

Zeitschrift: Eclogae Geologicae Helvetiae
Herausgeber: Schweizerische Geologische Gesellschaft
Band: 74 (1981)
Heft: 3

Artikel: Stratigraphie und Säugetierfaunen des mittleren Miozäns von Vermes (Kt. Jura)
Autor: Engesser, Burkart / Matter, Albert / Weidmann, Marc
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-165135>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 15.04.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Stratigraphie und Säugetierfaunen des mittleren Miozäns von Vermes (Kt. Jura)

Cat.

VON BURKART ENGESSER¹⁾, ALBERT MATTER²⁾ und MARC WEIDMANN³⁾

ZUSAMMENFASSUNG

Die Säugetierfundstelle von Vermes, die seit mehr als einem Jahrhundert bekannt ist, liegt im Bereich der Oberen Süsswassermolasse (OSM) und kann als «Oehningien» im Sinne von Heer eingestuft werden. Aufgrund von neuen Aufsammlungen von Kleinsäugerresten ist es möglich, zwei Faunen verschiedenen Alters zu unterscheiden: Vermes 1 = NM5 (Orléanien) und Vermes 2 = NM8 (oberes Astaracien). Da im Profil zwischen den beiden Faunenhorizonten nur 2–3 m Sediment liegen und der beträchtliche Altersunterschied der beiden Faunen von der geologischen Situation her nicht ohne weiteres erklärt werden kann, wird auf die Herausarbeitung des Altersunterschiedes der zwei Faunen grosses Gewicht gelegt. Aufgrund des Evolutionsniveaus der beiden Faunen und durch Vergleiche mit andern Miozänfaunen Europas, speziell der Schweizer Molasse, wird versucht, die beiden Faunen altersmässig einzustufen. Da von vielen älteren Funden die genaue Fundlage im Profil nicht bekannt ist, beschränkt sich diese Untersuchung auf die Stücke mit präziser Herkunftsangabe. Bis heute hat die Fauna von Vermes 1 29 Säugetierformen geliefert, jene von Vermes 2 deren 11. Die beiden Faunen stammen aus lithologisch identischen Schichten: Mikriten, Onkomikriten und kohligem Mergeln. Nach der sedimentologischen Analyse vollzog sich die Ablagerung in einem seichten See oder Sumpf, ohne detritische Zufuhren, mit häufigen und lange dauernden Austrocknungen, welche durch Pedogenese-Phänomene charakterisiert sind.

RÉSUMÉ

Connu depuis plus d'un siècle, le gisement de vertébrés de Vermes est situé dans la «Molasse d'eau douce supérieure» (OSM), d'âge «œhningien» sensu Heer. A la suite de nouvelles récoltes de micro-mammifères, on y démontre la présence de deux faunes d'âges différents: Vermes 1 = NM5 (Orléanien) et Vermes 2 = NM8 (Astaracien supérieur). Les deux niveaux ne sont séparés que par 2–3 m de sédiments et la grande différence d'âge entre les deux faunes n'est pas enregistrée par la succession lithologique. L'étude détaillée de la différence d'âge des deux faunes revêt donc une grande importance. D'après le degré d'évolution des deux faunes et par des comparaisons avec d'autres faunes miocènes d'Europe, spécialement de la molasse suisse, on peut déterminer l'âge de chacune des deux faunes. Comme la provenance exacte de beaucoup de pièces dans le profil n'était pas connue, cette détermination de l'âge n'est basée que sur les fossiles horizontés. Jusqu'à présent, la faune de Vermes 1 a fourni 29 taxa de mammifères et celle de Vermes 2 11 taxa. Les deux faunes proviennent de niveaux lithologiquement identiques: micrites, oncomicrites et marnes charbonneuses. L'analyse sédimentologique montre que le milieu de dépôt était lacustre très peu profond ou palustre, sans apport détritique, avec de fréquentes et prolongées exondations caractérisées par des phénomènes de pédogenèse.

¹⁾ Naturhistorisches Museum, Augustinergasse 2, CH-4001 Basel.

²⁾ Geologisches Institut, Universität Bern, Sahlistrasse 6, CH-3012 Bern.

³⁾ Musée géologique cantonal, Palais de Rumine, CH-1005 Lausanne.

ABSTRACT

The mammal locality of Vermes which has been known for more than a century belongs to the "Obere Süßwassermolasse" (OSM), to the "Oehningian" (in the sense of Heer). On the basis of new material of small mammals it is possible to distinguish two faunas of different ages: Vermes 1=NM5 (Orleanian) and Vermes 2=NM8 (upper Astaracian). Because only 2-3 m of sediment separate the two layers, yet there is a very considerable difference in age, the proof for the age difference is discussed in detail. On the strength of the evolutionary level of the two faunas, and by comparison with other Miocene faunas from Europe, especially from the Swiss molasse, dating of the two faunas is attempted. The exact level in the profile from which a number of the specimens from older collections come is uncertain. These have not been used and the present study has been restricted to those fossils that can be accurately placed in the profile. A total of 29 mammal taxa are now known from the layer Vermes 1 and 11 taxa from Vermes 2. Both faunas were found in lithologically identical layers: micrites, oncomicrites and lignitic marls. Sedimentological analysis suggest that the sedimentation took place in a shallow lake or swamp, without detritic supply, with frequent and extended periods of desiccation characterized by pedogenetic phenomena.

INHALT

1. Einleitung	894
1.1 Ziel der Arbeit	894
1.2 Geologischer Rahmen	895
2. Erforschungsgeschichte der Säugetierfundstelle Vermes	896
2.1 Historisches	896
2.2 Neuere Funde	898
3. Sedimentologie	900
3.1 Lithologie	900
3.2 Mikrofazies	902
3.3 Pedologische Phänomene	903
4. Ablagerungsmilieu	904
5. Die Säugetiere (systematischer Teil)	904
5.1 Vorbemerkungen	904
6. Paläontologische Schlussfolgerungen	941
6.1 Faunenliste von Vermes 1	941
6.2 Faunenliste von Vermes 2	942
6.3 Der Altersunterschied der Faunen von Vermes 1 und 2	943
6.4 Die biostratigraphische Einstufung der beiden Säugetierfaunen von Vermes	945
6.5 Zur Ökologie der Säugetierfaunen von Vermes 1 und 2	948
7. Sedimentationsraten, Pedogenese und Faunalter: Probleme	949
Verdankungen	950
Literaturverzeichnis	950

1. Einleitung

1.1 Ziel der Arbeit

Die vorliegende Arbeit wurde im Rahmen von drei Forschungsprojekten des Schweizerischen Nationalfonds durchgeführt: Biozonierung der Schweizer Molasse mit Hilfe von fossilen Säugetieren (Nr. 2.099-0.78, B. Engesser), Etude des environnements de dépôt de la Molasse par l'analyse séquentielle des faciès (Nr. 2.242-0.79, A. Matter und M. Weidmann) und Untersuchung rezenter und fossiler Seeablagerungen (Nr. 2.130-0.78, A. Matter).

Hauptziel unserer Untersuchungen war eine umfassende Neubearbeitung der seit über einem Jahrhundert an verschiedenen Stellen im Aufschluss von Vermes

aufgesammelten Säugetierfauna und, sofern möglich, deren Einpassung in den lithostratigraphischen Verband sowie schliesslich, hauptsächlich durch neue Aufsammlungen, die Klärung ihrer biostratigraphischen Position. Der grösste Teil des Fossilmaterials befindet sich im Besitz des Naturhistorischen Museums Basel.

B. Engesser ist der Verfasser des paläontologischen und biostratigraphischen Teils dieser Arbeit. Die Aufnahme der lithologischen Profile und ihre sedimentologische Untersuchung wurde von A. Matter und M. Weidmann ausgeführt, die auch die Interpretationen in Kapitel 7 verfassten.

1.2 Geologischer Rahmen

Die Mulde von Vermes, vom nördlich angrenzenden Delsberger Tertiärbecken durch die Tiergarten-Antiklinale getrennt (vgl. Geol. Atlasblatt Nr.3), enthält eine etwa 200-250 m mächtige Molasseserie, die von ROLLIER (1892; 1910, S.105)

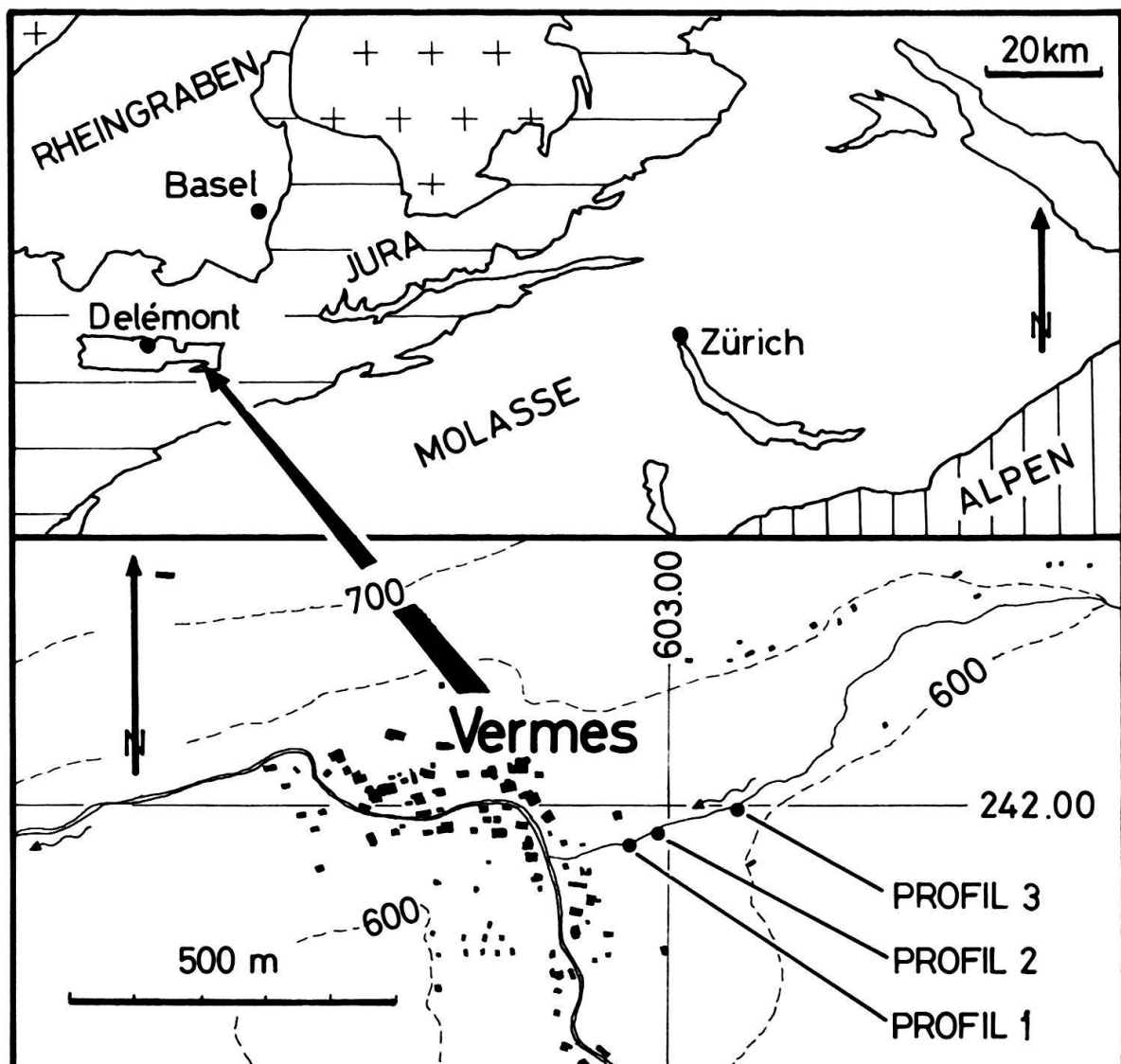


Fig.1. Geographische Lage des Untersuchungsgebietes (oben) und Detailplan mit Lokalisation der aufgenommenen Profile (Fig.2).

detailliert beschrieben worden ist. Über Elsässer Molasse («Chattien») an der Basis folgen Delsberger Süßwasserkalk («Chattien-? Aquitanien»), eine polygene Nagelfluh sowie rote Mergel, die den Helicidenmergeln («Helvetien») des Basler und Aargauer Juras entsprechen dürften (WAIBEL 1925; STUMM 1964). Sie werden überlagert von einer nach WAIBEL (1925) rund 60 m mächtigen Serie von Süßwasserkalken und -mergeln, die nach BAUMBERGER (1927, 1934) den Silvanaschichten des Schwäbischen Juras gleichzusetzen sind («Oehningien» sensu Heer).

Gut aufgeschlossen von dieser Molasseabfolge ist heute nur noch ein Teil der letztgenannten lakustrischen Sedimente der Oberen Süßwassermolasse (OSM). Der beste Aufschluss befindet sich etwa 450 m SSE der Kirche von Vermes (Kt. Jura) auf der Südseite des nördlichen der beiden von Osten herkommenden Seitenbäche des Gabiare (Fig. 1). Es handelt sich um einen etwa 200 m langen und 15 m hohen Anriss am linken Bachufer, in welchem die lakustrischen Bildungen mit den Säugetierfundstellen annähernd lückenlos aufgeschlossen sind. Die Schichten gehören in den Nordschenkel der Synklinale von Vermes und fallen mit ungefähr 30° gegen Süden ein.

Der Aufschluss wird bereits von GREPPIN (1854, S. 26) beschrieben und in seinem 1870 erschienenen Werk als «... le plus beau type œningien du Jura bernois ...» bezeichnet (l. c., S. 187). Dieser Autor, dessen Faunenliste neben einigen lakustrischen und terrestrischen Gastropoden auch Säugetiere und Schildkröten enthält, erkannte offenbar bereits die Reichhaltigkeit der Fauna, wenn er schreibt: «Il devra un jour être mieux exploité et mieux connu ...». ROLLIER (1893) und WAIBEL (1925) erwähnen die Lokalität ebenfalls, untersuchten sie jedoch nicht näher.

In den 130 Jahren seit der Entdeckung von Säugetierresten ist an verschiedenen Stellen im Aufschluss ein reiches Material gesammelt worden (s. u.). Um eine lithologische Korrelation der Fossilhorizonte zu sichern, haben wir an drei Stellen Profile aufgenommen. Mit dem Ziel einer Rekonstruktion der Ablagerungsbedingungen wurden diese in Figur 2 dargestellten Profile sedimentologisch bearbeitet. Die Lage der Profile und der Fundstellen zeigt Figur 1.

2. Erforschungsgeschichte der Säugetierfundstelle Vermes

2.1 Historisches

Die Säugetierfundstelle von Vermes wurde Anfang der fünfziger Jahre des letzten Jahrhunderts durch die beiden Geologen J. B. Greppin und A. Gressly entdeckt. Nach HÜRZELER (1939) ist die erste Erwähnung in einem Brief von Greppin an Gressly vom 22. September 1852 zu finden. Greppin sandte seine Funde zur Bestimmung an H. von Meyer in Frankfurt, welcher 1853 und 1865 im «Neuen Jahrbuch für Mineralogie» Stücke von Vermes erwähnte. Auch in GREPPINS Arbeiten (1854, 1857, 1867 und 1870) finden Säugetierfunde von Vermes Erwähnung, wobei die Bestimmungen von H. von Meyer stammen. Auf Zeichnungen desselben Paläontologen basieren auch die Abbildungen von Säugetierresten aus Vermes, welche SCHLOSSER 1884 und 1887 publizierte. Die Sammlung von J. B.

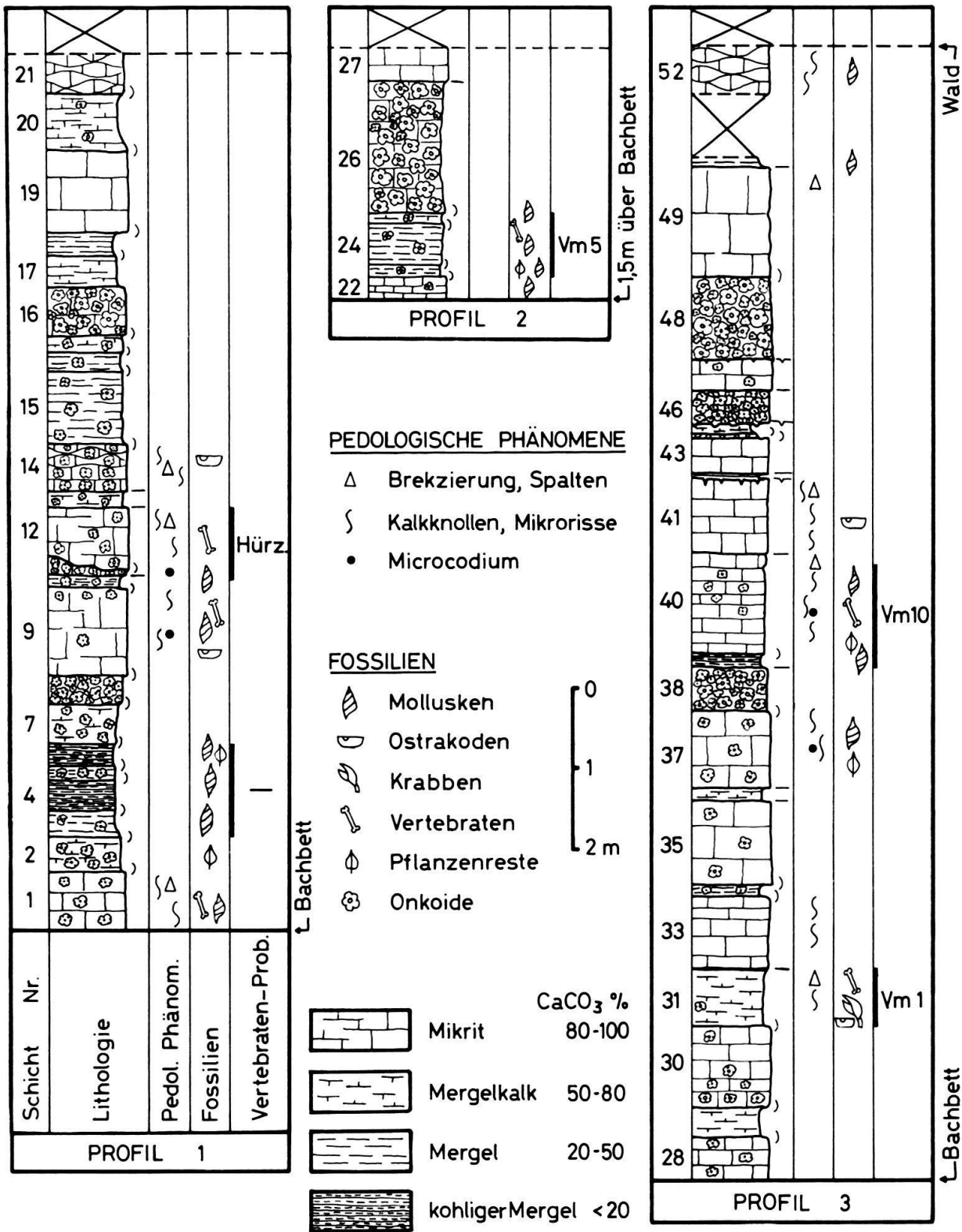


Fig. 2. Lithologische Profile.

Greppin wurde Anfang der siebziger Jahre des letzten Jahrhunderts vom Geologischen Institut in Strassburg gekauft und befindet sich heute noch dort.

Um 1900 liess STEHLIN für das Naturhistorische Museum Basel in Vermes sammeln und veröffentlichte 1914 eine erste Faunenliste. Von 1928 an hat HÜRZELER wiederholt in Vermes gesammelt (hauptsächlich 1928, 1929, 1930, 1931, 1939, 1940, 1945, 1951) und 1939 eine kurze Beschreibung der Fauna publiziert. In der Folge haben verschiedene Privatsammler in Vermes gegraben, u. a. E. Fleury (später in Lissabon) und W. Bodmer (Basel). Die Sammlungen der beiden Genannten kamen später ins Basler Museum. Die Sammlung W. Bodmer verdient spezielle Erwähnung, da sie ungewöhnlich reich ist und einige ganz auserlesene Stücke enthält. Für mehr Details zur Geschichte der Erforschung der Fundstelle Vermes sei auf den Kataster der Säugetierfundstellen des Schweizer Tertiärs im Naturhistorischen Museum Basel verwiesen.

2.2 Neuere Funde

Engesser begann 1966 mit eigenen Aufsammlungen von Säugetierresten bei Vermes. Seine Fundstelle liegt etwa 180 m bachaufwärts von derjenigen Hürzellers. In der Arbeit über die Säugerfauna von Anwil (ENGESSER 1972) wurden einige Stücke von Vermes als Vergleichsmaterial benutzt und ein Altersvergleich der

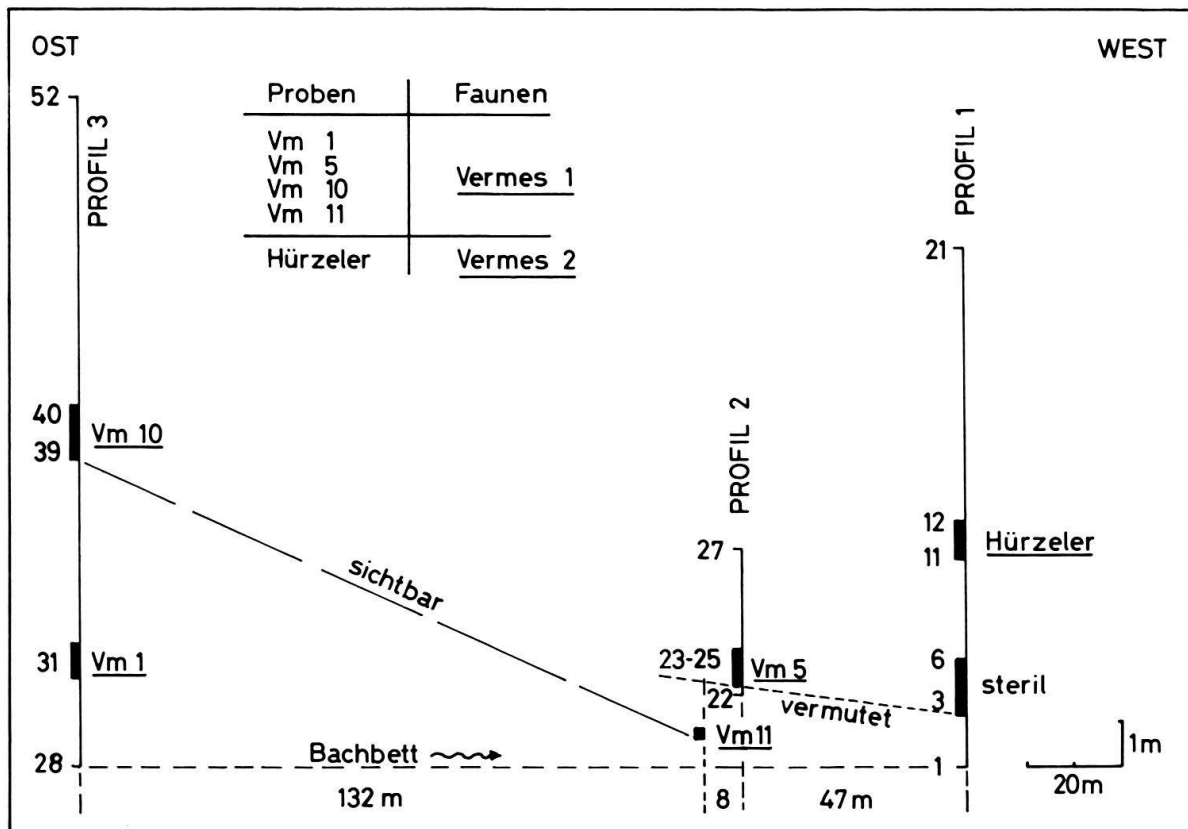


Fig. 3. Lithostratigraphisches Korrelationsschema der Profile mit Angabe der Fundschichten von Säugetierresten. Koordinaten von Vm.1 und 10: 603.100/242.000, Vm.5: 602.980/241.960, Hürzellers Fundstelle (Vermes 2): 602.940/241.935.

