

**Biometrische Untersuchungen zur Evolution von *Theridomys*  
und *Blainvillimys* (Rodentia, Theridomorpha) des europäischen Alttertiärs  
mit Hilfe graphischer Datenverarbeitung (Phylogenie, Stratigraphie,  
Funktionsmorphologie, Paläoökologie, Paläobiogeographie)**

JURGEN GAD

**Kurzfassung:** Die Analyse von Zähnen der Theridomyinae aus Süddeutschland der Gattungen *Theridomys* und *Blainvillimys* ergibt jeweils eine eigenständige, von Westeuropa unabhängige phylogenetische Linie. Für die *Theridomys*-Linie (MP 21–MP 25, *T. brachydens* – *T. ludensis ludensis*) lassen sich unter anderem mit Bildverarbeitungsmethoden insgesamt 20 verschiedene Trends nachweisen (z. B. Zunahme der Hochkronigkeit, Abnahme der Schmelzbanddicke, Eintiefung des Sinus, Zunahme in der Rundung des Sinusids, Zunahme in der Taeniodontie). Bei der *Blainvillimys*-Linie von *B. heimersheimensis* (MP 23–MP 25, primitiver *B. heimersheimensis* – evolvierter *B. heimersheimensis*) sind zwei Trends feststellbar (Synklinale I nimmt an Häufigkeit zu, das Sinusid wird größer). Diese Trends werden für eine Einstufung der jeweiligen Fundpunkte in die europäischen Säugereinheiten benutzt. Weiterhin konnten mit den gewonnenen Daten biogeographische, paläoökologische und funktionsmorphologische Überlegungen verknüpft werden. Die jeweiligen Endglieder der Süddeutschen *Blainvillimys*- und *Theridomys*-Linie wanderten nach Westeuropa, im Gegenzug erschienen in dieser Zeit die Endglieder der westeuropäischen *Theridomys*- und *Blainvillimys*-Linie (*T. lembronicus* und *B. blainvillei*) in Süddeutschland. Die evolutionären Veränderungen im Zahnbau von *Blainvillimys* werden nicht als reine Anpassung an eine härtere Nahrung in einer zunehmend ariden Umgebung angesehen (VIANEY-LIAUD 1979), da *Blainvillimys blainvillei* in den Sumpfwäldern der Süddeutschen Molasse nachzuweisen ist. Es handelt sich bei dieser Art möglicherweise um eine ausgesprochen euryöke Form. Mit Hilfe der graphischen Datenverarbeitung konnte gezeigt werden, daß bei der westeuropäischen *Blainvillimys*-Linie (*B. langei* – *B. helmeri*) eine sukzessive Veränderung in der Ausrichtung der Schmelzbänder senkrecht zur Bewegungsrichtung stattgefunden hat. Dieser Wechsel wird als Optimierung der Scherfunktion dieser Zähne erklärt.

**Abstract:** Analysis of the associations of the teeth of Theridomyinae from southern Germany show that the genera *Theridomys* and *Blainvillimys* are represented in this area by other species than in contemporaneous deposits in western Europe. The *Theridomys* lineage (MP 21–MP 25, *T. brachydens* – *T. ludensis ludensis*) consists of 20 different phylogenetical trends (for example: increase in crownheight, decrease in the thickness of the enamel band, increase in the indentation of the sinus, increase in the roundness of the sinusid). The *Blainvillimys* lineage (MP 23–MP 25, a primitive *B. heimersheimensis* – evolved *B. heimersheimensis*) consists of two trends (Syncline I increases in frequency, the sinusid enlarges). These trends are used to allocate the different localities into the Mammal Paleogene (MP) Reference levels. The different data are useful to biogeographical, paleoecological and functional morphological considerations. The respective terminal

taxa (*T. ludensis ludensis* and *B. heimersheimensis*) of the *Theridomys* and *Blainvillimys* lineage of south Germany emigrate to western Europe and the western Europe species (*T. lembronicus* and *B. blainvillei*) immigrate to south Germany. The changes of the teeth of *Blainvillimys* are not considered to be a pure adaptation to compensate the increased wear of teeth if tough food is digested in an arid environment (VIANEY-LIAUD 1979), since *B. blainvillei* is found in southern Germany in the wet environment of the subalpine molasse. It seems more likely that the *Blainvillimys* species are able to live in wet and dry environments. It is shown with the aid of computer graphics that the direction of the enamel ridges (*Blainvillimys* lineage: *B. langei* to *B. helmeri*) changes in relation to the longitudinal axis of the cheek teeth through time. This evolutionary change is explained as an increase in efficiency of shearing function of the teeth.

## Inhalt

1.	Einleitung .....	8
2.	Phylogenetische Trends .....	9
2.1.	Phylogenetische Trends in der Entwicklungslinie von <i>Theridomys brachydens</i> (Möhren 13) zu <i>Theridomys ludensis ludensis</i> (Habach 5) .....	9
2.1.1.	Oberkieferzähne (Zunahme der Hypsodontie am Beispiel der M1/2 sup., Vergrößerung des Sinus am Beispiel der M1/2 sup., Abnahme der Schmelzbanddicke dargestellt an den M1/2 sup., Abnahme der Sporne am Beispiel der M1/2 sup., Zunahme der Taeniodontie, Veränderungen am P4 sup.) .....	9
2.1.2.	Unterkieferzähne (Höhhenzunahme am Beispiel der M1/2 inf., Vergrößerung des Sinusids am Beispiel der M1/2 inf., Zunahme der Rundheit des Sinusids, Abnahme der Schmelzbandfläche, Abnahme der Sporne am Beispiel der M1/2 inf., Reduktion des Anteconids am Beispiel der M1/2 inf., Veränderungen am D4 inf., Veränderungen am P4 inf.) .....	13
2.2.	Phylogenetische Trends innerhalb der Linie von <i>Theridomys aquatilis</i> (Möhren 19 über Grafenmühle 10 nach Möhren 13) .....	18
2.3.	Phylogenetische Trends bei den deutschen <i>Blainvillimys</i> -Arten .....	19
2.3.1.	<i>Blainvillimys rotundidens moehrenensis</i> , ein Beispiel für eine konservative Art .....	19
2.3.2.	Phylogenetische Trends innerhalb der Linie von <i>Blainvillimys heimersheimensis</i> (Schelklingen 1 über Heimersheim nach Murnau 1 und Burgmagerbein 2) ..	19
2.4.	Phylogenetische Trends innerhalb der Westeuropäischen <i>Blainvillimys</i> -Arten ..	20
3.	Versuch einer Rekonstruktion des Anpassungsprozesses für <i>Blainvillimys</i> und <i>Theridomys</i> .....	22
4.	Paläoökologie .....	27
5.	Paläobiogeographie .....	30
6.	Stratigraphie .....	31
7.	Zusammenfassung der Ergebnisse .....	34

Schriften

## 1. Einleitung

Nachdem im ersten Teil der Arbeit (GAD 1992, S. 71-144) die Systematik von *Theridomys* und *Blainvillimys* im Zusammenhang mit der neuen Methode, der graphischen Datenverarbeitung, behandelt wurde, soll hier aufbauend auf den Ergebnissen des ersten Teils die Phylogenese, Stratigraphie, Funktionsmorphologie, Paläoökologie und Paläobiogeogra-

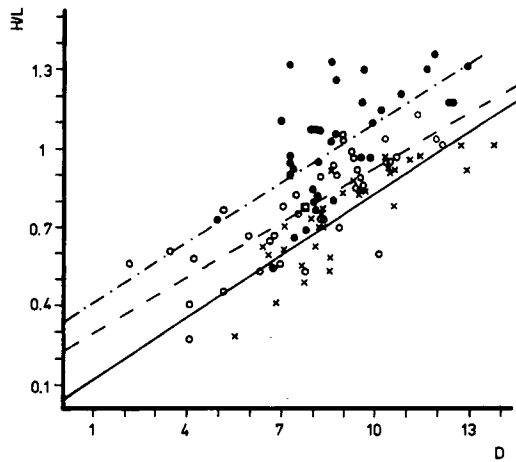


Abb. 1: H/L gegen Dichte der M1/2 sup. × = *Theridomys brachydens* von Möhren 13; untere Regressionslinie. ○ = *Theridomys suevicus* von Bernloch 1; mittlere Regressionslinie. ● = *Theridomys ludensis* von Habach 5; obere Regressionslinie. Die Abbildung zeigt die sukzessive Zunahme der Hochkronigkeit innerhalb dieser Entwicklungslinie.

phie dieser Tiergruppe behandelt werden. Eine Übersicht über die Lage der Fundstellen vermittelt Abb. 3 auf S. 76 des ersten Teils; auf S. 77-ff. werden die Methoden erläutert.

## 2. Phylogenetische Trends

2.1. Phylogenetische Trends in der Entwicklungslinie von *Theridomys brachydens* (Möhren 13) zu *Theridomys ludensis ludensis* Habach 5.

### 2.1.1. Oberkieferzähne

Zunahme der Hypsodontie am Beispiel der M1/2 sup.

Unter Hypsodontie wird hier zunächst nur die Kronenhöhe im Verhältnis zur Zahnlänge angesehen. Denkbar wäre auch die Angabe der reinen Höhe. Hierbei bliebe aber unberücksichtigt, daß z. B. bei einer allgemeinen phylogenetischen Größenzunahme des Zahnes auch die Höhe mitwächst. Um dieses Phänomen nach Möglichkeit auszuschließen wird der Term H/L (Höhe/Länge) zur Darstellung der Hypsodontie benutzt. In Abb. 1 sieht man, daß während der Evolution von *T. brachydens* über *T. l. suevicus* zu *T. l. ludensis* das H/L-Verhältnis jeweils zunimmt.

Vergrößerung des Sinus am Beispiel der M1/2 sup.

Im systematischen Teil (GAD 1992, S. 112) zeigt Abb. 43 eine relativ geringe, aber dennoch meßbare, Vergrößerung (dargestellt als R/Si-Verhältnis) des Sinus in der Entwicklung von *T. brachydens* zu *T. l. ludensis* (R ist die Gesamtlänge des äußeren Schmelzbandes eines kompletten Okklusionsmusters minus Si, wobei Si die äußere Länge des Schmelzbandes des Sinus (ids) ist).

Abnahme der Schmelzbanddicke dargestellt an den M1/2 sup.

