

# Die Gattung *Miodyromys* (Gliridae, Mammalia) im tiefen Mittelmiozän der Oberen Süßwassermolasse Bayerns

von

KURT HEISSIG<sup>\*)</sup>

HEISSIG, K., 2006. Die Gattung *Miodyromys* (Gliridae, Mammalia) im tiefen Mittelmiozän der Oberen Süßwassermolasse Bayerns. — Beitr. Paläont., 30:143–153, Wien.

## Abstract

The evolutionary changes of the dental pattern of the lower molars (m1 and m2) of the glirid genus *Miodyromys* are followed during the Karpathian and Badenian of the Upper Freshwater Molasse of Bavaria. It is shown, that the samples of several localities contain two metrically and morphologically similar populations. The smaller species is identified as *Miodyromys biradiculus* MAYR 1979, the larger one as *M. vagus* MAYR 1979. This confirms the presence of two species in the site of Schönenberg as originally described by MAYR (1979). In order to establish whether the smaller species is a transitional form to *M. hamadryas* (MAJOR, 1899) the type population of this species from La Grive has to be studied thoroughly. The larger species acquires rapidly a more complicated pattern than *M. aegercii* BAUDELLOT 1972. Its transformation into that species occurs during the later Badenian by the loss of the interior accessory ridges. The peculiar morphology of *M. vagus* (the few teeth of its type sample all belong to the larger species) is merely a morphotype within the earlier populations of both species, which disappears during the Upper Badenian.

**Keywords:** *Miodyromys*, Gliridae, odontology, variation, Miocene, molasse, Bavaria

## Zusammenfassung

Anhand des Kronenmusters der unteren Molaren (m1 und m2) wird die Entwicklung der Gliridengattung *Miodyromys* im Karpatium und Badenium der Oberen Süßwassermolasse Bayerns verfolgt. Dabei wird nachgewiesen, dass es sich bei mehreren bisher für einheitlich gehaltenen Fundkomplexen um die Mischung von jeweils zwei morphologisch und metrisch wenig verschiedenen Populationen handelt. Die kleinere Form wird der Art *Miodyromys biradiculus* MAYR 1979, die größere *M. vagus*

MAYR 1979 zugeordnet. Damit wird das Vorkommen von zwei Arten in Schönenberg (MAYR, 1979) bestätigt. Ob es sich bei der kleineren Art um eine Übergangsform zu *M. hamadryas* (MAJOR, 1899) handelt, kann erst nach einer genaueren Untersuchung von deren Typuspopulation aus La Grive entschieden werden. Die größere Art entwickelt rasch ein komplizierteres Muster als *M. aegercii* BAUDELLOT 1972, in die sie während des Badeniums durch allmählichen Verlust der mittleren Zwischengrate übergeht. Die typische Morphologie von *M. vagus* (die wenigen Zähne der Typuserie gehören alle zur größeren Art) stellt nur einen Morphotyp in den älteren Populationen beider Arten dar, der im Laufe des höheren Badeniums verschwindet.

## 1. Einleitung

Das Bestreben, die evolutiven Veränderungen einer Art möglichst genau zu verfolgen, ist einerseits auf das Verständnis der Speziation, andererseits auf die stratigraphische Nutzenanwendung gerichtet. Unter den Arten, die wegen ihrer raschen evolutiven Veränderung zur stratigraphischen Feingliederung von Gesteinsabfolgen geeignet sind, spielen die Gliriden bisher nur eine untergeordnete Rolle. Das liegt vor allem an der erheblichen Variabilität ihrer Backenzahnmuster, für deren statistische Behandlung meist nicht genug Material zur Verfügung steht.

Aus diesem Grund soll der Versuch, die Entwicklungsschritte zu verfolgen, hier mit der Gattung *Miodyromys* gemacht werden, die in den Ablagerungen der Oberen Süßwassermolasse (OSM) Bayerns unter den Gliriden normalerweise am häufigsten ist, die aber auch in den benachbarten Regionen der Schweiz, Frankreichs und Österreichs vorkommt.

Mehrere Untersuchungen an größeren Populationen, auf die hier teilweise zurückgegriffen wird, sind in den letzten Jahrzehnten durchgeführt worden. Die mehrfach getroffene Feststellung, dass diese Gattung auch stratigraphisch genutzt werden kann (MAYR, 1979; WU, 1990; KÄLIN & ENGESSER, 2001), führte aber bisher nur zu Vergleichen mit ähnlichen Faunen, nicht aber zu einer Entwirrung der Stammlinien (SCHÖTZ, 2002:109). Die inzwischen anhand von Cricetiden präzisierte Abfolge der Molasse-Faunen

<sup>\*)</sup> Prof. Dr. Kurt HEISSIG, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Richard-Wagner-Str. 10, D-80333 München.

erlaubt es nun, die vorliegenden *Miodyromys*-Populationen in eine stratigraphische Reihenfolge zu bringen, in der scheinbare Brüche und Sprünge der evolutiven Entwicklung erkennbar werden. Ihre Deutung ist das Ziel dieser Arbeit.

Alle hier verwendeten Merkmalskomplexe finden sich an den ersten und zweiten Molaren des Unterkiefers, da diese eine besonders klare Entwicklung zeigen. Es sind dies:

- Die absolute Größe der Backenzähne
- Das Auftreten von Zwischengraten, getrennt nach einzelnen Positionen
- Irreguläre Gratkonfigurationen
- Die Stärke des hinteren Zwischengrats (4), zwischen Mesolophid und Posterolophid.
- Kerben zwischen den Quergraten auf der Lingualseite

Die Bezeichnung der Hauptelemente der unteren Molaren folgt dem allgemeinen Gebrauch (WU, 1993:Abb. 1). Die Zusatzelemente werden ebenso als vorderer und hinterer Zusatzgrat oder aber als Zusatzgrat 1 bis Zusatzgrat 4 (Abb. 1) bezeichnet. Die Messungen erfolgten größtenteils mit dem Messmikroskop Wild Censor bei 25-facher Vergrößerung, teilweise mit einem Okularmikrometer. Die untersuchten Zähne sind, soweit sie nicht aus der Literatur zitiert sind, in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie (BSPG) aufbewahrt.

