

***Myoglis meini* (DE BRUIJN, 1965 [1966]) (Mammalia: Gliridae)
aus dem Miozän von Hambach 6C (NW-Deutschland)**

Myoglis meini (DE BRUIJN, 1965 [1966]) (Mammalia: Gliridae)
from the Miocene of Hambach 6C (NW Germany)

ANTJE NEMETSCHKE, Köln & THOMAS MÖRS, Stockholm

mit 5 Abbildungen und 3 Tabellen

Kurzfassung: Aus dem Mittelmiozän des Braunkohle-Tagebaus Hambach wird eines der reichsten Vorkommen der seltenen Gliridengattung *Myoglis* beschrieben. Die morphologische und morphometrische Untersuchung der insgesamt 33 Backenzähne erlaubt eine gesicherte Zuordnung zu *M. meini*. Erstmals werden die Variation und Entwicklungstrends des Schmelzleistenmusters dieser großwüchsigen Art analysiert und dokumentiert. Bei *M. meini* aus Hambach 6C (MN 5) handelt es sich um einen der ältesten Vertreter dieser Art. Dies zeigt sich auch morphologisch, da die wenigen, schwach entwickelten Nebengrate für ein frühes Entwicklungsniveau sprechen. Der Vergleich des Hambacher Materials mit weiteren *M. meini*-Funden aus 12 europäischen Lokalitäten sowie mit den vier anderen bisher bekannten *Myoglis*-Arten bestätigt die enge Verwandtschaft von *M. meini* aus dem Mittelmiozän mit *M. antecedens* aus dem Untermiozän. Das Hambacher *Myoglis*-Material ist Teil einer taxonomisch diversen und ungewöhnlich zusammengesetzten Vertebratenfauna aus einer Rinnenfüllung (dem Mittel 6C), die in das Rheinische Hauptflöz (Ville-Schichten) eingeschaltet ist. Die fossilführenden Sedimente wurden in einer ästuarin beeinflussten Flussrinne akkumuliert, welche die ausgedehnten, sumpfigen Braunkohlewälder des Rheinischen Tertiärs durchzog.

Schlüsselwörter: Rodentia, Neogen, Orleanium, Europäische Gliridenfundstellen, Systematik, Zahnmorphologie, Schmelzleistenmuster

Abstract: One of the richest occurrences of the rare glirid genus *Myoglis* is described from the middle Miocene of the open-cast lignite mine Hambach. Morphological and morphometrical investigation of overall 33 cheek teeth admit the attribution to *M. meini*. The variation and trends in development of the dental pattern of this large species are analysed and documented. The Hambach 6C specimens are some of the oldest representants (MN 5) of *M. meini*. This is also morphologically confirmed by only few, weak developed accessory ridges which indicate an early evolutionary stage. The comparison of the Hambach specimens with material of *M. meini* from 12 Eu-

ropean localities as well as with the other four *Myoglis* species verifies a close relationship between the middle Miocene *M. meini* and the lower Miocene *M. antecedens*. The *Myoglis* specimens from Hambach 6C are part of a taxonomically diverse and unusually composed vertebrate fauna. The fossil material was accumulated within a channel fill ("Mittel 6C") which is intercalated in the Rhenish Main Seam (Ville Series). The estuarine influenced channel crossed the wide, swampy forests of the Rhenish Tertiary.

Keywords: Rodents, Neogene, Orleanian, European glirid localities, systematics, tooth morphology, dental pattern

Einleitung

In mittel- und obermiozänen Faunen Europas ist die Gliridenart *Myoglis meini* ein charakteristisches Nagetier, das jedoch meist nur durch wenig Zahnmaterial belegt ist. Nur ausgesprochen wenige Fundstellen in Europa haben umfangreicheres Material geliefert, so z.B. Anwil in der Schweiz (ENGESSER 1972). Mit 33 gut erhaltenen Zähnen zählt der Tagebau Hambach zu einer der reichsten Fundstellen von *M. meini*. Es handelt sich zwar nicht um den ersten Nachweis der Art in Deutschland (siehe MAYR 1979), aber um die bisher reichhaltigsten Funde. Mit dieser Materialfülle ist es möglich, den Wissensstand über *M. meini* zu vervollständigen und die Variationsbreite des Schmelzleistenmusters der Backenzähne umfassend darzustellen.

Der von der RHEINBRAUN AG aufgeschlossene Braunkohle-Tagebau Hambach befindet sich in der Niederrheinischen Bucht auf der Erft-Scholle, ungefähr 35 km westlich von Köln bei den Ortschaften Hambach, Niederzier und Oberzier. Er erschließt marine, limnische und fluviale Sedimente unter-/mittelmiozänen bis pleistozänen Alters. Die Fundstelle Hambach 6C

Adresse der Autoren: Antje Nemetschke, Paul-Schallück-Str. 29, D-50939 Köln, Deutschland; e-mail <antjenemetschke@yahoo.de>. – Dr. Thomas Mörs, Naturhistoriska Riksmuseet (NRM) – Swedish Museum of Natural History, Dept. of Palaeozoology, P.O. Box 50007, SE-104 05 Stockholm, Sweden; e-mail <thomas.moers@nrm.se>.

befindet sich in einer in das Rheinische Hauptflöz eingeschalteten, bis zu 50 m mächtigen Rinnenfüllung, die nach SCHNEIDER & THIELE (1965) als Horizont 6C der Ville-Schichten bezeichnet wird.

Bei Hambach 6C handelt es sich um die erste Wirbeltierfauna aus der Niederrheinischen Braunkohle. Sie zeichnet sich durch eine bemerkenswerte Artenvielfalt und außergewöhnliche Faunenvergesellschaftung aus; nicht nur für *M. meini*, sondern auch für einige andere seltene Mammalier ist Hambach 6C eine der materialreichsten Fundstellen (MÖRS et al. 2000; ZIEGLER & MÖRS 2000; RÖSSNER & MÖRS 2001; MÖRS 2002; KLEIN & MÖRS 2003; HIERHOLZER & MÖRS im Druck; MÖRS & KALTHOFF im Druck). Die Fauna dokumentiert eine küstennahe, ästuarine Sumpflandschaft ausgedehnter Braunkohlewälder mit brackischen, fluviatilen und terrestrischen Biotopen. Die spätorleanische Säugetierassoziation lässt sich mit der mittelmiozänen Referenzfauna von Pontlevoy (MN 5; DE BRUIJN et al. 1992) korrelieren. Daraus ergibt sich für die Braunkohle im Horizont 6C ein Bildungsalter von 15.2–16.0 Ma. Auch paläobiogeographisch ist Hambach 6C von großem Interesse, da es sich um die nordwestlichste Fundstelle im kontinentalen Miozän Europas handelt.

Material und Methoden

Aus Hambach 6C liegen 33 Einzelzähne vor, von denen die meisten sehr gut erhalten sind. Wenige Exemplare zeigen intensivere Abrasion und Kontaktusuren oder eine stärkere Abrollung durch fluviatilen Transport. Die uneinheitlichen Abkaurungsgrade der Backenzähne dokumentieren Individuen von unterschiedlichem Lebens-

alter. Milchzähne der Prämolaren sind jedoch nicht überliefert. Ein M2 (HaH-5979) und ein m3 (HaH-5261) sind nur fragmentarisch erhalten. Alle Zähne sind dunkel oder schwarz gefärbt.

Die Beschreibung des Schmelzleistenmusters der Zahnkronen (Abb. 1) richtet sich nach der Nomenklatur von WU (1993). Für die systematische Beschreibung wurden die Zähne auf die Parameter Größe, Umriss und Konkavität der Zahnkrone sowie Anzahl, Ausbildung und Konfiguration der Haupt- und Zusatzgrate und die Anzahl der Wurzeln untersucht. Die Zeichnungen wurden an einem Wild-Stereomikroskop M5 mit Zeichenspiegel in 40facher und 50facher Vergrößerung angefertigt und anschließend auf den gleichen Abbildungsmaßstab (20×) verkleinert, um die Größenrelationen zwischen den verschiedenen Zahnpositionen aufzuzeigen. Die Schmelzleisten sind schwarz gekennzeichnet, das z.T. sichtbare Dentin ist schraffiert, sofern die Fläche zur Markierung groß genug war (z.B. Abb. 2). Zum besseren Vergleich der Zahnmuster sind alle Zähne in linker Kieferposition abgebildet. Die gespiegelten Exemplare sind dann zusätzlich mit „inv.“ (= invers) gekennzeichnet. Die Länge und Breite der Zähne wurden anhand eines Messokular-Mikrometers an einem WILD-Stereomikroskop M5 in 25-facher Vergrößerung ermittelt. Dabei wurde immer die maximale Länge bzw. Breite vermessen.

Für Materialvergleiche wurden nur diejenigen Fundstellen berücksichtigt, über deren Material eine ausführliche Dokumentation existiert (Tab. 3). Das in dieser Arbeit beschriebene Fossilmaterial ist unter dem Kürzel IPB HaH (Institut für Paläontologie der Universität Bonn, Sammlung Hambach Hauptflöz) inventarisiert.

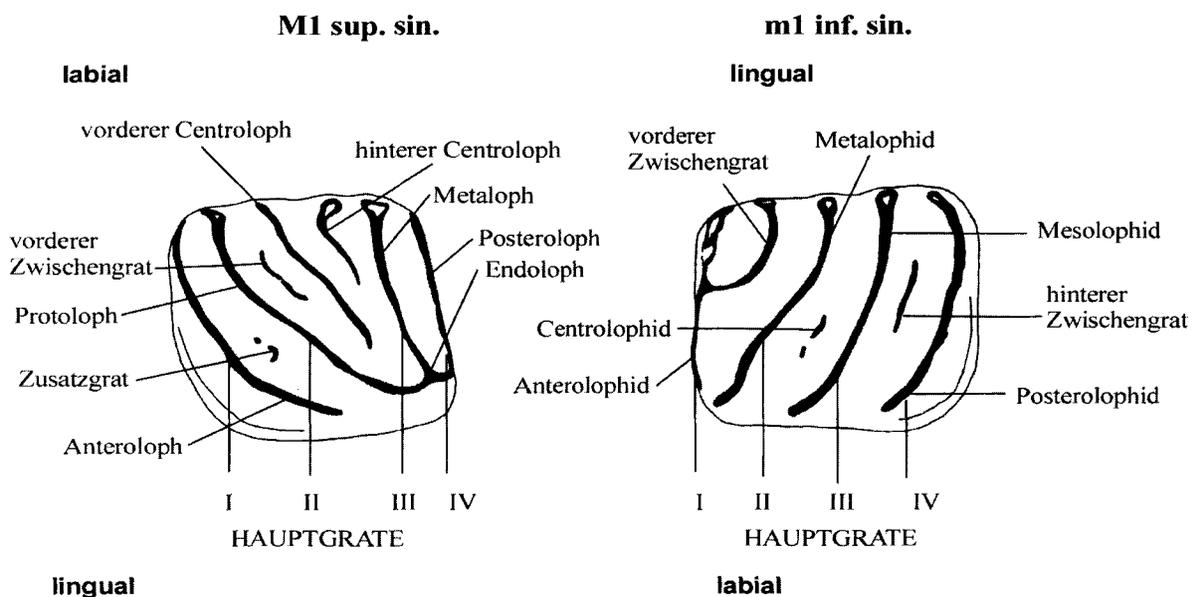


Abb. 1. Nomenklatur des Schmelzleistenmusters bei Gliridenmolaren (umgezeichnet nach WU 1993).

Fig. 1. Nomenclature of the dental pattern of glirid molars (redrawn after WU 1993).