Faunen von Vermes und Anwil versucht. Schon damals sind Unterschiede in der Fauna der beiden Fundpunkte von Vermes aufgefallen, und es wurde die Vermutung geäußert (ENGESSER 1972, S.344–345), dass wir es mit zwei Faunen verschiedenen Alters zu tun haben könnten. Diese Vermutung wurde 1979 zur Gewissheit, als B. Engesser und N. Mayo die Arbeit im Profil von Vermes wieder aufnahmen. Anlässlich dieser Untersuchungen wurden im Aufschluss von Vermes insgesamt 11 Schlammproben genommen. Die Proben Vm.1, Vm.5, Vm.10 und Vm.11 (Fig. 3) enthielten zahlreiche Reste fossiler Säuger, und die Fundpunkte wurden in der Folge weiter ausgebeutet. Die Probe Vm.10 stammt vom selben Fundort, an welchem Engesser schon zwischen 1966 und 1971 gesammelt hatte. Die fossilführende Schicht von Vm.5 und Vm.10 (Fig. 2, Profile 2 und 3) besteht aus schwarzen, kohligen Mergeln, welche mit Gastropoden-Resten (*Melania* und *Melanopsis*) gespickt sind. Diese Mergel lassen sich leicht schlämmen. Die Säugerreste von Vm. 1 liegen in einem hellen, grünlichen Kalkmergel, welcher nur mit grösster Mühe und mit Hilfe von Säure geschlänmt werden konnte. Dementsprechend ist das Material, welches heute von Vm. 1 vorliegt, kleiner. Bis heute liegen von den Fundorten der Proben Vm. 1, 5 und 10 450 bestimmbare Säugetierreste, meist Einzelzähne, vor. Die Faunen aus den genannten drei Proben lassen sich voneinander nicht unterscheiden: Sie enthalten dieselben Faunenelemente mit gleichem Evolutionsniveau. Sie gehören zum älteren Faunenhorizont von Vermes und werden im folgenden als «Vermes 1» zusammengefasst. Aus Figur 3 geht hervor, dass der Fundpunkt von Vm.1 etwa 4 m unter jenem von Vm.10 liegt, während sich derjenige von Vm.5 rund 1 m über dem letzteren befindet.

Die Fundstelle, an welcher Joh. Hürzeler gesammelt hat, liegt nur 2,5 m über dem Niveau von Vm.5. Dieser Befund wirkt überraschend, da die Fauna von dieser Fundstelle – im folgenden «Vermes 2» genannt – ein deutlich höheres Evolutionsniveau zeigt. Wie die Materialien von diesem Fundort zeigen, bestand die fossilführende Schicht aus einem hellbraunen Kalk, der von Wirbeltierresten förmlich durchsetzt war. Sämtliche Säugerreste aus dieser Schicht wurden beim Abbau von blossen Auge gefunden. Dies erklärt das Fehlen sehr kleiner Säugerformen wie Eomyiden und kleiner Gliriden und Cricetiden in dieser Fauna. Leider ist heute die ehemalige Fundschicht vollständig abgebaut. An der Stelle, wo sie einst war, klafft heute ein breiter Spalt zwischen zwei Bänken harten Kalkes. Engesser hat zusammen mit Mayo an dieser Fundstelle mehrmals versucht, Reste der Fossilschicht auszugraben. Leider ohne Erfolg. Ebenso erfolglos verlief der Versuch, Schutt aus der Spalte, in welcher die Fundschicht einst lag, zu schlämmen.

So basiert denn unser Wissen über die genaue Herkunft der früheren Fossilfunde von Vermes allein auf den Angaben von Joh. Hürzeler, welcher die Fundstelle mit uns mehrmals besucht hat. Hürzeler vermutet, dass der grösste Teil der früheren Funde von dieser Stelle stammt. Eine Analyse des Evolutionsniveaus dieser Säugerreste bestätigt diese Vermutung. Es gibt jedoch unter diesen älteren Materialien einige Stücke, welche sehr wohl aus dem älteren Faunenhorizont von Vermes 1 stammen könnten. Ausserdem sitzen einige ältere Fundstücke – speziell aus der Sammlung Bodmer – auf Brocken dunklen Mergels, eines Sediments, welches sich bei den mit Sicherheit von Hürzeler's Fundstelle stammenden Stücken nicht findet. Leider existieren von keinem der früheren Sammler – auch nicht von Greppin und

Bodmer – Angaben über die genaue Lage des Fundortes im Profil. Einzig Joh. Hürzeler weiss zu berichten, dass die beiden spektakulären *Mastodon*-Zähne aus der Sammlung Bodmer aus einer Kalkbank stammen, welche in einem kleinen Weg über dem Steilhang längs des Baches, mehr als 12 m über dem Niveau von Hürzeler's Fundstelle, aufgeschlossen ist.

Aus diesen Gründen halten wir es für vorsichtiger, für den Altersvergleich der Faunen von Vermes 1 und 2 nur jene Stücke zu verwenden, von welchen der Fundort genau bekannt ist. Demnach werden hier nur die von Joh. Hürzeler und uns selbst gesammelten Stücke verwendet. Sämtliche Säugerreste der Basler Sammlung, welche vor 1928 gesammelt wurden, die ganze Sammlung Greppin in Strassburg und die gesamte Sammlung Bodmer finden nur ausnahmsweise und mit Berücksichtigung der unsicheren Fundsituation Erwähnung.

3. Sedimentologie

3.1 Lithologie

Am Ostende des Aufschlusses sind im Bachbett an der Basis des Profils 1 m rötliche Kalkmergel aufgeschlossen (Fig. 2: Profil 3; Schicht Nr. 28), die von ROL-

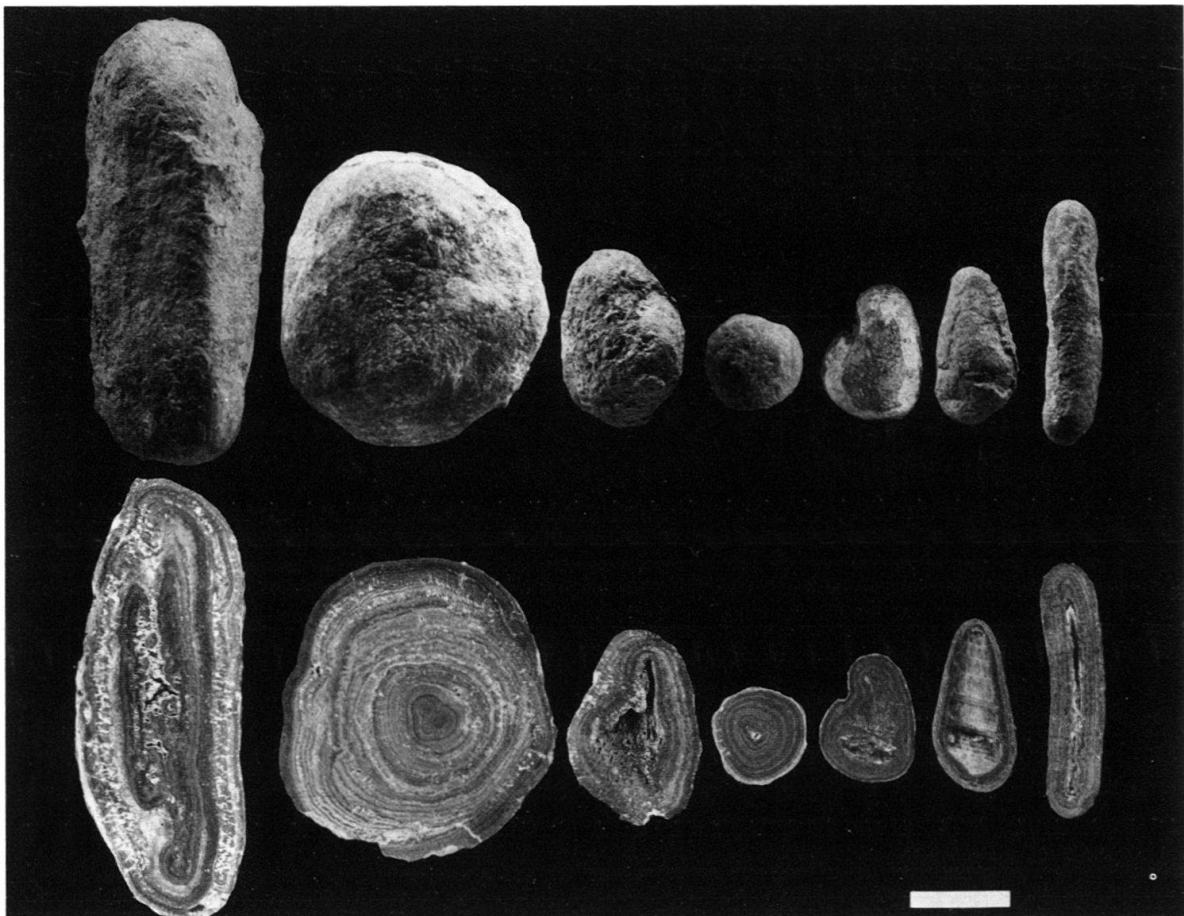


Fig. 4. Vergleich der äusseren Form verschiedener Onkoide (oben) und deren Innenbau (unten) zeigt Abhängigkeit der Onkoidform von Art und Form des Nukleus (vgl. FREYTET & PLAZIAT 1972, Fig. 1). Profil 1, Schicht Nr. 7.

LIER (1892) als identisch mit den roten Mergeln von Corban im Delsberger Becken betrachtet wurden. Es müsste sich demnach um die Helicidenmergel des «Helvetiens» handeln.

Darüber folgt eine 17 m mächtige Serie, bestehend aus einer Wechselfolge von 0,5 bis 1,5 m mächtigen vorwiegend hell- bis dunkelbeigen Mikriten, beigen bis graugrünlichen harten Kalkmergeln und beigen Onkomikriten. Eingeschaltet in diese Serie finden sich wenig mächtige bräunliche Tonmergel sowie schwarze, kohlige Tonmergelhorizonte (Fig. 2). Die reinen Mikrite und die Kalkmergel sind kompakt ausgebildet, manchmal pseudobrekziös (s. u.) und führen oft Onkoide.

Während lakustrische Gastropoden in verschiedenen Schichten der Profile zum Teil in grossen Mengen anzutreffen sind, wurden im Felde Knochenbruchstücke, Säugetierzähne, Schildkrötenpanzerteile und Süsswasserkrabbenreste nur in den Fossilagerstätten (vgl. Fig. 2) gefunden. Die kohligen Horizonte enthalten ausserdem Pflanzenreste.

Die Säugetierfundstellen sind offensichtlich, wie weiter oben erwähnt (S. 899), nicht an eine bestimmte Lithologie gebunden. Wie aus Figur 3 hervorgeht, befinden sie sich sowohl am Ost- und Westende als auch in der Mitte des Aufschlusses. Durch Aufnahme von Profilen an diesen Stellen gelang es, die einzelnen Fundstellen lithostratigraphisch zu korrelieren. Die Korrelation zwischen Profil 2 und 3 darf als gesichert gelten und wird übrigens durch die Säugetierfaunen bestätigt. Dagegen ist

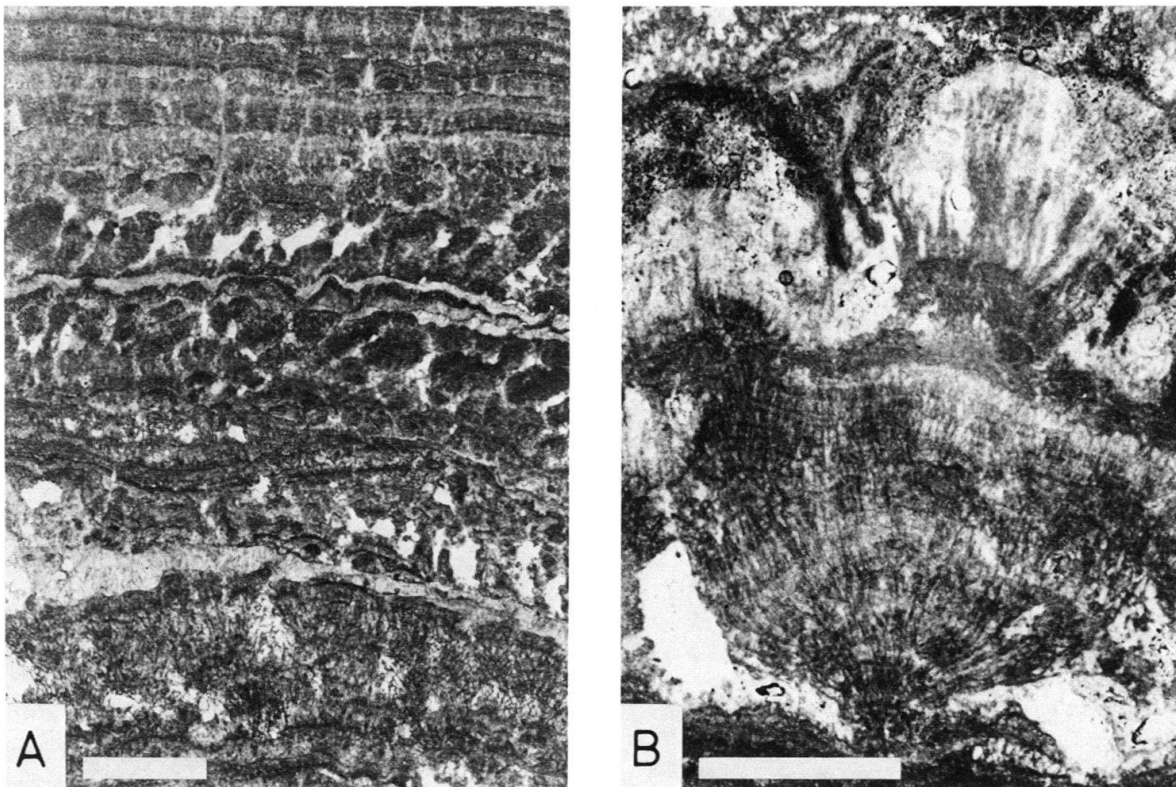


Fig. 5. Details der Lamination von Onkoiden aus Schicht Nr. 7: A = mit grossen fenestraten Strukturen, Sukzession feiner mikritischer Laminae aufgebaut durch *Schizotrix* (oben) und Lage mit vielen vertikalen Fäden (unten) ähnlich denjenigen der rezenten *Phormidium encrustatum*. Dünnschliff, Maßstab 2 mm. B = *Dichotrix*-ähnliche Formen. Dünnschliff, Maßstab 1 mm. Bestimmung Dr. C. Monty, Liège.

die in Figur 3 angegebene Korrelation zwischen Profil 1 und 2 unsicher, da die Kontinuität des Aufschlusses infolge Vegetationsbedeckung auf eine Distanz von etwa 20 m unterbrochen ist. Das Problem der Korrelation dieser beiden Profile wird im Kapitel 7 diskutiert.

3.2 Mikrofazies

Die Mikrite, ihrer Entstehung nach Seekreiden, weisen Karbonatgehalte zwischen 80 und 97% auf. Der nichtkarbonatische Anteil besteht aus Tonmineralien (Illit, Montmorillonit, Kaolinit) und meist regellos verteilten eckigen Quarz- und untergeordnet Feldspatkörnern im Siltbereich ($< 0,06$ mm). Der Gehalt an siliciklastischem Detritus ist demnach gering, und im ganzen Profil wurden auch keine eigentlichen klastischen Sedimente beobachtet. Ferner sind in den Mikriten stets etwa 5–15% eckige Calcisiltkörner, vermutlich biodetritischen Ursprungs, vorhanden. Im Dünnschliff erkennt man ganze Gastropoden, häufiger jedoch Bruchstücke und meist zerbrochene Einzelklappen von Ostrakoden sowie gelegentlich Knochenreste und Muschelschalentrümmer. Auffallend ist das Fehlen von Charophyten. Reine Mikrite (Seekreiden) sind selten; häufig führen sie kleine Onkoide.

Durch Zunahme der Onkoide gehen die Mikrite in die eigentlichen Onkomikrite über. Diese bestehen aus Onkoiden (Algenknollen) von Millimeter- bis 20 cm Grösse, die sich gegenseitig abstützen («grain-supported») und eine meist beige Kalkmergelmatrix (Seemergel, MÜLLER 1971) aufweisen. Tritt die Matrix stark zurück wie beispielsweise in Schicht 38, so entsteht der (falsche) Aspekt verwachsener Onkoide.

Die äussere Form der Onkoide ist sehr variabel und umfasst kugelige, zylindrische, halbzyklindrische und ovale Formen. Schneidet man die Onkoide entzwei, so zeigt sich, dass die Natur des Nukleus die äussere Form weitgehend bestimmt. Der Kern kugeligere Formen besteht aus einem Sandkorn, Schalenbruchstück oder juvenilen Gastropoden. Die ovalen Formen sind stets eigentliche «Mumien», da ein Gehäuse einer Turmschnecke den Kern bildet (Fig. 4). Meistens ist allerdings, wie ROLLIER (1892, S. 74) bereits bemerkte, nur noch der äussere Abdruck der Schale vorhanden. Bei kugeligen Formen ist das Verhältnis Kruste–Kern hoch, bei ovalen niedriger. Halbzyklindrische Formen entwickeln sich durch Umkrustung von Einzelklappen von *Unio*, wobei die Schale meistens aufgelöst ist. Deren Schalen sind relativ stabil gegen Umlagerung, so dass die Algen vorwiegend auf der Schalenausenseite wachsen, wobei asymmetrische Onkoide entstehen. Zylindrische Formen entwickeln sich häufig um Pflanzenästchen (Fig. 4) und gelegentlich auch um Knochen. Identische morphologische Typen von Süsswässer-onkoiden aus Spanien und Frankreich beschreiben FREYTET & PLAZIAT (1972), die ausserdem auch umkrustete Gerölle erwähnen.

Im Gegensatz zu den frei wachsenden Algenknollen sind festgewachsene Algenmatten (Stromatolithe) sehr selten im Profil von Vermes. Einzig im oberen Teil von Schicht Nr. 41 wurde eine 5 mm mächtige Stromatolithlage auf Mikrit gefunden.

Im Dünnschliff erkennt man die für Onkoide typische Wechsellagerung etwas hellerer Laminae oft mit «schwammiger» Struktur und dunklerer, dichter mikritischer Laminae (Fig. 5A). Die Dicke der Paare schwankt zwischen 0,15 und 1 mm,

wobei die hellere Lage normalerweise wesentlich mächtiger ist. Sie enthält oft grosse Hohlräume («Fenestrae») bis 0.5 mm Breite, welche sich über die ganze Lage oder mehrere Lagen erstrecken. Meistens sind sie leer, gelegentlich jedoch wurden sie mit spätdiagenetischem Calcizement gefüllt (Fig. 5A). Diese grossen Hohlräume entstanden bei der Zersetzung organischen Materials, im allgemeinen von Diatomeen, die zwischen den Filamentbündeln der Blaugrünalge *Phormidium* (s.u.) lebten (Monty, pers. Mitt. 1980, MONTY 1976).

Die Onkoide bestehen aus den calcitisierten Fäden von *Phormidium*, *Schizotrix* und ?*Dichotrix*, d.h. der klassischen Blaugrünalgenassoziation von Süsswasseronkoiden. Sie sind identisch mit den von SCHÄFER & STAPF (1978) aus dem Bodensee beschriebenen und abgebildeten Onkoiden. Die hellen Laminae entstehen hauptsächlich durch in lockerem Abstand wachsende Fäden, sehr ähnlich denjenigen der rezenten *Phormidium encrustatum* (MONTY 1976), während die mikritischen (dunklen) Laminae durch *Schizotrix* gebildet werden, die mit dem Wachstum von *Phormidium* interferieren (Fig. 5A). *Schizotrix* bildet jedoch auch Abfolgen mikritischer Filme. Weniger häufig finden sich in den Onkoiden büschelartige Formen, vermutlich von *Dichotrix*, einer zur Familie der Rivulariaceae gehörenden Blaugrünalge (Fig. 5B).

Während die Rhythmizität des *Phormidium*-Wachstums nach MONTY (1976) eindeutig jahreszeitlich (Sommer-Winter) bedingt ist, bleibt der Grund der rhythmischen *Schizotrix*-Laminae vorläufig unbekannt. Die hellen Lagen entstanden demnach während des Sommers durch verlangsamtes, d.h. in lockeren Abständen verlaufendes Wachstum der *Phormidium*-Bündel.