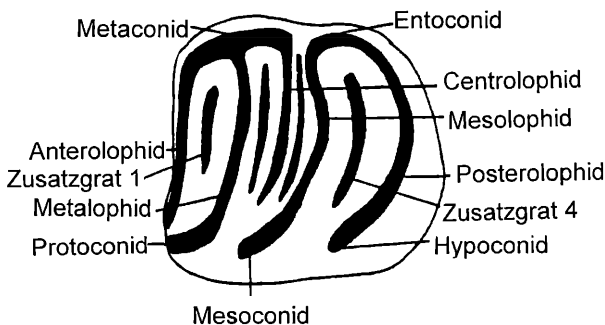


Abbildung 1: Zahnelemente unterer Molaren von Gliriden (Zeichnung aus WU, 1993).

## 2. Probleme der Gattungs- und Artfassung

Die Gattung *Miodyromys* wurde von KRETZOI (1943:272) aufgestellt. Er stützte sich dabei auf das von STROMER (1928) beschriebene und abgebildete Material von „*Eliomys hamadryas*“ von Großlappen bei München, das allerdings nicht das Typusmaterial dieser Art ist. Hätte Kretzoi diese Art ausdrücklich als Typusart der Gattung definiert, so wäre diese Definition eindeutig und unverrückbar. Da er aber ausdrücklich diese Objekte mit seinem Gattungsnamen bedachte, die heute zu der später aufgestellten Art *M. aegercii* BAUDELLOT 1972 gestellt werden, ist *M. hamadryas* als Typusart der Gattung anzweifeln. Da beide Arten nahe miteinander verwandt sind, ist dies jedoch nur für die formelle Definition der Gattung ein Problem.

Schwierig ist dagegen die Abgrenzung gegenüber ver-

wandten Gattungen. *Miodyromys* ist, wie auch *Prodryomys* MAYR 1979 und *Pseudodryomys* DE BRUIJN 1966 im Untermiozän durch die Einschaltung von Zwischengraten aus der Gattung *Peridyromys* STEHLIN & SCHAUB 1951 hervorgegangen. Allen gemeinsam ist das relativ einfache Kronenmuster, die konkave Kaufläche und das verkürzte Anterolophid der unteren Molaren, das labial entweder direkt ins Protoconid mündet oder dieses nicht einmal erreicht. Ob sich das vorderste Synklinid nach vorn öffnet oder geschlossen bleibt, variiert oft innerhalb einer Art. Eine Öffnung nach labial kommt nicht vor. *Pseudodryomys* unterscheidet sich durch höhere Grate und sehr einfachen Bau, *Prodryomys* durch Verbreiterung der Molaren. Beide Gattungen haben relativ wenige Arten hervorgebracht. *Miodyromys* hingegen ist artenreicher und die Abgrenzung von *Peridyromys* scheint mehr oder weniger willkürlich.

Aus dem tiefen Mittelmiozän sind vier Arten beschrieben worden: *Miodyromys hamadryas biradiculus* MAYR 1979 wurde von späteren Autoren (WU, 1993:60) als eigene Art betrachtet. Diese Art ist vorwiegend im Untermiozän verbreitet, wohin auch die Typlokalität Wintershof-West (MN 3) zu stellen ist. Sie kommt aber auch noch im MN 4 und in den ältesten Anteilen von MN 5 vor. Sie ist relativ klein und durch sehr wenige Zwischengrate der Molaren und zweiwurzelige Molaren des Unterkiefers gekennzeichnet.

*M. hamadryas* (MAJOR 1899), die Typusart, wurde auf Material von La Grive (MN 7/8) begründet und ist daher von der älteren Art durch einen beachtlichen stratigraphischen Abstand getrennt. Sie ähnelt ihr im relativ einfachen Bau der Molaren, die jedoch im Unterkiefer dreiwurzelig sind.

*M. aegercii* BAUDELLOT 1972, begründet auf der Population von der Typlokalität Sansan (MN 6), ist größer und komplizierter gebaut als die beiden vorigen und kommt zeitlich parallel, teilweise auch gemeinsam mit *M. hamadryas* vor.

*M. vagus* MAYR 1979 wurde auf sehr geringem Material von der Lokalität Hesselohle (MN 5) aufgestellt und seither nirgendwo anders gefunden. Ob die von MAYR (1979:242) dazu gestellten Stücke von Vieux Collonges dazugehören, ist zweifelhaft. Diese Art unterscheidet sich von der gleichzeitigen *M. biradiculus* durch etwas größere Maße und irreguläre Gratverläufe, aber auch durch die Dreiwurzeligkeit der unteren Molaren.

Das Vorkommen mehrerer gut belegter Populationen aus der Oberen Süßwassermolasse und die Annahme eines kontinuierlichen Überganges von *M. biradiculus* zu *M. aegercii* durch WU (1990:76) ließ den Versuch lohnend erscheinen, anhand mehrerer Fundstellen mit gesicherter zeitlicher Abfolge eine detaillierte metrische und morphologische Stufenreihe aufzustellen, mit dem Ziel, durch den Vergleich mit den spät-karpathischen Populationen Österreichs die Lage der Karpat-Obergrenze in der Oberen Süßwassermolasse zu bestimmen. Dafür waren die besser untersuchten Cricetiden nicht geeignet, da es unter ihnen keine stratigraphisch verwertbaren Arten gibt, die in beiden Regionen vorkommen.