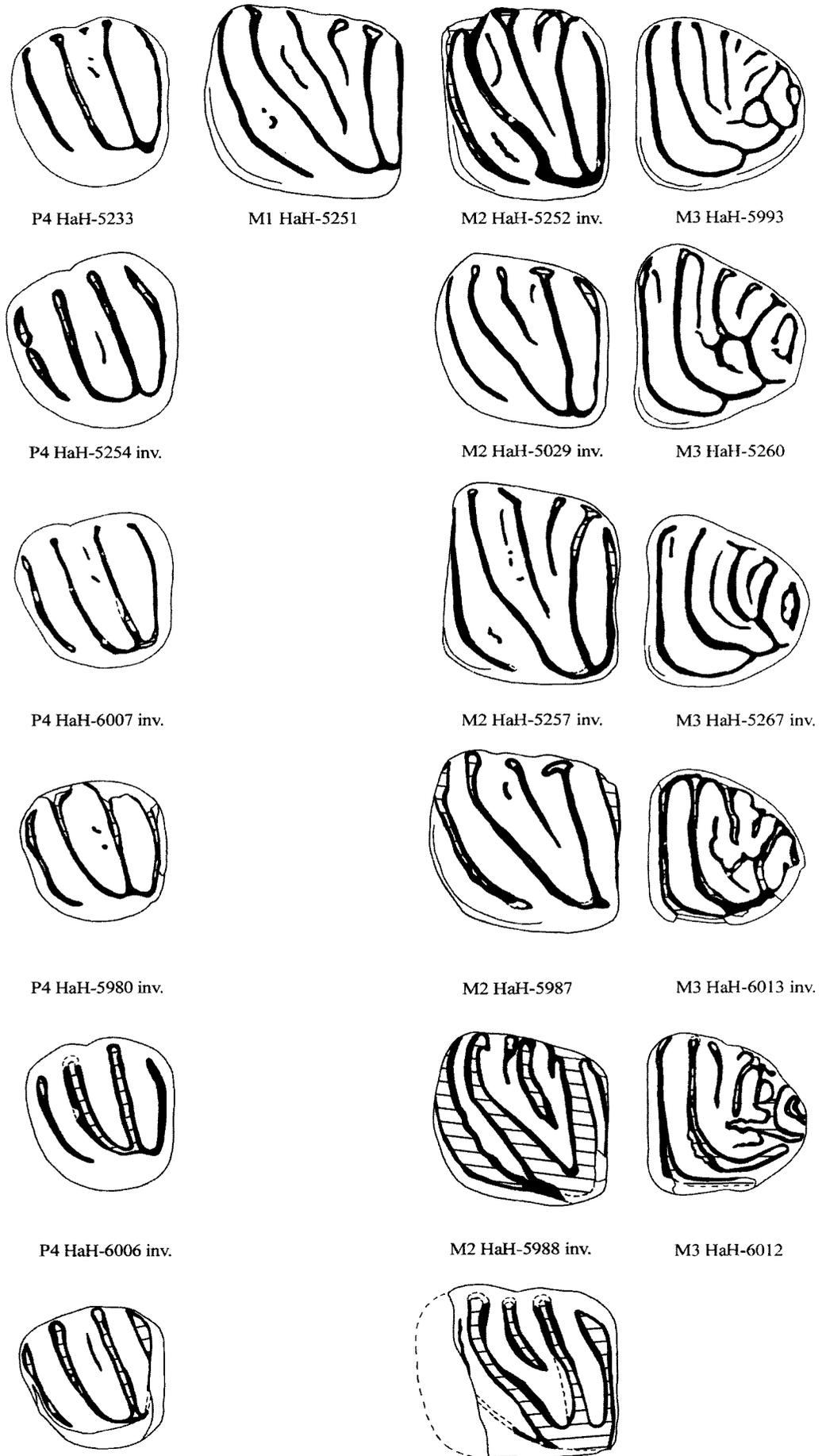


Abb. 2. Kompilierte Maxillarbezahnung (P4 – M3) von *Myoglis meini* aus Hambach 6C ($\times 20$).

Fig. 2. Compiled maxillary dentition (P4 – M3) of *Myoglis meini* from Hambach 6C ($\times 20$).

Systematische Paläontologie

Ordnung Rodentia BOWDICH, 1821

Familie Gliridae THOMAS, 1897

Unterfamilie Glirinae THOMAS, 1897

Gattung *Myoglis* BAUDELLOT, (1966) [1965]

Typusart: *Pentaglis meini* DE BRUIJN, (1965) [1966].

Weitere Arten: *Myoglis antecedens* MAYR, 1979, *Myoglis houlezi* AGUILAR et al., 1997, *Myoglis truyolsi* (DAAMS, 1976), *Myoglis ucrainicus* NESIN & KOWALSKI, 1997.

Myoglis meini (DE BRUIJN, 1965 [1966])

Abb. 2–3

- 1958 “*Muscardinus*” grosse forme. – MEIN: 76, Abb. 136–138.
- *1965 *Pentaglis meini* nov. sp. DE BRUIJN: 74, Taf. 2 Fig. 6–7 [1966].
- 1966 *Myoglis larteti* nov. sp. BAUDELLOT: 760, Abb. 1 [1965].
- 1966 *Pentaglis* sp. – HARTENBERGER: 600, Abb. 3.
- 1972 *Myoglis larteti* BAUDELLOT 1965. – ENGESSER: 236, Abb. 88.
- 1974 *Myoglis meini* (DE BRUIJN). – AGUILAR: 375.
- 1979 *Myoglis meini* (DE BRUIJN, 1965). – MAYR: 35, Taf. 3 Fig. 1–6.
- 1980 *Myoglis meini* (DE BRUIJN). – FERU et al.: 174.
- 1980 *Myoglis meini*. – JUNG & MAYR: 169.
- 1985 *Myoglis meini* (DE BRUIJN, 1966). – DAAMS: 6, Taf. 1 Fig. 7, 10–12.
- 1990 *Myoglis meini*. – FEJFAR: 227, Abb. 14.
- 1990 *Myoglis meini*. – MEIN: 84, Tab. 2.
- 1992a *Myoglis meini* (DE BRUIJN 1965). – BOLLIGER: 128, Abb. 62.
- 1992b *Myoglis meini*. – BOLLIGER: 980.
- 1993 *Myoglis meini* (DE BRUIJN 1966). – KÄLIN: 103, Abb. 62.
- 1994 *Myoglis meini*. – BOLLIGER & RUMMEL: 243.
- 1995 *M. meini* (DE BRUIJN, 1966a)(= *Myoglis larteti* BAUDELLOT, 1965). – DAAMS & DE BRUIJN: 9.
- 1995 *Myoglis meini* (DE BRUIJN). – HEIZMANN & HESSE: 179.
- 1996 *Myoglis meini*. – BOLLIGER: 107, Abb. 7.
- 1996a *Myoglis meini* (DE BRUIJN). – DAXNER-HÖCK: 3.
- 1996a *Myoglis meini* (DE BRUIJN). – DAXNER-HÖCK: 3.
- 1996b *Myoglis meini*. – DAXNER-HÖCK: 263, Tab. 21.1.
- 1997 *M. meini*. – AGUILAR et al.: 487.
- 1997 *Myoglis meini*. – BOLLIGER: 509, Fig. 4.
- 1997a *M. meini* (DE BRUIJN, 1965). – KOWALSKI: 182.
- 1997 *M. meini* (DE BRUIJN, 1966). – NESIN & KOWALSKI: 218.
- 1999 *Myoglis meini* (DE BRUIJN, 1966). – DAAMS: 316, Tab. 29.1., Taf. 29.2. Fig. 1.
- 1999 *Myoglis meini*. – DAAMS et al.: 137.
- 1999 *Myoglis meini* (DE BRUIJN, 1966). – MEIN: 157.
- 2000 *Myoglis meini* (DE BRUIJN 1966). – MÖRS et al.: 152, Abb. 6p–q.
- 2001 *Myoglis meini*. – HÍR: 110, Abb. 21–22.
- 2002 *Myoglis meini*. – MÖRS: 182, Tab. 2.

Anmerkung zur Nomenklatur von *M. meini* (DE BRUIJN, 1965 [1966]): Die Beschreibung von *M. meini* erfolgte von zwei Autoren nahezu gleichzeitig und unabhängig voneinander. BAUDELLOT (1966) [1965] und DE BRUIJN (1965) [1966]

ordneten ihre „nova species“ jedoch unterschiedlichen Gattungen zu: Während BAUDELLOT (1966) [1965] aufgrund ihres Fossilmaterials die neue Gliridengattung und -art *Myoglis larteti* n. gen. n. sp. aufstellte, beschrieb DE BRUIJN (1965) [1966] seine neue Art als *Pentaglis meini* n. sp. Bereits ENGESSER (1972) stellt klar, dass es sich bei *M. larteti* und *P. meini* um dieselbe Art handelt und korrigiert die Taxonomie, indem er die Zahnfunde von DE BRUIJN (1965) [1966] der Gattung *Myoglis* zuordnet. Nach Angabe von DAAMS & DE BRUIJN (1995: 46) erschien der Artikel von DE BRUIJN (1965) [1966] trotz des gedruckten Datums 1966 bereits 1965 und die Publikation von BAUDELLOT (1966) [1965] nicht 1965, sondern erst im darauf folgenden Jahr 1966. Daher ist bei beiden Autoren das gedruckte Erscheinungsjahr nicht gültig und wird im Zitat in eckige Klammern hinter die Jahreszahl der tatsächlichen Veröffentlichung gesetzt. Da nach der ICZN die zuerst veröffentlichte Arbeit für die Namensgebung der Art herangezogen wird, hat der von DE BRUIJN (1965) [1966] vergebene Artname *Myoglis meini* Priorität gegenüber *Myoglis larteti* von BAUDELLOT (1966) [1965]. Die Art wird somit als *Myoglis meini* (DE BRUIJN, 1965 [1966]) bezeichnet.

Bei der von KRETZOI (1943: 271, Abb. 1) anhand eines oberen Molaren aufgestellten Gattung *Pentaglis* handelt es sich um ein Synonym von *Muscardinus*, was bereits DAAMS & DE BRUIJN (1994) und DAAMS (1999) festgestellt haben. Jedoch handelt es sich nicht um einen M2 (DAAMS & DE BRUIJN 1994), sondern, wie schon von KRETZOI (1943) angegeben, um einen rechten M1 (fälschlicherweise in der Abbildungsunterschrift als unterer M1 gekennzeichnet). Der Molar ist deutlich kleiner als *Myoglis*-Molaren und stimmt in der Größe mit miozänen *Muscardinus*-Molaren überein. Der von KRETZOI (1943) als *Pentaglis földvárii* beschriebene M1 aus Budapest ist morphologisch fast identisch mit dem von ENGESSER (1972) abgebildeten M1 von *Eomuscardinus* aff. *sansaniensis* (= *Muscardinus sansaniensis* bei DAAMS 1999) aus Anwil. Der einzige Unterschied besteht darin, dass der Anteroloph beim M1 aus Budapest lingual mit dem Endoloph verbunden ist.

Allgemeine Zahnmerkmale

Charakteristisch für die Gattung *Myoglis* sind niedrig kronige Zähne mit einer flachen Kaufläche und schräg gestellten Lophen. Bei den oberen Zähnen ist der vordere Abhang der Hauptgrate flacher als der hintere und der Schmelz ist auf der Vorderseite der Schmelzleisten gefaltet. Bei der unteren Bezahnung ist der hintere Abhang flacher und der Zahnschmelz ist auf der Hinterseite der Hauptgrate deutlich gefaltet. Zusatzgrate befinden sich bei den oberen Molaren labial, bei den unteren lingual bis zentral. Der Protoconus ist bei allen oberen Prämolaren und oberen Molaren nach distal verschoben. Er tritt nicht als eigenständiger Zahnhöcker in Erscheinung, sondern ist in den kurzen Endoloph integriert.

Maxillar-Dentition (Abb. 2, Tab. 1–2)

P4

Material: HaH-5254: P4 dext. (1,70 × 1,72); HaH-5980: P4 dext. (1,44 × 1,42); HaH-6006: P4 dext. (1,54 × 1,54); HaH-6007: P4 dext. (1,60 × 1,58); HaH-5233: P4 sin. (1,60 × 1,72); HaH-5258: P4 sin. (1,44 × 1,48).