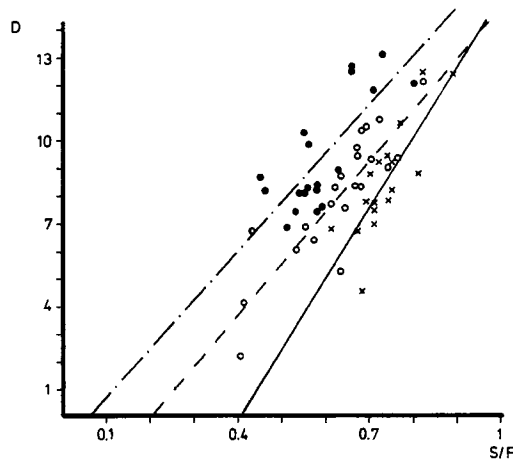


Abb. 2: Dichte gegen S/F der M1/2 sup.  $\times$  = *Theridomys brachydens* von Möhren 13; untere Regressionslinie.  $\circ$  = *Theridomys suevicus* von Bernloch 1; mittlere Regressionslinie.  $\bullet$  = *Theridomys ludensis* von Habach 5; obere Regressionslinie. Das Diagramm veranschaulicht die sukzessive Ausdünnung des Schmelzbandes innerhalb dieser Linie.

Abbildung 2 zeigt die beachtliche Abnahme der Schmelzbanddicke (dargestellt als S/F-Verhältnis) in der Entwicklung von *T. brachydens* über *T. l. suevicus* zu *T. l. ludensis* (S ist die Fläche des Schmelzbandes, F ist die gesamte Okklusionsfläche).

Abnahme der Sporne am Beispiel der M1/2 sup.

Es wird der prozentuale Anteil der Zähne mit Spornen angegeben:

*Theridomys l. ludensis*  $\approx$  5%

*Theridomys l. suevicus*  $\approx$  3,7%

*Theridomys brachydens*  $\approx$  29%

Bei den anderen Oberkieferzähnen erfolgt ebenfalls eine Abnahme der Sporne (GAD 1992).

Zunahme der Taeniodontie

Um die Taeniodontie zu messen, wird mittels des Computers eine Tangente pro Bildpunkt an die Kontur des Zahnmusters gelegt. Die Tangenten nehmen dabei, je nach der zu messenden Kontur, einen bestimmten Winkel gegenüber der 0-Gradlinie ein. Daraufhin wird die Verteilung der einzelnen Winkel der Tangenten in insgesamt 18 Klassen je 10 Grad angegeben. Für die graphische Darstellung werden Winkel gewählt, die senkrecht zur Bewegungsrichtung stehen. Sie sind zur Zerkleinerung von Nahrung am besten geeignet, wenn die Nahrung vorzugsweise durch eine Scherbewegung sich gegenüberstehender Schmelzgrate bewirkt wird. Es mußte also zunächst die Bewegungsrichtung der Zähne festgestellt werden. Hierzu werden die Richtungen von Strömungen auf der Schmelzoberfläche gemessen. Für *Theridomys* aus Süddeutschland ergeben sich für die M1/2 sup. Richtungen von 130 bis 140 Grad für rechte Zähne (Abb. 3). Zur Darstellung werden die prozentualen Anteile der Winkel, die senkrecht zur Bewegungsrichtung stehen, auf der Abszisse abgetragen. Die unterschiedlichen Abkautstadien werden auf der Ordinate durch die Dichte ausgedrückt.

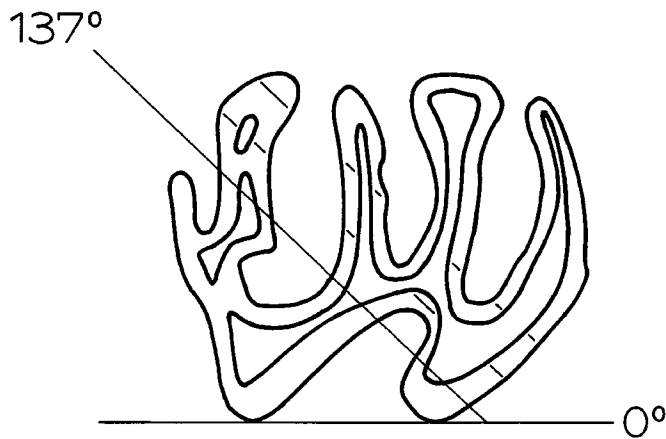


Abb. 3: Messung der Richtungen der Strömungen.

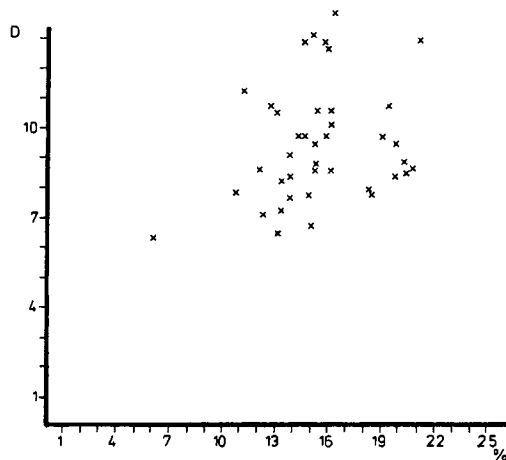


Abb. 4: Dichte gegen prozentualen Anteil der Winkel bei *Theridomys brachydens* von Möhren 13.

Während *Theridomys brachydens* von Möhren 13 keine Korrelation zeigt (Abb. 4), ergibt sich für *T. ludensis* ssp. eine gute Korrelation zwischen der Dichte und den Winkeln (Abb. 5), mit anderen Worten, der prozentuale Anteil der Winkel senkrecht zur Bewegungsrichtung hängt zunächst von den durch die Abkauung entstandenen, unterschiedlichen Abkauungsmustern ab. Die deutlichere Taeniodontie drückt sich durch die bei *T. ludensis* ssp. vorhandene Korrelation der beiden Parameter aus.

Vergleicht man Zähne von *T. brachydens* und *T. ludensis* wird klar, daß beispielsweise fehlende Sporne und ein regelmäßigerer Verlauf der Antiklinalen für die bessere Korrelation zwischen den beiden Parametern verantwortlich sind (Abb. 6). Eine zunehmende Einregelung der Antiklinalen senkrecht zur Bewegungsrichtung während der Evolution kann im Gegensatz zu den westeuropäischen *Blainvillimys*-Arten bei den Zähnen der süddeutschen *Theridomys*-Linie nicht festgestellt werden (s. Kap. 2.4.).

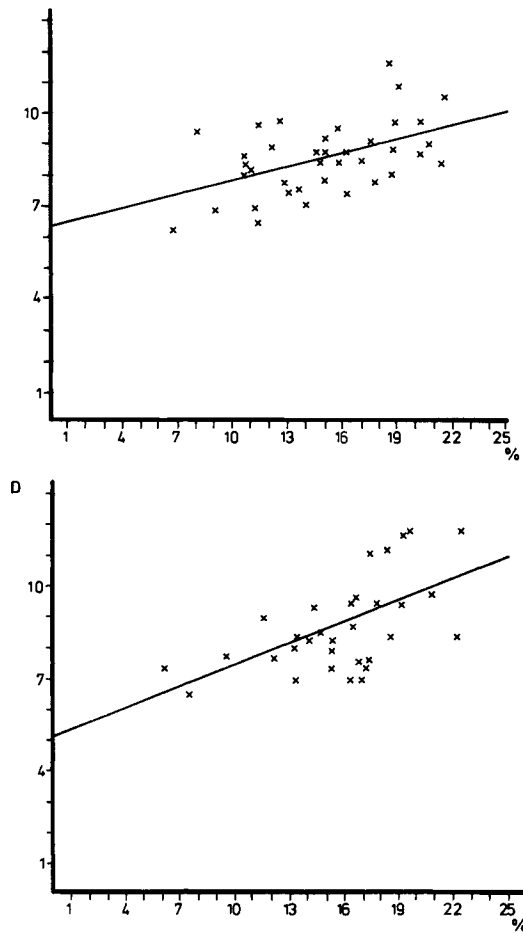


Abb. 5: Dichte gegen prozentualen Anteil der Winkel. Oben: *Theridomys ludensis suevicus* von Bernloch 1. Unten: *Theridomys ludensis ludensis* von Habach 5.

Veränderungen am P4 sup.

Sukzessiver Verlust der Synklinale IV

Durch den zunehmenden Abbau der Antiklinale 5 beim P4 sup. kommt es zum Verlust der Synklinale IV (Abb. 7 A).

P4 sup. mit Synklinale IV in Prozent:

*Theridomys l. ludensis*  $\cong$  4%

*Theridomys l. suevicus*  $\cong$  33%

*Theridomys brachydens*  $\cong$  84%

Bei noch primitiveren *Theridomys*-formen kann die Synklinale IV unter Umständen immer vorhanden sein (GAD 1992, Tab. 1).







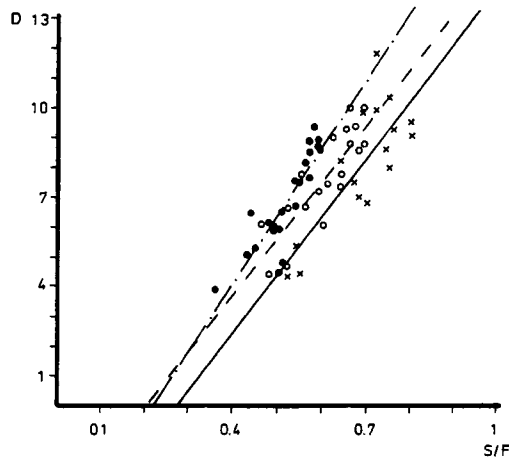


Abb. 8: Dichte gegen S/F der M1/2 inf. × = *Theridomys brachydens* von Möhren 13:  $m = 18,982$ ;  $b = -5,335$ ;  $r = 0,79$ ;  $N = 16$  ( $m$  = Steigung der Geraden,  $b$  = Schnittpunkt der Geraden mit der y-Achse,  $r$  = Korrelationskoeffizient,  $N$  = Zahl der Meßwerte). ○ = *Theridomys ludensis suevicus* von Bernloch 1:  $m = 18,682$ ;  $b = -3,924$ ;  $r = 0,82$ ;  $N = 20$ . ● = *Theridomys ludensis ludensis* von Habach 5:  $m = 22,33$ ;  $b = -5,123$ ;  $r = 0,86$ ;  $N = 22$ . Dieses Diagramm zeigt den sukzessiven Verlust an Schmelzbandfläche innerhalb dieser Linie.

oberen Molaren könnte sich dann während der Evolution schneller entwickeln, als die sich nur senkrecht herauschiebenden unteren Molaren.

Vergrößerung des Sinusids am Beispiel der M1/2 inf.