Internationale Zeitstufen	Paratethys Zeitstufen	MN- "Zone"	OSM- Einheit	Sedi- mentärer Zyklus	Region Günz-Iller	Region Lech-Paar	Region Ilm-Isar	
Serravallium	Badenium	MN 6	OSM F?	OSM 10	Hiatus	Hiatus	Hiatus	
			Bentonit		Bentonit	Bentonit 14,6 Mill.	Bentonit 14,6 Mill.	
			OSM F	OSM 9				
				OSM F	OSM 8	Ziemetshausen 1b Ries-Auswürflinge Hiatus	Ries-Auswürflinge Hiatus	Ries-Auswürflinge Hiatus
			? typi- sches MN 5	OSM E' OSM E	OSM 7 OSM 6	Ebershausen	Bentonit	
	Langhium		mittele- res MN 5	OSM D	OSM 5	Hiatus	Hiatus	Hiatus Affalterbach Bentonit
	Langhium ?	Badenium ?		OSM C	OSM 4 OSM 3	Betlinshausen		Sandelzhausen
	?	?			OSM 2	Schönenberg Hesselohe	Hitzhofen Unterhausen	Puttenhausen
	Burdigalium	Karpathium	MN 5 Basis	OSM B	OSM 1	Bellenberg 2 Bellenberg 1	Adelschlag Langenmoosen	
		Ottnangium	MN 4b	OSM A	OSM 0			

Abbildung 2: Stratigraphische Korrelation der *Miodyromys*-Fundstellen im Bayerischen Molassebecken.

### 3. Die Populationen und ihre stratigraphische Stellung

Anhand der zyklustratigraphischen Untersuchungen von FIEST (1986) und den parallel dazu verlaufenden Untersuchungen zahlreicher Cricetidenfaunen durch BOON (1991) konnte eine feinstratigraphische Gliederung der Älteren und Mittleren Serie (DEHM, 1955) der Oberen Süßwassermolasse durchgeführt werden (HEISSIG, 1997: Tab. 1), die seither weiter ergänzt wurde (BÖHME et al., 2002, REICHENBACHER et al., 2004) (Abb. 2).

Aus der ältesten Faunengruppe der OSM, OSM B, die durch das Vorkommen von *Megacricetodon bavaricus* FAHLBUSCH 1964 gekennzeichnet ist, wurden die *Miodyromys*-Populationen von Langenmoosen, Bellenberg 1, Bellenberg 2 und Hesselohe untersucht.

Zur nächst jüngeren Faunengruppe OSM C, gekennzeichnet durch das Erstauftreten des größeren *Megacricetodon* aff. *bavaricus* (der Arname *germanicus* kann ohne den Nachweis einer phylogenetischen Verbindung zu dessen Typus-Population nicht angewendet werden), innerhalb der nach bisheriger Vorstellung der Übergang von *Miodyromys biradiculus* zu *M. aegercii* erfolgt, wurden die Populationen von Adelschlag, Schönenberg, Hitzhofen, Unterhausen und Puttenhausen untersucht. Das Material der Fundstelle Sandelzhausen stand wegen der laufenden Gesamtbearbeitung der Fauna nicht zur Verfügung, doch konnte auf die gut dokumentierten Ergebnisse von MAYR (1979) zurückgegriffen werden. Zum Vergleich wurde auch eine kleine Probe aus der Schweizer Fundstelle Vermes 1 herangezogen.

Um die weitere Entwicklung der Art *M. aegercii* zu ver-

folgen, wurden aus OSM D (mit größeren *Megacricetodon* aff. *bavaricus* und ohne *Anomalomys*) die Populationen von Betlinshausen und Affalterbach, aus OSM E (mit *Megacricetodon lappi*) Ebershausen und aus OSM F (ohne große *Megacricetodon* Art) Ziemetshausen untersucht. Die von MAYR (1979) bereits umfassend untersuchten Populationen von Goldberg und Steinberg wurden nicht detailliert untersucht, jedoch mit kleinen Proben der etwa gleichzeitigen Lokalitäten Rümikon und Mettlen 4 aus der Schweiz und Sansan aus Frankreich, der Typuslokalität von *M. aegercii* und Referenzlokalität von MN 6 verglichen.

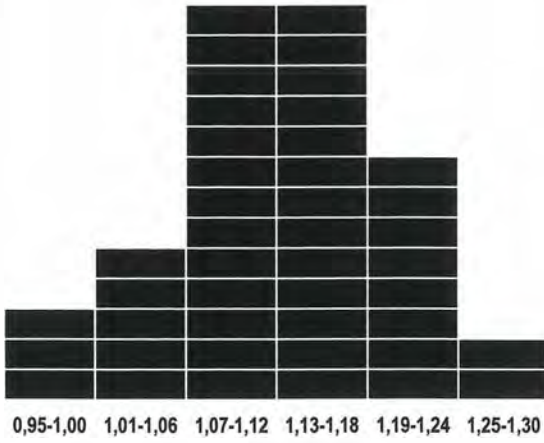
### 4. Morphologische und metrische Ergebnisse an unteren Molaren

#### 4.1. Die Frage der Einheitlichkeit von Populationen

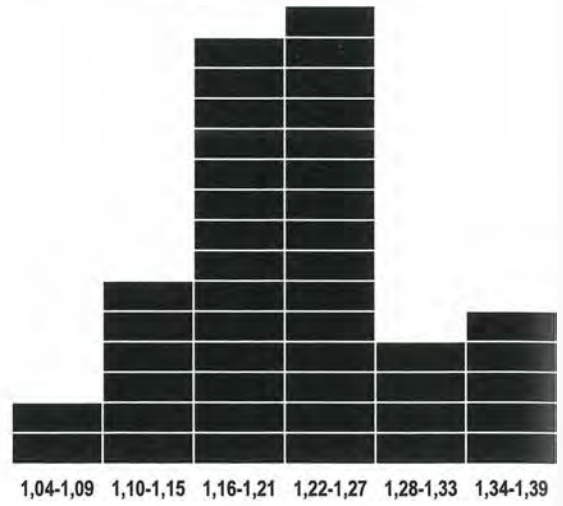
##### 4.1.1. Lokalität Schönenberg

Untersucht wurden lediglich die unteren m1 und m2, da sich an ihnen die augenfälligsten Veränderungen vollziehen. Ein erster Überblick ergab nicht nur eine schwankende Größenentwicklung in der zeitlichen Abfolge, sondern auch beachtliche Schwankungen in der Frequenz einzelner Zwischengrattpositionen. Darüber hinaus fanden sich in fast allen Populationen einzelne Exemplare mit dem charakteristischen, verwirrten Grattmuster der Art