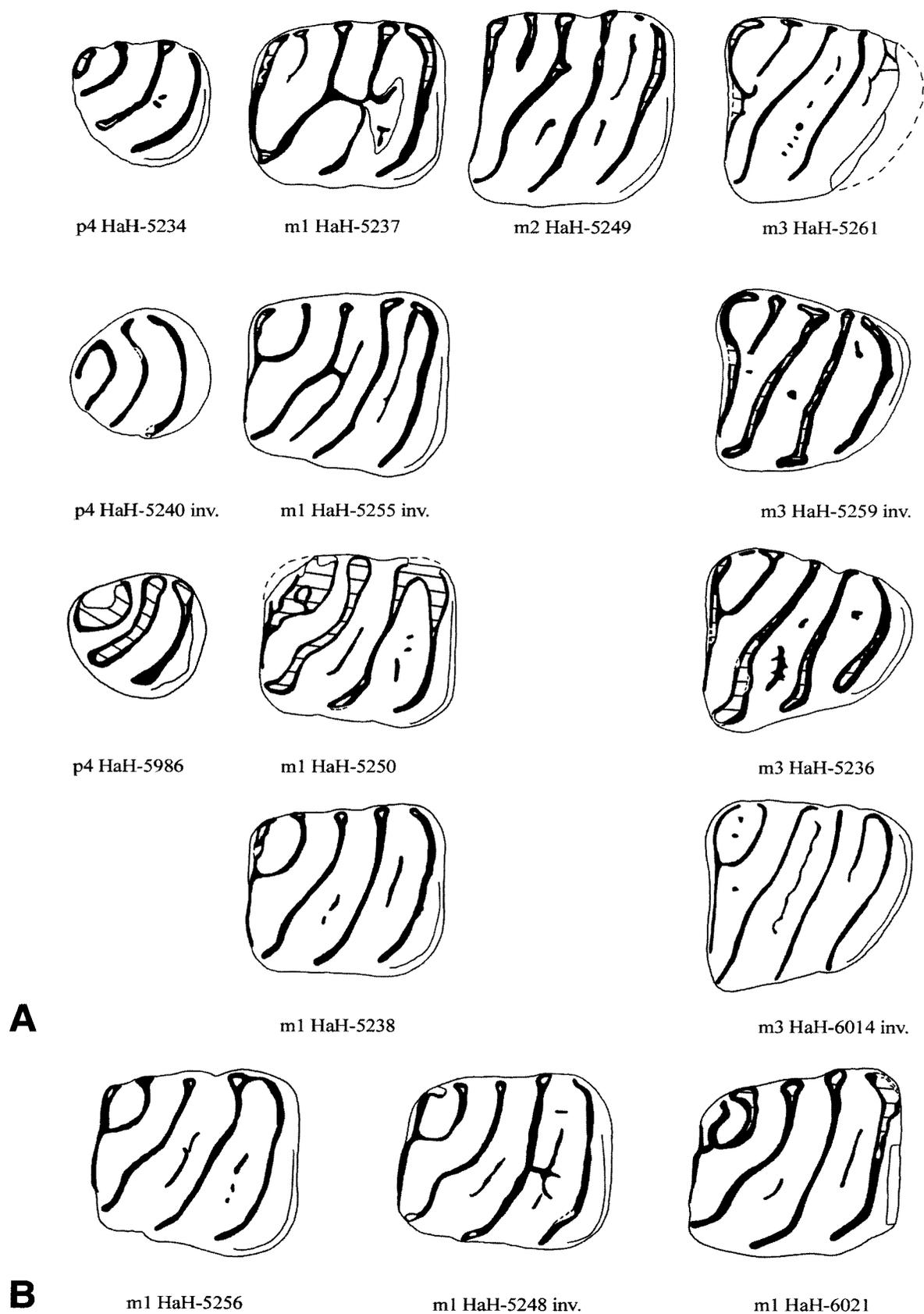


Abb. 3. *Myoglis meini* aus Hambach 6C (× 20). – A: Kompilierte Mandibularbeziehung (p4 – m3). – B: Untere Molaren (m1).
 Fig. 3. *Myoglis meini* from Hambach 6C (× 20). – A: Compiled mandibular dentition (p4 – m3). – B: Lower molars (m1).

Tab. 1. Zahndimensionen von *Myoglis meini* aus Hambach 6C.Tab. 1. Tooth dimensions of *Myoglis meini* from Hambach 6C.

	N	Länge (in mm)			Breite (in mm)		
		Min.	Mitt.	Max.	Min.	Mitt.	Max.
P4	6	1,44	1,56	1,70	1,42	1,58	1,72
M1	1	–	1,98	–	–	1,92	–
M2	6	1,60	1,70	1,78	1,70	1,86	2,02
M3	5	1,50	1,64	1,72	1,60	1,72	1,92
p4	3	1,22	1,28	1,32	1,18	1,20	1,26
m1	7	1,78	1,88	1,98	1,58	1,68	1,76
m2	1	–	1,88	–	–	1,88	–
m3	3	1,72	1,80	1,86	1,72	1,76	1,80

Beschreibung: Es liegen sechs sehr gut erhaltene P4 vor, die in unterschiedlichem Ausmaß abgekaut sind. Während HaH-5233 und 6007 die geringste Abkautung zeigen, ist bei HaH-5258, 5980 und 6006 eine besonders starke Kontaktur vorhanden. HaH-5258 und 6006 sind so weit abgekaut, dass auch an der Occlusalfläche das Dentin freiliegt.

Der Zahnumriss der Prämolaren ist hinten verbreitert und an allen Ecken stark abgerundet. Die labiale Zahnseite ist bei vier Zähnen in der Mitte eingeschnürt (HaH-5233, 5254, 6006, 6007). Die Kontaktfläche zum nachfolgenden M1 ist gerade. Die vorliegenden Prämolaren sind alle dreiwurzlig.

Die ersten drei Hauptgrate verlaufen leicht diagonal von antero-labial nach postero-lingual. Während die ersten beiden Grate auf der lingualen Seite leicht retrovers umgebogen sind, verläuft der III. Hauptgrat gestreckt. Der letzte Hauptgrat verläuft über zwei Drittel der Zahnbreite transversal und knickt im labialen Bereich provers um. Der Anteroloph ist beidseitig isoliert. Protoloph, Metaloph und Posteroloph sind durch einen kurzen Endoloph miteinander verbunden, der leicht vom Zahnaußenrand nach labial versetzt ist. Der Anteroloph von HaH-5254 zeigt eine mediane Einschnürung, die ansatzweise auch bei HaH-5980 zu beobachten ist.

Bei fünf Prämolaren (HaH-5233, 5254, 5258, 5980, 6007) ist ein schwacher vorderer Centroloph zwischen dem II. und III. Hauptgrat vorhanden, der bei HaH-5980 nur durch zwei kleine Pusteln angedeutet ist. Der vordere Centroloph von HaH-5258 und 6007 sitzt auf dem flachen Vorderhang des Metalophs. Teils liegt der vordere Centroloph zentral (HaH-5254, 5258, 5980), teils auf der labialen Seite (HaH-5233, 6007).

M1 (Abb. 4)

Material: HaH-5251: M1 sin. (1,98 × 1,92).

Beschreibung: Der einzig vorhandene M1 ist länger als breit. An der antero-lingualen Zahnecke ist er stark ab-

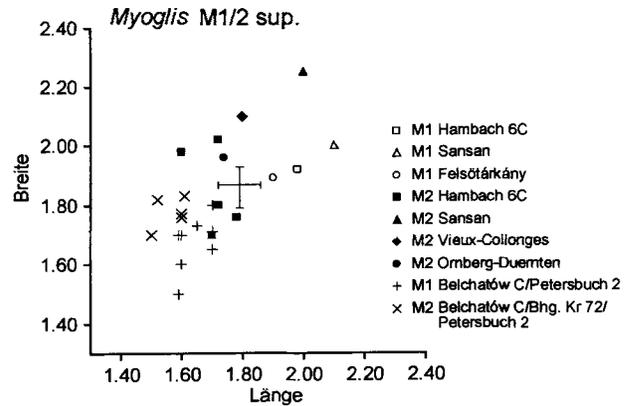


Abb. 4. Dimensionen der M1 und M2 von *Myoglis meini* aus Hambach 6C im Vergleich mit *M. meini* aus Felsötárkány, Manchones (nur durch einen Wertebereich wiedergegeben), Ornberg-Duernten, Sansan und Vieux-Collonges sowie mit *M. antecessens* aus Bełchatów C, Bohrung Kr 72 und Petersbuch 2 (Maße aus den in Tab. 3 zitierten Arbeiten).

Fig. 4. Dimensions of M1 and M2 of *Myoglis meini* from Hambach 6C in comparison with *M. meini* from Felsötárkány, Manchones (only range of values), Ornberg-Duernten, Sansan, and Vieux-Collonges as well as with *M. antecessens* from Bełchatów C, Bohrung Kr 72, and Petersbuch 2 (measurements from publications cited in Tab. 3).

gerundet. An der Mesialseite des Zahns ist eine schwache, an der Distalseite eine stärkere Kontaktur erkennbar.

Anteroloph und Protoloph verlaufen beide parallel mit nahezu der gleichen leichten Krümmung. Der Metaloph ist nur schwach gebeugt und verläuft etwa transversal. Der Posteroloph zeigt eine transversale Orientierung und ist durch die Kontaktur leicht verschmälert. Protoloph, Metaloph und Posteroloph sind lingual durch einen sehr kurzen Endoloph verbunden und enden labial frei. Durch den nach distal verschobenen Protoconus, an dem sich Protoloph und Metaloph treffen, entsteht die für die oberen M1 charakteristische, verzerrte V-Form des Trignons, die auch bei den M2 das Schmelzleistenmuster prägt. Der Anteroloph und die drei Grate innerhalb des v-förmigen Trignons sind beidseitig isoliert.

Der vordere Centroloph ist am kräftigsten ausgebildet. Er erstreckt sich vom Lingualrand über $\frac{3}{4}$ der Zahnbreite. Der hintere Centroloph beginnt lingual kräftig und verläuft über $\frac{1}{3}$ der Zahnbreite. Im Gegensatz zum schwach entwickelten vorderen Zwischengrat erreichen sowohl der vordere als auch der hintere Centroloph die labiale Außenseite, wobei der hintere Centroloph labial retrovers gebogen und verdickt ist. Der Metaloph zeigt eine gleich starke, labiale Verdickung und deutet damit einen ehemals vorhandenen Metaconus an. Schwächer verdickt sind am labialen Außenrand der vordere Centroloph und Protoloph. Zentral zwischen Anteroloph und Protoloph deuten kleine Schmelzwülste einen Grat an. Antero-lingual existiert ein Cingulum.

Tab. 2. Verteilung der Nebenelemente in den ersten beiden Molaren der verschiedenen *Myoglis*-Arten. Abkürzungen: v ZG = vorderer Zwischengrat; h ZG = hinterer Zwischengrat; v C = vorderer Centroloph; h C = hinterer Centroloph; C = Centrolophid; A. = Anterosynklinale; h. P. = hinter dem Posterolophid; * = auch als longitudinale Schmelzleiste.

Anmerkungen: Bei den oberen Molaren aus Cetina de Aragón und Manchones handelt es sich um jeweils einen einzigen M1/2; der untere Molar aus Ornberg-Duernten wird von Bolliger (1992a) einmal als m1 und einmal als m2 angesprochen. Es handelt sich eindeutig um einen m2.

Tab. 2. Distribution of accessory elements in the first two molars in various *Myoglis* species. Abbreviations: v ZG = anterior accessory ridge; h ZG = posterior accessory ridge; v C = anterior centroloph; h C = posterior centroloph; C = centrolophid; A. = anterosyncline; h. P. = caudal of posterolophid; * = also as longitudinal ridge.

Remarks: The upper molars from Cetina de Aragón and Manchones are only represented by a single M1/2; the lower molar from Ornberg-Duernten is indicated by Bolliger (1992a) as m1 or m2 respectively. It represents unequivocal a m2.

Species und Fundorte	M1					M2					m1				m2				
	v ZG	v C	h C	h ZG	extra	v ZG	v C	h C	h ZG	extra	v ZG	C	h ZG	extra	v ZG	C	h ZG	extra	
<i>M. truyolsi</i>																			
Caunelles (F)	0	1	0	0	in A.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cetina (E)	0	1	0	1	in A.	0	1	0	1	in A.	1	1	1	-	-	-	-	-	-
Jungingen (D)	0	1	0	1		?	?	1	1		-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lespignan (F)	-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ulm-Unierw. (D)	-	-	-	-		-	-	-	-		1	1*	1	-	-	-	-	-	-
Ulm-Westt. (D)	0	1	1	-		0	1	1	1		-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. houlezi</i>																			
Bouzigues (F)	1-2	1	1	0	vor A.	2	1	1-2	0	vor A.	2	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>M. antecedens</i>																			
Bhg. Kr. 72 (CZ)	-	-	-	-		0	1	0	0		-	-	-	-	-	-	-	-	-
Erkertshofen 1 (D)	1	1	1	0		1	1	1	0		1	1	1	-	-	-	-	-	-
Belchatów (PL)	0	1	0	0		1	1	1	0		1	0	1	-	-	-	-	-	-
Petersbuch 2 (D)	0-1	1	0-1	0-1		0-1	1	1	0-1		1	0-1	0-1	-	-	-	-	-	-
Dolnice 1-2 (CZ)																			
<i>M. meini</i>																			
Vieux-Coll. (F)	-	-	-	-		1	1	1	0		-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hambach 6C (D)	1	1	1	-	in A.	0-1	1	0-1	-	in A.	1*	1	1	-	-	-	-	-	-
Manchones (E)	1	1	1	1	in A.	1	1	1	1	in A.	1	1	1	-	-	-	-	-	-
Ornberg (CH)	-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sansan (F)	-	1	1	-		1	1	1	-		1	1	-	-	-	-	-	-	-
Anwil (CH)	1	1	1	1		1	1	1	1		2	1	1	h. P.	3	1	1	1	h. P.
Felsőtárkány (H)	1	1	1	0		-	-	-	-		1	1	1	-	-	-	-	-	-
Kleineisenbach (D)	1	1	1	1		1	1	1	1		2	1	1	h. P.	3	1	1	1	h. P.
Le Locle (CH)	-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-
Solera (E)	-	-	-	-		-	-	-	-		3	1	1	-	-	-	-	-	-
Toril (E)	1	1	1	1		-	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ottenberg 3	1	1	1	0		-	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-
Can Llobateres (E)	-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-
Suchomasty (CZ)	1	1	1	-		-	-	-	-		1	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>M. ucrainicus</i>																			
Grytsiv (UA)	0-1	1	1	0-1*		1	1	1	0-1		1-2	1	0-1	-	-	-	-	-	-

M2 (Abb. 4)

Material: HaH-5029: M2 dext. (1,70 × 1,70); HaH-5252: M2 dext. (1,60 × 1,98); HaH-5257: M2 dext. (1,72 × 2,02); HaH-5979: M2 dext. Fragm.; HaH-5987: M2 sin. (1,78 × 1,76); HaH-5988: M2 dext. (1,72 × 1,80).