Abbildung 50 in GAD (1992, S. 116) zeigt den Unterschied in der Entwicklung des Sinusids zwischen *T. l. suevicus* aus Bernloch und *T. brachydens* von Möhren 13. Zwischen den beiden Unterarten von *T. ludensis* besteht sowohl bei den M1/2 sup. als auch bei den M1/2 inf. kein Unterschied mehr.

Zunahme der Rundheit des Sinusids

Bei gleichem Zentriwinkel  $\varphi$  liegen bei *T. l. ludensis* von Habach 5 geringere QN-Werte (Verlustfläche, s. GAD 1992, S. 80) vor als bei *T. brachydens*, d. h. die Rundheit des Sinusids nimmt während der Evolution der Linie zu (s. GAD 1992, Abb. 36).

Abnahme der Schmelzbandfläche

Wie bei den M1/2 sup. nimmt auch hier die Schmelzbandfläche im Vergleich mit der gesamten Okklusionsfläche ab (Abb. 8).

Abnahme der Sporne am Beispiel der M1/2 inf.

M1/2 mit Spornen in Prozent:

*Theridomys l. ludensis*  $\hat{=}$  4,9%

*Theridomys l. suevicus*  $\hat{=}$  10,2%

*Theridomys brachydens*  $\hat{=}$  41,3%

Reduktion des Anteconids am Beispiel der M1/2 inf.

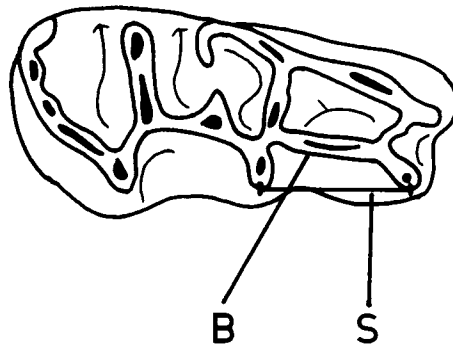


Abb. 9: Messung der Größe des Antesisinuids.

Primitivere *Theridomys*-Arten als *T. brachydens* zeigen meist noch ein schwaches Anteonid. Die Ausbildung schwankt zwar innerhalb der Art, aber im Ganzen gesehen verliert es sich während der Entwicklung zu *T. l. ludensis*.

Veränderungen am D4 inf. (Abb. 7 C).

Sukzessive Zunahme der Häufigkeit und der Größe des Antesisinuids.

Innerhalb der oben genannten Entwicklungslinie nimmt die Häufigkeit der D4 inf., die ein Antesisinuid besitzen, zu:

*Theridomys l. ludensis*  $\cong$  100%

*Theridomys l. suevicus*  $\cong$  100%

*Theridomys brachydens*  $\cong$  92%

Bei noch primitiveren Formen von *Theridomys* ist die Häufigkeit des Antesisinuids wesentlich geringer (s. Tab. 1 in GAD 1992, S. 85).

Außerdem nimmt die Größe des Antesisinuids zu (Abb. 7 C). Um die Größe des Antesisinuids direkt zu messen, wird an die distalen Enden des Antesisinuids eine Sehne gelegt (Abb. 9). Ausgehend vom Schnittpunkt der Sehne mit dem Antesisinuid wird seine Länge gemessen und zu der Länge der Sehne ins Verhältnis gesetzt (B/S). Bei einem kleinen Sinusid geht das Verhältnis gegen Eins. Je größer das Antesisinuid wird, desto größer wird das Verhältnis B/S. Da die Größe des Antesisinuids sich kaum mit der Abkautung ändert, kann sie problemlos in Form des B/S-Verhältnisses als Histogramm dargestellt werden. (Wenn kein Antesisinuid vorhanden ist wird eine Eins eingetragen, s. Abb. 10.)

Zunehmende Einbuchtung des vordersten Antiklinids beim D4 inf.

Diese Einbuchtung ließe sich zwar auch wie oben messen, aber sie ist abkautungsabhängig. Mangels genügenden Materials wird die zunehmende Einbuchtung nur in Form von Abbildungen nachgewiesen (Abb. 7 C).

Zunehmend vollständigere Ausbildung des Antiklinids 2 beim D4 inf.

Primitive *Theridomys*-Arten wie zum Beispiel *T. brachydens* zeigen oft ein unvollständig ausgebildetes Antiklinid 2 und damit eine unvollständige Abtrennung der beiden ersten Synklinide. Bei fortschrittlichen *Theridomys*-Arten ist es meist vollständig ausgebildet (Abb. 7 C).

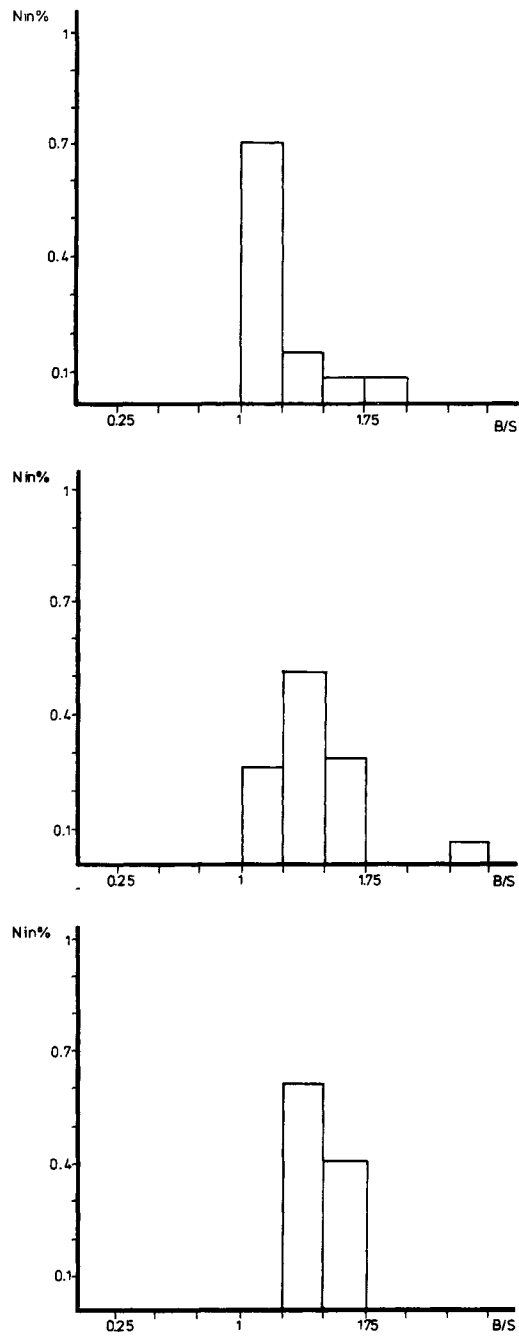


Abb. 10: Histogramme des B/S-Verhältnisses. Oben: *Theridomys brachydens* von Möhren 13. Mitte: *Theridomys ludensis suevicus* von Bernloch 1. Unten: *Theridomys ludensis ludensis* von Habach 5.

Vollständige Ausbildung des Antiklinids 2 beim D4 inf. in Prozent:

*Theridomys l. ludensis*  $\hat{=}$  100%

*Theridomys l. suevicus*  $\hat{=}$  89%

*Theridomys brachydens*  $\hat{=}$  77%

Abnahme der Häufigkeit des Sporns in Synklinid III beim D4 inf.

Primitive Vertreter haben meist einen charakteristischen Sporn in Synklinid III, dieser wird während der Evolution zu *T. l. ludensis* weitgehend reduziert (Abb. 7 C).

Sporn in Synklinid III in Prozent:

*Theridomys l. ludensis*  $\hat{=}$  16%

*Theridomys l. suevicus*  $\hat{=}$  62,5%

*Theridomys brachydens*  $\hat{=}$  78,5%

Veränderungen am P4 inf. (Abb. 7 B)

Zunahme der Länge des P4 inf. im Vergleich mit den M1/2 inf.

Es wird analog wie bei Veränderungen am P4 sup. verfahren.

Längenzunahme in Prozent im Vergleich mit den M1/2 inf.:

*Theridomys l. ludensis*  $\hat{=}$  27,5%

*Theridomys l. suevicus*  $\hat{=}$  22,5%

*Theridomys brachydens*  $\hat{=}$  10,6%

Zunehmende Einbuchtung des vordersten Antiklinids beim P4 inf.

Ähnlich wie beim D4 inf. findet auch hier eine zunehmende Einbuchtung des vordersten Antiklinids statt, nur ist sie beim P4 inf. viel stärker ausgeprägt. Die Einbuchtung ändert sich auch hier mit der Abkauung. Daher wird wegen der geringen Materialmenge auf eine statistische Auswertung verzichtet. Die Abbildung (Abb. 7 B) spricht für sich.

Abnahme der Häufigkeit des Sporns in Synklinid III.

Wie beim D4 inf. verschwindet auch hier der charakteristische Sporn in Synklinid III während der Evolution (Abb. 7 B).

Sporn in Synklinid III in Prozent:

*Theridomys l. ludensis*  $\hat{=}$  5%

*Theridomys l. suevicus*  $\hat{=}$  60%

*Theridomys brachydens*  $\hat{=}$  90%

2.2. Phylogenetische Trends innerhalb der Linie von *Theridomys aquatilis* (Möhren 19 über Grafenmühle 10 nach Möhren 13)

Die in diesen Fundstellen auftretenden Formen können, wegen der geringen Unterschiede nur einer Art, *Theridomys aquatilis* zugerechnet werden. Auf Grund der geringen Anzahl der überlieferten Zähne von Möhren 19 und Grafenmühle 10, kann die Variabilität und die eventuell doch vorhandene unterschiedliche Entwicklungshöhe zwischen diesen beiden Fundstellen nicht angegeben werden. Allerdings sind in Möhren 19, im Gegensatz zu Grafenmühle 10, noch zwei *Palaeotherien*-Arten (*P. duvali* und *P. medium*) überliefert, so daß man annehmen kann, daß Möhren 19 älter ist als Grafenmühle 10.

