tabelle 2: Das untersuchte Material zu *Suevosciurus fraasi* MAJOR

Fundstelle und Aufbewahrungsort	Literatur, Entdecker	P ⁴ D ⁴	M ¹ M ²	M ³	Oberkiefer und -bruch- stücke	P ₄ D ₄	M ₁ M ₂	M ₃	Unterkiefer und -bruch- stücke
Arnegg 2	DEHM (1970, Manuskript) DEHM (1970, Manuskript) DEHM (1970, Manuskript)		1						
Bernloch 1 (A)		2	5			2		1	
Ehingen 5		1						1	
Ehingen 9						1			
Ehingen 13			1						
Ehrenstein 1 (B)		9	49	3		11	47	4	4
Herrlingen 1		4	21	2	4	6	11	6	2
Möhren 4							1		
Möhren 6		1	9		1	1	2		
Öhrlinger Tal (Stuttgart)					1				2
Ronheim 1		2	4		1	6	5		1
Schelklingen 1		2	1			1		1	
Unterer Eselsberg					Schädel brchst.				1
Weißenburg 2			1	1		1			2
Weißenburg 3		3	2			2	1		
Weißenburg 8		7	11	1			9	1	
Wolferstadt 2							1		

Tabelle 3: Das untersuchte Material von *Suevosciurus ehingensis* DEHM

Fundstelle und Aufbewahrungsort	Literatur, Entdecker	P ⁴ D ⁴	M ¹ M ²	M ³	Oberkiefer und -bruch- stücke	P ₄ D ₄	M ₁ M ₂	M ₃	Unterkiefer und -bruch- stücke
Bernloch 1 (A)	HEISSIG (1970, Manuskript) VOLLMAYR (1966, S. 69) DEHM (1935, S. 18)		1				2		
Bernloch 1 (B)			1						
Burgmagerbein 2			1						
Echelsbacher Brücke							2		
Ehingen 1		1	1						
Ehingen 8			6	1		2	4	1	
Ehingen 11							1		
Ehingen 12			2						
Ehrenstein 1 (B)		2	25	8	1	27	29	13	1
Herrlingen 1		8	11	2	1	7	20	7	1
Möhren 6		1	1				1		
Öhrlinger Tal (Stuttgart)									3
Ronheim 1			2				2		
Schelklingen 1			3				4		
Unterer Eselsberg					1				2
Weißenburg 2		1	10	3	6		4	1	5
Weißenburg 3						1	1		
Weißenburg 8		2	1			2	6		

Vorbemerkung: Die Funde von *Suevosciurus ehingensis* DEHM aus verschiedenen Lokalitäten unterscheiden sich in ihren Dimensionen zum Teil erheblich. Wie in Kapitel IV.2 gezeigt wird, handelt es sich dabei um die Glieder einer Entwicklungsreihe. Der Größendifferenz wegen wäre es prinzipiell möglich, die kleineren Formen als eigene Subspezies zu beschreiben. Davon wird jedoch abgesehen, da bereits die Unterscheidung dieser Art von dem kleineren *Suevosciurus fraasi* nur auf Grund der Abmessungen durchgeführt werden kann.

Der Skelettfund von Armissan (LAVOCAT 1955) muß zu dieser Art gestellt werden. *Pseudosciurus suevicus*, den LAVOCAT in diesem Fund vermutete, kann trotz fortgeschrittener Abkautung des Gebisses mit Sicherheit ausgeschlossen werden. Ein großer Vertreter der auf S. 49 zu beschreibenden neuen Gattung *Treposciurus* nov. gen. läßt sich zwar auf Grund der mäßigen Gebißhaltung gegenüber *Suevosciurus ehingensis* nicht ausschließen, kommt aber insofern nicht in Frage, als diese Gattung in Frankreich bereits im Unteroligozän ausstarb (vgl. S. 117).

Diagnose: Morphologisch mit *Suevosciurus fraasi* fast völlig übereinstimmend, aber größer. Maxillarzähne: Haupthügel im Durchschnitt ein wenig stumpfer, vorderer und hinterer Zahnrand häufig etwas voluminöser als bei der vorigen Art. Vorderknospe am P_4 etwas weniger kräftig. Mandibularzähne: Wie bei *Suevosciurus fraasi*.

Material: Siehe Tab. 3, S. 46.

Maße: Siehe Abb. 20, S. 45.

Beschreibung:

Da sich die Variabilität der morphologischen Merkmale von *Suevosciurus ehingensis* mit der Variationsbreite der vorigen Art nahezu völlig deckt, kann die Beschreibung von *Suevosciurus fraasi* ebenso für die vorliegende Spezies gelten. Über die in der Diagnose aufgezählten graduellen Abweichungen hinausgehend können keine Unterscheidungen angeführt werden. Die dort festgehaltene Differenz der beiden Arten im oberen Prämolaren läßt sich wie folgt präzisieren: Während die am P^4 von *Suevosciurus fraasi* ausgebildete Vorderknospe zwischen den zwei in Abb. 16b und 16d dargestellten Typen variiert, findet sich bei *Suevosciurus ehingensis* nur der Typ von Abb. 16b (vgl. dazu die Abb. 16a und 16c).

Beziehungen: Siehe II., 5.1.3., S. 62.

3.3. *Suevosciurus minimus* (MAJOR 1873)

(Taf. 2, Fig. 5; Abb. 21a–c)

Synonymie:

v 1873 *Sciuroides minimus* n. sp. – F. MAJOR: S. 85f.

v 1937 *Sciuroides minimus* F. MAJOR 1873 – DEHM: S. 280.

Vorbemerkung: Eine dritte *Suevosciurus*-Art ist, zumindest solange das Maxillargebiß noch nicht besser bekannt ist, ebenfalls nur durch ihre Abmessungen von *Suevosciurus fraasi* zu unterscheiden. F. MAJOR hat sie von Mormont-Eclépens beschrieben und ihrer besonderen Kleinheit wegen von *Suevosciurus fraasi* abgetrennt. Nachdem von dieser Spezies lange Zeit hindurch nur der Holotyp, ein linker Unterkiefer mit P_4 bis M_1 , existierte, liegen nun vier weitere Einzelzähne von Ehrenstein 1 (A) und Weißenburg 6 vor. An dem aus der Sammlung Lausanne vorliegenden Unterkiefer wurde der Prämolare nachträglich abgebrochen. Er klebt jetzt unmittelbar neben den Wurzelstümpfen an dem noch nicht entfernten Nebengesteinsmaterial fest. Da das Original zu F. MAJOR der Sammlung Lau-

sanne einverleibt wurde und die vorliegende Mandibel sich heute als einziges Stück dieser Art in dem Lausanner Museum befindet, muß es sich hierbei um den Holotypus handeln. Zudem stimmt die Kieferlänge mit dem von F. MAJOR angegebenen Maß überein.

Material:

Mormont-Eclérens: Mand. sin. M_1 – M_3 .

Ehrenstein 1 (A): $M_1^1, 2$: 2 dex., 2 sin.; M_3 : 1 dex.; $M_1, 2$: 4 dex., 6 sin.; P_4 : 2 sin.

Weißenburg 6: $M_1, 2$: 1 dex., 1 sin.

Maße: Siehe Abb. 20, S. 45.

Beschreibung:

Mand. sin., M_1 – M_3 (P_4 abgebrochen), Mormont, L.M. 2928 (Holotypus) (Abb. 21a und Taf. 2, Fig. 5)



Abb. 21. *Suevosciurus minimus* (MAJOR).

- a) Mand. sin., M_1 – M_3 , Mormont-Eclérens, Samml. Lausanne LM-2928;
- b) $M_1^1, 2$ sin., Ehrenstein 1 (A), 1968 VII-326;
- c) $M_1, 2$ sin., Weißenburg 6, 1961 VII-374; 12-fach.

Unterkiefer: Die Massetergrube ist tief und durch zwei kräftige, nach vorn konvergierende Knochenleisten begrenzt. Die Spitze des Dreiecks befindet sich unter dem Vorderrand des M_2 . Als ihre Verlängerung setzt sich ein spornartiger Knochenwulst nach vorn bis zum Vorderrand des M_1 fort. Der Schneidezahn ist nicht erhalten.

M_1 : Der Zahn entspricht in seinem Umriß dem M_1 der beschriebenen Arten. In der Mitte der Vorderwand findet sich ein deutlich vorspringender Knick, der durch das kräftige Anteroconid verursacht wird. Die Haupthöcker sind mit gut erkennbaren Vorder- und Hinterarmen versehen. Die Querjoche bleiben niedrig. Das Nachjoch erreicht nicht ganz das Hypoconid, sondern kommt an dessen lingualer Basis zu Ende. Protoconid-Hinterarm und Mesoconid treten nicht miteinander in Beziehung. Die Verbindung des Mesoconids mit dem Hypoconidhöcker ist nur sehr untergeordnet. Von der Mesoconidknospe geht ein labialer Querrücken aus, welcher mit dem Hypoconid-Vorderarm verschmilzt und dadurch von der Außenbucht eine kleine Grube abtrennt. Die Anteroconidknospe ist sehr kräftig und verbindet sich mit dem Vorjoch durch eine dünne Leiste. Sie unterteilt die vordere Querrinne in eine labiale und eine linguale Teilsenke. Das Kronenmittelfeld zwischen den vier Haupthügeln zeigt nur schwache Schmelzrunzelung.

M_2 : Er entspricht weitgehend dem M_1 . Sein Umriß ist nach vorne zu weniger verschmälert. Das Mesoconid ist kräftiger und mit dem Hypoconid besser verbunden. Die Abtrennung einer vor dem Hypoconidhöcker gelegenen Spezialsenke, wie sie am M_1 auftritt, kommt hier nicht zustande.

M_3 : Der Zahn zeigt die für einen M_3 typische Verlängerung, verschmälert sich aber nicht nach hinten. Das Nachjoch fehlt. Dafür läuft eine vom Mesoconid ausgehende Schmelzleiste in Richtung Entoconid ab. Die Mesoconidknospe selbst ist schwach entwickelt und hat mit dem Protocon-Hinterarm nur lose Verbindung. Anstatt einer Anteroconidknospe zeigt der vordere Zahnrand eine wulstartige Verdickung. Die Querrinne zwischen dem Zahnrand und dem Vorjoch ist nur angedeutet.

$M_{1,2}$ sin., Weißenburg 6, 1961 XII (Abb. 21c):

$M_{1,2}$: Der Zahnumriß ist zwischen den Querjochen vor allem an der Außenseite etwas eingeschnürt. Die Quergrate sind, verglichen mit dem vorigen Unterkiefer, relativ hoch. Der Längsgrat ist in einen kurzen Protoconid-Hinterarm und ein kräftiges Mesoconid zergliedert. Die gut entwickelte Anteroconidknospe wird vom Vorjoch durch eine kurze Querrinne gesondert. Unmittelbar vor dem vorderen Außenhügel durchschneidet sie den Zahnrand und unterbricht damit die Verbindung Protoconid–Anteroconid. Die Schmelzmodellierung ist grob und kräftig.

$M_{1,2}$ dex., Weißenburg 6, 1961 XII;

$M_{1,2}$: Das tief abgekaute Zahnexemplar entspricht im Umriß dem zuvor beschriebenen. Wie trotz Abnützung noch festgestellt werden kann, wird das kräftige Anteroconid auch bei ihm vom Protoconid durch die Verlängerung der vorderen Querrinne isoliert.

M^2 sin., Ehrenstein, 1968 VII (Abb. 21b):

M^2 : Die vier Haupthügel sind stumpf und niedrig, die Querjoch fehlen. Die beiden Vorderhügel sind durch einen unscharf umgrenzten Protoconulus voneinander geschieden. Er hat zum Protocon eine schmale Gratverbindung, vom Paracon ist er dagegen durch eine schwache Einkerbung abgesetzt. Eine am Metacon-Innenabhang beginnende Leiste zielt zunächst auf den Hypoconhöcker und biegt auf halbem Wege nach hinten um, wo sie das Schlußzingulum trifft. Dadurch wird die hintere Querrinne in zwei Teilgruben untergliedert. Zwischen den Innenhöckern existiert eine nur wenig zur Kronenmitte eingebogene, durchgehende Gratverbindung. Zwischen den Außenhügeln sitzt ein kräftiges Mesostyl. Im Kronenmittelfeld finden sich vereinzelte Schmelzleisten.

Beziehungen: Siehe II., 5.1.3., S. 62.

4. *Treposciurus* nov. gen.

Vorbemerkung: Funde von Ehrenstein 1 (A) und Mormont-Eclépens haben Zahnmaterial zu neuen, bisher nicht beschriebenen Pseudosciuriden-Formen erbracht. Sie stehen mit der von SCHLOSSER (1884, S. 62, Taf. 1, Fig. 11) als *Sciuroides intermedius* beschriebenen Spezies in Beziehung und bilden mit dieser zusammen einen homogenen Formenkreis. Das Unterkiefergebiß dieser Gruppe läßt sich bis auf verschiedene charakteristische Abweichungen recht gut mit *Sciuroides* vergleichen. Die Maxillarzähne weichen aber erheblich von dieser Gattung ab. Sie zeigen gegenüber dem relativ evoluierten *Sciuroides* ein sehr ursprüngliches Bild. Eine Vereinigung mit *Suevosciurus* DEHM 1937 erscheint trotz unverkennbarer naher Verwandtschaftsbeziehungen ebenfalls nicht möglich. Daher wird dieser Formenkreis im folgenden als selbständiges Genus aufgefaßt. Die ausführliche Begründung dieses Schrittes sowie die Beziehungen dieses Genus zu den Nachbargattungen werden in Kap. II., 5., S. 59 im einzelnen ausgeführt.

Da das Fundmaterial zu dieser Gattung keinen sicheren Hinweis auf die Existenz von Milchmolaren ergibt, werden die entsprechenden Zähne im folgenden als Prämolaren angesprochen. Als Typusart der Gattung wird die in Ehrenstein gefundene Form gegenüber der SCHLOSSERSchen Spezies vorgezogen, weil sie innerhalb dieses Formenkreises morphologisch eine Mittelstellung einnimmt.

Diagnose: Kronenumriß quadratisch gerundet. Schmelzoberfläche schwach bis deutlich gerunzelt. Maxillarzähne: Haupthügel mäßig spitz oder stumpf, Querjoch schmal und niedrig, verwaschen oder fehlend. Protoconulus deutlich, Metaconulus schwächer bis weitgehend reduziert. Innenbucht durch den Hypoconid-Vorderarm und den Protoconid-

Hinterarm vom Kronenmittelfeld getrennt, tief in den Zahn eindringend und meist deutlich nach vorn geneigt. Mandibularzähne: Querjoche hoch und konturiert bis verwaschen und niedrig. Längsgrat zur Krone einwärts geknickt und durchgehend ausgebildet oder unterbrochen. Verschmelzungspunkt von Längsgrat und Nachjoch etwas vom Hypoconid abgerückt.

Namengebung: Nach „trepein“ (griech.) = verändern; da die Arten dieses Genus in ihrer Morphologie einen besonders hohen Veränderlichkeitsspielraum zeigen.

Typusart: *Treposciurus mutabilis mutabilis* n. sp.

Beziehungen: Siehe II., 5.1., S. 59 und 5.2.3., S. 69.

4.1. *Treposciurus mutabilis* n. sp.

Diagnose: Vertreter der Gattung *Treposciurus* mit erheblicher Variabilität der Gebißmerkmale. Schmelzoberfläche schwach bis intensiv gerunzelt. Maxillarzähne: Höcker spitz bis mäßig spitz. Vorjoch immer, Nachjoch meistens vorhanden. Protoconulus deutlich, Metaconulus schwächer und unscharf konturiert. Vorderlobus am P⁴ schwach ausgeprägt. Mandibularzähne: Querjoche scharf und deutlich erhaben. Längsgrat gut konturiert und ohne Unterbrechung.

4.1.1. *Treposciurus mutabilis mutabilis* n. sp.

(Taf. 2, Fig. 6; Abb. 22 a–l)

Diagnose: Schmelzrunzelung kräftig, zum Teil mit beginnender Verselbständigung variabler Leisten. Maxillarzähne: Vor- und Nachjoch meist deutlich und durch gut individualisierte Zwischenhöcker verstärkt. Mandibularzähne: Anteroconid fehlend. Das schmale Vorderzingulum ist mit dem Vorjoch meist durch einen kurzen Steg verbunden. Längsgrat überwiegend im Besitz eines labialen Quersporns.

Material:

	P ⁴	M ^{1, 2}	M ³	P ₄	M _{1, 2}	M ₃
dex:	4	41	3		10	1
sin:	2	15	1	1	8	1

Maße: Siehe Abb. 13, S. 36.

Namengebung: Nach *mutabilis* (lat.) = veränderlich, da diese Form durch besondere morphologische Vielgestaltigkeit ausgezeichnet wird.

Typlokalität: Ehrenstein bei Ulm.

Holotypus: M_{1, 2} dex., Ehrenstein 1 (A), Sammlung München 1968 VII 542 (Abb. 22 h und Taf. 2, Fig. 6); Maße: Breite über den Vorderhöckern: 2,23 mm; Breite über den Hinterhöckern: 2,35 mm; Breite zwischen den Höckerpaaren: 2,22 mm; Länge: 2,62 mm.

Der Zahn ist nach vorne nur geringfügig verschmälert. Die labiale, linguale und vordere Zahnwand sind nahezu gerade, die hintere Zahnwand ist dagegen gleichmäßig ausgebaucht. Die beiden Querjoche sind ziemlich scharf, gerade gestreckt und deutlich höher als der vordere und hintere Zahnrand. Der Längsgrat verläuft ein wenig S-förmig geschwungen, ist schmal und deutlich erhaben. Er kommt etwa der Höhe der Querjoche gleich und trifft das Nachjoch nur wenig vom Hypoconidhügel entfernt in einem rechten Winkel. Von einem Mesoconid fehlt jede Andeutung. Der Hypoconidvorderabhang ist gut gerundet.

Das vordere Zingulum und das Vorjoch werden durch eine schmale Querrinne voneinander gesondert. Über eine nahe dem Protoconid gelegene Verbindungslinie nehmen sie jedoch Beziehung miteinander auf. Die Schmelzoberfläche der Krone ist gleichmäßig körnig gerunzelt.

Beschreibung der Variabilität:

M²: Der Zahn ist etwa rechteckig geformt und etwas breiter als lang, mit zu den Innenhöckern hin geringfügig verschmälertem Umriß. Die lingualen Ecken der Krone sind gut gerundet, die labialen dagegen nur mehr oder weniger abgestumpft. Von den vier Haupthügeln haben die beiden äußeren spitz-kegelförmige Gestalt und weisen wechselnd deutliche Vorder- und Hinterkanten auf. Die Innenhügel sind niedrig und stumpf. Während der Vorder- und Hinterarm des Protoconus zusammen einen labial geöffneten, stumpfen Winkel bilden, verlaufen die Vorder- und Hinterkante des Hypoconus nahezu oder ganz in Längsrichtung gestreckt. Dementsprechend ist die Gratverbindung zwischen den Innenhöckern und mit ihr die Innensynklinale meist ausgesprochen asymmetrisch gestaltet. Die vorderen Haupthügel werden fast stets durch ein deutliches Querjoch verbunden, an dessen Vorderseite sich ein meist gut entwickelter Protoconulus anlehnt. Die Verhältnisse im Bereich der Hinterhöcker sind dagegen sehr variabel: Überwiegend sind sie durch einen mehr oder weniger prägnanten Quergrat verbunden. Dieser verläuft ungestört (Abb. 21d), oder er wird in der Mitte zwischen den Höckern durch einen schwachen bis kräftigen Metaconulus aufgetrieben (Abb. 21a, b). Seltener fehlt die Gratverbindung zwischen den Hinterhügeln (Abb. 21c). Bei allen Zähnen findet sich zwischen den Außenhügeln ein gut entwickeltes Mesostyl. Es hat spitz-kegelförmige Gestalt und sendet gelegentlich in lingualer Richtung einen kurzen Querrücken aus (Abb. 21c). Die vordere und die hintere Querrinne der Krone sind schmal und seicht und verschiedentlich durch Schmelzleisten unterbrochen (Abb. 21a) oder tief eingegraben (Abb. 21d). Die Kronenoberfläche ist intensiv gerunzelt und läßt bisweilen einzelne selbständige Schmelzleisten erkennen.

M³: Die Zahnkrone verschmälert sich nach hinten etwa auf zwei Drittel der vorderen Breite. Die hintere Zahnwand ist gerade und quer zur Kiefererstreckung gerichtet, oder sie ist gekrümmt und bildet zusammen mit der labialen und lingualen Kronenwand einen Halbkreisbogen, wie an dem in Abb. 21e gezeigten Exemplar. Zwischen den niederen Vorderhöckern spannt sich ein deutlicher bis verwaschener Quergrat aus, welcher in der Mitte durch einen schwachen Protoconulus verstärkt sein kann. Die Hinterhügel treten andeutungsweise in Erscheinung oder sie fehlen ganz. Ein Metaconulus wird nicht ausgebildet. Die Innensynklinale ist leicht nach vorne geneigt. Auf dem labialen Zahnrand sitzt in der Mitte zwischen den Außenhöckern eine schwache Mesostylknospe. Das Vorderzingulum ist schmal und durch eine wenig entwickelte bis gut ausgeprägte Querrinne vom Vorjoch getrennt. Ein eigentliches Schlußzingulum tritt nicht in Erscheinung. Der hintere Zahnrand geht direkt in die gerunzelte Kronenoberfläche über oder er ist wulstig aufgetrieben.

P⁴: Er gleicht weitgehend den ersten und zweiten Molaren und läßt sich durch folgende Merkmale charakterisieren: Die Krone besitzt vor dem Paracon eine geringfügige Ausbauchung des vorderen Zahnrandes. Von den vier niederen Haupthöckern sind die Vorderhügel durch einen mäßig hohen Quergrat verbunden. In der Mitte wird er durch einen kleinen Protoconulus verstärkt. Der Quergrat zwischen den Hinterhöckern ist meist etwas deutlicher; das gleiche gilt für den Metaconulus. Die Gratverbindung zwischen den Innenhügeln ist teils durchgehend ausgebildet und symmetrisch gewinkelt, teils in der Mitte durchgeschnürt. Auf dem labialen Zahnrand findet sich zwischen den Außenhöckern ein

niedriges, meist breit aufgesetztes Mesostyl. Der vordere Randsaum der Krone ist klar und gratförmig oder undeutlich verwaschen. Das Schlußzingulum wird vom Nachjoch durch eine mehr oder weniger vollkommene Querrinne getrennt. Die Schmelzmodellierung entspricht den Molaren.

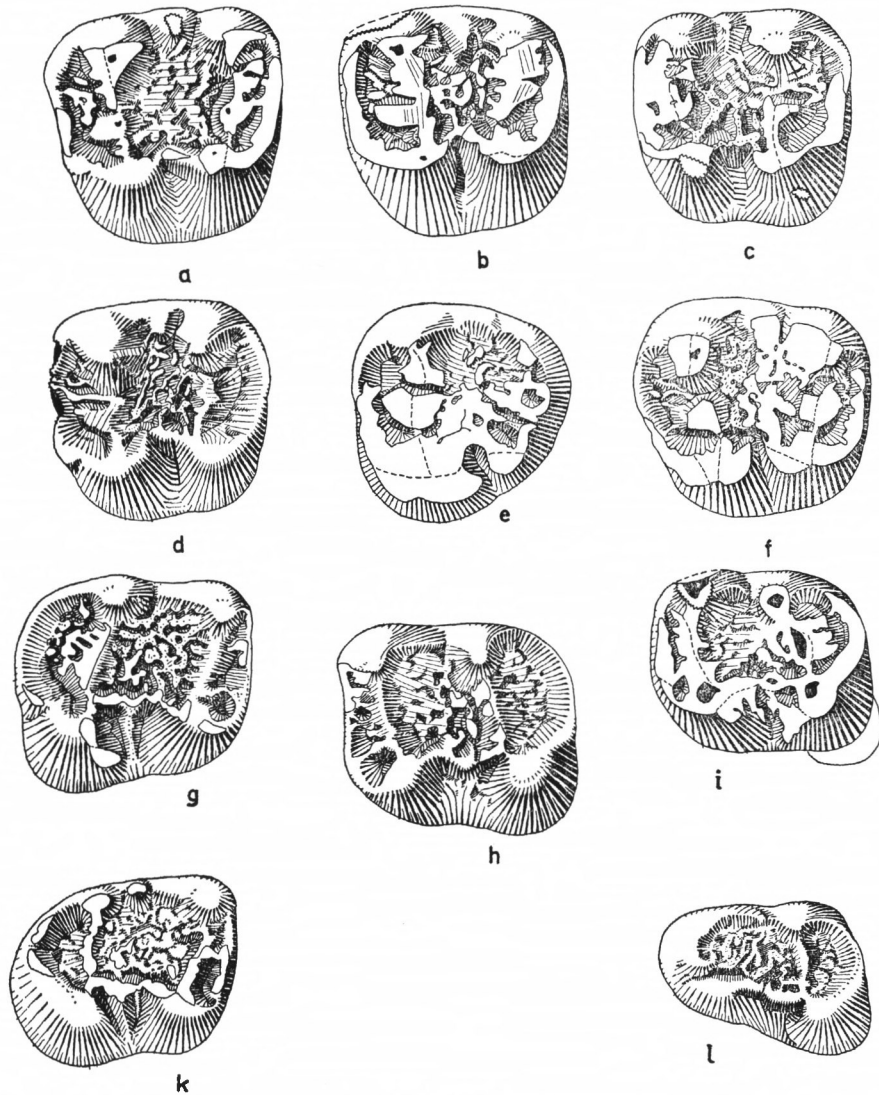


Abb. 22. *Treposciurus mutabilis mutabilis* n. sp. n. ssp.

- a) $M_1^{1,2}$ sin., Ehrenstein 1 (A), 1968 VII-734;
 - b) $M_1^{1,2}$ sin., Ehrenstein 1 (A), 1968 VII-317;
 - c) $M_1^{1,2}$ dex., Ehrenstein 1 (A), 1968 VII-321;
 - d) M_3 sin., Ehrenstein 1 (A), 1968 VII-733;
 - e) M_4 sin., Ehrenstein 1 (A), 1968 VII-739;
 - f) P_4 sin., Ehrenstein 1 (A), 1968 VII-324;
 - g) $M_{1,2}$ dex., Ehrenstein 1 (A), 1968 VII-526;
 - h) $M_{1,2}$ sin., Ehrenstein 1 (A), 1968 VII-542 (Holotyp);
 - i) $M_{1,2}$ dex., Ehrenstein 1 (A), 1968 VII-710;
 - k) M_3 dex., Ehrenstein 1 (A), 1968 VII-518;
 - l) P_4 sin., Ehrenstein 1 (A), 1968 VII-722;
- 12-fach.

M_{1, 2}: Die linguale und labiale Zahnwand konvergieren ein wenig nach vorn oder sie verlaufen etwa parallel. Wie es für die Pseudosciuriden charakteristisch ist, haben die etwas höheren Innenhöcker spitze, die Außenhöcker dagegen stumpfe Form. Die Querjoche sind schmal und stets kräftig. In der Mitte des Vorjochs findet sich hin und wieder eine schwache Einkerbung. Der Längsgrat ist schmal und scharf und ebenso hoch wie die Querjoche. Meist zieht er geradlinig zum Nachjoch und verbindet sich mit diesem in einem mehr oder weniger weit vom Hypoconid abgerückten Verschmelzungspunkt. In selteneren Fällen bildet er ein zum Kronenmittelfeld einspringendes Knie und beginnt in den Paraconid-Hinterarm und ein Mesoconid zu zerfallen (Abb. 22h, Taf. 2, Fig. 6). Überwiegend findet sich anstatt eines Mesoconids ein schmaler, nach labial vordringender Quergrat. Er läuft zum äußeren Zahnrand hinab und trennt dabei die Außensynklinale in zwei etwa gleich große Quersenkungen (Abb. 22g). In einem zu beobachtenden Fall zieht er nach außen hinten und verbindet sich mit dem Hypoconid-Vorderabhang, wobei eine dem Hypoconid vorgelagerte Außengrube abgegrenzt wird (Abb. 22i). Meist ist am Hypoconid eine bugförmig zugeschnittene Vorderkante ausgebildet. Zwischen den Innenhöckern kommt in der Regel eine Gratverbindung über den deutlichen Metaconid-Hinterarm und die meist etwas verwaschene Entoconid-Vorderkante zustande. Vorder- und Schlußzingulum sind schmal und gratförmig. Der vordere Randsaum wird vom Vorjoch durch eine Querrinne isoliert. Ein Anteroconid fehlt stets. An seiner Stelle findet sich meist ein kurzer, gut entwickelter Verbindungssteg zwischen dem Vorderzingulum und dem Vorjoch. Er trennt die vordere Querrinne in zwei Teilsenkungen. Die Kronenoberfläche ist gleichmäßig und intensiv granuliert, zeigt aber keine verselbständigten Schmelzleisten, wie sie an den Maxillarzähnen auftreten.

M₃: Sein Umriß ist nach hinten etwas verlängert. Im übrigen gleicht er weitgehend den vorderen Molaren. Von diesen unterscheidet er sich vor allem durch das abgeschwächte Entoconid sowie durch den voluminösen Hypoconidhöcker, der in ein ebenso wulstiges Schlußzingulum überleitet. Gelegentlich tritt zwischen den Innenhügeln ein unscheinbares Mesostylid auf. Der Verbindungssteg zwischen Vorderzingulum und Vorjoch ist meist ausgebildet, kann aber auch fehlen. In den anderen Punkten herrscht Übereinstimmung mit den M₁ und M₂.

P₄: Die Zahnkrone ist nach vorn stark verschmälert. Der vordere Innenhöcker hat den nur mehr als schwache Knospe angedeuteten Außenhöcker praktisch ganz verdrängt und das Vorderzingulum sowie das Vorjoch völlig resorbiert. Die schwache Protoconidknospe bildet den Anfangspunkt des schmalen, gestreckten Längsgrates. Er tritt ebenso wie das Nachjoch gut hervor. Die Innenhöcker werden durch einen langen Metaconid-Hinterarm und einen kurzen, steil abfallenden Entoconid-Vorderarm verbunden. Der Hypoconidhöcker setzt sich in ein scharfes Schlußzingulum fort, welches das Nachjoch und den Längsgrat an Höhe etwas übertrifft. Die Schmelzrunzelung entspricht den Molaren.

Beziehungen: Siehe II., 5.1.4., S. 62.

4.1.2. *Treposciurus mutabilis helveticus* n. sp. n. ssp.

(Taf. 2, Fig. 7; Abb. 23a–c; Abb. 24a–e)

Diagnose: Unterart von *Treposciurus mutabilis* n. sp. mit folgenden Besonderheiten: Maxillarzähne: Innenbucht weiter in die Krone eindringend und geräumiger als bei *Treposciurus mutabilis mutabilis* n. sp. n. ssp. Vorderer und hinterer Zahnrand in der Nähe der Innenhügel etwas einwärts gebogen. Mandibularzähne: Querjoche und Längsgrat

deutlicher erhaben als bei der vorstehend beschriebenen Subspezies. Anteroconid stets ausgebildet.

Material:

	P ⁴	M ^{1, 2}	M ³	P ₄	M _{1, 2}	M ₃
dex:		1			2	2
sin:	1	3	1	1	9	2

Maße: Abb. 13, S. 36.

Namengebung: Nach Helvetia, dem lateinischen Namen des Verbreitungsgebietes der Subspezies.

Typlokalität: Mormont-Eclépens.

Holotyp: M_{1, 2} dex., Samml. Lausanne (Abb. 24a; Taf. 2, Fig. 7) LM-40209; Maße: Breite über den Vorderhöckern: 1,75 mm; Breite über den Hinterhöckern: 1,93 mm; Breite zwischen den Höckerpaaren: 1,80 mm; Länge: 2,42 mm. Die äußere und innere Kronenwand des Zahnes sind leicht einwärts geschwungen und konvergieren ein wenig nach vorne. Der rückwärtige Kronenrand ist gleichmäßig gerundet, dagegen zeigt der vordere Zahnrand in der Mitte zwischen den Vorderhöckern einen deutlich vorspringenden Knick, der durch ein niederes Anteroconid verursacht wird. Die Querjochs sowie der Längsgrat sind prägnant aus der Krone herausgearbeitet. Während das Vorjoch in der Mitte zwischen Protoconid und Metaconid eine schwache Einkerbung besitzt, verläuft das Nachjoch ungestört. Der Längsgrat ist in der Mitte zwischen den Außenhügeln nach innen geknickt. Vom Protoconid bis zu dem Knick nimmt er Richtung auf das Entoconid, um dann in seinem zweiten Abschnitt parallel zur Zahnaußenwand zu verlaufen. Er trifft das Nachjoch in einem vom Hypoconidhöcker deutlich abgesetzten Punkt. Das Hypoconid besitzt keinen eigentlichen Vorderarm. Statt dessen ist der senkrecht abfallende Vorderabhang bugförmig vorgeschoben. Der Hypoconid-Hinterarm weist kurz nach dem Höckergipfel zunächst eine kronenwärts gerichtete Einbuchtung auf und geht erst dann in das konvex nach hinten ausschwingende Schlußzingulum über. Zwischen den Innenhöckern findet sich ein kleines, aber deutliches Mesostylid. Es sitzt unmittelbar vor dem steil abfallenden Vorderabhang des Entoconids und wird vom Metaconhügel durch einen langen Metaconid-Hinterarm getrennt. Das Vorderzingulum ist zu einem niederen, wenig konturierten Anteroconid aufgetrieben. Zwischen ihm und dem Vorjoch senkt sich eine kurze, aber gut ausgeprägte Querrinne ein. Die Schmelzoberfläche zeigt schwache Runzelung.

Variabilität der Subspezies:

M^{1, 2}: Von den drei zu dieser Unterart gehörigen Zähnen sind zwei stark abgekaut bzw. beschädigt. Bei dem dritten in Abb. 23 wiedergegebenen Zahn handelt es sich, seinem nach hinten etwas verschmälerten Umriß nach zu schließen, wahrscheinlich um einen M². Von den vier Haupthügeln sind die beiden äußeren kegelförmig, die beiden inneren dagegen mit Vorder- und Hinterarmen versehen. Dabei sind der Protocon-Vorderarm und der Hypocon-Hinterarm, bevor sie in das Vorderzingulum bzw. Schlußzingulum überleiten, leicht kronenwärts eingeschwungen. Die Haupthügel sind durch einen vorderen und einen hinteren Quergrat paarweise miteinander verbunden. An der Vorderseite des vorderen Quergrats baut sich ein mäßig kräftiger Protoconulus an. Von einem Metaconulus findet sich am Nachjoch dagegen keine Andeutung. Die Gratverbindung zwischen den Innenhöckern ist gerade und relativ weit in die Krone hinein verschoben. Die Innensynklinale hat daher nicht die Gestalt eines Sinus, sondern ist mehr rechteckig geformt. Zwischen den Außenhöckern sitzt ein gut individualisiertes Mesostyl. Während die zwischen Vorderzingulum und Querjoch gelegene Querrinne gut erkennbar wird, ist das hintere Quertal

durch die Abkautung verwischt. Die Schmelzoberfläche zeigt zwischen den Haupthügeln geringfügige Unebenheiten.

M³: Der einzige vorliegende dritte Molar hat auf Grund der Reduktionserscheinungen in der hinteren Hälfte der Krone im wesentlichen dreieckig gerundete Form. Dabei ist die linguale Zahnwand im Bereich der Innensynklinale deutlich eingebuchtet. Von den ursprünglich vier Höckern ist der Paraconus besonders massig und hoch, wogegen Protocon und Hypocon nur sehr flache Erhebungen bilden. Der Metaconus ist sogar gänzlich reduziert. Zwischen den Vorderhügeln spannt sich ein kräftiger Quergrat aus, an dessen Vorderseite eine Protoconulusknospe angelehnt ist. Quergrat und vorderer Zwischenhöcker sind vom Vorderzingulum durch eine geschlängelt verlaufende Querrfurche getrennt. Das voluminöse Schlußzingulum wird von der kräftig gerunzelten hinteren Kronenfläche nur undeutlich abgegrenzt.

P⁴: In dem Artmaterial findet sich nur der abgebildete Prämolare (Abb. 23 b). Sein Umriss ist im wesentlichen quadratisch gerundet. Ein eigentlicher Vorderlobus fehlt ihm. Dafür sind der labiale Teil der vorderen Zahnwand und der vordere Teil der äußeren Kronenwand etwas aufgetrieben. Ebenfalls über das Normalmaß hinaus angeschwollen ist der massige Paraconus. Ihm gegenüber hat der Metaconus nur bescheidenes Volumen. Die Innenhöcker sind stark angekauft, waren aber von vorneherein nur niedrig. Das gleiche gilt für den sie verbindenden Gratsinus. Der Zahn läßt keine eigentlichen Querjoche und auch keine Zwischenhöcker erkennen. Das zwischen den Außenhügeln erscheinende Metastyl sendet einen Quergrat ins Kronenmittelfeld, wo sein weiterer Verlauf durch die Abkautung verwischt wird. Das Schlußzingulum ist schmal und weil die hintere Querrinne fehlt, nur wenig deutlich herausgearbeitet. Das Vorderzingulum zeigt sich besonders dick und wulstig entwickelt. Es wird vom Paracon durch eine schmale Furche getrennt. Im Kronenmittelfeld bleiben trotz der Abkautung verschiedene Schmelzunebenheiten erkennbar.

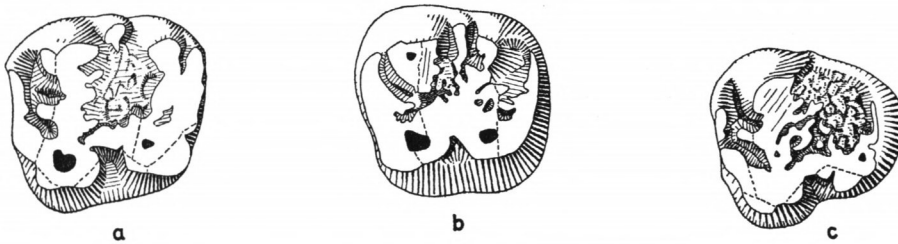


Abb. 23. *Treposciurus mutabilis helveticus* n. sp. n. ssp.

- a) M³ sin., Mormont-Eclépens, Samml. Lausanne LM-40214;
- b) P⁴ sin., Mormont-Eclépens, Samml. Lausanne LM-40215;
- c) M³ sin., Mormont-Eclépens, Samml. Lausanne LM-40216;
12-fach.

M_{1, 2}: Der Kronenumriß entspricht stets etwa dem Holotypus. Gelegentlich ist jedoch die Zahnaußenwand stärker eingebuchtet. Der vordere Zahnrand zeigt in der Mitte einen mehr oder minder vorspringenden Knick, welcher durch die überwiegend kräftige Entwicklung des Anteroconids verursacht wird. Die Querjoche und ebenfalls der Längsgrat sind scharf und ziemlich hoch. Das Vorjoch zeigt in der Mitte zwischen den Höckern eine deutliche Einkerbung (Abb. 24 b) oder es verläuft ungestört wie das Nachjoch (Abb. 24 a). Der Längsgrat hat einen unterschiedlich weit in die Krone einspringenden Knick und trifft das Nachjoch stets in einem vom Hypoconid deutlich abgerückten Punkt. Gelegentlich besitzt er ein schwaches bis gut erkennbares Mesoconid (Abb. 24 b). Der Metaconid-Hinter-

arm und der Entoconid-Vorderarm sind meist wenig konturiert und nur selten als klare Kanten ausgeprägt (Abb. 24c). An dem Punkt, in dem sie sich begegnen, sitzt meist eine schwache Eindellung, wie dies beim Holotyp beschrieben wurde, oder er ist gleich dem hinteren Zahnrand nach außen geschwungen. Der Hypoconid-Vorderarm bildet meist einen kurzen, massigen, steil abfallenden Bug, welcher sich mehr oder weniger weit nach vorne schiebt. Dadurch wird die Außensynklinale an dieser Stelle, also zwischen dem hinteren Abschnitt des Längsgrats und dem Hypoconid, etwas eingeeengt. An der Grenze der Außenbucht zur labialen Kronenwand sitzt zwischen den Außenhöckern gelegentlich ein kleines Ectostylid. Zwischen dem vorderen Zahnrand und dem Anteroconid findet sich eine schwache, tief eingekerbte Querrinne. Die Schmelzoberfläche der Krone ist vorwiegend gerunzelt (Abb. 24a, c), manchmal glatt (Abb. 24b).

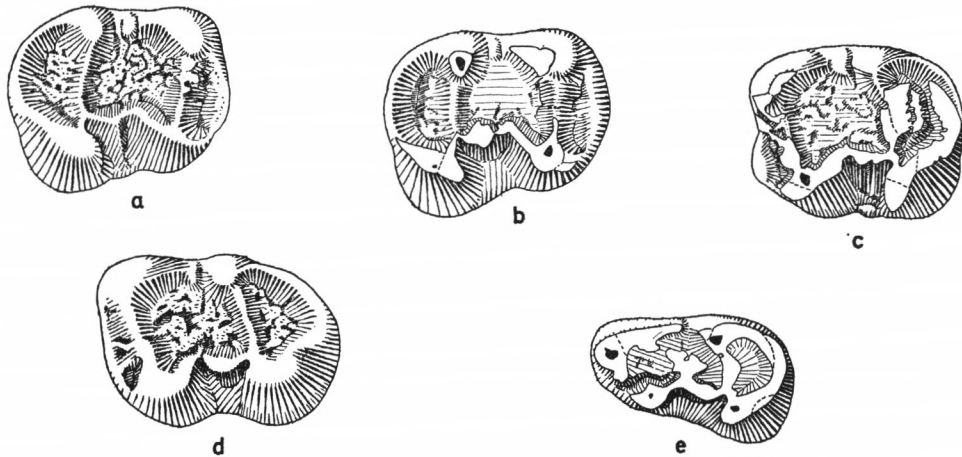


Abb. 24. *Treposciurus mutabilis helveticus* n. sp. n. ssp.

- a) $M_{1, 2}$ dex., Mormont-Eclépens, Samml. Lausanne LM-40209 (Holotyp);
- b) $M_{1, 2}$ dex., Mormont-Eclépens, Samml. Lausanne LM-40212;
- c) $M_{1, 2}$ sin., Mormont-Eclépens, Samml. Lausanne LM-40210;
- d) M_3 sin., Mormont-Eclépens, Samml. Lausanne LM-40211;
- e) P_4 sin., Mormont-Eclépens, Samml. Lausanne LM-40213;
12-fach.

M_3 : Er ist gegenüber den vorderen Molaren nach hinten verlängert. Sein Umriß ist im Bereich der Außensynklinale meist deutlich eingebuchtet. Im Unterschied zu seinen vorderen Nachbarn fehlt ihm das Anteroconid stets. Außerdem hat der vordere Zahnrand verschiedentlich eine Leistenverbindung zum Vorjoch. Der Längsgrat erreicht nicht die gleiche Stärke wie am M_1 und M_2 und zeigt sogar gelegentlich in der Mitte eine Einschnürung wie an dem in Abb. 24d gezeigten Exemplar. Am Übergang zwischen dem massigen Hypoconid und dem wulstigen hinteren Zahnrand macht sich, wie an dem abgebildeten M_3 , gelegentlich eine schwache Eindellung bemerkbar. Im weiteren herrscht Übereinstimmung mit den vorderen Molaren.

P_4 : Der einzige vorliegende P_4 dieser Subspezies hat länglich-keilförmigen Umriß und ein schmales, gerundetes Vorderende. Der Hinterrand ist gleichmäßig nach außen geschwungen. Von den vier Haupthügeln ist das Metaconid der kräftigste, während das Protoconid nur eine mäßig hohe Knospe bildet. Es zeigt sich gegenüber dem vorderen Innenhöcker weit nach hinten versetzt und von diesem außerdem durch eine Längsfurche getrennt. Der Längsgrat tritt deutlich in Erscheinung und trägt keinerlei Andeutung eines Mesoconids. Auf Grund der relativen Länge des Zahnes ist der Metaconid-Hinterarm eben-

falls verlängert. Der Entoconid-Vorderarm fällt dagegen ebenso steil nach vorne ab wie an den Molaren. Der Schmelz des vorliegenden Prämolaren ist eben.

Beziehungen: Siehe II., 5.1.4., S. 62.

4.1.3. *Treposciurus* aff. *mutabilis* n. sp.

Bei den beiden von THALER (1966) in Taf. 4, Fig. A und Abb. 5 als *Adelomys* (*Suevosciurus*) sp. abgebildeten Zähnen, einem unteren und einem oberen Molar, handelt es sich um eine weitere Unterart dieser Spezies. Der Mandibularzahn gleicht ganz und gar *Treposciurus mutabilis* n. sp. n. ssp., besitzt aber keine Leistenverbindung zwischen Vorderzungulum und Vorjoch. Der Maxillarzahn tritt bei sonstiger Übereinstimmung durch die beiden markanten, gut gerundeten und klar umgrenzten Zwischenhügel hervor.

4.2. *Treposciurus intermedius* (SCHLOSSER 1884)

(Abb. 25a, b)

Synonymie:

- v 1884 *Sciuroides intermedius* n. sp. – SCHLOSSER: S. 62 f., Taf. 1, Fig. 11.
- v 1893 *Sciuroides intermedius* SCHLOSSER – ZITTEL: S. 524, Abb. 432 B.
- v 1937 *Sciuroides intermedius* SCHLOSSER 1884 – DEHM: S. 283 f., Taf. 15, Fig. 6a, b; Fig. 7a, b.
- v 1966 *Adelomys* (*Suevosciurus*) sp. – THALER: S. 36, Taf. 1, Fig. C; Taf. 3, Fig. B; Abb. 6c.
- non v 1884 *Sciuroides intermedius* n. sp. – SCHLOSSER: S. 62 f., Taf. 1, Fig. 9.
- non v 1893 *Sciuroides intermedius* SCHLOSSER – ZITTEL: S. 524, Abb. 432 A.
- non v 1937 *Sciuroides intermedius* SCHLOSSER 1884 – DEHM: S. 283 f., Taf. 15, Fig. 5a, b.

Vorbemerkung: Der stark abgekaute Oberkiefer, welcher von SCHLOSSER (1884, Taf. 1, Fig. 9) und DEHM (1937, Taf. 15, Fig. 5) zu dieser Art gestellt wurde, gehört nicht hierher. Dies geht unzweifelhaft aus der Lage des Hinterrands des foramen incisivum hervor. Dagegen ist der von THALER als *Adelomys* (*Suevosciurus*) sp. abgebildete Oberkiefer (1966, Taf. 1, Fig. C und Abb. 6c) dieser Spezies zuzurechnen. Während das foramen incisivum an dem SCHLOSSERSchen Original bis zum P⁴ reicht, endigt es bei *Treposciurus intermedius*, wie an dem Maxillarstück THALERS erkennbar ist, vor dem Vorderrand des Jochbogens.