Beschreibung: Unter den sechs vorliegenden M2 sind vier sehr gut erhalten. HaH-5979 ist ein Zahnfragment, das transversal vor dem Protoloph abgebrochen, stark abgerollt und wie HaH-5988 extrem abgekaut ist. Leichte Beschädigungen finden sich auch bei HaH-5987 (Beschädigung an den labialen Außenecken von Anteroloph und Posteroloph) und bei HaH-5988 (abgebro-

chener Schmelz an der hinteren lingualen Zahnecke). Bei allen Exemplaren ist eine Kontaktur zum M3 zu erkennen. HaH-5252, 5257 und 5988 zeigen auch eine vordere Kontaktur. Zwei der Molaren sind deutlich breiter als lang und haben die Form eines Rechtecks (HaH-5252, 5257). Die übrigen haben annähernd quadratische Dimensionen, sind aber antero-lingual abgerundet mit einem Cingulum (HaH-5252, 5257, 5987). Fünf Zähne sind dreiwurzellig (HaH-5029, 5252, 5257, 5988, 5987).

Die Orientierung der Schmelzleisten entspricht derjenigen beim oberen M1. Der vordere Centroloph ist bei allen Exemplaren kräftig ausgebildet und beidseitig isoliert. Stets verläuft er über die Hälfte oder bis 2/3 der

Zahnbreite zum labialen Außenrand. Der vordere Centroloph von HaH-5257 ist am Labialrand provers geknickt. Der labial gelegene hintere Centroloph ist bei fünf von sechs M2 vorhanden und nur bei HaH-5257 lang und kräftig entwickelt. Er erreicht bei diesem Exemplar $\frac{2}{3}$ der Länge des vorderen Centrolophs. Bei HaH-5987 verbindet er sich mit dem Metaloph. HaH-5979 lässt keinen hinteren Centroloph erkennen. Alle hinteren Centrolophe enden lingual eindeutig frei. Der sehr schwach ausgebildete vordere Zwischengrat existiert bei vier Zähnen und ist beidseitig isoliert (HaH-5252, 5257, 5987, 5988). Als einzige Molaren haben HaH-5252 und 5257 ansatzweise einen zusätzlichen Grat zwischen Anteroloph und Protoloph ausgebildet, der bei HaH-5257 nur punktförmig ist.

M3

Material: HaH-5267: M3 dext. (1,70 × 1,72); HaH-6013: M3 dext. (1,50 × 1,60); HaH-5260: M3 sin. (1,70 × 1,92); HaH-5993: M3 sin. (1,72 × 1,72); HaH-6012: M3 sin. (1,60 × 1,68).

Beschreibung: Von den fünf M3 sind drei in sehr gutem Zustand. Zwei Molaren zeigen einen so fortgeschrittenen Abkautungsgrad, dass nur schwer das Schmelzleistenmuster zu erkennen ist (HaH-6012, 6013). Bei HaH-6012 und 6013 ist der Schmelz der Zahnkrone am Lingualrand teilweise abgebrochen und abgerollt. Eine Kontaktusur an der Zahnvorderseite tritt bei allen Molaren auf. Die fünf oberen Backenzähne sind von dreieckig-rundlichem Umriss. Zwei M3 haben vier Wurzeln (HaH-5267, 6012), HaH-5260 ist dreiwurzig und HaH-5993 ist wahrscheinlich ebenfalls dreiwurzig gewesen.

Die ersten beiden Hauptgrate verlaufen transversal, biegen lingual nach distal um und verbinden sich mit dem jeweils folgenden Hauptgrat. Bei vier eindeutig beurteilbaren Zähnen ist der Metaloph stark nach mesial durchgebogen. Bei drei M3 endet er mit einem lingual gekrümmten Fortsatz kurz vor dem Posteroloph (HaH-5260, 5267, 6012), nur bei HaH-5993 ist er lingual mit dem Posteroloph verbunden. Der Verlauf des Posterolophs ist nur bei drei Zähnen klar ersichtlich (HaH-5267, 5260, 5993). Bei diesen bildet er mit einem Zusatzgrat eine ovale Form. Bei HaH-5993 schließt der Posteroloph durch eine Verlängerung labial die Posterosynklinale.

Das Zahnmuster der Nebenelemente ist im hinteren Bereich der Molaren ausgesprochen komplex gestaltet. Eine Ausnahme bildet HaH-5267, der im Schmelzleistenmuster den Exemplaren anderer Fundstellen ähnelt: Der vordere Zwischengrat, der vordere und der hintere Centroloph dieses Molaren sind kräftig ausgebildet und haben dieselbe Krümmungsrichtung. Der vordere Zwischengrat ist labial isoliert, verläuft aber nicht ganz bis zum Labialrand. An seinem lingualen Ende berührt er fast den Metaloph. Der vordere Centroloph bildet am labialen Rand sowohl nach mesial als auch

nach distal einen schwachen Außengrat. Am anderen Ende tangiert er in der Zahnmitte den Metaloph. Der hintere Centroloph ist kräftig ausgebildet und mit dem Metaloph deutlich am labialen Rand verbunden. Bei den übrigen Molaren ist das klare Muster aufgelöst und durch eine Reihe von Zusatzgraten zwischen Protoloph und Metaloph verkompliziert. Auffällig ist eine durch Kombination von Graten und Longitudinalverbindungen entstandene ringähnliche Figur, die mehr oder weniger geschlossen ist (HaH-5260, 5993, 6013).

Mandibular-Dentition (Abb. 3, Tab. 1–2)

p4

Material: HaH-5240: p4 dext. (1,30 × 1,26); HaH-5234: p4 sin. (1,32 × 1,18); HaH-5986: p4 sin. (1,22 × 1,18).

Beschreibung: Es liegen drei gut erhaltene untere Prämolaren vor. HaH-5986 lässt einen fortgeschrittenen Abkautungsgrad sowie die stärkste Kontaktusur erkennen. Der Hinterrand der dreieckig-rundlichen Prämolaren ist konvex geformt. Ein Cingulum ist bei HaH-5234 und 5986 ausgebildet. HaH-5986 ist einwurzig.

Die Hauptgrate mit Ausnahme des Anterolophs sind gebogen und verlaufen von lingual nach anterolabial. Die Hauptgrate nehmen vom äußerst kurzen Anterolophid zum Posterolophid an Länge zu. Sie sind am Lingualrand knöpfchenartig verdickt. Während die linguale Verdickung des Metalophs bei HaH-5240 mit dem Anterolophid verwachsen ist, steht bei HaH-5234 die Synklinale zwischen Anterolophid und Metalophid an beiden Seiten weit offen. Bei allen drei Zähnen besteht die Tendenz des Mesolophs, sich an der lingualen Seite mit dem Posterolophid zu verbinden. Bei HaH-5234 kann man auf dem hinteren Abhang des Mesolophs ansatzweise einen hinteren Zwischengrat erkennen.

m1

Material: HaH-5248: m1 dext. (1,98 × 1,68); HaH-5255: m1 dext. (1,88 × 1,76); HaH-5237: m1 sin. (1,82 × 1,58); HaH-5238: m1 sin. (1,78 × 1,62); HaH-5250: m1 sin. (1,78 × 1,62); HaH-5256: m1 sin. (1,92 × 1,72); HaH-6021: m1 sin. (1,96 × 1,76).

Beschreibung: Sechs der sieben m1 sind sehr gut erhalten. Nur ein Zahn (HaH-5250) zeigt einen deutlich stärkeren Abkautungsgrad und ist lingual zusätzlich durch Abrollung beschädigt. Alle Molaren sind an der Vorder- und Hinterseite von einer Kontaktusur geprägt. Die Zähne divergieren distal auseinander und sind länger als breit. Alle Exemplare haben hinter dem Posterolophid ein Cingulum. Vier Zähne sind zweiwurzig (HaH-5237, 5248, 5256, 6021), HaH-5250 ist dagegen dreiwurzig und HaH-5238 ist möglicherweise dreiwurzig.

Das transversal orientierte Anterolophid bildet die Begrenzung des vorderen Kronenrandes. Es endet noch vor dem labialen Außenrand (Ausnahme: HaH-5237) und wird als einziger Hauptgrat labial sehr dünn. Metallophid, Mesolophid und Posterolophid verlaufen diagonal von labial vorn nach lingual hinten. Sie sind am labialen Außenrand provers umgebogen. Das Metallophid ist bei allen m1 auf der labialen Zahnhälfte s-förmig gekrümmt. Die Lophen sind bis auf drei Zähne beidseitig isoliert; bei HaH-5237 berührt das Anterolophid labial das Metallophid, und bei HaH-5250 und 5256 sind Mesolophid und Posterolophid lingual durch eine Schmelzbrücke miteinander verbunden. Bei den anderen m1 zeigen Mesolophid und Posterolophid wie bei den Prämolaren die Tendenz, die zwischen ihnen liegende Synklinale am Lingualrand zu schließen. Alle Hauptgrate und der vordere Zwischengrat sind am Lingualrand verdickt, nur das Posterolophid von HaH-5238, 5248 und 5256 bleibt in seiner Stärke unverändert. Das Mesolophid von HaH-5237 weist in der Lophenmitte eine starke Depression auf.

Der kräftige vordere Zwischengrat ist stark gebogen. Er verläuft vom lingualen Außenrand nach mesial und verbindet sich mit dem Anterolophid (HaH-5237, 5238, 5248, 5256, 6021). Bei HaH-5255 bleibt die vordere Synklinale dagegen weit offen. Im Gegensatz zum vorderen Zwischengrat ist das Centrolophid bei allen Zähnen sehr schwach ausgebildet und beidseitig isoliert. Die Länge und die Position des Centrolophids variieren. Mit 2/3 der Zahnbreite ist es bei HaH-5255 am längsten. Fast die Hälfte der Zahnbreite erreicht das Centrolophid bei HaH-5248, 5250 und 5256. Bei HaH-6021 ist es noch kürzer und bei 5238 zudem durchbrochen. Ein Zahn (HaH-5237) hat in dieser Position zusätzlich einen kräftigen longitudinalen Schmelzgrat ausgebildet, der Meta- und Mesolophid miteinander verbindet. Einen etwas schwächeren Longitudinalgrat findet man ebenfalls bei HaH-5248 und 5255. Allerdings verbindet er bei HaH-5248 das Mesolophid mit dem hinteren Zwischengrat und bei HaH-5255 das Metallophid mit dem Centrolophid. Ebenso wie das Centrolophid ist der hintere Zwischengrat bei den meisten Molaren (Ausnahme: HaH-5256) schwach ausgebildet und von unterschiedlicher Länge. Bei HaH-5255 ist er mit 2/3 der Zahnbreite am längsten und lingual mit dem Posterolophid verbunden. Bei allen anderen Exemplaren ist der hintere Zwischengrat beidseitig isoliert und erreicht bei HaH-5237 und 5248 etwa die Hälfte der Zahnbreite, während er bei den übrigen noch kürzer ist. Bei HaH-5237 bildet er eine flache, breite und nach hinten gekippte Erhebung, die in die Depression des Mesolophids mündet.

m2

Material: HaH-5249: m2 sin. (1,88 × 1,88).

Beschreibung: Der einzig in dieser Zahnposition vorhandene m2 ist sehr gut erhalten. Er ist durch einen quadratischen Umriss gekennzeichnet. Die Zahnvorderseite zeigt eine deutliche Kontaktusur, die Hinterseite ist weniger stark abgeschliffen. Der Molar ist dreiwurzelig.