Die *Theridomys aquatilis* von den drei oben genannten Fundstellen haben das gleiche H/L Verhältnis. Allerdings besitzen die unteren Molaren von *T. aquatilis* aus Möhren 13 zum Teil ein Synklinid I (M1/2 = 28%, M3 = 4%). Sie sind daher in diesem Merkmal evolvierter als *T. aquatilis* von Möhren 19 und Grafenmühle 10. Wenn man *T. aquatilis* von Möhren 19 und Grafenmühle 10 auf Grund des fehlenden Synklinids I mit *T. aquatilis* von Ronzon, Hoogbutsel und den Lower Hamstead Beds altersmäßig gleichsetzt (alle haben das gleiche H/L-Verhältnis und die M1/2 inf. zeigen bis zu 5% ein Synklinid I), ergibt sich für *T. aquatilis* aus Möhren 13 ein jüngeres Alter als für die restlichen oben angeführten Fundstellen. In diesem Zusammenhang ist *Theridomys* sp. von Möhren 9 interessant. Die Art ist leider nur durch wenige Zähne überliefert. Diese lassen keine strukturellen Unterschiede gegenüber den anderen Fundstellen mit *T. aquatilis* erkennen, aber das H/L-Verhältnis ist sowohl bei den M1/2 inf. als auch bei den M1/2 sup. geringer. *Theridomys* sp. von Möhren 9 kann daher unter Vorbehalt (geringe Anzahl der überlieferten Zähne) als Vorläufer von *T. aquatilis* von Möhren 19 angesehen werden. Als Vorfahre von *T. aquatilis* wird von HARTENBERGER (1973, S. 61) und von VIANEY-LIAUD (1979, S. 151) *T. golpei* angesehen. Eine Zuordnung von *Theridomys* sp. aus Möhren 9 erscheint im Hinblick auf das spärlich vorhandene Material vorerst nicht sinnvoll.

Wenn man *T. sp.* von Möhren 9 in die Linie, die zu Möhren 13 führt einbezieht, ergeben sich die folgenden beiden phylogenetischen Trends:

- a) Die Häufigkeit des Synklinids I bei den M1/2 inf. nimmt zu.  
(Möhren 9, Möhren 19, Grafenmühle 10 = 0%; Möhren 13 = 28%)
- b) Das H/L Verhältnis nimmt zu.  
(Möhren 19, Möhren 13, Grafenmühle 10 mit gleichem H/L Verhältnis; Möhren 9 mit niedrigerem H/L Verhältnis, Abb. 24, 25, in GAD 1992)

### 2.3. Phylogenetische Trends bei den deutschen *Blainvillimys*-Arten

#### 2.3.1. *Blainvillimys rotundidens moehrenensis*, ein Beispiel für eine konservative Art

*B. rotundidens moehrenensis* kommt in Möhren 20, Möhren 4, Ehingen 8, Haag 2 und Schelklingen 1 vor. Zwischen den Formen aus diesen Fundstellen kann kein Unterschied festgestellt werden, so daß keine Aussagen über Trends gemacht werden können.

#### 2.3.2. Phylogenetische Trends innerhalb der Linie von *Blainvillimys heimersheimensis* (Schelklingen 1 über Heimersheim nach Murnau 1 und Burgmagerbein 2)

In Süddeutschland sind neben *B. r. moehrenensis* noch zwei *Blainvillimys*-Arten zu finden, *B. bernlochensis*, der bisher nur von der Typus-Lokalität bekannt ist und über dessen Entwicklung daher nichts gesagt werden kann, und *B. heimersheimensis*. *B. heimersheimensis* kommt in vier Lokalitäten vor: Der Typus-Lokalität Heimersheim (Mainzer Becken, Niveau von Heimersheim), der Spaltenfüllung Schelklingen 1 (Schwäbische Alb, Niveau von Itardies), der Spaltenfüllung Burgmagerbein 2 (Fränkische Alb, Niveau von Garouillas) und Murnau 1 b-f (Süddeutsche Molasse, Niveau von Garouillas). Von Burgmagerbein 2 und Murnau 1 ist ausreichend Material vorhanden. Schelklingen 1 hat insgesamt nur fünf Zähne mitgeliefert. Daher kann von dieser Fundstelle die Variabilität nicht ermittelt werden. Nach BAHLO (1975, S. 37) zeigt die Mehrzahl der frischen M1/2 inf. ein Synklinid I. Nach eigenen Untersuchungen, mit zum Teil neuem Material, tritt das Synklinid I bei Zähnen von Heimersheim an unangekauften bis wenig angekauften Zähnen praktisch in 100% der Fälle auf. Bei *B. heimersheimensis* aus Burgmagerbein 2 und Mur-

nau 1 ist das Synklinid I bei unangekauften bis wenig angekauften Zähnen immer vorhanden. Hier läßt sich kein Unterschied zu *B. heimersheimensis* von der Typuslokalität finden. Von *B. heimersheimensis* aus Schelklingen 1 liegen zwei wenig angekaute Zähne vor. Nur einer von beiden zeigt ein Synklinid I. Man kann daher, allerdings nur unter Vorbehalt (geringe Materialmenge), annehmen, daß die Häufigkeit des Synklinids I während der Entwicklung der Art zunimmt. In allen drei Fundstellen findet man das gleiche H/L-Verhältnis. Der Sinus bzw. das Sinusid der Zähne von Burgmagerbein 2 und Murnau 1 ist aber klar größer als bei den Exemplaren aus Heimersheim. Es lassen sich also innerhalb der Art *B. heimersheimensis* zwei Trends feststellen:

a) Synklinid I nimmt in seiner Häufigkeit zu.

*B. heimersheimensis* von Schelklingen 1 hat die geringste Anzahl an Zähnen mit Synklinid I.

b) Der (das) Sinus(id) von *B. heimersheimensis* aus Burgmagerbein 2 und Murnau 1 ist größer als der (das) von Heimersheim. (Auf Grund der geringen Anzahl an Zähnen von *B. heimersheimensis* aus Schelklingen 1 ist eine Abweichung von den anderen Fundstellen nicht feststellbar s. Abb. 75-77 in GAD 1992).

#### 2.4. Phylogenetische Trends innerhalb der Westeuropäischen *Blainvillimys*-Arten

Diese Arten wurden vor allem von VIANEY-LIAUD erforscht. Sie kann eine phylogenetische Linie von *B. langei* über *B. gregarius* zu *B. helmeri* und *B. blainvillei* feststellen. Als Vorfahren von *B. langei* sieht sie *B. rotundidens* an. An den Zähnen konnte sie folgende phylogenetische Trends feststellen (VIANEY-LIAUD 1979, S. 205):

- Progressive Zunahme in der Häufigkeit des Synklinids I bei den unteren Molaren.
- Progressive Vergrößerung des Sinus und Sinusids.
- Bei den unteren Molaren werden die Synklinide III und IV reduziert.
- Bei den oberen Zähnen wird die Synklinale IV häufiger.
- Die Synklinale I und II werden zunehmend kleiner.
- Die Taeniodontie nimmt zu.
- Die Schmelzausdünnung an den Vorderflanken der Antiklinide und an den Hinterflanken der Antiklinalen nimmt zu.
- Eine zunehmende Biegung des Zahnschaftes.
- Zunehmende Vergrößerung der Zähne.
- Die Länge der P4 sup. nimmt im Vergleich mit der Länge der M1/2 sup. von *B. langei* nach *B. blainvillei* relativ zu.

Da mir das *Blainvillimys*-Material mit Ausnahme von *B. geminatus* ebenfalls vorlag und ein neues reiches Material von *B. helmeri* von Pendaré III a (Quercy) zur Verfügung stand, kann ich noch folgende Ergänzungen machen:

Wie VIANEY-LIAUD bereits erwähnt hat, nimmt die Präsenz der Synklinale IV bei den oberen Zähnen im Laufe der Evolution zu. Da für die Einordnung des süddeutschen *Blainvillimys*-Materials der Prozentsatz wichtig war, wird in Tab. 1 der prozentuale Anteil der P4 sup. und M3 sup. mit vollständig ausgebildeter Synklinale IV angegeben (es wurden nur unangekaute oder wenig angekaute Zähne berücksichtigt).

Bei den M1/2 kann ich keine Zunahme der Synklinale IV entdecken. Sie ist schon bei *B. rotundidens* praktisch immer vorhanden.

Tab. 1: Prozentualer Anteil der P4 sup. und M3 sup. mit vollständig ausgebildeter Synklinale IV.

Art, Fundstelle	P4 sup.	Anzahl	M3 sup.	Anzahl
<i>B. helmeri</i> , Les Chapelins	100%	4	100%	1
<i>B. helmeri</i> , Pendaré III a	99%	92	100%	11
<i>P. gregarius</i> , Bach rechts u. links	32%	53	27%	11
<i>B. langei</i> , Aubrelong 1	18%	16	19%	62
<i>B. rotundidens</i> , Escamps	33%	7	0%	5

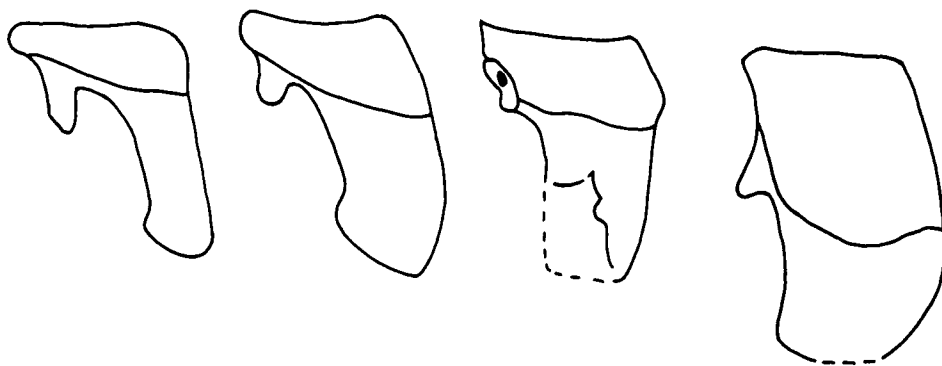


Abb. 11: Innenwurzelvergleich bei den M1/2 sup. *Blainvillimys langei* von Aubrelong 1, *Blainvillimys gregarius* von Mas de Got, *Blainvillimys helmeri* von Les Chapelins, *Blainvillimys blainvillei* von Habach 5 (von links nach rechts).

Tab. 2: D4 inf. mit Zusammenfluß von Antesisinid und Synklinid II.

<i>B. helmeri</i> , Pendaré III a	≅ 97%
<i>B. gregarius</i> , Mas de Got	≅ 71%
<i>B. langei</i> , Aubrelong 1	≅ 50%

Das Typusexemplar von *B. helmeri* zeigt ebenfalls diesen Zusammenfluß.

Vergrößerung der Innenwurzel bei den M1/2 sup.

Wie Abb. 11 zeigt, wird die Innenwurzel der M1/2 zunehmend kräftiger.

Prozentuale Zunahme des Zusammenflusses des Antesisinids und Synklinids II bei den D4 inf.

Wie Tab. 2 zeigt, nimmt der Anteil der D4, die einen Zusammenfluß des Antesisinids und Synklinids II aufweisen, zu.