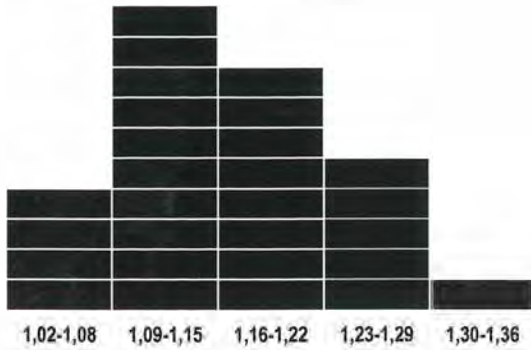
Breitenmaße der m1 in mm, N = 44



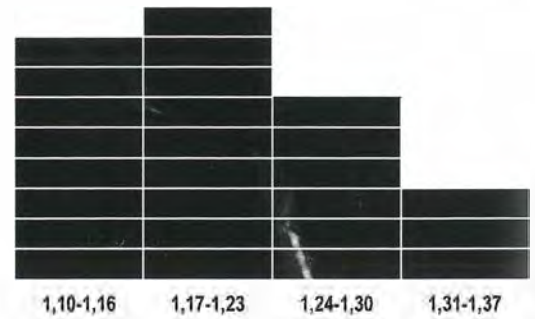
Längenmaße der m1 in mm, N = 44



Breitenmaße der m2 in mm, N = 28



Längenmaße der m2 in mm, N = 28



**Abbildung 3:** Frequenz der Längen und Breitenmaße der m1 und m2 der *Miodyromys*-Populationen von Schönenberg (senkrecht: Individuenzahl).

*Miodyromys vagus*. Dies führte zu der Vermutung, dass die beobachteten Schwankungen durch einen wechselnden Anteil von Exemplaren dieser Art in bisher als einheitlich angesehenen Populationen bedingt sein könnten. Der Nachweis einer Vermischung nahe verwandter Arten bedarf aber statistisch verwertbarer Zahlen, was nur bei wenigen Fundstellen gegeben ist. Die Untersuchung wurde exemplarisch an der reichen *Miodyromys*-Population von Schönenberg durchgeführt, die von MAYR (1979) auf zwei Arten, *Miodyromys hamadryas* und *M. aegercii* aufgeteilt wurde, während WU (1990:76) sie für einheitlich hält. Es ergab sich folgende Größenverteilungen der Molarenmaße, siehe Abb. 3.

Die Verteilungskurven zeigen, dass selbst mit Stückzahlen von 44 bzw. 28 jeweils einer Zahnposition das Auftreten von zwei einander überlagernden Normalverteilungen nur schwer zu erkennen ist. Damit kann eine Uneinheitlichkeit bei allen anderen Fundstellen dieses Zeitraums, die erheblich geringere Stückzahlen aufweisen, nur mehr vermutet werden. Um die Abgrenzung der zwei Populationen in Schönenberg abzusichern, wurden die Längen- und Breitenmaße nach Individuen getrennt betrachtet (Abb. 3). Bei beiden Zahnpositionen waren es jeweils dieselben Stücke, die in Längen- und Breitenmaßen der großwüchsigeren

Population zuzuweisen waren. Eine getrennte morphologische Untersuchung der größeren und der kleineren Population ergab deutliche Unterschiede in der Merkmalsfrequenz (Tab. 1-4), nicht jedoch eine vollständige morphologische Trennung. Die Unterschiede betreffen vor allem die Präsenz eines Zwischengrats 1 zwischen Anterolophid und Metalophid am m1 (Taf. 1, Fig. 3, 6). Dieser Grat ist bei der kleinwüchsigeren Population nur bei 6%, bei der größeren bei 44% der Stücke vorhanden. Beim m2 liegen die Frequenzen bei 30 und 75%. Am m2 ist auch der Zwischengrat 3 zwischen Centrolophid und Mesolophid bei der größeren Form doppelt so häufig (38% gegen 20%) wie bei der kleineren vorhanden (Taf. 1, Fig. 3, 4, 6, 9). Der Zwischengrat 4 zwischen Mesolophid und Posterolophid ist oft wesentlich stärker ausgeprägt als die übrigen Zwischengrate. Dies betrifft bei m2 der größeren Stücke 63%, bei den kleineren 30% (Taf. 1, Fig. 6, 10, 11). Dass diese Unterschiede keine einfachen Allometrie-Effekte sind, zeigt sich darin, dass sich die Frequenz des dritten Zwischengrats beim m1 der beiden Formen kaum unterscheidet. Die Verstärkung des hintersten Zwischengrats ist bei den großen Exemplaren dieser Position sogar etwas seltener als bei den kleinen. Auch die immer geringere Frequenz der mittleren Zwischengrate beim

Fundstelle	Inventar-Nr.	n	Mittelwert	Zwischengrate % vorhanden					Morphot. vagus
				1	2	3	4	4 verstärkt	
Langenmoosen	1951 XXVII	12	1,24 x 1,12	0	83	75	83	0	17
Bellenberg 1	1987 XVIII	16	1,21 x 1,10	0	81	50	44	6	19
Bellenberg 2	1989 XXI	16	1,21 x 1,12	0	63	56	44	6	38
Unterhausen		6	1,22 x 1,11	0	67	33	33	17	33
Adelschlag	1956 XIX	10	1,09 x 1,08	10	90	80	80	30	20
Hitzhofen	2002 XVIII	8	1,21 x 1,07	13	75	38	87	13	0
Schönenberg	1966 IV	35	1,19 x 1,10	6	100	69	97	42	24
Vermes 1		4	1,31 x 1,13	25	75	75	100	100	0
Puttenhausen	1979 XVI	6	1,23 x 1,13	0	100	67	100	50	0
Betlinshausen	1977 XXII	14	1,20 x 1,09	0	86	50	100	38	14

Tabelle 1: Maße und Merkmalsfrequenz der m1 von *Miodyromys* aff. *biradiculus* von verschiedenen Lokalitäten.