Diagnose: Ein Vertreter des Genus *Treposciurus* mit mäßig deutlich bis schwach gerunzelter Schmelzoberfläche. Maxillarzähne: Vordere und hintere Zwischenhöcker verwaschen, Querjoche fehlend. Zahnrand des P⁴ vor dem Paracon nur geringfügig ausgebaucht; kein eigentlicher Vorderlobus. Mandibularzähne: Querjoche niedrig und gerundet. Vorjoch in der Mitte zwischen den Vorderhügeln etwas eingekerbt. Längsgrat mehr oder weniger weitgehend in den Protoconid-Hinterarm und ein kräftiges, höckerartiges Mesoconid zergliedert.

Material:

Escamps: Mand. dex. P₄–M₃ (Original zu DEHM, 1937, Taf. 15, Fig. 6a, b), Mand. dex. P₄–M₃ (Lectotyp zu DEHM, 1937, Taf. 15, Fig. 7a, b); Lot. (Quercy): Mand. dex. P₄–M₃, Mand. dex. M₁–M₃, Mand. dex. M₁–M₃; Mouillac: Mand. dex. P₄–M₃, Mand. dex. P₄–M₃.

Maße: Siehe Abb. 13, S. 36.

Beschreibung:

Unterkiefer: Das Vorderende der dreieckigen Massetergrube befindet sich unter der Mitte des M₁. Es zeigt keine spornartige Verlängerung.

M₁: Der Zahnumriß ist zwischen den vorderen und hinteren Höckerpaaren etwas eingeschnürt oder er besitzt gerade Lingual- und Labialwände. Sein Vorderrand ist weniger, sein Hinterrand dagegen gut ausgerundet. Die Haupthügel sind niedrig, die Querjoche kaum erhaben. Das Vorjoch zeigt in der Mitte zwischen Protoconid und Metaconid eine wechselnd deutliche Einkerbung oder es ist ungestört. Der Längsgrat tritt gelegentlich vollständig auf und beschreibt dann vor dem Hypoconid eine kleine, labial ausbiegende Schleife oder besitzt an ihrer Stelle ein mehr oder weniger deutliches Mesoconid. Häufiger wird er (Abb. 25a) durch je eine Einschnürung vor und hinter der Mesoconidknospe in drei Elemente zerlegt: in den Protoconid-Hinterarm, in das Mesoconid selbst sowie in

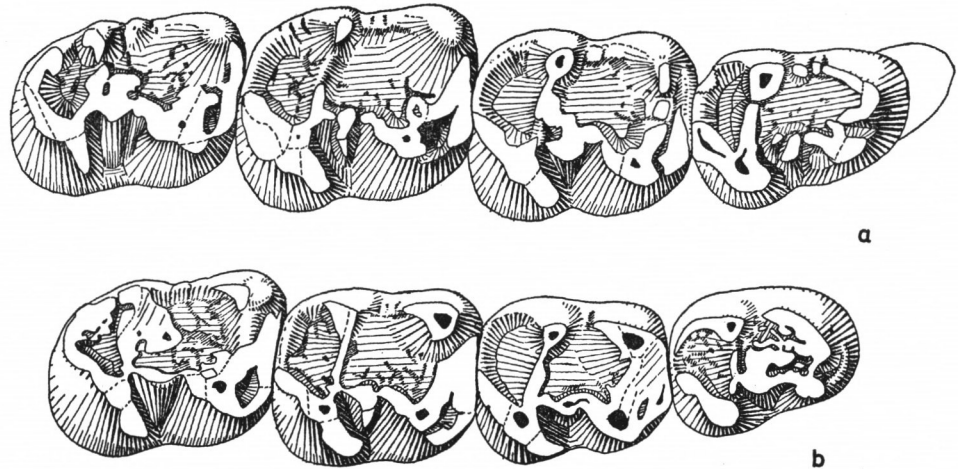


Abb. 25. *Treposciurus intermedius* (SCHLOSSER).

- a) Mand. dex. P₄-M₃, Lot (Quercy), 1879 XV-192 (Original zu SCHLOSSER 1884, Taf. 1, Fig. 11; Lectotyp zu DEHM 1937, Taf. 15, Fig. 7);
 b) Mand. dex. P₄-M₃, Escamps (bei Lalbenque), 1929 VII-8 (Original zu DEHM 1937, Taf. 15, Fig. 6); 12-fach.

einen kurzen Grat zwischen dem Mesoconid und dem Nachjoch. Der Hypoconid-Vorderabhang ist gleichmäßig gerundet oder bugförmig zugeschnitten. Die Innenhöcker treten über wenig deutliche Längskanten miteinander in Beziehung. Meist ist der vordere Zahnrand durch einen quer ovalen Anteroconidwulst verstärkt, welcher durch eine kurze Querrfurche vom Vorjoch getrennt wird. Die Kronenoberfläche ist glatt (Abb. 25a), oder sie zeigt schwache Schmelzgranulation (Abb. 25b).

M₂: Er gleicht wie üblich dem M₁, zeigt aber in der Regel ein kräftigeres Mesoconid, welches meist einen labialen Querrücken in Richtung Zahnrand aussendet. Das Nachjoch ist gelegentlich geringfügig nach hinten durchgebogen. In der Mitte zwischen den Innenhügeln findet sich hin und wieder die erste Anlage einer kleinen Mesostylidknospe.

M₃: Der Zahn ist über den Vorderhügeln ebenso breit wie über die Hinterhöcker gemessen und zeigt im übrigen die für die letzten unteren Molaren der Pseudosciuriden charakteristische Verlängerung der hinteren Kronenhälfte. Seine Morphologie entspricht den vorderen Molaren. Das Mesoconid zeigt jedoch gegenüber diesen noch kräftigere Ausbildungstendenz. Ebenfalls wird die Neigung, ein Mesostylid zwischen den Innenhöckern zu entwickeln, noch deutlicher. Das Schlußzingulum ist schmal und gratförmig oder wulstig voluminös.

P₄: Er ist kleiner als der M₁ und nach vorne zu keilförmig verschmälert. Gegenüber den Molaren zeigt er Abwandlungen in folgenden Merkmalen: Die beiden Vorderhöcker sind, entsprechend der Verjüngung des Umrisses nach vorne zu, einander dicht genähert. Der vordere Außenhöcker ist wesentlich kleiner als der Innenhöcker (Abb. 25a, b) oder fast ganz zurückgebildet. Beide sind durch einen blassen Grat miteinander verbunden oder durch eine Kerbe voneinander getrennt. Der Längsgrat hat keine Unterbrechung und verläuft gerade, ohne Andeutung einer Mesoconidknospe.

Oberkiefer und obere Zahnreihe: Wie die Abb. 6c bei THALER (1966) zeigt, endigt das foramen incisivum vor dem Vorderrand des Jochbogens. Die Maxillarzähne sind denjenigen der Suevosciurus-Formen äußerst ähnlich. Charakteristisch ist jedoch gegenüber diesen das Fehlen von Querjochen. Statt dieser finden sich verwaschene, niedrige Zwischenhügel.

Beziehungen: Siehe II., 5.1.4., S. 62.

5. Die Beziehungen der beschriebenen Gattungen untereinander und ihre systematische Stellung innerhalb der Familie

5.1. Die Beziehungen zwischen den Gattungen *Pseudosciurus*, *Sciuroides*, *Suevosciurus* und *Treposciurus* nov. gen.

Die Beziehungen der in der Systematik behandelten Gattungen untereinander können bereits durch die Betrachtung weniger charakteristischer Merkmale verdeutlicht werden. Ihnen stehen weitere Kriterien zur Seite, die zwar nicht ausschließlich, aber doch vorwiegend für ein bestimmtes Genus bezeichnend sind, weiterhin Merkmale, die in ihrer graduellen Ausbildung einen gewissen diagnostischen Wert besitzen. Die Verwandtschaftsverhältnisse der Formgruppen sollen zunächst auf der Basis der wesentlichsten Merkmale dargestellt werden. Die weniger bezeichnenden sowie die graduellen Kriterien werden anschließend bei der Behandlung der einzelnen Arten diskutiert.

Der Übersichtlichkeit halber sind die zur Darstellung der Verwandtschaftsverhältnisse geeigneten charakteristischen Kriterien im folgenden zusammengestellt. Sie lassen sich zum Teil zu Merkmalsalternativen gruppieren:

Die gattungscharakteristischen Merkmale des Maxillargebisses:

- | | |
|---|--|
| a) Protoconus besitzt einen Hinterarm | Protoconus besitzt zwei Hinterarme |
| b) Vor den Hinterhügeln ist ein halbkreisförmiger Gratbogen ausgebildet | Der Gratbogen vor den Hinterhügeln fehlt |
| c) Der Vorderlobus am P ⁴ fehlt – ist schwach – ist deutlich und zum Teil höckerartig verstärkt. | |

Die gattungscharakteristischen Merkmale des Mandibulargebisses:

- | | |
|---|---|
| a) Vorjoch vorhanden | Vorjoch fehlend |
| b) Der Längsgrat oder sein homologes Relikt trifft das Nachjoch | Der Längsgrat oder sein homologes Relikt trifft das Hypoconid |

Die Gattungen gruppieren sich in ihren gegenseitigen Beziehungen sehr verschieden, je nachdem, welches der angeführten Merkmale betrachtet wird. Dabei stellt sich heraus, daß drei der vier Genera jeweils durch den alleinigen Besitz von bestimmten Merkmalen vor den anderen ausgezeichnet sind, während das vierte Genus, nämlich *Treposciurus*, einen intermediären Formtyp repräsentiert.

Während *Sciuroides*, *Suevosciurus* und *Treposciurus* nov. gen. an den Mandibularzähnen stets ein Vorjoch und ein Nachjoch besitzen, findet sich bei *Pseudosciurus* nur das Nach-

joch, wobei auch dieses zurückgebildet sein kann. Außerdem tritt *Pseudosciurus* durch den Besitz zweier Protocon-Hinterarme an den Maxillarzähnen gegenüber den übrigen Gattungen hervor, die stets nur einen einzigen Hinterarm am vorderen Innenhügel aufweisen.

Geht man von der Beziehung des Längsgrates zum Nachjoch in der unteren Zahnreihe aus, so ergibt sich eine andere Gruppierung: Hier zeigen die Gattungen *Pseudosciurus*, *Sciuroides* und *Treposciurus* dadurch einheitlichen Charakter, daß bei ihnen der Längsgrat mit dem Nachjoch an einem vom Hypoconid abgerückten Punkt Verbindung aufnimmt. Im Gegensatz dazu trifft der Längsgrat bzw. sein hinteres Teilstück bei *Suevosciurus* nicht das Nachjoch, sondern das Hypoconid.

Eine besondere Beziehung zwischen *Pseudosciurus*, *Suevosciurus* und *Treposciurus* besteht durch den gemeinsamen Besitz einer gerunzelten Schmelzoberfläche, während sich *Sciuroides* demgegenüber durch glatten Schmelz auszeichnet. Außerdem differiert die letztere Gattung durch das Auftreten einer vor dem Metaconulus gelegenen, halbkreisförmigen Gratverbindung zwischen den Hinterhöckern (vgl. II., 2., S. 29).

Während *Pseudosciurus*, *Sciuroides* und *Suevosciurus* jeweils in bezug auf bestimmte bezeichnende Merkmale als Sondertypen anzusehen sind, treten in der Charakteristik von *Treposciurus* nur Kriterien auf, die auch bei den anderen Gattungen zu finden sind. Dieses Genus stellt daher einen intermediären Typ dar und seine Besonderheit liegt gerade darin, daß es keine der Sonderentwicklungen in sein Merkmalsbild aufgenommen hat. Der Versuch, die unter *Treposciurus* zusammengefaßten Formen an eine der drei anderen Gattungen anzuschließen, mißlingt gerade dadurch, daß diese jeweils Merkmale aufweisen, die eine systematische Vereinigung nicht erlauben: So steht *Treposciurus* zwar mit *Suevosciurus* durch den Besitz eines Vorjoches an den unteren Zähnen und eines einfachen Protocon-Hinterarmes an den oberen sowie durch die gerunzelte Schmelzoberfläche in enger Relation. Doch ist sie von ihr durch die abweichende Beziehung des Längsgrats zum Nachjoch charakteristisch verschieden. In ähnlicher Weise verhält sich *Treposciurus* zu den beiden anderen Gattungen: Im Mandibulargebiß, nämlich in der Ausbildung des Vorjoches und in der Beziehung zwischen Längsgrat und Nachjoch, herrscht Übereinstimmung zwischen *Treposciurus* und *Sciuroides*. Hingegen differiert die letztere Gattung im Maxillargebiß durch das Fehlen der Schmelzrunzelung und den Besitz des bereits mehrfach erwähnten Gratsbogens vor den beiden Hinterhöckern. – *Pseudosciurus* entfernt sich von *Treposciurus* vor allem durch das Fehlen eines Vorjoches an den unteren und durch das Auftreten von zwei Protocon-Hinterarmen an den oberen Zähnen.

Betrachtet man nun die Gattungen im Hinblick auf die Sonderprägung der ihnen zugehörigen Arten, so werden weitere Zusammenhänge erkennbar. Sie drücken sich darin aus, daß innerhalb der Gattungen verschiedene Arten besonders enge Entsprechungen zu jeweils benachbarten Formenkreisen zeigen.

5.1.1. *Pseudosciurus*

Die engen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen *Pseudosciurus suevicus* und *Pseudosciurus praecedens* n. sp. stehen außer Frage. Während *Pseudosciurus suevicus* als eine spezialisierte Terminalform angesehen werden muß, repräsentiert *Pseudosciurus praecedens* eine frühe Vorstufe dieser Entwicklung (siehe IV., 1., S. 102). Beide Formen sind, wie bereits auf S. 14 bemerkt wurde und wie in IV., 1.2. noch weiterverfolgt werden soll, durch Funde zahlreicher Zwischenstadien miteinander verbunden.

Entsprechend seiner geringeren Spezialisierung sind bei *Pseudosciurus praecedens* n. sp. verwandtschaftliche Beziehungen zu den übrigen beschriebenen Pseudosciuriden-Formen

Tabelle 4: Die systematisch bedeutsamen Gebißmerkmale

	<i>Pseudosciurus</i>			<i>Sciuroides</i>			<i>Suevosciurus</i>			<i>Treposciurus</i> nov. gen.		
	<i>suevicus</i>	<i>praecedens</i> n. sp.	<i>A</i> n. sp.	<i>siderolithicus</i>	<i>ehrensteinensis</i> n. sp.	<i>A</i> n. sp.	<i>minimus</i>	<i>fraasi</i>	<i>ehingensis</i>	<i>mutabilis mutabilis</i>	<i>mutabilis helveticus</i>	<i>intermedius</i>
MAXILLARZÄHNE												
Innenhügelverbindung	geschlossen	geschlossen	?	geschlossen	geschlossen	geschlossen	geschlossen	geschlossen	geschlossen	geschlossen	geschlossen	geschlossen
Innenbucht	nach vorn umgebogen	nach vorn umgebogen	?	symmetrisch	symmetrisch	symmetrisch	symmetrisch	symmetrisch	symmetrisch	symmetr. bis vorgeneigt	vorgeneigt	symmetrisch
Gratbogen vor den Hinterhügeln	fehlt	fehlt	fehlt	durchgehend bis unterbrochen	durchgehend bis unterbrochen	durchgehend kräftig	fehlt	fehlt	fehlt	fehlt	fehlt	fehlt
sekundärer Protocon-Hinterarm	vorhanden	vorhanden	?	fehlt	fehlt	fehlt	fehlt	fehlt	fehlt	fehlt	fehlt	fehlt
Haupt Hügel	hoch und spitz	hoch und spitz	hoch und spitz	niedrig und stumpf	niedrig und stumpf	niedrig und stumpf	niedrig und stumpf	niedrig und stumpf	niedrig und stumpf	mäßig hoch, spitz	mäßig hoch, spitz	niedrig und stumpf
Vorderlobus am Prämolare	kräftig	kräftig	kräftig?	fehlt	fehlt	fehlt	kräftig	kräftig	kräftig	schwach	schwach	schwach
D ⁴	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden?	vorhanden?	fehlt	fehlt	fehlt	fehlt	fehlt	fehlt
Mesostyl	fehlt fast immer	fast stets vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden
vorderer Quergrat	fehlt	fehlt	schwach	schwach	schwach	schwach	kräftig	kräftig	kräftig	meist deutlich	meist deutlich	fehlt
hinterer Quergrat	fehlt	fehlt	schwach	fehlt meist	schwach	fehlt	kräftig	kräftig	kräftig	schwach bis fehlend	schwach bis fehlend	fehlt
Protoconulus	spitz, hoch	gerundet	schwach	vorhanden	vorhanden	vorhanden	schwach	schwach	schwach	deutlich	deutlich	verwaschen
Metaconulus	spitz, hoch	gerundet	schwach	fehlt meist	gelegentlich	fehlt?	schwach	schwach	schwach	deutlich	deutlich	verwaschen
Außenhügelabhängen	konkav eingesenkt	konvex gewölbt	konvex gewölbt	konvex gewölbt	konvex gewölbt	konvex gewölbt	konvex gewölbt	konvex gewölbt	konvex gewölbt	konvex gewölbt	konvex gewölbt	konvex gewölbt
Schmelzrunzelung	leistenartig	leistenartig	schwach	fehlt	fehlt	fehlt	körnig	körnig	körnig	deutlich	schwach bis deutlich	fehlt
MANDIBULARZÄHNE												
Nachjoch-Längsgrat-Beziehung	Längsgrat trifft Nachjoch	Längsgrat trifft Nachjoch	–	Längsgrat trifft Nachjoch	–	–	Längsgrat trifft Hypoconid	Längsgrat trifft Hypoconid	Längsgrat trifft Hypoconid	Längsgrat trifft Nachjoch	Längsgrat trifft Nachjoch	Längsgrat trifft Nachjoch
Vorjoch	fehlt	fehlt	–	vorhanden	–	–	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden
Nachjoch	fehlt	vorhanden	–	vorhanden	–	–	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden
hinterer Zwischenhügel	deutlich	fehlt	–	fehlt	–	–	fehlt	fehlt	fehlt	fehlt	fehlt	fehlt
Längsgrat	geschlängelt u. schwach	geknickt und niedrig	–	kräftig und gerade	–	–	nicht ausgeprägt	nicht ausgeprägt	nicht ausgeprägt	wenig geknickt	geknickt und kräftig	blaß
Anteroconid	fehlt	fehlt	–	kräftig	–	–	meist vorhanden	meist vorhanden	meist vorhanden	fehlt meist	vorhanden	vorhanden
Leiste zwischen Anteroconid und Vorjoch	fehlt	fehlt	–	fehlt	–	–	fehlt	fehlt	fehlt	meist vorhanden	fehlt	fehlt
Mesoconid	fehlt	fehlt	–	schwach	–	–	kräftig	kräftig	kräftig	fehlt	schwach	deutlich
labialer Mesoconidsporn	fehlt	gelegentlich vorhanden	–	fehlt	–	–	fehlt	fehlt	fehlt	meist vorhanden	fehlt	fehlt
Schmelzrunzelung	leistenartig bis körnig	körnig	–	fehlt	–	–	körnig	körnig	körnig	leistenartig bis körnig	schwach	schwach körnig

klarer zu erkennen. So stimmt z. B. *Pseudosciurus praecedens* n. sp. durch sein ungestörtes Nachjoch an den Mandibularzähnen noch mit den übrigen Pseudosciuriden überein. Ein eigentliches Vorjoch ist zwar nicht ausgebildet, doch finden sich verschiedentlich Rudimente in Form eines vom Metaconid in labialer Richtung und eines vom Paraconid in lingualer Richtung ausgehenden kurzen Quersporns. Nach dem Unterkiefergebiß ist mit *Pseudosciurus praecedens* n. sp. am ehesten *Treposciurus mutabilis mutabilis* n. sp. n. ssp. zu vergleichen und stimmt mit diesem, abgesehen vom Vorjoch, im wesentlichen überein. Deutlichere Unterschiede sind im Maxillargebiß zu konstatieren. Hier ist die Schmelzoberfläche intensiver modelliert und im Gegensatz zu *Treposciurus mutabilis mutabilis* n. sp. n. ssp. bis zur Leistenbildung fortgeschritten. Die Vorder- und Hinterkanten der Höcker sind deutlicher, die Zwischenhöcker stets kräftiger ausgebildet und klarer konturiert. Außerdem besitzt *Pseudosciurus praecedens* n. sp. bereits überwiegend einen regelrechten zweiten Protocon-Hinterarm.

Etwas unsicher ist die Beurteilung von *Pseudosciurus A* n. sp., weil es sich bei dem einzigen belegten Zahnexemplar um einen Milchmolaren handelt. Da zwischen dem D⁴ und dem P⁴ bei *Pseudosciurus praecedens* n. sp. ein deutlicherer Unterschied festzustellen ist als bei der Terminalform *Pseudosciurus suevicus*, besteht Grund, zu vermuten, daß diese morphologische Abweichung bei dem noch ursprünglicheren *Pseudosciurus A* n. sp. ebenso oder noch weitgehender ausgebildet ist. Damit kann über das übrige Gebiß wenig Konkretes ausgesagt werden. Obwohl der etwas schwächliche Protoconus nicht zwei und nicht einen, sondern überhaupt keinen Hinterarm aufweist, wurde diese Form in die Gattung eingereiht. Das Fehlen der Hinterarme kann mit der Primitivität des Zahnes und der damit zusammenhängenden allgemein schwachen bis fehlenden Ausbildung der Haupthöckerkanten zusammenhängen. Die spitzen Höcker und vor allem die gut ausgebildete Vorderknospe weisen immerhin auf den Formenkreis von *Pseudosciurus* hin und entfernen diese Art von den übrigen Gattungen.

5.1.2. *Sciuroides*

Die drei beschriebenen Arten dieser Gattung, *Sciuroides siderolithicus*, *Sciuroides ehrensteinensis* n. sp. und *Sciuroides A* n. sp. sind durch die charakteristische Struktur ihrer Maxillarzähne, welche durch den Gratbogen vor den Hinterhügeln hervorgerufen wird, von den oberen Zähnen anderer Pseudosciuriden-Arten deutlich verschieden. Für *Sciuroides fontensis* THALER, der bislang nur durch einen Unterkieferzahn bekannt ist, kann dies lediglich angenommen werden. Von den beiden durch ihre wenig ausgebildete Innenbucht relativ ursprünglich anmutenden Spezies *Sciuroides siderolithicus* und *Sciuroides ehrensteinensis* n. sp. differiert *Sciuroides A* n. sp. durch die geräumige, ziemlich weit in die Krone vordringende Innensynklinale. Während bei den erstgenannten Arten der Gratbogen zwischen den Hinterhöckern etwas unsicher verläuft und bisweilen in der Mitte durchgeschnürt ist, tritt er bei der evoluierten Form *Sciuroides A* n. sp. sehr markant hervor. Eine wichtige Unterscheidung zwischen *Sciuroides siderolithicus* und *Sciuroides ehrensteinensis* n. sp. ist, abgesehen von ihrer abweichenden Größe in der speziellen Ausführung des Gratbogens, zu sehen. Im Gegensatz zu *Sciuroides siderolithicus*, bei welchem der linguale Ursprung dieser Struktur am Hypocon zu finden ist, entspringt der Gratbogen bei *Sciuroides ehrensteinensis* n. sp. in einem zum Hypocon-Vorderarm vorgerückten Punkt.

Im Mandibulargebiß zeigt diese Gattung gegenüber den übrigen beschriebenen wenig Besonderheiten. Weitgehende Übereinstimmung herrscht vor allem mit *Treposciurus*. Sie tritt am augenfälligsten beim Vergleich mit *Treposciurus mutabilis helveticus* n. sp. n. ssp.

in Erscheinung. Große Ähnlichkeit besteht in der prägnanten Ausbildung der Querjoche. Doch sind diese bei *Treposciurus mutabilis helveticus* n. sp. n. ssp. schärfer im Vergleich zu den mehr gerundeten Formen bei *Sciuroides siderolithicus*. Bei dieser Spezies ist zudem der Längsgrat gerade gestreckt und differiert dadurch von dem meist deutlich in die Krone eingeknickten Ectolophid der verglichenen Treposciurus-Form. In bezug auf die Beschaffenheit der Schmelzoberfläche steht den Sciuroides-Formen ebenfalls *Treposciurus mutabilis helveticus* n. sp. n. ssp. am nächsten, innerhalb dessen Variationsbreite neben deutlich gerunzelten Zähnen auch solche mit nahezu glattem Schmelz zu finden sind. Dasselbe gilt für das Anteroconid, welches bei *Sciuroides siderolithicus* stets, bei *Treposciurus mutabilis helveticus* n. sp. n. ssp. vorwiegend ausgebildet ist.

5.1.3. *Suevosciurus*

Wie bereits an entsprechender Stelle (S. 39 und 47) in der Taxionomie ausgeführt wurde, sind die Beziehungen zwischen den drei Arten dieser Gattung so eng, daß *Suevosciurus minimus*, *Suevosciurus fraasi* und *Suevosciurus ehingensis* letzten Endes nicht nach der Morphologie, sondern nur nach ihrer relativen Größe voneinander getrennt werden können. Neben der gattungsbezeichnenden Beziehung des Längsgratreliktes zum Hypoconid zeichnet sich dieser Formenkreis auch durch eine besondere Betonung der Querjoche aus. Diese Bevorzugung der Querstruktur kann auch als Grund für die unvollkommene Ausbildung des Längsgrates angesehen werden. Die Joche an den oberen Molaren kommen durch die Betonung der die Zwischenhöcker mit den Haupthügeln verbindenden Quergrate zustande.

Die Sonderentwicklung im Bereich des Längsgrates an den unteren Zähnen schafft eine gewisse strukturelle Distanz zu allen anderen beschriebenen Formen. Dem allgemeinen Habitus nach läßt sich aber mit den Suevosciurus-Arten sehr gut *Treposciurus intermedius* vergleichen. Diese Form könnte bei Nichtbeachtung der Längsgratbeziehung überhaupt für einen Zugehörigen der Gattung *Suevosciurus* gehalten werden. Dies beruht vor allem auf der Gleichgestaltigkeit der Höcker und des Umrisses sowie auf der wesentlich übereinstimmenden Ausbildung des Protoconid-Hinterarms und des Mesoconids. Im Maxillargebiß bestehen ebenfalls deutliche Beziehungen zwischen *Suevosciurus* und *Treposciurus*. Und zwar wiederum in den allgemeinen Proportionsverhältnissen, im Zahnmuß und in der Form und Höhe der Höcker. Unterschiede bestehen jedoch in dem völligen Fehlen von Quergraten bei *Treposciurus intermedius*, ebenso in der Abwesenheit eines eigentlichen Vorderlobus am P⁴ (vgl. THALER 1966, Taf. 1, Fig. C).

Nicht so eng sind die Beziehungen zwischen den Suevosciurus-Arten und *Treposciurus mutabilis mutabilis* n. sp. n. ssp. Sie drücken sich weniger im Unterkiefer, als im Oberkiefer aus: Im wesentlichen ist die Intensität der Schmelzrunzelung übereinstimmend. Außerdem sind die Quergrate sehr ähnlich gestaltet. – Abweichungen zeigt die Innenbucht, die bei den Suevosciurus-Arten weniger stark nach vorn geneigt ist. Ebenso machen sich klare Differenzen am P⁴ bemerkbar, da dieser bei *Treposciurus mutabilis mutabilis* n. sp. n. ssp., wie bei allen Treposciurus-Formen, einen deutlichen Vorderlobus vermissen läßt.

5.1.4. *Treposciurus* nov. gen.

Die Beziehungen dieses Formenkreises zu den übrigen Gattungen wurden bereits vorstehend bei deren Beschreibung mit dargestellt. Wie sich dabei herausstellte, gestalten sie sich so, daß *Treposciurus mutabilis mutabilis* n. sp. n. ssp. zur Gattung *Pseudosciurus*,

Treposciurus mutabilis helveticus n. sp. n. ssp. zu *Sciuroides* und *Treposciurus intermedius* zu *Suevosciurus* am meisten Entsprechungen zeigt. Dabei sind die Berührungspunkte zwischen *Sciuroides* und *Treposciurus mutabilis helveticus* n. sp. n. ssp. am geringsten, zwischen *Suevosciurus* und *Treposciurus intermedius* dagegen am zahlreichsten.

Treposciurus mutabilis mutabilis n. sp. n. ssp. und *Treposciurus mutabilis helveticus* n. sp. n. ssp. stimmen in ihrer Zahnstruktur grundsätzlich überein. Graduelle Unterschiede bestehen darin, daß die zweite Unterart im Mandibulargebiß noch kräftiger herausgearbeitete Querjoche und einen noch markanteren Längsgrat aufweist. Bei der erstgenannten Unterart treten als Sonderbildungen ein Verbindungssteg zwischen Vorjoch und Vorderzingulum sowie häufig ein labialer Quersporen am Längsgrat auf. Beide Subspezies heben sich gut von *Treposciurus intermedius* ab, da sich diese Art durch niedrige, gerundete Joche und den in Protoconid-Hinterarm und Mesoconid zerteilten Längsgrat auszeichnet.

Zur weiteren Verdeutlichung der Verwandtschaftsbeziehungen und Unterschiede der in der Taxonomie behandelten Pseudosciuriden-Formen sei auf die tabellarische Merkmalsübersicht auf S. 60 verwiesen.

5.2. Die Beziehungen der beschriebenen Gattungen zu den übrigen Gruppen der Familie Pseudosciuridae

Die Trennung, die durch die vorliegende Arbeit zwischen den bearbeiteten und den nur zum Vergleich herangezogenen Gattungen gemacht wird, ist künstlich und im wesentlichen materialbedingt. Weitere Beziehungen der behandelten Gattungen untereinander sowie ihre systematische Stellung treten erst dann hervor, wenn man sie in den Rahmen der gesamten Familie stellt. Zudem sind verschiedene Begründungen, nämlich zur Selbständigkeit von *Sciuroides* gegenüber *Adelomys* sowie für die Notwendigkeit, „*Sciuroides*“ *rütimayeri* SCHLOSSER und „*Sciuroides*“ *quercy* SCHLOSSER von diesem Genus zu trennen, erst bei der Ausweitung der Diskussion auf die verbleibenden Gattungen möglich.

Bei den im folgenden zu Vergleichszwecken zu behandelnden Genera handelt es sich um *Adelomys* GERVAIS 1849, *Paradelomys* THALER 1966, *Protadelomys* HARTENBERGER 1968 sowie um einen weiteren eigenständigen Formenkreis, welcher sich um „*Sciuroides*“ *rütimayeri* gruppiert und für den eine Gattungsbenennung bis heute aussteht.

5.2.1. Zur Frage der Unterteilung der Pseudosciuriden in zwei Subfamilien

Die Unterteilung der Familie der Pseudosciuriden in zwei Unterfamilien, die sich in jüngerer Zeit eingebürgert hat, hängt mit der systematischen Stellung zusammen, die dem Genus *Pseudosciurus* in den letzten Jahrzehnten zuerkannt wurde. Sie ist, wie sich erweisen wird, nicht haltbar.

Nachdem die Gattung *Pseudosciurus* anfangs in die unmittelbare Nähe von *Sciuroides* gestellt wurde (F. MAJOR 1873, DIETRICH 1929, DEHM 1937), erfuhr sie seit den fünfziger Jahren eine andere Beurteilung. Den Anstoß dazu gab STEHLIN in seiner Arbeit über die Trigonodontie der simplizidentaten Nager (STEHLIN & SCHAUB 1951). Er nahm anlässlich der Ableitung des Theridomyiden-Bauplans aus primitiven Vorformen eine erhebliche Umorientierung innerhalb der Pseudosciuriden vor. Während noch DEHM (1937, S. 285) eine enge Verwandtschaftsbeziehung zwischen *Pseudosciurus* und *Sciuroides* vertrat, zog STEHLIN das Genus *Sciuroides* zu *Adelomys*, welchem er aus Prioritätsgründen den Vorrang gab (1951, S. 23) und stellte die unter *Adelomys* zusammengruppierten Formen der Gat-

tung *Pseudosciurus* als weitgehend eigenständig gegenüber. Dabei faßte er *Pseudosciurus* als Endstadium einer eigenen, mit *Adelomys* bis auf einen gewissen Grad parallel laufenden Entwicklung auf (S. 28 und 210). Der Grund dieser Umorientierung ergab sich für STEHLIN aus der Deutung der Gebißstruktur der Oberkieferzähne: Auf der Suche nach Vorstufen des *Theridomys-Trechomys*-Planes fand er innerhalb der Familie der Pseudosciuriden zwei Formen, welche diesen Bauplan im Maxillargebiß bereits in gewisser Weise vorbereitet hatten: *Adelomys vaillanti* GERVAIS und *Pseudosciurus* HENSEL. Bei beiden glaubte er die ursprüngliche Verbindung der Innenhöcker über den Protocon-Hinterarm und den Hypocon-Vorderarm aufgelöst und durch eine neue, mehr labialwärts in die Krone vorgeschobene ersetzt zu sehen. Für das Zustandekommen der neuen Verbindung, und damit einer „sekundären“ Innenbucht, machte STEHLIN den Hypocon-Vorderarm verantwortlich. Er hatte sich nach seiner Meinung von dem ursprünglichen Kontakt mit dem Protoconid-Hinterarm losgerissen und ist, diesen labialseitig umgehend, eine neue Verbindung mit dem Protoconulus, dem vorderen Quergrat oder dem Labialabhang des Protoconus eingegangen. Für *Adelomys* versuchte STEHLIN diesen Vorgang im einzelnen zu rekonstruieren, während er *Pseudosciurus* „als bis auf einen gewissen Grad parallele Stammelinie“ bezeichnete (S. 28) und mangels bekannter Vorstadien nicht weiter ausführte. Für die letztere Form gibt jedoch SCHAUB bei der Überarbeitung des Textes im Sinne STEHLINS einen ergänzenden Kommentar: „Bei *Pseudosciurus* ist an allen drei Molaren die neue Verbindung der beiden Innenhügel, der Längsgrat, entwickelt. Dafür läßt sich am Hinterabhang des Protoconus dieses Zahnes ein nach hinten gerichteter Wulst erkennen, der als eine Reminiszenz an die ursprüngliche Verbindung mit dem Pseudypoconus gedeutet werden kann ...“ (STEHLIN & SCHAUB 1951, S. 29).

Für den Neuerwerb der „sekundären“ Innenbucht mußte eine längere Entwicklung angenommen werden. Eine solche glaubte STEHLIN für *Adelomys vaillanti* seit dem Miozän ansetzen zu dürfen – mit einem „*Adelomys cartieri*-Stadium“ als Anfangspunkt und einem „*Adelomys siderolithicus*-Stadium“ als Zwischenform. Eine entsprechend lange Entwicklung mußte STEHLIN auch für *Pseudosciurus* veranschlagen. Seine von den übrigen Pseudosciuriden eigenartig abweichende Morphologie veranlaßte ihn dazu, *Pseudosciurus* als eine unabhängige Linie anzunehmen. Daraus ist die Selbständigkeit erklärlich, die STEHLIN der Gattung *Pseudosciurus* gegenüber den übrigen Pseudosciuriden-Formen zum Maß. LAVOCAT übernahm diese Umorientierung STEHLINS und zog daraus taxonomische Konsequenzen, indem er die Familie Pseudosciuridae in die zwei Subfamilien Adelomyinae und Pseudosciurinae aufteilte (1951, S. 73). Er nahm zwar keine ausdrückliche Einordnung der Gattungen vor, doch geht aus seinen Diagnosen zu den Unterfamilien hervor, daß er *Adelomys* (in dem nun *Sciuroides* mit enthalten war) und *Suevosciurus* zu den Adelomyinen rechnete und *Pseudosciurus* als einzige Gattung der Pseudosciurinen ansah. THALER (1966) behielt die auf STEHLIN zurückgehende Unterteilung im Prinzip bei. Er nahm jedoch eine Änderung insofern vor, als er die beiden Unterfamilien LAVOCATS in Großgattungen umwandelte. HARTENBERGER (1969) griff die Unterfamilien LAVOCATS erneut auf, so daß nun, zuzüglich zweier neuer Gattungen, die Systematik der Pseudosciuriden folgende Gestalt annahm:

Adelomyinae LAVOCAT 1951

Adelomys GERVAIS 1849

Suevosciurus DEHM 1937

Paradelomys THALER 1966

Protadelomys HARTENBERGER 1968

Pseudosciurinae LAVOCAT 1951*Pseudosciurus* HENSEL 1856

(nach HARTENBERGER 1969, S. 39)

Die in dieser Aufteilung sich ausdrückende Selbständigkeit von *Pseudosciurus*, die von den vier vorangehenden Autoren im wesentlichen gleichartig vertreten wurde, kann hier nicht übernommen werden. Vielmehr haben die Detailuntersuchungen zur Gebißstruktur von *Pseudosciurus* einen so engen Zusammenhang mit den übrigen Gattungen ergeben, daß keinerlei Grundlage dafür besteht, *Pseudosciurus* in dieser Hinsicht eine Sonderstellung einzuräumen. Insbesondere ergibt die statistische Betrachtung der Grat- und Leistenstruktur im Bereich der Innenbucht, die im Teil IV., 1.3., S. 105 angestellt wird, daß STEHLIN & SCHAUB die Gebißstruktur von *Pseudosciurus* fehlgedeutet hatten, als sie glaubten, bei ihr eine sekundäre Innenbucht nachweisen zu können. *Pseudosciurus* besitzt entgegen dem ersten Anschein eine „primäre“ Verbindung zwischen den Innenhöckern! Dies gilt insbesondere auch für das bei STEHLIN & SCHAUB (Abb. 27) wiedergegebene Oberkieferexemplar. Irritierend wirkt bei *Pseudosciurus* lediglich der Umstand, daß der Protoconus nicht wie bei den übrigen Pseudosciuriden-Formen einen, sondern zwei Hinterarme aufweist. Die lingual gelegene Hinterkante, die STEHLIN & SCHAUB als ursprünglichen Protocon-Hinterarm und als Reminiszenz an die primäre Verbindung der Innenhöcker ansahen, ist eine Neubildung. Umgekehrt ist die vermeintlich neue Brücke, die den Hypocon-Vorderarm mit dem Protocon verbindet, keine neue Errungenschaft, sondern nichts anderes als der schon bei den mitteleozänen Pseudosciuriden ausgebildete ursprüngliche Protocon-Hinterarm, als Bestandteil der primitiven Innenhöckerverbindung. Eine Schlüsselstellung kommt bei diesem Nachweis dem neubeschriebenen *Pseudosciurus praecedens* n. sp. zu, da er als Vorläuferart von *Pseudosciurus suevicus* eine noch nicht so aberrant entwickelte Gebißstruktur besitzt. Obwohl der sekundäre Protocon-Hinterarm im wesentlichen schon fertig ausgebildet ist, kann bei dieser Art noch sein Zustandekommen verfolgt werden: Der ursprünglich gleichmäßig gerundete Hinterabhang des Protocons erhielt durch das hakenförmige Umbiegen der Innenbucht nach vorn zunächst wulstförmige Gestalt. Dieses Stadium veranschaulicht sehr gut der M² des in Abb. 6a, S. 23 gezeigten Oberkieferfragments. Mit dem weiteren Vordringen der Innenbucht in Richtung Protocon trat der Protocon-Hinterarm immer deutlicher in Form eines länglichen Rückens hervor, was der M¹ desselben Oberkieferfragments erkennen läßt. Wie in Teil IV., 1.2., S. 102 zu erläutern sein wird, ist die phylogenetische Umwandlung zu *Pseudosciurus suevicus* neben anderem auch durch eine progressive Entwicklung aller auftretenden Kanten in bezug auf Höhe und Schärfe charakterisiert. Damit nimmt auch der aus dem Protocon-Hinterabhang hervorgegangene Rücken an Höhe und Schärfe zu (Abb. 6b, S. 23), bis er sich in seinem Habitus von den anderen Gratelementen durch nichts mehr unterscheidet (Abb. 3, S. 17). Auf die weiteren Vorgänge im Bereich der Innenbucht soll erst im phylogenetischen Teil (S. 106) näher eingegangen werden. Ebenso wird für die merkmalsstatistische Untermauerung dieser Entwicklung auf Teil III., 4.5., S. 96 und Abb. 41, S. 97 verwiesen.

An der ursprünglichen Verbindung der Innenhöcker über den primären Protocon-Hinterarm und den Hypocon-Vorderarm hat sich also nichts geändert. Zu dem primären Protocon-Hinterarm trat lediglich ein mehr lingualwärts gelegener sekundärer hinzu. Durch den Nachweis einer primitiven Innenhöckerverbindung reiht sich *Pseudosciurus* in diesem Punkt in den Kreis der übrigen, von STEHLIN als Vorstadien angesehenen Formen ein.

Die Widerlegung der sekundären Innenhöckerverbindung an den oberen Zähnen von *Pseudosciurus* ruft nun die Frage hervor, ob dies nicht in gleicher Weise auch für *Adelomys*

vaillanti gilt. Das einzige Argument, welches STEHLIN zur Bekräftigung seiner Theorie einer sekundären Innenbucht bei *Adelomys* anführen konnte, besteht in dem kurzen Grat, welcher bei bestimmten Formen etwas lingualwärts der Innenhöckerverbindung vom Protocon-Hinterabhang ausgeht. So z. B. an dem von STEHLIN & SCHAUB in Abb. 23 wiedergegebenen Oberkieferexemplar. STEHLIN wollte diesen zusätzlichen Protocon-Hinterarm als Relikt der ursprünglich weiter lingual gelegenen, primitiven Innenhöckerverbindung verstanden wissen. Doch kann kein Zweifel darüber bestehen, daß dieser Grat mit dem lingual gelegenen Protocon-Hinterarm von *Pseudosciurus*, welcher vorstehend bereits als Neubildung erkannt wurde, zu homologisieren ist. Bezeichnenderweise zeigen gerade die Zähne des von STEHLIN & SCHAUB abgebildeten Oberkieferexemplars durch die Tendenz zur Herausbildung von Schmelzleisten eine bemerkenswerte Übereinstimmung mit den süddeutschen *Pseudosciurus*-Arten. Somit ist dieser zweite Protocon-Hinterarm an der fraglichen Zahnreihe in ähnlicher Weise wie bei *Pseudosciurus* zu erklären: Durch die U-förmig nach vorn umgebogene Innenbucht wird der Hinterabhang des Protoconus bei *Adelomys* als vorspringender runder Wulst herausgearbeitet, wie in dieser Arbeit an dem Exemplar in Abb. 26 und ebenso an dem von STEHLIN & SCHAUB gezeigten zweiten Oberkiefer (Abb. 23) erkennbar ist. Bei dem in Frage stehenden Exemplar (STEHLIN & SCHAUB 1951, Abb. 23) wurde dieser zunächst gerundete Wulst von der generell sich geltend machenden Tendenz zur Herausbildung von Schmelzleisten mit ergriffen und gratförmig zugeschräfft. In diesem Punkt besteht also eine Parallelbildung zu *Pseudosciurus*, wie dies bereits STEHLIN vermutet hatte.

Zusätzliche Entsprechungen werden deutlich, wenn man *Adelomys vaillanti* mit dem noch relativ unspezialisierten *Pseudosciurus praecedens* n. sp. vergleicht (Abb. 6a, b): Beachtung verdient dabei vor allem die übereinstimmend, wenn auch verschieden prägnant ausgebildete Brücke zwischen der Innenhöckerverbindung und dem Protoconulus. Sie kann sich auch bis zum Paracon fortsetzen, wie dies in Abb. 6a angedeutet und in Abb. 6b und Taf. 1, Fig. 4 gegeben ist. Sie kann auch den Kontakt mit dem Protoconulus verlieren und unmittelbar zum Paracon Verbindung suchen (Abb. 6b). Diese Struktur findet sich bei *Adelomys vaillanti* stets. Sie ist auch bei *Pseudosciurus* überwiegend ausgebildet und wird bei dieser Gattung lediglich durch die generell hohe Variabilität aller Leistenelemente verschiedentlich sekundär umgebildet oder unterdrückt. Ein weiteres übereinstimmendes Merkmal im Bereich der Innenbucht ist der etwa von der Mitte der Innenhöckerverbindung ausgehende labiale Quergrat. Er ist bei *Adelomys vaillanti* obligatorisch und bildet bei *Pseudosciurus* ein im Verlauf sehr wechselhaftes, aber mit sehr hoher Konstanz auftretendes Element. Es ist dieses dasselbe, welches bei den in Teil III., 3. folgenden Untersuchungen der Schmelzleistenstrukturen unter der Bezeichnung „Hauptast“ eine zentrale Rolle spielt (vgl. S. 80).

Es konnten hier aus der Gegenüberstellung der Maxillarzähne der beiden Gattungen drei Homologien im Bereich der Innenbucht festgestellt werden: Es ist dies der bei *Pseudosciurus* stets und bei *Adelomys* verschiedentlich zu konstatierende linguale Protocon-Hinterarm, bei welchem es sich in beiden Fällen um eine Umgestaltung des Protocon-Hinterabhangs handelt. Weiter zu nennen sind die beiden von der Gratverbindung der Innenhöcker ausgehenden Leisten, von denen die erste Beziehung mit dem Protoconulus bzw. mit dem Paracon aufnimmt, während die zweite etwa in der Mitte der Innenhöckerverbindung entspringt und in labialer Richtung in die Krone vordringt. Diese Homologien, die sämtlich in enger Beziehung mit der Innenhöckerverbindung stehen, führen zu dem Schluß, daß auch diese selbst in beiden Gattungen als homologe Bildung angesehen werden muß.

Adelomys besitzt also ebenso wie *Pseudosciurus* an den Maxillarzähnen eine primäre Verbindung zwischen den Innenhügeln. Die besondere Gestalt dieser Verbindung kommt in beiden Fällen nicht etwa durch die Herausbildung einer neuen, mehr labialwärts gelegenen Brücke zustande, sondern lediglich durch eine Verlagerung der ursprünglich symmetrisch in die Krone einspringenden Gratverbindung. Es sei bereits hier vermerkt, daß *Adelomys* und *Pseudosciurus* durch morphologische Übergangsformen miteinander verbunden sind, welche THALER (1966) als Subgenus *Paradelomys* von *Adelomys* abgegrenzt hat und die durch ihr intermediäres Merkmalsgefüge die Homologien zwischen beiden Gattungen noch weiter untermauern (vgl. dazu Punkt 5.2.4., S. 70).



Abb. 26. *Adelomys* cf. *vaillanti* GÉRAIS, M¹, 2 sin., Treuchtlingen 1, 1962 XI-97; 12-fach.

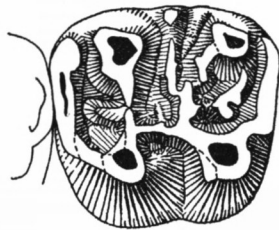


Abb. 27. *Paradelomys quercy* (SCHLOSSER), M¹ dex. aus Max. dex. P⁴-M¹ (Original zu SCHLOSSER 1884, Taf. 1, Fig. 7, 4; Original zu DEHM 1937, Taf. 15, Fig. 1), Escamps (bei Lalbeuque), 1879 XV-..., (invers!); 12-fach.