Zunehmende Ausrichtung der Antiklinide senkrecht zur Bewegungsrichtung.

In diesem Zusammenhang wird wiederum zuerst festgestellt, welche Bewegungsrichtung die Zähne beim Kauvorgang haben. Die Nullgradlinie wird auch hier am lingualen Ende angelegt. Die mittlere Bewegungsrichtung der M1/2 inf. von Bach links und

Pendaré III a (für *B. langei* wird die gleiche Richtung angenommen) liegt zwischen 140 und 170 Grad. Um eventuelle Einregelungen senkrecht zur Bewegungsrichtung feststellen zu können, wird eine andere Verrechnungsart wie oben angewandt.

Der Zusammenhang lautet (SCHMIDT-KITTLER in Vorb.):

$$gg = \frac{\text{Anzahl der Winkel pro Zahn zweier Klassen} \times 9}{\text{Gesamtzahl der gemessenen Winkel pro Zahn}}$$

Die Verteilung aller gemessenen Winkel eines Zahnes erstreckt sich von 0 bis 180 Grad. Zur statistischen Weiterverarbeitung bietet sich eine Aufteilung der gemessenen Winkel in 18 Klassen je 10 Grad, oder, wenn man eine höhere Anzahl von Winkeln berücksichtigen will, in 9 Klassen je 20 Grad an. Falls man einen Kreis mißt, ergibt sich für gg der Wert 1, da in einem Kreis alle Winkel gleich häufig sind. In Histogrammform dargestellt, mit neun Klassen je 20 Grad, ergäbe sich ein Plateau (alle neun Klassen haben den Wert 1). Bei zu messenden Zähnen ergibt sich je nach anfallender Häufigkeit für unterrepräsentierte Klassen ein Wert unter, für überrepräsentierte Klassen ein Wert größer als 1. Daraufhin werden die Klassen, die senkrecht zur Bewegungsrichtung stehen, gegen D aufgetragen. Nur für *B. gregarius* von Bach links ergibt sich eine Korrelation zwischen beiden Werten (Abb. 12). Um trotzdem zu einem Resultat zu kommen, werden die Ergebnisse als Histogramme dargestellt. Nun erkennt man sofort, daß die Anzahl der Winkel, die senkrecht zur Bewegungsrichtung stehen, sukzessiv zunimmt (Abb. 13). Um eventuell doch vorhandene Abhängigkeiten durch die Abkautung auszuschalten, wird noch eine andere Methode angewandt. Es werden nur Zähne mit einem Dichtewert zwischen 6 und 7 berücksichtigt und mit diesen Werten ein Histogramm erstellt (Abb. 14). Dabei ergibt sich ein deutlicher Unterschied zwischen den verschiedenen Arten (Tab. 3).

Um festzustellen, ob sich die Mittelwerte signifikant voneinander unterscheiden, wird der T-Test durchgeführt. Es ergeben sich folgende Werte:

Für *B. langei* bis *B. gregarius*:  $v = 26$ ,  $t = 4,84$ .

Für *B. helmeri* bis *B. gregarius*:  $v = 40$ ,  $t = 3,34$ .

Der Unterschied ist in beiden Fällen hochsignifikant größer als 99%. Es hat also zwischen den oben genannten Arten eine starke größenunabhängige Ausrichtung der Antiklinide senkrecht zur Bewegungsrichtung stattgefunden.

### 3. Versuch einer Rekonstruktion des Anpassungsprozesses für *Blainvillimys* und *Theridomys*

Die im Kap. 2 dargestellten Trends sind zum größten Teil mit Fossilien aus Spaltenfüllungen aufgestellt worden. Wenn man die stratifizierten Fundstellen außer acht läßt, könnten die aufgezeigten Trends auch in der umgekehrten Reihenfolge abgelaufen sein. Dieses Phänomen der Lesrichtung wurde von PETERS & GUTMANN (1971) erörtert. Die Frage, in welche Richtung sich die Evolution einer Gruppe bewegt, sollte durch die Rekonstruktion des Anpassungsprozesses gelöst werden. Diese Handlungsweise wurde von PETERS & GUTMANN (1971, S. 225) als Ökonomieprinzip bezeichnet: „Das Ökonomieprinzip der phylogenetischen Systematik beruht auf der Ermittlung der Leserichtung phylogenetischer Reihen durch die Rekonstruktion des Anpassungsprozesses“. Die Formulierung des Ökonomieprinzips hat dann in der Folgezeit heftige Kontroversen zwischen den verschiedenen Vertretern der phylogenetischen Forschung nach sich gezogen. Ohne auf die zahlreichen Artikel zu diesem Problem einzugehen, sollen hier nur aus jüngerer Zeit drei zusammenfassende Aufsätze genannt werden: PETERS (1985, S. 143-153), REMANE (1985, S. 155-177) und BONIK (1985 S. 179-188). Die Kontroversen lassen sich in



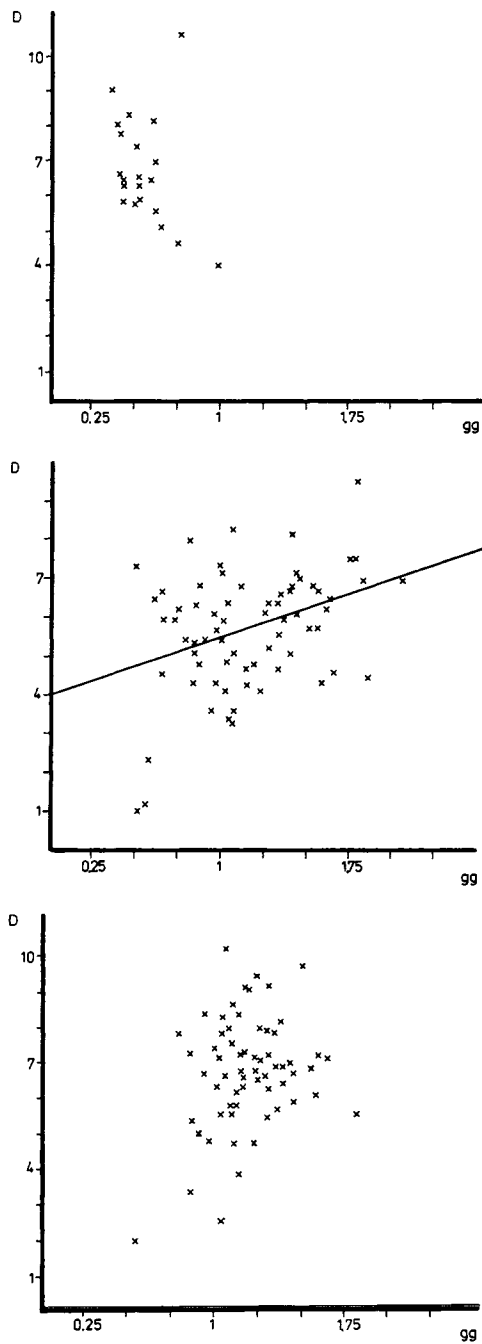


Abb. 12: Dichte gegen gg. Oben: *Blainvillimys langei* von Aubrelong 1. Mitte: *Blainvillimys gregarius* von Bach links. Unten: *Blainvillimys helmeri* von Pendaré IIIa.



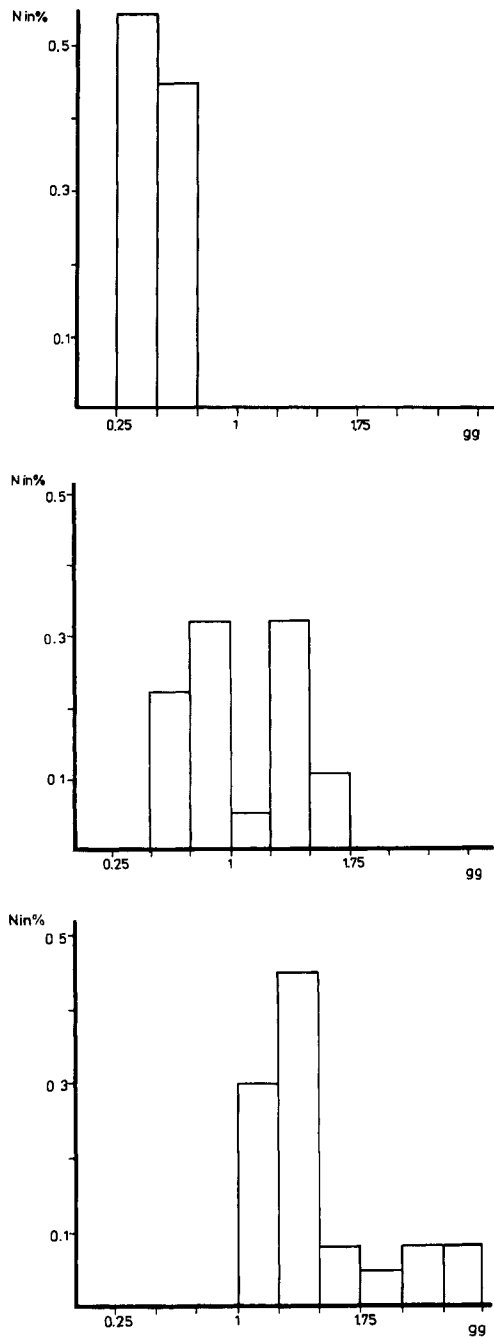


Abb. 14: Histogramme von gg (Zähne mit Dichtewerten zwischen 6 und 7). Oben: *Blainvillimys langei* von Aubrelong 1. Mitte: *Blainvillimys gregarius* von Bach links. Unten: *Blainvillimys helmeri* von Pendaré IIIa.

Tab. 3: Histogramm der gg-Werte (s. S. 22).