Fundstelle	Inventar-Nr.	n	Mittelwert L x B	Zwischengrate % vorhanden					Morphot. vagus
				1	2	3	4	4 verstärkt	
Bellenberg 1	1987 XVIII	3	1,27 x 1,18	0	100	100	33	0	0
Unterhausen		1	1,40 x 1,25	100	100	100	100	100	0
Hesselohe	1950 XXXI	1	1,27 x 1,10	0	100	100	100	100	100
Schönenberg	1966 IV	9	1,34 x 1,21	44	89	78	89	38	50
Puttenhausen	1979 XVI	3	1,34 x 1,24	66	66	100	100	33	33
Sandelzhausen	1959 II	40	1,30 x 1,18	85	100	98	100		
Betlinshausen	1977 XXII	4	1,30 x 1,17	25	100	100	100	100	25
Affalterbach		6	1,24 x 1,15	83	100	33	100	100	17
Ebershausen	1985 XXIV	10	1,32 x 1,21	70	90	60	100	100	20
Ziemetshausen	1986 XIX	4	1,32 x 1,19	50	17	50	100	75	0
Rümikon		4	1,37 x 1,25	33	100	25	100	100	0
Mettlen 4		4	1,39 x 1,30	25	75	25	100	100	0
Goldberg	1966 XXXIV	169	1,41 x 1,30	14	87	18	100	100	0
Steinberg	1970 XVIII	253	1,38 x 1,26	26	88	36	100	100	0
Sansan		2	1,34 x 1,22	0	100	50	100	100	0

Tabelle 2: Maße und Merkmalsfrequenz der m1 von *Miodyromys vagus* von verschiedenen Lokalitäten (Maße und morphologische Daten von Sandelzhausen aus MAYR, 1979).

späteren Übergang von *M. vagus* zu der größeren Art *M. aegercii* (s. S. 149; Tabelle 2, 4) spricht gegen eine einfache Korrelation der Größe mit der Anzahl der Grate.

Stücke mit einem irregulären Verlauf der Grate in der Vorderhälfte des Zahnes kommen bei beiden Formen vor (Taf. 1, Fig. 1, 12). Es handelt sich bei diesem Merkmal der Art *Miodyromys vagus* also um einen Morphotyp und nicht um ein Artmerkmal. Ein Blick auf die wenigen unteren Molaren der Typuserie (MAYR, 1979: Taf. 18, Fig. 5, 6 – ein Präparationsfehler macht eine REM-Fotografie von Zähnen dieser Fundstelle unmöglich) zeigt, dass dieses Merkmal nur bei vier von sechs Zähnen vorhanden ist. Die Häufigkeit dieses Morphotyps beträgt bei den größeren m1 von Schönenberg immerhin 50% (Taf. 1, Fig. 12)., bei den

kleineren nur 24%. Bei den m2 beider Formen ist er mit 13% bzw. 10% deutlich seltener.

An nicht messbaren Merkmalen fällt bei den größeren Exemplaren die größere Breite der Grate im Verhältnis zu den Synkliniden auf, wodurch ihr Muster einen gedrängten Eindruck macht.

#### 4.1.2 Gleichzeitige Lokalitäten

Alle anderen Lokalitäten bieten zu geringe Stückzahlen für eine Untersuchung der metrischen Einheitlichkeit. Versuchsweise wurden bei der Population von Puttenhausen einige im Verteilungsdiagramm etwas von den übrigen abgesetzte größere Stücke abgetrennt und getrennt

Fundstelle	Inventar-Nr.	n	Mittelwert L x B	Zwischengrate % vorhanden					Morphot. vagus
				1	2	3	4	4 verstärkt	
Langenmoosen	1951 XXVII	8	1,24 x 1,18	13	75	25	87	0	13
Bellenberg 1	1987 XVIII	11	1,19 x 1,14	27	45	18	64	0	18
Bellenberg 2	1989 XXI	5	1,22 x 1,22	0	60	0	60	0	0
Unterhausen		12	1,22 x 1,18	25	42	25	33	8	17
Adelschlag	1956 XIX	8	1,12 x 1,12	11	67	22	89	0	0
Hitzhofen	2002 XVIII	6	1,20 x 1,14	33	67	17	83	0	0
Schönenbg	1966 IV	20	1,19 x 1,12	30	65	20	100	30	10
Vermes 1		13	1,25 x 1,21	77	92	69	100	100	0
Puttenhausen	1979 XVI	10	1,28 x 1,20	90	90	60	80	0	20
Betlinshausen	1977 XXII	20	1,19 x 1,13	15	70	15	100	45	0

**Tabelle 3:** Maße und Merkmalsfrequenz der m2 von *Miodyromys* aff. *biradiculus* von verschiedenen Lokalitäten.

Fundstelle	Inventar-Nr.	n	Mittelwert L x B	Zwischengrate % vorhanden					Morphot. vagus
				1	2	3	4	4 verstärkt	
Bellenberg 1	1987 XVIII	1	1,24 x 1,21	0	0	100	100	0	0
Hesselohe	1950 XXXI	5	1,39 x 1,34	100	100	100	100	100	60
Schönenberg	1966 IV	8	1,33 x 1,26	75	75	38	100	63	13
Puttenhausen	1979 XVI	1	1,40 x 1,36	100	100	0	100	100	0
Sandelzhausen	1959 II	42	1,31 x 1,29	98	82	74	100		
Betlinshausen	1977 XXII	1	1,25 x 1,33	100	0	0	100	100	0
Affalterbach		10	1,28 x 1,19	100	90	40	100	90	10
Ebershausen	1985 XXIV	15	1,32 x 1,25	87	87	27	100	100	0
Ziemetshausen	1986 XIX	1	1,47 x 1,26	100	100	0	100	100	0
Rümikon		22	1,38 x 1,32	77	91	20	100	86	5
Mettlen 4		6	1,42 x 1,38	67	83	17	83	17	0
Goldberg	1966 XXXIV	159	1,42 x 1,37	57	95	9	100	90	0
Steinberg	1970 XVIII	201	1,39 x 1,34	84	69	5	100	100	0
Sansan		4	1,35 x 1,28	75	75	0	100	100	0