Die vorangehende Beweisführung hat erbracht, daß es nicht möglich ist, *Pseudosciurus* und *Adelomys* innerhalb der Familie als Endpunkte zweier paralleler Strukturumbildungen zu exponieren, da eine Neubildung der Innenbucht im Sinne STEHLINS gar nicht stattfindet. Beide Gattungen verlassen in diesem Punkt nicht den Rahmen der übrigen unterscheidbaren Formengruppen. Die Zweiteilung der Pseudosciuriden, welche LAVOCAT 1951 vornahm und die namentlich von HARTENBERGER 1969 übernommen wurde, entbehrt daher ihrer Grundlage. Damit ist jedoch über die eventuelle Notwendigkeit, andere Gruppierungen vorzunehmen, noch nichts ausgesagt (siehe II., 5.3., S. 73).

Die vorangegangenen Überlegungen haben noch eine andere Konsequenz: Entgegen STEHLIN & SCHAUB (1951) besteht kein Grund, das bei den ursprünglichen Theridomyiden auftretende Mesoloph an den oberen Zähnen als eine Neubildung und die Innensynklinale damit als eine sekundäre Innenbucht anzusehen. Vielmehr müssen die Innenhöckerverbindungen der Pseudosciuriden und der Theridomyiden als homolog angesehen werden.

5.2.2. Zur Eignung der Palatinum- und Gebißmerkmale für die Systematik der Pseudosciuriden

Erstmals hat LAVOCAT auf die unterschiedliche Ausbildung der Palatinumregion bei Pseudosciuriden aufmerksam gemacht. Dabei handelt es sich um die Länge und die Lagebeziehung des foramen incisivum zum Jochbogen. Außerdem um die Lage des Hinterrandes des Gaumendaches zur Zahnreihe. LAVOCAT unterschied zwei Palatinumtypen (1951, S. 56f.):

Palatinumtyp A: foramen incisivum endigt vor dem Vorderrand des Jochbogens. Der Hinterrand des Palatinums befindet sich in Höhe der Mitte des M^3 (*Pseudosciurus*, *Suevosciurus*).

Palatinumtyp B: foramen incisivum endigt in Höhe des P^4 . Der Hinterrand des Palatinums befindet sich in Höhe der Mitte des M^3 (*Adelomys*).

Bei *Suevosciurus* unterschied LAVOCAT noch ein weiteres Merkmal: Hinterrand des Palatinums in Höhe des Hinterrandes des M^3 .

THALER maß diesen Merkmalen einige systematische Bedeutung zu und führte bei der Begründung des Subgenus *Paradelomys* noch einen dritten, intermediären Palatinumtyp AB ein (S. 39), den er aber nicht näher beschrieb. Demgegenüber konnte HARTENBERGER (1969, S. 40) nachweisen, daß es sich hierbei weniger um systematisch bedeutsame Merkmale als um Kennzeichen unterschiedlicher Entwicklungshöhe handelt.

Auf Grund des vorliegenden Materials und der Angaben von HARTENBERGER lassen sich die Palatinummerkmale tabellarisch folgendermaßen darstellen:

Die Lagebeziehungen des foramen incisivum bei den Pseudosciuriden

Palatinumtyp A	Palatinumtyp AB	Palatinumtyp B
foramen incisivum erreicht nicht den Vorderrand des Jochbogens.	foramen incisivum reicht bis zum Vorderrand des Jochbogens.	foramen incisivum reicht bis zum Vorderrand des P^4 .
<i>Sciuroides siderolithicus</i> <i>Pseudosciurus suevicus</i> , <i>Pseudosciurus praecedens</i> n. sp. <i>Suevosciurus fraasi</i> , <i>Suevosciurus ehingensis</i> <i>Protadelomys cartieri</i> (HARTENBERGER 1969, Abb. 2c)	<i>Paradelomys</i> sp. (THALER 1966, Taf. 2, Fig. A) „ <i>Sciuroides</i> “ <i>rütimeyeri</i> - Formenkreis	<i>Adelomys vaillanti</i> <i>Paradelomys quercy</i>

Bei der Betrachtung der Gebißmerkmale finden sich ebenfalls Erscheinungen, die durch die phylogenetische Entwicklungshöhe bedingt werden. Dies gilt in gewisser Beziehung für die Ausbildung der Innenbucht an den oberen Zähnen. Jedoch lassen sich diese Faktoren auf Grund der Kontrollmöglichkeiten durch die übrigen Gebißelemente als entwicklungsabhängig erkennen und ausscheiden. Systematisch wertvoll sind vor allem die Kriterien der Maxillarzähne, und zwar meist nicht als Einzelmerkmale, sondern als Merkmalskombinationen. Im Mandibulargebiß sind die Vorjoch-Ausbildung und die Längsgrat-Nachjoch-Beziehung von Interesse, wie bereits in der Merkmalsübersicht auf S. 59 angegeben.

Unter Berücksichtigung der phylogenetischen Einflüsse lassen sich die Pseudosciuriden nach der allgemeinen Ausbildung der Innenbucht im Bereich der Maxillarzähne in die drei folgenden Gruppen ordnen:

- I. Innenbucht symmetrisch bis mäßig nach vorn geneigt. Verbindung zwischen Protocon und Hypocon geschlossen bis in der Mitte durchgeschnürt. Innenhöckerverbindung ohne Verbindungsbrücke zum Protoconulus oder Paracon (*Protadelomys*, *Sciuroides*, *Suevosciurus*, *Treposciurus*).
- II. Innenbucht hakenförmig nach vorn umgebogen. Innenhöckerverbindung nimmt Beziehung zum Protoconulus oder über einen Quergrat zum Paraconus auf (*Adelomys*, *Paradelomys*, *Pseudosciurus*).

III. Innenhöckerverbindung unterbrochen. Innenbucht hat Verbindung zum Kronenmittelfeld. Protocon-Hinterarm endigt blind. Hypocon-Vorderarm dringt ins Kronenmittelfeld vor [„*Sciuroides*“ *rütimeyeri*-Formenkreis (Abb. 28a, b, S. 72)].

5.2.3. *Suevosciurus*, *Treposciurus* nov. gen. und *Protadelomys*

Wie bereits angegeben, stimmen sie miteinander im Oberkiefer durch die symmetrische bis etwas nach vorn geneigte Innenbucht und durch die geschlossene Gratverbindung der Innenhöcker überein. Dabei ist die Innensynklinale sehr verschieden deutlich. Bei *Protadelomys* ist sie lediglich als schwache Depression der lingualen Zahnwand angedeutet (STEHLIN & SCHAUB 1951, Abb. 25, und HARTENBERGER 1969, Taf. 1, 2 und 4). Dies hängt vor allem mit dem geringen Abstand der Innenhöcker bei dieser Gattung zusammen. Etwas deutlicher, aber immer noch sehr untergeordnet, tritt sie bei *Sciuroides siderolithicus* in Erscheinung. Bei dieser Gattung kommt besonders die Abhängigkeit der Tiefe der Innenbucht und ihre Bedeutungslosigkeit für die Systematik zum Ausdruck. Gegenüber dem primitiv anmutenden *Sciuroides siderolithicus* zeigt nämlich der evoluiere *Sciuroides A* n. sp. eine erhebliche Ausweitung der Innenbucht. Sie dringt gegenüber der Ursprungsform weit in die Krone ein. Demnach kann auch die sehr unterschiedlich deutliche Innenbucht von *Protadelomys* und *Treposciurus* nicht unbedingt als Zeichen geringer Verwandtschaftsbeziehungen gewertet werden.

Protadelomys und *Treposciurus* gleichen sich der Grundstruktur nach im übrigen in allen Punkten. Alle Unterschiede können als Differenzen verschiedener Entwicklungshöhe angesehen werden. Diese Entwicklungsdistanz ist allerdings erheblich. Das zeigt sich zum einen in den Lageveränderungen verschiedener Höcker, zum anderen darin, daß die bei *Protadelomys* noch verwaschenen Strukturen bei *Treposciurus* viel klarer in Erscheinung treten. An Lageveränderungen ist vor allem der bei *Treposciurus* viel größere Abstand zwischen den Innenhöckern an den Maxillarzähnen zu erwähnen, wodurch die Innenbucht erst die Möglichkeit erhält, stärker in die Krone einzudringen. Außerdem ist der bei *Protadelomys* auf der Verbindungslinie zwischen Protocon und Metacon gelegene Metaconulus bei *Treposciurus* nach hinten gewandert und kommt nun genau zwischen Metacon und Hypocon zu liegen. Die vier Haupthügel sind bei *Protadelomys* gegenüber den spitzeren und höheren Höckern von *Treposciurus* nur sehr niedrig und unscharf konturiert. Zwischen dem vorderen und hinteren Haupthügelpaar haben sich zudem mehr oder weniger klare Querjoche herausgebildet. Ebenso treten die Unterschiede im Mandibulargebiß bei der jüngeren Gattung trotz der prinzipiellen Gleichheit der Grundstruktur deutlich hervor: Die bei den mitteleozänen *Protadelomys* noch sehr unsicher verlaufenden oder erst im Entstehen begriffenen Querjoche sind bei *Treposciurus* geradegestreckt und deutlich erhaben. Ebenso ist der Längsgrat vor allem bei *Treposciurus mutabilis mutabilis* n. sp. n. ssp. und *mutabilis helveticus* n. sp. n. ssp. viel klarer herausgebildet. Etwas mehr an *Protadelomys* nähert sich *Treposciurus intermedius* an, der sich durch weichere und etwas unklarere Konturen von den übrigen *Treposciurus*-Formen unterscheidet.

Während *Protadelomys*, *Treposciurus* und auch *Sciuroides* gerade in den wesentlichen Unterkiefermerkmalen einander entsprechen, entfernt sich *Suevosciurus* von diesen durch die abweichende Beziehung zwischen Längsgrat (bzw. dessen homologen Elementen, das sind der Protoconid-Hinterarm und das Mesoconid) und Nachjoch. Während das Ectolophid bei den drei erstgenannten Gattungen mit dem Nachjoch Verbindung aufnimmt, ohne das Hypoconid zu berühren, wird bei *Suevosciurus* umgekehrt eine Beziehung zum Hypo-

conid ausgebildet und ein Kontakt mit dem Nachjoch vermieden. Es ist dies ein Merkmal, in dem diese Gattung von allen anderen Formenkreisen der Familie differiert. Die Maxillarzähne treten gegenüber *Protadelomys* mit seinen allenfalls verschwommenen Zwischenhöckern durch die deutliche Tendenz zur Bilophodontie hervor. Ein weiteres Unterscheidungskriterium gegenüber *Protadelomys* wie auch gegenüber den beiden anderen Genera ist der deutlich vorgeschobene, meist höckerartig verstärkte Vorderlobus am P^4 von *Suevosciurus*.

5.2.4. *Pseudosciurus*, *Adelomys* und *Paradelomys*

Die Strukturgleichheit zwischen *Pseudosciurus* und *Adelomys* im Bereich der Innenhöckerverbindung der Maxillarzähne wurde bereits auf S. 66 behandelt. Sie wird noch weiter bestätigt durch die Existenz eines Formenkreises, der von THALER 1966 als Subgenus *Paradelomys* umrissen wurde. Er lehnt sich einerseits eng an *Pseudosciurus*, in anderer Hinsicht jedoch nahe an *Adelomys* an. Es sind ihm die beiden Arten *Paradelomys crusafonti* THALER 1966, der Genotyp, und *Paradelomys quercy* (SCHLOSSER) zuzuordnen. Die Grundstruktur der oberen Molaren von *Protadelomys* kommt im prinzipiellen und in auffallend vielen Details mit *Pseudosciurus* überein, unterliegt aber nicht der extremen Variabilität, die für die schwäbische Gattung bezeichnend ist (Abb. 27). Von der Gratverbindung der Innenhöcker geht labialwärts des Protocon-Hügels ein Quergrat aus, welcher in gerader Erstreckung auf den Paraconus trifft. Der Protoconulus ist an die Vorderseite dieser Querverbindung angewachsen. Die entsprechende Struktur bei *Pseudosciurus* ist in der Brücke zwischen der Innenhöckerverbindung und dem Protoconulus zu sehen, welche sich gelegentlich bis zum Paracon fortsetzt (Abb. 6b, S. 23). Sie bleibt meist unscheinbar und tritt etwas deutlicher bei *Pseudosciurus praecedens* n. sp. in Erscheinung. Strukturgleichheit besteht ferner in dem von der Mitte oder etwas hinter der Mitte der Innenhöckerverbindung ausgehenden labialen Quergrat. Er wird bei *Pseudosciurus* in Teil III., 3.3. unter der Bezeichnung „Hauptast“ weiter untersucht und findet sich, wie bereits auf S. 66 erwähnt, ebenfalls bei *Adelomys*. Der dem Metaconulus von *Pseudosciurus* homologe Wulst zwischen den beiden Hinterhügeln hat breiten Kontakt zum Metacon. Eine Verbindung zum Hypocon geht er nicht ein, dafür aber, wie dies auch bei *Pseudosciurus* überwiegend der Fall ist, mit dem obengenannten von der Innenhöckerverbindung ausgehenden Quergrat.

Diesen auf enge Verwandtschaft hindeutenden Merkmalen stehen andere gegenüber, welche die Berechtigung der generischen Abtrennung deutlich werden lassen: Die kräftige Vorderknospe am P^4 von *Pseudosciurus* fehlt bei *Paradelomys*, bei dem sich nur eine geringfügige Ausbauchung des vorderen Zahnrandes findet. Während die beiden schwäbischen *Pseudosciurus*-Arten kräftige, klar umrissene Zwischenhöcker besitzen, sind diese bei *Paradelomys* sehr unselbständig. Der Protoconulus ist ganz in den vorderen Quergrat mit einbezogen; der Metaconulus ist an den Metaconus angewachsen. Stets sind die an der Kronenmorphologie der oberen *Paradelomys*-Zähne beteiligten Grate von hoher Konstanz, wogegen dieselben bei *Pseudosciurus* sowohl in der Deutlichkeit als auch im Verlauf einem ungewöhnlichen Wechsel unterliegen. Zudem treten durch die charakteristische Tendenz zur Ausbildung von Schmelzleisten bei *Pseudosciurus* weitere Linienelemente hinzu, welche das Bild zusätzlich komplizieren. Auch in der Palatinumregion bestehen Differenzen zwischen den beiden Gattungen. Während bei *Pseudosciurus* das foramen incisivum vor der Vorderkante des Jochbogens endigt, erstreckt es sich bei *Paradelomys*, wie an dem Original zu SCHLOSSER 1884 Taf. 1, Fig. 10 und DEHM 1937 Taf. 15, Fig. 1a zu sehen, bis zur Mitte

des P⁴. Die zum Mandibulargebiß von *Paradelomys* veröffentlichten Einzelzähne (THALER 1966, Abb. 8A und Taf. 3, Fig. A) sind in ihrer Zugehörigkeit zu dieser Gattung noch zu wenig gesichert, um einen Vergleich in diesem Rahmen sinnvoll erscheinen zu lassen.

Die weitgehende Übereinstimmung der Struktur der Maxillarzähne von *Pseudosciurus* und *Paradelomys* im prinzipiellen läßt sich auch auf die Gattung *Adelomys* ausdehnen (Abb. 26), mit einem allerdings sehr charakteristischen Unterschied: Der Metaconuluswulst hat bei *Adelomys* keine Brücke zu dem von der Innenhöckerverbindung ausgehenden mittleren Quergrat. Er geht vielmehr eine obligatorische Verbindung mit dem Schlußzingulum ein (Abb. 26; außerdem STEHLIN & SCHAUB 1951, Abb. 23 und 26). Es ist dies dasjenige Merkmal, welches STEHLIN veranlaßte, *Adelomys vaillanti* als morphologische Grenzform zu den primitiven Theridomyiden herauszustellen (1951, S. 31f., Abb. 29). Bei den in STEHLIN & SCHAUB abgebildeten Maxillarreihen zu *Adelomys* handelt es sich um zwei selbständige Arten. Der in Abb. 23 wiedergegebene Oberkiefer weist an dem nachrückenden, aber nicht mit abgebildeten P⁴ einen kräftigen, höckerartig verstärkten Vorderlobus auf. Er läßt sich ebenso wie die an allen vier Zähnen auffallenden Schmelzleisten nur mit *Pseudosciurus* vergleichen. Diese Merkmale sind aber kaum als Ausdruck einer besonders engen Verwandtschaft anzusehen. Vielmehr dürften sie als Parallelentwicklungen zu deuten sein. Eine Bestätigung hierfür ist darin zu sehen, daß sie im Gegensatz zu dem gattungscharakteristischen Auftreten der Metaconulus-Schlußzingulum-Verbindung nur bei der in Abb. 23 gezeigten Form ausgebildet sind. Im Mandibulargebiß differiert *Adelomys* gegenüber *Pseudosciurus* vor allem durch den Besitz eines deutlichen Vorjochs sowie durch den kräftig herausgearbeiteten Längsgrat.

5.2.5. Die Stellung von *Sciuroides* innerhalb der Familie

Obwohl *Sciuroides* gemäß der Ausgestaltung der Innenbucht der oberen Zähne mit *Suevosciurus*, *Protadelomys* und *Treposciurus* übereinstimmt, wie dies auch in der Gliederung auf S. 68 zum Ausdruck kommt, muß diese Gattung gesondert besprochen werden. Der Grund liegt darin, daß sie durch das Auftreten der für sie charakteristischen Gratbogenstruktur vor den Hinterhügeln der Maxillarzähne eine gewichtige Sonderbildung aufweist. Durch diese zeigt *Sciuroides*, wie sich herausstellt, zugleich Zusammenhänge mit *Pseudosciurus*, *Adelomys* und *Paradelomys*.

Eine besondere Bedeutung kommt hierbei *Sciuroides ehrensteinensis* n. sp. zu. Bei dieser Form ist der linguale Abschnitt des im übrigen zweigeteilten Gratbogens vom Hypocongipfel abgerückt und etwas nach vorn auf den Hypocon-Vorderarm verschoben. Bei nur geringfügigem weiterem Vorrücken resultiert insgesamt eine Struktur, wie sie bei *Paradelomys*, *Adelomys* und *Pseudosciurus* durch den von der Innenhügelverbindung nach labial ausgehenden mittleren Quergrat gegeben ist. Dieser trifft in der Regel den Metaconus, wie dies bei dem Gratbogen von *Sciuroides* immer der Fall ist. An den in Abb. 26 und 27 gezeigten Exemplaren von *Adelomys* cf. *vaillanti* und *Paradelomys quercy* ist der Zusammenhang des Quergrats mit dem Metacon unsicher bzw. auf halbem Wege unterbrochen. Abweichend von den Verhältnissen bei den *Sciuroides*-Arten wird ein Kontakt mit dem vom Mesostyl ausgehenden Mittelgrat aufgenommen. Auf Grund der vermittelnden Strukturausbildung von *Sciuroides ehrensteinensis* n. sp. wird der Gratbogen von *Sciuroides* als ein Homologon zu dem in labialer Richtung vordringenden Quergrat bei *Adelomys* und *Paradelomys* und dem „Hauptast“ bei *Pseudosciurus* angesehen. Darin drücken sich zugleich besondere verwandtschaftliche Beziehungen aus.

Wie in Teil V. bei der Diskussion der phylogenetischen Zusammenhänge näher auszuführen sein wird, findet sich die für *Sciuroides* charakteristische Gratbogenstruktur in erster Veranlagung bei einer von HARTENBERGER (1969, S. 53, Taf. 2, Fig. 10) beschriebenen, *Protadelomys* sehr nahestehenden Form. Damit läßt sich auch eine konkrete Verwandtschaftsbeziehung zu *Protadelomys* und *Treposciurus* konstatieren.

Entsprechungen besonderer Art zeigen sich weiterhin zwischen *Sciuroides* und dem „*Sciuroides*“ *rütimeyeri*-Formenkreis, worauf im folgenden Unterpunkt eingegangen wird.

5.2.6. Der „*Sciuroides*“ *rütimeyeri*-Formenkreis in seiner Beziehung zur Gattung *Sciuroides*

Als einzige der bislang beschriebenen Pseudosciuriden-Arten läßt „*Sciuroides*“ *rütimeyeri* SCHLOSSER an den Maxillarzähnen eine Gratverbindung der Innenhöcker vermissen. Die Innensynklinale tritt hier über eine schmale Rinne unmittelbar mit dem Kronenmittelfeld in Beziehung (Abb. 28a). Die abweichende Ausbildung im Bereich der Innenbucht ist so schwerwiegend, daß für diese Art die Abtrennung von *Sciuroides* und die Einrichtung einer selbständigen Gattung gefordert werden muß. Eine nahe verwandte Form (Abb. 28b) läßt noch die morphologischen Beziehungen zu den im systematischen Teil ausführlich behandelten Pseudosciuriden-Vertretern erkennen. An dem abgebildeten Zahnexemplar kommt dem voluminösen Vorderarm des Hypocons ein am Metacon entspringender Arm entgegen. Beide bilden zusammen eine halbkreisförmige Struktur, wie sie bei *Sciuroides*-Arten beobachtet werden kann (Abb. 10a, b und 12). Außerdem findet sich zwischen dem kurzen Protocon-Hinterarm und der Vorderflanke des „Hypocon-Vorderarms“ ein niedriger, schmaler Rücken, welcher zwischen der Innenbucht und dem Kronenmittelfeld eine trennende Schwelle bildet. Es ist zu vermuten, daß es sich bei dieser Schwelle um den Rest der ursprünglichen Gratverbindung zwischen den Innenhügeln handelt. Bei dem vom Hypoconus ausgehend nach vorn, innen gerichteten Wulst kann es sich dann nicht um ein reines Homologon zum Hypocon-Vorderarm der übrigen Pseudosciuriden handeln. Er ist vielmehr mit dem lingualen Teilstück des bei *Sciuroides* ausgebildeten Gratbogens zu homologisieren. Dafür spricht vor allem auch die Ausbildung des Prämolaren der gleichen Zahnreihe. Es findet sich bei diesem eine noch deutlichere Gratverbindung zwischen den Innenhügeln als an dem abgebildeten ersten Molar. Auch der Gratbogen vor den Hinterhügeln tritt gegenüber dem M¹ noch deutlicher hervor, so daß dieser Zahn den Verhältnissen bei *Sciuroides* sehr nahe kommt.

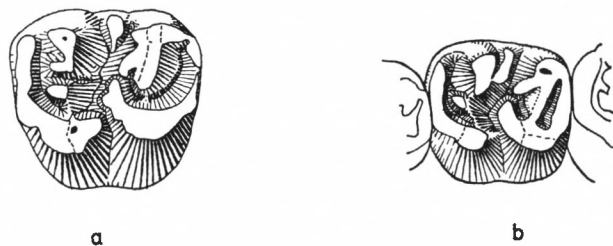


Abb. 28.

- a) „*Sciuroides*“ *rütimeyeri* SCHLOSSER, M¹, 2 sin., Mormont-Eclépens, Lausanne LM-40217 (invers!);
 b) „*Sciuroides*“ sp. M¹, 2 dex. aus Max. dex. P⁴-M³, Quercy, Genf LT-57 (invers!);
 12-fach.

Am Mandibulargebiß fällt als abweichendes Merkmal gegenüber den in der Taxionomie beschriebenen *Pseudosciuriden* das Fehlen einer unmittelbaren Verbindung zwischen Protoconid und Vorderzingulum auf. Statt dessen ist die zwischen Vorjoch und Vorderzingulum gelegene Querfurche in labialer Richtung verlängert und verliert sich erst auf der Zahnaußenwand.

Für den „*Sciuroides*“ *rütimeyeri*-Formenkreis ist auf Grund der fehlenden Innenhöcker-Verbindung an den Maxillarzähnen und der Sonderentwicklung des vom Hypoconus ins Kronenmittelfeld vordringenden Diagonalwulstes die Einrichtung einer eigenen Gattung zu fordern.

5.3. Zur Frage der weiteren Untergliederung der Familie Pseudosciuridae

Wie in Unterpunkt 5.2.1. gezeigt werden konnte, ist die letzten Endes auf STEHLIN & SCHAUB zurückgehende Aufteilung der Pseudosciuriden in zwei Subfamilien, mit *Pseudosciurus* auf der einen Seite und den übrigen Gattungen auf der anderen Seite, nicht gerechtfertigt. Eine Unterteilung nach Palatinumtypen kann ebenfalls nicht erfolgreich durchgeführt werden (vgl. Punkt 5.2.2.). Auch die Gruppierung der Gattungen nach der Ausbildung der Innenbucht an den Maxillarzähnen, wie sie hier bei der Schilderung der allgemeinen Beziehungen der Gattungen untereinander in den Unterpunkten 5.2.3. bis 5.2.5. erfolgte, berücksichtigt nur einen Teilaspekt. Eine weitreichende systematische Bedeutung kann ihr schon deshalb nicht zukommen, weil sich z. B. die Pseudosciuriden mit nach vorn umgebogener Innensynklinale irgendwann aus primitiveren Formen mit symmetrischer Innenbucht heraus entwickelt haben müssen. Zudem sind neben dieser Gruppe noch andere Alternativen möglich. So kann z. B. eine Ordnung der Formenkreise je nach dem Auftreten oder Fehlen von bestimmten Graten im Kronenmittelfeld der Maxillarzähne geschaffen werden. Eine weitere Alternative wäre die Gruppierung nach der Längsgrat-Nachjoch-Beziehung an den Mandibularzähnen. Dadurch würde *Suevosciurus* allen übrigen Gattungen gegenübergestellt.

Die zahlreichen Ordnungsmöglichkeiten innerhalb der Familie, je nach Wahl der Kriterien, sowie das Fehlen von mehreren Aspekte umfassenden, durchgreifenden Strukturdifferenzen sind die Gründe, weshalb hier eine weitere systematische Gliederung der Pseudosciuriden in Unterfamilien abgelehnt wird. Diese Auffassung wird auch unterstützt durch die Befunde, welche sich in Teil IV, Punkt 3 aus dem Studium der phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb der Familie ergeben. Es zeigt sich dort, daß zwar mehrere selbständige Entwicklungslinien existierten, daß sich diese aber von ihrer gemeinsamen phylogenetischen Ausgangsform auf Grund des allgemein geringen Entwicklungsfortschrittes bei den Pseudosciuriden nur wenig entfernt haben.

III. DAS SCHMELZLEISTENSYSYSTEM VON *PSEUDOSCIURUS*

Das Zahnmaterial zu den beiden süddeutschen *Pseudosciurus*-Arten *Pseudosciurus suevicus* und *Pseudosciurus praecedens* n. sp. gliedert sich in zahlreiche getrennte Populationen, die aus verschiedenen alttertiären Spaltenfüllungen stammen. Die zwischen den Populationen erkennbaren Gestalt- und Größenunterschiede haben zu der taxionomischen Unterscheidung zweier Spezies geführt, wobei in bezug auf die Gestalt und auch hinsichtlich der Größe Übergangsformen existieren (vgl. S. 14 und Taf. 1, Fig. 1–5). Diese Gestalt- und Größendifferenzen können auf ihren möglichen zoogeographischen oder phylogenetischen Aussagegehalt hin geprüft werden, was in V. und VI. geschehen soll. Die zu erzielende Aussagegenauigkeit ist dabei für die Gestaltunterschiede naturgemäß nicht sehr hoch zu veranschlagen, da sich die einzelnen Populationen auf Grund allgemeiner morphologischer Merkmale, wie z. B. Rundung der Höcker, nur relativ grob umreißen lassen. Eine bessere Aussagegenauigkeit läßt sich möglicherweise mit den für die süddeutschen *Pseudosciurus*-Arten charakteristischen Schmelzleisten erreichen. Sie wurden bereits innerhalb der Taxionomie erwähnt, aber dort in ihrer Besonderheit nicht weiter verfolgt. Zur Bestimmung des Aussagegewichtes der Schmelzleisten ist vor allem die Frage zu klären, inwieweit es möglich ist, die an ihnen erkennbaren Differenzierungen auf eine statistisch gesicherte Basis zu stellen. Dazu lassen sich zwei weitere Fragen formulieren: a) Genügt das Zahnmaterial den Anforderungen an eine statistische Ausgangsgesamtheit? – Dieser Punkt bezeichnet eine Grundvoraussetzung. Er ist, wie in III., 4.1. ausgeführt wird, für das vorliegende Zahnmaterial, wenn auch mit Einschränkungen, im Prinzip zu bejahen. – b) Lassen sich aus den Schmelzleistenstrukturen veränderliche Untersuchungsmerkmale definieren? – Aus der Natur der Schmelzleistenstrukturen ist verständlich, daß es sich hierbei nicht um quantitative Merkmale handeln kann. Dagegen können qualitative und auch komparative Merkmale gewonnen werden (vgl. S. 90).

Zu erwarten sind auf Grund der Untersuchung der Schmelzleistenstrukturen zunächst Anhaltspunkte über den Grad ihrer Variabilität. Darüber hinaus dürfen möglicherweise auch phylogenetische Verschiebungstrends bezüglich der allgemeinen Variabilität der Schmelzleisten sowie der speziellen Ausbildung einzelner Strukturen erwartet werden.

Während die Eignung des Materials in Punkt III., 4.1. erörtert wird, soll im folgenden die Herausarbeitung von brauchbaren Untersuchungsmerkmalen dargestellt werden. Dies geschieht am günstigsten von einer allgemeinen Beschreibung der Schmelzleistenstrukturen ausgehend. Da sie nicht eigentlich systematische Bedeutung erlangen, ist es möglich, sie aus dem taxionomischen Teil herauszunehmen und hier gesondert zu verfolgen.

1. Die Grundelemente des Schmelzleistensystems

Wie bereits im systematischen Teil erwähnt, ist die für *Pseudosciurus* bezeichnende Schmelzmodellierung in ihrer charakteristischen Art nur innerhalb des Kronenmittelfeldes ausgebildet. Dieses umfaßt gemäß der Darstellung S. 10f. das mittlere Quertal sowie die zur Kronenmitte gewendeten Abhänge der Haupthöcker. Als strukturbildende Elemente treten

unregelmäßig begrenzte oder wulstförmig längsgestreckte Schmelzerhebungen auf, welche je nach Intensität der Modellierung verschieden deutlich in Erscheinung treten und unterschiedlichen Habitus annehmen. Bei schwacher Strukturierung sind sie nur als geringfügige Schmelzunebenheiten zu erkennen. Bei kräftiger Reliefbildung erheben sie sich zu deutlich abgesetzten Körnchen, spitzen Säulchen und schmalen gratförmigen Leisten. Diese Grundelemente können sich zu größeren Einheiten zusammenschließen, die Körnchen und Säulchen, indem sie sich zu perlschnurartigen Lineamenten gruppieren, die Leisten, indem sie miteinander zu Verzweigungssystemen verschmelzen und durch vielfache Anastomosen ein maschenartiges Bild hervorrufen.

Die geschilderten Strukturen sind meist vom eigentlichen „Bauplan“ der Krone unabhängig, so daß sie diesem gleichsam überlagert erscheinen. Doch gibt es Übergänge zwischen variablen, unverbindlich auftretenden Leisten einerseits und bauplanbedingenden Zahnelementen andererseits, so daß eine exakte Trennung zwischen Schmelzleistensystem und „Bauplan“ nicht existiert. Als Beispiel kann der Hypocon-Vorderarm an den oberen Molaren betrachtet werden. Er stellt ein Zahnelement dar, welches nicht nur bei der Gattung *Pseudosciurus*, sondern ebenfalls bei den übrigen Gattungen der Familie auftritt und insofern zweifellos dem Grundplan des *Pseudosciurus*-Zahnes angehört. Er beginnt stets in gleicher Weise als kräftiger, vom Hypocon etwa in Richtung Paracon absteigender Grat und zeigt darin unbedingte Konstanz. Mit dem weiteren Absteigen zur Kronenbasis wird sein Verlauf zunehmend unsicher. Zu einem Teil der Fälle setzt er sich ohne Unterbrechung in den Protocon-Hinterarm fort, in anderen Fällen umgeht er diesen labialseitig und trifft den Protoconulus oder die Protoconbasis, oder er endet frei im Kronenmittelfeld. Abgesehen von seinem speziellen Verlauf verändert der Hypocon-Vorderarm bei wachsender Entfernung vom Höckergipfel auch seine Morphologie: Teils setzt er sich unvermindert kräftig fort, teils verliert er immer mehr an Prägnanz, bis er die Gestalt eines geschlängelten, stellenweise verdickten oder unterbrochenen Grates annimmt. Damit wird er zu einem Bestandteil des Schmelzleistensystems, von welchem er sich nunmehr durch nichts unterscheidet.

Ähnlich verhält sich der vom Protoconid ausgehende Lingualgrat an den unteren Molaren: Entweder setzt er sich zur Basis des Metaconids fort oder er biegt in Richtung des vorderen Zahnrandes um. Zudem gabelt er sich meist in zwei Äste von wechselndem Verlauf, welche mehr oder weniger stark den Charakter des Zahnleistensystems annehmen. Auch der Metaconid-Hinterarm und der Entoconid-Vorderarm sind häufig in das Zahnleistenmuster mit einbezogen.

Es läßt sich also zunächst von der Sache her bedingt keine definitive Grenze zwischen den bauplankonstituierenden Graten einerseits und den mehr oder weniger unbedeutenden Schmelzleisten ziehen. Ein durch sein konstantes Auftreten ausgezeichneter Grat kann in vielen Fällen den Habitus der wechselhaft gestalteten Zahnleisten annehmen. Seine gegenüber diesen größere Bedeutung läßt sich dann erst durch den Vergleich einer größeren Anzahl von Zähnen untereinander feststellen. Demzufolge wird vorerst zwischen den Schmelzleisten und den konstant auftretenden, in ihrer speziellen Ausbildung aber variablen Graten kein prinzipieller Unterschied gemacht. Sie werden gleichermaßen als veränderliche Kronenelemente angesehen und insofern einer gemeinsamen Untersuchung unterworfen.

2. Die Variabilität der Schmelzleistenstrukturen

Eine eingehende Analyse der Variationsmöglichkeiten des Zahnleistensystems kann die Gesichtspunkte für ein praktikables Verfahren zu seiner Erfassung liefern. Unabhängig von der Betrachtung der eigentlichen Bildungsursachen läßt sich die Vielzahl der verschie-

denen anzutreffenden Kronenbilder durch das Zusammenwirken mehrerer, voneinander unabhängiger Variationsfaktoren entstanden denken. Sie liefern jeweils einen spezifischen Beitrag zu dem Gesamterscheinungsbild der Kronenstruktur.

Die verschiedenen Arten von Schmelzerhebungen als strukturbildende Elemente des Zahnleistensystems wurden bereits unter III., 1. aufgeführt. Es handelt sich um Punktstrukturen erzeugende Körnchen und Säulchen und unregelmäßige Erhebungen einerseits und um Linienstrukturen hervorrufende Leisten, Wülste und perlschnurartige Körnchenreihen andererseits. Der von diesen Strukturelementen ausgehende wesentliche Veränderungsfaktor beruht auf den vielfältigen Möglichkeiten, nach welchen sie in wechselnden Häufigkeitsverhältnissen zusammentreten können. Durch das Dominieren jeweils eines der Strukturelemente bilden sich verschiedene Typen aus.

2.0.1. Die veränderliche Intensität der Schmelzmodellierung

Ihr Einfluß macht sich zum einen in der wechselnden Höhe und Deutlichkeit der Schmelzerhebungen im allgemeinen bemerkbar, zum anderen darin, daß die auftretenden Leisten während ihres Verlaufs stark in Höhe und Deutlichkeit variieren. Im Grenzfall entsteht die Entscheidungsschwierigkeit, ob eine in ihrer Intensität stark wechselnde Struktur noch als durchgehende Leiste angesprochen werden kann oder ob man sie als eine Sukzession nicht weiter zusammengehöriger Grätchen anzusehen habe.

Eine weitere Folge der wechselnden Intensität der Schmelzmodellierung ist die unterschiedliche Prägnanz der Leisten. Darunter ist zu verstehen, daß bestimmte Grate gegenüber anderen durch besondere Dicke und höheres Relief bevorzugt erscheinen und dadurch morphologisch bestimmend wirken.

2.0.2. Verzweigungen und Anastomosen

Durch das Verschmelzen der Linienstrukturen untereinander bilden sich Verzweigungssysteme, durch das Verschmelzen der Endausläufer benachbarter Verzweigungen entstehen die bereits auf S. 75 erwähnten Maschenstrukturen. Für das Zustandekommen der Verzweigungen respektive Verschmelzungspunkte sowie für die Häufigkeit der Anastomosen bietet sich eine Fülle von Möglichkeiten. Nach Maßgabe ihres Auftretens werden höchst einfache, lediglich durch unverzweigte Leisten gekennzeichnete Kronenbilder oder überaus kompliziert zusammengesetzte Oberflächenstrukturen erzeugt.

2.0.3. Die Variationsmöglichkeiten durch wechselnde Richtung der Leisten

Der Verlauf eines Grates, der sich, um ein Beispiel zu nennen, zwischen den beiden Innenhöckern der unteren Molaren erstreckt, ist durch die Angabe dieser seiner Endpunkte noch nicht eindeutig bestimmt. Er kann sich in gerader Erstreckung oder in weitem Bogen, aber auch mehrfach gekrümmt oder gewinkelt zwischen den Endpunkten ausspannen. Der gleiche Variationsfaktor, welcher die wechselnden Richtungen der Grate verursacht, ist auch für die unterschiedlichen Verzweigungswinkel der Schmelzleisten an den oberen Molaren verantwortlich. Er bewirkt, daß ein und dieselbe Verzweigungseinheit in extremen Fällen sehr verschiedene Bilder erzeugen kann.

Die beschriebenen Veränderungsmöglichkeiten vermitteln einen Eindruck von der außerordentlichen Variabilität des Kronenmusters. Es lassen sich keine zwei Zahnexemplare finden, welche sich in ihrem Zahnleistenmuster genau gleichen. Die anzutreffenden Veränderungen sind vorwiegend kontinuierlicher Art in dem Sinne, daß zwischen zwei Ausbildungstypen alle Übergänge möglich sind. Diskontinuierliche Merkmale bestehen zunächst nur durch die wechselnde Anzahl der Verzweigungen.

3. Methodische Überlegungen zur Erfassung der Schmelzleistenstrukturen

Nach der allgemeinen Bestandsaufnahme der an den Schmelzmustern beobachteten Erscheinungen und der Betrachtung ihrer Variabilität kann der Versuch gemacht werden, die verschiedenen *Pseudosciurus*-Populationen daraufhin zu vergleichen. Um dabei formulierbare Ergebnisse zu erzielen, ist es notwendig, die Strukturen einer quantitativen Erfassung zugänglich zu machen. Das hat zur Bedingung, daß innerhalb des Schmelzleistensystems Elemente zu finden sind, die an verschiedenen Zahnexemplaren eindeutig wiedererkannt werden können. Zudem muß gefordert werden, daß sich innerhalb der vergleichbaren Elemente solche finden, welche sich in der Form diskreter Merkmale darstellen lassen.

Von den Strukturen des Schmelzmusters bilden die Körnchen und unregelmäßigen Schmelzerhebungen auf Grund ihrer extremen Wechselhaftigkeit naturgemäß am wenigsten Ansatzpunkte für eine schematisierende Behandlung. Von den auftretenden Leisten- und Gratstrukturen kann dagegen mehr erwartet werden, so daß sich die folgenden Ausarbeitungen ausschließlich auf diese beziehen.

3.1. Die Vergleichbarkeit der Strukturelemente

Hinsichtlich ihrer Vergleichbarkeit sind die Leisten und Grate unterschiedlich zu beurteilen (vgl. dazu auch Abb. 29, S. 78):

a) Von besonderer Bedeutung sind diejenigen Strukturen des Schmelzleistensystems, die als homologe Elemente an sämtlichen Zähnen mit voller Sicherheit wiedererkannt werden können. Es sind dies, wie bereits auf S. 75 erwähnt, an den unteren Molaren z. B. der Protoconid-Innengrat, an den oberen Molaren die Verlängerung des Hypoconid-Vorderarms (in Abb. 29 schwarz wiedergegeben).

b) Häufig sind am Zustandekommen des Schmelzmusters auch Leisten beteiligt, welche beim Vergleich der Zähne untereinander ohne jede Regelmäßigkeit auftreten. Sind beide Endigungen dieser Leisten frei, dann existiert kein Weg, sie in ein eigentliches Ordnungsschema aufzunehmen. Auch einer zahlenmäßigen Erfassung sind sie nicht zugänglich, da es nicht möglich ist, sie von andersartigen Strukturen genügend scharf abzutrennen. Denn einerseits zeigen sie fließende Übergänge zu unregelmäßig und unklar abgegrenzten Schmelzerhebungen, zum anderen sind sie häufig mehr oder weniger weitgehend in Körnchenreihen umgewandelt (in Abb. 29 punktiert).

c) Es können weiterhin Schmelzgrate unterschieden werden, die gewissermaßen einen Zwischentyp neben den unverbindlich auftretenden und den homologisierbaren Zahnstrukturen von Punkt a und b darstellen. Es sind dies diejenigen Leisten, welche in ihrem Auftreten zwar fluktuierend und deshalb primär nicht vergleichbar sind, dafür aber mit homologisierbaren Kronenelementen in räumlichem Zusammenhang stehen. Von diesen aus-

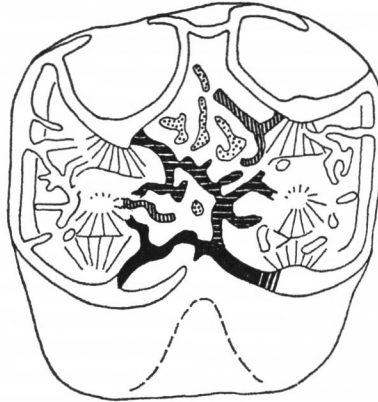


Abb. 29. Skizze eines $M1.2$ von *Pseudosciurus suevicus* [$M1.2$ dex., Ehrenstein 1 (B), 1968 VII-34 (invers!)] zur Veranschaulichung der unterschiedlichen räumlichen Beziehung der Schmelzleisten untereinander und zu den übrigen Kronenelementen. Bedeutung der Signaturen: a) Leisten, die an allen Zähnen homologisiert werden können: schwarz; b) Regellos auftretende Leisten mit freien Endigungen: punktiert; c) Regellos auftretende Leisten mit Verbindung zu homologisierbaren Kronenelementen: senkrecht schraffiert; d) Leisten, die durch Verbindung untereinander und mit homologisierbaren Kronenelementen ein Verzweigungssystem bilden: waagrecht dick schraffiert.

gehend gelingt es nun, die mit ihnen zusammenhängenden Schmelzleisten näher zu spezifizieren. So sind z. B. am oberen Molar alle Leisten, die etwa am Paracon, Metacon oder auch am Protoconulus entspringen, durch diese Tatsache bereits vor anderen ausgezeichnet und können in ihrer Eigenschaft als Paracon- oder Protoconulus-„Ableger“ an verschiedenen Zähnen registriert werden (in Abb. 29 senkrecht schraffiert).

d) Eine letzte Gruppe repräsentieren solche Leisten, die durch Verschmelzungspunkte sowohl untereinander als auch mit homologisierbaren Kronenelementen in Zusammenhang stehen. Beispielsweise können die am Hypocon-Vorderarm anknüpfenden Leisten und deren Anastomosen als Glieder eines zusammenhängenden Systems angesehen werden (in Abb. 29 waagrecht schraffiert). Wie sich zeigt, ist es prinzipiell möglich, auf diese zusammenhängenden Leisten gewisse Ordnungsschemata anzuwenden. Dadurch können den anfangs nicht näher ansprechbaren Elementen unterschiedliche Rand- und Lageeigenschaften zugeordnet werden, die einen Vergleich der Gratstrukturen verschiedener Zähne erlauben.

Im folgenden soll den Schematisierungsmöglichkeiten der zusammenhängenden Leisten nachgegangen werden. Die in Punkt c) genannten, mit homologisierbaren Kronenelementen zusammenhängenden Gratausläufer können dagegen bereits in der unmittelbaren Form ihres Auftretens innerhalb einer Merkmalsaufstellung Berücksichtigung finden.

3.2. Die Behandlung von Systemen zusammenhängender Leisten

Zusammenhängende Leistenstrukturen, wie sie im vorigen Abschnitt unter d) charakterisiert wurden, kommen nicht an den unteren Molaren, sondern nur im Kronenmittelfeld der Maxillarzähne zur Ausbildung. Dort erreichen sie jedoch häufig einen hohen Grad an Kompliziertheit. Wie sich erweist, haben sie in den weitaus überwiegenden Fällen nur eine einzige Verbindung zum Hypocon-Vorderarm. Diese Verbindung zeigt in ihrem Auftreten auffallende Konstanz. Wie alle abgebildeten Kronenbilder zeigen, entspringt sie an der Labialseite des Hypocon-Vorderarms stets etwa an der gleichen Stelle, nämlich dem Metaconulus genähert. Sie stellt entweder die erste oder die zweite labiale Abzweigung des

Hypocon-Vorderarms nach dem Hypocongipfel dar. Die zweite jeweils dann, wenn sich vor ihr noch eine untergeordnete Leistenbrücke zwischen Hypocon-Vorderkante und Metaconulus einschiebt (in Abb. 30 senkrecht schraffiert).

Wenn es darum gehen soll, den zunächst schwer überschaubaren Komplex der zusammenhängenden Leisten für eine Merkmalstatistik aufzuschließen, erhält ihre Verbindung zum Hypocon-Vorderarm besondere Bedeutung. Sie kann mit als Bezugspunkt für die Ausarbeitung eines Ordnungsschemas dienen.

Zunächst stehen mehrere Schematisierungsmöglichkeiten zur Auswahl. Welche von ihnen letztlich zur Anwendung kommen kann, wird sich durch die konkrete Prüfung an den existierenden Zahnmustern entscheiden. Grundsätzlich bieten sich zwei in ihrer Leistungsfähigkeit gegensätzliche Ordnungsprinzipien an:

a) Das Ordnungsschema der Verzweigung: Es erzeugt unter den miteinander in Verbindung stehenden Leisten eine „hierarchische“ Rangfolge. Sie drückt sich durch die Klassifizierung in einen „Stamm“, seine „Hauptäste“ und weitere „Nebenäste“ erster, zweiter und höherer Ordnung aus. Dabei ist natürlich für die sich ergebende Ordnung jeweils entscheidend, von welchem Orientierungspunkt ausgehend das Verzweigungssystem aufgebaut wird, ob vom Metacon, vom Metaconulus oder vom Hypocon-Vorderarm her begonnen wird. Solange zwischen den verschiedenen Ästen keine Anastomosen existieren, ist dieses Ordnungsschema eindeutig. Mehrdeutigkeit entsteht dadurch, daß im Falle zusätzlicher Querverbindungen (in Abb. 30A punktiert) von jedem Orientierungspunkt aus mehrere voneinander verschiedene Verzweigungsbilder möglich sind. Eine eindeutige Klassifizierung der Leisten ist damit nicht mehr durchführbar. Durch die Anastomosen zwischen den Ästen entstehen geschlossene Leistenpolygone, die bei größerer Zahl das charakteristische Maschen- oder Wabenmuster erzeugen. Die Verwendbarkeit eines Verzweigungsschemas erstreckt sich also auf reine Verästelungen von Leisten, während die wabenförmigen Schmelzstrukturen unberücksichtigt bleiben.

b) Das Ordnungsschema der Durchdringung von „Reihen“ und „Zeilen“:

Seine Leistungsfähigkeit bezieht sich auf die maschenartigen Schmelzstrukturen und

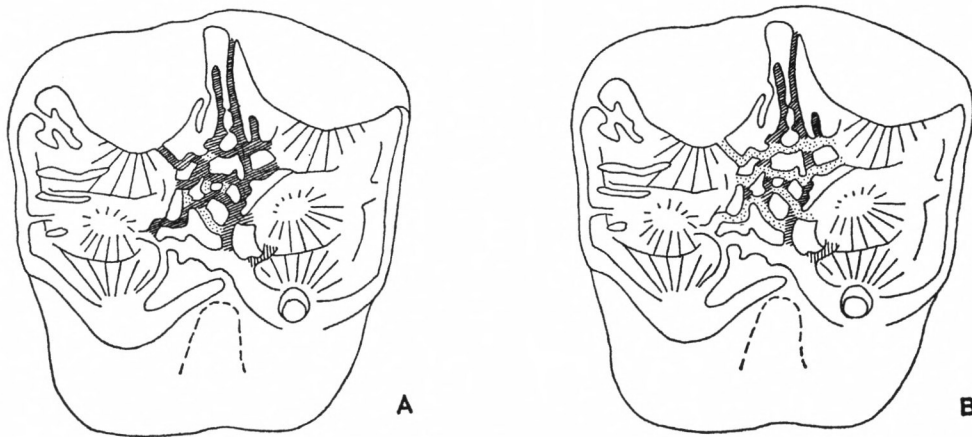


Abb. 30. Gegenüberstellung zweier verschiedener Klassifizierungsmöglichkeiten von Schmelzleistenmustern an Hand der Skizzen ein und desselben Maxillarzahnes [*Pseudosciurus suevicus*, M¹.² dex., Herrlingen 1, 1965 XIV-213 (invers!)].