3.3 Pedologische Phänomene

In Anschliffen von Kalken und Mergelkalken ist zu erkennen, dass durch Riss- und Spaltenbildung eine Brekzierung des Gesteins verursacht wird. Oft findet man in derselben Probe völlig brekzierte Partien neben nur leicht aufgebrochenem Gesteinsverband. Die Tatsache, dass die Komponenten oft noch im Kontakt miteinander sind, zeigt, dass es sich um eine In-situ-Brekzierung handelt. Die grösseren, bis 2 cm weiten und mehr als 10 cm tiefen Spalten sind mit runden und eckigen Komponenten gefüllt, die offenbar über geringe Distanz verfrachtet wurden. Ferner treten millimeter- bis zentimetergrosse, oft von Rissen durchzogene Kalkknollen auf. Im Dünnschliff sind in solchen Proben lineare, oft verästelte und/oder gekrümmte feine Risse feststellbar, die mit etwas gröber kristallinem Mikrit als demjenigen der Grundmasse gefüllt sind. Identische Erscheinungen wurden u.a. von FREYTET (1973, 1975a, b) pedologischen Prozessen zugeschrieben.

In rezenten hydromorphen Böden finden infolge abwechselnder Benetzung und Austrocknung Rissbildung und Brekzierung sowie Remobilisierung von Karbonat und Repräzipitation in Form von Konkretionen unter Bildung knolliger Caliche statt. Die Pflanzenwurzeln tragen mechanisch sowie chemisch durch respirative CO₂-Produktion zu den beschriebenen Prozessen bei. Obschon eigentliche Wurzeln nicht gefunden wurden, lassen rundliche, nachträglich eingefüllte Hohlräume und vereinzelt auftretende *Microcodium* (Schichten Nr. 9, 10, 37, 40) auf die Anwesenheit von Wurzeln schliessen. *Microcodium* wird neuerdings als Ergebnis der Calciti-

sierung von Mycorrhizae, einer symbiontischen Assoziation von Pilzen und der Kortikalzellen von Wurzeln, interpretiert (KLAPPA 1978).

4. Ablagerungsmilieu

Der Fossilbestand lässt keinen Zweifel, dass es sich bei der bearbeiteten Abfolge um eine lakustrische Serie handelt. Das gehäufte Auftreten von Cyanophyceen-Onkoiden in eigentlichen Bänken und in allerdings geringen Mengen in den meisten Mikriten lässt den Schluss zu, dass die ganze Serie in sehr flachem und ruhigem Wasser abgelagert worden ist, in dem vorwiegend Seekreide gebildet wurde. Diese findet sich nun als Mikrit und als Matrix der Onkomikrite. Gelegentliche Stürme sorgten für die Umlagerung der Onkoide, wobei diejenigen mit stabiler Form (z. B. Schale von *Unio* als Kern) kaum umgelagert wurden und sich deshalb zu einseitig konvexen Mumien auswuchsen.

Die rezenten «Schnegglisande» des Bodensees finden sich vom Strand bis in max. 5 m Wassertiefe (SCHÖTTLE & MÜLLER 1968; SCHÄFER & STAPF 1978). Ruhiges Wasser, unterbrochen von vereinzelt Stürmen, und eine niedrige Sedimentationsrate sind die Milieubedingungen, unter denen diese Onkoide entstehen.

Umkrustete Pflanzenstengel und -ästchen deuten auf die Nähe eines Vegetationsgürtels oder einer Vegetationsdecke hin. Dies wird durch das Auftreten zahlreicher waldbewohnender Säugetierarten bestätigt; sie erklärt auch den Mangel detritischer Zufuhren in den See und das damit verbundene geringe Ausmass mechanischer Erosion. Dies wiederum führt zur Annahme, dass die grossregionale Entwässerung vermutlich vorwiegend über ein Karstnetz erfolgte.

Gut ins Bild passen die ziemlich mächtigen Paläoböden, die in mehreren Horizonten entdeckt wurden (Fig. 2). Der untiefe See verlandete mehrmals zumindest teilweise und wahrscheinlich auch ganz. Die während der Emersionsphasen, die sehr lange gedauert haben können, erfolgte Bildung von Böden auf dem Seekreideuntergrund und in den ehemaligen sumpfigen Randgebieten erklärt zwanglos die Vermischung lakustrischer (Mollusken, Ostrakoden, Krabben, Schildkröten) und terrestrischer Faunen (Wald-, Sumpf- und Steppenbiotope, vgl. S. 948), wobei vor allem die meisten Kleinsäugerreste höchstwahrscheinlich in Gewöllen von Raubvögeln zur Ablagerung gelangten.

5. Die Säugetiere (systematischer Teil)

5.1 Vorbemerkungen

Bei den nachfolgenden Beschreibungen wurde das Hauptgewicht auf Säugetierformen gelegt, welche zur biostratigraphischen Einstufung der beiden Faunen dienlich sind. Formen, welche nur wenig zu diesem Zwecke beitragen, wurden weniger detailliert behandelt. Wie bereits erwähnt, werden, von einigen Ausnahmen abgesehen, nur Funde berücksichtigt, von welchen die genaue Herkunft bekannt ist. In Form einer Liste werden die im systematischen Teil nicht erwähnten Stücke mit unsicherer Herkunft aufgeführt (vgl. S. 941).

Tabelle 1: Die biostratigraphische Einstufung der Faunen von Vermes 1 und Vermes 2. Die radiometrischen Fixpunkte sind einer unpublizierten Tabelle von Fahlbusch (1979) entnommen.

NM	Schlüssel-lokalitäten	Vergleichbare Faunen	Vergleichbare Faunen der Schweizer Molasse	Faunen von Vermes	'Mammal Ages'		radiometrische Fixpunkte in Mio. J.
9	Can Llobateres		Charmoille		Vallesien	Obermiozän	10.8
8	Anwil	Markt La Grive L-3 Giggenhausen	Anwil Mammern	Vermes 2	← Hipparion		
7	Steinheim	La Grive L-7, M			Astaracien	Mittelmiozän	13.3
6	Sansan	Neudorf	----- Rümikon Schwamendingen Zeglingen				14.7
5	Las Planas 4 B	Langenmoosen Franzensbad	Grabenhüsli Pulverhüsli	Vermes 1	Orleanien		17.5

Die beschriebenen und abgebildeten Originalstücke befinden sich, sofern nichts anderes erwähnt ist, in der Sammlung des Naturhistorischen Museums Basel und tragen die Sammlungsnummern dieser Institution (Signatur «Vs.»).

Um Vergleiche zu erleichtern, sind durch die ganze Arbeit hindurch nur Zähne der linken Kieferhälfte abgebildet worden. Falls keine linken Zähne zur Verfügung standen, wurden rechte Exemplare spiegelbildlich gezeichnet. Diese Stücke tragen in der Figurenlegende den Vermerk «invers».

Das Messen der Insectivoren-Zähne erfolgte nach der in ENGESSER 1980 (S. 60, 71-72) angegebenen Methode. Für die Terminologie der Zahnteile bei Insectivoren-Zähnen sei ebenfalls auf diese Arbeit verwiesen (S. 60-61); im Fall von Lagomorphen- und Nagetierzähnen auf ENGESSER 1972 (S. 203 und 241).

Für die Alterseinstufung der Faunen finden in dieser Arbeit die neogenen Säugetierzonen (NM = Neogene Mammals) Verwendung. Mit diesen Zonen wurden auch die auf letzteren basierenden «Mammal Ages» (Orléanien, Aragonien, Astaracien usw.) übernommen (vgl. FAHLBUSCH 1976). Im Gegensatz zu älteren säugetierpaläontologischen Arbeiten wird die Miozän-Pliozän-Grenze hier in Anlehnung an die Marinstratigraphie festgelegt (vgl. Tabelle 1). Demnach entspricht das Obermiozän früherer Autoren in dieser Untersuchung dem Mittelmiozän, das untere und mittlere Pliozän («Pontien», «Pannonien») dem Obermiozän.

Ordnung *Marsupialia* ILLIGER 1811

Amphitherium sp.

Material. - 1 M inf. (1,92 × 1,16 mm); 1 Zahnfragment.

Beutelratten sind an Fundstellen des Paläogens in Europa recht häufig, gehören jedoch im Mittelmiozän bereits zu den grossen Seltenheiten. Im höheren Mittelmiozän sind sie in Europa auch ausgestorben.

Von Vermes 1 sind zwei einzelne untere Molaren einer Beutelratte bekannt, welche das für diese Gruppe typische hohe, spitze Trigonid zeigen und ein vom Entoconid deutlich abgetrenntes Hypoconulid.

Die jüngsten Marsupialier finden wir in der Schweiz in den Faunen von Zeglingen BL und Rümikon ZH, welche etwas älter als Sansan (NM 6) sein dürften. Die jüngste aus Mitteleuropa bekannte Form stammt aus Oggenhof in der bayerischen Molasse (vgl. CROCHET 1978). Diese Fauna wird von FAHLBUSCH (1964) aufgrund von *Megacricetodon* altersmässig mit der von La Grive (NM 7) gleichgesetzt.

Ordnung *Insectivora* BOWDICH 1821

Familie *Erinaceidae* BONAPARTE 1838

Unterfamilie *Echinosoricinae* CABRERA 1925

Galerix aff. *exilis* BLAINVILLE 1840 von Vermes 1

Fig. 6 und 7

Material. – Mand. dext. I, C, P₂-M₃; 3 Einzelzähne; 6 Zahnfragmente.

Masse (mm)

Mand.:

P ₂ 1,68 × 0,80	P ⁴ 2,12 × 1,72
P ₃ 1,64 × 0,80	M ² 2,12 × 2,84
P ₄ 2,32 × 1,20 ⁴⁾	M ³ 1,48 × 1,60
M ₁ 2,64 × 1,92 ⁴⁾	
M ₂ 2,52 × 1,76 ⁴⁾	
M ₃ 2,00 × 1,32 ⁴⁾	

Von Vermes 1 ist eine *Galerix*-Form durch ein Mandibelfragment (Sammlung E. Heizmann, Ludwigsburg), 3 Einzelzähne und 6 Zahnfragmente belegt. Auf dem Mandibelfragment ist erkennbar, dass der P₃ etwas kleiner ist als der P₂ (vgl. Fig. 6). Der M² zeigt einen sehr kurzen Metaconulus-Hinterarm, der an der Basis des Metaconus endigt, ohne nach posterolabial zum Metastyl zu ziehen. Diese beiden Merkmale sind charakteristisch für die Art *G. exilis*. Gegenüber *G. exilis* von La Grive (= *Pseudogalerix stehlini* GAILLARD) zeichnet sich die Form von Vermes 1 durch deutlich kleinere Dimensionen aus. Auch gegenüber der Nominalform dieser Art, *G. exilis* von Sansan, erweist sich die Form von Vermes als etwas kleiner (vgl. Diagramm Fig. 7). Die beste Übereinstimmung zeigen die Stücke von Vermes mit der Form von Vieux Collonges. Diese Übereinstimmung betrifft nicht nur die Grösse, sondern auch die Gestalt des P₄. Dieser Zahn zeigt bei der Form von Sansan einen sehr niedrigen Vorderhügel (vgl. ENGESSER 1972, Abb. 4, 2), während er am P₄ von Vermes sowie an zwei von Vieux Collonges vorliegenden Exemplaren deutlich

⁴⁾ Diese Zähne konnten nur approximativ gemessen werden, da die Mandibel zum Teil noch im Sediment steckt.

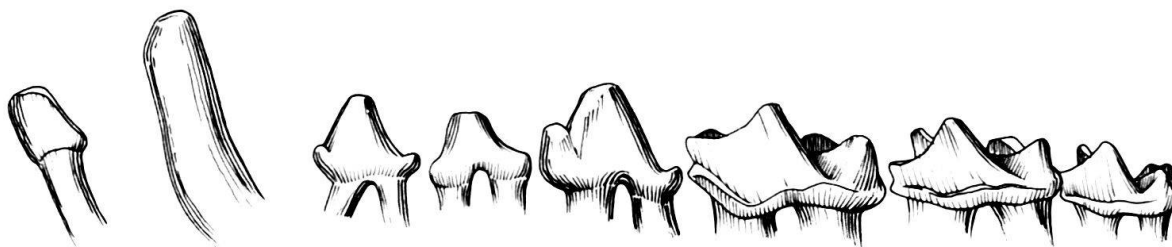


Fig. 6. *Galerix* aff. *exilis* BLAINVILLE 1840 von Vermes 1. Mand. sin. (invers) I. C. P₂-M₃. Samml. E. Heizmann, Ludwigsburg. × 6.

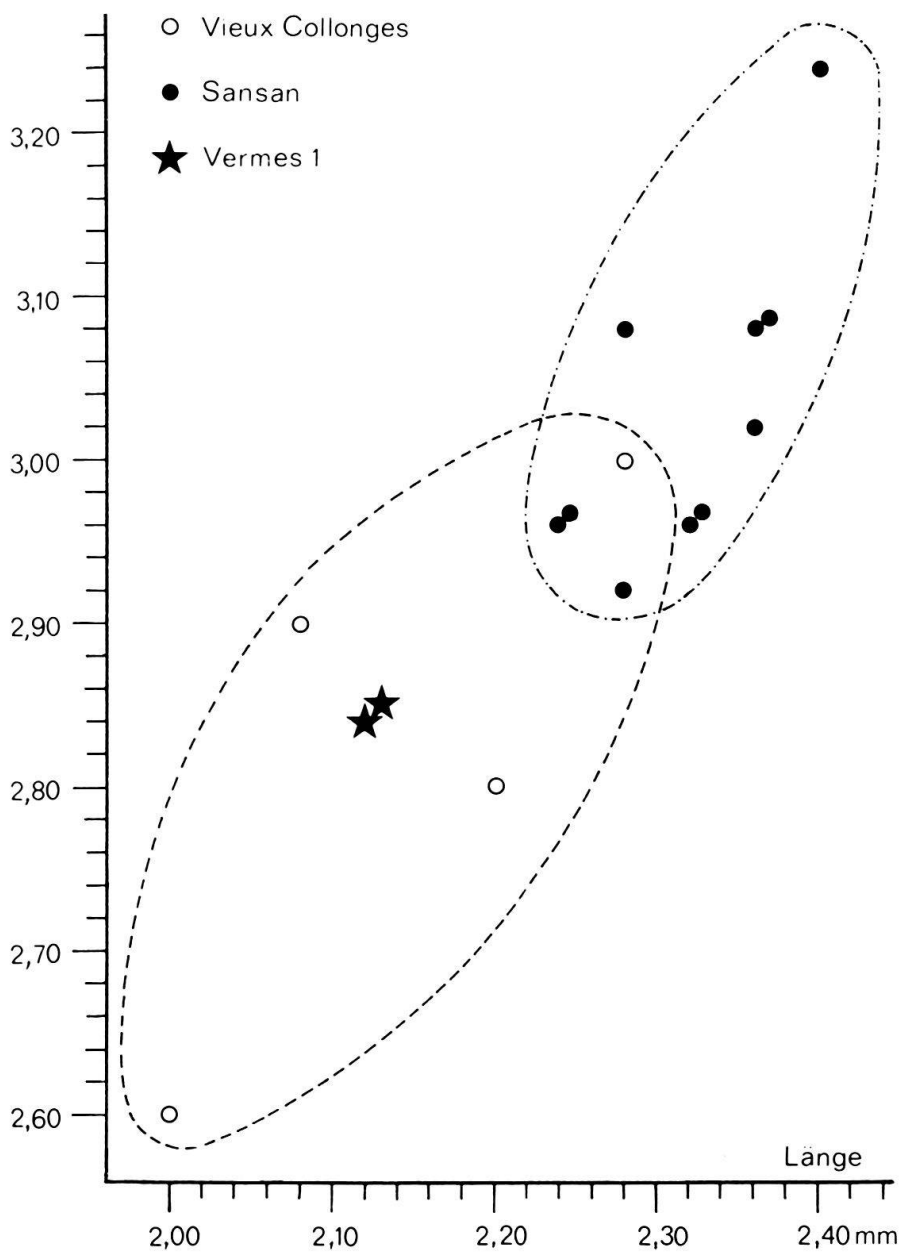


Fig. 7. Längen-Breiten-Diagramm der M² der *Galerix*-Formen von Vermes, Sansan und Vieux Collonges.

höher ausgebildet ist. Ausserdem scheint auch der linguale Nebenhügel bei den Stücken von Vermes und Vieux Collonges weniger vom Haupthügel abgegliedert zu sein, als dies beim P_4 der Form von Sansan zu beobachten ist. In seiner Morphologie steht der P_4 von Vermes dem entsprechenden Zahn von *Galerix socialis* (H. VON MEYER) näher als dem von *G. exilis*.

Galerix sp. von Vermes 2

Material. – Max. sin. M^1 – M^3 ; Mand. sin. M_3 .

Die beiden Kieferfragmente von Vermes 2 stimmen recht gut mit *Galerix* aff. *exilis* von Vermes 1 überein. Leider sind M^1 und M^2 des Maxillarfragmentes stark beschädigt, so dass keine präzisen Masse genommen werden können. Wir scheinen es auch in Vermes 2 mit einer *G. exilis* nahestehenden Form zu tun zu haben, ist doch auch hier der Metaconulus-Hinterarm von M^1 und M^3 sehr kurz.

Aus der Sammlung Bodmer liegt ein M^2 vor, der in Morphologie und Grösse nicht von jenem von *G. aff. exilis* von Vermes 1 zu unterscheiden ist.

Lanthanotherium sp. von Vermes 1

Material. – 1 Zahnfragment.

Nur durch ein Fragment eines M^2 , welches Metaconus, Metaconulus und einen Teil des Hypoconus zeigt, ist *Lanthanotherium* von Vermes 1 belegt. Besonders auffällig an diesem Zahnfragment sind seine kleinen Dimensionen: Seine hintere Breite beträgt 2,68 mm, während sie sich bei *L. sansaniensis* von Sansan um die 3 mm bewegt. Wahrscheinlich gehört das *Lanthanotherium* von Vermes 1 einer neuen Art an, da so eine kleine *Lanthanotherium*-Art erst im Obermiozän (NM9) bekannt ist: *L. sanmigueli* VILLALTA & CRUSAFONT.

Unterfamilie *Erinaceinae* FISCHER VON WALDHEIM 1817

Mioechinus aff. *sansaniensis* (LARTET 1851) von Vermes 2

Fig. 8a

Material. – Vs. 252 Max. dext. P^2 – M^2 ; Vs. 186 Max. sin. P^4 – M^1 ; Vs. 183 Max. dext. P^4 (fragm.); Vs. 187 Mand. sin. M_1 – M_2 (fragm.).

Masse (mm)

P^2 1,64 × 1,14	M^1 3,33 × 4,08
P^3 1,80 × 1,76	3,66 × 4,08
P^4 3,42 × 3,33	M^2 2,75 × 3,83

Die echten Igel sind in Vermes 2 durch eine kleine Art belegt, welche sich am ehesten mit einer Form von La Grive vergleichen lässt, die unter dem Namen «*Mioechinus sansaniensis*» bekannt ist. Wie an anderer Stelle (vgl. ENGESSER 1980, S. 86) gezeigt wurde, ist dieser Artname ungültig, und auch die Zuordnung zum Genus *Mioechinus* BUTLER 1947 ist provisorisch. Es steht jedoch derzeit kein anderer Name zur Verfügung.

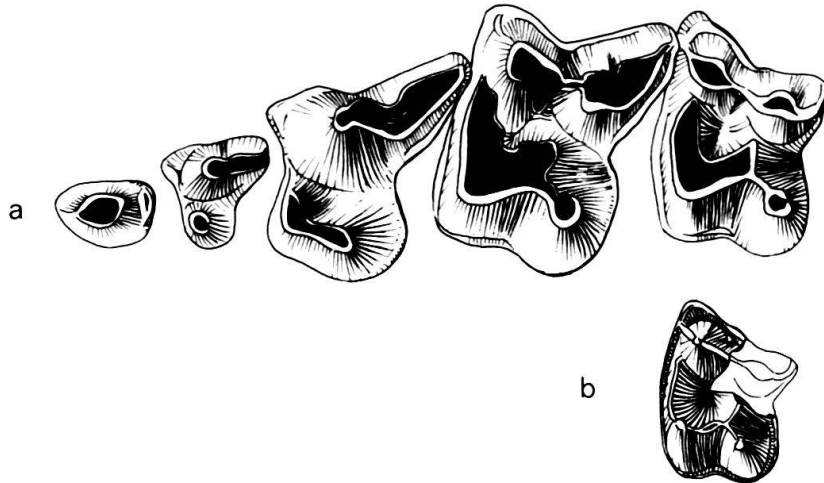


Fig. 8. a = *Mioechinus* aff. *sansaniensis* (LARTET 1851) von Vermes 2. Max. sin. P²-M², Vs. 252 (invers);
b = *Mioechinus* sp. von Vermes 1. Fragment eines M² sin. Vs. 522. Beide Figuren $\times 6$.

Die Gestalt des P⁴ veranlasste HÜRZELER (1939), den Erinaceinen von Vermes 2 als «*Erinaceus* cf. *sansaniensis*» aufzuführen. Wie man sich am Material, das in Lyon aufbewahrt wird, überzeugen kann, unterliegt gerade der P⁴ von «*M. sansaniensis*» aus La Grive beträchtlichen Variationen, und die P⁴ von Vermes bewegen sich durchaus noch im Rahmen dieser Variation. Ausserdem kam 1951 in Vermes 2 ein Maxillarfragment mit P²-M² zum Vorschein (vgl. Fig. 8), welches zeigt, dass auch die beiden vor dem P⁴ gelegenen Prämolaren eine grosse Übereinstimmung mit der Art von La Grive zeigen. Im Unterschied zu dieser Art erweisen sich die Stücke von Vermes 2 im Durchschnitt allerdings als etwas kleiner.

Mioechinus sp. von Vermes 1

Fig. 8b

Material. - 2 Zahnfragmente.

An den Fundstellen von Vermes 1 wurden bisher nur Fragmente von zwei M² eines Erinaceinen gefunden (vgl. Fig. 8b). Nach diesen Fragmenten scheint der Erinaceine von Vermes 1 deutlich kleiner zu sein als jener von Vermes 2.

Familie *Plesiosoricidae* WINGE 1917

Plesiosorex cf. *germanicus* (SEEMANN) von Vermes 1

Material. - 3 Einzelzähne.