	<i>B. helmeri</i> , Pendaré III a	<i>B. gregarius</i> , Bach links	<i>B. langei</i> , Aubrelong 1
Maximaler Wert	2,46	1,65	0,64
Minimaler Wert	1,02	0,6	0,43
arithm. Mittel	1,479	1,081	0,502
Anzahl	23	19	9
Varianz	0,1610	0,1161	0,0060

vielen Fällen, wie PETERS (1985, S. 143) betont, auf Mißverständnisse ihres 1971 formulierten Ökonomieprinzips zurückführen. Vielfach wurde es so aufgefaßt, daß bei allen evolutiven Änderungen stets nur Einsparung von Energie stattfände. Die Energiebetrachtung ist aber nach BONIK (1985, S. 181) und ELSANOWSKI (1982, S. 50) nur in Relation zu den möglichen Leistungen sinnvoll. Daher ergeben sich beim Ökonomieprinzip verschiedene Abwandlungsmöglichkeiten (BONIK 1985, S. 181). Es scheint mir daher reizvoll, das Ökonomieprinzip und damit den Anpassungsprozeß für die hier behandelte Gruppe zu rekonstruieren, da es sich beim Kauapparat um ein System handelt, das für seinen Aufbau und Betrieb Energie verbraucht und daher gut den Anforderungen, die GUTMANN (1976, S. 165) an eine konstruktivistische Phylogenetik stellt, entspricht. Die Leistungen des Kauapparates liegen auf der Hand: Er dient dazu, Nahrung zu zerkleinern und den Verdauungsorganen in geeigneter Form zur Verfügung zu stellen. Zwischen Verdauungsorganen und Kauapparat bestehen sicherlich Interdependenzen, die aber noch einer näheren Untersuchung harren. Um über das Funktionieren und Fungieren des Kauapparates fossiler Nagetiere zu gesicherten und damit objektiv nachprüfaren Ergebnissen zu kommen, ist ein aktualistischer Ansatz nötig. Dies könnte zum Beispiel in Form einer mechanischen Kaumaschine geschehen. Auch eine Computersimulation wäre denkbar, wie sie zum Beispiel RENSBERGER (1973) vornahm. Der mechanische Nager hat aber gegenüber der Computersimulation den Vorteil der konkreten Überprüfbarkeit.

Man könnte die Leistung eines Gebisses wie folgt definieren:

Ein komplettes Gebiß (in einem bestimmten Abkautungsstadium, bei einem Kaudruck  $x$ ) zerkleinert, in einer Zeiteinheit  $z$ , eine bestimmte Nahrung in  $y$  kleine Teile. Entsprechende Versuche sind bereits angelaufen (mdl. Mitt. SCHMIDT-KITTLER). Es ist mit diesem Apparat also nachprüfbar, ob bestimmte Änderungen im Gebiß eine Leistungssteigerung nach sich ziehen. Die im folgenden beschriebenen, vermuteten Leistungen sind somit in Zukunft einer konkreten Überprüfung zugänglich. Den von BONIK erwähnten Abwandlungsmöglichkeiten des Ökonomieprinzips entsprechen:

- Der Energieverbrauch bleibt konstant und die damit erzielte Leistung auch. Die Evolution tritt auf der Stelle. Beispiel: *B. rotundidens moehrenensis*, es lassen sich während der gesamten Entwicklungszeit keine Änderungen im Zahnbau feststellen.
- Der Energieverbrauch bleibt konstant, aber die damit erzielten Leistungen steigen. Wenn man beim unten genannten Beispiel die absolute Vergrößerung der Zähne wegfällen läßt und nur die Musteränderung betrachtet, ist die oben genannte Bedingung erfüllt. Beispiel: Zunehmende Einregelung der Antiklinide senkrecht zur Bewegungsrichtung, im Zusammenhang mit einer zunehmenden Eintiefung des Sinusides, innerhalb der Linie



Aussterben des Genus *Pseudotimomys*. Die Gattung *Elfomys* wird zunehmend hypsodont, und aus ihr entsteht schließlich *Issiodoromys*. Diese Gattung ist unter anderem durch ihre extreme Hochkronigkeit und ihre sehr große *Bulla tympanica* gut an aride Verhältnisse angepaßt. Für *Theridomys* wird von dieser Autorin eine Anpassung an mehr oder weniger humide Verhältnisse angenommen, weil sie häufig in fluvio-lakustrinen Sedimenten vorkommt. Die Entwicklung von *Archaeomys*, *Blainvillimys* und *Taeniodus* mit ihren konvergent entstandenen hypsodonten und taeniodonten Zähnen, wird von ihr ebenfalls in Zusammenhang mit der Ausbreitung von härteren Nahrungspflanzen, bedingt durch zunehmende Aridität, gesehen. SCHMIDT-KITTLER & STORCH (1985) haben ein vollständiges Skelett von *Pseudotimomys gaillardi* von Céreste in Südfrankreich in Zusammenhang mit dessen Einnischung beschrieben. Das Stück ist ins Niveau von Soumaille zu stellen. Auf Grund der Ausbildung des postcranialen Skelettes wird, in Analogie zu rezenten Nagern, eine Rennmausanpassung postuliert. Sie spricht für einen offenen, ziemlich ariden Lebensraum. Da *P. gaillardi* auch in anderen Lokalitäten vorkommt (Ronzon, Aubrelong 1 in Frankreich; Hoogbutsel in Belgien) kann angenommen werden, daß schon zu diesem relativ frühen Zeitpunkt in weiten Teilen von West- und Mitteleuropa ein recht trockenes Klima herrschte. Mit einer anderen Methode konnte, speziell für die Phosphorite von Quercy, ebenfalls eine Aridisierung im Laufe des Oligozäns festgestellt werden (LEGENDRE 1986, S. 191-212). Dabei wird das Lebendgewicht der verschiedenen Säugerarten einer Fauna auf ein semilogarithmisches Diagramm aufgetragen und dieses Diagramm dann mit entsprechenden Diagrammen von verschiedenen rezenten Säugerfaunen aus unterschiedlichen Biotopen verglichen. Es konnte damit gezeigt werden, daß im Obereozän ein humides, tropisches Klima herrschte, das sich dann nach der Grande Coupure in ein arides Klima von Wüsten- bis Halbwüsten-Charakter wandelte. Für Aubrelong 1, in dem der oben erwähnte *P. gaillardi* vorkommt, wird ebenfalls ein solches Klima rekonstruiert.

Man kann also sagen, daß die verschiedenen Aussagen in bezug auf das Klima und das dadurch bedingte Palaeoenvironment sich für Westeuropa im wesentlichen decken, auch wenn zum Teil etwas unterschiedliche Meinungen über den Zeitpunkt und das Ausmaß der Aridität bestehen. Vor der Grande Coupure herrschte tropisches, feuchtes Klima, danach kam es zu einer Aridisierung und dem damit verbundenen Rückgang des Waldes in Westeuropa.

Wie kann man sich die Umwelt im Oligozän von Süddeutschland vorstellen? HEISSIG (1978) hat die Ökologie der süddeutschen Huftiere rekonstruiert. Für das tiefe Suevium ergeben sich drei wesentliche Lebensräume:

- a) Der Lebensraum der Anthracotheriiden-Fauna, z. B. Möhren 13 und Möhren 9. Die Große Artendiversität und das Vorkommen von Krokodilen, Bibern, Pantolestiden und Anthracotheriiden sprechen in diesen Fällen für ein von Sümpfen und Auen umgebenes Gewässer.
- b) Die artenarme Diplobune-Fauna, z. B. Möhren 4/7/14/16. Die Artenarmut bei gleichzeitigem Individuenreichtum weist auf einen ungünstigen Biotop hin. Die Spaltenfüllungen, die diesen Typ vertreten, liegen als Roterdefüllung vor, die keine oder wenig Anzeichen von Wassereinwirkung zeigen. Es handelt sich hier um den Gegenpol zur Anthracotheriiden-Fauna. Man kann sich eine von Buschland durchsetzte Fauna vorstellen.
- c) Die relativ artenarme Fauna von Haag, die keine besonders häufige „Leitart“ erkennen läßt. Die Deutung ist hier schwierig, da nur wenig Material vorliegt. Es handelt sich wahrscheinlich um einen wenig üppigen, also relativ trockenen Wald.



und VIANEY-LIAUD eine aride Umgebung rekonstruiert wurde. Wie kann diese Widerspruch gelöst werden? Es könnte sich bei *Blainvillimys* um eine ausgesprochene euryöke Form handeln, die in den verschiedensten Lebensräumen ihr Auskommen findet, oder *Blainvillimys* lebte wie *Theridomys* an Gewässern. Auch in den trockenen Fundstellen von Quercy kommen Gewässer vor, wie das Vorhandensein von Anuren, Urodelen, Krokodilen und Sumpfschildkröten in zahlreichen Fundstellen (DE BONIS 1973, Tab. 2 [5]) zeigt. Dem widerspricht aber, daß zumindest bis in das Niveau von Garouillas in Quercy keine *Theridomys*-Arten vorhanden sind. Da bei den Quercy-Faunen eine gute Überlieferung gegeben ist, sind hier Fundlücken sehr unwahrscheinlich. Daß es sich auch nicht um ein rein biogeographisches Phänomen handeln kann, zeigt das fehlende Vorkommen von *T. aquatilis*, die ja außer in Ronzon noch eine weite Verbreitung hat. Da die verschiedenen *Theridomys*- und *Blainvillimys*-Formen in der Molasse gemeinsam am gleichen Fundort vorkommen, müssen sie verschieden eingemischt sein. Wie in Kap. 2 und 3 gezeigt ist, sind die hochkronigeren Zähne der oben angeführten *Blainvillimys*-Arten wesentlich besser geeignet, härtere Nahrung zu zerkleinern als die von *Theridomys*, oder, falls sie im wesentlichen die gleiche Nahrung gefressen haben wie *Theridomys*, konnten sie diese besser und in kürzerer Zeit zerkleinern. Das Fehlen von zumindest primitiven *Theridomys*-Arten in Quercy könnte dann durch, für *Theridomys* ungeeignete, aride Biotope erklärt werden. Zusammenfassend kann man also festhalten, daß zumindest die süddeutschen *Theridomys*-Arten an Lebensräume in Wassernähe gebunden waren. Da die Endform der *Blainvillimys*-Linie auch in den Sumpfwäldern der Molasse vorkommt, kann bei dieser Linie der phylogenetische Zahnumbau nicht als eine reine Anpassung an Nahrung in ariden Gebieten angesehen werden. Entweder handelt es sich bei den *Blainvillimys*-Formen um euryöke Formen, die in den verschiedensten Biotopen ihr Auskommen fanden, oder sie lebten ebenfalls am Wasser und waren, um zusammen mit *Theridomys* im gleichen Lebensraum vorkommen zu können, an härtere Nahrung angepaßt oder verwerteten diese besser. Zur Zeit halte ich es nicht für möglich konkretere Angaben über die Einnischung der verschiedenen Formen zu geben, da der gegenwärtige Kenntnisstand hierzu nicht ausreicht. Wünschenswert wäre in dieser Hinsicht unter anderem eine Untersuchung des postcranialen Skelettes in der Form, wie dies bereits für *Pseudotimomys gaillardi* vorgenommen wurde.