A: Ordnungsschema der Verzweigung: Die sich in das Verzweigungsschema einfügenden Leistenelemente sind schraffiert.

B: Gitterschema der Durchdringung von „Reihen“ (punktiert) und „Zeilen“ (schraffiert).

beruht darauf, daß diese als Bestandteile eines Gitters aufgefaßt werden können. Eine solche Gitterstruktur setzt sich aus Serien sich durchkreuzender „Reihen“ und „Zeilen“ zusammen, wobei jeder „Reihe“ oder „Zeile“ eine Ordnungszahl zugeteilt werden kann. Zum Beispiel kann innerhalb des Schmelzmusters der Abb. 30 der Hypocon-Vorderarm als Bezugslinie gewählt werden und damit den Index RO (= „Reihe“ O) erhalten. Die ihm parallel laufenden Leistenzüge (in Abb. 30B punktiert) werden dann mit „Reihe“ 1, „Reihe“ 2, usw. indiziert. Die senkrecht zum Hypocon-Vorderarm laufenden, die „Reihen“ durchkreuzenden Leistenzüge (in Abb. 30B schraffiert) werden ihrer Abfolge nach mit „Zeile“ 1, „Zeile“ 2, usw. bezeichnet. Da eine bestimmte „Zeile“ des Gittersystems sämtliche „Reihen“ durchqueren kann, aber auch nur einen Teil derselben, gehört zu ihr mit als Eigenschaft die Zahl der „Reihen“, die sie durchkreuzt.

Beim Durchsehen der Zähne erweist sich, daß nicht alle Kronenmuster nach dem Gitterschema aufgenommen werden können. Es versagt in den Fällen, die durch mangelnde Anastomosen ausgezeichnet sind. Demgegenüber führt das Ordnungsschema der Verzweigung bei allen Zahnexemplaren zum Ziel. Um Mehrdeutigkeiten zu vermeiden, ist dabei jedoch in Kauf zu nehmen, daß die Anastomosen zwischen den Ästen unberücksichtigt bleiben müssen, sofern sie sich nicht durch Sonderregelungen mit einbeziehen lassen.

3.3. Die Rangordnung der Leisten

Bei der Wahl des Ausgangspunktes, von dem aus das Leistenmuster durch ein Verzweigungsschema aufgeschlüsselt werden kann, bietet sich am vorteilhaftesten der vom Hypocon-Vorderarm ausgehende Labialast an (vgl. III., 3.2., S. 78). Er tritt gegenüber den anderen in Frage kommenden Bezugselementen weitaus am häufigsten auf und wird daher im folgenden als „Hauptast“ des Verzweigungssystems verstanden. Davon ausgehend stehen für die weitere Rangordnung der Leisten drei Möglichkeiten offen, von denen die beiden ersten bis zu einem gewissen Punkt verfolgt, die dritte aber als Verfahren ausgearbeitet wurde:

a) Am natürlichsten könnte es erscheinen, den jeweils prägnantesten Leistenzug als Fortsetzung des Stammes hervorzuheben. Die von ihm abzweigenden dünneren und weniger bildbestimmenden Leisten können dann vom Hypocon-Vorderarm her beginnend der Reihe nach als 1., 2., 3., ... Nebenäste bezeichnet werden. Um die weiteren Verzweigungen eines Nebenastes zu behandeln, müßte das gleiche Verfahren ein zweites Mal angewendet werden. Das dabei zugrundegelegte Kriterium der Prägnanz, herrührend von der Höhe und Dicke der Leisten, ermöglicht in der Tat in vielen Fällen eine Klassifizierung. Da es aber auf Grund der möglichen stufenlosen Übergänge in fast ebenso vielen Fällen zu einer subjektiven Festlegung führt, ist es letzten Endes ungeeignet.

b) Ein anderer Weg kann darin bestehen, nach dem Ordnungsprinzip der Dichotomie alle Verzweigungspunkte als Gabelungsstellen zweier gleichwertiger Äste aufzufassen. Danach spaltet sich der Stamm in zwei gleichwertige Äste I. Ordnung, diese sich wiederum in je zwei Äste II. Ordnung usw. Ein solches Ordnungsschema ist für sehr einfache Verzweigungsbilder übersichtlich, verliert aber bei stark verzweigten Leistensystemen an Klarheit: Aus dem Stamm können zwei Äste I. Ordnung, aus diesem insgesamt vier Äste II. Ordnung und aus diesen wiederum bis zu acht Äste III. Ordnung hervorgehen. Um nun die acht möglichen Äste III. Ordnung voneinander zu unterscheiden, wird eine zusätzliche Indizierung durch ein weiteres Ordnungsschema notwendig. Damit gestaltet sich das Verfahren insgesamt zu kompliziert. Zudem sind Leistenstrukturen, die an einem

Punkt dreifach verzweigt sind, nicht durch ein dichotomes Verzweigungsschema registrierbar, ohne daß einer der Äste, nämlich der mittlere, doppelt gezählt wird.

c) Innerhalb der Verzweigungssysteme finden sich Strukturen noch allgemeinerer Art, die an allen Zähnen festgestellt werden können: Es sind dies die beiden randlichen, die Verzweigungseinheit begrenzenden Leistenzüge (Abb. 31). Obwohl sie je nach dem Verzweigungstyp verschiedenen Verlauf haben, werden sie durch ihre Lage stets eindeutig bestimmt. Dies gilt auch dann, wenn der Stamm überhaupt keine Verzweigungen aufweist. Ist dies gegeben, so fallen die beiden Leistenzüge zusammen und sind mit dem Verlauf des Hauptastes identisch.

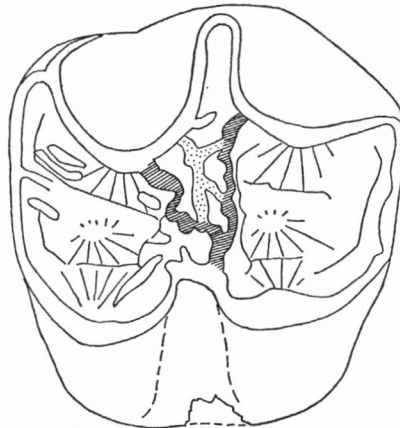


Abb. 31. Skizze eines M^{1,2} von *Pseudosciurus suevicus* (M^{1,2} sin., Herrlingen 1, 1965 XIV-17) zur Darstellung der vorderen und hinteren Randleiste des Hauptastsystems.

Die Schematisierung des Schmelzleistensystems wird im folgenden unter Benutzung dieser Randleisten vorgenommen, wobei die praktische Durchführung allerdings noch gewisse Modifizierungen erfordert. Im Sinne der Eindeutigkeit der Klassifizierung muß einer der beiden Randleisten der Vorzug gegeben werden. Wie die konkrete Handhabung erweist, läßt sich der auf Seite des Metacons vom Stamm abspaltende Randleistenzug mit größerem Vorteil verwenden. Er wird im weiteren als Fortsetzung des Hauptastes angesehen, so daß diese Bezeichnung auf ihn ausgedehnt werden kann.

Es erweist sich als günstig, noch eine modifizierende Regelung zu treffen: Sie besteht darin, daß die in den Bereich des Metaconulus ziehenden Leisten des Verzweigungssystems bei der Auffindung des hinteren Randleistenzuges zunächst außer acht gelassen und anschließend getrennt behandelt werden (siehe Merkmalsliste Tab. 6, S. 88 und Abb. 33, S. 83). Diese Verfahrensweise wirkt sich auf die Indizierung des Verzweigungssystems wesentlich vereinfachend aus.

3.4. Die Indizierung des Verzweigungssystems

Die verschiedenen Richtungen, die der Hauptast im Kronenmittelfeld einschlagen kann, führen zur Unterscheidung diskreter Merkmale. Sie sind jeweils nach demjenigen Kronenelement zu taxieren, bei welchem der Hauptast endigt. Die Abgrenzung des Geltungsbereichs der Richtungsmerkmale wird in Abb. 32 am Beispiel des Hauptastes dargestellt und gilt in gleicher Weise auch für seine Verzweigungen:

a) Hauptast trifft Metaconulus:

Zu diesem Merkmal werden auch diejenigen Fälle gezählt, in denen der Hauptast zwischen den Metaconulus und den Metacon-Hügel zieht (in der Tab. 6, S. 88 steht dieses Merkmal unter B3).

b) Hauptast trifft Metacon:

(B4 in der Merkmalstabelle.)

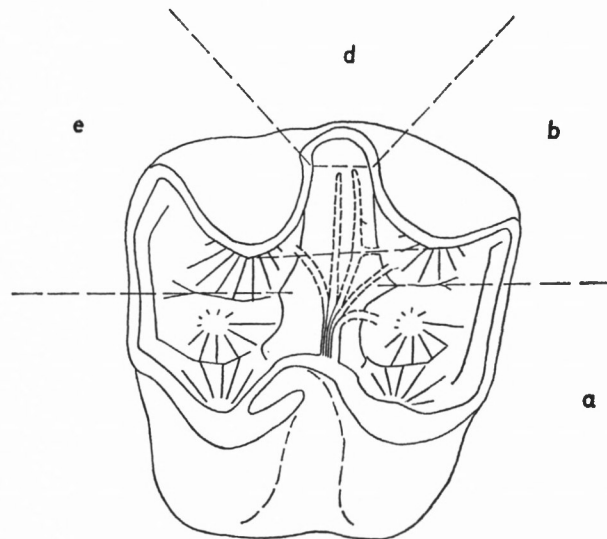


Abb. 32. Abgrenzungen der verschiedenen Kronensegmente zur räumlichen Bestimmung der Elemente des „Hauptastsystems“. Die durch die Buchstaben gekennzeichneten Felder bilden die Grundlage der in III., 3.4., S. 81f. unterschiedenen Richtungsmerkmale.

c) Der Hauptast lehnt sich an den Vorderabhang des Metacon-Hügels an und tritt mit diesem durch eine oder mehrere Leistenbrücken in Verbindung:

Es handelt sich hierbei nicht um ein eigentliches Richtungskriterium, sondern um eine Kombination der vorausgehenden und der nachfolgenden Struktur (B5 in der Merkmalstabelle).

d) Der Hauptast zieht zwischen die Außenhöcker:

Dieses Merkmal gilt dann als positiv, wenn der Hauptast die Gratschleife zwischen den Außenhöckern trifft, oder wenn er über die Verbindungslinie zwischen Paracongipfel und Metacongipfel hinausreicht, ohne mit einem der Außenhöcker Verbindung aufzunehmen (B6 in der Merkmalstabelle).

e) Hauptast trifft den Paraconus:

(B7 in der Merkmalstabelle.)

Fälle, in denen der Hauptast den Paraconulus trifft, wurden nicht beobachtet.

Die vom Hauptast nach vorn ablaufenden Leisten werden als Nebenäste I. Ordnung bezeichnet und vom Hypocon-Vorderarm her beginnend nach der Reihenfolge ihres Auftretens numeriert. Auch für diese ergeben sich Richtungsmerkmale durch die Kronenelemente, mit welchen sie Verbindung aufnehmen (vgl. die Merkmalstabelle 6, S. 88).

Durch die Gabelung von Nebenästen I. Ordnung entstehen solche II. Ordnung. Dabei wird der je nach Lage im Kronenmittelfeld als labial oder posterior zu bezeichnende Zweig als Fortsetzung des Nebenastes I. Ordnung, der lingual oder anterior verlaufende Zweig als Nebenast II. Ordnung eingestuft.

Außer den Richtungskriterien der Nebenäste I. Ordnung lassen sich auch ihre Verzweigungsstellen als diskrete Informationen fassen. Dazu teilt man das Kronenfeld zwischen den Haupthügeln in mehrere Areale auf und registriert die Verzweigungsstellen entsprechend ihrer räumlichen Zugehörigkeit zu einem der unterschiedenen Bereiche.

3.5. Einige besondere Arbeitsvorschriften

Um Zweideutigkeiten und falsche Klassifizierungsmöglichkeiten bei der Merkmalsaufnahme auszuschließen, werden noch folgende Regelungen vereinbart:

a) Bei wabenartigen Verzweigungssystemen mit zahlreichen Querverbindungen sind zunächst nur der hintere und vordere Randleistenzug zu identifizieren, wobei der hintere (gemäß Abmachung) als Hauptast, der vordere dagegen als erster Nebenast I. Ordnung eingestuft wird. Zur Ermittlung des zweiten Nebenastes I. Ordnung wird der erste Parallelzug zur vorderen Randleiste aufgesucht. Er bildet mit dieser zusammen auf Grund der Anastomosen ein „Strickleitersystem“. Zur Auffindung des dritten Nebenastes I. Ordnung wird dann der labiale Parallelzug zum zweiten Nebenast aufgesucht.

Das Schmelzleistenmuster an Abb. 33A besitzt demnach neben dem Hauptast, der am Metacon vorbei zwischen die Außenhöcker zieht, zwei Nebenäste I. Ordnung. Der erste trifft den Paraconulus, der zweite gabelt sich kurz vor dem Paracon und zieht zwischen die Außenhöcker.

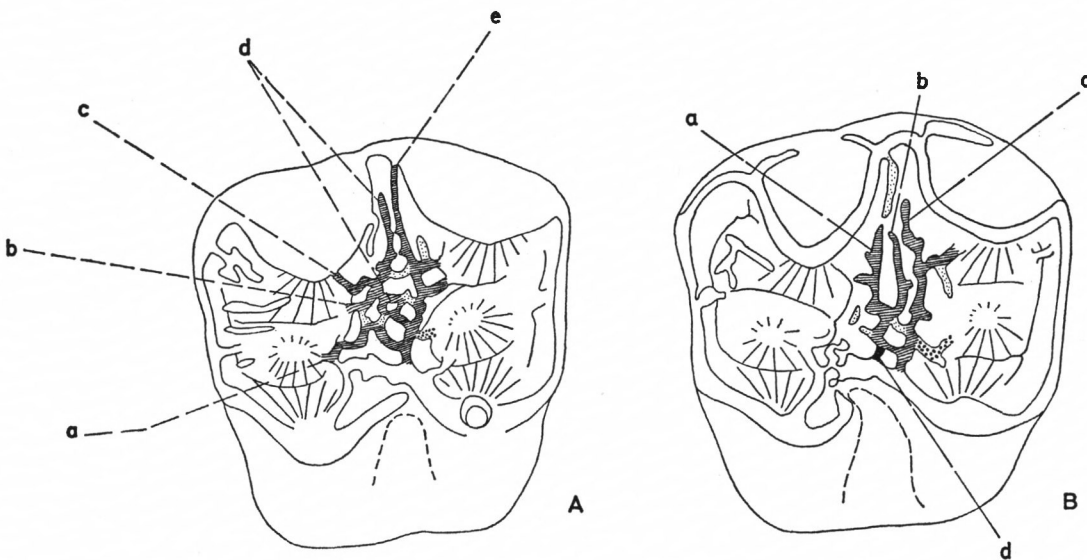


Abb. 33. Die Indizierung der Schmelzleisten an zwei verschiedenen Maxillarzähnen von *Pseudosciurus suevicus*.

A: M¹, 2 dex., Herrlingen 1, 1965 XIV-213 (invers!). e) Hauptast hat Verbindung mit dem Metacon und zieht zwischen die Außenhügel (B₅ in der Merkmalstabelle S. 88); a) 1. Nebenast I. Ord. trifft Protoconulus (G₃); d) 2. Nebenast I. Ord. zieht zwischen die Außenhügel (K₁); b) 1. Nebenast II. Ord. des 2. Nebenastes I. Ord. trifft den Paraconulus (K₁ + L₂); c) 2. Nebenast II. Ord. des 2. Nebenastes I. Ord. (in der Merkmalstabelle S. 88 nicht mehr berücksichtigt).

B: M¹, 2 sin., Ronheim 1, 1967 XVIII-110. c) Hauptast hat Verbindung mit dem Metacon und zieht zwischen die Außenhügel (B₅); b) 1. Nebenast I. Ord. zieht zwischen die Außenhügel (K₁); c) 1. Nebenast II. Ord. des 1. Nebenastes I. Ord. zieht zwischen die Außenhügel (L₁); d) erster „Ableger“ nach dem Hauptast.

b) Wurde nach a) verfahren, so können beim Verfolgen des Hauptastes oder seiner Nebenäste immer noch Leistenringe eingeschaltet sein, die den Verlauf zumindest an der betreffenden Stelle mehrdeutig erscheinen lassen. Dies ist z. B. beim zweiten Nebenast I. Ordnung in Abb. 33A der Fall. Da solche Ringe nur eine vorübergehende Verdoppelung des entsprechenden Leistenzuges bewirken, ohne auf seinen weiteren Verlauf Einfluß zu nehmen, bleiben sie innerhalb der Merkmalstabelle unberücksichtigt.

c) Wenn ein Nebenzweig des Hauptastes mit diesem über mehrere Leisten Verbindung hat, so gilt stets die dem Hypocon-Vorderarm zunächst gelegene Verbindung als Verzweigungsstelle, während die darauffolgenden als Anastomosen zählen (vgl. Abb. 33B).

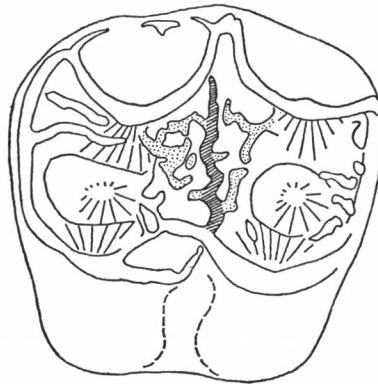


Abb. 34. Skizze eines $M^{1,2}$ von *Pseudosciurus suevicus* [$M^{1,2}$ dex., Ehrenstein 1 (B), 1968 VII-35 (invers!)] zur Erläuterung von Punkt d in III., 3.5. auf S. 84. Da der zum Metacon führende Leistenzug eine Unterbrechung zeigt, wird nicht er, sondern der nächstvordere (schraffiert) als „Hauptast“ der Leistenverzweigungen verstanden.

d) Zeigt der Verlauf einer Leiste eine Unterbrechung, so wird ihre weitere Fortsetzung nach der Ruptur nicht mehr zu dem ersten Leistenstück gezählt, auch wenn beide zusammengenommen eine optisch prägnante Struktur erzeugen. Zum Beispiel sei auf die Abb. 34 verwiesen: Als prägnante Struktur ist hier der zum Metacon laufende Grat zu erkennen. Kurz vor der Vereinigung mit der Metacon-Basis hat die Leiste jedoch eine Unterbrechung. Somit muß die letzte von dem Grat nach vorn abzweigende Leiste als weitere Fortsetzung des Hauptastes angesehen, das letzte Stück des Grates selbst dagegen als blinder Seitensporn angesprochen werden. Im speziellen Fall der Abbildung gilt als weitere Fortsetzung des Hauptastes die zwischen die Außenhügel ziehende Leiste.

e) Steht das verzweigende Leistensystem mit dem Hypocon-Vorderarm anstatt durch eine durch zwei Leisten in Verbindung, so daß für das Verzweigungssystem zwei Wurzeln existieren, so wird stets die dem Hypocon zunächst liegende von beiden als Ursprung des Hauptastes, die zweite Leiste dagegen als erster „Ableger“ nach dem Hauptast registriert (vgl. Abb. 33B).

f) Blind endigende kurze Anterior- bzw. Posteriorabzweigungen vom Hauptast oder den Nebenästen werden nicht registriert.

Die sich aus Punkt 3.4. und 3.5.a-f insgesamt ergebenden Indizierungen sind zur Verdeutlichung in Abb. 33A und 33B für zwei verschiedene Zahnleistenmuster dargestellt.

3.6. Kritik der Methode

Daß durch den ausgearbeiteten Merkmalskatalog nicht alle Schmelzstrukturen erfaßt werden können, fand bereits bei Punkt III., 3.1. Erwähnung. Ebenfalls wurde schon angedeutet (S. 80f.), daß die verwendbaren Strukturen durch das Verfahren nicht erschöpfend, sondern in bezug auf bestimmte Eigenschaften, wie Lage und Verlauf, beschrieben werden können. Daraus ist zu erklären, warum sich Zahnexemplare mit gleicher Indizierung in der besonderen Ausgestaltung ihrer morphologischen Details, wie z. B. Höhe oder Dicke der Leisten, zum Teil erheblich voneinander unterscheiden.

Die Methode, nach welcher die Richtungskriterien der Leisten ermittelt werden, stellt ein relativ grobes Verfahren dar. Es wäre immerhin als Möglichkeit denkbar gewesen, die Richtungsvariation z. B. des Hauptastes zwischen Metaconulus und Paracon nicht nur durch die fünf Merkmale B₃₋₇ zu charakterisieren, sondern durch eine größere Zahl von Zwischenstufen. Damit wäre vom Gesichtspunkt der Strukturbeschreibung her gesehen ein feinerer „Raster“ erreicht worden. Ein solches Vorgehen müßte jedoch an dem Mangel geeigneter, vergleichbarer Kronenpunkte und den damit verbundenen Fehlermöglichkeiten scheitern. Durch den relativ groben Raster der Richtungskriterien werden die bei der Erhebung auftretenden, subjektiveren Fehlerquellen auf ein Mindestmaß reduziert.

3.7. Die Merkmalstabellen der Schmelzleistenmuster

In dem auf S. 88 wiedergegebenen Merkmalskatalog sind die Kriterien entsprechend ihrer Zusammengehörigkeit zu Gruppen zusammengefaßt. Die Merkmale des Hauptast-Verzweigungssystems wurden dabei in mehrere Abteilungen getrennt und nacheinander registriert. Ihr Zusammenhang gestaltet sich etwas kompliziert und bedarf daher besonderer Erläuterung: Zuerst wird der Hauptast selbst in Ausbildung und Verlauf festgehalten (B₁₋₇). Jedes Richtungsmerkmal des Hauptastes, das sind die Kriterien B₄₋₇, bildet dann seinerseits den Ausgangspunkt für die Differenzierung der Hauptastverzweigungen: B₄ führt zu der Gruppe F₁₋₄; B₅ und B₆ führen zu G₁₋₄; B₇ leitet zu H₁₋₃, womit die Kriterien der ersten Hauptastverzweigung I. Ordnung festgelegt sind. Im gleichen Sinne führen die Merkmale B₄₋₆ zu den Merkmalsgruppen der zweiten Hauptastverzweigung I. Ordnung, I₁₋₂ und K₁₋₂.

Aus den Merkmalsgruppen F, G und H bilden wiederum einige Merkmale die Ausgangspunkte für die Differenzierung der Hauptastverzweigungen II. Ordnung: F₁ und G₁ führen zu den Kriterien L₁₋₃. An F₂, G₂ und H₁ schließen sich die Kriterien L₄ und L₅ an.

Da eine dritte Hauptastverzweigung I. Ordnung nur äußerst selten auftritt, wurde die zugehörige Gruppe von Merkmalen in dieser Aufstellung weggelassen.

Für die Aufstellung des Merkmalskatalogs wie auch für die bereits im systematischen Teil wiedergegebenen Längen-Breiten-Diagramme wurden rechte und linke Zähne zusammen betrachtet. Es handelt sich hierbei um eine in entsprechenden Darstellungen der Säugetierpaläontologie allgemein praktizierte Verfahrensweise. Ihre Begründung liegt, wie auch im vorliegenden Fall, in der begrenzten Zahl der Untersuchungsobjekte. Diese würde durch die Betrachtung ausschließlich der rechten oder linken nochmals halbiert werden und damit eine statistische Behandlung unmöglich machen. Das Zusammenlegen des Materials hat jedoch die Konsequenz, daß in vielen Fällen linke und rechte Zähne gleicher Individuen in die Merkmalsverteilungen eingehen. Der sich daraus ergebende Inhomogenitätsfaktor ist in seiner Größenordnung nicht leicht abzuschätzen. Er darf aber

für alle aus Spaltenfüllungen stammenden Populationen als relativ gering und ungefähr gleich angesetzt werden. Er wird bestimmt durch den Grad der Zerstreuung des Knochen- und Zahnmaterials während des Füllungsprozesses der Spalten. Außerdem ist er abhängig vom Verhältnis der geborgenen Fundmenge zu der Menge der ursprünglich angehäuften, also bereits vor der Fossilisation vorhandenen Reste (vgl. auch Punkt III., 4.1., S. 86f.).

Weiterhin wurden für die Ermittlung der Merkmalszusammensetzung der Populationen stets Einzelzähne, und zwar die ersten und zweiten Molaren, herangezogen. Kiefer in für statistische Zwecke erforderlicher Anzahl standen nur von Herrlingen zur Verfügung. Durch die Verwendung der Einzelzähne entstand die Notwendigkeit, die M1 und M2 zusammen zu betrachten, da sie sich nur geringfügig unterscheiden und weder nach Dimension noch nach ihrer Morphologie mit Sicherheit voneinander getrennt werden können. Eine Begründung dieses Vorgehens, ebenso eine Diskussion der Eignung des Untersuchungsmaterials für statistische Zwecke findet sich in dem folgenden Unterpunkt.

Zur Gewinnung der Merkmalstabellen eigneten sich jeweils nur die besterhaltenen, wenig abgekauten Zahnexemplare. So waren z. B. von den 320 gemessenen oberen M^{1,2} aus der Fundstelle Herrlingen auf Grund der Erhaltung nur 178 Zähne für Detailuntersuchungen zu gebrauchen, also 55 %. Im Durchschnitt lag der verwendbare Anteil bei etwa 60 %.

4. Auswertung der Strukturanalyse

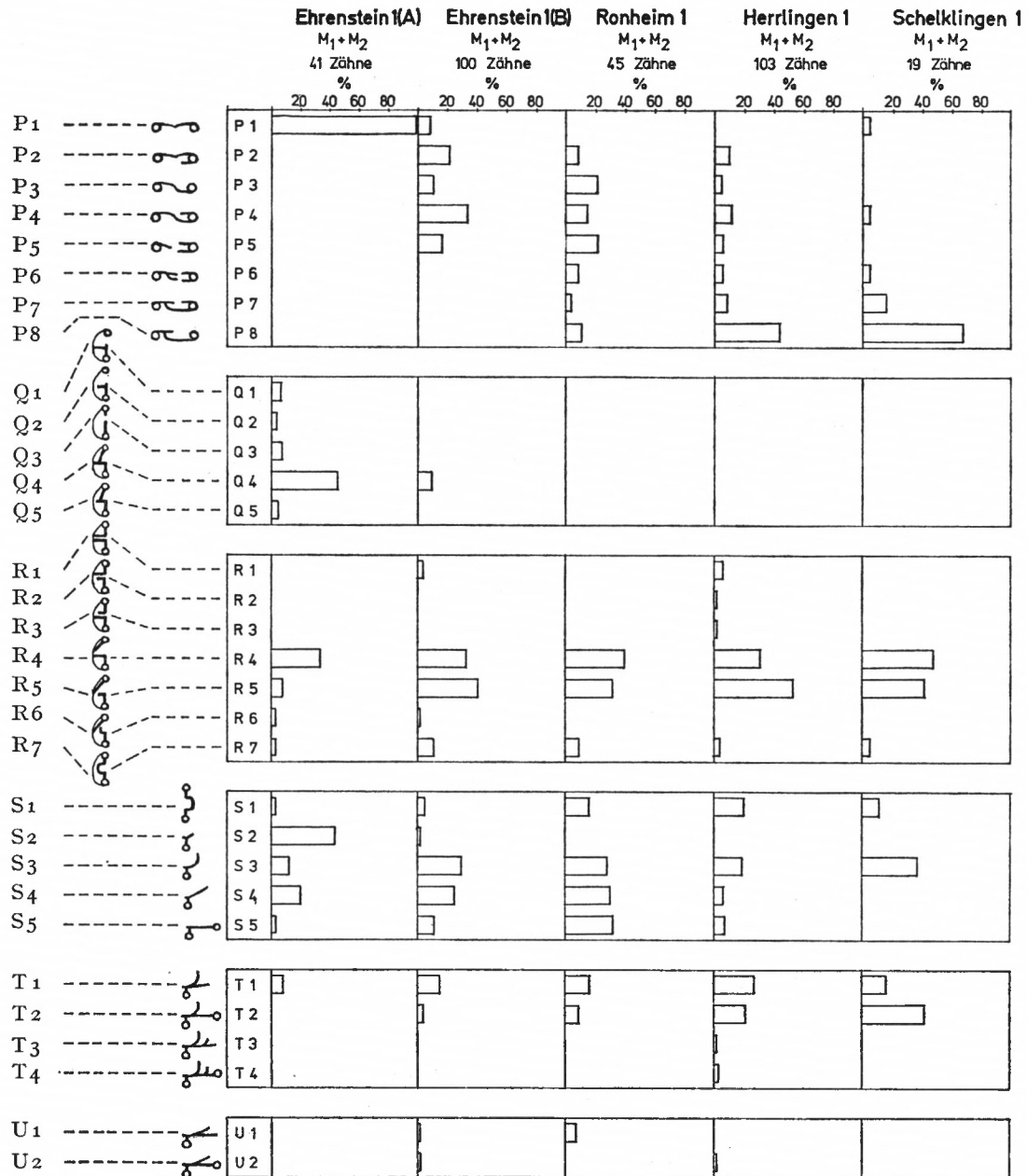
Nachdem in dem Merkmalskatalog auf S. 87 und 88 die prozentuale Beteiligung der unterschiedenen Merkmale für die wichtigsten *Pseudosciurus*-Populationen angegeben wurde, sollen nun geeignete Merkmale oder Merkmalsgruppen noch weiter untersucht werden. In diesem Zusammenhang bedarf es einer Erörterung, inwieweit das verfügbare Zahnmaterial gesicherte Aussagen zuläßt.

4.1. Die Eignung des Materials

Ebenso wie bereits die Merkmalstabellen (Tab. 5 und 6) auf Grund von Erhebungen an Einzelzähnen zusammengestellt wurden, fungieren auch bei den statistischen Untersuchungen stets Einzelzähne als Merkmalsträger. Das vorliegende Gebißmaterial erfüllt dabei nicht in idealer Weise die Forderungen, welche an eine statistische Ausgangsgesamtheit zu stellen sind. Störend sind verschiedene Inhomogenitätsfaktoren sowie der zahlenmäßig zum Teil sehr bescheidene Umfang der Populationen. Ein primärer Inhomogenitätsfaktor ist dadurch mit dem Material verbunden, daß die natürliche Zusammenhäufung der Fossilreste vor der Fossilisation nicht von vorneherein als stets gleichartig angesehen werden kann. Auch bei Voraussetzung einer für geologische Maßstäbe sehr kurzen Entstehungszeit der Spalten (DEHM 1961, S. 60) sind die Ansamlungs- und Füllungsprozesse hinsichtlich Dauer und Ablauf nicht ganz übereinstimmend, da sie jeweils mit der besonderen geologischen Ausgangssituation zusammenhängen. Damit sind die überlieferten Formenquerschnitte auch nicht als völlig gleichartig vorauszusetzen.

Ein weiterer Inhomogenitätsfaktor kommt dadurch in die Untersuchungsgesamtheiten, daß hier, wie bereits in III, 3.7 erwähnt, linke und rechte Einzelzähne zusammen betrachtet werden. Damit gehen zu einem gewissen Prozentsatz auch linke und rechte Zähne gleicher Individuen mit ein. Es ist dies allerdings eine Komponente, die sich bei verschiedenen Populationen im wesentlichen gleichartig auswirkt und daher vernachlässigt werden

Tabelle 5: Merkmalsaufstellung für die Schmelzleistenmuster der unteren ersten und zweiten Molaren von *Pseudosciurus suevicus* und *Pseudosciurus praecedens* n. sp.



P1-P8: Die Gratverbindung zwischen Metaconid und Entoconid.

Q1-Q5 und R1-R7: Die Grate zwischen den Vorderhügeln.

S1-S5, T1-T4 und U1-U2: Der Protoconid-Innensporn und seine hinteren Verzweigungen.

darf. Dasselbe gilt auch für die Zusammenfassung der ersten und zweiten Molaren zu einem einzigen Ausgangskollektiv. In welcher Art sich die Größenverteilung der ersten und zweiten Molaren aus den Partialkollektiven der M^1 und M^2 zusammensetzt, ist am Beispiel der Fauna von Herrlingen an Hand der Verteilung der Zahnlangen dargestellt (Abb. 35). Als Grundlage dienten dazu die Ober- und Unterkiefer. Wie sich daran zeigt, sind die Verteilungen nur geringfügig gegeneinander verschoben. Ebenso wirkt sich die Zusammenbetrachtung der ersten und zweiten Molaren nur relativ geringfügig auf die Merkmalsverteilungen aus, was in einer entsprechenden Gegenüberstellung in Abb. 43 sichtbar wird.

Die nicht völlig verwirklichte Gleichartigkeit der überlieferten Faunenquerschnitte bringt einen schwer kalkulierbaren Faktor mit in die Betrachtung hinein. Wie die annähernd normal verteilten Längenhistogramme der M^1 und M^2 in Abb. 36 zeigen, darf er wohl als nicht allzu erheblich angesehen werden. Eine viel bedeutendere Einschränkung für die statistischen Untersuchungen ist darin zu sehen, daß verschiedene betrachtete Populationen nur relativ wenige Einzelzähne und damit Merkmalsträger umfassen. Dies macht sich um so mehr bemerkbar, als zur Erfassung bestimmter Leistenstrukturen zunächst bis zu zehn Merkmalsklassen eingerichtet werden müssen. Das gilt z. B. für die Beschreibung der Strukturen im Bereich der Innenhöcker Verbindung. Verschiedentlich entsteht dadurch ein Mißverhältnis zwischen dem Wertevorrat bestimmter Populationen und der Anzahl der zu unterscheidenden Klassen. Dies muß sich auf die Signifikanz der Merkmalsverteilungen und damit auf die Möglichkeit differenzierterer Aussagen ungünstig auswirken. Es wird deshalb jeweils nötig sein, den Aussagewert der verschiedenen Merkmalsuntersuchungen besonders zu diskutieren.

Eine Erhöhung der Aussagensicherheit läßt sich immerhin dadurch erreichen, daß bei der Interpretation der mehrklassigen Verteilungen verschiedene Merkmale wiederum unter einem gemeinsamen Aspekt zusammengefaßt werden können. (Exemplarisch ist dies bei der Merkmalsgruppe 1c auf S. 97 dargestellt.) Dies kommt im Endeffekt einer nachträglichen Verringerung der Klassenzahl gleich.

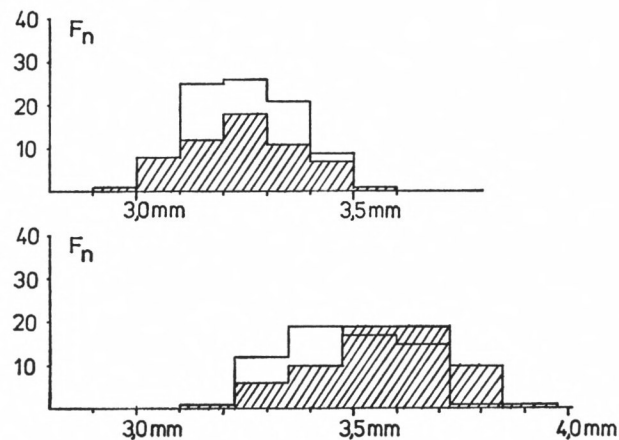
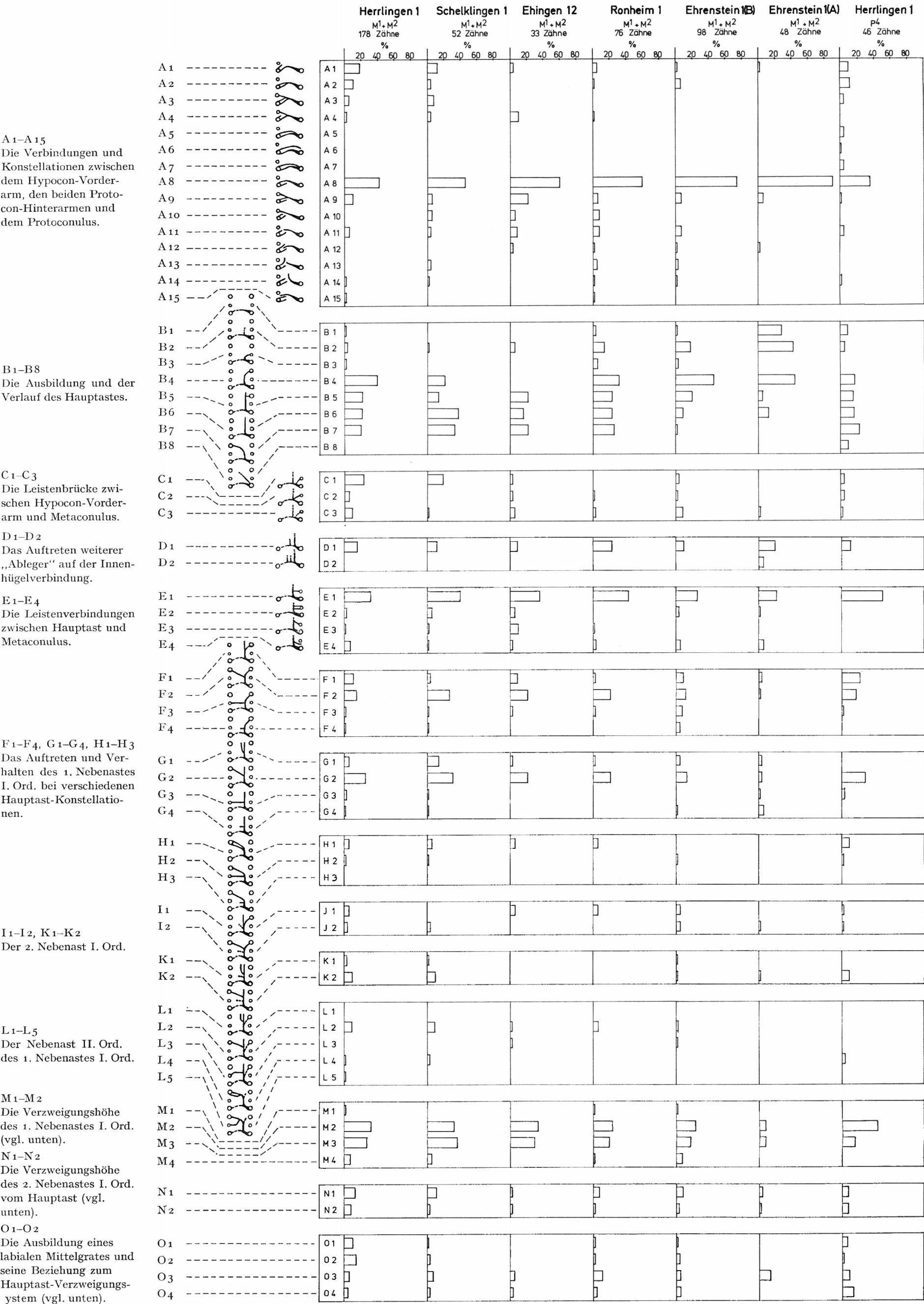


Abb. 35. Überlagerung der Längenverteilungen der ersten und zweiten Molaren von *Pseudosciurus suevicus* am Beispiel der Fauna von Herrlingen 1 auf der Basis von Kiefermaterial.

- Oben: Längenverteilung der oberen Molaren.
 Histogramm der M^1 , einfache Linie, 88 Zähne;
 Histogramm der M^2 , schraffiert, 58 Zähne.
 Unten: Längenverteilung der unteren Molaren.
 Histogramm der M_1 , einfache Linie, 65 Zähne;
 Histogramm der M_2 , schraffiert, 71 Zähne.
 Zu III., 4.1., S. 88.

Tabelle 6: Merkmalsaufstellung für die Schmelzleistenmuster der oberen ersten und zweiten Molaren und den P⁴ von *Pseudosciurus suevicus* und *Pseudosciurus praecedens* n. sp.



- M 1–M 4
- M 1 Der 1. Nebenast I. Ord. hat mit dem Hauptast eine gemeinsame Wurzel auf dem Hypocon-Vorderarm.
- M 2 Der Abzweigungspunkt zwischen dem 1. Nebenast I. Ord. und dem Hauptast liegt zwischen der Innenhügelverbindung und der Verbindungslinie Metaconulus–Protoconulus.
- M 3 Die Abzweigung des 1. Nebenastes I. Ord. vom Hauptast liegt zwischen der Verbindungslinie Metaconulus–Protoconulus und der Linie Metaconulus–Paracon.
- M 4 Die Abzweigung des 1. Nebenastes I. Ord. vom Hauptast liegt jenseits der Verbindungslinie Metaconulus–Paracon.
- N 1–N 2
- N 1 Die Abzweigung des 2. Nebenastes I. Ord. vom Hauptast liegt zwischen der Verbindungslinie Metaconulus–Protoconulus und der Linie Metaconulus–Paracon.
- N 2 Die Abzweigung des 2. Nebenastes I. Ord. vom Hauptast liegt jenseits der Verbindungslinie Metaconulus–Paracon.
- O 1–O 4
- O 1 Vom Mesostyl bzw. der Gratschleife zwischen den Außenhügeln geht ein Mittelgrat aus und nimmt Verbindung mit dem Hauptast-Leistenzug auf.
- O 2 Der Mittelgrat nimmt Verbindung mit einer Nebenverzweigung des Hauptastes auf.
- O 3 Der Mittelgrat dringt über die Verbindungslinie Metacon–Paracon hinaus ins Kronenmittelfeld vor.
- O 4 Der Mittelgrat erreicht nicht die Verbindungslinie Metacon–Paracon.

Eine weitere Möglichkeit zur Abschätzung der Aussagengenauigkeit wird an dem Beispiel der Fauna von Herrlingen gegeben (Abb. 43 auf S. 99). Dazu sind die gleichen Merkmalsgruppen auf der Basis verschiedener Ausgangsgesamtheiten einander gegenübergestellt. Wenngleich die Ergebnisse dieses Vergleichs nicht ohne weiteres extrapoliert werden können, sind sie doch für die übrigen Populationen nicht ohne Bedeutung. Von besonderem Nutzen ist diese Kontrollmöglichkeit bei der Interpretation der Merkmalsverteilungen in Punkt 4.5. auf S. 96f.

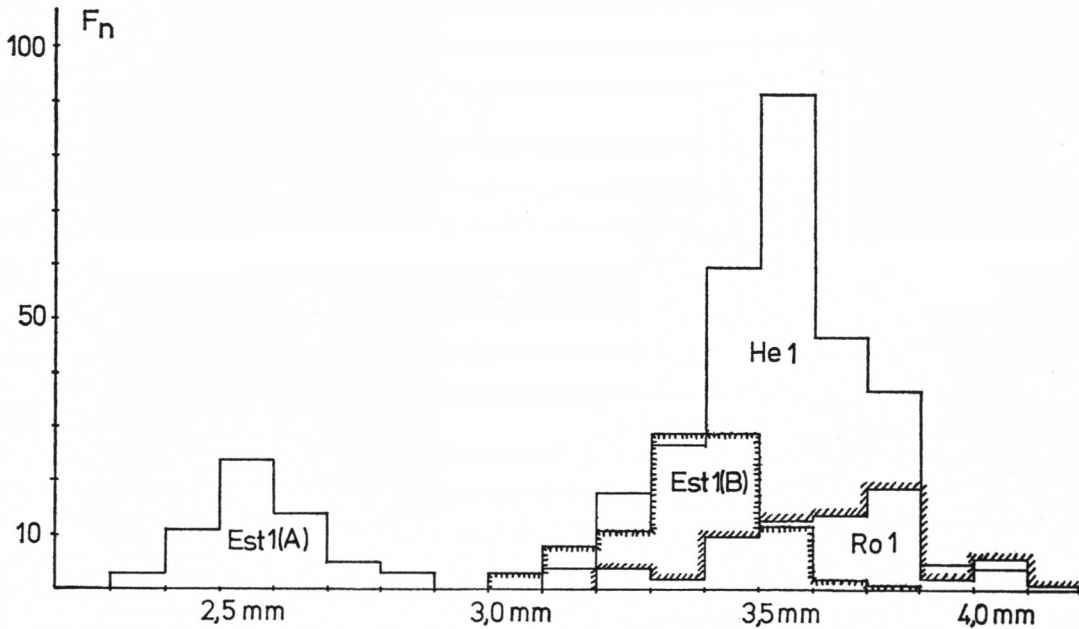


Abb. 36. Die Verteilung der Zahnlangen der ersten und zweiten oberen Molaren verschiedener *Pseudosciurus*-Populationen. Est 1 (A) = Ehrenstein 1 (A), *Pseudosciurus praecedens* n. sp. (59 Zähne); Est 1 (B) = Ehrenstein 1 (B), *Pseudosciurus suevicus* (95 Zähne); He 1 = Herrlingen 1, *Pseudosciurus suevicus* (292 Zähne); Ro 1 = Ronheim 1, *Pseudosciurus suevicus* (71 Zähne).

Zu III., 4.1., S. 86.

4.2. Zur Darstellungsform des Merkmalsvergleichs

Aus dem Merkmalskatalog des Schmelzleistensystems (Tab. 5 und 6) lassen sich Einzelmerkmale und Merkmalsgruppen weiterverfolgen. Sie führen zu Aussagen über die Abwandlung der Schmelzmuster innerhalb der Zahnreihen sowie zu interpretierbaren Ergebnissen im Vergleich der Populationen verschiedener Fundstellen untereinander. Dabei verdient die Darstellungsform der Merkmalsgruppen besondere Erörterung.