**Tabelle 4:** Maße und Merkmalsfrequenz der m2 von *Miodyromys vagus* von verschiedenen Lokalitäten (Maße und morphologische Daten von Sandelzhausen aus MAYR, 1979).

metrisch und morphologisch untersucht. Es sind drei m1 und ein m2. Bei den m1 ist die metrische Differenz zu den kleineren Exemplaren etwas geringer als bei Schönenberg. Die morphologischen Unterschiede sind dieselben (Tab. 2, 4) (Taf. 1, Fig. 3, 6). Sogar die geringere Frequenz des verstärkten hintersten Zwischengrats am m1 (33% gegen 50%) ist bei den größeren Stücken von Puttenhausen wieder erkennbar. Hier tritt die *vagus*-Variante nur bei einem der größeren m1, jedoch bei zwei kleineren m2 auf.

Zeitlich ähnlich ist auch die Fundstelle Hitzhofen, deren durchschnittliche Maße denen von Schönenberg entsprechen. Unter diesem Material findet sich lediglich ein etwas größerer m2 mit dem *vagus*-Morphotyp. Das übrige Material zeigt trotz ähnlicher Größe deutlich weniger Zwischengrate, selbst als die kleinere Form von

Schönenberg (siehe Tab. 1, 3). Sogar der einzelne m2 mit *vagus*-Muster hat noch keinen vorderen Zwischengrat entwickelt. Bei den übrigen ist der hintere Zwischengrat nur selten verstärkt. Morphologisch scheint es sich also um ein früheres Entwicklungsstadium zu handeln, was sich aber in der Größe nicht ausdrückt. Die Fundstelle wäre also etwas älter als Schönenberg und Puttenhausen, obwohl sich auch ihre Population von *Megacricetodon* aff. *bavaricus* metrisch nicht signifikant von Schönenberg und Puttenhausen unterscheidet.

#### 4.1.3. Ältere Lokalitäten

Eindeutig ältere Lokalitäten haben bisher immer nur einzelne Zähne geliefert, die aus der Mehrzahl kleinerer

Stücke herausfallen. Die weit überwiegende Zahl der m1 hat keinen vorderen Zwischengrat, bei den m2 ist dieser etwas häufiger. Der hintere Zwischengrat ist meistens vorhanden, aber nur selten zu einem vollwertigen Grat verstärkt. Diese kleineren Zähne schließen morphologisch und größenmäßig eng an *Miodyromys biradiculus* MAYR 1979 an. Auch die Bewurzelung stimmt, soweit erkennbar, mit dieser Art überein.

An größeren Zähnen hat die Lokalität Bellenberg 2 zwei m2 mit *vagus*-Muster aber ohne vorderen Zwischengrat geliefert. Ein m1 von Unterhausen besitzt diesen Zwischengrat aber kein *vagus*-Muster. Diese Zähne können an *Miodyromys vagus* angeschlossen werden. Auch in Bellenberg 1 sind einige größere Zähne vorhanden, aber sie lassen sich von den kleineren morphologisch nicht unterscheiden. Der *vagus*-Morphotyp ist auch bei kleinen Exemplaren vertreten (Taf. 1, Fig. 1).

Diese Befunde lassen die Vermutung zu, dass sich sowohl die jüngeren Populationen von *Miodyromys* aff. *biradiculus* als auch die von *Miodyromys vagus* aus früheren Populationen von *Miodyromys biradiculus* heraus entwickelt haben und dieselben Entwicklungstendenzen verfolgen, allerdings mit unterschiedlicher Geschwindigkeit für einzelne Merkmale.

#### 4.1.4. Jüngere Lokalitäten

Damit ist aber die Frage noch nicht gelöst, wie die etwas jüngeren Populationen einzuordnen sind, die wegen ihrer zunehmenden Anzahl von Zwischengraten meist als *Miodyromys aegercii* (MAYR, 1979:187 ff.) oder *Miodyromys* aff. *aegercii* (WU, 1990:75 ff.; SCHÖTZ, 2002:109 ff.) bezeichnet wurden.

Innerhalb der Älteren Serie der Oberen Süßwassermolasse enthalten auch die zeitlich anschließenden Faunen vermutlich keine homogenen *Miodyromys*-Populationen. Über Sandelzhausen lässt sich diesbezüglich nichts aussagen, doch deuten die von MAYR (1979: unpubl. Anhang) gegebenen Werte nicht auf eine übergroße Variationsspanne hin. Die wenig jüngere Fundstelle Betlinshausen hat dagegen wieder die übliche Zusammensetzung mit einer großen Zahl kleinerer und wenigen größeren Exemplaren geliefert, wobei die größeren generell als progressiver angesehen werden können. Insbesondere haben die kleineren Exemplare am m1 noch keinen vorderen Zwischengrat, am m2 nur bei 15% der Exemplare. Da der Durchschnittswert der Maße von Sandelzhausen etwa dem der größeren Stücke von Betlinshausen entspricht, dürfte die hohe Frequenz dieses Grades auf einen sehr hohen Anteil der größeren Art, wenn nicht auf ihre alleinige Anwesenheit in Sandelzhausen zurückgehen. Das zweite wesentliche Merkmal ist die Stärke des hinteren Zwischengrates, der ebenfalls bei allen größeren Exemplaren von Betlinshausen die anderen Zwischengrate erheblich übertrifft, während dies nur bei einem Drittel der kleineren m1 und kaum der Hälfte der kleineren m2 der Fall ist (Tab. 1, 3).