Drei Einzelzähne von Vermes 1 sind zweifellos dem Genus *Plesiosorex* zuzuordnen. Es handelt sich dabei um einen P₄ (2,62 \times 1,62 mm), einen P³ (2,36 \times 2,20 mm) und einen M₃ (2,14 \times 1,56 mm). Die Form von Vermes 1 ist mit Sicherheit kleiner als *P. schaffneri* von Anwil (vgl. ENGESSER 1972) und grösser als *P. styricus* von Schönegg und Voitsberg (vgl. THENIUS 1949). Auch im Vergleich mit der relativ gut belegten Form von Rümikon nehmen sich die Zähne von Vermes etwas kleiner aus. Sie dürften in der Grösse in etwa *P. germanicus* von Viehhausen (vgl. SEEMANN 1938) entsprechen. Genauere Vergleiche der beiden Formen sind nicht möglich, da

das Material von Viehhausen verschollen ist und die Abbildungen in der Arbeit von SEEMANN recht dürftig sind.

Auch in der Sammlung Bodmer liegt ein Einzelzahn von *Plesiosorex* – ein M^3 –, der sich jedoch mit der Form von Vermes 1 nicht direkt vergleichen lässt, da von dieser der M^3 nicht bekannt ist. Auch dieses Stück ist etwas kleiner ($2,12 \times 3,36$ mm) als die entsprechenden Exemplare von Rümikon.

Familie *Dimylidae* SCHLOSSER 1887

Plesiodimylus chantrei GAILLARD 1897 von Vermes 1

Material. – 4 Einzelzähne; 6 Zahnfragmente.

Als einziger Vertreter der Familie der Dimylidae ist bis heute *Plesiodimylus* belegt. Bisher wurden an den Fundstellen von Vermes 1 zwei P_4 ($1,40 \times 1,00$ und $1,46 \times 1,00$ mm), ein M_2 ($2,00 \times 1,40$ mm), ein M^2 ($1,96 \times 2,46$ mm) und zahlreiche Zahnfragmente gefunden. Diese Einzelzähne lassen sich von entsprechenden Exemplaren etwa von Anwil BL sowohl morphologisch als auch grössenmässig nicht unterscheiden. Das Fehlen von Unterschieden ist nicht weiter erstaunlich, da *Plesiodimylus chantrei* durch das ganze Mittelmiozän bis ins ältere Obermiozän hinauf quasi unverändert vorkommt.

Familie *Talpidae* GRAY 1825

Talpide gen. et sp. indet. von Vermes 1

Material. – 2 Zahnfragmente.

Nur zwei Fragmente unterer Molaren belegen die Anwesenheit eines Maulwurfs in der Fauna von Vermes 1. Die beiden Fragmente, die schmale, hohe Aussenhügel aufweisen, lassen sich nicht näher bestimmen.

Familie *Soricidae* GRAY 1921

Unterfamilie *Heterosoricinae* VIRET & ZAPFE 1951

Dinosorex zapfei ENGESSER 1975 von Vermes 1

Fig. 9

Material. – Mand. sin. M_1 – M_3 ; 6 Einzelzähne; 5 Zahnfragmente.

Masse (mm)

M_1	$2,92 \times 1,66$	Z^1	$2,16 \times 1,60$
	$2,50 \times 1,40$		
M_2	$2,48 \times 1,64$	M^2	$1,96 \times 2,28$
M_3	$1,60 \times 1,12$	M^3	$1,14 \times 1,36$

1966 wurde im Faunenhorizont von Vermes 1 ein Mandibelfragment mit M_1 – M_3 eines Heterosoricinen gefunden, welches später *Dinosorex zapfei* zugeordnet wurde (vgl. ENGESSER 1972, Abb. 15g und h, und 1975, Tf. 5b). Mittlerweile kamen an den Fundstellen von Vermes 1 noch weitere Einzelzähne dieser grossen Spitz-

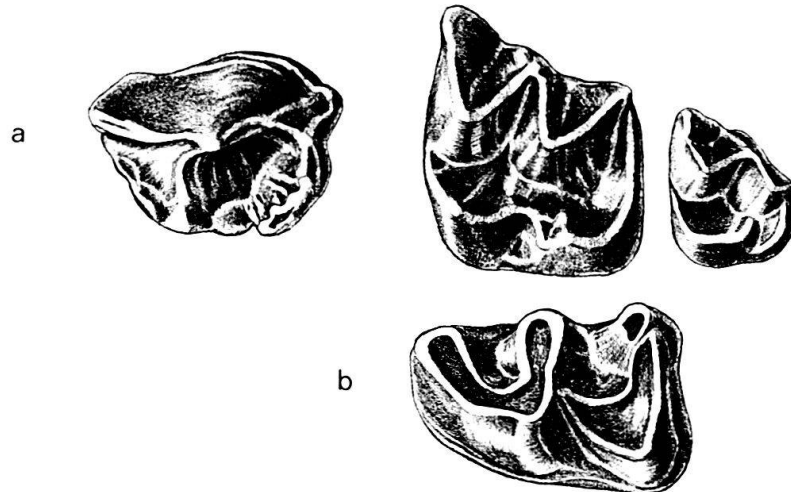


Fig.9. *Dinosorex zapfei* ENGESSER 1975 von Vermes 1.

a = Z¹ sin. Vs. 528, M² sin. Vs. 530 und M³ sin. Vs. 532; b = M₁ sin. (invers) Vs. 523. Alle Figuren × 12.

maus zum Vorschein, welche in Morphologie und Grösse sehr gut mit *D. zapfei* von Neudorf (ČSSR) übereinstimmen. Ein typisches Merkmal dieser Art ist der meist ganz direkte Verlauf des Hypoconid-Hinterarmes an M₁ und M₂ zum Entoconid. Dieses Merkmal lässt sich an drei, z.T. ganz frischen Einzelzähnen im neuen Material von Vermes 1 beobachten. An einem M₁ (Vs. 523, vgl. Fig. 9b) zieht der Hypoconid-Hinterarm allerdings leicht hinter die Spitze des Entoconids. Dieser Zahn ist auch besonders klein (2,50 × 1,40 mm). Weitere charakteristische Merkmale dieser Art, die sich am neuen Material von Vermes 1 erkennen lassen, sind das Fehlen von «entoconid crests» und die schwach entwickelten hinteren Cingula der untern Molaren. *D. zapfei* ist bisher nur von Neudorf und Vermes sicher nachgewiesen.

Von Vermes 2 ist kein Heterosoricine mit Sicherheit belegt. Einzig in der Sammlung Bodmer liegt ein oberer Incisiv eines Heterosoricinen, dessen genauer Fundort nicht bekannt ist und der sich nicht spezifisch bestimmen lässt.

Soricidae incertae sedis

Soricide gen. et sp. indet. von Vermes 1

Material. – Mand. sin. M₂; 1 M sup. (Fragm.).

Seltsamerweise sind die kleinen Soriciden, welche an den meisten Fundstellen des Mittelmiozäns sehr häufig sind, in Vermes 1 nur durch ein Mandibelfragment mit M₁ und ein Fragment eines oberen Molaren, das nicht näher bestimmbar ist, nachgewiesen. Von Vermes 2 sind gar keine kleinen Soriciden bekannt.

Ordnung *Chiroptera* BLUMENBACH 1979

Chiroptera gen. et sp. indet. von Vermes 1

Material. – 3 Zahnfragmente.

An den Fundstellen von Vermes 1 sind bis heute nur drei Zahnfragmente von Fledermäusen gefunden worden: zwei Fragmente von unteren Molaren und eines von einem unteren Canin. Keiner dieser Reste lässt sich näher bestimmen.

Ordnung *Lagomorpha* BRANDT 1855

Familie *Ochotonidae* THOMAS 1897

Prolagus oeningensis (KÖNIG 1825)

Dieser kleine Pfeifhase ist in beiden Faunen von Vermes recht häufig. Morphologisch lassen sich zwischen den Formen von Vermes 1 und 2 keine Unterschiede finden. Dies ist nicht weiter erstaunlich, da *P. oeningensis* durch das ganze mittlere Miozän hindurch vorkommt und in diesem Zeitabschnitt nur geringe Änderungen in der Zahnmorphologie aufweist (vgl. LOPEZ-MARTINEZ 1974, ENGESSER 1972). Grössenmässig scheint sich die Form von Vermes 1 etwas kleiner auszunehmen. Für eine endgültige Aussage in dieser Hinsicht reicht das vorliegende Material jedoch nicht aus.

Lagopsis SCHLOSSER 1884

Wenn auch seltener als *Prolagus*, so ist auch *Lagopsis* in beiden Faunen von Vermes vertreten. Anders als bei ersterer Gattung unterscheiden sich die *Lagopsis*-Formen von Vermes 1 und 2 recht deutlich.

Lagopsis penai (ROYO 1928) von Vermes 1

Fig. 10a-b

Von Vermes 1 liegen nur drei Einzelzähne – 2 P_3 und 1 P^3 – von *Lagopsis* vor. Diese fallen durch ihre kleinen Dimensionen und ihren ursprünglichen Bau auf. Die beiden P_3 sind im hinteren Teil wesentlich schmaler als der entsprechende Zahn von *Lagopsis verus*, und der Vorderpfeiler ist ungegliedert. Besonders das eine Exemplar (Vs. 534, vgl. Fig. 10b) zeigt grosse Übereinstimmung mit dem P_3 von *Lagopsis penai* von Estrepouy und Vieux Collonges. Beim andern P_3 von Vermes 1 (Vs. 533, Fig. 10a) handelt es sich offensichtlich um einen Zahnkeim. Er ist erst geringfügig angekauft, und die Innenpartie des Vorderlobus ist ringförmig isoliert; ein Merkmal, das bei *L. penai* von Estrepouy in 25% der Fälle auftritt (vgl. TOBIEN 1963, S. 24). Betrachtet man den Zahn allerdings von der Unterseite (Fig. 10a, links), so sieht man, dass die isolierte Schmelzinsel in einem späteren Abkautungsstadium mit dem Vorderpfeiler in Verbindung getreten wäre. Besonders auffällig an diesem Zahnkeim sind seine ausserordentlich kleinen Dimensionen ($1,40 \times 1,36$ mm). Weder im Material von Estrepouy noch von Vieux Collonges ist ein so kleines Exemplar zu finden. Angesichts der geringen Stückzahl von dieser Fundstelle ist die Annahme, dass wir es hier mit einem anomalen Zahn zu tun haben, nicht zulässig.

Lagopsis verus (HENSEL 1856) von Vermes 2

Fig. 10e-g

Material. – 2 Mand. P_3 - M_2 ; 1 Mand. P_3 - M_1 ; 1 Mand. P_4 - M_2 ; 1 Max. P^4 - M^2 .

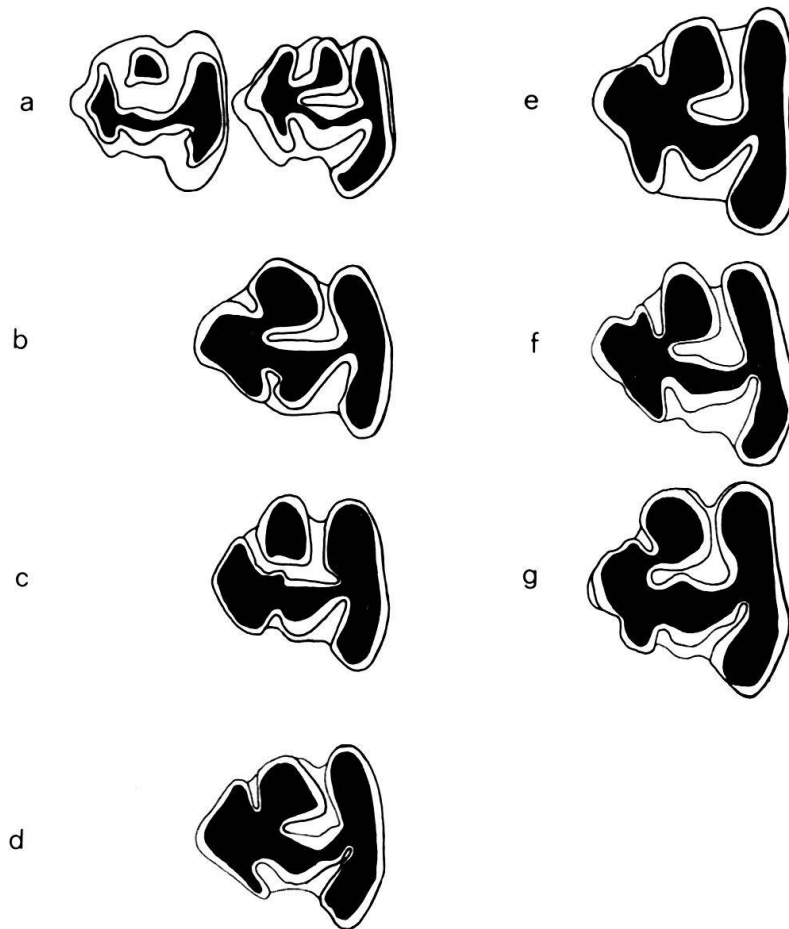


Fig. 10. Vergleich des linken P_3 der *Lagopsis*-Formen von Vermes 1 und 2. Estrepouy und Vieux Collonges.

a = *L. penai* von Vermes 1, Vs. 533 von occlusal (links) und von unten (rechts, invers gezeichnet); b = *L. penai* von Vermes 1, Vs. 534; c = *L. penai* von Estrepouy (NM3), G. B. 714; d = *L. penai* von Vieux Collonges (NM4), V. C. 2545; e-g = *L. verus* von Vermes 2; e = Vs. 190, f = Vs. 188, g = Vs. 248. Alle Figuren $\times 12$.

Im Material von Vermes 2 ist *Lagopsis* durch mehrere Kieferfragmente und zahlreiche Einzelzähne belegt. Schon auf den ersten Blick unterscheiden sich diese Zähne von jenen von Vermes 1 durch ihre grösseren Dimensionen. Der P_3 ist auf der Hinterseite deutlich breiter, wodurch die Kaufläche die Form eines gleichseitigen Dreiecks erhält. Der Vorderpfeiler ist mehr gegliedert als bei der Form von Vermes 1.

Den *Lagopsis*-Zähnen von Vermes 2 vergleichbare Stücke sind von Anwil (NM8) bekannt. Allerdings dürfte die Form von letzterer Fundstelle im Durchschnitt etwas grösser sein. Ausserdem zeigen einige P_3 von Anwil auf der Vorderseite des Vorderkiefers eine Schmelz-Einschnürung (vgl. ENGESSER 1972, Abb. 127), wie sie am Material von Vermes 2 nicht zu beobachten ist. Übereinstimmend mit den P_3 von Anwil besitzen jene von Vermes 2 dagegen eine tief ins Zahninnere einschneidende vordere Innenbucht (vgl. Fig. 10e-g), in einem Ausmass, wie sie vom P_3 ursprünglicherer *Lagopsis*-Formen (etwa von Rümikon, Schwamendingen, Zeglingen) nicht bekannt sind.

Ordnung *Rodentia* BOWDICH 1821Familie *Cricetidae* ROCHEBRUNE 1883

Die Hamster sind die sowohl arten- wie individuenmässig am besten vertretene Nagetierfamilie in Vermes 1 und 2. Sie sind ausserdem im Miozän Europas sehr gut untersucht und machen in diesem Zeitabschnitt auch eine schnelle Entwicklung durch. Aus diesen Gründen sind sie für die Alterseinstufung der Faunen von Vermes entscheidend und werden deshalb hier detaillierter untersucht als andere Gruppen.

Genus *Eumyarion* THALER 1966

Cotimus BLACK 1961 in FAHLBUSCH (1964), ENGESSER (1972), und FEJFAR (1974)

Eumyarion weinfurteri (SCHAUB & ZAPFE 1953) von Vermes 1

Fig. 11-13

1978 *Eumyarion candeloni* BULOT, S. 374, Fig. 1-13.

Material. – 66 Einzelzähne.

Bereits unter den ersten Funden von Vermes 1 befand sich ein M_1 von *Eumyarion* (vgl. ENGESSER 1972, Abb. 111, 8), welcher durch sein ursprüngliches Zahnmuster und seine kleinen Dimensionen vermuten liess, dass wir es an diesem Fundort mit einer älteren Fauna zu tun haben als in Vermes 2. Diese Meinung wurde auch von FEJFAR (1974, S. 143) zum Ausdruck gebracht. Bis heute haben die Fundstellen von Vermes 1 66 Zähne von *Eumyarion* geliefert.

Beschreibung. – Die Mehrzahl der untern Molaren von *E. weinfurteri* zeigt einen relativ einfachen Bau, d. h., die Zähne besitzen wenig Zusatzsporne: Unter 22 M_1 und M_2 fanden sich nur 5, die einen vom Schlusscingulum unabhängigen Hypoconid-Hinterarm entwickelt hatten. An diesen 5 Zähnen ist der Hypoconid-Hinterarm sehr kurz und wenig vom Schlusscingulum abgegliedert. An 16 von den genannten 22 untern Molaren ist ein verdoppelter Mittelsporn (Protoconid-Hinterarm und Mesostylid) zu beobachten; 8 Exemplare besitzen nur einen einfachen Mittelsporn (Protoconid-Hinterarm).

M^1 und M^2 zeigen meist einen rückwärtigen Paraconus-Sporn. Am M^1 ist hinter der Vorderknospe in der Regel nur ein vorderer Quersporn entwickelt. Bei einigen M^1 ist neben dem vorderen Quersporn auch ein schwacher Protoconid-Vorderarm zu erkennen. Das kräftig entwickelte Mesostyl tritt an den beiden vorderen oberen Molaren mit dem Metaconus oder dem Paraconus in Verbindung oder endigt frei. An 4 von 9 M^2 ist, manchmal nur ansatzhaft, eine verdoppelte Vorjochkante zu beobachten, wie sie für *Eumyarion bifidus* (FAHLBUSCH) typisch ist. Einige M^1 zeigen die für diese Art typische zweigeteilte Vorderknospe. An einigen M^2 ist auch – für *Eumyarion* ganz ungewöhnlich – ein linguales Vordercingulum zu beobachten.

Beziehungen. – In der Morphologie ist das Material von *E. weinfurteri* von Vermes 1 sehr inhomogen: Es lassen sich darin Morphotypen finden, welche die Charakteristika der jüngeren *Eumyarion*-Arten – *E. medius*, *E. latior* und *E. bifidus* – bereits vorwegnehmen. Wie bereits erwähnt, gibt es dabei M_1 und M_2 mit einfa-

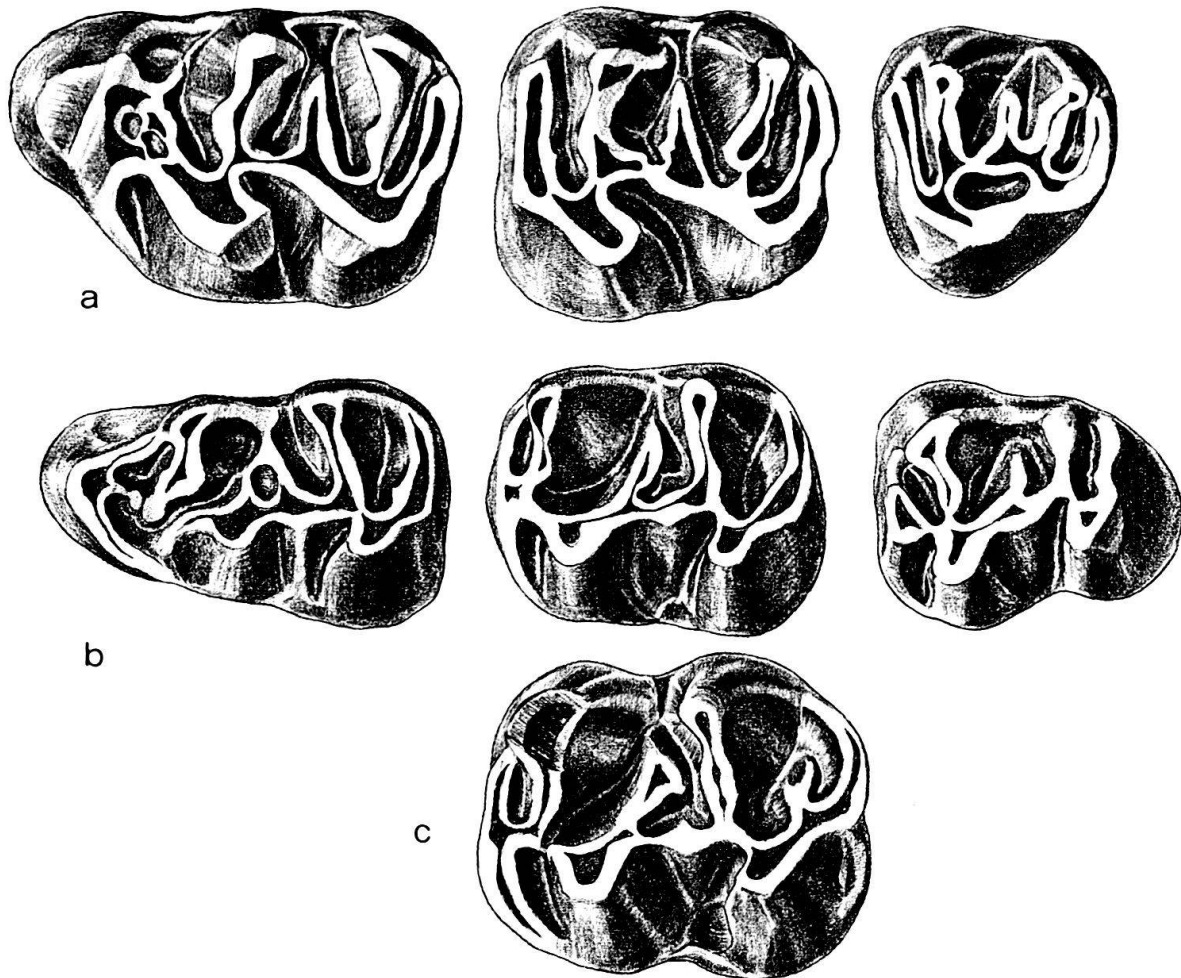


Fig. 11. a = *Eumyarion weinfurteri* (SCHAUB & ZAPFE 1953) von Vermes 1. M¹-M³ sin. (zusammengesetzt) M¹: Vs. 314 (invers), M²: Vs. 327 (invers), M³: Vs. 331 (invers); b = *Eumyarion weinfurteri* (SCHAUB & ZAPFE 1953) von Vermes 1. M₁-M₃ sin. (zusammengesetzt) M₁: Vs. 335 (invers), M₂: Vs. 334, M₃: Vs. 301; c = *Eumyarion latior* (SCHAUB & ZAPFE 1953), wahrscheinlich von Vermes 2 (Samml. Bodmer). M₂ sin. Vs. 337. Alle Figuren × 25.

chem Mittelsporn und ohne Hypoconid-Hinterarm, mit einer Morphologie also, welche für *E. medius* typisch ist. Andererseits finden sich unter den beiden vordern untern Molaren aber auch Exemplare, an welchen ein doppelter Mittelsporn und neben dem Schlusscingulum noch ein Hypoconid-Hinterarm ausgebildet ist: Diese Zähne entsprechen im Zahnbau *E. latior* und *E. bifidus*. Auch bei den M¹ und M² lassen sich Morphotypen der drei jüngeren *Eumyarion*-Arten unterscheiden: M¹ mit nur einem vordern Quersporn hinter einer ungeteilten Vorderknospe, wie für *E. medius* typisch; Exemplare mit vorderem Quersporn und Protoconus-Vorderarm hinter der ungeteilten Vorderknospe, wie für *E. latior* typisch; und schliesslich solche mit geteilter Vorderknospe und sehr langem Protoconus-Vorderarm, wie für *E. bifidus* typisch. Den Morphotyp von letzterer Art verkörpern auch die M² mit doppelter Vorjochkante. Von den genannten drei jüngeren *Eumyarion*-Arten unterscheiden sich die Zähne von Vermes 1 durchwegs durch ihre deutlich kleineren Dimensionen.