Die Orientierung der Hauptgrate entspricht derjenigen der m1. Ebenso wird das Anterolophid labial dünner und erreicht nicht ganz den Labialrand. Der kräftig ausgebildete vordere Zwischengrat ist nicht mit dem Anterolophid verbunden und endet daher beidseitig frei. Das beidseitig isolierte Metallophid ist wie bei den m1 auf der labialen Zahnhälfte stark s-förmig gekrümmt und zeigt auf lingualer Seite ansatzweise einen longitudinalen Schmelzgrat in Richtung Mesolophid. Auch das Mesolophid endet an beiden Zahnrändern frei, ist aber schwächer s-förmig gekrümmt.

Im Vergleich zum kräftigen vorderen Zwischengrat ist das beidseitig isolierte Centrolophid sehr kurz und relativ schwach ausgebildet. Der hintere Zwischengrat ist an der Lingualseite kräftig, dünnt aber in labialer Richtung aus. Er ist mehrmals unterbrochen, über die Hälfte der Zahnbreite lang und wie das Posterolophid beidseitig isoliert.

m3

Material: HaH-5259: m3 dext. (1,72 × 1,72); HaH-6014: m3 dext. (1,86 × 1,78); HaH-5236: m3 sin. (1,82 × 1,72); HaH-5261: m3 sin. (? × 1,80) Fragm.

Beschreibung: Von den vier m3 sind drei sehr gut erhalten. HaH-5261 ist ein Zahnfragment, das nach dem hinteren Zwischengrat abgebrochen ist. Alle Molaren zeigen eine starke Kontaktusur. Ausgehend von einer relativ geraden vorderen Kontaktfläche werden die Molaren distal schmaler. Die labiale Zahnaußenwand geht dabei schneller in die gerundete Zahnrückseite über als die linguale. Leicht abweichend ist die Form von HaH-5236, welcher rückwärtig stärker verschmälert ist und einen dreieckig-rundlichen Umriss zeigt. Alle Molaren weisen hinter dem Posterolophid mit seiner rückseitigen, auffälligen Schmelzfältelung ein Cingulum auf. Alle m3 sind dreiwurzelig.

Die Orientierung der Schmelzleisten entspricht derjenigen der m1 und des m2. Das Anterolophid endet ebenfalls kurz vor dem Labialrand frei, ist lingual jedoch hakenförmig gebogen und bildet mit einem kräftig ausgebildeten Zusatzgrat eine fast geschlossene Struktur. Bei HaH-6014 befindet sich darin ein weiterer Gratansatz. Metallophid und Mesolophid enden bei allen Molaren labial eindeutig frei. Beide Lophen zeigen bei HaH-5236 und 5261 wie bei den m1 und dem m2 eine starke labiale S-Krümmung. Bei den anderen zwei Molaren ist sie schwächer ausgeprägt. Das Metallophid von HaH-5259 ist am lingualen Außenrand fast mit dem vorderen Zwischengrat verbunden, während das Metallophid von HaH-6014 in Richtung Centrolophid gebogen ist. Das Posterolophid verläuft auf labialer Seite

zunächst diagonal und biegt dann stark provers um. Bei HaH-5236 und 5259 ist es lingual fast mit dem Mesolophid verbunden. Bei HaH-6014 ist das Posterolophid lingual mit dem relativ kräftigen hinteren Zwischengrat verbunden.

Das Centrolophid ist äußerst schwach ausgebildet. Es nimmt bei HaH-5261 und 6014 fast $\frac{2}{3}$ der Zahnbreite ein. Bei HaH-5236 ist das Centrolophid maximal die Hälfte der Zahnbreite lang und bei HaH-5259 ist es so rudimentär, dass es sich kaum von der Schmelzfältelung des Metalophids abhebt. Abgesehen von HaH-6014, bei dem der hintere Zwischengrat deutlich entwickelt ist, sind bei den anderen drei Molaren auf lingualer Seite nur kleine Pusteln als Grat zu deuten.

Diskussion

Zuordnung zur Gattung *Myoglis*

Der hier beschriebene Zahntyp aus Hambach 6C zeigt die morphologischen und morphometrischen Merkmale der Gattung *Myoglis*. Dazu zählen neben der flachen Kaufläche die Zahnkonturen, die transversale Orientierung und die charakteristische Schrägstellung der Lophen, die spezifische Schmelzfältelung und vor allem die großen Zahndimensionen: Die *Myoglis*-Arten gehören während des Miozäns zu den größten Gliriden.

Zuordnung zur Art *Myoglis meini*

Funde von *Myoglis* beschränken sich geographisch auf Europa und sind aus dem Zeitraum MN 2 bis MN 10 bekannt (Abb. 5, Tab. 3). Insgesamt sind bisher fünf Arten unterschieden worden. Darunter fallen *M. houlezi*

AGUILAR et al., 1997, *M. antecedens* MAYR, 1979, *M. meini* (DE BRUIJN, 1965 [1966]) und *M. ucrainicus* NESIN & KOWALSKI, 1997. Als fünfte Art rechnen WERNER (1994), AGUILAR et al. (1997) und DE BRUIJN (1998) *M. truyolsi* dazu, die erstmals von DAAMS (1976) aus Cetina de Aragón unter dem Genus *Glis* beschrieben wurde. WERNER (1994) hat mit zusätzlichem Material aus der Ulmer Gegend eine neue Artdiagnose erstellt, weil er übereinstimmende Merkmale mit *Myoglis* feststellt, und begründet existierende morphologische Differenzen mit einer älteren Entwicklungsstufe von *Myoglis*. Auch die von AGUILAR (1974) als *Myoglis* sp. beschriebenen Molaren stellt WERNER (1994) zu *M. truyolsi*.

Die Hambacher Zähne unterscheiden sich von *M. truyolsi* (Cetina, Südfrankreich, Ulmer Region; MN 2) in allen Zahnpositionen auffällig durch die viel größeren Zahnmaße. Auch in der Molarenmorphologie zeigen sich deutliche Unterschiede. So fehlen bei den oberen Hambacher Molaren die Schmelzverbindungen am Labialrand und bei den unteren am Lingualrand. Der Posteroloph der Hambacher M1/2 ist lingual nicht vom Endoloph isoliert. Die Hambacher M1/2 haben keinen Grat in der Posteroloph ausgebildet (Tab. 2). Damit kann das Material aus Hambach nicht *M. truyolsi* zugeschrieben werden.

Die zweitälteste Art der Gattung, *M. houlezi*, erscheint erstmals in der frühorleanischen Fauna (MN 3) und ist aus Bouzigues 1A und 2 (Südfrankreich) bekannt (AGUILAR et al. 1997). Beim Vergleich der Schmelzleistenmuster fällt auf, dass das Centrolophid der Hambacher m1/2 nicht bis zum Labialrand reicht und damit ein entscheidendes Artmerkmal von *M. houlezi* fehlt. Zudem sind die Hambacher Zähne viel größer. Hinsichtlich der Gratanzahl kann bei den Hambacher Molaren eine Gratverminderung festgestellt werden, und zwar um höchstens einen Grat bei den M1/2 (kein Zusatzgrat vor dem Anteroloph) und bei den m1/2 (i.d.R. fehlt ein zweiter Zusatzgrat in der Anterosynklinale) sowie bis zu zwei Grate weniger innerhalb des Trignons der M2 (Tab. 2). Schmelzschlaufen an der lingualen Außenseite sind bei den ersten beiden Molaren von Ober- und Unterkiefer bei *M. houlezi* typisch, bei den Hambacher Zähnen die Ausnahme. Aus den morphologischen Unterschieden ergibt sich, dass es sich bei den Zähnen aus Hambach nicht um *M. houlezi* handeln kann.

M. antecedens aus der Braunkohle-Mine Bełchatów in Polen (KOWALSKI 1997a, b) und aus Spaltenfüllungen der Fränkischen Alb (Erkertshofen 1: MAYR 1979; Petersbuch 2: WU 1993) kommt als ein orleanisches Faunenelement (MN 4) für das Hambacher *Myoglis*-Material in Betracht. Allerdings sind die Hambacher Exemplare bei allen Zahnpositionen in der Regel größer als *M. antecedens* (Abb. 4). In Bezug auf die Anzahl von Zusatzgraten bestehen Differenzen. Sie kann gegenüber *M. antecedens* vermindert sein (M2 aus Bełchatów C, M1/2 aus Petersbuch 2), übereinstimmen oder auch übertreffen. Meist haben die Hambacher Molaren allerdings mehr Zusatzgrate (Tab. 2). *M. ante-*

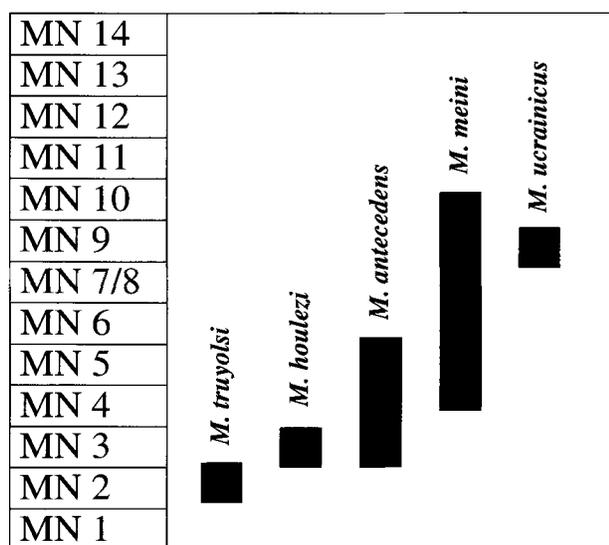


Abb. 5. Biostratigraphische Reichweiten der *Myoglis*-Arten im Neogen.

Fig. 5. Biostratigraphical ranges of the *Myoglis* species in the Neogene.

Tab. 3. Fundstellen der fünf *Myoglis*-Arten. Typuslokalitäten in fett.
Tab. 3. Localities of the five *Myoglis* species. Type localities bold.