Im Gegensatz zu *Miodyromys aegercii* aus Sansan und den zeitgleichen Fundstellen der Schweiz sind bei diesen Fundstellen die Frequenzen des zweiten und dritten Zwi-

schengrats hoch, während beim echten *M. aegercii* der dritte Zwischengrat zwischen Centrolophid und Mesolophid nur noch bei wenigen Exemplaren auftritt. Der Übergang ist in den Fundstellen Affalterbach, Ebershausen und Ziemetshausen zu beobachten, die am Übergang von der Älteren zur Mittleren Serie der Oberen Süßwassermolasse stehen (Tab. 2, 4).

Die Population von Affalterbach hat die höchste Frequenz des vorderen Zwischengrates erreicht, der bei allen m2 und 83% der m1 vorhanden ist. Zugleich geht die Frequenz des dritten Zwischengrates deutlich zurück. Die Maße entsprechen ganz den größeren Exemplaren der älteren Fundgruppen.

Ebershausen schließt sich dieser Entwicklung an, wenn auch die Frequenz des vorderen Zwischengrates der m1 etwas geringer ist. Der dritte Zwischengrat ist bei den m1 etwas häufiger, bei den m2 seltener als in Affalterbach. Die wenigen Zähne von Ziemetshausen passen gut zu dieser Entwicklung.

Erst die Faunen, die Sansan im Alter etwa entsprechen, Goldberg und Steinberg im Ries, sowie Rümikon (Taf. 1, Fig. 10, 11) und Mettlen 4 in der Schweiz enthalten einen typischen *Miodyromys aegercii*, der den Stücken der Typus-Population von Sansan entspricht. Während die Frequenz des vorderen Zwischengrates bei den m1 weiter abgenommen hat, ist sie bei den m2 nach wie vor hoch. Der dritte Zwischengrat kommt, vor allem bei den m2 nur mehr in geringen Prozentwerten vor. Der hintere Zwischengrat ist bei allen Exemplaren der Stärke der Hauptgrate angenähert. Der *vagus*-Morphotyp wird seltener und verschwindet schließlich. Die spätesten Vorkommen finden sich an den Lokalitäten Rümikon und Imenberg (BOLLIGER, 1992:118).

Dagegen zeigen die wenigen Messwerte von *Miodyromys hamadryas*, die bisher von La Grive und Anwil publiziert wurden (ENGESSER, 1972:230), dass diese Art metrisch ohne Probleme an die kleineren Formen der Älteren Serie angeschlossen werden kann. Eine morphologische Bearbeitung dieser Art von La Grive könnte zeigen, ob dies auch morphologisch möglich ist.

## 5. Ergebnisse

Anhand einer bereits bestehenden stratigraphischen Abfolge lässt sich die Entwicklung der Gattung *Miodyromys* nachvollziehen. Ihre Arten können aber nur stratigraphisch nutzbar gemacht werden, wenn genug Material vorliegt, um die Frage der Einheitlichkeit einer Population zu klären. Nur dann lässt sich auch die Frequenz einzelner Merkmale deuten.

Die Geschichte der Gattung ist durch mehrere Faunen im tieferen Teil der Älteren Serie der Oberen Süßwassermolasse belegt. Es kommen nebeneinander eine größere und eine kleinere Art vor, die vermutlich nahe verwandt sind, da sie ähnliche Entwicklungstendenzen verfolgen. Bei der größeren sind die unteren Molaren reicher an Zusatzelementen. Sie ist fast immer nur untergeordnet vertreten. Ausnahmen sind die kleine Fauna von Hesse-

lohe, der Typus-Population von *Miodyromys vagus*, und möglicherweise die große von Sandelzhausen. Für diese Art steht der Name *Miodyromys vagus* MAYR 1979 zur Verfügung.

Die kleinere Art schließt sich an *Miodyromys biradiculus* des Untermiozäns an und geht durch Zunahme der Wurzelzahl in *Miodyromys* aff. *biradiculus*, möglicherweise eine Vorläufer-Art von *Miodyromys hamadryas*, über. Ob sie in diesem Stadium, also z. B. in der Fundstelle Schönenberg, bereits mit diesem Artnamen belegt werden kann, müsste eine Untersuchung der Exemplare von La Grive erbringen. Da Zahnwurzeln bei Gliriden relativ selten erhalten sind, kann das Merkmal der Bewurzelung der unteren Molaren nur bei großen Populationen verwendet werden.

In der Mittleren Serie ist die kleinere Art nicht mehr nachgewiesen, die größere geht in die Art *Miodyromys aegercii* über, indem die Stärke und Frequenz von Zwischengraten differenziert werden. Damit wären alle Funde aus der Älteren Serie noch als *Miodyromys vagus* zu bezeichnen. Der spezielle Morphotyp dieser Art kommt bei *Miodyromys aegercii* nicht mehr vor.

Die relativ geringe Entwicklungsdynamik von *Miodyromys biradiculus* macht es leider auch unmöglich, anhand dieser auch in marin bestimmtem Karpatium von Obergänserndorf (Österreich) vorkommenden Art (DAXNER-HÖCK, 1998:384), etwas über die Lage der Grenze zwischen Karpatium und Badenium innerhalb der Oberen Süßwassermolasse auszusagen. Die sehr geringe Zahl von Zwischengraten spricht jedoch für ein Entwicklungsstadium, das dem von Langenmoosen und Bellenberg 1 und 2 entspricht, also der Einheit OSM B.

Die am Süddeutschen Material festgestellte Entwicklung scheint mit der im westlichen Europa übereinzustimmen, wie Vergleiche mit französischen und Schweizer Lokalitäten vermuten lassen. Bereits MAYR (1979:242) hat auf die Ähnlichkeit der *Miodyromys*-Population von Vieux Collonges mit *M. vagus* hingewiesen.

Das Fehlen einer kleineren Form in Süddeutschland und der Schweiz in den Säugerfaunen, die MN 6 zugeordnet werden, lässt erkennen, dass die ökologischen Ansprüche von Nagetierarten so differenziert sind, dass die Betrachtung eines relativ homogenen Ablagerungsraumes, wie es das Molassebecken ist, nicht ausreicht, um die evolutionen Veränderungen einer Gattung in Raum und Zeit zu verstehen.