Es stellt sich nun natürlich die Frage, ob wir im Material von Vermes 1 nicht drei *Eumyarion*-Arten vertreten haben. Gegen diese Möglichkeit spricht, dass wir

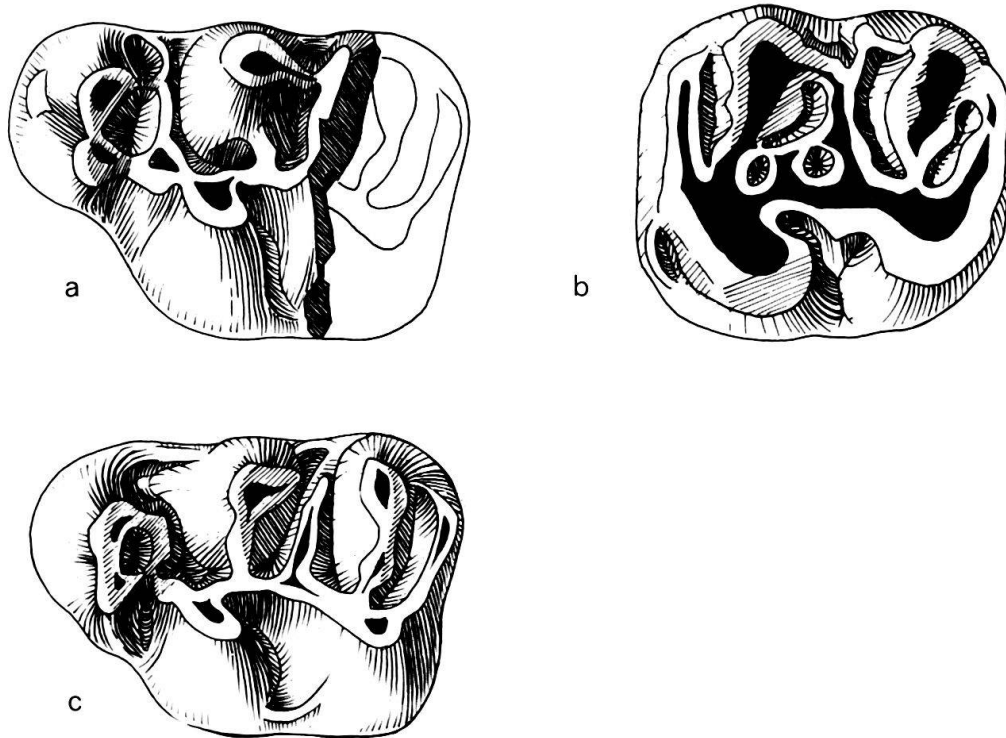


Fig. 12. *Eumyarion weinfurteri* (SCHAUB & ZAPFE 1953) von Vermes 1.

a = M^1 sin. (Fragment), Vs. 308, Morphotyp *E. bifidus*; b = M^2 sin., Vs. 321 (invers), Morphotyp *E. bifidus*; c = M^1 sin., Vs. 306, Morphotyp *E. medius*. Alle Figuren $\times 25$.

zwischen den einzelnen Morphotypen Übergänge vorfinden. Ausserdem lassen sich in den Längen-Breiten-Diagrammen keine verschiedenen Konzentrationen feststellen. Hierfür ist allerdings auch das Material zu klein. Immerhin sind die vier M^2 vom Morphotyp *E. bifidus* die grössten Zähne im Diagramm.

Gegen das Vorhandensein mehrerer Arten scheint auch der Umstand zu sprechen, dass in den Populationen von *E. weinfurteri* aus Dolnice, Ořechov und Franzensbad (alle ČSSR, vgl. FEJFAR 1974) ähnliche Variationen in der Morphologie zu beobachten sind. In der mengenmässigen Verteilung zeigen sich allerdings Unterschiede zwischen der Form von Vermes 1 und jenen aus der Tschechoslowakei: Während an den meisten unteren Molaren der tschechischen Formen ein Hypoconid-Hinterarm in Erscheinung tritt, ist dieses Merkmal bei den M_1 und M_2 von Vermes 1 nur bei 5 von 22 Exemplaren zu beobachten. Auf der andern Seite zeigt die Mehrzahl der M_2 aus der Tschechoslowakei einen einfachen Mittelsporn, während bei den Exemplaren von Vermes 1 der doppelte und der einfache Mittelsporn etwa gleich stark vertreten sind. Während der Protoconid-Hinterarm der M_1 von Vermes fast immer den lingualen Zahnrand erreicht, ist er bei den Exemplaren von Dolnice, Ořechov und Franzensbad durchwegs kürzer. In der Grösse erweist sich die Form aus Vermes im Durchschnitt etwas grösser als jene aus der Tschechoslowakei (vgl. Fig. 13). Hierbei ist allerdings zu beachten, dass in den Diagrammen von FEJFAR (1974, Abb. 23) die Populationen von Dolnice (NM 4) und Franzensbad (NM 5) zusammengefasst sind und deshalb im Durchschnitt etwas älter sind als die Population von Vermes 1.

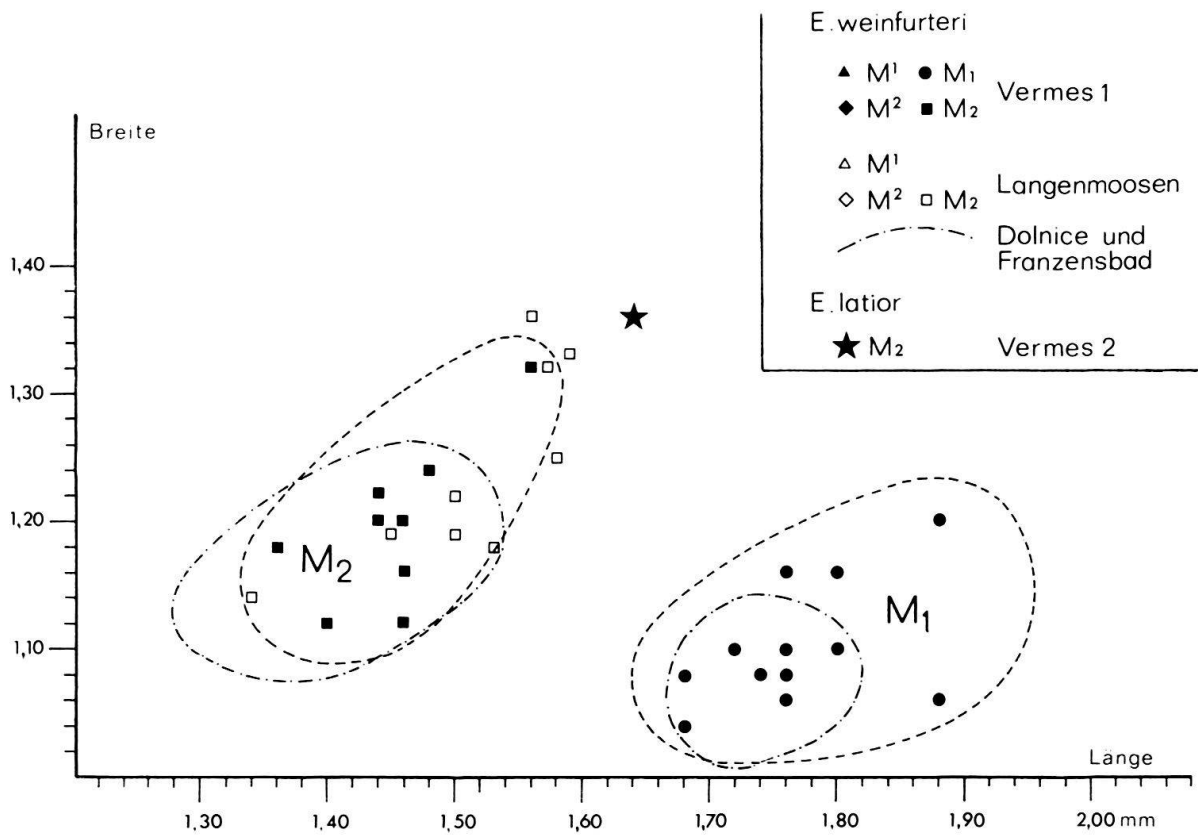
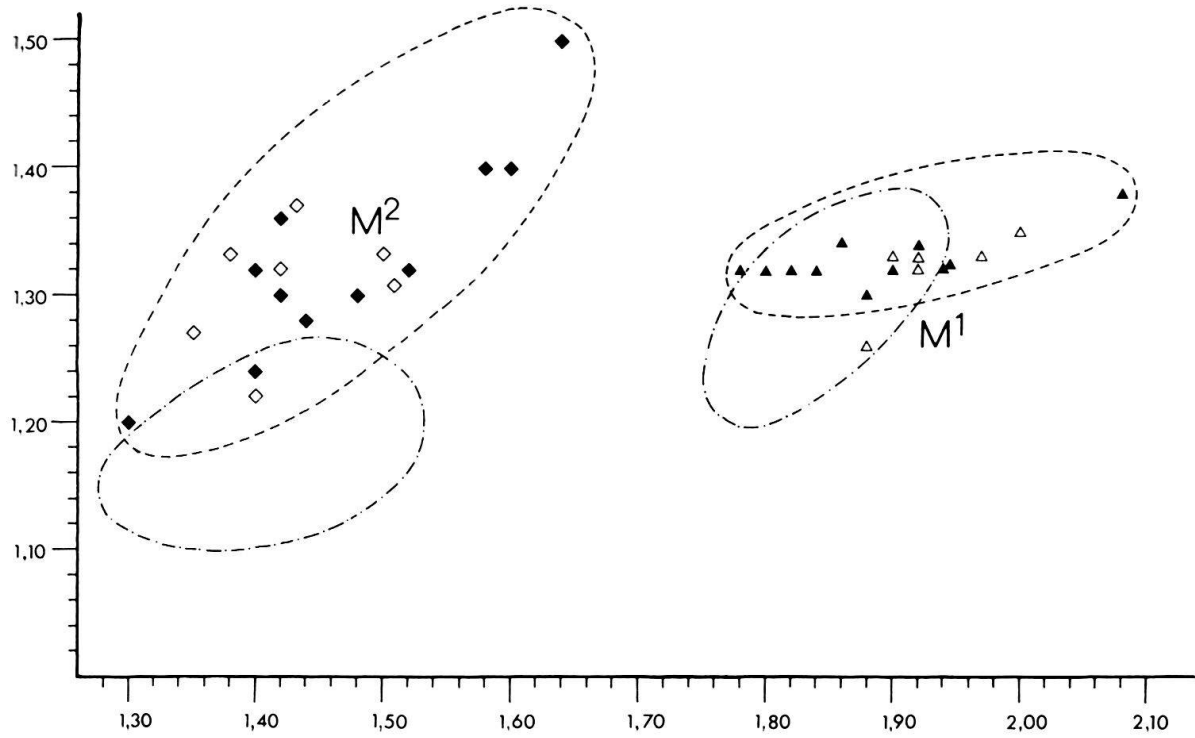


Fig. 13. Längen-Breiten-Diagramme der ersten beiden Molaren von *Eumyarion* von Vermes im Vergleich mit den entsprechenden Zähnen von Langenmoosen (Masse nach FAHLBUSCH 1964) und Dolnice und Franzensbad (Grössenbereich nach FEJFAR 1974).

Besser als mit den Formen von Dolnice und Franzensbad stimmt *E. weinfurteri* von Vermes 1 in der Grösse mit der Form von Langenmoosen überein (von FAHLBUSCH 1964 als «*Cotimus* aff. *medius*» beschrieben; vgl. Fig. 13). Wie bei der Form von Vermes 1 zeigen auch die untern Molaren von Langenmoosen manchmal einen sehr langen Protoconid-Hinterarm.

Gegenüber der *Eumyarion*-Form von Bézian (vgl. BULOT 1978) erweisen sich die Zähne von Vermes 1 im Durchschnitt als etwas grösser. In der Morphologie dagegen zeigen die beiden Formen eine weitgehende Übereinstimmung: Der Protoconid-Hinterarm der untern Molaren ist oftmals sehr lang, und am M² lässt sich bei einigen Exemplaren ein linguales Vordercingulum beobachten. Die Form von Bézian wurde von BULOT (1978) als *E. candeloni* beschrieben. Da es kaum möglich ist, diese Art sicher gegenüber *E. weinfurteri* abzugrenzen, ist es vorteilhaft, sie als ein jüngeres Synonym dieser letzteren Art zu betrachten.

Das *Evolutionniveau* von *E. weinfurteri* von Vermes 1. – Schon durch seine geringe Grösse erweist sich *E. weinfurteri* gegenüber *E. medius* und *E. latior* als primitiver. Auch die Ausbildung eines verdoppelten Mittelsporns und eines freien Hypoconid-Hinterarmes an den untern Molaren von *Eumyarion* kann als Primitivmerkmal gelten. Morphologisch gesehen ist *E. weinfurteri* von Vermes 1 evoluiertes als *E. latior* und *E. cf. latior* (von Anwil). Dieser Umstand darf jedoch nicht dazu verleiten, Vermes 1 deswegen als stratigraphisch höher einzustufen als Neudorf (NM6) oder Anwil (NM8). Denn mit Sicherheit haben wir es mit verschiedenen Entwicklungslinien zu tun. Für die Alterseinstufung von Vermes 1 wichtig ist der Vergleich mit *E. medius*, da diese Art manche gemeinsamen Merkmale mit *E. weinfurteri* von Vermes 1 zeigt. Gegenüber dieser Art ist jene aus dem Schweizer Jura deutlich kleiner. Ausserdem zeigt letztere gelegentlich noch Primitivmerkmale – wie den freien Hypoconid-Hinterarm und den verdoppelten Mittelsporn an den unteren Molaren –, welche bei der Art von Sansan kaum mehr zu beobachten sind.

E. medius ist auch von Rümikon ZH, Schwamendingen ZH und Zeglingen BL belegt (= *E. helveticum* SCHAUB). Das Vorkommen von *E. weinfurteri* in Vermes 1 bietet somit einen Hinweis dafür, dass diese Fauna älter ist als die der genannten drei Fundstellen.

Neben Vermes ist *E. weinfurteri* bisher nur von zwei Fundorten in der Schweiz bekannt: von Werthenstein-Grabenhüsli (südöstlich Wolhusen LU; vgl. VON SALIS 1967, S. 36) und von Pulverhüsli-Glashüttli im Entlebuch (LU; vgl. MATTER 1964, S. 334). Das Material von beiden Fundorten ist sehr gering (zwei bzw. ein Zahn); es passt jedoch in Morphologie und Grösse sehr gut zur Form von Vermes 1, weshalb ein ähnliches Alter der drei Faunen angenommen werden kann.

Eumyarion latior (SCHAUB & ZAPFE 1953)

Fig. 11c, 13

Die Sammlung Bodmer enthält einen M₂ von *Eumyarion*, der in bezug auf Morphologie und Grösse von *E. weinfurteri* deutlich verschieden ist. Dieser Molar besitzt einen deutlichen, vom Schlusscingulum stark abgegliederten Hypoconid-Hinterarm, wie er an den unteren Molaren von Vermes 1 kaum zu beobachten ist. Auch der frei endigende Protoconid-Hinterarm ist stark entwickelt; vom Mesosty-

lidsporn ist jedoch nur ein kleiner Ansatz zu sehen. Der Zahn ist auch ein gutes Stück grösser als sämtliche M_2 von Vermes 1 (vgl. Fig. 13). Wie bei den meisten Stücken aus der Sammlung Bodmer ist auch bei diesem der genaue Fundpunkt im Profil nicht bekannt. Da dieser Zahn jedoch zu einer Art gehört, welche im Faunenhorizont von Vermes 1 nicht gefunden wurde und zweifellos als jünger einzustufen ist als die Form von Vermes 1, scheint er erwähnenswert, liefert dieses Stück doch einen weiteren Hinweis dafür, dass wir es im Profil von Vermes mit zwei verschieden-altrigen Faunen zu tun haben. Sehr wahrscheinlich stammt der M_2 von Vermes 2, jedenfalls würde er sehr gut ins Gesamtbild dieser Fauna passen. Ausserdem hat W. Bodmer nachweislich in diesem Niveau gesammelt. Seinem Evolutionsgrad nach ist dieses Einzelstück sehr wohl mit der Form von Anwil (*E. cf. latior*) zu vergleichen.

Genus *Megacricetodon* FAHLBUSCH 1964

Das Genus *Megacricetodon* ist in den Faunen von Vermes insofern von grosser Bedeutung, als die beiden häufigsten Säugetierformen von Vermes 1 und 2 in diese Gattung gehören. Wichtig ist *Megacricetodon* auch für die Alterseinstufung der beiden Formen, repräsentieren doch die Formen von Vermes 1 und 2 zwei verschiedene Entwicklungsstadien innerhalb einer Entwicklungslinie oder -gruppe. Für die Altersbestimmung von Vermes 2 ist *Megacricetodon* ausschlaggebend, da diese Gattung das fortschrittlichste Element der gesamten Fauna darstellt.

Megacricetodon bavaricus FAHLBUSCH 1964 von Vermes 1

Fig. 14-16

Material. - 3 Einzelzähne.

Drei Einzelzähne, die mit ihren geringern Dimensionen im Diagramm deutlich ausserhalb des Streuungsfeldes der übrigen *Megacricetodon*-Zähne von Vermes 1 liegen, sind *Megacricetodon bavaricus* zuzuordnen. Ausser dem Grössenunterschied lassen sich kaum Unterschiede zu den übrigen *Megacricetodon*-Zähnen von Vermes 1 finden. Bei der Zuordnung der drei Molaren - zwei M_1 und einem M^1 - haben die Dimensionen den Ausschlag gegeben, die vorzüglich in den Grössenbereich von *M. bavaricus* aus der bayerischen Molasse passen (vgl. Fig. 15). Auch in der Morphologie ist die Übereinstimmung mit der Art aus Bayern überzeugend (vgl. Fig. 14).