### 5. Paläobiographie

Während des Oligozäns lassen sich in West- und Mitteleuropa nach SCHMIDT-KITTLER & VIANEY-LIAUD (1975, S. 511 ff.) und VIANEY-LIAUD (1979, S. 219 ff.) mindestens drei paläobiogeographische Provinzen unterscheiden:

- a) Französische-Schweizerische Zone.
- b) Anglo-Belgische Zone und Süddeutschland westlich des Rheingrabens.
- c) Süddeutschland östlich des Rheingrabens.

Wie die Zonengliederung schon andeutet, spielt der Rheingraben als physische Barriere eine große Rolle in der Verteilung der jeweiligen Faunen. Beginnend mit der Transgression im Latdorfium verbindet sich die Tethys über den Rheingraben mit dem Nordmeer, und es entsteht daher eine, besonders für Nager, wirkungsvolle Barriere.

Betrachtet man die Zeit zwischen den Niveaus von Soumaille und Garouillas, die für diese Untersuchung besonders interessant ist (davor nur spärliches *Theridomys*-Material, danach kein Nachweis von *Theridomys* und *Blainvillimys* in Süddeutschland), ergeben sich einige Endemismen für diesen Zeitabschnitt in Süddeutschland.

*Pseudosciurus* kommt nur in Süddeutschland vor. Von den Theridomyinae sind nur *Blainvillimys* und *Theridomys* häufig. Neuerdings sind auch Issidoromyinae nachgewie-



sen worden, allerdings nur in sehr geringer Anzahl. Es handelt sich hierbei um einen Zahn von *Elfomys medius* von Bernloch 1 und um einige Zähne von *Pseudoltinomys* cf. *gaillardi* aus Möhren 20. Burgmagerbein 2 hat zwei Zähne von *Issiodoromys minor* geliefert. Die strikte Aussage, daß die Issiodoromyinae in dieser biogeographischen Zone total fehlen (VIANEY-LIAUD 1979, S. 222 und SCHMIDT-KITTLER & VIANEY-LIAUD 1975, S. 513) muß also relativiert werden. Die sehr geringe Anzahl der überlieferten Zähne zeigt aber, daß diese Formen nie eine bedeutende Rolle gespielt haben. Man kann daher annehmen, daß diese Formen gelegentlich einwanderten, sich aber gegen die etablierten Formen nicht durchsetzen konnten, da die entsprechenden ökologischen Nischen schon besetzt waren. Die Linie von *Theridomys brachydens* nach *T. l. suevicus* ist auf Süddeutschland beschränkt. Ebenfalls endemisch ist *B. bernlochensis*. Interessant ist, daß in Süddeutschland zwar *B. heimersheimensis* vorkommt, aber der in der Typuslokalität von *B. heimersheimensis* ebenfalls häufige *Taeniodus hexalophus* fehlt. Gegen Ende des Mitteloligozäns, in dem Niveau von Garouillas, wandern von Westeuropa *T. lembronicus* und *B. blainvillei* nach Süddeutschland ein. Im Gegenzug wandert *T. ludensis* von Süddeutschland nach Westeuropa. Wahrscheinlich noch vor dem Niveau von Soumaille gelangt *B. rotundidens* nach Süddeutschland und wandelt sich dann in der Zwischenzeit in eine andere Subspezies um.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß während der Niveaus von Soumaille bis Heimersheim die Theridomorphenfauna von Süddeutschland eine ausgesprochen eigenständige Entwicklung, belegt durch die oben genannten endemischen Formen, durchlaufen hat. Gegen Ende des Mitteloligozäns kommt es dann zu einer Vereinheitlichung der Theridomorphenfauna in Mittel- und Westeuropa.

## 6. Stratigraphie

Um die verschiedenen Fundpunkte überregional einzuordnen wird die auf dem Internationalen Symposium für Säugerstratigraphie und Paläökologie des Europäischen Paläogens in Mainz im Februar 1987 erarbeitete Gliederung benutzt; das Paläogen wurde in 30 Säugerniveaus unterteilt. Die Referenzniveaus sollten nach Möglichkeit artenreich und stratifiziert sein. Erstmals wurde jedem Niveau eine Nummer zugeteilt (s. Tab. 4). Für die nachfolgende Einordnung sind in erster Linie die Niveaus von Soumaille (21) bis Garouillas (25) von Interesse, da zuvor praktisch keine Funde von *Theridomys* überliefert sind und danach *Theridomys* und *Blainvillimys* nicht mehr nachweisbar sind. Innerhalb der Niveaus sind noch Abstufungen möglich, da sie relativ weit gefaßt sind. Eine Einordnung der süddeutschen Fundpunkte mit Hilfe von *Blainvillimys* und *Theridomys* in die internationale Gliederung ist, wie weiter unten gezeigt wird, gut möglich. Eine Einordnung in die Oligozänstratigraphie scheidet zur Zeit noch an der unterschiedlichen Handhabung der Eozän/Oligozängrenze (s. u. a. MARTINI et al. 1986). CAVELIR & POMEROL (1983, 1986) stellen das Latdorfium ins Obereozän. Das Säugerniveau würde dabei unmittelbar über der Eozän/Oligozängrenze liegen. MARTINI et al. (1986) sehen das Latdorfium als unterste Stufe des Oligozäns an. Hiermit käme Soumaille etwa an der Grenze Unter-Mitteloligozän zu liegen. Die relative Abfolge der süddeutschen Faunen ergibt sich aus Kap. 2. Zwei der ältesten Fundstellen im Niveau von Soumaille sind Möhren 20 und Möhren 4. Der hier auftretende *B. r. moehrenensis* kommt in der gut belegten Fundstelle Möhren 13 nicht mehr vor. Auch in Möhren 19 fehlt er. Daher nehme ich an, daß die Unterart älter als die vorgenannten Fundstellen ist. Da diese Art praktisch keine evolutive Veränderung mehr zeigt, kann nicht angegeben werden, ob die anderen Fundstellen, in denen diese Art ebenfalls vorkommt (Haag 2, Ehingen 8, Schelklingen 1), ein anderes Alter haben. Denkbar wäre auch, daß Möhren 20 und Möhren 4 älter als das Niveau von

Tab. 4: Geographische und stratigraphische Verbreitung von *Theridomys* (oben) und *Blainvillimys* (unten) in Süddeutschland. Die Abstammung von *B. bernlochensis* n. sp. ist zur Zeit noch vollkommen offen. Bei *B. blainvillei* handelt es sich um einen Einwanderer aus Frankreich.

Paläogene Säugereinheit	Referenz Lokalität	Süddeutsche Lokalitäten	<i>Theridomys</i>	
MP 25	Garouillas	Habach 4, 5 Parsberg 1 Burgmagerbein 2	<i>T. ludensis ludensis</i>	
MP 24	Heimersheim		<i>T. ludensis suevicus</i>	
MP 23	Itardies	Bernloch 1		
MP 22	Villebramar	Möhren 13	<i>T. brachydens</i>	<i>T. aquatilis</i>
MP 21	Soumaille	Grafenmühle 10 Möhren 19	<i>T. brachydens</i>	<i>T. aquatilis</i>
MP 20	St. Capraise	? Möhren 9	<i>T. pseudosiderolithicus</i>	

Paläogene Säugereinheit	Referenz Lokalität	Süddeutsche Lokalitäten	<i>Blainvillimys</i>
MP 25	Garouillas	Habach 4, 5 Burgmagerbein 2 Murnau 1 b-f	<i>B. blainvillei</i> evol. <i>B. heimersheimensis</i>
MP 24	Heimersheim		<i>B. bernlochensis</i> <i>B. r. moehrenensis</i> prim. <i>B. heimersheimensis</i>
MP 23	Itardies	Bernloch 1 Schelklingen 1	
MP 22	Villebramar		<i>B. rotundidens moehrenensis</i>
MP 21	Soumaille	Möhren 4 Möhren 20	
MP 20	St. Capraise		

Soumaille sind, dagegen spricht aber das Vorhandensein von *Eucricetodon atavus*, bei dem es sich um einen Einwanderer der Grande Coupure handelt (LOPEZ & THALER 1974, S. 248), wenn man annimmt, daß die Einwanderungswelle in den verschiedenen Regionen gleichzeitig erfolgt ist.

#### Möhren 19

Der hier vorkommende *T. aquatilis* zeigt kein Synklinid I, er ist daher älter als *T. aquatilis* von Möhren 13 (Synklinid I 28%). Etwa das gleiche Alter hat die Fundstelle Grafenmühle 10, sie enthält ebenfalls *T. aquatilis* ohne Synklinid I. Der in Möhren 19 und Grafenmühle 10 vorkommende *T. aquatilis* hat etwa das gleiche Entwicklungsniveau wie

*T. aquatilis* von Ronzon, Hoogbutsel und den Lower Hamstead Beds. *T. brachydens* kommt hier ebenfalls vor, ist aber endemisch.

#### Möhren 13

Wenn man *T. aquatilis* von Möhren 19 mit *T. aquatilis* von Ronzon gleichsetzt, ergibt sich als Konsequenz für Möhren 13 ein jüngeres Alter. Von dem Synklinid I abgesehen, lassen sich, zwischen den in beiden Fundstellen (Möhren 13, 19) vorkommenden Arten, keine Unterschiede feststellen. Dies mag aber sekundär, durch die geringe Anzahl der von Möhren 19 überlieferten Zähne, bedingt sein. *T. aquatilis* zeigt als einziges evoluiertes Merkmal, gegenüber *T. aquatilis* von Ronzon, das häufigere Auftreten des Synklinides I. Man kann annehmen, daß der Zeitunterschied gering ist. *T. aquatilis* von Möhren 13 ist daher noch in das Niveau von Soumaille, aber höher als Möhren 19, zu stellen oder schon in das Niveau von Villebramar. Da *T. brachydens* endemisch ist, läßt sich von dieser Seite auch keine Präzisierung erwarten.

#### Ronheim 1

Auf Grund der im Kapitel Systematik (GAD 1992) beschriebenen Schwierigkeiten ist eine eindeutige Einstufung nicht möglich.

#### Bernloch 1

Diese Fundstelle enthält *T. ludensis suevicus* und *B. bernlochensis*. *T. l. suevicus* ist gegenüber seinem primitiveren Vorläufer von Möhren 13 schon deutlich evoluiertes, aber gleichzeitig deutlich primitiver als *T. l. ludensis* von Burgmagerbein 2 und Habach 4 und 5. *T. l. ludensis* kommt in Frankreich im Niveau von Garouillas vor, deshalb ist hier eine tiefere Einstufung nötig. Andererseits ist er deutlich evoluiertes als *T. brachydens* von Möhren 13. Es kommen also die Niveaus von Itardies und Heimersheim in Frage. In Heimersheim kommt *B. heimersheimensis* vor. Diese Art existiert ebenfalls in Schelklingen 1, Burgmagerbein 2 und Murnau 1. In Burgmagerbein 2 kommt aber auch *T. l. ludensis* vor, der in seinem H/L-Verhältnis zwischen *T. l. ludensis* von Habach 5 und *T. l. suevicus* von Bernloch liegt. Für Bernloch ergibt sich daher eher das Niveau von Itardies.