Myoglis-Art	Fundort	MN	Autor	Material
<i>M. truyolsi</i>	Cetina de Aragón (E)	2a	DAAMS (1976) WERNER (1994)	1 M2, 1 m1 1 M2, 1 m1
<i>M. truyolsi</i>	Cocumont (F)	2a	HUGUENEY & RINGEADE (1990)	k. A.
<i>M. truyolsi</i>	Caunelles (F)	2	AGUILAR (1974)	1 M1
<i>M. truyolsi</i>	Jungingen (D)	2	WERNER (1994)	1 M1, 1 M2-Fragm., 1 M3
<i>M. truyolsi</i>	Lespignan (F)	2	AGUILAR (1974)	1 M3, 1 m2
<i>M. truyolsi</i>	Ulm-Unierweiterung (D)	2	WERNER (1994)	1 m1, 2 m2
<i>M. truyolsi</i>	Ulm-Westtangente (D)	2	WERNER (1994)	2 P4, 2 M1, 2 M2, 2 M3, 3 m2
<i>M. houlezi</i>	Bouzigues 1A (F) Bouzigues 2 (F)	3 3	AUGUILAR et al. (1997)	1 M3, 1 m1 4 M1, 4 M2, 1 M3, 2 m1, 2 m2
<i>M. antecessens</i>	Merkur-Nord (CZ)	3a	FEJFAR & KVAČEK (1993)	k. A.
<i>M. antecessens</i>	Tuchořice (CZ)	3b	FEJFAR & KVAČEK (1993)	k. A.
<i>M. antecessens</i>	Bohrung Kr 72 (CZ)	3	ČTYROKÝ et al. (1964) MAYR (1979)	1 M1/2 1 M2
<i>M. antecessens</i>	Erkertshofen 1 (D)	4	MAYR (1979)	1 P4, 1 M1, 1 M2, 1 M3, 1 m1, 1 m2, 1 m3
<i>M. antecessens</i>	Bełchatów C (PL)	4	KOWALSKI (1997a) KOWALSKI (1997b)	1 P4, 1 M1, 1 M2, 1 p4, 3 m1, 1 m2, 1 m3 k. A.
<i>M. antecessens</i>	Petersbuch 2 (D)	4	WU (1993)	6 M1, 2 M2, 1 M3, re. OK m. P4-5 m1, 4 m2, re. UK m. p4-m2
<i>M. antecessens</i>	Dolnice 1-3 (CZ)	4	FEJFAR & ROČEK (1986) FEJFAR & KVAČEK (1993)	k. A. 1 M1-M2
<i>M. antecessens</i>	Rubielos de Mora (E)	4	DE BRUIJN & MOLTZER (1974) MAYR (1979)	1 p4 1 p4
<i>M. antecessens</i>	Franzensbad (CZ)	5	FEJFAR & KVAČEK (1993)	k. A.
<i>M. meini</i>	Vieux-Collonges (F)	4/5	MEIN (1958)	1 M2
<i>M. meini</i>	Hambach 6C (D)	5	MÖRS et al. (2000) diese Arbeit	33 Zähne 6 P4, 1 M1, 6 M2, 5 M3, 3 p4, 7 m1, 1 m2, 4 m3
<i>M. meini</i>	Manchones (E)	6	DE BRUIJN (1965 [1966])	3 P4, 3 M1/2, 1 M3, 5 m1, 3 m2, 1 m3
<i>M. meini</i>	Neudorf a.d. March (SR)	6	ENGESSER (1972) FEJFAR (1990)	k. A. k. A.
<i>M. meini</i>	Ornberg-Duernten ZH (CH)	6	BOLLIGER (1992A)	1 m2, 1 m3, 1 m3-Fragm.
<i>M. meini</i>	Sansan (F)	6	BAUDELLOT (1966 [1965])	P4, M1, M2, M3, m1, m2, m3
<i>M. meini</i>	Anwil (CH)	7/8	ENGESSER (1972)	100 Einzelzähne, li. UK m. m1-m3
<i>M. meini</i>	Borjas (E)	7/8	DAAMS (1985)	1 P4
<i>M. meini</i>	Comănești 1 (RUM)	7/8	FERU et al. 1980	k. A.
<i>M. meini</i>	Eberstetten (D)	7/8	JUNG & MAYR (1980)	k. A.
<i>M. meini</i>	Felsőtárkány (H)	7/8	HÍR (2001)	1 M1, 1 m1
<i>M. meini</i>	Kleineisenbach (D)	7/8	MAYR (1979)	1 P4, 1 M1, 1 M2, 3 m1, 1 m2, 2 m3
<i>M. meini</i>	Le Locle Sous le Stand (CH)	7/8	KÄLIN (1993)	1 m2
<i>M. meini</i>	Solera (E)	7/8	DAAMS (1985)	1 P4, 2 m1
<i>M. meini</i>	Steinheim a.A. (D)	7/8	HEIZMANN & HESSE (1995)	k. A.
<i>M. meini</i>	Toril (E)	7/8	DAAMS (1985)	1 M1
<i>M. meini</i>	Villafeliche 9 (E)	7/8	DAAMS (1985)	1 p4
<i>M. meini</i>	Ottenberg 3 (CH)	8	BOLLIGER (1996)	1 M1
<i>M. meini</i>	Petersbuch 6 (D)	8-9	BOLLIGER & RUMMEL (1994)	k. A.
<i>M. meini</i>	Petersbuch 18 (D)	8-9	BOLLIGER & RUMMEL (1994)	k. A.
<i>M. meini</i>	Petersbuch 14 (D)	9	BOLLIGER & RUMMEL (1994)	k. A.
<i>M. meini</i>	Hammerschmiede (D)	9	MAYR (1979)	1 m3
<i>M. meini</i>	Götzendorf (A)	9	DAXNER-HÖCK (1996A,B)	k. A.
<i>M. meini</i>	Rudabanya (H)	9	DAXNER-HÖCK (1996A,B)	k. A.
<i>M. meini</i>	Can Llobateres (E)	9	HARTENBERGER (1966)	2 p4, 1 m2
<i>M. meini</i>	Suchomasty (CZ)	9-10	FEJFAR (1990)	1 M1, 1 m1
<i>M. meini</i>	Douvre (F)	10	MEIN (1999)	k. A.
<i>M. meini</i>	Richardhof (A)	10	DAXNER-HÖCK (1996A)	k. A.
<i>M. meini</i>	Soblay (F)	10	DAXNER-HÖCK (1996B)	k. A.
<i>M. ucrainicus</i>	GRYTSIV (UA)	9	NESIN & KOWALSKI (1997)	7 P4, 14 M1, 7 M2, 3 M3, 5 p4, 16 m1, 12 m2, 2 m3

cedens wird daher als Identität für das Material aus Hambach ausgeschlossen, kann aber aufgrund des sehr ähnlichen Schmelzleistenmusters phylogenetisch als direkter Vorfahre von *M. meini* in Frage kommen.

M. ucrainicus ist bisher nur aus der Fundstelle Grytsiv (Ukraine) bekannt und von NESIN & KOWALSKI (1997) erstmalig beschrieben worden. Die dortige Säugetierfauna wird zur Referenzfauna aus Can Llobateres (frühes Vallesium, MN 9) zugeordnet und ist damit deutlich jünger als die Hambacher Fauna. In den durchschnittlichen Zahndimensionen sind die Hambacher Zähne mit denen aus Grytsiv vergleichbar. Im Vergleich der Wurzelzahlen treten Differenzen in den Zahnpositionen m1 (2–3 in Hambach gegenüber 3 in Grytsiv) und M2 (3 in Hambach gegenüber 4 in Grytsiv) auf. Ausschlaggebendes Kriterium, dass es sich bei dem Hambacher Material nicht um *M. ucrainicus* handelt, ist die fehlende Isolation von Protoloph, Metaloph und Posteroloph im Bereich des Protoconus bei den oberen Molaren, die für *M. ucrainicus* charakteristisch ist.

Die letzte zu vergleichende Art ist *M. meini*, welche die größte stratigraphische Reichweite (MN 4/5 bis MN 10) aufweist (Abb. 5). *M. meini* ist aus vergleichsweise vielen Fundstellen bekannt (Tab. 3). Wie bereits erwähnt, existieren zwei „Erstbeschreibungen“ von *M. meini*. Die Artdiagnose von BAUDELLOT (1966 [1965]) wurde an 7 Zähnen aus Frankreich (Sansan, MN 6) erstellt, die von DE BRUIJN (1965 [1966]) anhand von insgesamt 16 Zähnen aus Spanien (Manchones, MN 6). Die Hambacher Zähne stimmen mit der „Erstbeschreibung“ von BAUDELLOT (1966 [1965]) in folgenden Merkmalen überein:

- große Zahndimensionen (Abb. 4),
- V-Form des Trigons bei P4, M1 und M2,
- ein verkürzter „mésoloph“ (nach der hier verwendeten Nomenklatur von WU (1993) synonym mit dem vorderen Centroloph) bei M1 und M2,
- vier beidseitig isolierte Lophen bei m1 und m2 mit dazwischen liegenden tiefen Synklinalen.

Die Hambacher Molaren zeigen auch die labiale S-Krümmung bei den beiden vorderen Lophen der m1 und m2, die von BAUDELLOT (1966 [1965]) aus Sansan nicht explizit beschrieben wurde, an den Zeichnungen aber sichtbar ist. Diese Merkmale lassen sich genauso an den Molaren von *M. meini* aus den anderen Fundstellen beobachten. Allerdings sind die morphologischen Merkmale nicht allein bei *M. meini*, sondern auch bei *M. antecedens* und *M. truyolsi* vorhanden. Dazu muss man bedenken, dass BAUDELLOT (1966 [1965]) mit der Beschreibung von *M. meini* gleichzeitig auch die Gattung *Myoglis* aufgestellt hat. Zu diesem Zeitpunkt waren noch keine anderen Arten dieser Gattung beschrieben worden. Folglich ist erst durch die später gefundenen und beschriebenen Arten eine präzise Abgrenzung möglich. Wesentliche Merkmale sollten speziell für *M. meini* gesondert hervorgehoben werden, um diese Art eindeutig von verwandten Arten zu unterscheiden. Ebenso formuliert DE BRUIJN (1965 [1966]) in seiner

Artdiagnose wesentliche Gattungsmerkmale. Folgende Merkmale sind nur für *M. meini* ausschlaggebend und treffen auf alle Zähne der genannten Fundstellen von *M. meini* sowie auf das Hambacher Material zu:

- große Zahndimensionen (Abb. 4),
- W-Form von Protoloph, Metaloph und Posteroloph bei P4, M1, M2,
- mehr Zusatzgrate als *M. antecedens* (Tab. 2).

Die Hambacher Zähne stimmen in diesen Merkmalen ohne Ausnahme überein. Damit liegt es nahe, dass es sich um *M. meini* handelt. Zusammenfassend können hinsichtlich der Gratanzahl und des Schmelzleistenmusters folgende Differenzen zwischen dem Hambacher Material und demjenigen der Vergleichsfundstellen auftreten (Tab. 2):

- zusätzlicher Grat in der Anterosynklinale des Hambacher M1,
- z.T. zusätzlicher Grat in der Anterosynklinale der Hambacher M2, ansonsten nur bei dem M1/2 aus Manchones beschrieben,
- z.T. Fehlen des vorderen Zwischengrats und des hinteren Centroloph bei den Hambacher M2,
- Abwesenheit des hinteren Zwischengrats bei den Hambacher M1 und M2,
- labiale Verbindung bzw. Isolation zwischen Anterolophid und Metalophid,
- z.T. verminderte Anzahl an vorderen Zusatzgraten bei den Hambacher m1 und m2,
- fehlender Zusatzgrat hinter dem Posterolophid bei den Hambacher m1 und m2.

Die fakultativen longitudinalen Schmelzverbindungen in den unteren Molaren bei *M. meini* aus Hambach sind bei keinen weiteren Funden von *M. meini* bekannt, treten aber bei manchen Exemplaren von *M. truyolsi* (m1: WERNER 1994) und auch bei anderen Gliridengattungen (u.a. *Glis*, *Glirudinus*: DE BRUIJN 1998) auf.

Unter den morphologischen Unterschieden zwischen dem Hambacher Material und dem von *M. meini* anderer Fundorte sind keine Merkmale erkennbar, die auf eine neue Art hinweisen. Damit werden die Differenzen als Variationsmerkmale interpretiert und die Hambacher Zähne aufgrund der dargestellten Ähnlichkeit *M. meini* zugeordnet. Metrisch passt *M. meini* aus Hambach 6C gut zu dem Typusmaterial aus Manchones (DE BRUIJN 1965 [1966]) (Abb. 4).

Entwicklungstrends und Phylogenie der *Myoglis*-Arten

Wenn man das ursprüngliche Zahnmuster der Gliriden betrachtet, beispielsweise repräsentiert durch *Gliravus* aus dem Eozän (THENIUS 1989), erkennt man einen tribosphenischen Zahntyp mit einem durch Schmelzleisten geschlossenen Trigon. Ausgehend von diesem Grundtyp, der bei den meisten Gliridengattungen, darunter auch *Myoglis*, noch verwirklicht ist, dürfte die

Öffnung des Trignons bei *Glis* als ein evolutionär höheres Entwicklungsmerkmal zu interpretieren sein.

Die genaue Abstammungslinie von *M. meini* ist bisher unbekannt. Beim Vergleich des Schmelzleistenmusters der *Myoglis*-Arten gleichen sich am stärksten *M. meini* und *M. antecedens*. Schon MAYR (1979) vermutet *M. antecedens* als direkten Vorgänger, indem er die erhöhte Gratanzahl bei *M. meini* als evolutionäre Weiterentwicklung deutet (Tab. 2). Das Auftreten des typischen Zahnurisses von *M. antecedens* bei zwei Zähnen von *M. meini* aus Hambach (HaH-5252, 5257) könnte ein Reliktcharakter darstellen. Als Entwicklungstrend könnte auch der Übergang der lingual geschlossenen Posterosynklinale der m1 von *M. truyolsi* zu einer halb bis weit offenen bei *M. meini* angesehen werden. Zusätzlich kann bei *M. truyolsi* wie bei dem Hambacher M1 ein Grat in der Anterosynklinale ausgebildet sein (Tab. 2). Dieser ist sonst bei keiner anderen Art der Gattung *Myoglis* ausgeprägt. Auch *M. houlezi* zeigt lingual eine halb geschlossene Posterosynklinale bei den m1, allerdings nicht durch die Verbindung Metalophid/Posterolophid, sondern durch die Verbindung des hinteren Zwischengrates mit dem Posterolophid. Diese Variante tritt nur bei einem Hambacher m1 (HaH-5255) auf. Eine Abstammungslinie von *M. houlezi* zu *M. meini* ist aber eher abwegig, da es zu einer Schmelzgratreduzierung (Verkürzung des Centrolophids) hätte kommen müssen.