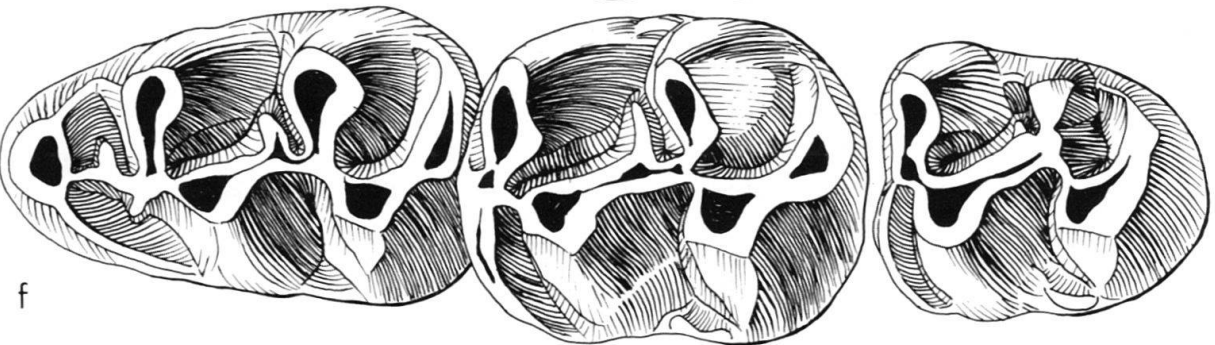
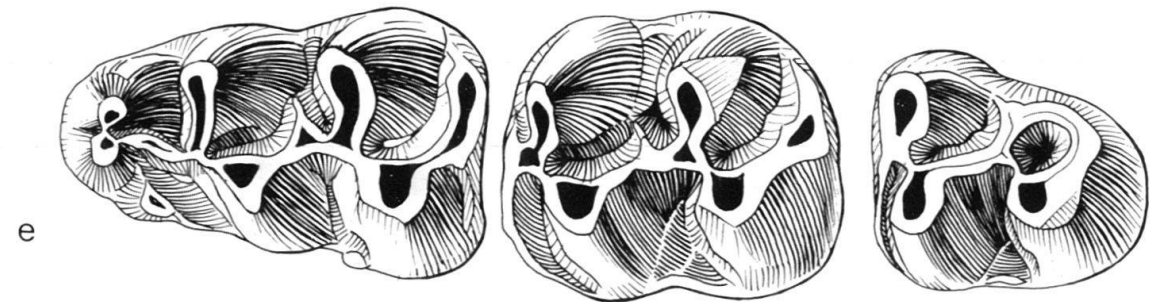
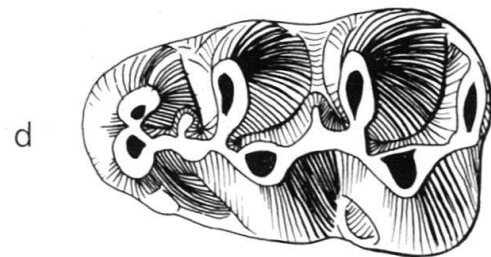
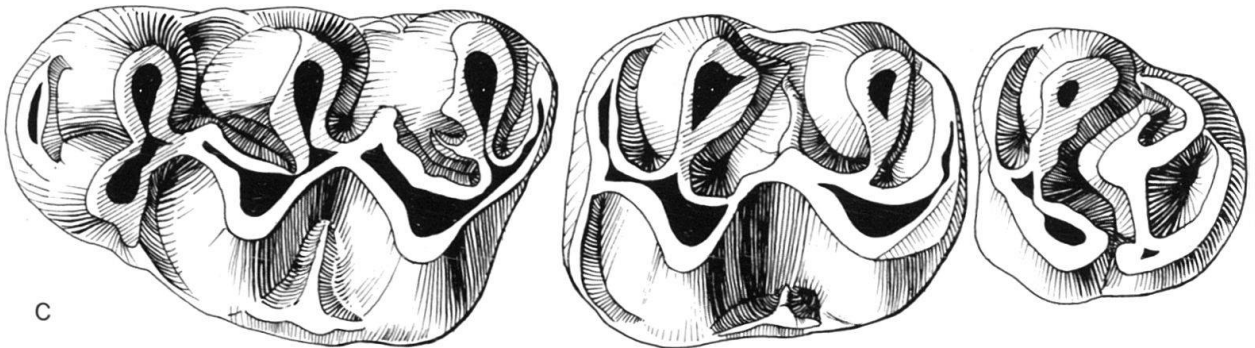
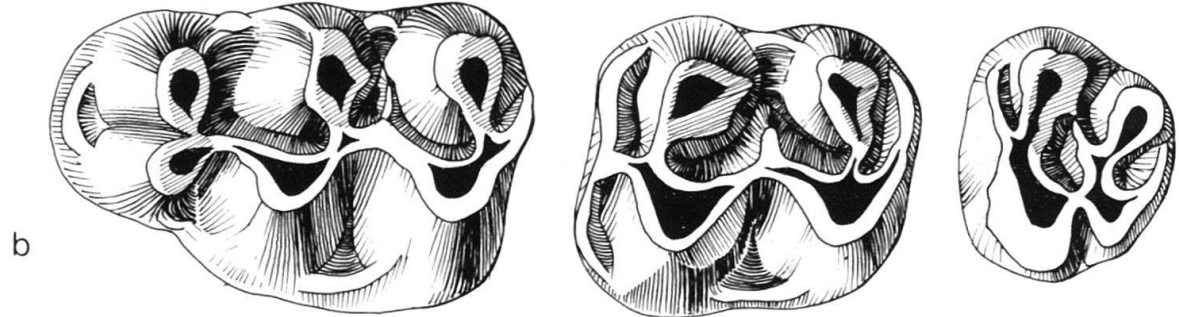
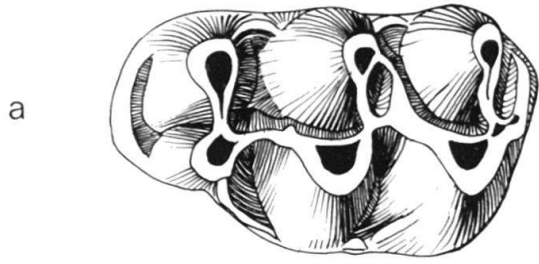
Das Vorkommen von *M. bavaricus* an den Fundstellen von Vermes 1 ist ebenfalls ein Hinweis auf das relativ hohe Alter dieser Fauna; ist diese Art doch bisher nur aus dem oberen Orléanien (NM 5) sicher belegt.

Megacricetodon aff. *bavaricus* FAHLBUSCH 1964 von Vermes 1

Fig. 14-16

Material. - 123 Einzelzähne.

Von der weiter oben beschriebenen *Megacricetodon*-Form unterscheidet sich diese durch die grösseren Dimensionen. Die Vorderknope des M_1 ist in frischem Zustand fast immer ganz leicht zweigeteilt. Mit der Abkautung des Zahnes ver-



schwindet diese Teilung schon sehr bald. In der Gestalt der Vorderknospe des M_1 liegt der gewichtigste Unterschied zu *M. gregarius*. Bei dieser Art ist die Vorderknospe des M_1 in zwei selbständige Hügel gespalten, welche auch in einem fortgeschrittenen Abkautungsstadium nicht verschmelzen. Das Mesolophid von M_1 und M_2 von der Form von Vermes 1 ist meist sehr kurz oder fehlt vollständig. Der Mesoloph von M^1 und M^2 ist meistens halblang, und häufig ist an diesen Molaren ein rückwärtiger Paraconus-Sporn ausgebildet. Die hinterste Aussensynklinale des M^1 ist durchwegs deutlich entwickelt.

Diskussion. – In Morphologie und Grösse stimmen diese *Megacricetodon*-Zähne sehr gut mit Materialien überein, die FAHLBUSCH (1964) als *M. aff. bavaricus* beschrieben hatte. Diese Materialien, die zur Hauptsache von den Fundstellen Rosshaupten, Jettingen und Oggenhof stammen, zeigen eine beträchtliche Grössenvariation (vgl. FAHLBUSCH 1964, Abb. 47): Von Rosshaupten stammt die kleinste Form, von Oggenhof die grösste, und jene von Jettingen befindet sich grössenmässig in der Mitte. Fahlbusch sieht in der unterschiedlichen Grösse von *Megacricetodon* ein Indiz für das verschiedene Alter der Faunen, und so stuft er denn Rosshaupten als die älteste, Jettingen als etwas jünger und Oggenhof als die jüngste dieser Faunen ein.

Demnach ist die Fauna von Rosshaupten etwas jünger als die von Sansan (NM 6); jene von Jettingen kommt zwischen die von Sansan und La Grive zu liegen (NM 6/7), und die Fauna von Oggenhof ist altersmässig mit jener von La Grive gleichgesetzt (NM 7).

Megacricetodon aff. bavaricus von Vermes 1 zeigt in der Grösse eine umfangreichere Variationsbreite als die drei Formen aus Bayern: Im Längen-Breiten-Diagramm erstreckt sich das Verbreitungsfeld der Form von Vermes fast über den ganzen Bereich der drei bayerischen Formen. Einzig die grösseren Exemplare von Oggenhof und die kleinsten von Rosshaupten liegen ausserhalb des Bereiches von *Megacricetodon* aus Vermes 1. Stützte man sich bei der Alterseinstufung von Vermes 1 ausschliesslich auf *M. aff. bavaricus*, so müsste man diese Fauna ungefähr mit jener von Jettingen gleichsetzen, d. h., Vermes 1 käme in den Grenzbereich der Zonen NM 6 und 7 zu liegen. Wie weiter unten noch gezeigt wird, ergäbe sich bei einer solchen Einstufung ein grosser Widerspruch zum Rest der Fauna, welche ein wesentlich altertümlicheres Gepräge aufweist. Zudem scheint es bei der Eintönigkeit der Zahnmorphologie von *Megacricetodon* keineswegs gewiss, ob wir es bei den Formen aus Bayern und jener von Vermes 2 wirklich mit derselben Entwicklungslinie zu tun haben.

Fig. 14. Vergleich der verschiedenen Formen von *Megacricetodon* von Vermes 1 und 2.

a = *M. bavaricus* FAHLBUSCH 1964 von Vermes 1, M^1 sin. (invers) Vs. 340; b = *M. aff. bavaricus* FAHLBUSCH 1964 von Vermes 1, M^1 – M^3 (zusammengesetzt), M^1 : Vs. 348, M^2 : Vs. 439, M^3 : Vs. 460. c = *M. germanicus* AGUILAR 1980 von Vermes 2. Max. sin. M^1 – M^3 , Vs. 122; d = *M. bavaricus* FAHLBUSCH 1964 von Vermes 1, M_1 sin. (invers), Vs. 338; e = *M. aff. bavaricus* FAHLBUSCH 1964 von Vermes 1, M_1 – M_3 (zusammengesetzt), M_1 : Vs. 375, M_2 : Vs. 396, M_3 : Vs. 414; f = *M. germanicus* AGUILAR 1980 von Vermes 2. Mand. sin. M_1 – M_3 , Vs. 184. Alle Figuren $\times 25$.

Megacricetodon germanicus AGUILAR 1980 von Vermes 2

Fig. 14-16

1964 *Democricetodon (Megacricetodon) gregarius* aff. *bavaricus* FAHLBUSCH, S. 59, Fig. 41-46.

1972 *Megacricetodon gregarius* (SCHAUB 1925), ENGESSER (1972), S. 251, Abb. 97.

1979 *Megacricetodon* aff. *bavaricus* FAHLBUSCH, AGUILAR & CLAUZON, S. 329, Pl. 1, Fig. 1-3.

Material. - 8 Mand. M₁-M₃; 3 Mand. M₁-M₂; 3 Mand. M₂-M₃; 2 Max. M¹-M³; 1 Max. M¹-M²; 34 Einzelzähne.

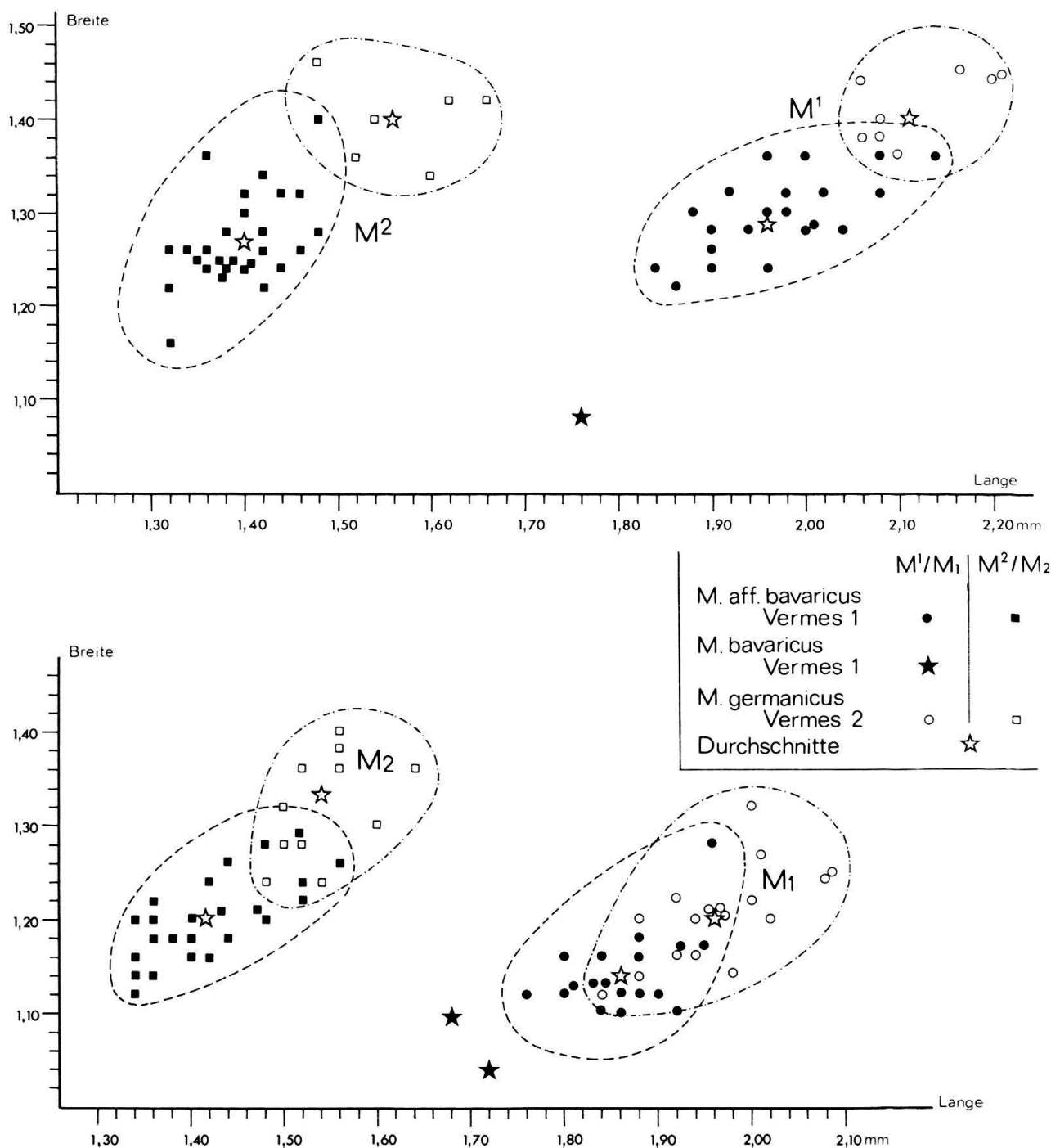


Fig. 15. Längen-Breiten-Diagramme der vorderen beiden Molaren der verschiedenen *Megacricetodon*-Formen von Vermes 1 und 2.

Beschreibung. – Der M_1 besitzt eine sehr schmale Vorderknope, welche meist keine Teilung zeigt. Nur an einigen wenigen Exemplaren ist eine leichte Spaltung zu beobachten. Das Mesolophid ist kurz und schräg nach vorn gerichtet; es kann aber auch ganz fehlen. Die Aussenbucht ist nahezu symmetrisch.

Der M_2 zeigt ein kräftig entwickeltes labiales Vordercingulum, während der linguale Teil schwächer ausgebildet ist. Das Mesolophid ist ebenfalls kurz. Das Schlusscingulum ist gegen das Hypoconid zu verdickt. Die Aussenbucht ist nach hinten gerichtet.

Der M_3 ist gegenüber dem M_2 stark reduziert. Sein Entoconid ist nur noch rudimentär vorhanden. Ein Mesolophid fehlt meist, und die Aussenbucht ist stark nach hinten gerichtet.

Der M^1 besitzt eine sehr stark zweigeteilte Vorderknope, auf deren Vorderseite ein terrassenartiger Absatz zu beobachten ist. Der Mesoloph ist meist lang, erreicht jedoch nie den lingualen Zahnrand. Der Paraconus ist durch eine «neue» Vorjochkante (vgl. SCHAUB 1925) mit dem Längsgrat verbunden, jedoch ist an den meisten Exemplaren ein Ansatz zu einer «alten» Vorjochkante zu beobachten. Nur bei wenigen Exemplaren ist ein kräftiger rückwärtiger Paraconus-Sporn entwickelt. Die Nachjochkante mündet nach hinten ins Schlusscingulum, aber immer so weit lingual, dass noch eine wohlausgebildete hinterste Aussensynklinale vorhanden ist.

Der M^2 zeigt eine «alte» Vorjochkante. Die Nachjochkante verläuft meist nach hinten zum Schlusscingulum. Es gibt jedoch auch Exemplare, bei welchen sie in den Hypoconus-Vorderarm mündet. Beide Verbindungen kommen auch zusammen vor. Mit dem Mesoloph und dem rückwärtigen Paraconus-Sporn verhält es sich wie am

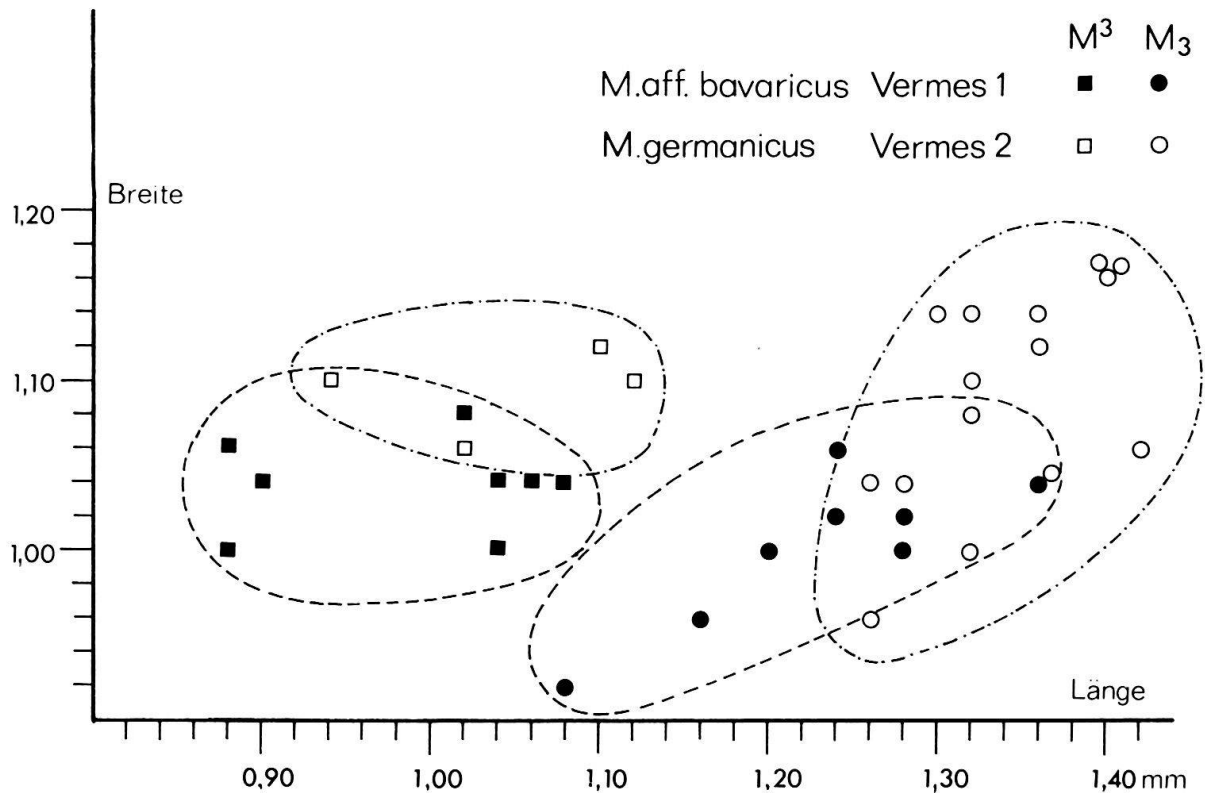


Fig. 16. Längen-Breiten-Diagramm der M_3 von *Megacricetodon* aff. *bavaricus* von Vermes 1 und *M. germanicus* von Vermes 2.

M¹. Wie am M¹, so ist auch am M² gelegentlich ein innerer Quersporn in der Innenbucht zu beobachten.

Der M³ ist sehr klein und fast so lang wie breit. Der Metaconus ist fast ganz verschwunden, der Hypoconus ist ebenfalls reduziert. Das Vordercingulum ist nur auf der Labialseite ausgebildet.

Diskussion. – Seinem Bau nach ist *M. germanicus* bestimmt als primitiver einzustufen als *M. gregarius*. Dies äussert sich vor allem in der meist ungeteilten Vorderknospe des M₁, im relativ häufigen Auftreten eines Ansatzes der «alten» Vorjochkante am M¹ und in der durchwegs gross angelegten hintersten Labialsynklinale des M¹. Andererseits ist *M. germanicus* im Durchschnitt etwas grösser als *M. gregarius*. Dies hat für die Alterseinstufung allerdings wenig Bedeutung, da die beiden Arten wohl verschiedenen Entwicklungslinien angehören. JULLIEN, GUÉRIN, HUGUENEY & MEIN (1979) führen das Vorkommen von zwei verschiedenen Entwicklungslinien auf den Meeresarm zurück, welcher im Mittelmiozän das Rhonetal erfüllte und für Kleinsäuger eine Barriere bildete. Die Fundstellen Vermes und Anwil, jene in der bayerischen Molasse und Collet-Redon (Südfrankreich), die *M. germanicus* geliefert haben, befanden sich demnach auf der östlichen Seite dieses Meeresarmes, während La Grive mit *M. gregarius* auf der Westseite lag.

Rein morphologisch gesehen ist es durchaus denkbar, dass sich *M. germanicus* aus *M. aff. bavaricus* (z. B. von Vermes 1) und diese Form wiederum aus *M. bavaricus* entwickelt hat. Von der Morphologie her ist einer solchen Ableitung nichts entgegenzuhalten, vor allem auch nicht, weil die Übergänge zwischen den einzelnen Formen fliessend sind. So könnte man denn die grössere *Megacricetodon*-Form von Vermes 1 genausogut *M. aff. germanicus* nennen anstatt *M. aff. bavaricus*. Der letzteren Möglichkeit wurde der Vorzug gegeben, da zwischen den *Megacricetodon*-Formen von Vermes 1 und 2, abgesehen von dem Grössenunterschied, auch einige morphologische Unterschiede zu beobachten sind: So zeigt der M₁ der grösseren Form von Vermes 1 weit häufiger eine leicht gespaltene Vorderknospe als jener von *M. germanicus*. Und ein Ansatz für eine «alte» Vorjochkante ist an den M¹ von Vermes 1 seltener zu erkennen. Um bezüglich dieser Unterschiede sicherzugehen, bedürfte es allerdings eines grösseren Materials, als es heute von beiden Fundhorizonten zur Verfügung steht. Der Grössenunterschied zwischen den beiden Formen ist jedoch recht bedeutend und lässt sich auch metrisch gut erfassen (vgl. Fig. 15, 16).