Die Zugehörigkeit von Einzelmerkmalen zu einer Merkmalsgruppe spricht sich darin aus, daß sie die Variationsmöglichkeiten beschreiben, die eine bestimmte Grundstruktur in ihrem Auftreten im besonderen zeigen kann. Als solche variierende Grundstrukturen lassen sich an den Maxillarzähnen finden:

Merkmalsgruppe 1a: der Verlauf des Hypocon-Vorderarms und seiner Verzweigungen im Bereich des Protoconus und Protoconulus.

Merkmalsgruppe 1b: der Verlauf des vom Hypocon-Vorderarm in labialer Richtung abzweigenden Hauptastes.

Merkmalgruppe 1c: der Verlauf der ersten Anteriorabzweigung des Hauptastes (= vorderer Randleistenzug (vgl. S. 81).

Merkmalgruppe 1d: die Lage des Gabelungspunktes zwischen dem Hauptast und seiner ersten Anteriorabzweigung (vordere Randleiste).

An den strukturärmeren unteren Molaren lassen sich nur zwei Merkmalsgruppen ausfindig machen:

Merkmalgruppe 2a: die Beziehungen der Leisten zwischen den Innenhügeln.

Merkmalgruppe 2b: die Gratstrukturen zwischen den beiden Vorderhügeln.

Ähnlich der Klassen der Längenhistogramme in Abb. 35 lassen sich die verschiedenen Einzelkriterien einer Merkmalsgruppe auf der X-Achse eines rechtwinkligen Koordinatensystems abtragen. Auf der Y-Achse wird die zu jedem Merkmal gehörige Häufigkeit in Prozenten, bezogen auf die Gesamtfauna, vermerkt.

Während bei der Darstellung einer Verteilung auf Grund quantitativer Merkmale die Klassen stets eine nach steigenden (oder fallenden) Meßwerten geordnete Folge bilden, müssen für die vorliegenden Untersuchungen andere Anordnungskriterien gesucht werden. Prinzipiell lassen sich innerhalb der genannten Merkmalsgruppen zwei verschiedene Typen von Merkmalen unterscheiden:

a) Es finden sich Merkmale, welche im wesentlichen die Lagebeziehungen der Leisten zueinander und zu exponierten Kronenelementen, z. B. den Haupthöckern, beschreiben. Diese Lagebeziehungen können zugleich Ordnungsgesichtspunkte für die Aufreihung der Einzelkriterien und damit der Klassen auf der X-Achse liefern. Ein Beispiel hierfür ist die Merkmalsgruppe 1c, die den Verlauf der ersten Anteriorabzweigung des Hauptastes beschreibt. Entsprechend der schrittweisen Verschiebung dieses Leistenzuges vom Protoconulus bis zurück zum Metacon lassen sich die dazugehörigen Merkmale zwanglos in eine Reihenfolge bringen. Ähnliche Verhältnisse finden sich auch in den Gruppen 1d und 2b.

Diesen komparativen Merkmalen stehen qualitative gegenüber:

b) Für bestimmte Merkmale lassen sich keine von der Sache her bedingten Anordnungskriterien finden. Dies trifft z. B. für die Merkmalsgruppen 1a und 2a zu (Abb. 37 und 38). Für Merkmale, die eine beliebige Anordnung der Klassen erlauben, ist in der statistischen Literatur eine Anordnung gebräuchlich, die die relative Häufigkeit der Merkmale als Kriterium der Reihenfolge wählt (LORENZ-PARETO-Verteilung). Ein solches Vorgehen ist im hier gegebenen Fall nicht möglich, da die relative Häufigkeit der Merkmale von Population zu Population sehr verschieden ist. Statt dessen werden für die bezeichneten Merkmalsverteilungen Anordnungen gewählt, die die auftretenden Häufigkeitsverschiebungen bestmöglich verdeutlichen.

Die Merkmalsgruppe 1b vereinigt sowohl Komparative als auch qualitative Merkmale. Eine Anordnung nach Lagebeziehungen erlauben dabei die Kriterien B₃, B₄, B₆, B₇, während die übrigen keinerlei Reihenfolge nahelegen. Die Klassen dieser Gruppe sind ebenfalls im Hinblick auf eine größtmögliche Verdeutlichung der Verschiebungstendenz geordnet.

4.3. Die Abwandlung des Schmelzleistensystems innerhalb der Maxillar- und Mandibularreihen am Beispiel der Fauna von Herrlingen

Bereits beim ersten Durchmustern der oberen und unteren Gebißreihen ist zu beobachten, daß sich die Schmelzmuster der Zähne ein und desselben Kiefers im Detail etwas unterscheiden. Diese Abweichungen lassen unmittelbar keine Gesetzmäßigkeit erkennen. Bei ihrer statistischen Behandlung ergeben sich dagegen für die Merkmalskombination der

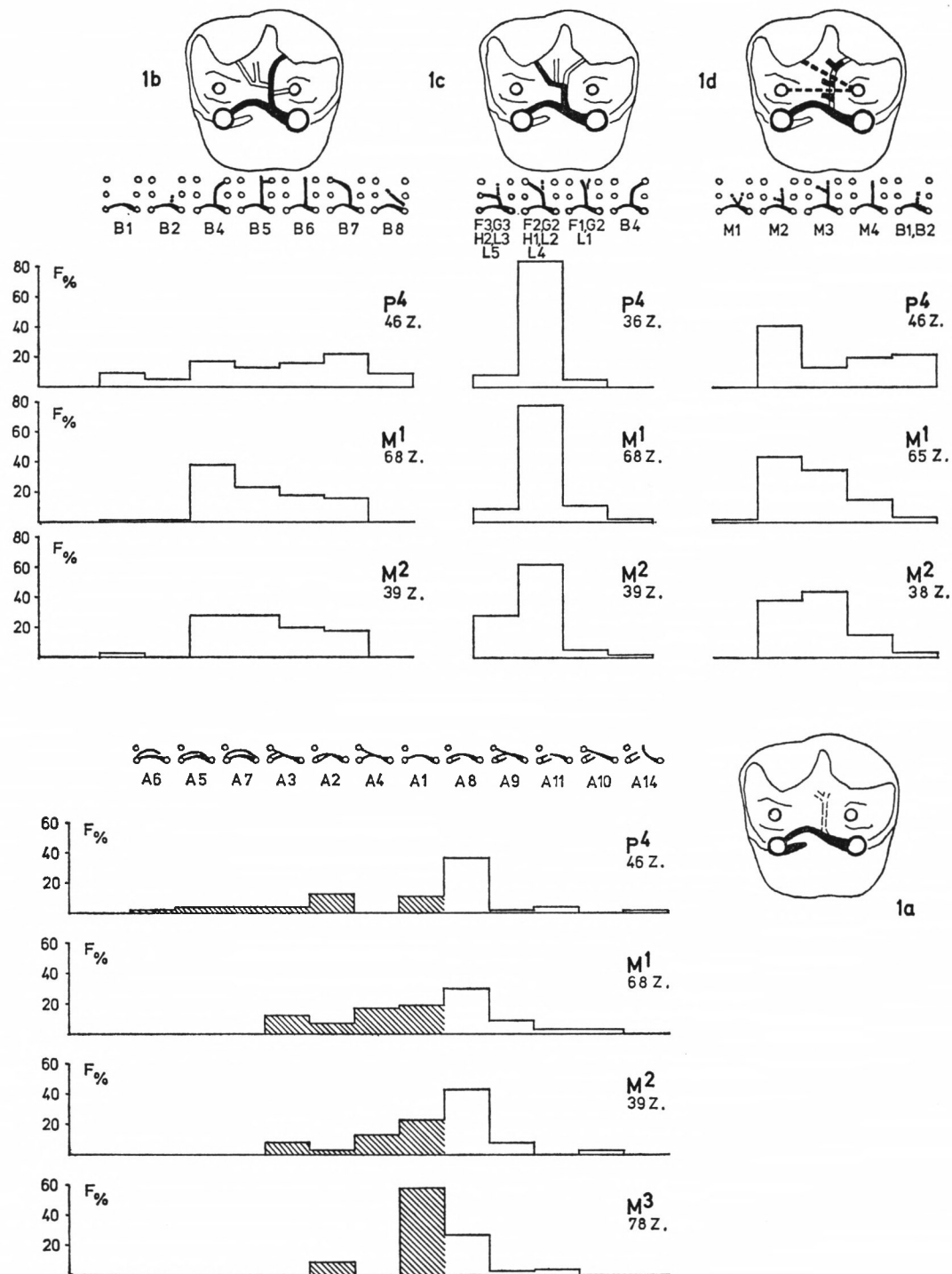


Abb. 37. Die Häufigkeitsverschiebungen der Schmelzleistenstrukturen innerhalb der Maxillarzahnreihe von *Pseudosciurus suevicus* am Beispiel der Fauna von Herrlingen 1. Ausgangsmaterial sind Kiefer und Kieferbruchstücke. Die Verteilungen in 1a–1d entsprechen den in III., 4.2. erläuterten Merkmalsgruppen. Zu III., 4.3., S. 90f.

Zähne einer Kieferreihe etwas verschiedene Schwerpunkte. Die Untersuchungen dazu müssen auf die Population von Herrlingen beschränkt bleiben, weil sie als einzige eine genügende Anzahl von Kiefern geliefert hat.

Obere Zahnreihe: Da der dritte Molar erhebliche Reduktionserscheinungen aufweist, können die auftretenden Schmelzleisten nicht ohne weiteres nach dem an den ersten und zweiten Molaren ausgearbeiteten Merkmalskatalog registriert werden. Vergleichbare Verhältnisse sind lediglich im Bereich des Hypocon-Vorderarmes anzutreffen.

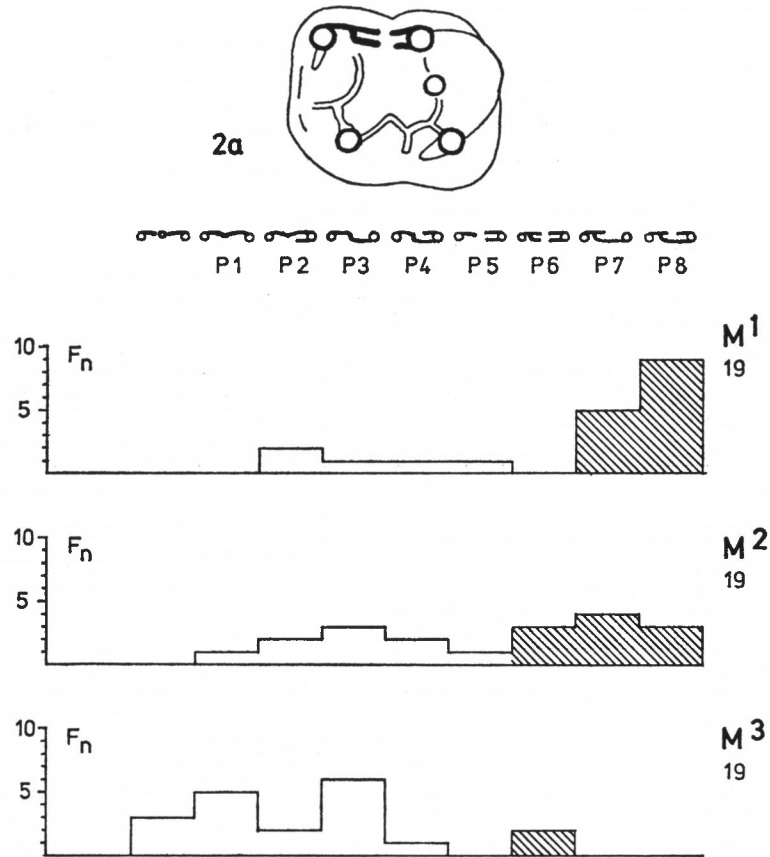


Abb. 38. Die Häufigkeitsverschiebungen der Schmelzleistenstrukturen innerhalb der Mandibularzahnreihen von *Pseudosciurus suevicus* am Beispiel der Fauna von Herrlingen 1. Die Merkmale, welche einen gegabelten Metaconid-Hinterarm anzeigen, sind durch Schraffur hervorgehoben. Zu III., 4.3., S. 90f.

Die in Abb. 37 aufgetragenen Merkmalsverteilungen lassen geringfügige Änderungen des Zahnleistensystems beim Übergang vom M³ bzw. M² bis zum Prämolaren erkennen:

Die Abwandlung der Zahnleistenkonstellation kommt am deutlichsten im Verlauf des Hypocon-Vorderarms zum Ausdruck (Merkmalsgruppe 1a). Er zeigt beim Übergang vom M³ zum P⁴ eine stufenweise Zunahme der Variabilität.

Was die Ausbildung und den Verlauf des Hauptastes (Merkmalsgruppe 1b) betrifft, so ist gegenüber den Molaren beim P⁴ eine gewisse Auflösungstendenz des Hauptastsystems zu verzeichnen. Sie kommt in der plötzlichen Zunahme der Merkmale B₁, B₂ und B₈

zum Ausdruck, die entweder das Fehlen oder die unvollkommene Ausbildung des Hauptastes bedeuten.

Für die vordere Randleiste des Hauptastsystems (Merkmalsgruppe 1c) zeigt sich bereits am M^2 das Vorherrschen der Verbindung zum Paracon. Sie tritt beim M^1 und P^4 schrittweise noch deutlicher in Erscheinung (Merkmalsgruppe 1d).

Die Verzweigungshöhe der vorderen Randleiste vom Hauptast läßt im Gegensatz zu den vorhergehenden Merkmalsgruppen keinen interpretierbaren Trend erkennen.

Untere Zahnreihe: Da sich die Prämolaren und Milchmolaren gemäß ihrer weitgehenden Übereinstimmung nicht scharf genug trennen lassen (vgl. Abb. 39), werden sie an dieser Stelle nicht aufgeführt, sondern erst im folgenden Abschnitt behandelt.

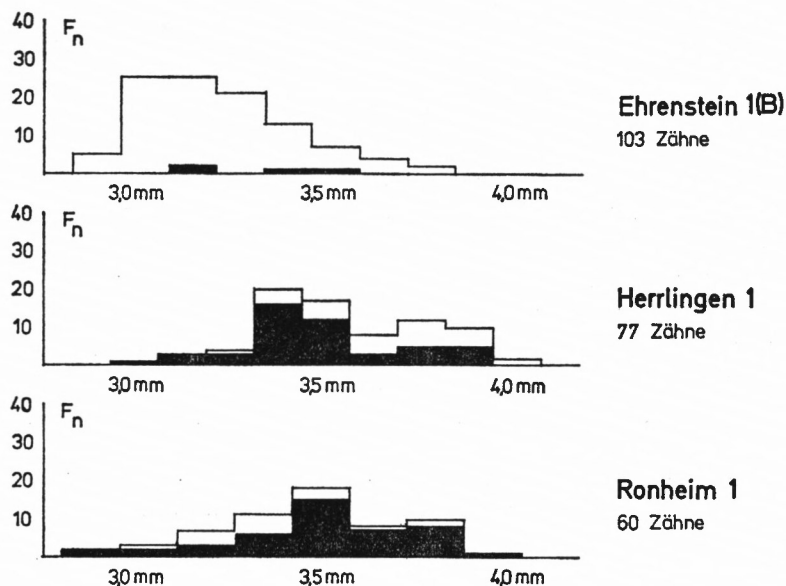


Abb. 39. Mischverteilungen aus den Zahn­längen der unteren Prämolaren und Milchmolaren für die *Pseudosciurus suevicus*-Populationen von Ehrenstein 1 (B), Herrlingen 1 und Ronheim 1 (dünne Linien). Die schwarz ausgezogenen Blöcke geben das Merkmal des gespaltenen Metaconid-Hinterarms (P6–P8 in Merkmalstabelle 87) in seiner numerischen Häufigkeit pro Klasse der Längenverteilungen an. Zu III., 4.4., S. 94.

An vergleichbaren Schmelzleistenstrukturen konnten die Leisten im Bereich der Innenhöcker (Merkmalsgruppe 2a) betrachtet werden: Trotz der geringen Zahl der gut erhaltenen Unterkiefer läßt sich dort eine Verschiebungstendenz der Merkmalshäufigkeit vom M_1 zum M_3 gut nachweisen (Abb. 38).

Sie entspricht einer Vereinfachung in der Leistenverbindung der Außenhügel beim Übergang von den vorderen Zähnen hin zum letzten Molaren. Die relative Häufigkeit des gegabelten Metaconid-Hinterarms (Merkmale P6, P7, P8) nimmt dabei deutlich ab. Am M_3 ist mit dem Auftreten eines Mesostylids ein Merkmal zu konstatieren, das an den übrigen Zähnen des Unterkiefers niemals beobachtet werden kann.

Entsprechend der geringen Zahl der Untersuchungsobjekte wurde in den Verteilungen von Abb. 37 und 38 die Häufigkeit der Merkmale nicht durch Prozentanteile pro Gesamtzahl der Zähne, sondern durch die Anzahl der Fälle ausgedrückt.

4.4. Strukturunterschiede zwischen den Prämolaren und Milchmolaren

Die Größendifferenz zwischen den Prä- und Milchmolaren wurde teilweise schon in den Längen-Breiten-Diagrammen Abb. 8 auf S. 27 im systematischen Teil sichtbar. Ebenfalls deutlich kommt sie zum Ausdruck, wenn, getrennt für die Zahnlängen bzw. -breiten, die Darstellungsform des Histogramms zugrunde gelegt wird. In den Abb. 39 und 40 sind für die Populationen von Herrlingen 1, Ronheim 1 und Ehrenstein 1 (B) Verteilungsbilder der Zahnlängen eingezeichnet. Ihre Zweigipfeligkeit kommt am klarsten an der Fauna von Herrlingen zum Ausdruck, wobei dem linken Gipfel die Milchmolaren, dem rechten Gipfel die Prämolaren entsprechen. Dabei ist zu beachten, daß den Säulenhöhen nicht wie in den Verteilungen von Abb. 41–43 Prozentzahlen entsprechen, sondern jeweils die Anzahl der Zahnexemplare einer bestimmten Größenklasse.

Neben der Größendifferenz zeigen sich bei den Prämolaren und Milchmolaren auch Unterschiede im Schmelzmuster. Es lassen sich nämlich Zahnleistenstrukturen auffinden, die entweder bevorzugt an den Prämolaren oder an den Milchmolaren auftreten. In die abgebildeten Längenhistogramme wurden die Verteilungen für solche Merkmale mit aufgenommen. Dies geschah so, daß in jede der acht respektive neun Längenklassen die Anzahl der Fälle eingetragen wurde, für die ein bestimmtes betrachtetes Merkmal positiv zu verzeichnen war.

Der Überschaubarkeit halber ist es sinnvoll, in die Histogramme nur einzelne Merkmale und keine Merkmalsgruppen einzutragen. Die in den Tabellen verwendeten Kriterien entsprechen daher nicht den in dem Merkmalskatalog auf S. 88 aufgeführten. Sie sind vielmehr durch das Zusammenziehen mehrerer Merkmale zu einem einzigen gewonnen worden.

Zur Darstellung der Strukturungleichheiten zwischen den oberen P⁴ und D⁴ wurden drei Kriterien gefunden:

a) Ein erstes entstand durch die Zusammenfassung der Merkmale O1–4 (siehe Merkmalsliste Tabelle 6, S. 88). Es bedeutet das Vorhandensein eines mittleren Quergrates zwischen den Außenhöckern, ungeachtet seiner Länge und seines weiteren Verlaufs (vgl. die Histogramme A in Abb. 40).

b) Das zweite Kriterium wurde durch die gemeinsame Betrachtung der Merkmale A8 bis 11 aufgestellt. Sie bezeichnen den Zusammenhang des Hypocon-Vorderarms mit dem labialen Protocon-Hinterarm, also eine im Sinne der Ausführungen S. 65 „primäre“ Innenbucht.

c) Ein drittes Kriterium resultiert aus der Vereinigung der Merkmale B1 und B8. Es umfaßt diejenigen Fälle, die durch einen Hypocon-Vorderarm ohne Labialabzweigungen charakterisiert sind (Histogramme B in Abb. 40).

An den unteren Prä- und Milchmolaren sind solche Strukturunterschiede nicht eindeutig festzustellen, wie die Histogramme in Abb. 39 ergeben. Dazu wurden die Merkmale P6–8, die das Vorhandensein eines gegabelten Metaconid-Hinterarms bezeichnen, zu einem einzigen Kriterium zusammengezogen.

Wie aus Abb. 40 ersichtlich ist, wurden zur Verdeutlichung der Strukturunterschiede Kriterien gewählt, die mit ihrem Schwergewicht bei den Milchmolaren auftreten. Die Verteilungen dienen jedoch ebenso zur Charakterisierung der Prämolaren, da es sich bei den betrachteten Kriterien um Alternativmerkmale handelt. Wenn also z. B. in den Histogrammen A (Abb. 40) zum Ausdruck kommt, daß ein mittlerer Quergrat zwischen den Außenhöckern vor allem an den Milchmolaren auftritt, so bedeutet dies zugleich, daß sich bei den oberen Prämolaren diejenigen Fälle häufen, in denen dieser Quergrat fehlt.

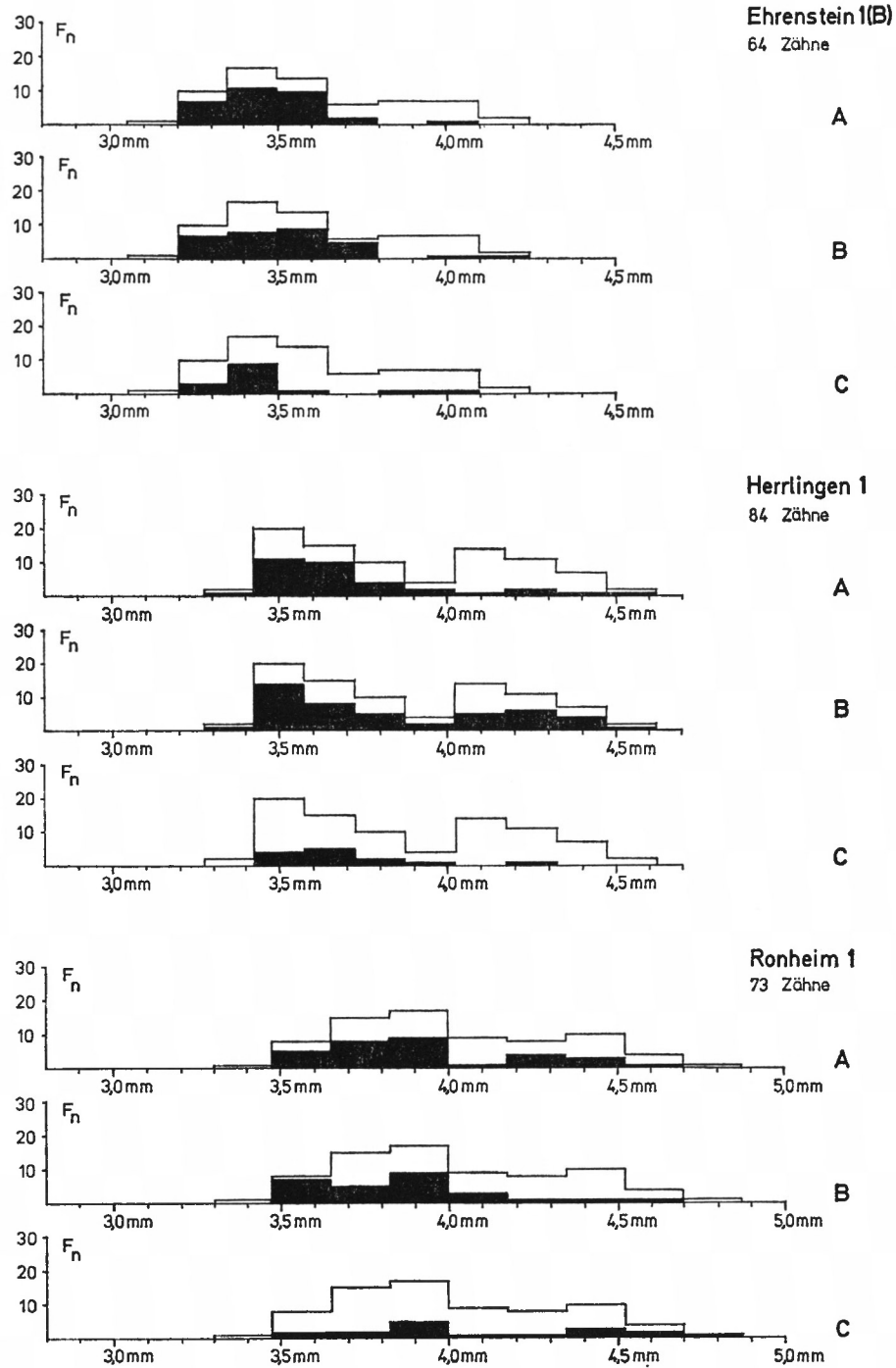


Abb. 40. Mischverteilungen aus den Zahnängen der oberen Prämolaren und Milchmolaren für die *Pseudosciurus suevicus*-Populationen von Ehrenstein 1 (B), Herrlingen 1 und Ronheim 1 (dünne Linien). Die schwarz ausgezogenen Blöcke der Verteilungen A–C geben für drei verschiedene Merkmale die numerische Häufigkeit pro Klasse der Längenverteilungen an. A: vgl. Punkt a) in III., 4.4., S. 94; B: vgl. Punkt b) in III., 4.4., S. 94; C: vgl. Punkt c) in III., 4.4., S. 94.

4.5. Strukturverschiebungen des Zahnleistenmusters beim Vergleich der Populationen untereinander

In den Abb. 41 und 42 sind die Merkmalsverteilungen der am besten belegten Populationen wiedergegeben. Die Gegenüberstellung der Faunen geschieht dabei im wesentlichen auf Grund derselben Merkmalsgruppen, die auch schon beim Vergleich der Zähne innerhalb der Kieferreihen dargestellt wurden.

Alle sechs Gruppen lassen einen Verschiebungstrend erkennen. Am deutlichsten ist er bei der Merkmalsgruppe 2a, am geringsten bei 1d zu konstatieren. Entsprechend dem Trend der Häufigkeitsverschiebung wurde versucht, die einzelnen Verteilungen einer jeden Gruppe in eine Reihenfolge zu bringen. Obwohl dies gut gelingt, ist die Rangfolge verschiedentlich unentscheidbar, nämlich dann, wenn zwei Populationen innerhalb der Umwandlungsreihe der Verteilungen im wesentlichen die gleiche Umwandlungsstufe zeigen. Dies gilt für Herrlingen 1 und Schelklingen 1 in Gruppe 1a, für Ehingen 12 und Herrlingen 1 in Gruppe 1b, für Ehingen 12 und Herrlingen 1 in Gruppe 1c, für Ehrenstein 1 (B) und Ronheim 1 sowie für Ehingen 12 und Schelklingen 1 in Gruppe 1d, außerdem für Ehingen 12 und Schelklingen 1 in Gruppe 2b.

Wie Tabelle 7 zeigt, ist der Verschiebungstrend für die verschiedenen *Pseudosciurus*-Populationen in den einzelnen Merkmalsgruppen nicht völlig synchron, aber im ganzen gesehen einheitlich. Dadurch läßt sich die Fauna von Ehrenstein 1 (A) als die Population mit dem primitivsten, die Fauna von Schelklingen 1 dagegen als die Population mit dem fortschrittlichsten Merkmalsbestand des Schmelzleistensystems bezeichnen. Die übrigen Faunen nehmen in verschiedenen Abstufungen Zwischenstellungen ein. Die Faunen von Ehingen 12 und Herrlingen 1 sind zwar in bezug auf einzelne Merkmalsgruppen verschieden einzustufen, halten aber insgesamt etwa das gleiche Entwicklungsniveau.

Tabelle 7, die ihrerseits eine graphische Zusammenfassung der in Abb. 41 und 42 zum Ausdruck kommenden Merkmalsverschiebungen bedeutet, läßt damit einen objektiven Entwicklungstrend erkennen. Eine Interpretation der Umwandlungsvorgänge im einzelnen kann jedoch nur gegeben werden, wenn es möglich ist, die Signifikanz der Merkmalsverschiebungen innerhalb der Merkmalsgruppen abzuschätzen und damit das Maß der objektiven Änderung der Größenordnung nach festzustellen. Zu diesem Zweck müßte jede der Populationen für sich durch Testverteilungen überprüft werden. Dies ist aber aus Materialgründen nur für die Fauna von Herrlingen in befriedigender Weise möglich. Wenn auch das Kontrollergebnis an Hand der Herrlinger Fauna nicht unmittelbar auf die übrigen Faunen ausgedehnt werden kann, läßt es dennoch allgemeine Aussagen über den Grad der Zuverlässigkeit der Merkmalsverteilungen zu. In Abb. 43 sind die Verteilungen verschiedener vergleichbarer Grundgesamtheiten der Herrlinger Fauna für die Merkmale der M^1 und M^2 miteinander verglichen. Es sind die Verteilungen, die sich auf Grund der Erhebungen an den Einzelzähnen ergeben haben (Abb. 41), sowie die Häufigkeitsbilder aus der Betrachtung der M^1 und M^2 des Oberkiefermaterials (Abb. 37). In die letztere Gesamtheit sind außerdem noch die Anteile der linken und rechten Zähne mit eingezeichnet.

Wie sich an der Gegenüberstellung zeigt, stimmen die Verteilungen für die Merkmalsgruppen 1a, 1b, 1c in wesentlichen Punkten überein, vor allem, wenn man ihren relativen Unterschied größenordnungsmäßig mit den in Abb. 41 wiedergegebenen Häufigkeitsverschiebungen vergleicht. Der Grad der Übereinstimmung im Verhältnis zu den dort insgesamt beobachtbaren Merkmalsverschiebungen drückt sich vor allem darin aus, daß bei Vertauschung der Verteilungen für Einzelzähne durch die Verteilungen für Kiefer die Platzordnung für Herrlingen in den genannten Merkmalsgruppen erhalten bleibt. Weniger

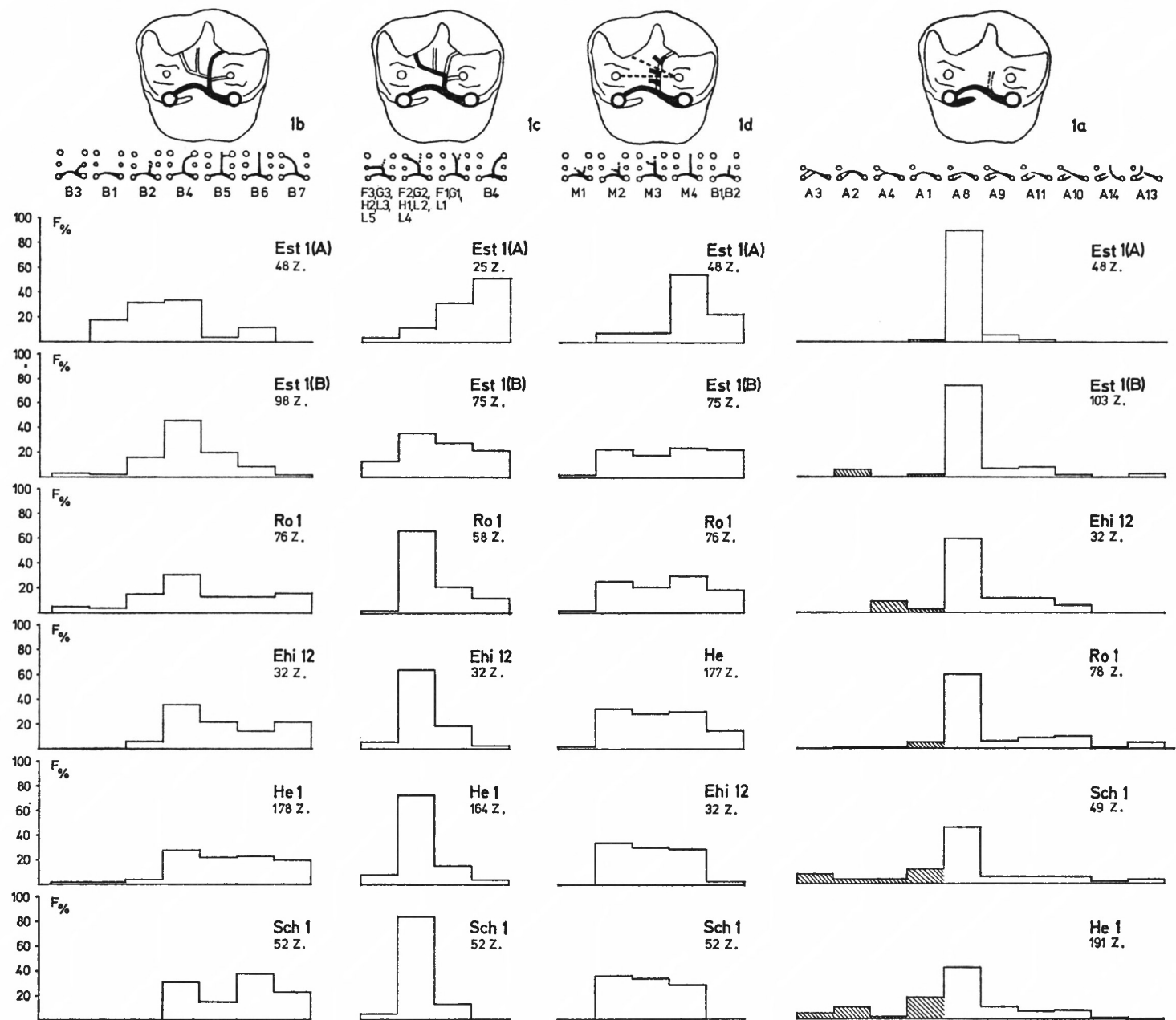


Abb. 41. Die Merkmalsverschiebungen innerhalb des Schmelzleistensystems von *Pseudosciurus*, dargestellt an den ersten und zweiten oberen Molaren. Die Verteilungen in 1a–1d entsprechen den in III., 4.2. erläuterten Merkmalsgruppen. Est 1 (A) = Ehrenstein 1 (A); Est 1 (B) = Ehrenstein 1 (B); Ehi 12 = Ehingen 12; Ro 1 = Ronheim 1; He 1 = Herrlingen 1; Sch 1 = Schelklingen 1. Ehrenstein 1 (A) zeigt die Verteilungen für *Pseudosciurus praecedens* n. sp., die übrigen Verteilungen entsprechen *Pseudosciurus suevicus*. Zu III., 4.5., S. 96f.

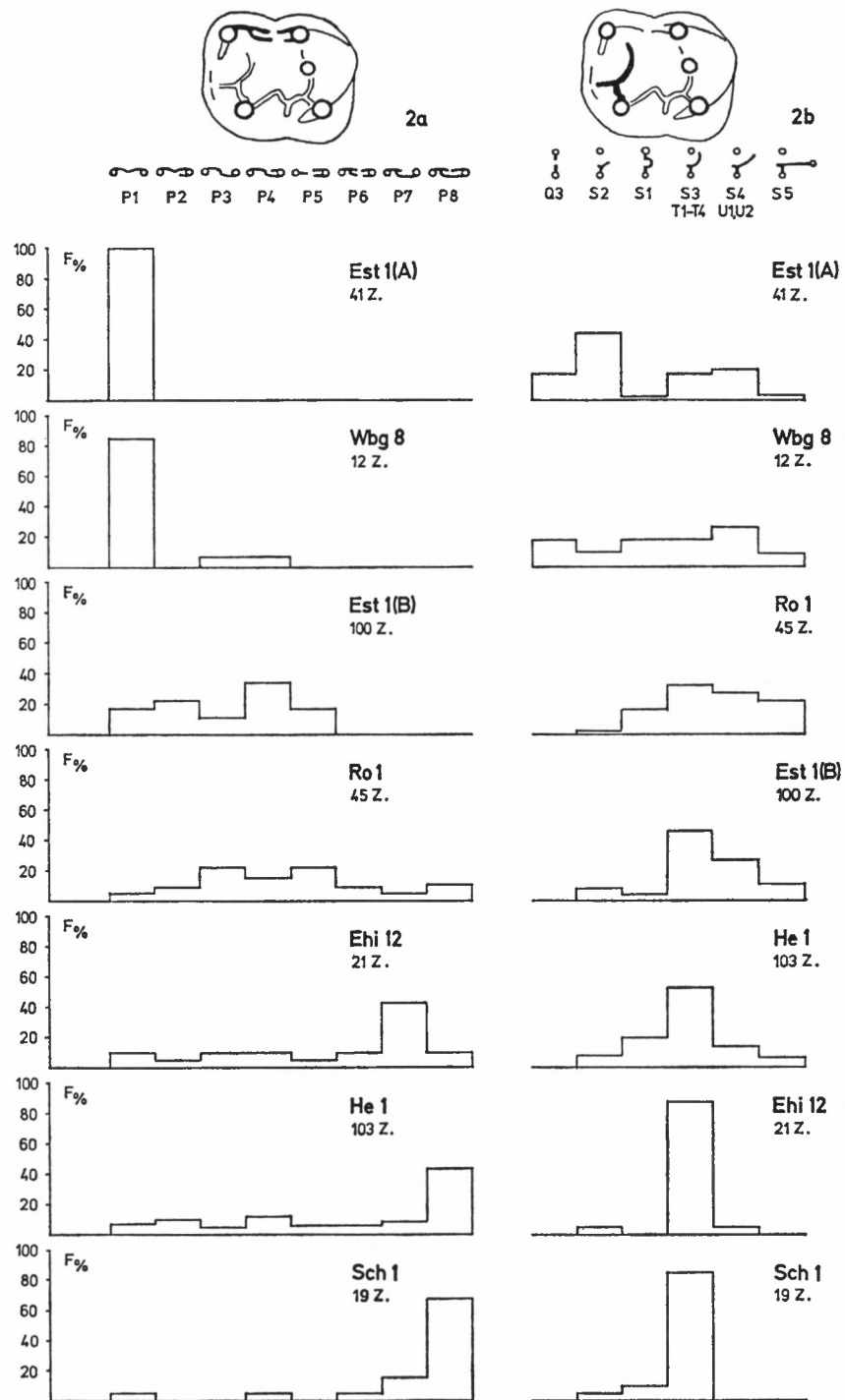


Abb. 42. Die Merkmalsverschiebungen innerhalb des Schmelzleistensystems von *Pseudosciurus*, dargestellt an den ersten und zweiten unteren Molaren. Die Verteilungen in 2a und 2b entsprechen den in III., 4.2. erläuterten Merkmalsgruppen. Zu den Abkürzungen der Fundstellen siehe Abb. 41; Wbg 8 = Weißenburg 8. Ehrenstein 1 (A) bis Weißenburg 8: *Pseudosciurus praecedens* n. sp. Ehrenstein 1 (B) bis Schelklingen 1: *Pseudosciurus suevicus*. Zu III., 4.5., S. 96f.

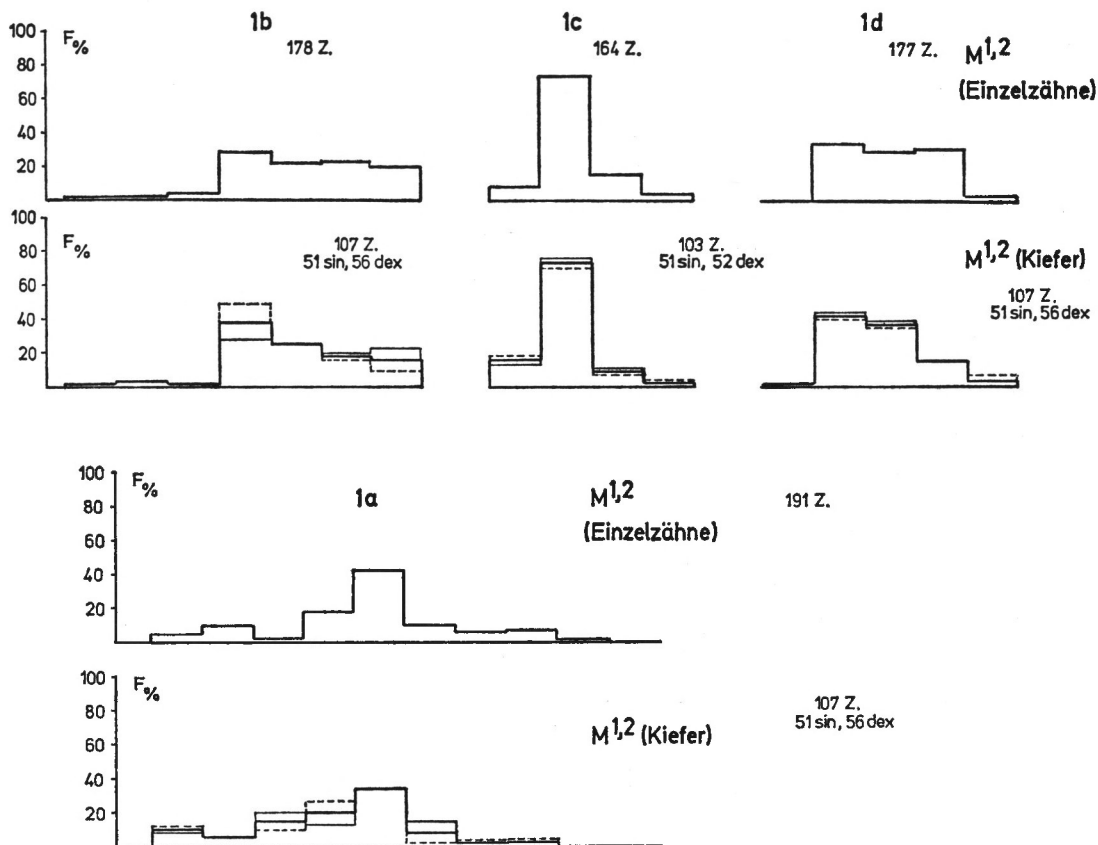


Abb. 43. Vergleich der Merkmalsverteilungen der oberen $M^{1,2}$ von *Pseudosciurus suevicus* auf der Basis verschiedener Grundgesamtheiten. Die Gruppen 1a–1d entsprechen den Merkmalen in Abb. 41. Ausgangsmaterial ist die Fauna von Herrlingen. Die Verteilungen, die sich aus der Erfassung der Einzelzähne ergeben (vgl. Herrlingen 1 in Abb. 41), sind den Histogrammen gegenübergestellt, die durch die Betrachtung von Kiefermaterial gewonnen wurden. Dabei sind die $M^{1,2}$ der Kiefer nochmals in die Teilgesamtheiten der linken Zähne (dünn gezeichnete Histogramme) und rechten Zähne (gestrichelt gezeichnete Histogramme) aufgespalten. Zu III., 4.1., S. 88.

Gemeinsamkeiten lassen in Abb. 43 die Histogramme für die Merkmalsgruppe 1d erkennen. Damit erscheint eine Interpretation für diese Gruppe nur mit Einschränkungen sinnvoll.

Auf Grund der Häufigkeitsverteilungen in Abb. 41 und 42 lassen sich drei verschiedene Grundtypen der Merkmalsänderung erkennen: Ein erster Grundtyp wird durch die Merkmalsgruppen 1b, 1c, 1d und 2b repräsentiert. Die Merkmalsverschiebungen der Histogramme sind in diesen Fällen Ausdruck der räumlichen Verlagerung von Zahnleistenstrukturen. Ein zweiter Typ der Merkmalsverschiebung wird durch die Gruppe 2a vertreten: Eine Ausgangsstruktur wird stufenweise abgeändert und durch neue Leisten ersetzt, so daß die Endstruktur mit dem Ausgangsstadium nur mehr wenig gemeinsam hat. Einen dritten Grundtyp stellt die Merkmalsgruppe 1a dar. Er zeigt das „Zerfließen“ eines anfangs nahezu monotyp ausgebildeten Merkmalsbestandes.

Erster Abwandlungstyp: Die räumliche Verlagerung von Zahnleisten.

Die Merkmalsgruppe 1b: Sie beschreibt die statistischen Verschiebungen im Verlauf und in der Ausbildung des Hauptastes. Ein Teil der Merkmale wird beginnend mit Ehrenstein 1 (A) beim Fortschreiten nach Schelklingen 1 völlig abgebaut. Es sind dies diejenigen

Tabelle 7: Die Merkmalsbestände der verschiedenen Pseudosciurus-Populationen in ihrem Verhältnis zur insgesamt beobachteten Merkmalsverschiebung, dargestellt an Hand der auf S. 89 und Abb. 41 und 42 angeführten Merkmalsgruppen.

	Ehrenstein 1(A) Merkmalsgruppen 1a, 1b, 1c, 1d, 2a, 2b	Ehrenstein 1(B) Merkmalsgruppen 1a, 1b, 1c, 1d, 2a, 2b	Konheim 1 Merkmalsgruppen 1a, 1b, 1c, 1d, 2a, 2b	Ehingen 12 Merkmalsgruppen 1a, 1b, 1c, 1d, 2a, 2b	Herrlingen 1 Merkmalsgruppen 1a, 1b, 1c, 1d, 2a, 2b	Schelklingen 1 Merkmalsgruppen 1a, 1b, 1c, 1d, 2a, 2b
Anfangskonstellation der Merkmalsverteilung	□ □ □ □ □					
1. Umwandlungsphase		□ □ □ □ □	□ □ □ □ □	□		
2. Umwandlungsphase		□ □ □ □ □	□ □ □ □ □	□		
3. Umwandlungsphase			□	□ □ □ □ □		
4. Umwandlungsphase				□ □ □ □ □	□ □ □ □ □	
5. Umwandlungsphase					□ □ □ □ □	
Endkonstellation der Merkmalsverteilung						□ □ □ □ □

Erläuterung: 1 Karo = eindeutige Zuordnung; zwei verbundene Karos = unentscheidbare Stellung zwischen zwei Zuordnungen.

Kriterien, die eine fehlende oder unvollständige Ausbildung des Hauptastes bezeichnen. Ein weiterer Trend äußert sich in der Abnahme des Hauptastverlaufs zum Metacon sowie in einer Zunahme der Hauptastverbindung zum Paraconus.

Die Merkmalsgruppe 1c: Sie charakterisiert das Verhalten der vorderen Randleiste des Hauptast-Verzweigungssystems. Dabei wird in denjenigen Fällen, in denen der Hauptast keine Anteriorabzweigung aufweist, die vordere Randleiste mit dem Hauptast identisch (vgl. dazu Punkt III., 3.3., S. 81). Insofern besteht ein Zusammenhang zwischen den Gruppen 1b und 1c. Die Ausgangsverteilung von Ehrenstein 1 (A) zeigt einen Schwerpunkt für das Kriterium der zum Metacon laufenden vorderen Randleiste. Dieses Merkmal wird im Lauf der dokumentierten Entwicklung völlig ausgemerzt. Statt dessen bildet sich bereits frühzeitig ein neuer Schwerpunkt heraus. Er betrifft das Merkmal der zum Paracon vordringenden Randleiste. Es ist dies ein ähnlicher Trend wie bei der vorigen Merkmalsgruppe. Er bringt zum Ausdruck, daß der Hauptast und die vordere Randleiste sich nicht unabhängig voneinander bewegen.