Verfolgt man die These von MAYR (1979), *M. antecedens* sei der Vorgänger von *M. meini*, so ist es durchaus denkbar, dass sich der Trend zur Erhöhung der Gratanzahl innerhalb der Entwicklungslinie von *M. meini* fortsetzt und stratigraphisch jüngere Vertreter von *M. meini* durch mehr Grate gekennzeichnet sind. Bei der Untersuchung der Zahnmorphologie von *M. meini* auf diesen Entwicklungstrend hin (Tab. 2) kann eine Zeitspanne von MN 4/5 bis MN 10 (ca. 8 Mio. Jahre) abgedeckt werden. Der Vergleich zeigt, dass sich die Zähne aus Vieux-Collonges, Hambach und Sansan in ihrer niedrigen Gratanzahl ähneln und damit sehr frühe Entwicklungsstadien von *M. meini* darstellen. Die Zähne aus jüngeren Fundorten haben mehr Grate ausgebildet, vor allem durch zusätzliche Grate in der Anterosynklinale der m1 und m2. Jedoch kann mit den vorhandenen Daten keine kontinuierliche Vermehrung beobachtet werden. Die stratigraphisch jüngsten Funde erlauben keine gesicherte Aussage, da die Datenbasis auf nur drei Molaren aus Can Llobateres und Suchomasty beruht (Tab. 2 und 3). Für die Verifizierung der Trends ist auf jeden Fall mehr Material aus jüngeren MN-Zonen erforderlich.

In Hinblick auf die Wurzelzahl besitzt *M. meini* aus Hambach 6C mit zwei 4-wurzeligen M3 und zwei 3-wurzeligen m1 unter den beschriebenen Zahnfunden von *M. meini* die höchste Wurzelzahl. Allerdings fehlen die Daten für viele Zahnpositionen aus anderen Fundstellen. *M. ucrainicus* ist mit 4-wurzeligen M1 und M2 durch höhere Wurzelzahlen gekennzeichnet als *M. meini* aus Hambach.

Bezüglich der Zahngröße fügen sich der M1 und die M2 aus Hambach 6C in das Gesamtschema von *M. meini* ein (Abb. 4). Die M1 und M2 von *M. truyolsi*, *M. houlezi* und *M. antecedens* sind deutlich kleiner als die von *M. meini*, die Molaren von *M. ucrainicus* jedoch nicht größer als *M. meini*.

Vorkommen und Ökologie von *Myoglis*

Da der älteste Vertreter der Gliriden, *Eogliravus wildi*, aus Südfrankreich (Mas de Gimel, MP 10) stammt und die meisten fossilen Gliriden aus Europa kommen, liegt der Ursprung der Familie Gliridae sehr wahrscheinlich in Europa (DAAMS & DE BRUIJN 1995). Im frühen bis mittleren Miozän erfuhren die Gliriden ihre stärkste adaptive Radiation mit 28 Gattungen und ca. 100 Arten (DAAMS 1999). Während dieser „Blütezeit“ vor ungefähr 20 bis 15 Millionen Jahren (MN 3 bis MN 5) ist auch das erste Auftreten von *M. meini* mit Zahnfunden belegt (Abb. 5). Dieser großwüchsige Gliride ist nur aus relativ wenigen Nagetierfaunen bekannt und meist nur mit sehr wenig Material belegt (Tab. 3). Nach KÄLIN (1993) kann beispielsweise bei 2000 bis 3000 Nagetierzähnen aus der Oberen Süßwasser-Molasse nur ein Zahn *M. meini* zugeordnet werden. Das Verbreitungsareal der Gattung *Myoglis* ist auf Europa beschränkt. Der Ursprung der Gattung ist schwierig auf eine Region festzulegen.

Das Auftreten der ältesten Spezies dieser Gattung, *M. truyolsi*, begründet sich auf Material aus Fundstellen des Ageniums (MN 2) in Spanien (Cetina de Aragón) und in Südfrankreich (Caunelles, Cocumont, Lespignan) als auch in Süddeutschland (Jungingen, Ulm) (WERNER 1994). Zu Beginn des Orleaniums (MN 3) ist die nächst jüngere Art, *M. houlezi*, ausschließlich aus Südfrankreich (Bouzigues) bekannt (AGUILAR et al. 1997). Von *M. antecedens* liegt Material aus dem gesamten Orleanium (MN 3 bis MN 5) vor, allerdings stammen die meisten Funde aus MN 4 (Tab. 3). Nach MAYR (1979) hat sich *M. antecedens* von Ost nach West ausgebreitet. Die geographische Verbreitung dieser Art reicht von Tschechien (Merkur-Nord, Tuchořice, Bohrung Kr 72: MN 3, Dolnice 1–3: MN 4, Franzensbad: MN 5) und Polen (Belchatów C: MN 4) über Deutschland (Erkertshofen 1, Petersbuch 2: MN 4) bis nach Spanien (Rubielos de Mora: MN 4) (Tab. 3).

Die ältesten Funde von *M. meini* aus dem späten Orleanium stammen aus Südfrankreich (Vieux-Collonges, MN 4/5; MEIN 1958) und Deutschland (Hambach 6C, MN 5). Sehr viel besser belegt ist diese Art im Astaracium (MN 6 bis MN 7/8) aus Nordspanien (Manchones: MN 6, Borjas, Solera, Toril, Villafelice 9: MN 7/8), Frankreich (Sansan; MN 6), der Schweiz (Ornberg-Duernten: MN 6, Anwil, Le Locle Sous le Stand: MN 7/8, Ottenberg 3), Süddeutschland (Eberstetten, Kleisenbach, Steinheim a.A.: MN 7/8), der Slowakei (Neudorf a.d. March: MN 6), Ungarn (Felsőtárkány: MN 7/8) und Rumänien (Comănești 1: 7/8) (Tab. 3). Als

langlebigste *Myoglis*-Art kommt *M. meini* auch im Vallesium (MN 9 bis MN 10) vor. Die geographische Verbreitung im frühen Vallesium (MN 9) reicht von Nordspanien (Can Llobateres) bis Mitteleuropa. Hier ist *M. meini* aus Deutschland (Hammerschmiede, Petersbuch), Österreich (Götzendorf), der Tschechei (Suchomasty: MN 9–10) und Ungarn (Rudabanya) bekannt (Tab. 3). Die letzten Zeugnisse von *M. meini* stammen aus dem späteren Vallesium (MN 10) Österreichs (Richardhof) und Frankreichs. Dort ist *M. meini* noch in Douvre (frühes MN 10) und in Soblay (mittleres MN 10) nachgewiesen, jedoch nicht mehr in der Fauna von Ambérieu (spätes MN 10) (freundl. schriftl. Mitt. P. MEIN, 15.05.02). Das Auftreten von *M. meini* in MN 10 ist zudem der letzte Beleg der Gattung *Myoglis* im Fossilbericht.

Kurz vor dem Aussterben der Gattung *Myoglis* existiert zeitgleich mit *M. meini* in Osteuropa in MN 9 noch eine weitere Art. *M. ucrainicus* ist bisher nur aus Grytsiv in der Ukraine bekannt (NESIN & KOWALSKI 1997).

Ausgehend von den heute lebenden Arten nimmt man auch von den fossilen Gliriden an, dass es sich um überwiegend strauch- oder baumlebende Nager von Maus- bis Rattengröße handelt. Anzeichen dafür gibt der einmalige Fossilfund eines Gliriden aus dem Unteroligozän von Valeč (Waltch) in Böhmen, der durch seine Komplexität bereits im 18. Jahrhundert für Popularität sorgte (FEJFAR & STORCH 1994). Darüber hinaus ist nur ein weiterer kompletter Skelettfund eines Gliriden aus dem Obermiozän von Saint-Bauzile in Frankreich bekannt, dessen Anatomie sogar auf einen Gleitflieger hinweist (MEIN & ROMAGGI 1991). Es ist zu vermuten, dass es sich bei den fossilen Gliriden analog rezenter Gliridenarten um nocturne Tiere handelt.

Die generelle Zahnmorphologie, insbesondere die flache Occlusalfläche, die ausgeprägte Niederkronigkeit, sowie das Schmelzleistenmuster der Zähne von *Myoglis* gleichen denen von *Muscardinus*. Dementsprechend könnte sich *Myoglis* ebenfalls von relativ weicher und leicht zerkaubarer Nahrung wie zartes Laub, Knospen, Schößlinge, Rinde, Früchte und Samen, sowie gelegentlich von Insekten und Insektenlarven ernährt haben (cf. STORCH 1978 für *Muscardinus avelanarius*).

Zusammenfassung und Ausblick

Die systematisch-morphologische Analyse des Schmelzleistenmusters sowie der morphometrische Vergleich mit *Myoglis*-Backenzähnen aus anderen Fundstellen führt zu dem Ergebnis, dass es sich bei dem vorliegenden Material aus Hambach 6C um *M. meini* handelt. Mit 33 Zähnen ist diese großwüchsige Art in Hambach außerordentlich gut dokumentiert und gewährt einen Einblick in die Variation und Entwicklungstrends des Schmelzleistenmusters. Da die Vertebratenfauna aus Hambach mit der Referenzfauna von

Pontlevoy (MN 5) korreliert werden kann, handelt es sich bei *M. meini* aus Hambach um einen der ältesten Vertreter dieser Art. Die schwach entwickelten Nebengräte der Hambacher Molaren und die geringe Anzahl der Nebengräte sprechen für ein frühes Entwicklungsniveau.

Eine Entwicklungstendenz konnte in Form der Anlagerung von Zusatzgräten von *M. antecedens* zu *M. meini* festgestellt werden. Damit bestätigen sich die Ergebnisse von MAYR (1979), der eine Gebisskomplizierung von *M. antecedens* zu *M. meini* aufdecken konnte. So könnte *M. meini* (MN 4/5 bis MN 10) aus *M. antecedens* (MN 3 bis MN 5) direkt hervorgegangen sein. Aber auch mit *M. truyolsi* (MN 2) zeigen manche Hambacher Exemplare Gemeinsamkeiten (Grat in der Anterosynklinale, Form des M2). Die linguale Trennung von Metalophid und Posterolophid ist bei den Hambacher m1 und m2 noch nicht deutlich ausgeprägt und könnte als Weiterentwicklung der lingual geschlossenen Posterolophid von *M. truyolsi* gedeutet werden.

Die Gliriden sind für die Biostratigraphie des Tertiärs, insbesondere im Oligozän und Miozän, von großer Bedeutung. Die detaillierte mikrotaxonomische Untersuchung und phylogenetische Rekonstruktion der Gliriden ist daher umso wertvoller. Um Entwicklungstendenzen verifizieren zu können, beispielsweise in der Entwicklung der Gattung *Myoglis*, ist weiteres Zahnmaterial vor allem aus dem Vallesium erforderlich.

Dank

Wir danken der RHEINBRAUN AG, insbesondere ihrem ehemaligen Mitarbeiter Herrn FRITZ VON DER HOCHT, für die Überlassung der umfangreichen Wirbeltierfunde aus Hambach, darunter einer der hier bearbeiteten Zähne. Den Kollegen HANS DE BRUIJN (Utrecht), BURKART ENGESSER (Basel), VOLKER FAHLBUSCH (München), JÁNOS HÍR (Pásztó), GUDRUN HÖCK (Wien) und PIERRE MEIN (Lyon) danken wir für Vergleiche und Hilfe. Dem Fotoingenieur THOMAS JOHANNSEN (Köln) sei für die digitale Bearbeitung der Zeichnungen gedankt. Den Reviewern GUDRUN HÖCK (Wien) und OLDŘICH FEJFAR (Prag) danken wir für kritische Anmerkungen. Herzlicher Dank gilt der Paläozoologischen Abteilung des NRM in Stockholm für den Aufenthalt der Erstautorin (A.N.). Der Zweitautor (T.M.) dankt der DFG für die langfristige finanzielle Förderung des Hambach-Projektes im Rahmen des Bonner SFB 350.

Literatur

- AGUILAR, J.-P. 1974. Les rongeurs du Miocène inférieur en Bas-Languedoc et les corrélations entre échelles stratigraphiques marine et continentale. – *Géobios* 7 (4): 345–398.
- AGUILAR, J.-P.; ESCARGUEL, G.; CROCHET, J.-Y.; SIGÉ, B. & SUDRE, J. 1997. Nouveaux sites d'âges variés dans les remplissages karstiques du Miocène inférieur de Bouzigues (Hérault, Sud de la France). Partie II: faunes 2 (Rongeurs), biochronologie et corrélations. – *Géobios (Mémoire spéciale)* 20: 485–491.