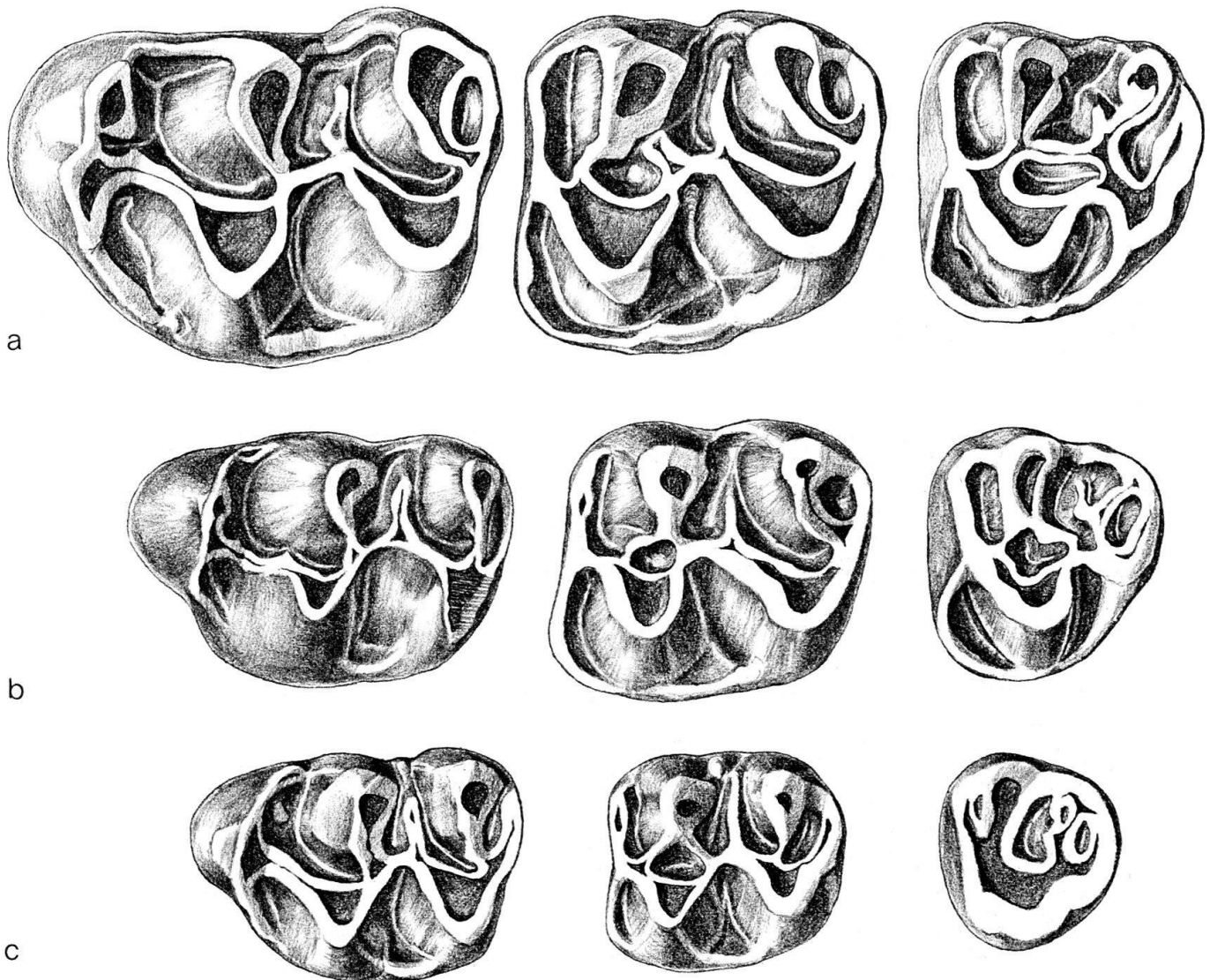
Wie bereits erwähnt, kommt *M. germanicus* bei der Altersbestimmung der Fauna von Vermes 2 eine zentrale Bedeutung zu. Diese Art ist bisher nur von Fundstellen bekannt, die allgemein ins oberste Mittelmiozän eingestuft werden (NM 7 oder 8): Anwil, Collet-Redon, Oggenhof. Sehr aufschlussreich für die Altersfrage ist hierbei ein Vergleich mit *M. germanicus* von Anwil (vgl. ENGESSER 1972), der Typlokalität dieser Art. Diese Fundstelle wurde als «Schlüssellokalität» (reference locality) der Säugetierzone NM 8 ausgewählt (vgl. FAHLBUSCH 1976). Gegenüber der Form von Anwil erweist sich jene von Vermes 2 als etwas grösser. Ungefähr gleiche Dimensionen wie die Population von Vermes 2 zeigt auch jene von Collet-Redon, einer Fundstelle, die ebenfalls in NM 8 eingestuft wird (vgl. JULLIEN et al. 1979). Aufgrund von *M. germanicus* müsste demnach die Fauna von Vermes 2 ebenfalls in NM 8 eingestuft werden.

Genus *Democricetodon* FAHLBUSCH 1964*Democricetodon gracilis* FAHLBUSCH 1964 von Vermes 1

Fig. 17c, 19b

Material. – 1 Mand. sin. M_1 – M_3 , 10 Einzelzähne.

Diese sehr kleine Art von *Democricetodon* ist in der Fauna von Vermes 1 recht selten. Neben den kleinen Dimensionen ist diese Art gekennzeichnet durch die kurze, schmale Vorderknospe des M_1 , das kurze Mesolophid von M_1 und M_2 und den langen Mesoloph von M^1 und M^2 . Das Zahnmaterial von Vermes 1 stimmt morphologisch sehr gut mit den Stücken aus der bayerischen Molasse überein, von wo *D. gracilis* zuerst auch beschrieben worden ist (FAHLBUSCH 1964). Grössenmässig

Fig. 17. Vergleich der Oberkiefermolaren der verschiedenen *Democricetodon*-Arten von Vermes.

a = *D. cf. freisingensis* FAHLBUSCH 1964 von Vermes 2, Max. sin. M^1 – M^3 (M^1 invers), Vs. 468, ehemals Samml. Bodmer; b = *D. mutilus* FAHLBUSCH 1964 von Vermes 1, M^1 – M^3 (zusammengesetzt), M^1 : Vs. 470 (invers), M^2 : Vs. 494, M^3 : Vs. 502 (invers); c = *D. gracilis* FAHLBUSCH 1964 von Vermes 1, M^1 – M^3 (zusammengesetzt), M^1 : Vs. 510 (invers), M^2 : Vs. 512, M^3 : Vs. 514. Alle Figuren $\times 25$.

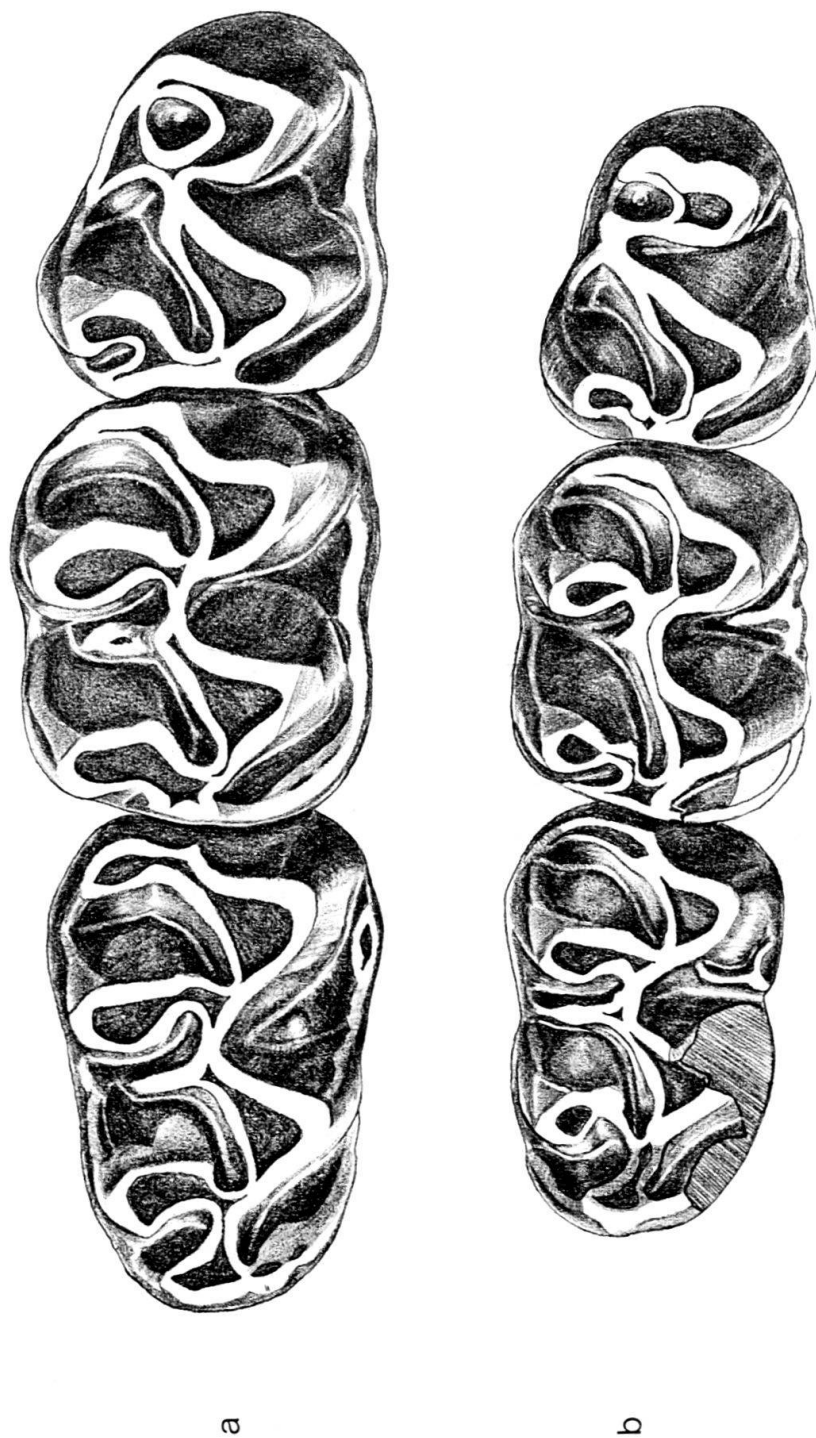


Fig. 18. Die Unterkiefermolaren der beiden *Democricetodon*-Arten von Vermes 2.
 a = *D. cf. freisingensis* FAHLBUSCH 1964 von Vermes 2, Mand. sin. M_1-M_3 , Vs. 469, Samml. Bodmer;
 b = *D. cf. mutilus* FAHLBUSCH 1964 von Vermes 2, Mand. sin. M_1-M_3 , Vs. 256, Beide Figuren $\times 25$.

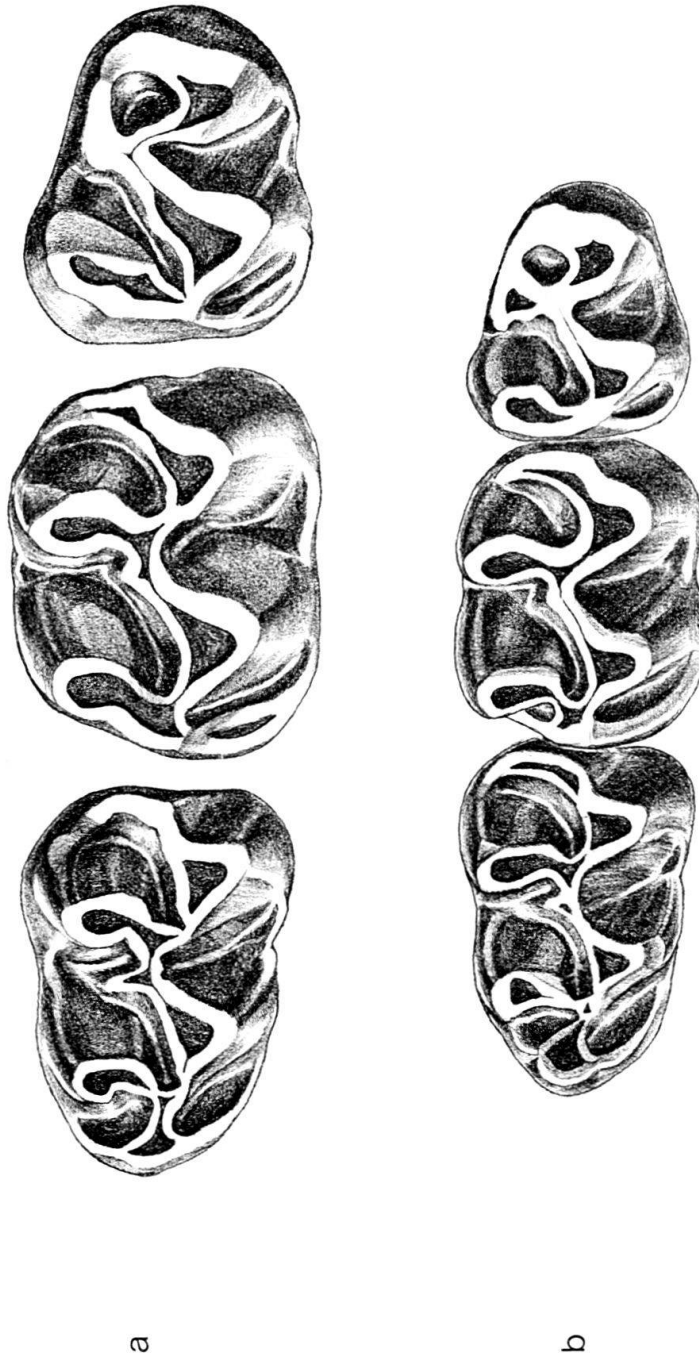


Fig. 19. Die Unterkiefermolaren der beiden *Democricetodon*-Arten von Vermes I.
 a = *D. mutilus* FAHLBUSCH 1964 von Vermes I, Mand. sin. M_1 - M_3 (zusammengesetzt), M_1 : Vs. 482 (invers), M_2 : Vs. 485 (invers), M_3 : Vs. 487 (invers); b = *D. gracilis* FAHLBUSCH 1964 von Vermes I, Mand. sin. M_1 - M_3 , V3, Samml. B. Engesser. Beide Figuren $\times 25$.

liegen die Stücke von Vermes 1 im oberen Teil des Grössenbereiches der bayerischen Formen.

Masse (mm)

M ¹	1.56 × 1.06	M ₁	1.42 × 1.04
	1.58 × 1.10		1.44 × 0.96
M ²	1.14 × 1.02	M ₂	1.24 × 1.04
	1.20 × 1.08		1.34 × 1.12
M ³	0.86 × 0.92	M ₃	1.04 × 0.92

D. gracilis hat eine relativ grosse stratigraphische Verbreitung: Diese Art ist von NM 5–7 bekannt (Langenmoosen bis Oggenhof). Sie ist deshalb für feinstratigraphische Belange von untergeordneter Bedeutung.

Democricetodon mutilus FAHLBUSCH 1964 von Vermes 1

Fig. 17b, 19a

Material. – 32 Einzelzähne.

Ebenfalls mit einer Art aus der bayerischen Molasse vergleichbar ist die grössere *Democricetodon*-Form von Vermes 1: *D. mutilus*. Charakteristisch für diese Art ist die sehr kurze Vorderknospe des M₁ und die schmale, deutlich vom Rest der Zahnkrone abgegliederte Vorderknospe des M¹. Diese beiden Merkmale, in welchen sich *D. mutilus* von der sonst sehr ähnlichen Art *D. affinis* (SCHAUB) unterscheidet, zeigen die Exemplare von Vermes 1 in sehr deutlicher Ausprägung. Von letzterer Art unterscheidet sich *D. mutilus* auch durch etwas geringere Dimensionen. Auch in dieser Hinsicht stimmen die Zähne von Vermes 1 sehr gut mit der Form aus der bayerischen Molasse überein (FAHLBUSCH 1964).

Masse (mm)

	Länge			Breite			n
	Min.	Durchschnitt	Max.	Min.	Durchschnitt	Max.	
M ¹	1,82	1,96	2,08	1,24	1,29	1,36	6
M ²	1,40	1,49	1,54	1,16	1,28	1,36	8
M ³	1,02	1,11	1,22	1,10	1,18	1,22	6
M ₁	1,56	1,62	1,72	1,08	1,13	1,24	6
M ₂	1,56	1,59	1,62	1,30	1,32	1,34	4
M ₃	1,36		1,42	1,14		1,20	2

Noch grösser als bei *D. gracilis* ist die stratigraphische Verbreitung von *D. mutilus*: Diese Art ist von NM 4 (Vieux Collonges) bis NM 7 (Oggenhof) dokumentiert. Und selbst aus der Zone NM 8 ist noch eine *D. mutilus* sehr ähnliche Form beschrieben: *D. cf. mutilus* von Giggenhausen (vgl. FAHLBUSCH 1964, S. 44). Abgesehen von einer gewissen Grössenzunahme zwischen der Form von Vieux Collonges und jenen der bayerischen Molasse, sind bei dieser Art während dieses langen Zeitraumes keinerlei Entwicklungen zu beobachten. Es ist jedoch sehr gut möglich, dass sich hinter dem einfachen Zahnmuster von *D. mutilus* eine ganze Reihe biologischer Arten und möglicherweise verschiedene Entwicklungslinien verbergen und es aufgrund der Molaren-Morphologie einfach unmöglich ist, sie zu unterscheiden. Es

ist daher leicht einzusehen, dass *D. mutilus* für stratigraphische Zwecke wenig brauchbar ist.

Democricetodon cf. *mutilus* FAHLBUSCH 1964 von Vermes 2

Fig. 18b

Material. – 1 Mand. sin. I, M₁–M₃, 1 Einzelzahn.

Masse (mm)

Vs. 256	M ₁	1,80 × 1,12	Vs. 256	M ₃	1,40 × 1,16
Vs. 256	M ₂	1,44 × 1,24	Vs. 109	M ₁	1,74 × 1,20

Von der Fundstelle Vermes 2 liegen zwei Stücke vor, welche grössenmässig leicht von *D. mutilus* von Vermes 1 abweichen, morphologisch hingegen wenig Unterschiede zeigen. Einzig das Mesolophid des M₁ auf dem Mandibelfragment ist sehr lang, wie es an keinem M₁ der Form von Vermes 1 zu beobachten ist. Das Mesolophid des andern M₁ wiederum ist nur halblang. Der M₂ des Mandibelfragmentes dagegen besitzt nur einen Ansatz zu einem Mesolophid. Der M₁ und der M₂ des Kieferfragmentes zeigen ausserdem ein Merkmal, welches an keinem Stück von Vermes 1 zu beobachten ist: einen Quersporn in der Aussenbucht. FAHLBUSCH (1964) hat von Giggenhausen in Bayern eine Form als *D. cf. mutilus* beschrieben, welche mit jener von Vermes 2 in Morphologie und Grösse gut übereinstimmt, soweit man dies bei so einem kleinen Material überhaupt sagen kann (auch von Giggenhausen sind nur 5 Zähne bekannt). Da die Fauna von Giggenhausen in die Zone von NM8 gestellt wird, kann man im Vorkommen von *D. cf. mutilus* in Vermes 2 einen weiteren Hinweis für ein ähnliches Alter dieser Fauna sehen.

Democricetodon cf. *freisingensis* FAHLBUSCH 1964

Fig. 17a, 18a

Material. – 1 Mand. sin. I, M₁–M₃; 1 Max. dext. I, M¹–M²; 1 Max. sin. I, M²–M³.

Masse (mm)

Vs. 469	M ₁	2,00 × 1,32	Vs. 468	M ¹	2,20 × 1,56
	M ₂	1,74 × 1,44		M ²	1,68 × 1,56
					1,72 × 1,56
	M ₃	1,56 × 1,36		M ³	1,32 × 1,44

In der Sammlung Bodmer liegen ein Schädelfragment und ein Unterkiefer einer sehr grossen *Democricetodon*-Form, welche in den andern Sammlungen nicht repräsentiert ist. Wie bei den meisten Stücken aus der Sammlung Bodmer ist das genaue Fundniveau im Profil nicht bekannt. Nach dem Evolutionsgrad zu schliessen müssen die beiden Stücke jedoch von Vermes 2 oder aus einem jüngeren Niveau stammen. Jedenfalls passt diese Form gar nicht ins altertümliche Gepräge der Fauna von Vermes 1, und zudem wäre zu erwarten, dass man sie da wieder gefunden hätte, würde sie wirklich vom Fundhorizont Vermes 1 stammen.

Die Zähne sind ausserordentlich gross. Der M¹ übertrifft in der Grösse sämtliche Exemplare von *D. freisingensis* von Anwil und Giggenhausen und von *D. gaillardi*

von Sansan (vgl. ENGESSER 1972, Diagramm 39). Morphologisch zeigen die Stücke von Vermes die beste Übereinstimmung mit *D. freisingensis*. Einige Unterschiede verunmöglichen es allerdings, die beiden Kieferfragmente vorbehaltlos zu dieser Art zu stellen. So fehlt dem M^1 der vordere Quersporen, der nach FAHLBUSCH für die Art typisch ist, jedoch auch bei der Form von Anwil einigen wenigen Exemplaren fehlt. Auch ist der Hinterabhang der Vorderknospe des M_1 wenig gegliedert, und das Mesolophid der untern sowie der Mesoloph der obern ersten beiden Molaren sind nur halblang. Ferner fehlt auch der äussere Quersporen der untern Molaren. In denselben Merkmalen unterscheidet sich diese Form von Vermes auch von *D. gaillardi* (vgl. ENGESSER 1979, Tf. 19, Fig. a)⁵). An anderer Stelle (vgl. ENGESSER 1972, S. 262) wurde bereits auf die Schwierigkeit hingewiesen, die Arten *D. gaillardi* und *D. freisingensis* (damals noch eine Unterart von *D. gaillardi*) zu unterscheiden. Im grossen Material von *D. freisingensis* von Anwil finden sich einige M^1 , welche eine derart stark zweigeteilte Vorderknospe zeigen, wie es bei *D. gaillardi* von Sansan nie zu beobachten ist. Da der M^1 von Vermes dieses Merkmal fast noch stärker ausgebildet hat als jene Form von Anwil und diesen fortschrittlichen Zähnen auch grössermässig sehr nahesteht (vgl. ENGESSER 1972, Diagramm 39), ist man geneigt, die Form von Vermes eher *D. freisingensis* zuzuordnen als *D. gaillardi*. Möglicherweise haben wir es bei der Form von Vermes mit einer neuen Art zu tun. Für eine Beschreibung reicht jedoch das Material nicht aus.

Zweifellos haben wir mit *D. cf. freisingensis* von Vermes eine sehr evoluierte Form von *Democricetodon* vorliegen, die in mancher Hinsicht bereits an die obermiozäne Gattung *Rotundomys* erinnert. Und wenn wir den genauen Fundhorizont dieser Stücke auch nicht kennen, so besitzen wir in dieser Form doch ein wichtiges Argument für die These, dass im Profil von Vermes neben der altertümlichen Fauna von Vermes 1 noch eine sehr fortschrittliche vorkommt.

Familie *Eomyidae* DEPÉRET & DOUXAMI 1902

Eomyidenzähne gehören in Vermes zu den grössten Seltenheiten. Dies mag z. T. damit zusammenhängen, dass an der Fundstelle von Vermes 2 nie geschlämmt wurde. Von blossen Auge sind die Zähne dieser kleinen Nager kaum zu finden. So ist denn auch von Vermes 2 kein einziger Zahn von dieser Familie belegt.