## 6. Literatur

- BAUDELLOT, S., 1972. Etude des Chiroptères, Insectivores et Rongeurs du Miocène de Sansan (Gers). — Thèse, 496:380 S., Toulouse.
- BÖHME, M., GREGOR, H.-J., & HEISSIG, K., 2002. The Ries and Steinheim Meteorite Impacts and their Effect on Environmental Conditions in Time and Space. — [in:] BUFFETAUT, E. & KOEBERL, C., (Hrsg.). Geological and Biological Effects of Impact Events:217-235, (Springer) Berlin-Heidelberg.
- BOLLIGER, Th., 1992. Kleinsäuger aus der Miozänmolasse der Ostschweiz. — Documenta naturae, 75:1–296, München.
- BOON, E., 1991. Die Cricetiden und Sciuriden der Oberen Süßwasser-Molasse von Bayerisch-Schwaben und ihre stratigraphische Bedeutung. — Dissertation LMU München:1–143, München.
- DAXNER-HÖCK, G., 1998. Säugetiere (Mammalia) aus dem Karpat des Korneuburger Beckens – 3. Rodentia und Carnivora. — Beiträge zur Paläontologie, 23:367–407, Wien.
- DEHM, R., 1955. Die Säugetierfaunen in der Oberen Süßwassermolasse und ihre Bedeutung für die Gliederung. — Erläuterungen zur Geologischen Übersichtskarte der Süddeutschen Molasse, ed. Geol. Landesamt:81–88, München.
- ENGESSER, B., 1972. Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland). — Tätigkeitsberichte der Naturforschenden Gesellschaft Baselland, 28:35–363, Liestal.
- FIEST, W., 1986. Lithostratigraphie und Schwermineralgehalt der Oberen Süßwassermolasse im Bereich der Gallenbacher Mülldeponien zwischen Aichach und Dasing. — Unveröffentlichte Diplomarbeit, Ludwigs-Maximilians-Universität München:1-119, München.
- HEISSIG, K., 1997. Mammal faunas intermediate between the reference faunas of MN 4 and MN 6 from the Upper Freshwater Molasse of Bavaria. — [in:] AGUILAR, J.-P., LEGENDRE, S. & MICHAUX, J., (Hrsg.). Actes du congrès Biochrom'97. — Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier de l'École Pratique des Hautes Études, Inst. Montpellier, 21:537–546, Montpellier.
- KÄLIN, D. & ENGESSER, B., 2001. Die jungmiozäne Säugetierfauna vom Nebelbergweg bei Nunningen (Kanton Solothurn, Schweiz). — Schweizerische Paläontologische Abhandlungen, 121:1–61, Basel
- KRETZOL, M., 1943. Ein neuer Muscardinide aus dem ungarischen Miozän. — Földtani Közlöny, 73:271–273, Budapest.
- MAYR, H., 1979. Gebißmorphologische Untersuchungen an miozänen Gliriden (Mammalia, Rodentia) Süddeutschlands. — Dissertation LMU München:1-380, München.
- REICHENBACHER, B., BÖHME, M., HEISSIG, K., PRIETO, J. & KOSSLER, A., 2004. New approaches to assess biostratigraphy and palaeoecology in the North Alpine Foreland Basin during the Early Miocene (HRI 3). — Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 249:71–89, Frankfurt/Main.
- SCHÖTZ, M., 2002. Die Gliriden (Mammalia, Rodentia) von Maßendorf und Niederaichbach aus der Oberen Süßwasser-Molasse Niederbayerns. — Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, 42:103–138, München.
- STROMER, E., 1928. Wirbeltiere im obermiozänen Flinz Münchens. — Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Abteilung, 32 (1):1–71, München.
- WU, W., 1990. Die Gliriden (Mammalia, Rodentia) aus



der Oberen Süßwasser-Molasse von Puttenhausen (Niederbayern). — Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, **30**:65–105, München.

WU, W., 1993. Neue Gliriden (Mammalia, Rodentia) aus untermiozänen (orleanischen) Spaltenfüllungen Süddeutschlands. — Documenta Naturae, **81**:1–149, München.

## TAFEL 1

Fig. 1-5: *Miodyromys* aff. *biradiculus* MAYR 1979

Fig. 1	m1 re., mit <i>vagus</i> -Morphologie	Bellenberg 2, BSPG 1987 XXI 469
Fig. 2	m2 re., mit leichter Unregelmäßigkeit	Bellenberg 1, BSPG 1987 XVIII 476
Fig. 3	m1 re., Original zu Wu 1990, Taf. 3/13	Puttenhamen, BSPG 1979 XVI 1799
Fig. 4	m1 li.,	Schönenberg, BSPG 1966 IX 99
Fig. 5	m2 re.,	Schönenberg, BSPG 1966 IX 100

Fig. 6-9, 12: *Miodyromys vagus* MAYR 1979

Fig. 6	m1 li., Original zu Wu 1990, Taf. 3/14	Puttenhamen, BSPG 1979 XVI 1791
Fig. 7	m1 li., ohne <i>vagus</i> -Morphologie	Schönenberg, BSPG 1966 IX 101
Fig. 8	m2 li., mit leichter Unregelmäßigkeit	Schönenberg, BSPG 1966 IX 104
Fig. 9	m1 re., mit leichter Unregelmäßigkeit	Schönenberg, BSPG 1966 IX 103
Fig. 12	<i>Miodyromys vagus</i> MAYR 1979, m1 li.	Schönenberg, BSPG 1966 IX 102

Fig. 10-11: *Miodyromys aegercii* BAUDELLOT 1972

Fig. 10	m1 re.,	Rümikon, BSPG 2001 XIX 1
Fig. 11	m2 re.,	Rümikon, BSPG 2001 XIX 2

Okklusale Ansicht, Vergrößerung 1 x 30

TAFEL 1



1



2



3



4



5



6



7



8



9



10



11



12