Die Merkmalsgruppe 1d: Sie betrifft die Verzweigungshöhe der vorderen Randleiste. In diese Verteilungen wurde ein Kriterium mit aufgenommen, welches bereits in der Gruppe 1b in etwas anderer Form vertreten war, und zwar das Merkmal für die unvollständige Ausbildung des Hauptastes. Es wird hier nochmals gebracht, um die Abschätzung der Verzweigungshäufigkeiten zu ermöglichen. Der ursprüngliche Merkmalsbestand von Ehrenstein 1 (A) läßt allenfalls eine Betonung des langen unverzweigten Hauptastes erkennen. Dieses Bild wird in eine Konfiguration umgewandelt, in welcher die drei Hauptmerkmale, also die geringere, die vorgerückte und die über die Verbindungslinie der Außenhöcker hinausgerückte Verzweigungshöhe im wesentlichen gleichberechtigt vorkommen. Aus den Verteilungen von Ehrenstein 1 (B) bis Schelklingen 1 läßt sich dabei schwerlich eine Gesetzmäßigkeit herauslesen. Die Unverbindlichkeit der Variation wird auch durch die Gegenüberstellung der Partialverteilungen der Fauna von Herrlingen in Abb. 43 bestätigt.

Die Merkmalsgruppe 2b: In der Ausgangsverteilung von Ehrenstein 1 (A) und auch noch in dem Häufigkeitsbild von Weißenburg 8 spielen die verschiedenen Merkmale im wesentlichen eine gleichberechtigte Rolle. Interessant ist die anfängliche Beteiligung auch

eines Merkmals, welches als Reminiszenz eines ehemals vorhandenen Vorjoches verstanden werden muß (Q3). Dieses Kriterium geht im folgenden völlig verloren. Im gleichen Zuge tritt eine andere Struktur mehr und mehr in den Vordergrund. Sie ist dadurch charakterisiert, daß der Hinterast des Protoconid-Innensporns in einem kurzen Bogen den Hinterabhang des Metaconidhügels erreicht (S3 und T1–T4). In den Verteilungen von Ehingen 12 und Schelklingen 1 ist diese Konstellation weitaus dominierend geworden.

Zweiter Abwandlungstyp: Das Verschwinden alter und Erscheinen neuer Strukturen.

Die Merkmalsgruppe 2a: Sie behandelt die Leistenstrukturen zwischen den Innenhöckern der unteren Molaren und zeigt die prägnanteste Häufigkeitsverschiebung. Der anfangs monotype Merkmalsbestand entspricht einer einfachen Gratverbindung der Innenhöcker. Im Laufe der Entwicklung treten zusätzliche Leisten auf, erstmals bei Weißenburg 8. In der Population von Ehrenstein 1 (B) bestimmen sie das Bild bereits maßgeblich, während das Ursprungsmerkmal bereits stark zurückgedrängt ist. Mit der Population Ronheim 1 treten weitere Merkmale neu auf. Sie stehen für die Gabelung des Metaconid-Hinterarms und dessen Kombination mit anderen Leisten. In der weiteren Entwicklung wird das Merkmal P8 der verdoppelten Gratverbindung zwischen den Innenhöckern prägnant herausgearbeitet. Es kann innerhalb der Fauna von Schelklingen 1 wiederum fast als monotyp angesehen werden. Das Ausgangsmerkmal ist dagegen so gut wie verschwunden.

Dritter Abwandlungstyp: Das „Zerfließen“ eines Merkmalsbestandes.

Die Merkmalsgruppe 1a: Sie behandelt die Beziehungen des verlängerten Hypocon-Vorderarms zum Protoconus und Protoconulus sowie zu den beiden Protocon-Hinterarmen. Die Ausgangsverteilung ist praktisch als monotyp zu bezeichnen (siehe Abb. 41, Merkmalsgruppe 1a). Die dominierende Struktur entspricht der Verbindung des Hypocon-Vorderarmes mit dem labialen Protocon-Hinterarm. Dieses Merkmal büßt seine Vorherrschaft infolge einer allgemeinen Zunahme der Variabilität im Bereich der Innenhöcker mehr und mehr ein. Auf dem rechten Flügel der Verteilung wurden diejenigen Merkmale aufgereiht, die im wesentlichen eine weitere Aberration des Hypocon-Vorderarmes bedeuten. Auf dem linken Flügel sind die Merkmale angeordnet, die das Zustandekommen einer Verbindung zwischen dem Hypocon-Vorderarm und dem lingualen Protocon-Hinterarm in mehreren Variationen bezeichnen. Die Entwicklung der Häufigkeitsverteilungen zeigt die stufenweise Auflösung einer anfangs nahezu konstant auftretenden Kronenstruktur.

IV. PHYLOGENIE

Vorbemerkung: Dank der zahlreichen Funde zu *Pseudosciurus* und *Suevosciurus* läßt sich ihre Entwicklung zumindest innerhalb eines gewissen Zeitabschnitts im Detail verfolgen. Dies soll in den folgenden Punkten 1 und 2 geschehen. Die weniger gut dokumentierten Gattungen *Sciuroides* und *Treposciurus* nov. gen. können dagegen nur innerhalb der phylogenetischen Betrachtung der gesamten Familie in Punkt 3 behandelt werden.

1. Die Gebißentwicklung von *Pseudosciurus*

1.1. Phylogenetische Größenzunahme

Bereits DEHM (1937, S. 272) konnte beim Vergleich von Kiefermaterialien verschieden-altriger Fundstellen eine phylogenetisch zu deutende Größenzunahme für *Pseudosciurus suevicus* feststellen. Dieses Ergebnis wird durch die Untersuchungen am vorliegenden Material bestätigt und behält seine Gültigkeit, wie sich erweist, ebenfalls für die Vorläuferspezies *Pseudosciurus praecedens* n. sp. Um den Größenvergleich auch auf Fundstellen ausdehnen zu können, die keine Kiefer geliefert haben, wurde hier von Einzelzähnen ausgegangen. In Abb. 44 sind der Übersichtlichkeit halber nur die Mittelwerte der oberen und unteren ersten und zweiten Molaren dargestellt. Die Zulässigkeit, die ersten und zweiten Molaren zusammen zu betrachten, wurde bereits auf S. 87 erörtert und kann auch aus ihren überlagerten Größenverteilungen in Abb. 35 unmittelbar abgelesen werden.

Für die Fundstellen Ehrenstein 1 (A) (SCHMIDT 1969), Weißenburg 8 (FAHLBUSCH & SCHMIDT 1969), Ehrenstein 1 (B) (SCHMIDT 1969) und Schelklingen 1 (MAYR & SCHINDLMAYR 1967) ist auf Grund ihrer Begleitfaunen eine Altersfolge vom älteren zum jüngeren in der angeführten Reihenfolge erwiesen. Dieselbe Sukzession der Fundstellen findet sich in den Längen-Breiten-Diagrammen der *Pseudosciurus*-Faunen wieder (Abb. 44), und zwar in Form einer Größenstufung von kleineren zu größeren Mittelwerten. Dies kann als Nachweis für die phylogenetische Ursache der Größenunterschiede bei *Pseudosciurus* gelten. Die Diagramme leisten somit zumindest für erheblichere durchschnittliche Dimensionsunterschiede eine zeitliche Ordnung der Populationen. Dagegen ist aus ihnen nicht zu entnehmen, wie hoch die Schwankungen zu veranschlagen sind, die auf primäre Größenunterschiede gleichaltriger Populationen oder gar auf die Existenz von Lokalvarietäten zurückgehen. Damit können geringe Größendifferenzen nicht mit Sicherheit gedeutet werden. Dies gilt vor allem für die Mittelwerte, welche sich im Bereich um Ehrenstein 1 (B) relativ dicht zusammenscharen. Eine genauere Einordnung dieser Fundstellen kann bestenfalls durch morphologische Gesichtspunkte erreicht werden.

1.2. Die Entwicklungsstadien der Kronenmorphologie

Die mit Ehrenstein 1 (A) einsetzende lückenlose Dokumentation der *Pseudosciurus*-Linie bis zu ihrem Erlöschen läßt neben der bereits behandelten Größenzunahme auch eine allmähliche morphologische Umbildung des Gebisses erkennen. Dabei sind die Veränderungen

zwischen zwei benachbarten Entwicklungsstadien zum Teil nur gering. Sie treten aber sehr deutlich in Erscheinung, wenn man die Artumwandlung von *Pseudosciurus praecedens* n. sp. nach *Pseudosciurus suevicus* in ihrer gesamten Dauer überblickt. Neben einer allgemeinen Beschreibung der Veränderungen läßt sich die Entwicklung außerdem nach charakteristischen Stadien und den dazugehörigen Faunen geordnet tabellarisch darstellen (Tab. 8, 2. Spalte).

Im Oberkiefergebiß lassen sich Veränderungen an zahlreichen Kronenelementen verfolgen:

a) Der Kronenumriß: Der Zahnumriß der Ausgangsform hat durchschnittlich quadratischen Umriß mit etwa gleich gut gerundeten Innen- und Außenecken. Im Laufe der Entwicklung verlieren die Außenecken ihre Rundung. Die labiale Kronenwand, die zunächst gerade oder wenig nach außen geschwungen verlief, erhält in der Mitte einen Knick. Bei der terminalen Form von *Pseudosciurus suevicus* ist dieser Knick durch Einbuchtungen der Zahnwand im Bereich der Labialabhänge der Außenhügel noch weiter betont (Taf. 1, Fig. 1). Eine weitere graduelle Veränderung macht sich in dem Übergang des ursprünglich vorwiegend quadratischen Zahnumrisses zur trapezförmigen Gestalt bemerkbar, außerdem in der Verschiebung des Längen-Breiten-Verhältnisses zugunsten der Zahnbreite (vgl. auch das Diagramm der Längen-Breiten-Mittelwerte in Abb. 44 oben).

b) Die Wölbung der Paracon- und Metaconaußenwände: Bei *Pseudosciurus praecedens* n. sp. sind die Labialwände beider Außenhügel deutlich konvex gewölbt. In der weiteren Entwicklung verlieren die Außenwände ihre Rundung, werden eben und dann schließlich immer mehr konkav eingesenkt. Dabei eilt stets der Paraconus dem Metaconus in der Veränderung deutlich voraus. Insgesamt tritt diese Entwicklung auch am P⁴ früher auf als an den ersten und zweiten Molaren und bei diesen wiederum früher als am letzten Molar.

c) Das Außen- und Innenzingulum: Die Maxillarzähne besitzen im Unteroligozän, abgesehen von dem vorderen und hinteren Randsaum, nur in der Mitte der äußeren Zahnwand ein kurzes Zingulum. Es dringt zunächst nicht weiter vor als bis zu den Labialabhängen der Außenhügel. Etwa mit dem Ende des Unteroligozäns dringt das Außenzingulum bis zum Vorder- bzw. Schlußzingulum vor und verbindet sich mit diesem, wie dies bei Bernloch 1 (A) und Ehrenstein 1 (B) beobachtet werden kann (Taf. 1, Fig. 2). Bei fortschreitender Entwicklung der *Pseudosciurus*-Linie wird das Außenzingulum auf den Labialabhängen der Außenhügel meist wieder reduziert und durch eine Einbuchtung der Zahnwand an den entsprechenden Stellen ersetzt (vgl. a). Bei den terminalen *Pseudosciurus*-Faunen, wie Herrlingen 1, Ronheim 1 und Schelklingen 1, findet sich häufig als Abschluß der Innensynklinale noch ein niedriges Innenzingulum. Es ist stets am P⁴ deutlicher als an den Molaren.

d) Das Mesostyl bzw. die Gratschleife zwischen den Außenhügeln: *Pseudosciurus praecedens* besitzt zwischen den Außenhügeln in den überwiegenden Fällen noch eine regelrechte Mesostylknospe und stimmt damit in diesem Punkt mit allen übrigen Pseudosciuriden überein. Das Mesostyl sitzt auf dem äußeren Randzingulum auf und hat mehr oder weniger deutliche Verbindung mit den Außenhügeln. Bereits in dem Frühstadium von *Pseudosciurus suevicus*, welches die Fauna von Möhren 6 repräsentiert, ist das Mesostyl meist durch einen nach außen gerichteten, spitz gewinkelten Gratzacken ersetzt, der sich seinerseits mit der Paracon-Hinterkante und der Metacon-Vorderkante verbindet. Im Laufe der weiteren Entwicklung wandelt sich der spitze Gratzack in eine breiter werdende U-förmige Gratschleife um. Im höheren Unteroligozän wird das Mesostyl bereits nahezu völlig verdrängt und tritt nur noch ganz sporadisch auf (Abb. 3a, S. 17). Im Mitteloligozän ist es stets durch die jüngere Struktur ersetzt.

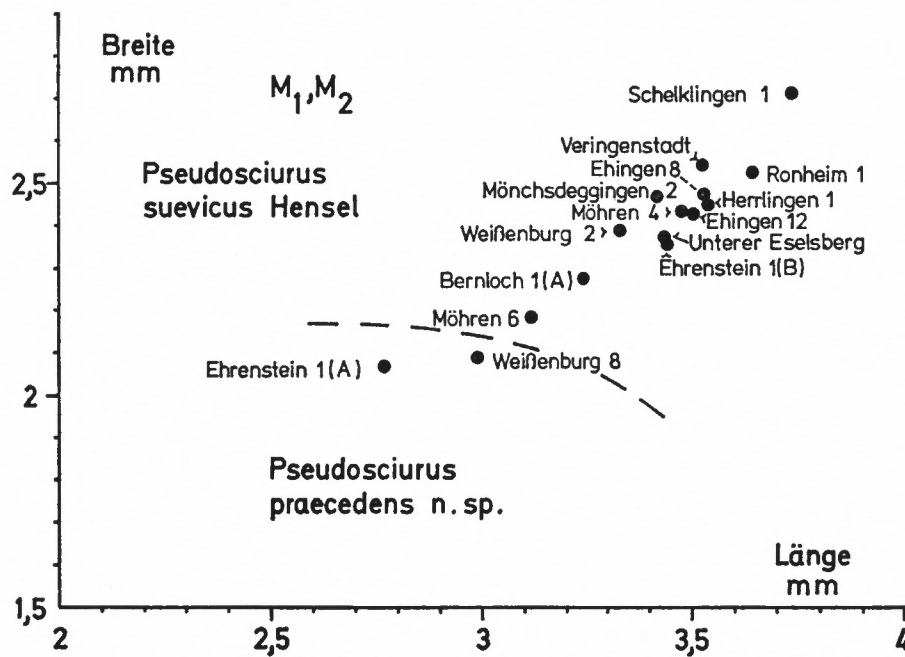
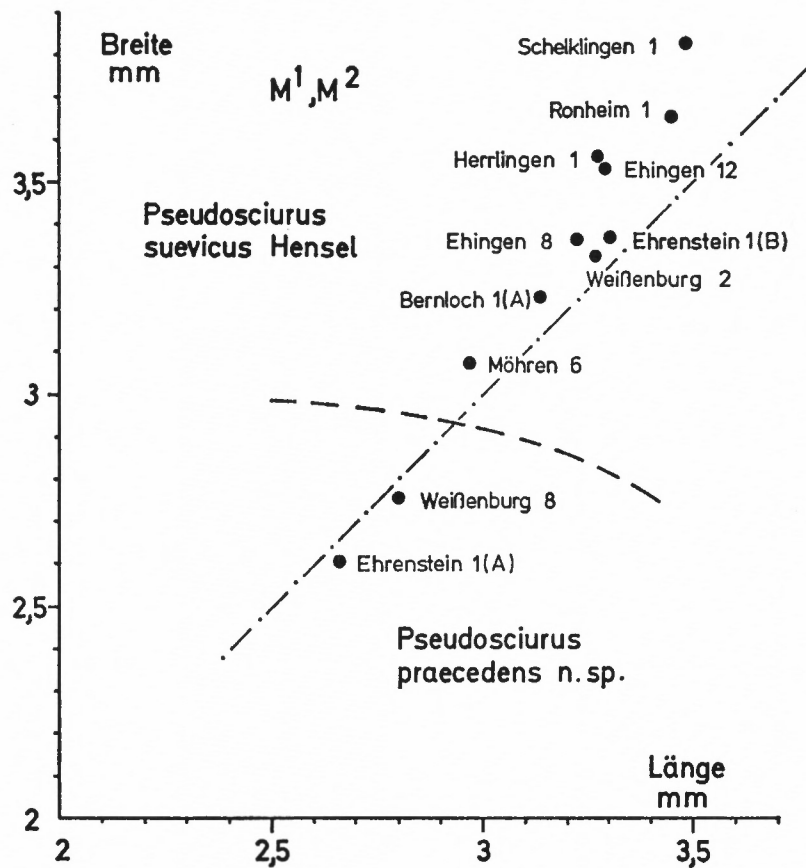


Abb. 44. Die Längen-Breiten-Mittelwerte für die wichtigsten Fundpunkte von *Pseudosciurus suevicus* und *Pseudosciurus praecedens* n. sp. (siehe auch die Darstellung der Punktverteilungen für *Pseudosciurus* in Abb. 8, S. 27). Die gestrichelte Linie in den beiden Diagrammen markiert die Artgrenze zwischen *Pseudosciurus suevicus* und *Pseudosciurus praecedens* n. sp. Zu IV., 1.1., S. 102.

Außer den angeführten Veränderungen ist in den Oberkieferzähnen eine allmähliche Relieferhöhung zu verzeichnen. Sie macht sich in einer weiteren Zuspitzung der Haupt- hül und ebenso der anfangs niederen und gerundeten Zwischenhöcker bemerkbar. Die Höckerkanten und Schmelzleisten nehmen ebenfalls an Höhe zu.

Gleichfalls charakteristisch ist im Verlauf der *Pseudosciurus*-Entwicklung die Veränderung an den Unterkieferzähnen:

a) Das Nachjoch und der hintere Zwischenhöcker: Die primitivste dokumentierte *Pseudosciurus*-Form besitzt an allen Zähnen des Unterkiefers ein gerade gestrecktes, schmales Nachjoch. Im Zuge der weiteren Entwicklung taucht eine kleine höckerartige Verstärkung des Nachjochs zuerst am Prämolaren und Milchmolaren auf, dann am ersten Molar, später am zweiten, und nach und nach auch am dritten Molar. Der Zwischenhöcker wird zunehmend kräftiger und drängt das ursprüngliche Nachjoch zurück, bis es bei den terminalen *Pseudosciurus*-Faunen restlos verschwunden ist. Bei den jüngsten Formen (Herrlingen 1, Ronheim 1, Schelklingen 1) geht der Zwischenhöcker am M_3 wiederum verloren. Es findet sich an diesen Zähnen nur mehr eine ebene, gerunzelte Schmelzfläche zwischen den Hinterhügeln.

b) Der Längsgrat: Er ist anfangs im wesentlichen gerade gestreckt. An den Molaren wird er im Laufe der weiteren Entwicklung mehrfach gewinkelt, während er beim Prä- und Milchmolaren seine ursprüngliche Gestalt beibehält.

c) Die Längsgrat-Nachjoch-Beziehung: An den Mandibularzähnen der jüngsten *Pseudosciurus suevicus*-Faunen trifft der Längsgrat – scheinbar entsprechend den Verhältnissen bei *Suevosciurus* – das Hypoconid. Die Betrachtung der Gesamtentwicklung erweist jedoch das sekundäre Zustandekommen dieser Struktur. Bei der Ausgangsform von Ehrenstein 1 (A) trifft der Längsgrat das Nachjoch an einem vom Hypoconid abgerückten Punkt, wie dies für alle *Pseudosciuriden*, ausgenommen *Suevosciurus* und verschiedene, noch unentschiedene *Protadelomys*-Arten, charakteristisch ist. Gleichzeitig mit der zunehmenden Herausbildung des Zwischenhöckers auf dem Nachjoch wird dieses mehr und mehr reduziert; und zwar zuerst das zwischen dem Entoconid und dem Zwischenhöcker befindliche Stück. Übrig bleibt das Teilstück zwischen dem Hypoconid und dem Zwischenhöcker. Dieses knickt an der Verbindungsstelle mit dem Längsgrat deutlich nach vorn durch. Mit der Annäherung an das Endstadium der *Pseudosciurus*-Entwicklung wird das Reststück des Nachjochs, welches sich zwischen dem Verbindungspunkt mit dem Längsgrat und dem Zwischenhöcker befand, ebenfalls reduziert. Es verbleibt dann als letztes Relikt des Nachjochs nur mehr ein kurzer, vom Hypoconid ausgehender Gratabschnitt. Er wird ganz in den Längsgrat integriert und tritt somit als Restelement des anfänglichen Nachjochs nicht mehr in Erscheinung.

Ebenso wie an den oberen Molaren ist auch an den unteren im Laufe der Umwandlung von *Pseudosciurus praecedens* n. sp. nach *Pseudosciurus suevicus* eine Zunahme der Höckerhöhe, eine Verschärfung der Grate und eine weitere Verdeutlichung der Schmelzleisten zu verzeichnen. Im Zuge dieser Umwandlung wird der anfangs bugförmige Vorderabhang des Hypoconids ebenfalls kantenartig zugeschärft.

1.3. Die Merkmalsverschiebungen innerhalb des Zahnleistensystems

Ebenso wie der Zahnumriß und die Gestalt der Höcker bei *Pseudosciurus* einem phylogenetischen Wandel unterliegen, sind auch in der Ausbildung des Schmelzleistensystems deutliche Veränderungen erkennbar. Dabei können zwei gegenläufige Entwicklungsten-

denzen unterschieden werden, die bei der Veränderung der Leistenmuster gleichermaßen von Bedeutung sind.

Ein erster Trend führt konstruktiv zur Herausbildung neuer Leisten. Er bewirkt unter anderem, daß die bei den primitiven *Pseudosciurus*-Zähnen noch sehr zahlreich auftretenden Schmelzkörnchen und Körnchenreihen in der weiteren Entwicklung zu geschlossenen Grätchen zusammengeschmolzen werden. Damit verbunden ist ein Zunehmen der Leistenzahl und der Häufigkeit von Leistenverzweigungen. Durch die besondere Art des Aufnahmeverfahrens (vgl. Punkt III., 3.5.), bei dem unterbrochene und perlschnurartige Gratstrukturen nicht als vollwertige Leisten, sondern als blinde Ausläufer registriert wurden, geht dieser Trend unmittelbar in die Verteilungsbilder verschiedener Merkmalsgruppen ein. Dies gilt für die Gruppen 1 b, 1 c, 1 d. Es finden sich hier bei der primitiven *Pseudosciurus*-Population von Ehrenstein 1 (A) Maxima für das Fehlen bzw. die unvollständige Ausbildung des Hauptastes (Gruppe 1 b) sowie für das Fehlen von Verzweigungen am Hauptast (Gruppen 1 c, 1 d). Darunter befinden sich vornehmlich alle diejenigen Fälle, in welchen der Hauptast bzw. seine Verzweigungen zwar vorhanden, aber ein- oder mehrmals unterbrochen sind.

Ein zweiter Trend führt zur allmählichen Zerstörung von anfänglich konstanten Kronenstrukturen. Er drückt sich darin aus, daß anfänglich bauplanbestimmende Elemente zunehmend in das unstetig variierende Schmelzleistennetz integriert werden. Ein besonders gutes Beispiel hierfür ist die Entwicklung der Innenhügelverbindung an den oberen Zähnen (Merkmalsgruppe 1 a in Abb. 41).

Wie bereits in Punkt III., 4.5. ausgeführt, lassen die Schmelzleisten in verschiedenen Kronenbereichen entwicklungsbedingte Veränderungen erkennen. Besonders aufschlußreich sind dabei die Vorgänge im Bereich der Innenhügelverbindung der oberen und unteren Zähne sowie die Abwandlung des Hauptastsystems:

Die primäre, einfache Innenhügelverbindung an den unteren M_1 und M_2 über den Metaconid-Hinterarm und den Entoconid-Vorderarm erfährt eine allmähliche Veränderung durch neu hinzutretende Leisten (Merkmalsgruppe 2 a). Von besonderer Bedeutung ist in diesem Zusammenhang die Gabelung des Metaconid-Hinterarms (in Abb. 42 repräsentiert durch die Merkmale P6–8), da sie relativ plötzlich als neue Struktur auftritt und zugleich eine gewisse Stabilität erlangt. Wie in Tab. 8, S. 124 gezeigt wird, läßt sich die Struktur als stratigraphische Marke verwenden.

Aufschlußreich ist ferner die Entwicklung der Innenhügelverbindung an den oberen M^1 und M^2 . Wie an den Häufigkeitsverteilungen der Merkmalsgruppe 1 a (Abb. 41) abgelesen werden kann, wird die Gratverbindung zwischen den Innenhöckern sowohl über den lingualen Protocon-Hinterarm (Merkmale A1, A4) als auch über die labiale Protocon-Hinterkante (A8, A9), in anderen Fällen sogar über beide zugleich geschlossen (A2, A3). Geht man von der Theorie STEHLINS & SCHAUBS aus, daß die Innenhügelverbindung über den lingualen Protocon-Hinterarm als die primäre Ausgangskonstellation, die Verbindung über den labialen Protocon-Hinterarm dagegen als Neubildung zu betrachten sei, dann müßte im Laufe der Entwicklung ein Abnehmen der „primären“ Gratverbindung und ein Zunehmen der neuen, weiter in die Krone verschobenen Struktur erwartet werden. Wie die Abwandlung der Merkmalsverteilungen zeigt, ist jedoch das Gegenteil der Fall. Die Verbindung der Innenhügel über den weiter kronenwärts gelegenen Protocon-Hinterarm erweist sich nämlich als die anfangs praktisch ausschließlich verwirklichte, und damit primitivere Struktur. Die Verbindung über den lingualen Protocon-Hinterarm kommt dagegen sekundär infolge der zunehmenden Zerstörung der Ausgangsstruktur als eine von vielen Möglichkeiten zustande. Sie ist von gleichem untergeordnetem Rang wie die Fälle,

in denen die Innenhügelverbindung überhaupt unterbrochen wird (A 10, A 11, A 13, A 14). Daß der von STEHLIN & SCHAUB als Relikt der „primären“ Innenhöckerverbindung angesehene linguale Protocon-Hinterarm in Wirklichkeit eine sekundäre Bildung darstellt und im Zuge der Herausbildung und Zuschärfung der Kanten aus dem Hinterabhang des Protoconus hervorgegangen ist, wurde bereits bei der Widerlegung der Theorie auf S. 65 f. gezeigt.

Besonderes Interesse verdient auch das Verhalten des Hauptastes im Laufe der dokumentierten *Pseudosciurus*-Entwicklung. Die Merkmalsgruppe 1b in Abb. 41 erweist, daß die Verbindung des Hauptastes mit dem Metacon zunächst dominiert, um dann zugunsten anderer Verbindungsmöglichkeiten in ihrer Häufigkeit abzunehmen. Die in der Population von Ehrenstein 1 (A) häufig fehlende oder unvollkommene Hauptaststruktur wurde in ihrer Bedeutung bereits auf S. 106 erkannt. Das ursprüngliche Vorwiegen des Hauptastverlaufs zum Metacon bei *Pseudosciurus* deutet auf seine Homologie mit der entsprechenden Gratstruktur bei den Gattungen *Adelomys* und *Paradelomys* hin (II., 5.2.4., S. 70).

Ebenfalls von Bedeutung ist die Leistenbrücke zwischen der Innenhügelverbindung und dem Protoconulus. Auf die Darstellung ihrer Häufigkeitsänderung im Laufe der Entwicklung mußte leider verzichtet werden. Da die Struktur bei den fortgeschrittenen *Pseudosciurus*-Populationen alle Übergänge zwischen kräftiger Ausbildung, blassesten Andeutungen und völligem Fehlen zeigt, kann sie nicht durchweg zahlenmäßig erfaßt werden. Dennoch läßt sich ein Wandel dieser Struktur objektiv konstatieren: Bei der primitivsten belegten *Pseudosciurus*-Fauna von Ehrenstein 1 (A) ist diese Verbindungsbrücke obligatorisch ausgebildet. Bei *Pseudosciurus suevicus* fehlt sie dagegen häufig, ist weniger prägnant oder sehr untergeordnet. Ebenso wie beim Hauptast handelt es sich hier um eine Struktur, die bei *Adelomys* und *Paradelomys* in homologer Weise, wenn auch viel markanter, ausgebildet ist.

1.4. Die Deutung der Strukturänderungen im Laufe der *Pseudosciurus*-Entwicklung

Die Umwandlung der Kronenmorphologie und die Veränderung der Schmelzleistenstrukturen bei *Pseudosciurus* können in einem Zusammenhang gesehen werden. Sie haben ihre gemeinsame Ursache in der allmählichen Umorientierung der Kaugewohnheit von einer ursprünglich mahlenden zu einer seitlich reibenden Bewegungsweise (siehe Teil VI). Im Zuge dieser Umorientierung veränderte sich auch die Bedeutung der verschiedenen Kronenelemente, nämlich ihr Beitrag zur Zerkleinerungsleistung des Gebisses. Mit Beginn der dokumentierten *Pseudosciurus*-Entwicklung, also mit dem Anfang des Unteroligozäns, war diese Umorientierung schon im Gange. Sie führte zur Verschärfung der Vorder- und Hinterkanten der Haupthügel sowie zur Herausbildung eines sekundären Protocon-Hinterarms aus dem Protocon-Hinterabhang. Auch die zunehmende Einsenkung der labialen Außenhöckerabhänge, die dem Gebiß von *Pseudosciurus* eine „selenodonte“ Ausprägung verlieh, ist hier zu nennen. Das Mesoconid und das Mesostyl, die der ungehinderten seitlichen Bewegung im Wege standen, wurden in kauwirksame Gratschleifen umgewandelt. Das hintere Querjoch an den unteren Zähnen verblaßte und an seiner Stelle bildete sich ein stattlicher Zwischenhügel aus. Auch für das Schmelzleistensystem blieb die Umorientierung der Kaubewegung nicht ohne Folgen. Um die Reibfunktion im Kronenmittelfeld zu verbessern, erhöhte sich das Relief der Schmelzgrate; zugleich wurde ihre Zahl vermehrt. Auch die Verdoppelung des Protoconid-Hinterarms, respektive der Metaconid-Entoconid-Gratverbindung bei den terminalen *Pseudosciurus*-Zähnen, muß in diesem Zu-

sammenhang gesehen werden. Möglicherweise ist auch die in verschiedenen Kronenbereichen sich geltend machende Variabilität anfangs unveränderlicher Elemente, wie dies z. B. an der Innenhügel-Verbindung der Maxillarzähne sichtbar wird, als eine Begleitscheinung der allgemeinen Umstrukturierung zu betrachten. Die Vorgänge im Gebiß von *Pseudosciurus* lassen mittelbar auch auf entsprechende Veränderungen in der Lebensweise schließen, worauf in Teil VI. weiter eingegangen werden soll.

2. Die phylogenetische Deutung der *Suevosciurus*-Funde

Um Gesetzmäßigkeiten in der Beziehung der *Suevosciurus*-Faunen zueinander feststellen zu können, erscheint es zweckmäßig, aus den Diagrammen von Abb. 20 die besser belegten weiter zu verfolgen. Dies geschieht im folgenden für die oberen ersten und zweiten Molaren. In Abb. 45 zeigen die Längen-Breiten-Diagramme von Weißenburg 8 bis Ronheim 1 und Schelklingen 1 die Punktverteilungen für die Arten *Suevosciurus fraasi* (MAJOR) und *Suevosciurus ehingensis* DEHM. In dem ersten Diagramm sind die Verteilungen von Ehrenstein 1 (A) und Ehrenstein 1 (B) zusammengenommen. Dabei ist die Selbständigkeit von *Suevosciurus minimus* (MAJOR) aus Ehrenstein 1 (A) gegenüber der Verteilung von *Suevosciurus fraasi* aus Ehrenstein 1 (B) gut zu erkennen. In dem letzten Diagramm der Abb. 45 findet sich nur mehr *Suevosciurus ehingensis*, während der sonst meist sogar etwas häufigere *Suevosciurus fraasi* gänzlich fehlt. Die Diagramme sind nach der zeitlichen Ordnung der Faunen aufgereiht, die sich aus der Größenentwicklung von *Pseudosciurus* ergab. Dabei zeigt sich auch für die *Suevosciurus*-Arten eine Tendenz der Größenzunahme. Während sich die Breitenverteilung der ältesten *Suevosciurus fraasi*-Fauna von Weißenburg 8 um 1,5 mm bewegt, schwanken die Ronheimer und die Herrlinger Fauna um 1,8 mm. Der Zahn von Schelklingen 1 erreicht sogar 2 mm. Ebenso läßt sich eine Zunahme der Abmessungen bei *Suevosciurus ehingensis* feststellen. Während sich die Zähne von Weißenburg 8 bis Weißenburg 2 noch um 2 mm bewegen, schwankt die *ehingensis*-Fauna von Ehrenstein 1 (B) um 2,3 mm, die Faunen von Ehingen 12, Herrlingen 1, Ronheim 1 und Schelklingen 1 dagegen bereits um 2,5 mm. Eine nochmalige Größenzunahme zeichnet sich dann bei Ehingen 1, Bernloch 1 (B) und Burgmagerbein 2 ab.

Die Lage der *Suevosciurus minimus*-Verteilung von Ehrenstein 1 (A) legt angesichts der generellen morphologischen Übereinstimmung nahe, diese Form als unmittelbaren Vorläufer von *Suevosciurus fraasi* anzusehen. Erstmals in Weißenburg 8 taucht der etwas größere *Suevosciurus ehingensis* auf. Seine mit den beiden anderen Arten übereinstimmende Morphologie läßt nur den Schluß zu, daß er sich von der *minimus-fraasi*-Linie abgespalten hat.

Suevosciurus minimus ist erstmals aus dem Obereozän von Mormont-Eclépens bekannt. Er findet sich etwas später im tiefen Unteroligozän von Ehrenstein 1 (A). Diese Entwicklungslinie setzt sich dann unter der Artbezeichnung *Suevosciurus fraasi* bis ins mittlere Mitteloligozän fort (vgl. Teil V., S. 121 Stratigraphie), wo sie letztmals in Schelklingen 1 nachgewiesen ist. Der erstmals im mittleren Unteroligozän von Weißenburg 8 erscheinende *Suevosciurus ehingensis* dauert dagegen etwas länger an. Er findet sich auch noch in den jüngeren Fundstellen Ehingen 1, Bernloch 1 (B) und Burgmagerbein 2.

Während sich in der Größenzunahme der beiden phylogenetischen Linien zumindest eine gewisse Entwicklung manifestiert, ist zwischen ihren Früh- und Terminalformen nach morphologischen Gesichtspunkten praktisch keine Unterscheidung möglich. Die völlige Stagnation der Gebißentwicklung ist dahingehend zu deuten, daß *Suevosciurus* damit eine

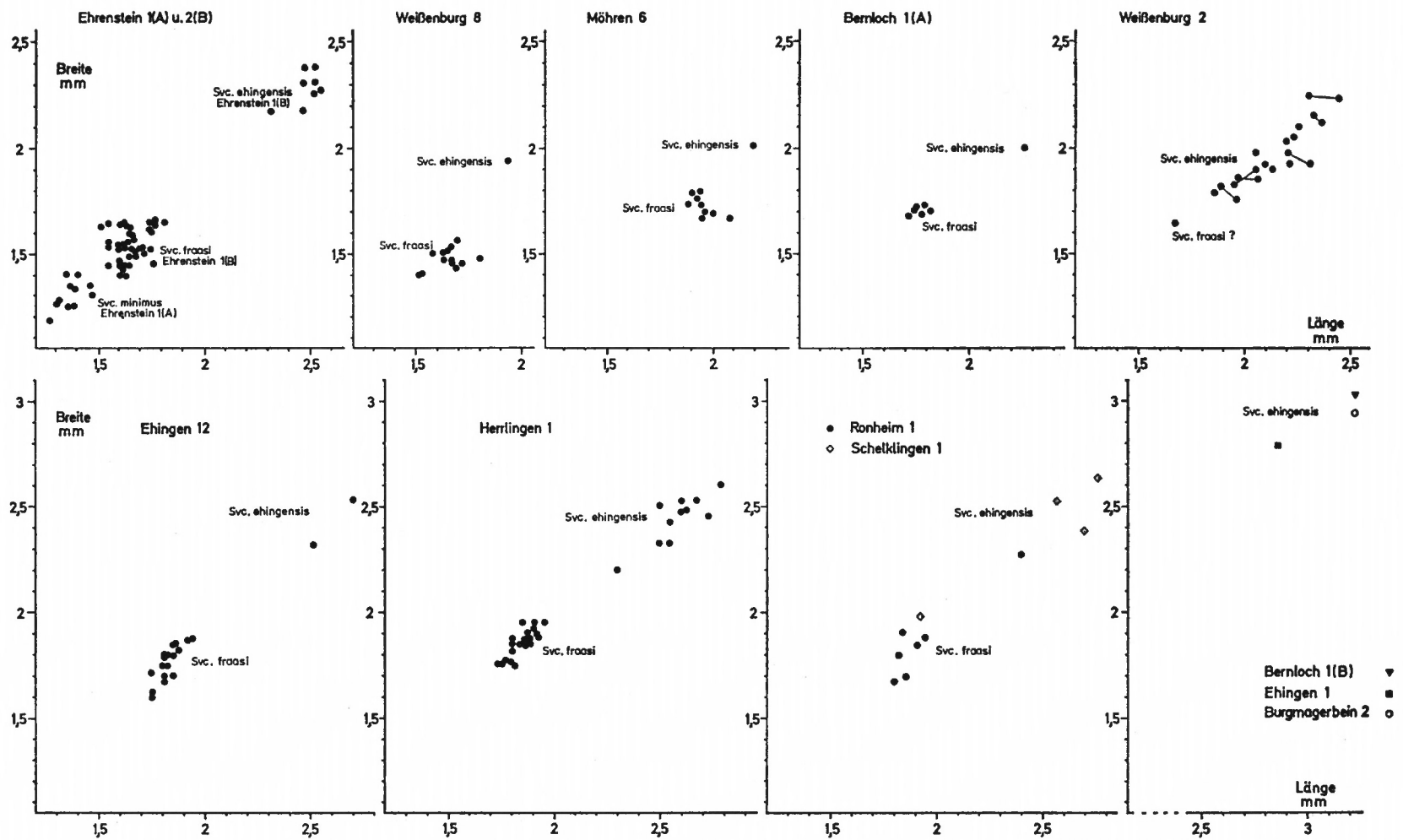


Abb. 45. Die Längen-Breiten-Verteilungen der M^{1,2} von *Suevosciurus* für die am besten belegten Fundpunkte. Die durch eine Linie verbundenen Punkte repräsentieren die M¹ und M² jeweils ein und desselben Oberkiefers (vgl. dazu die Punktverteilungen für *Suevosciurus* in Abb. 20, S. 45). Zu IV., 2., S. 108

besonders stabile Merkmalskonstellation erreichte. Möglicherweise hängt die Stabilität mit der bei *Suevosciurus* zumindest teilweise verwirklichten Lophodontie zusammen. Dieser Zahnbautyp erweist sich auch in anderen Säugergruppen als wenig umbildungsfähig. Unter diesem Aspekt erscheint zugleich die nahezu völlige morphologische Übereinstimmung der Entwicklungslinien von *Suevosciurus minimus*, *Suevosciurus fraasi* und *Suevosciurus ehingensis* verständlich.

3. Die Abstammungsverhältnisse innerhalb der Familie Pseudosciuridae

Die Kenntnis der phylogenetischen Zusammenhänge der Pseudosciuriden ist bisher nicht über erste Anfänge hinausgekommen. Der Grund lag in der bislang noch unvollständigen und spärlichen Dokumentation der Familie durch entsprechende Funde.

Erstmals bemühte sich DEHM (1937, S. 285) um eine phylogenetische Deutung der Pseudosciuriden-Gattungen *Pseudosciurus*, *Sciuroides* und *Suevosciurus*.

STEHLIN (1951) kam bei seiner Ableitung des Theridomyiden-Bauplans auch zu einer phylogenetischen Deutung der Pseudosciuriden. Obwohl seine damit verknüpfte Theorie von der sekundären Umbildung der Innenbucht nicht bestätigt werden kann (vgl. dazu II., 5.2.1.), hatte er doch in der Aufeinanderfolge eines „*Adelomys cartieri*-Stadiums“, eines „*Adelomys siderolithicus*-Stadiums“ und einer „*Adelomys vaillanti*-Stufe“ einen prinzipiellen Entwicklungstrend innerhalb der Familie erkannt. Die hintere Trigonum-Kante, die er bei *Pseudosciurus* und *Adelomys* noch zu erkennen glaubte, kann nicht als solche bestätigt werden.

HARTENBERGER (1969) nahm innerhalb des Genus *Protadelomys* eine Entwicklungsfolge an, innerhalb derer die Arten *Protadelomys cartieri* (STEHLIN & SCHAUB), *Protadelomys alsaticus* HARTENBERGER und *Protadelomys lugdunensis* HARTENBERGER drei aufeinanderfolgende phylogenetische Stadien darstellen.

Die Klärung der Abstammungsgeschichte der in Süddeutschland auftretenden Pseudosciuriden enthält Probleme, die nur durch die Einbeziehung der gesamten Familie gelöst werden können. Daraus ergibt sich die Notwendigkeit, die in der vorliegenden Arbeit nicht näher bearbeiteten Gattungen *Adelomys*, *Paradelomys*, *Protadelomys* sowie den „*Sciuroides*“ *rütimeyeri*-Formenkreis zumindest dem prinzipiellen Entwicklungsduktus nach mit zu berücksichtigen. Dies kann ohne weiteres auf der Grundlage der durch STEHLIN & SCHAUB (1951), THALER (1966) und HARTENBERGER (1969) bekanntgemachten Arten geschehen.

Betreffend den allgemeinen Kenntnisstand ist bei den Pseudosciuriden gegenwärtig ein besonderer Fall gegeben. Jüngere Veröffentlichungen zur Familie vermitteln recht gute Kenntnisse über die primitiven Formen des Mitteleozäns (STEHLIN & SCHAUB 1951, HARTENBERGER 1969). Ebenso ist die Formenkenntnis des obersten Bartons und des Unteroligozäns durch Neubeschreibungen aus Frankreich und Nordspanien (THALER 1966) sowie durch jüngste Funde in Süddeutschland (SCHMIDT 1969) weiter fortgeschritten. Dagegen findet sich zwischen den mitteleozänen Funden und den Formen des obersten Bartons noch immer eine recht erhebliche Dokumentationslücke. Infolge dieser Fundverteilung ist der Ausgangspunkt der Pseudosciuriden-Entwicklung relativ gut bestimmbar und ebenfalls das Ergebnis der Entwicklung bis zu einem gewissen Grade bekannt, nämlich sieben nebeneinander bestehende Formenkreise. Davon ausgehend kann nun der Versuch unternommen werden, den Ablauf des dazwischenliegenden Differenzierungsgeschehens zu

rekonstruieren. Von den zum Vergleich herangezogenen Gattungen muß über die Klärung allgemeiner Zusammenhänge hinaus lediglich auf *Protadelomys* etwas näher eingegangen werden.

3.1. Der Merkmalsbestand der Ausgangsgruppe und die neuerworbenen Strukturen

Ob sich unter den mitteleozänen *Protadelomys*-Arten Stammformen einiger oder bestimmter der jüngeren Pseudosciuriden-Arten befinden, ist gegenwärtig nicht sicher entscheidbar und für die folgenden Untersuchungen zunächst nur von sekundärem Interesse. Wichtiger zu bewerten ist die prinzipielle Feststellung, daß die gemeinsame Ahnenform der heute bekannten Pseudosciuriden der Gattung *Protadelomys* äußerst nahegestanden haben muß und möglicherweise sogar innerhalb dieses Genus zu suchen ist. Die Aufspaltung in verschiedene Formenkreise kann in einer Frühphase von *Protadelomys* oder auch in einer Vorläufergruppe dieser Gattung eingeleitet worden sein. Wo dabei innerhalb der Paramyiden der gemeinsame Pseudosciuriden-Vorläufer wurzelt, soll hier nicht weiter verfolgt werden (vgl. dazu A. E. WOOD 1962, S. 170 und MICHAUX 1968, S. 179).

Protadelomys erinnert in seiner Gebißmorphologie noch sehr an die Paramyiden. Er unterscheidet sich von ihnen durch den kräftigen Hypoconus an den oberen Zähnen, der dem Protocon bereits ebenbürtig geworden ist. Gleichzeitig hat sich der Hypoconus auch in seiner Lage weitgehend verselbständigt. Teils berührt er noch den Protoconus, wie bei *Protadelomys cartieri*, teils ist er vom vorderen Innenhügel weiter entfernt und lediglich über eine kurze Schwelle mit ihm verbunden. Durch das Auseinandertreten der Innenhöcker beginnt sich in der Mitte der lingualen Zahnwand zugleich eine schwache Depression als erste Anlage der Innensynklinale der jüngeren Pseudosciuriden abzuzeichnen. Die Zwischenhöcker zeigen wenig Konstanz. Der hintere liegt auf der Verbindungslinie zwischen Protocon und Metacon. Am unteren Molar bildet sich gegenüber den Paramyiden ein allerdings noch unsicheres Nachjoch und ein verwaschener Längsgrat heraus. Sofern beide Elemente klar erkennbar sind, zeigt sich hier bereits die bei den späteren Formen dominierende Längsgrat-Nachjoch-Beziehung, d. h. der Längsgrat verbindet sich nicht mit dem Hypoconid, sondern er trifft das Nachjoch.

Eine Weiterführung des bei *Protadelomys* erkennbaren Entwicklungsfortschrittes leitet unmittelbar in das *Treposciurus*-Stadium über. Damit verbunden ist eine zunehmende Vertiefung der Innenbucht an den oberen und eine Konsolidierung der Quergrate und des Längsgrates an den unteren Zähnen. Während *Treposciurus* im wesentlichen die Ausgangsverhältnisse des Pseudosciuriden-Gebisses konservierte, ohne wesentliche Veränderungen daran vorzunehmen, treten bei den übrigen Gattungen neu erworbene Strukturen auf. Der Erwerb dieser Strukturen muß als der Versuch angesehen werden, der primitiven, kaum erhabenen und wenig durchgestalteten Kronenoberfläche im Sinne einer Verbesserung der Kaufunktion ein klar umrissenes Muster einzuprägen.

An den oberen Molaren treten folgende Neubildungen hinzu:

- a) Die Innenbucht wird hakenförmig nach vorn umgebogen (*Pseudosciurus*, *Adelomys*, *Paradelomys*).
- b) Die Innenhöckerverbindung bildet eine Brücke zum Protoconulus (*Pseudosciurus*, *Adelomys*, *Paradelomys*).
- c) Von der Innenhügelverbindung geht ein labialer Quergrat aus (*Pseudosciurus*, *Adelomys*, *Paradelomys*).
- d) Aus dem Protocon-Hinterabhang bildet sich ein zweiter Protocon-Hinterarm heraus (*Pseudosciurus*, *Adelomys*).

e) Der verlängerte Lingualrücken des Metaconus bildet eine Brücke zum Schlußzingulum (*Adelomys*).

f) Ausgehend von den Hinterhügeln bildet sich ein halbkreisförmiger, nach vorn ausschwingender Gratbogen aus (*Sciuroides*).

g) Der Hypocon-Vorderarm dringt als kräftiger Wulst ins Kronenmittelfeld vor („*Sciuroides*“ *rütimeyeri*-Formenkreis).

h) Vom Metacon dringt ein dachförmiger Querrücken gegen den Hypoconus vor und verbindet sich zum Teil mit diesem (*Adelomys*, *Paradelomys*, *Sciuroides*, „*Sciuroides*“ *rütimeyeri*-Formenkreis).

i) Innenhügelverbindung durchbrochen („*Sciuroides*“ *rütimeyeri*-Formenkreis).