#### Schelklingen 1

Es ist nur spärliches Material von *B. heimersheimensis* und *B. r. moehrenensis* vorhanden. Mit Hilfe von *B. heimersheimensis* ist eine Einstufung um Heimersheim möglich. Nach SCHMIDT-KITTLER (1971, S. 123) ist Schelklingen 1 tiefer als Bernloch und Burgmagerbein 2 einzustufen, da dort *Pseudoscirus* und *Suevosculus fraasi* noch vorkommen. Wegen der spärlichen Überlieferung der Zähne von *Blainvillimys* ist die Einstufung von SCHMIDT-KITTLER vorzuziehen.

#### Burgmagerbein 2

Neben *Archaeomys gracilis* und *Issiodoromys minor* kommen noch *B. heimersheimensis* und *T. l. ludensis* vor. Diese Fauna hat das gleiche Alter wie Belgarric 1 (Quercy), die außer *B. heimersheimensis* die gleichen Elemente zeigt. Sie ist daher in das Niveau von Garouillas zu stellen.

#### Habach 4 und 5

Von Habach 4 liegen nur wenige Zähne vor, die sich nicht von denen in Habach 5 unterscheiden, daher werden sie hier zusammen behandelt. Im Gegensatz zu Burgmagerbein 2 und Murnau 1 kommt hier nicht *B. heimersheimensis*, sondern *B. blainvillei* vor.

*T. l. ludensis* ist etwas evoluiertes als in Burgmagerbein 2. *T. l. ludensis* und *B. blainvillei* kommen mit dem gleichen Evolutionsniveau in Rigal-Jouet vor. Daher erfolgt die Einstufung in das Niveau von Garouillas.

#### Parsberg 1

Hier kommt, allerdings sehr spärlich, neben *B. blainvillei* noch *T. lembronicus* vor. Das Vorkommen der beiden Leitformen belegt, daß man sich hier ebenfalls im Niveau von Garouillas befindet.

#### Murnau 1 b-f

Von dieser stratifizierten Fundstelle liegen aus den einzelnen Abschnitten (b-f) nicht genügend Zähne vor, daher können sie nur zusammen betrachtet werden. *B. heimersheimensis* zeigt die gleiche Entwicklungshöhe wie in Burgmagerbein 2. *T. l. ludensis* ist ebenfalls, allerdings nur durch einen Zahn, überliefert. Das Alter ist somit das gleiche wie in Burgmagerbein 2, nämlich Garouillas.

Die anderen Fundstellen, die im Kapitel Systematik (GAD 1992) angegeben sind, liefern maximal nur drei Zähne von *Theridomys* sp. Zwar kann mit der in Süddeutschland vorhandenen *Theridomys*-Linie stratigraphisch gut gearbeitet werden, aber dazu ist umfangreicheres Material nötig. Wegen der großen Gefahr der Fehlinterpretation werden diese Zähne nur als *Theridomys* sp. bezeichnet und es werden damit keine stratigraphischen Aussagen verknüpft.

Ein besonders Problem stellen die Zähne von Möhren 9 dar. Es sind hier 21 Zähne vorhanden und es ergeben sich Hinweise, daß es sich dabei um Belege für den Vorläufer von *T. aquatilis* handeln könnte (geringeres H/L-Verhältnis). Doch möchte ich auf Grund dieses relativ geringen Materials keine so weitreichenden Behauptungen aufstellen.

### 7. Zusammenfassung der Ergebnisse

Aus 21 süddeutschen Spaltenfüllungen und sechs stratifizierten Fundstellen der süddeutschen Molasse wurden insgesamt 1800 Zähne von *Blainvillimys* und *Theridomys* untersucht. Außerdem stand mir zahlreiches Vergleichsmaterial von *Theridomys* und *Blainvillimys* aus Spanien und Frankreich, dem Mainzer Becken, der Isle of Wight sowie dem Belgischen Becken zur Verfügung.

Für die taxonomische Bearbeitung wurden erstmals Bildverarbeitungsmethoden eingesetzt. Sie führten zur Beschreibung von je einer neuen *Blainvillimys*- und *Theridomys*-Art. Außerdem konnten noch zwei neue Unterarten abgetrennt werden. Die Bildverarbeitungsmethoden erlaubten erstmals für diese Gruppe Unterschiede in der Hochkronigkeit festzuhalten, ohne künstliche Einteilung der Zähne in vorher definierte Abkautungsstadien. Weiterhin konnte die sukzessive Größenzunahme des Sinus bzw. des Sinusids der verschiedenen *Theridomys*- und *Blainvillimys*-Linien direkt gemessen werden. Mit dieser neuen Methode waren jetzt Aussagen über verschiedene Rundungsgrade, z. B. des Sinusids bei unterschiedlichen Arten, möglich. Außerdem konnte man feststellen, daß die verschiedenen *Theridomys*-Arten in Süddeutschland eine voneinander abweichende Schmelzbanddicke besitzen. Für die westeuropäische *Blainvillimys*-Linie ergab sich mit Hilfe eines Bildverarbeitungsprogrammes, das an die Kontur der Okklusionsfläche des Zahnes eine Tangente pro Bildpunkt legt, daß sich die Antiklinalen bzw. Antiklinide der Zähne im Laufe der Evolution sukzessiv senkrecht zur Bewegungsrichtung ausrichten.

Ebenfalls mit diesem Programm ließ sich bei der süddeutschen *Theridomys*-Linie eine Zunahme der Taeniodontie der Zahnmuster nachweisen. Mit unterschiedlichen Methoden, unter anderem auch solchen der Bildverarbeitung, konnte für die Zeit der Säugeereinheiten Soumaille bis Garouillas in Süddeutschland, eine eigenständige, von Westeuropa unabhängige, Entwicklungslinie für *Theridomys* und *Blainvillimys* festgestellt werden.

Zahlreiche weitere Trends innerhalb dieser Linie erlauben eine gesicherte biostratigraphische Einordnung der jeweiligen Fundstellen in die europäischen Säugeereinheiten. Bei allen Zähnen der süddeutschen *Theridomys*-Linie läßt sich eine generelle Abnahme in der Anzahl der Sporne feststellen. Weiterhin kommt es zu einem sukzessiven Verlust der Synklinale IV bei den P4 sup. Gleichzeitig erfolgt eine schrittweise Vergrößerung der P4 sup. verglichen mit den M1/2 sup. Die P4 inf. der süddeutschen *Theridomys*-Linie zeigen im Vergleich mit den M1/2 inf. eine allmähliche Vergrößerung. Ihr vorderstes Antiklinid erfährt im Laufe der Evolution eine starke Einbuchtung. Bei den D4 inf. kommt es zu einer fortschreitenden Vergrößerung des Antesinusids.

Als hypothetischen Vorläufer von *T. brachydens* und *T. aquatilis* von Möhren 13 und 19 sowie Grafenmühle 10 wird *Theridomys* sp. von Möhren 9 angesehen. Bezieht man *Theridomys* sp. von Möhren 9 (der leider nur durch wenige Zähne dokumentiert ist) in die Linie, die zu *T. aquatilis* von Möhren 13 führt, mit ein, so lassen sich hier zwei phylogenetische Trends feststellen. Das H/L-Verhältnis wird größer und damit einhergehend wird das Synklinid I der M1/2 inf. häufiger.

In Deutschland entwickelt sich ebenfalls, wie bei *Theridomys*, eine von Spanien und Frankreich unabhängige *Blainvillimys*-Linie. Es sind zwei phylogenetische Trends innerhalb der Linie von *B. heimersheimensis* (Schelklingen 1 über Heimersheim und Murnau 1 und Burgmagerbein 2) feststellbar. Das Synklinid I nimmt an Häufigkeit zu und das Sinusid bzw. der Sinus wird größer.

Weiterhin konnten mit den gewonnenen Daten biogeographische, paläökologische und funktionsmorphologische Überlegungen verknüpft werden. Die Vorläufer von *Theridomys ludensis ludensis* lassen sich in Westeuropa, im Gegensatz zu Süddeutschland, vor dem Niveau von Garouillas nicht nachweisen. Das bedeutet, daß *Theridomys ludensis* im Niveau von Garouillas nach Westeuropa wanderte. Im Gegenzug wanderten während dieser Zeit *Theridomys lebronicus* und *Blainvillimys blainvillei* nach Süddeutschland ein.

Bei der süddeutschen *Theridomys*-Linie kommt es unter anderem zu einer schrittweisen Zunahme der Hypsodontie. Gleichzeitig findet eine Abnahme der Schmelzbandfläche statt. Diese phylogenetischen Umänderungen werden als Anpassung an eine effektivere Zerkleinerung von härterer Nahrung interpretiert. Die weiter oben erwähnte zunehmende Ausrichtung der Antiklinalen bzw. Antiklinide senkrecht zu Bewegungsrichtung bei den Zähnen der westeuropäischen *Blainvillimys*-Linie, wird als Leistungssteigerung gedeutet, denn eine möglichst rechtwinklige Stellung der Antiklinalen bzw. Antiklinide zur Bewegungsrichtung muß als optimal zur Zerkleinerung von Nahrung angesehen werden, wenn diese weitgehend durch eine Scherbewegung erfolgt. Das Vorkommen der jeweiligen Endformen der westeuropäischen und süddeutschen *Theridomys*- und *Blainvillimys*-Linien in der süddeutschen Molasse zeigt, daß sie verschieden eingemischt waren. Für die *Theridomys*-Arten wird eine Lebensweise in Gewässernähe angenommen. Die *Blainvillimys*-Arten werden entweder als ausgesprochen euryöke Formen angesehen, oder sie lebten ebenso wie *Theridomys* in Gewässernähe. Falls *Blainvillimys* in Gewässernähe lebte, könnte man annehmen, daß er auf Grund der meist stärkeren Hypsodontie und der vermehrten Ausrichtung der Antiklinalen bzw. Antiklinide senkrecht zur Bewegungsrichtung, härtere Nahrung zu sich genommen hat als *Theridomys*.





Anschrift des Autors: Dr. JURGEN GAD, Geologisches Landesamt Rheinland-Pfalz,  
Emmeransstraße 36, D-55116 Mainz.

Manuskript eingegangen am 8. 1. 1993