- BAUDELLOT, S. 1966 [1965]. Complément à l'étude de la faune des Rongeurs de Sansan: les Gliridés. – Bulletin Société Géologique de la France **7** (7): 758–764.
- BOLLIGER, TH. 1992a. Kleinsäuger aus der Miozänmolasse der Ostschweiz. – Documenta naturae **75**: 1–296.
- BOLLIGER, TH. 1992b. Kleinsäugerstratigraphie in der lithologischen Abfolge der miozänen Hörnlichüttung (Ostschweiz) von MN3 bis MN7. – Eclogae geologicae Helvetiae **85** (3): 961–1000.
- BOLLIGER, TH. 1996. Drei neue Kleinsäugerfaunen aus der miozänen Molasse der Ostschweiz (MN3 und MN 7/8). – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen **202** (1): 95–110.
- BOLLIGER, TH. 1997. The current knowledge of the biozonation with small mammals in the Upper Freshwater Molasse in Switzerland, especially the Hörnli-Fan. – In: AGUILAR, J.-P.; LEGENDRE, S. & MICHAUX, J., Hrsg., Actes du Congrès Biochrom'97, Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier, École Pratique des Hautes Études **21**: 501–513.
- BOLLIGER, TH. & RUMMEL, M. 1994. Säugetierfunde aus Karstspalten. Die komplexe Genese am Beispiel eines Steinbruches bei Petersbuch, Südliche Frankalb (Bayern). – Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie **34**: 239–264.
- BOWDICH, T.E. 1821. An analysis of the natural classifications of Mammalia for the use of students and travellers. – 115 S., Paris (J. Smith).
- BRUIJN, H. DE 1965 [1966]. Some new Miocene Gliridae (Rodentia, Mammalia) from the Calatayud area (Prov. Zaragoza, Spain). I, II. – Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen (B) **69** (3): 58–78.
- BRUIJN, H. DE 1998. Vertebrates from the Early Miocene lignite deposits of the opencast mine Oberdorf (Western Styrian Basin, Austria): 6. Rodentia I (Mammalia). – Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien **99 A**: 99–137.
- BRUIJN, H. DE; DAAMS, R.; DAXNER-HÖCK, G.; FAHLBUSCH, V.; GINSBURG, L.; MEIN, P. & MORALES, J. 1992. Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reischensburg 1990. – Newsletters on Stratigraphy **26** (2/3): 65–118.
- BRUIJN, H. DE & MOLTZER, J.G. 1974. The rodents from Rubielos de Mora; the first evidence of the existence of different biotopes in the Early Miocene of Eastern Spain. – Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen (B) **77** (2): 129–145.
- ČTYROKÝ, P.; FEJFAR, O. & HOLÝ, F. 1964. Neue paläontologische Funde im Untermiozän des nordböhmischen Braunkohlenbeckens. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen **119** (2): 134–156.
- DAAMS, R. 1976. Miocene rodents (Mammalia) from Cetina de Aragón (Prov. Zaragoza) and Bunol (Prov. Valencia), Spain, Part I a. II. – Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen (B) **79** (3): 152–182.
- DAAMS, R. 1985. Glirinae (Gliridae, Rodentia) from the type area of the Aragonian and adjacent areas (provinces of Teruel and Zaragoza, Spain). – Scripta Geologica **77**: 1–20.
- DAAMS, R. 1999. Family Gliridae. – In: RÖSSNER, G.E. & HEISSIG, K., Hrsg., The Miocene land mammals of Europe: 301–318, München (Pfeil).
- DAAMS, R. & BRUIJN, H. DE 1995. A classification of the Gliridae (Rodentia) on the basis of dental morphology. – Hystrix **6** (1/2): 3–50.
- DAAMS, R.; MEULEN, A.J. VAN DER; PELAEZ-CAMPOMANES, P. & ALVAREZ-SIERRA, M.A. 1999. Trends in rodent assemblages from the Aragonian (early-middle Miocene) of the Calatayud-Daroca Basin, Aragon, Spain. – In: AGUSTÍ, J.; ROOK, L. & ANDREWS, P., Hrsg., Hominoid evolution and climatic change in Europe, **1**. The evolution of Neogene terrestrial ecosystems in Europe: 127–139, Cambridge (University Press).
- DAXNER-HÖCK, G. 1996a. Faunenwandel im Obermiozän und Korrelation der MN-, „Zonen“ mit den Biozonen des Pannons der Zentralen Paratethys. – Beiträge zur Paläontologie **21**: 1–9.
- DAXNER-HÖCK, G. 1996b. Middle and Late Miocene Gliridae of western, central and southeastern Europe. – In: BERNOR, R.L.; FAHLBUSCH, V. & MITTMANN, H.-W., Hrsg., The evolution of western Eurasian Neogene mammal faunas: 261–263, New York (Columbia University Press).
- ENGESSER, B. 1972. Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland). – Tätigkeitsberichte der Naturforschenden Gesellschaft Baselland **28**: 37–363.
- FEJFAR, O. 1990. The Neogene VP sites of Czechoslovakia: a contribution to the Neogene terrestrial biostratigraphy of Europe based on rodents. – In: LINDSAY, E.H.; FAHLBUSCH, V. & MEIN, P., Hrsg., European Neogene mammal chronology: 211–236, New York (Plenum Press).
- FEJFAR, O. & KVAČEK, Z. 1993. Tertiary basins in northwest Bohemia. – Exkursionsführer Nr. 3 zur 63. Jahrestagung der Paläontologischen Gesellschaft. – 35 S., Prag (Universita Karlova/Česká geologická společnost).
- FEJFAR, O. & ROČEK, Z. 1986. The lower Miocene vertebrate fauna of Dolnice, Cheb Basin (Western Bohemia, Czechoslovakia). – Acta Universitatis Carolinae – Geologica (Špinar Vol.) **2**: 233–249.
- FEJFAR, O. & STORCH, G. 1994. Das Nagetier von Valeč-Waltsch in Böhmen – ein historischer fossiler Säugetierfund (Rodentia: Myoxidae). – Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A) **26**: 5–34.
- FERU, M.; RADULESCO, C. & SAMSON, P. 1980. La faune de micro-mammifères du Miocène de Comănesti (dép. d'Arad). – Travaux de l'Institut Spéologie "Emile Racovitza" **19**: 171–190.
- HARTENBERGER, J.-L. 1966. Les Rongeurs du Vallésien (Miocène supérieur) de Can Llobateres (Sabadell, Espagne): Gliridae et Eomyidae. – Bulletin Société Géologique de la France **8** (7): 596–604.
- HEIZMANN, E.P.J. & HESSE, A. 1995. Die mittelmiozänen Vogel- und Säugetierfaunen des Nördlinger Ries (MN6) und des Steinheimer Beckens (MN7) – ein Vergleich. – Courier Forschungs-Institut Senckenberg **181**: 171–185.
- HIERHOLZER, E. & MÖRS, Th. im Druck. Cypriniden-Schlundzähne (Osteichthyes: Teleostei) aus dem Tertiär von Hambach (Niederrheinische Bucht, NW-Deutschland). – Palaeontographica (A).
- Hír, J. 2001. New middle Miocene rodent faunas from northern Hungary. – Lynx **32**: 107–122.
- HUGUENEY, M. & RINGEADE, M. 1990. Synthesis on the "Aquitainian" lagomorph and rodent faunas of the Aquitaine Basin (France). – In: LINDSAY, E.H.; FAHLBUSCH, V. & MEIN, P., Hrsg., European Neogene mammal chronology: 139–156, New York (Plenum Press).
- JUNG, W. & MAYR, H. 1980. Neuere Befunde zur Biostratigraphie der Oberen Süßwassermolasse Süddeutschlands und ihre palökologische Deutung. – Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie **20**: 159–173.
- KÄLIN, D. 1993. Stratigraphie und Säugetierfaunen der Oberen Süßwassermolasse der Nordwestschweiz. – Dissertation Nr. 10152 Eidgenössische Technische Hochschule Zürich. – 238 S., Zürich.
- KLEIN, N. & MÖRS, Th. 2003. Die Schildkröten (Reptilia: Testudines) aus dem Mittel-Miozän von Hambach (Niederrheinische Bucht, NW-Deutschland). – Palaeontographica (A) **268** (1-3): 1–48.

- KOWALSKI, K. 1997a. Gliridae (Mammalia: Rodentia) from the Miocene of Belchatów in Poland. – *Acta zoologica cracoviensia* **40** (2): 173–198.
- KOWALSKI, K. 1997b. Rodents of the Miocene locality in Poland. – In: AGUILAR, J.-P.; LEGENDRE, S. & MICHAUX, J., Hrsg., *Actes du Congrès Biochrom'97, Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier, École Pratique des Hautes Études* **21**: 698–703.
- KRETZOI, M. 1943. Ein neuer Muscardinide aus dem ungarischen Miozän. – *Földtani Közlöny* **73**: 271–273.
- MAYR, H. 1979. Gebißmorphologische Untersuchungen an miozänen Gliriden (Mammalia, Rodentia) Süddeutschlands. – Dissertation Ludwig-Maximilians-Universität zu München. – 380 S., München.
- MEIN, P. 1958. Les mammifères de la fauna sidérolithique de Vieux-Collonges. – *Nouveaux Archives du Musée de la Histoire Naturelle Lyon* **5**: 1–122.
- MEIN, P. 1990. UPDATING of MN Zones. – In: LINDSAY, E.H.; FAHLBUSCH, V. & MEIN, P., Hrsg., *European Neogene mammal chronology*: 73–90, New York (Plenum Press).
- MEIN, P. 1999. The Late Miocene small mammal succession from France, with emphasis on the Rhône Valley localities. – In: AGUSTÍ, J.; ROOK, L. & ANDREWS, P., Hrsg., *Hominoid evolution and climatic change in Europe, 1. The evolution of Neogene terrestrial ecosystems in Europe*: 140–164, Cambridge (University Press).
- MEIN, P. & ROMAGGI, J.-P. 1991. Un gliridé (Mammalia, Rodentia) planeur dans le Miocène supérieur de l'Ardèche: Une adaptation non retrouvée dans la nature actuelle. – *Géobios (Mémoire spéciale)* **13**: 45–50.
- MÖRS, TH. 2002. Biostratigraphy and paleoecology of continental Tertiary vertebrate faunas in the Lower Rhine Embayment (NW-Germany). – *Netherlands Journal of Geosciences/Geologie en Mijnbouw* **81** (2): 177–183.
- MÖRS, TH. & KALTHOFF, D.C. im Druck. A new species of *Karydomys* (Rodentia, Mammalia) and a systematic re-evaluation of this rare Eurasian Miocene cricetid. – *Palaeontology*.
- MÖRS, TH.; HOCHT, F. VON DER & WUTZLER, B. 2000. Die erste Wirbeltierfauna aus der miozänen Braunkohle der Niederrheinischen Bucht (Ville-Schichten, Tagebau Hambach). – *Paläontologische Zeitschrift* **74** (1/2): 145–170.
- NESIN, V.A. & KOWALSKI, K. 1997. Miocene Gliridae (Mammalia: Rodentia) from Grytsiv (Ukraine). – *Acta zoologica cracoviensia* **40** (2): 209–222.
- RÖSSNER, G.E. & MÖRS, TH. 2001. A new record of the enigmatic Eurasian Miocene ruminant artiodactyl *Orygotherium*. – *Journal of Vertebrate Paleontology* **21** (3): 591–595.
- SCHNEIDER, H. & THIELE, S. 1965. Geohydrologie des Erftgebietes. – 185 S., Düsseldorf (Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten NRW).
- STORCH, G. 1978. *Muscardinus avellanarius* (Linnaeus, 1758) – Haselmaus. – In: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F., Hrsg., *Handbuch der Säugetiere Europas, 1/I, Rodentia I*: 259–280, Wiesbaden (Akademische Verlagsgesellschaft).
- THENIUS, E. 1989. Zähne und Gebisse der Säugetiere. – In: NIETHAMMER, J.; SCHLIEMANN, H. & STARCK, D., Hrsg., *Handbuch der Zoologie* **8** (56). – 515 S., Berlin/New York (W. de Gruyter).
- THOMAS, O. 1897. On the genera of rodents: an attempt to bring up to date the current arrangement of the order. – *Proceedings of the Zoological Society of London* **1897**: 50–76.
- WERNER, J. 1994. Beiträge zur Biostratigraphie der Unteren Süßwasser-Molasse Süddeutschlands – Rodentia und Lagomorpha (Mammalia) aus den Fundstellen der Ulmer Gegend. – *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde (B)* **200**: 1–263.
- WU W. 1993. Neue Gliridae (Rodentia, Mammalia) aus untermiozänen (orleanischen) Spaltenfüllungen Süddeutschlands. – *Documenta naturae* **81**: 1–149.
- ZIEGLER, R. & MÖRS, TH. 2000. Marsupialia, Lipotyphla und Chiroptera (Mammalia) aus dem Miozän des Braunkohlentagebaus Hambach (Niederrheinische Bucht, NW-Deutschland). – *Palaeontographica (A)* **257** (1–3): 1–26.

Eingang des Manuskriptes am 13. Dezember 2002;
Annahme durch die Schriftleitung am 30. April 2003.