An den unteren Molaren finden sich nur wenige neu erworbene Merkmale:

a) Der Längsgrat nimmt Verbindung mit dem Hypoconid auf (*Suevosciurus*).

b) Anstelle des Nachjochs entsteht ein hinterer Zwischenhügel (*Pseudosciurus*).

c) Das Vorderzingulum bzw. das Anteroconid bildet einen kurzen Verbindungsgrat zum Vorjoch (*Adelomys*, *Treposciurus*).

Die aufgezählten Neubildungen lassen sich zum Teil unschwer aus den primitiveren Strukturen der *Adelomys*-Vertreter entwickeln. Verschiedentlich führen sie auf gemeinsame Ausgangselemente zurück. Die Ableitung aller jüngeren Strukturen aus früheren macht die Unterscheidung verschiedener Entwicklungslinien notwendig.

3.2. Die Differenzierung des Maxillargebisses

3.2.1. Die drei Entwicklungsrichtungen im Bereich der Innenbucht

Die bei der mitteleozänen Gattung *Protadelomys* nur wenig prägnante Schwelle zwischen den Innenhügeln wird innerhalb des „*Sciuroides*“ *rütimeyeri*-Formenkreises nach und nach vollständig abgebaut (Abb. 28a). Ein aufschlußreiches Übergangsstadium dazu zeigt der in Abb. 28b wiedergegebene Molar. Im Verlauf der Entwicklung von *Sciuroides* und *Treposciurus* wird die Schwelle dagegen immer prägnanter als Grat herausgearbeitet und nach der Kronenmitte zu eingewinkelt. Im gleichen Zuge gewinnt die Innenbucht mehr an Ausdehnung. Eine besondere Weiterentwicklung führt zu den Verhältnissen, wie sie bei *Adelomys*, *Paradelomys* und *Pseudosciurus* anzutreffen sind. Die Innenbucht wird hakenförmig nach vorn umgebogen und führt dabei zu einer Verkürzung des Protocon-Hinterarms und zu seiner Annäherung an den Protoconulus. Im weiteren bildet sich zwischen den beiden angenäherten Elementen eine Verbindungsbrücke heraus. Ebenso ermöglichte die nach vorn umgebogene Innenbucht eine progressive Entwicklung des Protocon-Hinterabhangs und damit die Entstehung eines sekundären Protocon-Hinterarmes (vgl. auch II., 5.2.1., S. 63f.).

Die hier verfolgten Differenzierungen führen auf die bereits auf S. 68 erwähnten Innenbuchttypen I–III.

3.2.2. Die beiden im Bereich der hinteren Haupthügel beschrifteten Entwicklungsrichtungen

Bei den mitteleozänen Formen *Protadelomys cartieri* und *Protadelomys alsaticus* nimmt der noch weit vorn gelegene hintere Zwischenhöcker der oberen Molaren, sofern er überhaupt zur Erscheinung kommt, keine eindeutige Beziehung mit anderen Kronenelementen

auf. Im Verlauf der weiteren Entwicklung wandert er etwas nach hinten und kommt dadurch auf die Verbindungslinie zwischen Metacon und Hypocon zu liegen. Einen ersten Schritt in diese Richtung hat bereits *Protadelomys lugdunensis* getan. Bei dieser Art nimmt der Metaconulus zugleich mit dem Metacon und dem Hypocon über unscharfe Brücken Verbindung auf (HARTENBERGER 1969, Taf. 4, Abb. 2 und 3). Bei *Treposciurus* werden die Querrücken des hinteren, aber auch des vorderen Zwischenhügels zu den Haupthöckern zunehmend verdeutlicht. Durch das Verblässen der Zwischenhöcker bilden sich bei dem nahestehenden *Suevosciurus* Querjoche heraus.

Anders als bei den erwähnten *Protadelomys*-Arten und den Gattungen *Treposciurus* und *Suevosciurus* bahnt sich bei den von HARTENBERGER (1969) in Taf. 2, Fig. 19 als? *Protadelomys* sp. abgebildeten Molaren eine Verbindung des Metaconulus mit dem Hypoconus an. Da der hintere Zwischenhöcker sich noch nicht zwischen den beiden Hinterhügeln, sondern auf der Linie zwischen Metacon und Protocon befindet, resultiert aus dieser Verbindung keine Quer-, sondern eine Diagonalstruktur. Sie bildet den gemeinsamen Ausgangspunkt divergenter Entwicklungen bei den Gattungen *Sciuroides*, *Adelomys*, *Paradelomys*, *Pseudosciurus* und dem *rütimayeri*-Formenkreis.

Eine relativ geringfügige Weiterentwicklung hat die Diagonalverbindung zwischen Metaconulus und Hypocon bei *Sciuroides siderolithicus* erfahren. Er kann in dieser Hinsicht, wie auch in bezug auf die Ausbildung der Innenbucht, als besonders primitiv gelten. Zwar ist die Verbindung klarer herausgearbeitet als bei *Protadelomys*, doch läßt sich meist noch der Metaconulus als voluminös aufgetriebener Endpunkt dieser Struktur erkennen (Abb. 10a, b und 12a). Der entstandene diagonale Grat stößt bereits bei *Sciuroides siderolithicus* mit einem ebensolchen, vom Metacon ausgehenden Gratrücken zusammen. Verschiedentlich sind diese beiden Stücke schon zu einem geschlossenen Gratabogen zusammengeschmolzen. Dabei geht der ursprüngliche Metaconulus mehr und mehr verloren. Eine weitere Fortbildung in bezug auf Höhe und Prägnanz hat der neugebildete Gratabogen dann bei *Sciuroides A n. sp.* (Abb. 14) erfahren.

Wohl ebenfalls ausgehend von dem bei ? *Protadelomys* sp. angedeuteten Stadium nahm die Entwicklung der Diagonalstruktur bei dem *rütimayeri*-Formenkreis eine andere Richtung. Sie bildete sich dort zu einem kräftigen voluminösen Rücken aus, wobei der Metaconulus als ursprünglicher Endpunkt dieser Struktur völlig absorbiert wurde. Gleichzeitig bildete sich, wie bereits erwähnt, die Verbindungsschwelle zwischen den Innenhöckern zurück. Daß zwischen den von *Sciuroides* und dem *rütimayeri*-Formenkreis verfolgten Richtungen auch Entwicklungswege begangen wurden, die zu intermediären Typen führten, beweist der in Abb. 28b gezeigte M¹.

Aufbauend auf dem noch sehr primitiven Bildungstyp des *Sciuroides siderolithicus* wurde ein weiterer Differenzierungsweg dadurch beschritten, daß die Verbindung zwischen dem Hypocon und dem ursprünglichen Metaconulus vom Hypocon-Gipfel auf den Hypocon-Vorderarm verlagert wurde. Eine solche Lageveränderung des lingualen Teilstücks des Gratabogens hat sich bereits innerhalb der Gattung *Sciuroides* durchgesetzt, wie *Sciuroides ehrensteinensis* n. sp. beweist. Bei dieser Art ist die Konstellation der übrigen Kronenelemente unverändert geblieben. Das wesentlich gleiche Bildungsstadium zeigt auch *Paradelomys quercyi* (Abb. 27). Doch hier ist der linguale Gratabschnitt noch weiter auf der Innenhöckerverbindung zur Mitte verschoben. Außerdem nimmt er hier Verbindung mit dem am Mesostyl entspringenden Quergrat auf. Verschmilzt nun das auf den Hypocon-Vorderarm gewanderte Teilstück mit dem am Metacon entspringenden Teilstück, so resultiert eine Struktur wie sie bei *Adelomys* und *Paradelomys* zumeist ausgebildet ist (vgl. dazu STEHLIN & SCHAUB 1951, Abb. 29a und *Paradelomys crusafonti* THALER in THALER

1966, Taf. 4, Fig. B). Entwickelt sich das linguale Teilstück dagegen selbständig weiter, so ergibt sich etwa eine Struktur ähnlich dem in Abb. 26 gezeigten *Adelomys* cf. *vaillanti*. Immerhin wird auch hier noch ein Kontakt mit dem Metacon erkennbar.

Die gleiche Struktur ist zumindest in Andeutungen auch bei *Pseudosciurus* verwirklicht. Sie beweist damit, ebenso wie die übereinstimmende Gestalt der Innenbucht, den engen phylogenetischen Zusammenhang zwischen den genannten Gattungen. Abweichend von *Adelomys* und *Paradelomys* wird jedoch der von der Innenhöckerverbindung ausgehende Quergrat morphologisch nicht so dominant. Dies entspricht der in dieser Gattung sich durchsetzenden Entwicklungstendenz, die sich in einer allgemeinen Variabilität der Gratstrukturen ausdrückt und im fortgeschrittenen Stadium sogar die sonst äußerst stabile Innenhügelverbindung ergreift (vgl. S. 106). Daß der Quergrat wie bei *Adelomys* und *Paradelomys* ursprünglich mit dem Metacon in Zusammenhang stand, kann auch aus der Merkmalsverschiebung in Abb. 41 abgelesen werden. Dort ist das weitere Schicksal dieser Struktur unter der Bezeichnung „Hauptast“ untersucht. Dabei wird erkennbar, daß die Verbindung zum Metacon in ihrer Häufigkeit anfangs überwiegt, um dann zugunsten einer gleichberechtigten Beteiligung anderer Verbindungsmöglichkeiten abzunehmen.

Hand in Hand mit der Differenzierung des Gratsbogens vor den Hinterhügeln, aber nicht ursächlich damit verbunden, kommt in der Verbindungslinie von Metacon und Hypocon eine weitere Neubildung zustande. Zunächst wurde der Lingualabhang des Metaconus verstärkt und als dachförmiger Rücken gegen die Basis des Hypocons vorgeschoben. Dieses Stadium ist bei *Adelomys*, *Paradelomys* und dem in Abb. 28a gezeichneten „*Sciuroides*“ *rütimayeri* beibehalten worden. Durch ein weiteres Vordringen des Querrückens kommt eine Gratverbindung zum Hypocon zustande. Vielleicht ist der verschiedentlich bei *Sciuroides* ausgebildete hintere Zwischenhöcker unabhängig davon als Neubildung entstanden. Möglicherweise hat er sich aber erst nach Entstehung des hinteren Quergrates auf diesem als Verdickung herausgebildet. Die Variabilität bei *Sciuroides* läßt diese Möglichkeiten offen.

Während das Schicksal des ursprünglichen Metaconulus bei *Sciuroides*, *Adelomys* und *Paradelomys* sowie bei dem *rütimayeri*-Formenkreis an Hand der überlieferten Ausbildungstypen beurteilt werden kann, ist dies bei *Pseudosciurus* nicht ohne weiteres möglich. Bei diesem Formenkreis ist möglicherweise der ursprüngliche Metaconulus auf die Verbindungslinie der Hinterhügel zurückgewandert. Vielleicht ist er aber auf dem gleichen Wege entstanden wie bei *Sciuroides*. Die große zeitliche Distanz zwischen den mittelo-zänen *Pseudosciuriden* und den ersten *Pseudosciurus*-Formen des süddeutschen Unteroligozäns läßt ein Urteil darüber nicht zu. Immerhin deutet der aus dem obersten Eozän stammende Milchmolar von *Pseudosciurus* A n. sp. auf eine abweichende Entstehung, etwa vergleichbar mit *Treposciurus*, hin.

Eine weitere Sonderbildung an den oberen Zähnen findet sich nur bei *Adelomys*. Es ist die Verbindungsbrücke zwischen dem neugebildeten Labialrücken des Metacons und dem Schlußzingulum. Sie soll hier in ihrer Entstehung nicht weiter erörtert werden.

3.2.3. Die Entwicklung des oberen Prämolaren und des Milchmolaren

Der vierte Prämolare hat im Laufe der Entwicklung der *Pseudosciuriden* gegenüber dem primitiven Ausgangstyp von *Protadelomys alsaticus* HARTENBERGER (Taf. 2, Fig. 1 und 2) eine vollständige Molarisierung erlebt. Am weitgehendsten ist sie bei *Suevosciurus* und *Pseudosciurus* des süddeutschen Unter- und Mitteloligozäns fortgeführt und hier zusätz-

lich mit der Ausbildung einer Vorderknospe verbunden. Eine zunehmende Molarisierung des dem P^4 vorausgehenden Milchzahnes ist zumindest für *Pseudosciurus* gegeben. Sie tritt beim Vergleich des D^4 von *Pseudosciurus A n. sp.* mit den Milchmolaren von *Pseudosciurus suevicus* deutlich in Erscheinung. Bei *Treposciurus* und *Suevosciurus* konnten Milchmolaren nicht nachgewiesen werden. Wahrscheinlich sind sie in diesen Entwicklungslinien überhaupt zurückgebildet worden. Dafür spricht auf jeden Fall die bereits sehr auffällige Reduktion des D^4 bei *Protadelomys lugdunensis* HARTENBERGER (Taf. 4, Fig. 1a und b), einer Form, die zwanglos in die Vorfahrenreihe von *Treposciurus* zu stellen ist. Man erkennt an dieser Art zugleich, daß der P^4 von dieser Reduktion nicht betroffen wird (vgl. die Alveole des P^4 in HARTENBERGER 1969, Taf. 4, Fig. 2). *Sciuroides siderolithicus* weist zudem einen stiftförmigen D^3 auf. Auch bei *Pseudosciurus* tritt zumindest bei den älteren Populationen verschiedentlich vor dem D^4 eine kleine Alveole auf. Bei *Protadelomys* scheint er bereits früher verlorengegangen zu sein. Dies kann immerhin dahingehend gedeutet werden, daß zwischen *Protadelomys* und *Sciuroides* keine unmittelbare Vorfahr-Nachfahr-Beziehung besteht. Für ? *Protadelomys* ist diese Frage nicht zu entscheiden.

3.3. Die Differenzierung der unteren Zähne

Im Gegensatz zum Maxillargebiß treten in der Unterkieferreihe nur wenige Neubildungen auf. Es sind dies, wie bereits auf S. 112 angeführt, die Längsgratverbindung zum Hypoconid bei *Suevosciurus* und der hintere Zwischenhöcker bei *Pseudosciurus suevicus* sowie die Verbindung des Vorderzingulums oder des Anteroconids mit dem Vorjoch bei *Adelomys* und *Treposciurus mutabilis mutabilis n. sp. n. ssp.* Nicht eigentlich als Neubildung kann die Vorjochentwicklung bezeichnet werden. Innerhalb des Genus *Protadelomys* findet sich verschiedentlich ein solcher vorderer Quergrat bereits schwach ausgebildet. In anderen Fällen läßt sich dagegen nur ein vom Protoconid ausgehender, lingualer Quersporn deutlich erkennen. Der letztere Bildungstyp ist bei *Pseudosciurus* festgehalten worden, während alle übrigen Gattungen ein markantes Vorjoch anstrebten.

Bei dem hinteren Zwischenhöcker von *Pseudosciurus suevicus* handelt es sich um eine besondere Spezialität nur dieser Art. Der Höcker wird im Laufe der Entwicklung nachweislich aus dem Nachjoch herausgebildet (vgl. S. 107). Für seine Entstehung kann das innerhalb der *Pseudosciurus*-Linie auftretende allgemeine Bestreben zur Erhöhung des Kronenreliefs verantwortlich gemacht werden.

Die Verbindung des Längsgrates mit dem Hypoconid, wie sie bei *Suevosciurus* auftritt, stellt die Alternative zu der entsprechenden Struktur bei den übrigen jüngeren Formenkreisen dar, bei welchen der Längsgrat mit dem Nachjoch Beziehung aufnimmt, ohne das Hypoconid zu berühren. Bei *Protadelomys cartieri* und *Protadelomys alsaticus* zeigen sich diese Strukturen noch wenig deutlich ausgeprägt und weder in der einen noch in der anderen Entwicklungsrichtung festgelegt. Dagegen hat sich *Protadelomys lugdunensis* (HARTENBERGER 1969, Taf. 4, Fig. 4) bereits eindeutig für die Längsgratverbindung mit dem Nachjoch entschieden. Die Abspaltung der *Suevosciurus*-Linie muß daher bereits vor diesem Stadium erfolgt sein.

Der Verbindungssteg zwischen dem Vorderzingulum bzw. dem Anteroconid und dem Vorjoch ist eine Neubildung von untergeordneter Bedeutung. Während er bei *Treposciurus mutabilis mutabilis n. sp. n. ssp.* zwar überwiegend, aber nicht immer auftritt, bildet er bei *Adelomys* ein obligatorisches Kronenelement.

Für den unteren P_4 scheint ein einziger, massiger, die ganze vordere Zahnbreite einnehmender Vorderhügel den Ausgangstyp darzustellen. Er findet sich bei *Protadelomys*

und ebenso innerhalb des „*Sciuroides*“ *rütimeyeri*-Formenkreis. Der P_4 von *Pseudosciurus suevicus* mit seinen zwei spitzen, nahezu gleichstarken Vorderhügeln zeigt sich dagegen weitgehend molarisiert. Ein Zwischenstadium mit einem schwach angedeuteten, knospenartigen vorderen Außenhügel findet sich bei *Sciuroides*, *Treposciurus* und *Suevosciurus* festgehalten.

3.4. Die phylogenetische Stellung der Gattungen *Pseudosciurus*, *Suevosciurus*, *Sciuroides* und *Treposciurus* nov. gen. innerhalb der Familie Pseudosciuridae

Die in den vorigen Abschnitten im einzelnen dargestellten Differenzierungsvorgänge können zu einem Gesamtbild der Pseudosciuriden-Entwicklung zusammengefügt werden, in dem die im taxionomischen Teil der Arbeit beschriebenen Formen einen definierten Platz einnehmen. Die sich ergebenden Abstammungsverhältnisse finden außerdem ihren Niederschlag in der Darstellung von Abb. 46.

Vermutlich schon im tieferen Mitteleozän hat sich die Pseudosciuriden-Entwicklung, ausgehend von einem Stadium, wie es etwa *Protadelomys alsaticus* zeigt, in zwei Äste aufgespalten. Die eine der beiden divergierenden Linien verhält sich überwiegend konservativ. Sie umfaßt nicht mehr als zwei Gattungen, nämlich *Suevosciurus* und *Treposciurus*. Die andere setzt dagegen eine Zahl von Neubildungen durch und differenziert sich wohl schon im ausgehenden Mitteleozän in fünf Gruppen. Es sind dies die Gattungen *Adelomys*, *Paradelomys*, *Pseudosciurus*, *Sciuroides* sowie der „*Sciuroides*“ *rütimeyeri*-Formenkreis. In beiden Hauptrichtungen findet eine zunehmende Molarisierung des oberen P^4 statt. Der obere Milchmolar erfährt dagegen ein unterschiedliches Schicksal. Innerhalb des progressiven Astes wird er ebenfalls molarisiert wie der P^4 ; dies gilt zumindest für die Gattungen *Adelomys*, *Pseudosciurus* und *Sciuroides*. Innerhalb des konservativen Astes geht er jedoch sehr wahrscheinlich nach fortschreitender Reduktion verloren (vgl. S. 115).

3.4.1. *Treposciurus* nov. gen. und *Suevosciurus*, die Vertreter der „konservativen“ Linie der Pseudosciuridenentwicklung

Die konservativere der beiden Hauptentwicklungsrichtungen der Pseudosciuriden hält an dem primitiven Ausgangsstadium der *Protadelomys*-Arten im wesentlichen fest. Sie spaltet sich durch die abweichende Ausgestaltung der Längsgrat-Nachjoch-Beziehung wiederum in zwei Linien, wobei *Treposciurus* mit der Längsgratverbindung zum Nachjoch mehr dem Ursprungsstadium verbunden bleibt, während *Suevosciurus* durch die Knüpfung einer Längsgratverbindung zum Hypoconid einen Seitenweg einschlägt. Es ist zu vermuten, daß diese Sonderentwicklung in einem Stadium ihren Anfang nahm, in dem sich die Längsgrat-Nachjoch-Beziehung noch nicht konsolidiert hatte. Da *Protadelomys lugdunensis* von Lissieu in den Mandibularzähnen bereits die Längsgrat-Nachjoch-Konstellation von *Treposciurus* besitzt, fand die Aufspaltung wohl bereits im ausgehenden Mitteleozän statt.

Der Entwicklungsfortschritt der beiden Gruppen gegenüber *Protadelomys* macht sich in dem weiteren Eindringen der Innenbucht und dem Zurückwandern des Metaconulus an den oberen Zähnen bemerkbar. *Treposciurus* zeigt zudem Fortschritte durch die Verdeutlichung und Erhöhung der Querjoche und des Längsgrates an den unteren Zähnen. *Suevosciurus* verändert dagegen das Bild der Maxillarzähne durch weitgehende Reduktion der Zwischenhügel und die Herausarbeitung von Querjochen.

Von den drei unterscheidbaren *Treposciurus*-Formen ist der obereozäne *Treposciurus mutabilis helveticus* n. sp. n. ssp. in der Entwicklung am weitesten vorangekommen. Dies macht sich vor allem in der Schärfe und Höhe der Querjoche und des Längsgrates an den Unterkieferzähnen bemerkbar, außerdem an dem meist weit vorgebauten, bugförmigen Vorderabhang des Hypoconids. Etwas weniger evoluiert erweist sich *Treposciurus mutabilis mutabilis* n. sp. n. ssp. aus dem tieferen Unteroligozän Süddeutschlands. Die Eigenentwicklung dieser beiden Subspezies kann nicht von größerer Dauer gewesen sein, da sich ihre Variationsbreite noch deutlich überschneidet. Bevor sich die *Treposciurus mutabilis*-Linie in ihrem speziellen Merkmalsgefüge herausbilden konnte, hat sich die zu *Treposciurus intermedius* führende Entwicklungslinie verselbständigt.

Wie schon auf S. 62 dargestellt wurde, bestehen zwischen *Treposciurus intermedius* und den *Suevosciurus*-Arten auffallende Übereinstimmungen. Sie machen sich in den allgemeinen Proportionsverhältnissen, so im Zahnumriß, in der Höhe und Gestalt der Höcker, außerdem in Einzelheiten, wie z. B. der Ausbildung des Protoconid-Hinterarms des Mesoconids und der Querjoche an den unteren Zähnen bemerkbar. Es sind dies Merkmale, in welchen *Treposciurus intermedius* den *Suevosciurus*-Formen sogar näher steht als den Subspezies von *Treposciurus mutabilis*. Diese Übereinstimmungen müssen dahingehend erklärt werden, daß *Treposciurus intermedius* am weitgehendsten die Merkmalskonstellation der gemeinsamen Ausgangsform von *Treposciurus* und *Suevosciurus* bewahrte. *Treposciurus mutabilis* hat demgegenüber eine Höherentwicklung vor allem in der Ausbildung der Grate erlebt. Die *Suevosciurus*-Linie führte dagegen durch die Längsgratverbindung zum Hypoconid und durch die Herausarbeitung der Querjoche auch an den oberen Zähnen zu einer Spezialentwicklung.

Die Betrachtung der drei in der Taxonomie unterschiedenen *Suevosciurus*-Arten mit ihrer praktisch völlig übereinstimmenden Morphologie beweist, daß diese Gattung mit dem Erwerb der für sie charakteristischen Gebißausbildung bereits frühzeitig eine stabile Merkmalskonstellation erreichte. Diese blieb vom Obereozän bis zum Aussterben der Gattung im oberen Mitteloligozän erhalten. Wie bereits in Punkt IV., 2. ausgeführt wurde, hat sich die obereozäne Form *Suevosciurus minimus* im unteren Unteroligozän vermutlich in die beiden Arten *Suevosciurus fraasi* und *Suevosciurus ehingensis* aufgespalten. Während *Suevosciurus fraasi* im mittleren Mitteloligozän letztmals nachgewiesen werden kann, dauerte *Suevosciurus ehingensis* auch noch ins höhere Mitteloligozän an.

Im Gegensatz zu *Suevosciurus* läßt sich die Gattung *Treposciurus* nicht über das untere Unteroligozän hinausverfolgen: *Treposciurus mutabilis mutabilis* n. sp. n. ssp. kann bereits im mittleren Unteroligozän als ausgestorben gelten. Das weitere Schicksal von *Treposciurus mutabilis helveticus* n. sp. n. ssp., nach seinem Auftreten im Obereozän von Mormont, ist nicht bekannt. Vermutlich war auch diese Linie nicht von längerer Dauer. *Treposciurus intermedius* findet sich möglicherweise letztmals im unteren Unteroligozän von Gösgen (Gösgen-Kanal und Gösgen-Pumpstation). Dies läßt sich nicht genau entscheiden, da die Quercy-Funde zu dieser Art in ihrem stratigraphischen Alter unsicher sind. Anscheinend dauerte die Gattung *Treposciurus* in anderen Arten noch länger an. Dafür spricht der von MISONNE in Hoogbutsel gefundene *Adelomys palustris* MISONNE, bei dem es sich eventuell um einen Zugehörigen dieses Genus handelt.

Im Mitteloligozän von Frankreich und Spanien läßt sich *Treposciurus*, wie auch alle übrigen Pseudosciuriden, nicht mehr nachweisen. Dies geht aus neuen mitteloligozänen Säugetierfunden in diesen Gegenden hervor (THALER 1969, VAINÉY-LIAUD 1969).

3.4.2. *Pseudosciurus* und *Sciuroides*, als Zugehörige des „progressiven“ Zweiges der Pseudosciuridenentwicklung

Innerhalb dieses Zweiges der Pseudosciuriden-Entwicklung ist ein phylogenetischer Fortschritt gegenüber dem Ausgangsstadium der *Protadelomys*-Vertreter deutlich zu erkennen. Wie bei dem zuvor behandelten, konservativeren Zweig ist eine Konsolidierung und Erhöhung der Grate an den unteren Zähnen als allgemeine Tendenz erkennbar. Darüber hinaus drückt sich aber der Entwicklungsfortschritt durch die Herausbildung komplizierterer Kronenmuster an den Maxillarzähnen aus. Die Verbesserung des Abkauungsreliefs ließ sich dabei angesichts der strukturarmen Ausgangsformen nur durch einige Neubildungen erreichen.

Ausgehend von dem Entwicklungsstadium des ? *Protadelomys* sp. aus Egerkingen (HARTENBERGER 1969, S. 53, Taf. 2, Fig. 10) konnten sich durch unterschiedliche Weitergestaltung der Diagonalverbindung zwischen dem Hypocon und dem noch weit vorn gelegenen Metaconulus zwei Entwicklungslinien differenzieren. Die eine Richtung führte im weiteren Verfolg zum Typ des „*Sciuroides*“ *rütimeyeri*, wobei die Diagonalverbindung zwischen Hypocon und Metaconulus hypertrophiert, die Verbindung zwischen Hypocon und Protocon dagegen atrophiert wurde (Abb. 28a, b). Innerhalb der zweiten Entwicklungsrichtung nahm die Hypocon-Metaconulus-Verbindung mit einem entsprechenden, vom Metacon ausgehenden Arm Beziehung auf. Dabei entstand der für den obereozänen *Sciuroides siderolithicus* typische, mehr oder weniger geschlossene Gratbogen vor den Hinterhügeln.

Während die *rütimeyeri*-Gruppe, den derzeitigen Funden nach zu schließen, zu keiner weiteren Auffächerung von Entwicklungsrichtungen führte, stellt *Sciuroides* einen Formenkreis dar, der als Ausgangspunkt der Entwicklungslinien von *Adelomys*, *Paradelomys* und *Pseudosciurus* angesehen werden kann. Wie sich dabei der für *Sciuroides siderolithicus* charakteristische Gratbogen der Maxillarzähne in Richtung der genannten Gattungen umbilden konnte, vermag *Sciuroides ehrensteinensis* n. sp. zu veranschaulichen. Die wesentliche Veränderung der Gratstruktur besteht hier darin, daß ihr lingualer Ursprung vom Hypocon-Gipfel auf den Hypocon-Vorderarm verlagert wurde. Der anfänglich am Hypocon entspringende Arm hat sich damit in einen von der Innenhügelverbindung ausgehenden Quergrat verwandelt, dessen Endpunkt sich aber unverändert am Metaconus befindet (von der bei den primitiven *Sciuroides*-Vertretern häufigen mittleren Unterbrechung abgesehen).

Diese Struktur wurde innerhalb der sich nun verselbständigenden Entwicklungen von *Adelomys* und *Paradelomys* festgehalten und konsolidiert. In der zu *Pseudosciurus* führenden Linie stand dagegen ihrer Festigung die Variabilität und die zunehmende Auflösungstendenz der Kronenstrukturen entgegen (vgl. IV., 1.4., S. 108).

Ebenso wie die Herausbildung des Quergrates eine gemeinsame Wurzel der Gattungen *Pseudosciurus*, *Adelomys* und *Paradelomys* vermuten läßt, deutet auch die nach vorn umgebogene Innenbucht der Oberkieferzähne auf eine zumindest anfänglich gemeinsame Entwicklung der Gattungen hin. Der unvollkommene Zustand des Vorjochs im Mandibulargebiß müßte jedoch zu dem Schluß führen, daß sich *Pseudosciurus* von den beiden anderen Formenkreisen und auch von *Sciuroides* bereits getrennt hatte, als der vordere Quergrat noch im wesentlichen der unsteten Ausbildung bei *Protadelomys alsaticus* entsprach. Wie aber bereits bei der phylogenetischen Interpretation der Schmelzleistenmuster in Punkt III., 4.5., S. 101 festgestellt wurde, muß für die Frühstadien der *Pseudosciurus*-Entwicklung, wenn schon kein durchgehendes, so doch ein vollkommeneres Vorjoch angenommen

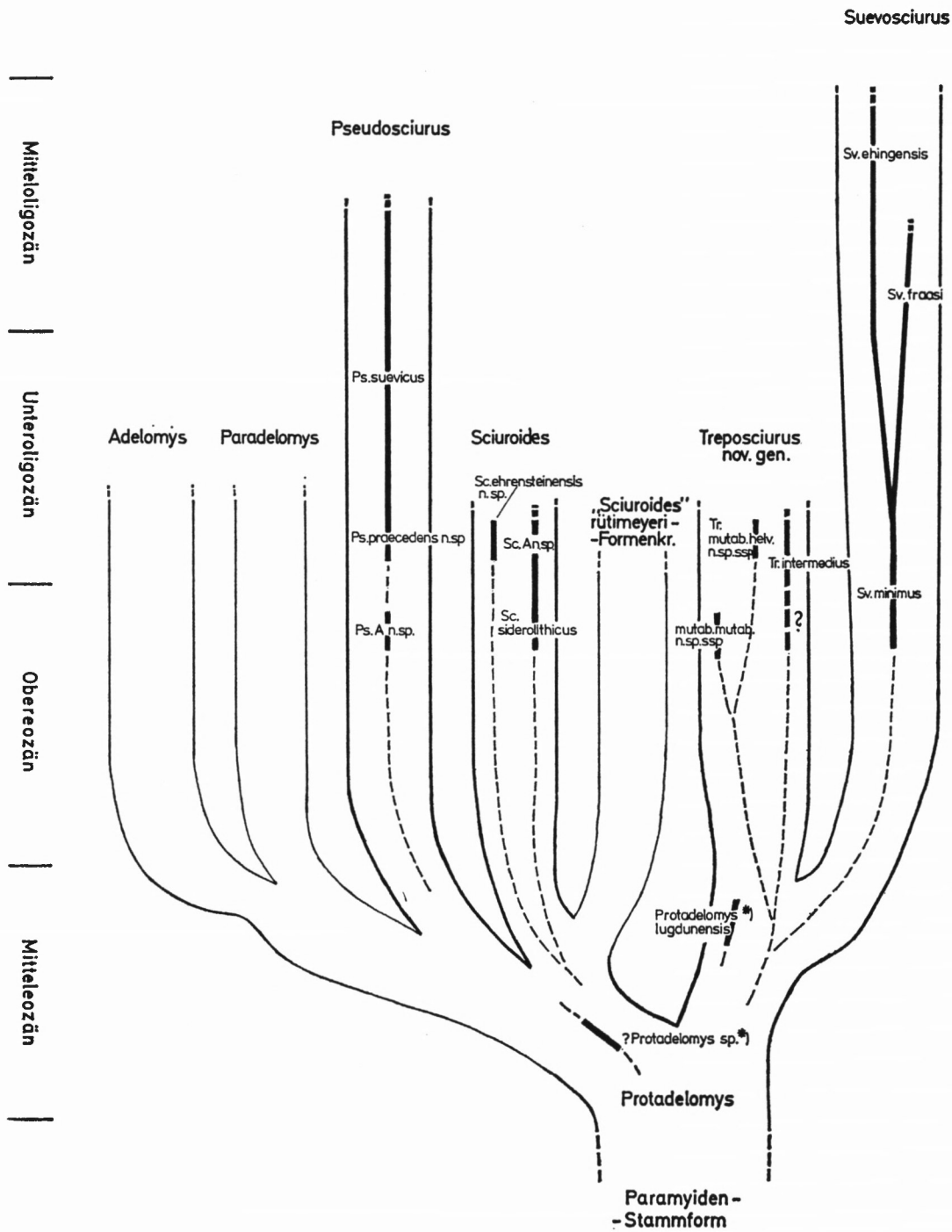


Abb. 46. Die Abstammungsverhältnisse innerhalb der Familie Pseudosciuridae. Graphische Darstellung der in IV., 3.1. bis 3.3. hergeleiteten und in IV., 3.4. zusammengefaßten phylogenetischen Beziehungen.

*) zu *Protadelomys lugdunensis* und *Protadelomys* sp. vgl. HARTENBERGER 1969, Taf. 4 und Taf. 2, Fig. 10.

werden. Auch hier wurde also eine sich anbahnende Struktur vor ihrer endgültigen Manifestation von der für die Gattung bezeichnenden Auflösungstendenz ergriffen, während das gleiche Element bei *Adelomys* und *Paradelomys* eine perfekte Ausgestaltung erfuhr. Ebenso und in ganz auffallender Weise gilt dies auch für die Gratverbindung der Innenhügel, wie dies ebenfalls in Punkt III., 4.5. zum Ausdruck kam. Allerdings setzte die Auflösung dieses Verbindungsgrates viel später ein, nämlich erst im mittleren Unteroligozän (siehe Tab. 8,2. Spalte).

Während *Sciuroides ehrensteinensis* n. sp. eine Seitenlinie innerhalb der Sciuroides-Entwicklung darstellt, kann *Sciuroides A* n. sp. als ein direkter Nachfolger von *Sciuroides siderolithicus* verstanden werden. Im Laufe dieser Entwicklung hat der Gratbogen vor den Hinterhügeln besondere Prägnanz erreicht. Außerdem wurde die Innensynklinale erheblich vertieft und verbreitert. Sowohl die *ehrensteinensis*-Linie als auch die *Sciuroides siderolithicus-Sciuroides A* n. sp.-Linie können nach ihrer Dokumentation im unteren Unteroligozän als erloschen gelten. Die *Pseudosciurus*-Linie setzte sich dagegen bis ins mittlere Unteroligozän fort (vgl. Teil V).

Den bisherigen Funden nach zu schließen, starben *Paradelomys* und der *rütimeyeri*-Formenkreis wahrscheinlich noch im oberen Eozän, *Sciuroides* und *Adelomys* dagegen im unteren Unteroligozän aus. Damit bedarf das längere Überleben von *Pseudosciurus*, *Suevosciurus* und möglicherweise auch von *Treposciurus* gegenüber den übrigen Gattungen der Familie einer Erklärung. Einen Hinweis kann die Betrachtung der Gebißausbildung und Kaufunktion im Zusammenhang mit der Lebensweise geben (vgl. Teil VI).

V. STRATIGRAPHIE

Während sich für Säugetierfunde, die aus Sedimentfolgen horizontiert geborgen werden können, eine Altersbeziehung bereits aus dem Zusammenhang der Schichten ergibt, liefern Spaltenfüllungen auf Grund des geologischen Befundes allein keine verbindlichen Alterskriterien. Diese müssen vielmehr ausschließlich aus der Faunenzusammensetzung der Funde erschlossen werden. Die Unterscheidung zeitlich nahe beieinanderliegender Spaltenfüllungen gelingt darüber hinaus nur dann, wenn innerhalb der Faunen morphologisch markante Entwicklungsreihen nachweisbar sind. Die morphologischen Stadien, welche die *Pseudosciurus*-Entwicklung durchläuft, eignen sich in diesem Sinne gut zur Kennzeichnung verschiedener stratigraphischer Niveaus. *Suevosciurus* ist hingegen durch seine morphologische Beständigkeit als chronologische Marke weniger geeignet. Immerhin kann aber das alleinige Auftreten des terminalen *Suevosciurus ehingensis* und die Abwesenheit von *Pseudosciurus* als Zeitkriterium Verwendung finden. Der Aussagewert der *Pseudosciurus*-merkmale für die zeitliche Einordnung von Spaltenfüllungen beruht auf der im wesentlichen synchron verlaufenden Änderung der Größe, der allgemeinen Morphologie und der Schmelzleistenmuster der Zähne. Eine einzige Ausnahme bildet die Fauna von Ronheim 1, die nach dem Entwicklungsstadium der Schmelzleistenmuster etwas tiefer einzuordnen wäre, als nach der allgemeinen morphologischen Ausbildung und Größe. Den beiden letzten Kriterien muß in diesem Fall der Vorrang gegeben werden, da für die Häufigkeitsverteilungen der Schmelzleistenmerkmale teilweise nur geringe Mengen von Einzelzähnen zur Verfügung standen (vgl. Abb. 41 und 42). Die Merkmale von *Pseudosciurus*, die geeignet sind, bestimmte stratigraphische Niveaus zu charakterisieren, sind in die chronologische Übersicht von Tabelle 8 mit eingetragen.

Da *Pseudosciurus* und *Suevosciurus* während des Oligozäns nur in Süddeutschland auftreten, müssen die Beziehungen zu der bestehenden säugetierpaläontologischen „Zonengliederung“ über andere Faunenelemente gesucht werden. Wie sich bei dem Vergleich der Begleitfaunen mit französischen und Schweizer Fundstellen herausstellt, ist ein großer Teil der bislang ins Unteroligozän gestellten süddeutschen Funde höher einzustufen. Eine Orientierung der oligozänen Säugetierfaunen an der internationalen Stufengliederung des Tertiärs kann nur dort geschehen, wo säugetierführende Land- oder Süßwassersedimente mit marinen, brackischen oder limnofluviatilen Schichten bekannten Alters wechsellagern. Solche Profile finden sich für den Bereich der Eozän-Oligozän-Grenze in Südengland, für die Unteroligozän-Mitteloligozän-Grenze im Oberrheintalgraben und in der Hessischen Senke, für die Mitteloligozän-Oberoligozän-Grenze im Mainzer Becken und in der bayerischen Faltenmolasse. Die in diesem Zusammenhang entstandene Literatur bildet den Ausgangspunkt für den folgenden Gliederungsversuch.

Obwohl die Eozän-Oligozän-Grenze bereits durch BEYRICH (1854) in eindeutiger Weise festgelegt wurde, worauf vor allem DEHM 1950 aufmerksam machte, befindet sich ihre Fixierung innerhalb der Säugetierstratigraphie gegenwärtig noch in Diskussion.

THALER ordnete die Lower Headon beds Südenglands der Zone von Euzet zu und vermutete die Eozän-Oligozän-Grenze zwischen Euzet und der Zone von Montmartre (1966, S. 228). Nach GRAMANN (1969, S. 17) ist in dem Brockenhurst bed, einer marinen Ein-

schaltung an der Basis der Middle Headon beds, jedoch eine Nannoplankton-Vergesellschaftung gefunden worden, welche ein tieferes Niveau charakterisiert als die Latdorf-Schichten der Typlokalität. Damit gehört möglicherweise der tiefere Teil der Zone von Montmartre, welchen FRANZEN (1968, S. 166) als Zone von La Débruge abtrennte, noch ins Obereozän. Sollte dies zutreffen, so wäre auch für Ehrenstein 1 (A) obereozänes Alter anzusetzen. Eine Neubearbeitung der südenglischen Säugerfaunen ist im Gange. In Erwartung ihrer Ergebnisse wird im folgenden gemäß der Handhabung THALERS und FRANZENS die Fauna von Euzet als jüngste Eozän-Fauna angesehen.

Für die Unteroligozän-Mitteloligozän-Grenze wird die Gliederung von E. MARTINI (1969) angewendet. MARTINI wies nach, daß sich zwischen den Typusschichten von Latdorf und dem Niveau des nordwestdeutschen Rupelton noch eine Schichtfolge einschaltet, welche an Hand von Nannoplankton zwei verschiedenen Zonen zugeordnet werden kann. In dem auf diese Weise vervollständigten Profil legte er die Unteroligozän-Mitteloligozän-Grenze in der Weise fest, daß er die ältere Zone der Zwischenserie (*Cyclococcolithus margaritae*-Zone oder *Reticulofenestra laevis*-Zone) zusammen mit den Latdorf-Schichten ins Unteroligozän, die jüngere Zone (*Sphenolithus praedistentus*-Zone) dagegen zusammen mit dem Rupelton ins Mitteloligozän stellt. Die oberen Pechelbronner Schichten, die im Oberrheintalgraben vom Rupelton überlagert werden, sind damit gemäß der Gliederung von MARTINI zum großen Teil oder ganz ins Rupel zu stellen. Da die Säugerfauna der oberen Pechelbronner Schichten mit Ronzon und den Lower Hamstead beds vergleichbar ist (GRAMANN 1969, S. 20), können auch diese ins unterste Mitteloligozän gestellt werden, wobei aber die Grenze zum Unteroligozän weiterhin unscharf bleibt. Eine Bearbeitung der Schichtenfolge von Boom, der Typlokalität des Rupel, wird gegenwärtig unternommen (MARTINI 1969, S. 128). Sie kann zusätzliche Gesichtspunkte zu der gegenwärtigen Gliederung hinzutragen.

Das höhere Oligozän ist für die Einstufung der Pseudosciuriden insofern von Interesse, als *Suevosciurus ehingensis* aus dem Echelsbacher Flöz der Bayerischen Unteren Süßwassermolasse bekannt wurde (VOLLMAYR 1966, S. 68f.). Das geringmächtige Kohleflöz erscheint unmittelbar im Hangenden der Bausteinschichten und wird auf Grund dessen in der Molassestratigraphie ins untere Oberoligozän eingestuft. Einer mündlichen Mitteilung von Herrn Dr. W. STEPHAN (Geologisches Landesamt München) zufolge deuten inzwischen Beobachtungen darauf hin, daß die oberen Bausteinschichten nicht ganz horizontbeständig sind; möglicherweise wurde die Bausteinfazies im Zuge des Meeresrückzuges in Richtung Wiener Becken im Westen bereits früher abgelöst. Damit wäre das Echelsbacher Flöz noch ins oberste Rupel einzustufen.

Ehrenstein 1 (A)

Ehrenstein 1 (A) kann auf Grund der dort auftretenden Primaten (N. SCHMIDT 1969) zeitlich mit Gösgen-Canal verglichen werden (HÜRZELER 1946). Dieser Fundpunkt entspricht nach seiner Fauna dem Niveau von La Débruge.

Mähringen

Die Spaltenfüllung Mähringen wurde von FRANZEN an Hand der enthaltenen Palaeotherien-Reste in das Niveau von Montmartre eingestuft (FRANZEN 1968, S. 166).

Veringenstadt

SCHLOSSER (1902, S. 244) setzte die Fauna von Veringenstadt zeitlich mit derjenigen von Ronzon gleich. Entsprechend der Gliederung von MARTINI ist diese Fundstelle ins unterste Mitteloligozän zu stellen (vgl. oben). In diesem Sinne verfuhr bereits FRANZEN

(1968, S. 166). Damit fällt das Erlöschen der Palaeotherien und das erste Auftreten der Rhinoceren und der übrigen Einwanderer etwa mit der Unteroligozän-Mitteloligozän-Grenze zusammen.

Schelklingen 1

Die Faunenvergesellschaftung von Schelklingen 1 ist durch das letztmalige Auftreten von *Pseudosciurus suevicus* und das erste Erscheinen von *Melissiodon* charakterisiert. *Melissiodon* tritt in Frankreich und der Schweiz erstmals im oberen Mitteloligozän, nämlich in der Zone von Antoincht, auf (THALER 1966, S. 217). Es darf angenommen werden, daß das erste Auftreten von *Melissiodon* in Mittel- und Westeuropa ungefähr gleichzeitig erfolgte. Andererseits deutet der zwar erkennbare, aber nicht übermäßige Entwicklungsfortschritt von *Pseudosciurus suevicus* in Schelklingen 1 gegenüber den vorangehenden Fundstellen ohne *Melissiodon*, nämlich Herrlingen 1, Ehingen 12 und Ronheim 1, auf ein etwas tieferes Niveau hin. Die Platzierung von Schelklingen 1 etwa an der Grenze der Zonen von La Sauvetat und Antoincht geschieht in Hinblick auf die stratigraphische Einordnung der folgenden Fundstellen.

Bernloch 1 (B), Ehingen 1, Burgmagerbein 2, Echelsbacher Brücke.

Die genannten Fundstellen sind höher einzustufen als Schelklingen 1, da *Pseudosciurus suevicus* und *Suevosciurus fraasi* nicht mehr auftreten. Die beiden von der Echelsbacher Brücke stammenden unteren Molaren von *Suevosciurus ehingensis* entsprechen in den Dimensionen denjenigen von Schelklingen 1. Dabei ist zu bedenken, daß zwei Einzelzähne, angesichts der geringen Größenverschiebung von *Suevosciurus*, die vor allem bei den unteren Molaren eine weitgehende Überschneidung der Größenverteilungen mit sich bringt, nur geringe Aussagen ermöglichen. Das Vorkommen der Zähne im Echelsbacher Flöz nötigt auf jeden Fall zu einer höheren Einstufung als Schelklingen 1. Geht man davon aus, daß die Bausteinschichten im Ammergebiet möglicherweise bereits etwas früher durch limnofluviatile Sedimente abgelöst wurden als im östlichen Alpenvorland, so erscheint eine Alterseinstufung ins oberste Mitteloligozän vertretbar (vgl. S. 122). Dies stimmt auch mit anderen Funden überein. So ist z. B. in Ehingen 1 und Burgmagerbein 2 der oberoligozäne *Archaeomys* selbst noch nicht vertreten, wohl aber ein *Archaeomys*-Verwandter, nämlich *Protechimys*.

Bernloch 1 (A)

Während bei der Spaltenfüllung Ehrenstein 1 auf Grund des Nebeneinandervorkommens von *Adapis* und *Microchoerus* neben *Pseudosciurus suevicus* und auch auf Grund anderer Befunde von Anfang an zwei verschiedenaltre Faunengemeinschaften angenommen werden mußten (Ehrenstein 1 (A) und Ehrenstein 1 (B)), lag der Fall bei Bernloch 1 nicht so offen zutage. Der Nachweis zweier verschiedenaltre Faunenkomponenten konnte hier erst durch die Untersuchung der in dieser Spalte gefundenen Pseudosciuriden erbracht werden. Er stützt sich auf folgende Befunde: Das Vorkommen des terminalen *Suevosciurus ehingensis* sowie anderer Formen, vor allem *Melissiodon*, in der Spalte Bernloch 1 stellt diese zeitlich mit Ehingen 1 und Burgmagerbein 2 gleich. Die zahlreichen Funde von *Pseudosciurus suevicus* in der gleichen Spalte fügen sich nicht in dieses Bild. Der Widerspruch könnte immerhin beseitigt werden, wenn sich in dem *Pseudosciurus* von Bernloch 1 eine terminale Form erkennen ließe, etwa entsprechend dem Entwicklungsstadium von Schelklingen 1. Dergleichen ist jedoch nicht der Fall. Vielmehr ist das Entwicklungsniveau der Bernlocher *Pseudosciurus*-Fauna etwa mit Weißenburg 2 und Unterer Eselsberg gleich-

zusetzen. Daß es sich bei den in Frage stehenden Pseudosciurus-Vertretern nicht um eine späte Verkümmierungsform kurz vor dem Aussterben handeln kann, geht aus morphologischen Details an diesen Zähnen selbst hervor und läßt sich auch durch weitere Beobachtungen sichern. So ist in der Spalte neben dem terminalen *Suevosciurus ehingensis* noch eine viel kleinere *Suevosciurus*-Fauna vertreten. Wie das entsprechende Längen-Breiten-Diagramm in Abb. 45 zeigt, lassen sich hier *Suevosciurus fraasi* und *Suevosciurus ehingensis* unterscheiden, die beide nur einem tieferen stratigraphischen Niveau angehören können. Es muß angenommen werden, daß diese ältere *Suevosciurus*-Fauna und ebenso *Pseudosciurus suevicus* Komponenten ein und derselben Lebensgemeinschaft sind, welche ebenfalls in die Spalte von Bernloch 1 gelangt und mit der jüngeren „*Melissiodon*-Fauna“ zusammen gelagert wurde. Für die Existenz älterer Elemente in Bernloch 1 spricht auch der nachgewiesene Palaeotherien-Rest. Gemäß der Verfahrensweise bei Ehrenstein 1 wird hier die ältere Fauna mit Bernloch 1 (A) und die jüngere Fauna mit Bernloch 1 (B) bezeichnet.

Armissan

Entsprechend den Angaben LAVOCATS (1955) gehört der Skelettfund von Armissan, bei dem es sich nur um einen *Suevosciurus ehingensis* handeln kann (vgl. S. 47), wahrscheinlich ins höhere Oligozän. Nachdem die süddeutschen Pseudosciuriden-Faunen in ihrer stratigraphischen Einordnung zum Teil erheblich, nämlich verschiedentlich bis ins obere Mitteloiligozän hinaufgerückt werden mußten, ist diese Altersangabe zumindest nicht unwahrscheinlich.

Tabelle 8: Stratigraphie

Die „Zonen“		Die Gebißmerkmale von <i>Pseudosciurus</i>	Die Pseudosciuriden-Funde	Die Fundpunkte (gut belegt)	(spärlich belegt)
MITTEL- OLIGOZÄN	Antoingt		<i>Suevosciurus ehingensis</i> DEHM	Echelsbacher Brücke, Ehingen 1, Burgmagerbein 2, Bernloch 1 (B)	
	La Sauvetat	Umriß der oberen Zähne eckig. Labialabhänge der Außenhügel stark eingesenkt. Außen- zingulum zurückgebildet. Metaconid-Hinterarm an den unteren Zähnen fast stets gegabelt. M ₃ ohne hinteren Zwischenhügel.	<i>Pseudosciurus suevicus</i> HENSEL <i>Suevosciurus ehingensis</i> DEHM <i>Suevosciurus fraasi</i> (MAJOR)	Schelklingen 1 Herrlingen 1, Ehingen 12, Ronheim 1, Grafenmühle 1	Solnhofen 4, Ehingen 14
	Ronzon	Labialabhänge der Außenhügel an den oberen Zähnen konkav eingesenkt. Außenzingulum ohne Unterbrechung. Alle Mandibularzähne im Besitz eines hinteren Zwischen- hügels. Metaconid-Hinterarm am M ₁ und am Prä- und Milch- molaren häufig gegabelt.	<i>Pseudosciurus suevicus</i> HENSEL <i>Suevosciurus ehingensis</i> DEHM <i>Suevosciurus fraasi</i> (MAJOR)	Veringenstadt, Vehringen- dorf, Hochberg, Mönchs- deggingen 2, Möhren 4, Ehrenstein 1 (B)	Ehingen 2, Ehingen 5, Ehingen 7, Ehingen 8, Ehingen 9, Ehingen 10, Ehingen 11, Ehingen 13, Tomerdingen
UNTER- OLIGOZÄN	Frohnstetten	Maxillarzähne mit gerundetem Umriß. Labialabhänge der Außenhügel eben oder ein wenig konvex gewölbt, selten eingesenkt. M ₁ mit hinterem Zwischenhügel. Der M ₂ meist, der M ₃ stets noch im Besitz eines Nachjochs. Metaconid-Hinterarm immer einfach.	<i>Pseudosciurus suevicus</i> HENSEL <i>Suevosciurus ehingensis</i> DEHM <i>Suevosciurus fraasi</i> (MAJOR)	Bernloch 1 (A), Weißen- burg 2, Weißenburg 3, Örlingertal, Unterer Eselsberg	Heidenheim i. Mfr. 2, Wolferstadt 2
	Montmartre	Obere Zähne vorwiegend mit Mesostyl. Labialabhänge der Außenhügel konvex gewölbt. Zwi- schenhöcker niedrig und gerundet. Metaconid-Hinterarm an den unteren Zähnen stets ein- fach.	<i>Pseudosciurus suevicus</i> HENSEL <i>Pseudosciurus praecedens</i> n. sp. <i>Suevosciurus ehingensis</i> DEHM <i>Suevosciurus fraasi</i> (MAJOR)	Möhren 6, Weißenburg 9, Herrlingen 2 Weißenburg 8, Arnegg 2, Mähringen, Huisheim 1	
	La Débruge	Kronenumriß der oberen Zähne gut gerundet; labiale Außenhügel-Abhänge deutlich gewölbt. Lingualer Proto- con-Hinterarm wenig scharf und unvollkommen aus dem Protocon-Hinterarm herausgearbeitet. Alle unteren Zähne haben ein Nachjoch.	<i>Pseudosciurus praecedens</i> n. sp. <i>Suevosciurus minimus</i> (MAJOR) <i>Sciuroides ehrensteinensis</i> n. sp. <i>Sciuroides A</i> n. sp. <i>Treposciurus mutabilis mutabilis</i> n. sp. n. ssp. <i>Treposciurus intermedius</i> (SCHLOSSER)	Ehrenstein 1 (A), Quercy	
OBEREOZÄN	Euzet	Die Merkmale von <i>Pseudosciurus A</i> n. sp. sind wenig be- kannt. Maxillarzähne mit angedeuteten Quergraten und unscheinbaren Zwischenhöckern.	<i>Sciuroides siderolithicus</i> <i>Suevosciurus minimus</i> (MAJOR) <i>Treposciurus mutabilis helveticus</i> n. sp. n. ssp. <i>Pseudosciurus A</i> n. sp.	Mormont-Eclépens [Kollektion Rochat], (Quercy)	

and. coll. 198

VI. ÖKOLOGIE

Die Familie der Pseudosciuriden ist bereits im Laufe des Oligozäns ausgestorben. Da ihre Verwandtschaftszusammenhänge mit den heute lebenden Nagern noch nicht geklärt sind und engere Beziehungen zu diesen dem Anschein nach gar nicht bestehen, ist es nur möglich, durch Deutung der fossilen Reste auf ihre Lebensweise zu schließen. Hinweise dürfen von einer osteologischen Bearbeitung des Pseudosciuriden-Materials erwartet werden. Auf der Basis der odontologischen Untersuchungen der vorliegenden Arbeit lassen sich gewisse Aussagen über die Ernährungsweise dieser Tiere und damit mittelbar über ihre Lebensweise machen. Auf Grund der Primitivität der Gebißausbildung kann auf eine Nahrung geschlossen werden, die keine besonders hohe Spezialisierung der Zähne erforderte. Ein genaueres Studium der Gebißausbildung und der Abkauungsspuren an Zahnreihen lehrt, daß verschiedene Pseudosciuriden-Gruppen die Zerkleinerung der Nahrung durch unterschiedliche Kaubewegung besorgt haben. Dies läßt darauf schließen, daß auch verschiedene Ernährungsgewohnheiten bestanden bzw. sich im Laufe der Entwicklung herausgebildet haben müssen. Die bestehenden Differenzierungen in der Kaufunktion sollen im folgenden kurz betrachtet werden.

Die Gebißokklusion war alternierend, worauf bereits DIETRICH (1929) hinwies, d.h. die Vorderhügel der Maxillarzähne senkten sich beim Schließen der Kiefer in das mittlere Quertal (= intramolare Grube) der Mandibularzähne, die Hinterhöcker kamen dagegen in die jeweils durch das hintere Quertal und die vordere Querrinne zweier benachbarter Mandibularzähne gebildete Grube zu liegen (= intermolare Grube).

Auf Grund der Zahnbildungen und der Abkauungsflächen lassen sich bei den Pseudosciuriden drei verschiedene Kaugewohnheiten unterscheiden: Ein erster Typ der Kaubewegung findet sich bei *Treposciurus*, *Suevosciurus* und *Protadelomys*. Die niedrigen Höcker und wenig erhabenen Quergrate erlaubten eine quetschend rotierende Kieferbewegung. Sie führte bei fortgeschrittener Abkauung zu gleichmäßig ausgeschliffenen, flachen intra- und intermolaren Gruben. Ein weiterer Zerkleinerungseffekt wurde dadurch erreicht, daß die etwas höheren Außenhügel der Maxillarzähne an den gleichfalls mehr emporragenden Innenhügeln der Mandibularzähne bei schrägseitlicher Bewegung eine Art Widerlager fanden und an ihnen aufwärts glitten. Dieser Typ der Kaubewegung kann wohl als der primitivste angesehen werden. Er war bereits bei *Protadelomys* ausgebildet und wurde bei *Treposciurus* und *Suevosciurus* beibehalten. *Treposciurus mutabilis helveticus* n. sp. n. ssp. zeigt allerdings durch die gleichmäßig erhabene Ausbildung der Querjoche und des Längsgrates an den unteren Zähnen eine Tendenz zu dem folgenden zweiten Bewegungstyp.

Die zweite Kauweise strebt eine in der Längserstreckung der Kiefer reibende Bewegung an. Dieser Typ, der bei den Theridomyiden und vor allem auch bei den späteren hochkronigen Nagern in sehr vollkommener Weise verwirklicht ist, kam bei den Pseudosciuriden allerdings nicht über bescheidene Anfänge hinaus. Wie unschwer zu erkennen ist, entwickelt er sich allmählich aus dem ersten Typ, und zwar an den hinteren Zähnen früher als an den vorderen: Die Freiheit der seitlichen Kieferbewegung ist im vorderen Kieferteil größer als in der hinteren Region, wo sie durch die Nähe der Kiefergelenkung eingeschränkt wird. Deshalb herrscht bei mahlend rotierender Bewegung des Gebisses vorn die seitliche

Komponente vor, während weiter hinten die in der Längserstreckung des Kiefers geführte reibende Bewegung überwiegt. Diese graduelle Funktionstrennung innerhalb ein und derselben Kieferreihe macht sich durch das Niedrigerwerden des Zahnreliefs von vorn nach hinten sowie durch die Verflachung der intra- und intermolaren Gruben bemerkbar. Auch in den Striemungsrichtungen auf den Abkauungsfacetten ist dies zu erkennen. Sie sind im vorderen Kiefer seitlich bis diagonal, hinten dagegen diagonal bis längsgerichtet. Die beginnende Anpassung an die reibende Kieferbewegung drückt sich darin aus, daß die Grate der hinteren Molaren allmählich die gleiche Höhe wie die Außenhügel erreichen. Gleichzeitig wird die Kaufunktion in der Hauptsache durch die Höckerspitzen und die Grate besorgt, während die Basis des Kronenmittelfeldes bis fast zuletzt von der Abkauung verschont bleibt. Bezeichnenderweise gehen im Zuge dieser Umbildung auch die Schmelzrunzeln in den Kronensenken verloren. Bei den in Frage kommenden Pseudosciuriden ist im Gegensatz zu den Theridomyiden in die entstandene Abkauungsebene allerdings noch nicht die ganze Kronenfläche mit einbezogen. An den Mandibularzähnen wird die Ebene von den Innenhügeln, an den Maxillarzähnen dagegen von den Außenhügeln überragt. Am deutlichsten findet sich diese Anpassungstendenz bei *Adelomys*. Ebenfalls erkennbar ist sie bei *Sciuroides A* n. sp. und *Treposciurus mutabilis helveticus* n. sp. n. ssp.

Eine weitere Anpassungsrichtung hat sich bei *Pseudosciurus* herausgebildet. Sie geht wiederum aus dem ersten Typ der Kaubewegung hervor; und zwar dadurch, daß die seitliche Bewegungskomponente zunehmend überwiegt und dann schließlich im vorderen Teil der Kieferreihe allein maßgebend wird. Diese Kaubewegung von *Pseudosciurus* wurde bereits von DIETRICH (1929, S. 133) konstatiert. Bei dieser Gattung ist außerdem eine zunehmende Adaption der Gebißstruktur auf die seitliche Bewegung erkennbar. Im Zuge dieses Umbildungsprozesses näherte sich *Pseudosciurus* mehr und mehr dem selenodonten Gebißtyp (vgl. S. 107).

Die drei geschilderten Arten der Kaubewegung können als Hinweis dafür gelten, daß innerhalb der Pseudosciuriden verschiedene ökologische Richtungen angestrebt werden. Dem im ganzen noch sehr primitiven Gebißtyp nach zu schließen, glich die Nahrungsbevorzugung von *Suevosciurus*, *Protadelomys* und *Treposciurus* etwa den Eichhörnchenartigen. Aus der auffallenden Konvergenz der Gebißausbildung von *Pseudosciurus* mit den Selenodontiern darf wohl auch auf eine ähnliche Ernährungsweise geschlossen werden. DEHM (1937, S. 286) vermutete derbbblättrige Pflanzennahrung oder sogar Grasnahrung. Das Verbreitungsgebiet, nämlich die trockenen Hochflächen der Alb mit entsprechend derber Vegetation, kann ebenfalls darauf hinweisen.

Es ist nicht zu übersehen, daß das Bestreben, durch gleichmäßige Erhöhung der Grate ein einheitliches Reibmuster der Zähne zu erreichen, auf die Gebißausbildung der semi-hypselodonten bis hypselodonten Theridomyiden hintendiert. Möglicherweise haben sich *Adelomys*, *Paradelomys*, *Treposciurus mutabilis helveticus* n. sp. n. ssp., *Sciuroides A* n. sp. in die gleiche ökologische Richtung bewegt wie die Theridomyiden. Es ist denkbar, daß sie dann bei der raschen Entfaltung dieser Familie in Konkurrenz gerieten und durch mangelnde Entwicklungsfähigkeit auch des Gebisses unterlagen. Damit ließe sich das längere Überleben von *Pseudosciurus* und *Suevosciurus* verstehen.

Gewisse Aussagen über das Biotop der Pseudosciuriden sind aus den Verbreitungsgebieten zu gewinnen. Es kann auffallen, daß *Suevosciurus* und *Pseudosciurus* nur in den ehemals trockenen Hochgebieten der Schwäbischen und Fränkischen Alb angetroffen werden. Gleichzeitig fehlen sie in den Kleinsäugerfaunen des wohl stets feuchteren Rheintalgrabens. Diese sind vor allem durch Theridomyiden bestimmt. Möglicherweise war *Pseudosciurus suevicus* noch mehr auf trockene Baumsteppen oder Steppengebiete festgelegt als

Suevosciurus, da dieser immerhin auch aus dem Echelsbacher Flöz nachgewiesen ist. Es bestehen Anzeichen, daß *Pseudosciurus* die Spezialisierung auf Trockengebiete erst im Laufe seiner Entwicklung im Oligozän erreichte. Das Zusammenvorkommen von *Pseudosciurus praecedens* n. sp. mit Halbaffen deutet nämlich auf ein Leben in Waldbeständen hin. *Adelomys* und *Sciuroides* scheinen mehr die Biotope der Theridomyiden bevorzugt zu haben, da sie mit diesen häufiger zusammen auftreten.

VII. ZOOGEOGRAPHIE

Das Obereozän und untere Unteroligozän dürfen als die Hauptentfaltungszeit der Pseudosciuriden angesehen werden. Während dieser Zeit sind ihre Vertreter aus Frankreich, der Schweiz, Südengland, Nordspanien und Süddeutschland nachgewiesen. Die Abwesenheit der Pseudosciuriden während des Obereozäns in Süddeutschland ist wohl nicht primär, sondern durch das bisherige Fehlen von Spaltenfüllungen aus dieser Zeit bedingt. Dafür spricht das Vorkommen des obereozänen *Sciuroides siderolithicus* in der Spaltenfüllung Weidenstetten, welcher sich hier auf sekundärer Lagerstätte befindet. Von den im Obereozän und unteren Unteroligozän auftretenden Gattungen sind in der Schweiz alle sieben vertreten, während in Frankreich und Spanien nur ein Teil des Formenkreises nachgewiesen werden konnte. In Süddeutschland fehlt die Gattung *Paradelomys* und der „*Sciuroides*“ *rütimeyeri*-Formenkreis. Die neuen Pseudosciuriden-Funde aus den Headon beds in Südengland, welche sich gegenwärtig in Bearbeitung befinden, lassen zumindest *Pseudosciurus* vermissen. Nachdem die mitteleozäne Gattung *Protadelomys* lediglich aus der Schweiz und ihrer näheren französischen Umgebung bekannt ist, scheint es sich hier um den ursprünglichen Verbreitungsraum der Pseudosciuriden zu handeln. Mit dem Beginn des Oligozäns wurde das süddeutsche Verbreitungsgebiet, das sicher bereits im Obereozän von Pseudosciuriden bevölkert war, von den Schweizer und westeuropäischen Verbreitungsgebieten isoliert. Die vermutliche Ursache dafür war die zeitweise Überflutung des Oberrheintalgrabens und die damit verbundene Einengung der Landverbindung zwischen dem Schweizer und süddeutschen Raum durch diesen Meeresarm einerseits und den nördlichen Tethysrand andererseits. Bereits im tiefen Unteroligozän sind die Auswirkungen der Isolation erkennbar. So treten *Pseudosciurus* und *Suevosciurus*, die im Obereozän von Mormont-Eclépens noch vertreten waren, nur mehr in Ehrenstein 1 (A) auf, während sie in der etwa gleichaltrigen Fundstelle Gösgen-Canal (STEHLIN 1912) bereits zu vermissen sind. Für die Gattungen *Sciuroides* und *Treposciurus* machte sich diese Trennung ebenfalls bemerkbar. So sind die Formen *Sciuroides ehrensteinensis* n. sp. und *Sciuroides A* n. sp. aus dem Schweizer und westeuropäischen Raum nicht nachgewiesen. *Treposciurus* wird westlich der Faunenschranke durch die Spezies *intermedius*, östlich davon durch *mutabilis mutabilis* n. sp. n. ssp. repräsentiert.

Während *Sciuroides* und *Treposciurus* in Süddeutschland noch im unteren Unteroligozän aussterben, dauern *Pseudosciurus* und *Suevosciurus* ins mittlere bzw. obere Mitteloligozän an. In dieser Zeit bleiben die beiden Gattungen auf den süddeutschen Raum beschränkt. Erst kurz vor dem Aussterben der letzten Pseudosciuriden-Art *Suevosciurus ehingensis* scheinen Vertreter derselben nach Westen hinübergewandert zu sein. Jedenfalls liegt aus dem höheren Oligozän von Armissan der Skelettfund eines Pseudosciuriden vor (vgl. S. 124), bei dem es sich nur um die genannte Art handeln kann.

ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE

Die vorliegende Arbeit stützt sich auf Pseudosciuriden-Gebißmaterial aus 25 süddeutschen Spaltenfüllungen und einer Fundstelle der Unteren Süßwasser-Molasse Bayerns sowie auf Materialien von Mormont-Eclépens (Schweiz) und Quercy (Frankreich). Von diesen Fundpunkten des Obereozäns, Unteroligozäns und Mitteloligozäns lagen insgesamt 3274 Einzelzähne und 396 Kiefer bzw. Kieferbruchstücke vor. Ferner konnten umfangreiche Vergleichsmaterialien von weiteren Fundpunkten der Schweiz, Frankreichs und Nordspaniens gesichtet und zum Vergleich herangezogen werden.

Die taxionomische Bearbeitung des Materials nötigte zur Abtrennung eines neuen Genus, das die Benennung *Treposciurus* erhielt. Außerdem wurden fünf Arten neu beschrieben, eine davon mit zwei Unterarten. Drei der fünf Arten konnten benannt werden. Die Namensgebung für die zwei anderen, unzureichend belegten Arten mußte bis zum Hinzutreten weiterer Funde ausgesetzt werden. Aus den Längen-Breiten-Verteilungen für *Suevosciurus* konnte entnommen werden, daß die beiden morphologisch fast übereinstimmenden Arten *Suevosciurus fraasi* (MAJOR) und *Suevosciurus ehingensis* DEHM vom mittleren Unteroligozän bis ins mittlere Mitteloligozän nebeneinander vorkommen.

Bei der Besprechung der systematischen Beziehungen wurde *Treposciurus* nov. gen. auf Grund seiner morphologischen Merkmale ein vermittelnder Platz zwischen den übrigen beschriebenen Gattungen *Pseudosciurus* HENSEL, *Sciuroides* MAJOR und *Suevosciurus* DEHM zuerkannt. Beim Vergleich mit den übrigen Gattungen der Familie zeichneten sich besonders enge verwandtschaftliche Beziehungen zwischen *Pseudosciurus* HENSEL, *Adelomys* GÉRAVIS und *Paradelomys* THALER sowie zwischen *Treposciurus* nov. gen. und *Protadelomys* HARTENBERGER ab. *Suevosciurus* DEHM steht den beiden letztgenannten Gattungen am nächsten, differiert gegenüber diesen aber durch die abweichende Längsgrat-Nachjoch-Beziehung an den unteren Zähnen.

Während *Treposciurus* nov. gen. unter den im taxionomischen Teil beschriebenen Gattungen eine Mittelstellung einnimmt, kommt *Sciuroides* eine vermittelnde Rolle bei Betrachtung der gesamten Familie zu. Enge Beziehungen dieses Genus zu *Pseudosciurus*, *Adelomys* und *Paradelomys* sind über *Sciuroides ehrensteinensis* n. sp. erkennbar. Zu *Protadelomys*, *Treposciurus* nov. gen. und *Suevosciurus* können verwandtschaftliche Zusammenhänge über *Sciuroides siderolithicus* und *Protadelomys* festgestellt werden. Weiterhin steht *Sciuroides* einem Formenkreis sehr nahe, dem bislang als einzige beschriebene Art „*Sciuroides*“ *rütimeyeri* SCHLOSSER angehört. Trotz zahlreicher Entsprechungen zu *Sciuroides* handelt es sich hierbei um eine eigenständige Gruppe. Die Einrichtung einer neuen Gattung wurde gefordert.

Die letzten Endes auf STEHLIN & SCHAUB (1951) zurückgehende Teilung der Pseudosciuriden in zwei Gruppen, welche bei LAVOCAT (1951) und HARTENBERGER (1969) zur Unterteilung der Familie in zwei Subfamilien geführt hat, wurde als ungerechtfertigt zurückgewiesen. Die mit der Zweiteilung zusammenhängende Herleitung einer „sekundären“ Innenbucht an den oberen Zähnen bei *Pseudosciurus* und *Adelomys*, die STEHLIN & SCHAUB (1951) als Ausgangspunkt der Theridomyiden-Morphologie ansahen, wurde als unzutreffend erkannt und auf Grund neuer Beobachtungen durch eine andere Erklärung ersetzt.

Danach ist die Innensynklinale der Theridomyiden der Innenbucht der Pseudosciuriden homolog und ohne tiefergreifende Umwandlungen zustande gekommen.

Auf der Basis umfangreicher Zahnmaterialien wurde das Schmelzleistensystem von *Pseudosciurus* untersucht und in seiner Variabilität und gesetzmäßigen Abwandlung verfolgt. An die morphologische Beschreibung und die allgemeine Betrachtung der Variationsmöglichkeiten der Schmelzleisten schließt sich die Entwicklung einer Methode an, nach welcher die Leistenstrukturen einer statistischen Erfassung zugänglich gemacht werden können. Als Hauptproblem erweist sich die Forderung nach der Vergleichbarkeit der zu erfassenden Strukturen. Dazu wurden mehrere Möglichkeiten im prinzipiellen diskutiert und die geeignetste von ihnen ausgewählt und ausgearbeitet.

Als erstes Ergebnis des Aufnahmeverfahrens konnte auf der Basis der ersten und zweiten Molaren ein Merkmalskatalog mit den Häufigkeiten einzelner Schmelzleistenstrukturen für die besser belegten *Pseudosciurus*-Faunen vorgestellt werden. Es zeigte sich dabei allgemein, daß die Zähne des Oberkiefers an morphologischen Strukturmerkmalen wesentlich reicher sind als die Unterkieferzähne. Am Beispiel der Fauna von Herrlingen wurde die Abwandlung der Schmelzleistensmuster innerhalb der oberen und unteren Zahnreihen exemplarisch dargestellt. Weiterhin ließen sich Unterschiede in der Ausbildung und im Auftreten der Schmelzleisten zwischen den Prämolaren und den ihnen vorausgehenden Milchmolaren aufzeigen. Zum weiteren Vergleich der Schmelzleistensmuster verschiedener *Pseudosciurus*-Faunen wurden aus dem Merkmalskatalog diejenigen Kriterien, die gesetzmäßige Veränderungen zeigten, herausgegriffen und in Form von Merkmalsgruppen gesondert betrachtet.

Neben der für *Pseudosciurus* bereits erwiesenen phylogenetischen Größenzunahme (DEHM 1937) ließ sich bei dieser Gattung auch eine beträchtliche morphologische Abwandlung im Laufe der Entwicklung konstatieren, wobei alle durchlaufenen Umwandlungsstadien vom Beginn des Unteroligozäns bis zum Zeitpunkt des Aussterbens der Linie im Mitteloligozän bekanntgemacht werden konnten. Als wesentlichste Umbildungen sind die gegenüber dem bunodonten Ausgangstyp zunehmende „Selenodontie“ an den oberen Zähnen und die Ersetzung des anfänglichen Nachjochs an den unteren Zähnen durch einen Zwischenhöcker zu nennen.

Ebenso wie die Größe und die allgemeine Kronenmorphologie bei *Pseudosciurus* eine phylogenetische Änderung erfuhren, unterlag auch die Ausbildung des Schmelzleistensystems einer gerichteten Abwandlung. Sie läßt sich an den oberen Zähnen in der zunehmenden Variabilität der Innenhügelverbindung und außerdem im Verlauf des vom Hypocon-Vorderarm abzweigenden „Hauptastes“ des Schmelzleistensystems feststellen. An den unteren Zähnen ist eine Änderung besonders in der Verbindung der Innenhügel, aber auch an den Leisten im Bereich der Vorderhöcker erkennbar. Es konnten drei Abwandlungstypen der Schmelzleisten unterschieden werden: 1. die räumliche Verlagerung von Zahnleisten, 2. das Verschwinden alter und ihre Ablösung durch neue Strukturen, 3. das „Zerfließen“ einer anfangs konstanten Merkmalskonstellation durch zunehmende Variabilität.

Suevosciurus macht im Laufe seiner dokumentierten Entwicklung vom Obereozän bis ins höhere Mitteloligozän lediglich eine positive Größenverschiebung durch, während die Morphologie während des gesamten Zeitraums bis zum Aussterben in Stagnation verharret.

Eine Klärung der Abstammungsverhältnisse der in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Gattungen konnte nicht erfolgen, ohne die phylogenetischen Zusammenhänge innerhalb der gesamten Familie zu betrachten. Diese Untersuchungen führten zu der Unterscheidung zweier Hauptentwicklungslinien innerhalb der Pseudosciuriden, welche im Mitteleozän bei *Protadelomys* oder einer dieser Gattung zumindest sehr nahe stehenden

Form ihren Ausgang nahmen. Der erste Entwicklungszweig verhielt sich konservativ und brachte gegenüber dem Ausgangstyp nur wenige Veränderungen hinzu. Ihm gehören *Treposciurus* nov. gen. und *Suevosciurus* an. Dabei muß *Suevosciurus* als eine Abspaltung von der *Treposciurus*-Linie angesehen werden. Seine Eigenentwicklung drückt sich in der gegenüber allen übrigen Gattungen abweichenden Variante der Mandibularzähne aus, bei welcher der Längsgrat nicht das Nachjoch, sondern das Hypoconid trifft.

Der zweite Entwicklungszweig verhielt sich progressiv, indem er eine Reihe von Neubildungen durchsetzte. Beginnend bei einem *Protadelomys*-ähnlichen Stadium muß eine Entwicklungsphase durchlaufen worden sein, welche im wesentlichen *Sciuroides siderolithicus* glich und in dieser Spezies als morphologisches Stadium festgehalten wurde. Davon ausgehend bahnten sich frühzeitig weitere Differenzierungen an, die zu den Gattungen *Pseudosciurus*, *Paradelomys* und *Adelomys* führten. *Pseudosciurus* zeichnete sich dabei gegenüber den beiden anderen Formenkreisen durch baldigen Zerfall der erworbenen Strukturen noch vor deren endgültiger Konsolidierung aus. Eine weitere Sonderentwicklung, die bei einem Frühstadium von *Sciuroides* ihren Ausgang nahm, ist die Herausbildung des „*Sciuroides*“ *rütimeyeri*-Formenkreises.

Der morphologische Zerfall der Ausgangsstrukturen, welcher sich bei *Pseudosciurus* geltend machte und zur Annäherung an den selenodonten Gebißtyp führte, erklärt sich durch eine Umorientierung der Kaugewohnheit von einer ursprünglich mahlend rotierenden zu einer seitlich reibenden Bewegung. Eine Änderung der Nahrungsgewohnheiten und wohl auch der Lebensgewohnheiten im Laufe der Entwicklung ist zu vermuten. Es gibt Hinweise, welche für *Pseudosciurus* einen Wechsel des Biotops von Wald- oder lockeren Baumbeständen zu trockeneren Steppenlandschaften annehmen lassen.

Die phylogenetischen Umwandlungsstadien des *Pseudosciuriden*-Gebisses können zur Charakterisierung stratigraphischer Niveaus dienen. Meist erlauben bereits wenige Einzelzähne von *Pseudosciurus* eine relativ genaue zeitliche Einordnung der Spaltenfüllungen.

Während die *Pseudosciurus*-Funde bislang sämtlich ins Unteroligozän gestellt wurden, müssen die jüngeren Populationen auf Grund ihrer Begleitfaunen ins Mitteloligozän eingestuft werden. *Suevosciurus* reicht sogar noch ins höhere Mitteloligozän hinauf. Tiefes Unteroligozän wird im süddeutschen Raum durch das letztmalige Auftreten der Gattungen *Sciuroides* und *Treposciurus* nov. gen. signalisiert.

Sciuroides und *Treposciurus* nov. gen. sind während der Zeit ihres Auftretens im Obereozän und unteren Unteroligozän in West- und Mitteleuropa verbreitet. *Pseudosciurus* und *Suevosciurus* kommen zunächst im Obereozän der Schweiz vor, sind aber mit Beginn des Oligozäns ausschließlich auf Süddeutschland beschränkt. Erst kurz vor dem Aussterben im höheren Mitteloligozän scheint *Suevosciurus* wiederum nach Westeuropa vorgestoßen zu sein, wie der Fund von Armissan schließen läßt. Vermutlich hat der Oberrheintalgraben im Unteroligozän und auch noch im Mitteloligozän einen Austausch der *Pseudosciuriden*-Faunen zwischen dem westlichen und dem östlichen Verbreitungsgebiet verhindert.

LITERATURVERZEICHNIS

- ANDERSON, H. J., F. GRAMANN, S. RITZKOWSKI, V. SONNE & H. TOBIEN, 1969: Führer zur Oligozän-Exkursion 1969. – 192 S., 33 Abb., Marburg.
- BEYRICH, E., 1854: Die Stellung der Hessischen Tertiärbildungen. – Ber. preuß. Akad. Wiss. 1854. 640–666, Berlin.
- DEHM, R., 1935: Über tertiäre Spaltenfüllungen im fränkischen und süddeutschen Jura. – Zbl. Min. etc., Abt. B, 4, 113–124, Stuttgart.
- DEHM, R., 1937: Über die alttertiäre Nagerfamilie Pseudosciuridae und ihre Entwicklung. – N. Jb. Min. Geol. Paläont. Beil. Bd. 77, B, 268–290, Taf. 14–15, 4 Tab., Stuttgart.
- DEHM, R., 1937a: Neue tertiäre Spaltenfüllungen im südlichen Fränkischen Jura. – Centralbl. Min. usw. No. 9, Jg. 1937, B, 349–369, Stuttgart.
- DEHM, R., 1950: Zur Eozän-Oligozän-Grenze. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh. Jg. 1950, H. 7, 193–200, Stuttgart.
- DEHM, R., 1961: Über neue tertiäre Spaltenfüllungen des süddeutschen Jura- und Muschelkalk-Gebietes. – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 1, 27–56, Taf. 3–4, München.
- DEHM, R., 1961a: Spaltenfüllungen als Lagerstätten fossiler Landwirbeltiere. – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 1, 57–72, München.
- DEHM, R., 1970: Oligozäne Spaltenfüllungen im Weißjura-Massenkalk bei Ehingen (Donau). – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 10, München (im Druck).
- DEHM, R. & V. FAHLBUSCH, 1970: Zur Bezeichnung fossilführender Spaltenfüllungen. – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 10, 1 Abb., München (im Druck).
- DIETRICH, W. O., 1922: Beitrag zur Kenntnis der säugetierführenden Bohnerzformation in Schwaben. 1. Ein vergessenes, neu erschlossenes Höhlenvorkommen terrestrischen Eozäns auf der Ulmer Alb. – Centralbl. Min. usw. 7, 209–224, 4 Abb., Stuttgart.
- DIETRICH, W. O., 1929: Über die Nager aus den Spaltenfüllungen aus der Umgebung Ulms. – N. Jb. Beil.-Bd. 62B, 121–150, Taf. 1–5, Stuttgart.
- FAHLBUSCH, V., 1970: Populationsverschiebungen bei tertiären Nagetieren, eine Studie an oligozänen und miozänen Eomyidae Europas. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math. naturw. Kl. N.F. 145, 136 S., 42 Abb., 26 Tab., 11 Taf., München.
- FAHLBUSCH, V. & N. SCHMIDT, 1969: Über eine weitere unteroligozäne Spaltenfüllung von Weißenburg in Bayern. – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 9, 209–211, München.
- FRANZEN, J. L., 1968: Revision der Gattung *Palaeotherium* (Perissodactyla, Mammalia). – Bd. 1 und 2, 181 S., 35 Taf., 20 Abb., 15 Tab., Diss. Universität Freiburg.
- GERVAIS, G. P., 1859: Zoologie et Paléontologie française. 2. Aufl. Text und Atlas, 554 S., 51 Abb., 84 Taf., Paris.
- HARTENBERGER, J. L., 1968: Les Pseudosciuridae (Rodentia) de l'Eocène moyen et le genre *Masillamys* Tobien. – C. R. Acad. Sc. Paris, 267, 1817–1820, 1 Abb., Paris.
- HARTENBERGER, J. L., 1969: Les Pseudosciuridae (Mammalia, Rodentia) de l'Eocène moyen de Bouxwiller, Egerkingen et Lissieu. – Palaeovertebrata 3 (2), 27–61, 6 Abb., 1 Tab., 4 Taf., Montpellier.
- HEISSIG, K., 1970: Neue Fundstellen oligozäner Spaltenfaunen im südwestlichen Fränkischen Jura. – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 10, München (im Druck).
- HENSEL, R., 1856: Beiträge zur Kenntnis fossiler Säugetiere. – Z. deutsch. geol. Ges., 8, 660–704, Taf. 15, Berlin.
- HÜRZELER, J., 1948: Zur Stammesgeschichte der Necrolemuriden. – Schweiz. Pal. Abh., 66, 46 S., 41 Abb., 2 Tab., Basel.
- KOENIGSWALD, W. v., 1970: *Peratherium* (Marsupialia) im Ober-Oligozän und Miozän von Europa. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., N.F. 144, 79 S., 63 Abb., 1 Taf., München.
- LAVOCAT, R., 1946: Note préliminaire sur le genre *Sciuroides* FORSYTH MAJOR. – Bull. Mus. Nat. Hist. nat., 18, 130–131, Paris.
- LAVOCAT, R., 1951: Revision de la faune des mamifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. – 135 S., 1 Kat., 26 Taf., Ed. Science et Avenir, Paris.

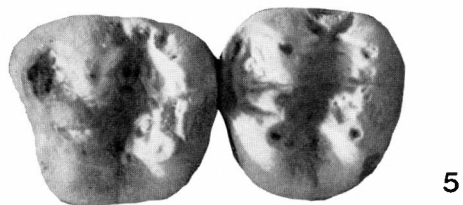
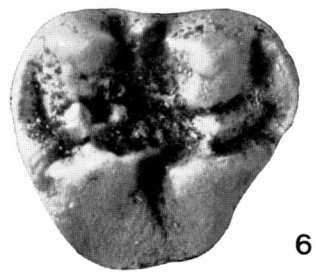
- LAVOCAT, R., 1955: Sur Un Squelette De *Pseudosciurus* Provenant Du Gisement d'Armissan (Aude). – Ann. Paléontol., 51, 77–89, 11 Abb., 1 Taf., Paris.
- MAJOR, F., 1873: Nagerüberreste aus Bohnerzen Süddeutschlands und der Schweiz. – Palaeontogr., 22, 75–130, Taf. 3–6, Kassel.
- MARTINI, E., 1969: Nannoplankton aus dem Latdorf (Locus typicus) und weltweite Parallelisierungen im oberen Eozän und unteren Oligozän. – Senckenbergiana lethaea, 50, 117–159, 4 Abb., Taf. 1–4, Frankfurt a. M.
- MARTINI, E. & S. RITZKOWSKI, 1968: Was ist das Unter-Oligozän? Eine Analyse der Beyrichschen und v. Koenenschen Fassung der Stufe mit Hilfe des fossilen Nannoplanktons. – Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, math.-phys. Kl., (13), 231–250, Taf. 1, Göttingen.
- MAYR, H. & W. E. SCHINDLMAYR, 1967: Über eine neue Spaltenfüllung bei Schelklingen im Schwäbischen Jura. – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 7, 327–329, 2 Abb., München.
- MICHAUX, J., 1968: Les Paramyidae (Rodentia) de l'éocène inférieur du Bassin de Paris. – Palaeovertebrata, 1 (4), 135–193, 4 Abb., 10 Taf., Montpellier.
- PALMOVSKI, J. & H. WACHENDORF, 1966: Eine unteroligozäne Wirbeltierfauna aus einer Spaltenfüllung in Herrlingen/Blau (Württ.). – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 6, 229–245, Taf. 15, München.
- PICTET, F. J., G. GAUDIN & P. DE LA HARPE, 1855–57: Mémoire sur les Animaux Vertébrés trouvés dans le Terrain sidérolithique du Canton de Vaude et appartenant à la Faune éocène. – Math. Pal. Suisse (1), 120 S., 13 Taf., Genf.
- PICTET, F. J. & A. HUMBERT, 1869: Memoire sur les Animaux Vertébrés trouvées dans le Terrain siderolithique du Canton de Vaude et appartenant à la Faune éocène, Supplement. – Math. Pal. Suisse (5), 197 S., 28 Taf., Genf und Basel.
- QUENSTEDT, F. A., 1885: Handbuch der Petrefaktenkunde. 3. Aufl. – Text und Atlas, 1239 S., 443 Abb., 100 Taf., Tübingen.
- RÜTIMEYER, L., 1891: Die Eozäne Säugethierwelt von Egerkingen. – Abh. Schweiz. Pal. Ges., 18, 153 S., 3 Abb., 8 Taf., Zürich.
- SCHLOSSER, M., 1884: Die Nager des europäischen Tertiärs. – Palaeontogr., 31, 143 S., 8 Taf., Kassel.
- SCHLOSSER, M., 1902: Beiträge zur Kenntnis der Säugethierreste aus den süddeutschen Bohnerzen. – Geol. Pal. Abh., 9 (3), 117–258, 3 Abb., Taf. 6–10, Jena.
- SCHMIDT, N., 1969: Eine alttertiäre Spaltenfüllung von Ehrenstein westlich Ulm. – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 9, 201–208, 2 Abb., München.
- STEHLIN, H. & SCHAUB, S. 1951: Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager. – Schweiz. Palaeont. Abh., 67, 385 S., 620 Abb., Basel.
- STROMER V. REICHENBACH, E., 1912: Lehrbuch der Paläozoologie, IV Vertebrata. – 325 S., 234 Abb., Leipzig und Berlin.
- SUDRE, J., 1969: Les gisements de Robiac (Eocène supérieur) et leurs faunes de Mammifères. – Palaeovertebrata, 2 (3), 156 S., 21 Abb., 5 Tab., Montpellier.
- THALER, L., 1966: Les Rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. – Mém. Mus. Nat. Hist. nat., n. sér. C, Sciences de la Terre, 17, 295 S., 25 Abb., 27 Taf., 15 Tab., Paris.
- TOBIEN, H., 1954: Nagerreste aus dem Mitteleozän von Messel bei Darmstadt. – Notizbl. Amt f. Bodenforsch., 82, 13–29, 2 Taf., Wiesbaden.
- TRISCHLER, J. & H. WINKLER, 1968: Eine neue unteroligozäne Spaltenfüllung. – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 8, 323–326, 1 Abb., 1 Tab., München.
- VIANEY-LIAUD, M., 1969: Rongeurs de l'Oligocène moyen provenant de nouvelles fouilles dans les phosphorites du Quercy. – Palaeovertebrata, 2 (5), 209–239, 14 Abb., Montpellier.
- VOLLMAYR, T., 1966: Oberoligozäne Gliridae (Rodentia, Mammalia) aus der süddeutschen Faltenmolasse. – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 6, 65–106, 1 Abb., 1 Tab., Taf. 7–9, München.
- WEBER, A., 1958: Über ein neues fossilführendes Vorkommen der alttertiären Bohnerzlehmüberdeckung von Wolferstadt (Nördlinger Ries). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh. Jg. 1958: 398–406, Stuttgart.
- WOOD, A. E., 1962: The early tertiary rodents of the family Paramyidae. – Trans. American Phil. Soc., n. ser. 52, Teil 1, 261 S., 91 Abb., Philadelphia.
- WOOD, A. E. & R. W. WILSON, 1936: Suggested Nomenclature for the cusps of the Check Teeth of Rodents. – Journ. Paleont., 10, 388–391, 2 Abb., Menasha.
- ZITTEL, K. V. v., 1891–93: Handbuch der Paläontologie, Bd. IV. – 799 S., 590 Abb., München und Leipzig.

TAFELN

Tafel 1

- Fig. 1: *Pseudosciurus suevicus* HENSEL, P⁴-M³ dex., Schelklingen 1, 1966 XVII-117; 10-fach (invers!).
 Fig. 2: *Pseudosciurus suevicus* HENSEL, P⁴-M² sin., Ehrenstein 1 (B), 1968 VII-738; 10-fach.
 Fig. 3: *Pseudosciurus suevicus* HENSEL, P⁴-M¹ sin., Weißenburg 2, 1938 IV-31; 10-fach.
 Fig. 4: *Pseudosciurus suevicus* HENSEL, P⁴-M¹ dex., Möhren 6, 1969 XIII-12; 10-fach (invers!).
 Fig. 5: *Pseudosciurus praecedens* n. sp., P⁴-M¹ sin., Ehrenstein 1 (A), 1968 VII-744; 10-fach.
 Fig. 6: *Pseudosciurus A* n. sp., D⁴ dex., Mormont-Eclépens, Lausanne LM-40218; 18-fach.
 Fig. 7: *Sciuroides ehrensteinensis* n. sp., M¹, ² dex., Ehrenstein 1 (A), 1968 VII-742 (Holotyp); 18-fach.

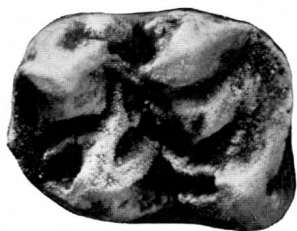
Um die bei der photographischen Aufnahme störenden Innenreflexe des vorwiegend glasig erhaltenen Zahnschmelzes auszuschalten, mußten sämtliche Exemplare vorher mit Ammoniumchlorid bedampft werden. Damit waren zum Teil andere, die Bildqualität beeinflussende Nachteile nicht zu vermeiden.



Tafel 2

- Fig. 1: *Pseudosciurus suevicus* HENSEL, M_{1, 2} sin., Schelklingen 1, 1966 XVII-76; 10-fach.
Fig. 2: *Pseudosciurus suevicus* HENSEL, P₄D₄-M₂ sin., Ehrenstein 1 (B), 1968 VII-784; 10-fach.
Fig. 3: *Pseudosciurus suevicus* HENSEL, D₄-M₂ sin., Weißenburg 2, 1938 IV-25; 10-fach.
Fig. 4: *Pseudosciurus praecedens* n. sp., P₄-M₂ dex., Ehrenstein 1 (A), 1968 VII-712 (Holotyp); 10-fach (invers!).
Fig. 5: *Suevosciurus minimus* (MAJOR), M₁-M₃ sin., Mormont-Eclépens, Samml. Lausanne LM-2928 (Holotyp zu MAJOR 1873, S. 85f.); 12-fach (invers!).
Fig. 6: *Treposciurus mutabilis mutabilis* n. sp. n. ssp., M_{1, 2} sin., Ehrenstein 1 (A), 1968 VII-542 (Holotyp); 18-fach.
Fig. 7: *Treposciurus mutabilis helveticus* n. sp. n. ssp., M_{1, 2} dex., Mormont-Eclépens, Samml. Lausanne LM-40209 (Holotyp); 18-fach.

Tafel 2



1



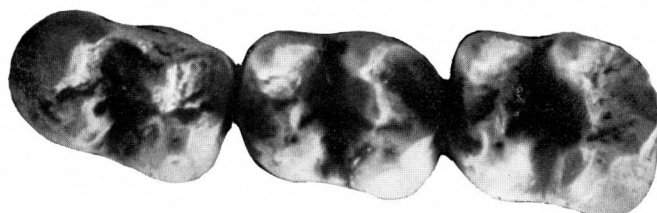
5



2



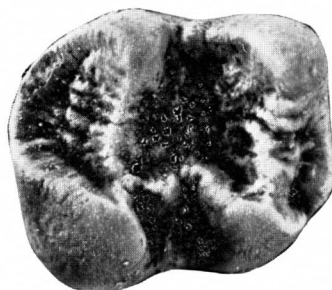
3



4



6



7