Keramidomys thaleri HUGUENEY & MEIN 1968 von Vermes 1

Fig. 20

Material. – 6 Einzelzähne.

Masse (mm)

M_1	0,72 × 0,76	M^1	0,66 × 0,74
M_3	0,70 × 0,72	M^2	0,66 × 0,76
M^1	0,76 × 0,82		0,66 × 0,80

Bisher haben die Fundstellen von Vermes 1 zwei untere und vier obere Molaren von *Keramidomys* geliefert. Diese Zähne zeigen ein sehr einfaches Zahnmuster und

⁵) Auf der zitierten Figur ist irrtümlicherweise anstelle des M_3 von *D. gaillardi* ein M_3 von *Eumyarion medius* ebenfalls von Sansan abgebildet.

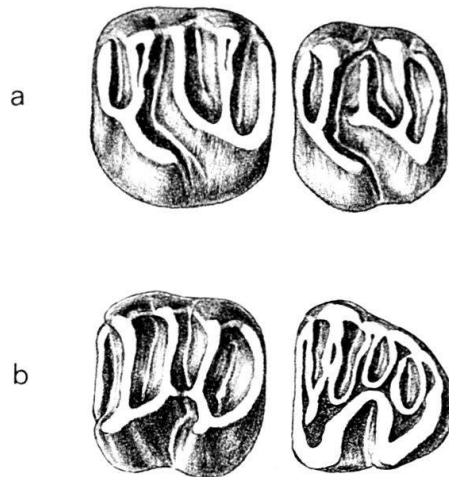


Fig. 20. *Keramidomys thaleri* HUGUENEY & MEIN 1968 von Vermes I.

a = M¹ und M² sin., Vs. 517 und Vs. 520 (beide invers); b = M₁ und M₃ sin., Vs. 515 und Vs. 516 (beide invers). Alle Figuren × 25.

sind sehr klein. An den obern Molaren ist die erste Aussensynklinale durchwegs sehr klar ausgebildet. Der M₃ ist wenig reduziert. Der M₁ ist relativ bunodont. Diese Merkmale sind charakteristisch für *K. thaleri*. Grössenmässig liegen die Zähne sehr schön im Bereich dieser Art (vgl. HUGUENEY & MEIN 1968, S. 191). *K. mohleri* ENGESSER 1972 zeigt ähnliche Merkmale, ist jedoch deutlich grösser. Die beiden vordern oberen Molaren von *K. carpathicus* (SCHAUB & ZAPFE 1953) von Neudorf und Sansan⁶) weisen meist eine reduzierte erste Aussensynklinale auf, sind weniger bunodont und besitzen einen stärker reduzierten M₃ (vgl. ENGESSER 1972, Abb. 66, 2 und 3).

K. thaleri ist bisher nur aus den Säugetierzonen NM 4 und 5 bekannt: von den Fundstellen Vieux Collonges, Franzensbad, Langenmoosen⁷), Massendorf⁷) und Niederaichbach⁷). Das Vorkommen dieser Art in Vermes I ist ein weiterer Hinweis auf das relativ hohe Alter dieser Fauna.

Familie *Sciuridae* GRAY 1821

Spermophilinus aff. *bredai* H. VON MEYER 1848 von Vermes I

Fig. 21a

Material. - 17 Einzelzähne.

Die häufigste Eichhörnchen-Art von Vermes I ist eine Form, deren Molaren sich durch ein ganz einfaches Zahnmuster und kleine Dimensionen auszeichnen. Das Zahnmuster ist jenem von *Sciurus vulgaris* ähnlich: An den untern Molaren ist meist

⁶) *Keramidomys octaviae* BAUDELLOT 1972 von Sansan wird als jüngeres Synonym von *K. carpathicus* betrachtet (vgl. FAHLBUSCH 1975).

⁷) Die *Keramidomys*-Materialien von Langenmoosen (vgl. FAHLBUSCH 1975), Massendorf und Niederaichbach (vgl. SCHÖTZ 1979) wurden von den Autoren, die sie beschrieben, zu *K. carpathicus* gestellt. Wegen der oben geschilderten Merkmale an den M¹ und M² (schwächerer Ectoloph und nicht reduzierte 1. Aussensynklinale, Merkmale, die von HUGUENEY & MEIN 1968 besonders hervorgehoben werden) scheinen diese Formen eher zu *K. thaleri* zu gehören.

kein Entoconid und kein Mesostylid erkennbar; die obern Molaren zeigen durchwegs ein kleines Mesostyl.

Die Form von Vermes 1 stimmt morphologisch sehr gut mit *S. bredai* überein, ist jedoch deutlich kleiner. Eine sehr gute Übereinstimmung in der Grösse zeigt sie mit einer Form von Vieux Collonges, welche MEIN (1958) als *S. aff. bredai* bestimmt hat.

Spermophilinus bredai von Sansan, La Grive und Anwil ist bedeutend grösser.

Masse (mm)

	n	Länge			Breite		
		Min.	Durchschnitt	Max.	Min.	Durchschnitt	Max.
M ₁	5	1.54	1.55	1.56	1.40	1.54	1.64
M ₂	3	1.60	1.70	1.80	1.76	1.83	1.88
M ₃	2	1.84	1.91	1.98	1.76	1.80	1.84
P ⁴	2	1.36	1.44	1.52	1.72	1.74	1.76
M ^{1/2}	2	1.50	1.53	1.56		1.84	
M ³	2	1.88	1.96	2.04	1.80	1.86	1.92

Spermophilinus bredai H. VON MEYER 1848

Material. – 1 Einzelzahn.

Aus der Sammlung Bodmer liegt ein M^{1/2} von Vermes vor, der deutlich grösser ist als *S. aff. bredai* von Vermes 1. Mit seinen Dimensionen (1,72 × 2,10 mm) liegt er sehr schön im Grössenbereich von *S. bredai* von La Grive und Anwil.

Wie bei fast allen Stücken aus der Sammlung Bodmer ist der genaue Fundort nicht bekannt. Wahrscheinlich stammt es von Vermes 2, wo es mit seinem Evolutionsniveau sehr gut hinpassen würde. Morphologisch ist der Zahn nicht von entsprechenden Molaren von *S. bredai* von La Grive und Anwil zu unterscheiden.

Sciurus cf. fissurae DEHM 1950 von Vermes 1

Fig. 21b

Material. – 2 Einzelzähne.

Zwei leicht beschädigte untere Molaren belegen das Vorkommen einer sehr grossen Sciuriden-Form in der Fauna Vermes 1. Die beiden Zähne sind bedeutend grösser (M₁: 2,20 × 2,20 mm, M₂: 2,28 × 2,36 mm) als entsprechende Molaren von *Spermophilinus bredai* von La Grive, Sansan und Anwil. Im Vergleich zu dieser Art zeigen sie auch ein deutlicher ausgebildetes Entoconid und ein wohlentwickeltes Mesostylid.

MEIN (1958) hat eine sehr ähnliche Sciuriden-Form unter dem Namen *S. fissurae* von Vieux Collonges beschrieben. Diese besitzt ebenfalls ein deutliches Entoconid an den untern Molaren und ein deutlich vom Hypoconid-Metaconid-Verbindungsgrat abgegliedertes Mesostylid. Auch in der Grösse ist die Übereinstimmung der Form von Vermes und jener von Vieux Collonges gross.

Eine ähnliche Sciuriden-Art mit jedoch noch etwas grösseren Dimensionen ist aus den Faunen von Rümikon und Schwamendingen (beide Kanton Zürich) bekannt.

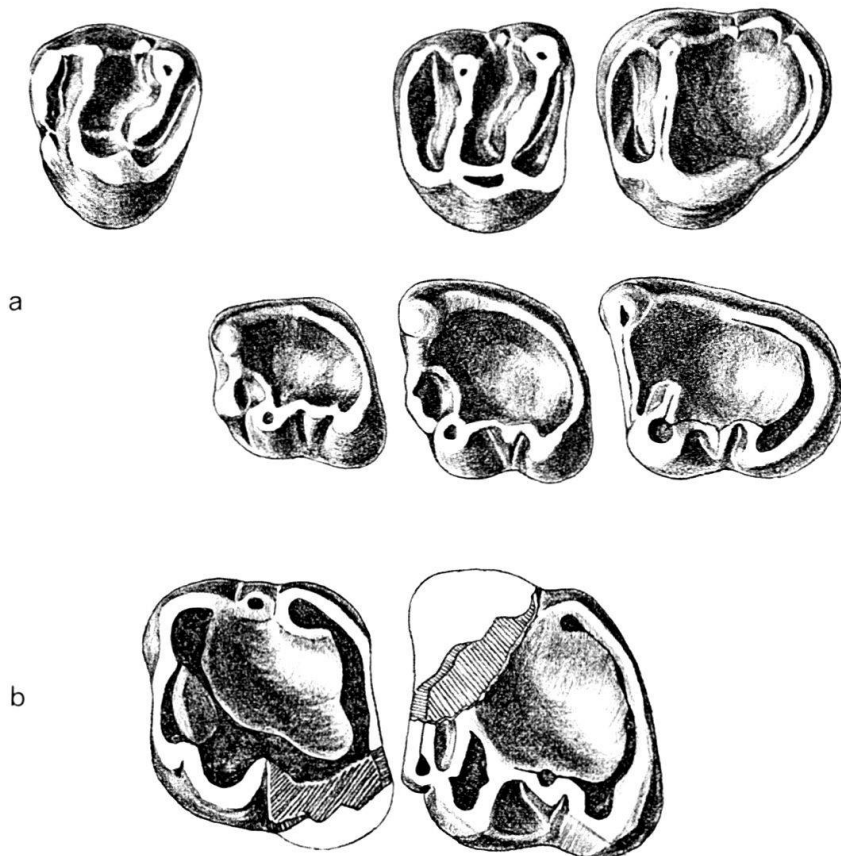


Fig. 21. a = *Spermophilinus* aff. *bredai* H. VON MEYER 1848 von Vermes 1. P⁴-M³ sin. (zusammengesetzt), P⁴: Vs. 538, M^{1/2}: Vs. 539, M³: Vs. 540 (invers); M₁-M₃ sin. (zusammengesetzt), M₁: Vs. 535 (invers), M₂: Vs. 536, M₃: Vs. 537 (invers). b = *Sciurus* cf. *fissurae* DEHM 1950 von Vermes 1. M₁: Vs. 541 (invers), M₂: Vs. 542. Alle Figuren × 12.

Heteroxerus cf. *huerzeleri* STEHLIN & SCHAUB 1951 von Vermes 1

Fig. 22

Material. - 10 Einzelzähne.

Die Gattung *Heteroxerus* ist in Vermes 1 durch eine Form vertreten, welche ebenfalls Ähnlichkeiten mit einer Form von Vieux Collonges hat: *Heteroxerus huerzeleri*. Die untern Molaren dieser Form zeichnen sich durch ein sehr kräftig entwickeltes Entoconid aus, welches durch einen Grat mit dem ebenfalls deutlich ausgebildeten Hypoconulid verbunden ist. Die hintere Trigonid-Kante von M₁ und M₂ ist unterbrochen.

Da von der Typusform dieser Art - *H. huerzeleri* von Vermes 2 - nur der M₁ und M₂ bekannt sind, gerade diese beiden Zähne jedoch im Material von Vermes 1

Masse (mm)

	n	Länge			Breite		
		Min.	Durchschnitt	Max.	Min.	Durchschnitt	Max.
M ^{1/2}	7	1,56	1,66	1,84	1,80	1,99	2,08
M ³	2	1,74	1,75	1,76	1,68	1,69	1,70
M ₃	1		2,00			1,72	

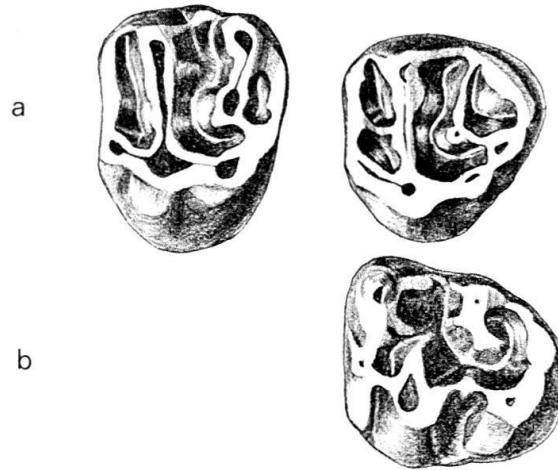


Fig. 22. *Heteroxerus* cf. *huerzeleri* STEHLIN & SCHAUB 1951 von Vermes 1.

a = $M^{1/2}$ sin.: Vs. 543 und M^3 sin.: Vs. 544; b = M_3 sin.: Vs. 545 (invers). Alle Figuren $\times 12$.

fehlen, kann man die Form von Vermes 1 nur mit Vorbehalt zu dieser Art stellen. Ausserdem scheint die Nominalform der Art von Vermes 2 etwas grösser zu sein. In der Grösse stimmt *H. cf. huerzeleri* sehr gut mit der Formt von Vieux Collonges überein.

Heteroxerus huerzeleri STEHLIN & SCHAUB 1951 von Vermes 2

Material. – 1 Mand. sin. M_1 – M_2 (Holotyp); 1 Einzelzahn.

Die Fundstelle Vermes 2 hat ein Kieferstück geliefert, welches STEHLIN & SCHAUB (1951) zum Holotyp von *H. huerzeleri* erkoren. Leider ist ausser diesem Stück von dieser Fundstelle nur noch ein einzelner M_1 bekannt. STEHLIN & SCHAUB (1951, S. 200, 359) charakterisieren diese Art durch die unterbrochene hintere Trigonid-Kante von M_1 und M_2 und das deutlich sichtbare Hypoconulid, welches mit dem Entoconid durch einen Grat verbunden ist (STEHLIN & SCHAUB 1951, Abb. 300).

Von manchen Autoren wurden *Heteroxerus*-Formen aus den verschiedensten stratigraphischen Bereichen als *H. huerzeleri* bestimmt. Diese Zuordnungen sind sehr unsicher, da die Art von Vermes so schlecht bekannt ist. Es ist deshalb kaum etwas über die stratigraphische Verbreitung dieser Art bekannt.

Blackia sp. von Vermes 1

Material. – 2 Zahnfragmente.

Durch je ein Fragment eines unteren und eines oberen Molaren ist die Flughörnchen-Gattung *Blackia* in der Fauna von Vermes 1 belegt. Die Zähne sind winzig klein und lassen an einigen Stellen die für *Blackia* charakteristische Schmelzstruktur erkennen.

Miopetaurista lappi (MEIN 1958) von Vermes 1

Fig. 23

1958 *Sciuropterus lappi* MEIN, S. 69, Fig. 102–109.

1970 *Cryptopterus lappi* MEIN, MEIN, S. 23, Fig. 15–21.

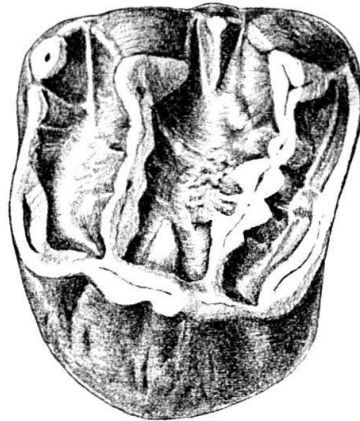


Fig. 23. *Miopetaurista lappi* (MEIN 1958) von Vermes 1. M^{1/2} sin.: Vs. 546 (invers). × 12.

Material. – 1 Einzelzahn.

Nur durch einen einzelnen Molaren ist das Vorkommen von grossen Flughörnchen in Vermes dokumentiert. Dieser M^{1/2} von erheblicher Grösse (3,00 × 3,62 mm) zeigt für einen Sciuropteren-Zahn ein sehr einfaches Zahnmuster: Die beiden Trigonum-Kanten besitzen kaum Zwischenhöcker. Die Schmelzrunzelung ist wenig ausgeprägt. Zwischen Paraconus und Metaconus sitzt ein kräftiges, frei stehendes Mesostyl. Zwischen den beiden Trigonum-Kanten ragt auf der Lingualseite des Protoconus ein kleiner Zusatzgrat («lophe accessoire») gegen die Zahnmitte. Ein Hypoconus ist als schwache Verdickung des Hintercingulums zu beobachten.

Das einfache Zahnmuster der oberen Molaren ist charakteristisch für die Gattung *Miopetaurista*. Ausser *Miopetaurista* sp. (= *Paracitellus* A in DEHM 1950) von Wintershof-West und *M. diescalidus* DAAMS 1977 von Buñol ist *M. lappi* die einzige Flughörnchen-Art, welche einen Zusatzgrat zwischen den beiden Trigonum-Kanten besitzt. In der Grösse passt die Form von Vermes 1 recht gut zur Art von Vieux Collonges. *M. lappi* war bisher nur von dieser letzteren Fundstelle bekannt.

Familie *Gliridae* THOMAS 1897

Miodyromys aff. *aegercii* BAUDELLOT 1972 von Vermes 1

Fig. 24

Material. – 52 Einzelzähne.

Der häufigste Gliride von Vermes 1 zeigt das sehr geläufige *Pseudodyromys-Miodyromys*-Zahnmuster mit isoliertem Anteroloph und langem vorderem Zentroloph an den oberen Molaren. Die untern Molaren besitzen in der Regel zwischen je zwei Hauptgraten einen Zusatzgrat. Nur bei wenigen untern Molaren kann die Wurzelzahl ermittelt werden: Bei den Exemplaren, welche die Wurzelansätze zeigen, sind an allen drei untern Molaren drei Wurzeln zu erkennen.

Gegenüber *M. aegercii* von Sansan, La Grive und Anwil ist die Form von Vermes 1 deutlich kleiner (vgl. Fig. 25). Sie steht grössenmässig zwischen *M. hama-dryas* und *M. aegercii*. Wegen der Wurzelzahl der untern Molaren kann die Form von Vermes 1 nicht zu ersterer Art gestellt werden, da bei dieser zumindest der M₁ immer nur zwei Wurzeln aufweist (vgl. MAYR 1979, S. 154).

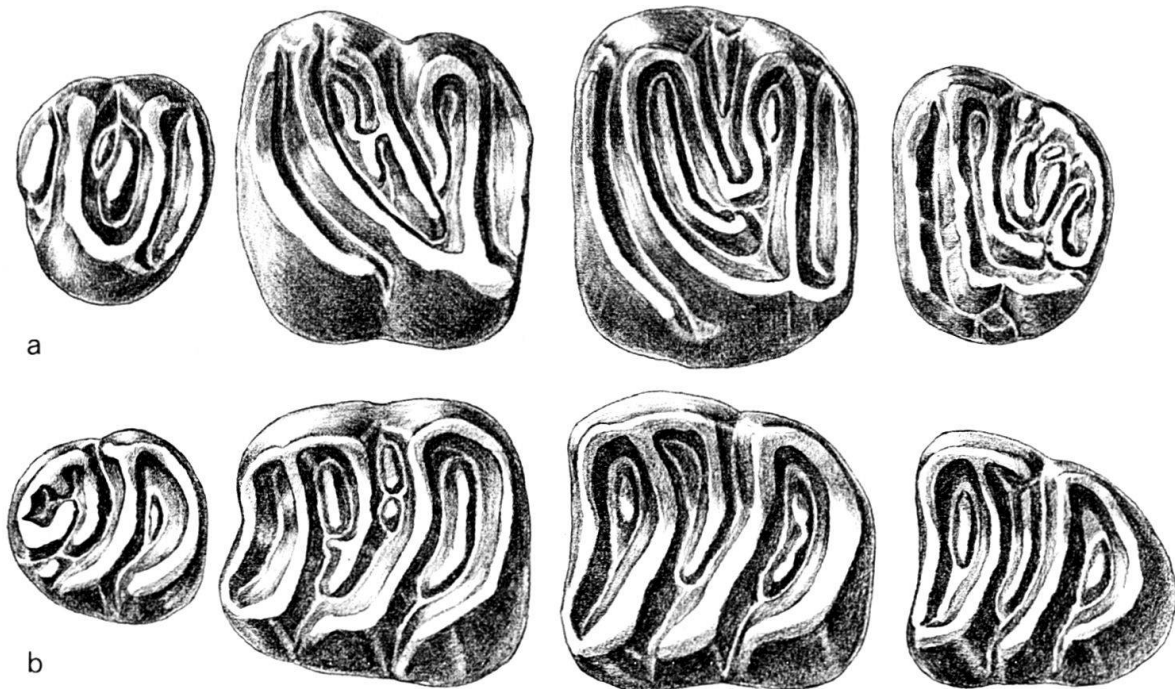


Fig. 24. *Miodyromys* aff. *aegercii* BAUDELLOT 1972 von Vermes 1.

a = P⁴-M³ sin. (zusammengesetzt), P⁴: Vs. 547, M¹: Vs. 548, M²: Vs. 549, M³: Vs. 550; b = P₄-M₃ sin. (zusammengesetzt), P₄: Vs. 551 (invers), M₁: Vs. 552 (invers), M₂: Vs. 553, M₃: Vs. 554. Alle Figuren × 25.

Masse (mm)

	n	Länge			Breite		
		Min.	Durchschnitt	Max.	Min.	Durchschnitt	Max.
P ⁴	6	0,82	0,89	0,96	0,84	0,88	0,92
M ₁	8	1,12	1,27	1,42	1,10	1,16	1,20
M ₂	12	1,08	1,29	1,48	1,16	1,26	1,44
M ₃	4	0,98	1,10	1,20	1,08	1,10	1,14
P ⁴	3	0,80	0,86	0,92	0,96	1,04	1,12
M ^{1/2}	17	1,04	1,18	1,24	1,34	1,39	1,52
M ³	2	0,94		1,00	1,10		1,16

Miodyromys aegercii BAUDELLOT 1972 von Vermes 2

Material. - 1 Max. P⁴-M² sin.; 1 Max. P⁴-M³ dext.; 4 Einzelzähne.

Eine Zahnreihe des Maxillarfragmentes von Vermes 2 wurde bereits von STEHLIN & SCHAUB (1951, Abb. 200) beschrieben und abgebildet. Diese beiden Autoren ordneten es damals *Miodyromys hamadryas* zu. Dieser Gliride von Vermes 2 ist jedoch deutlich grösser als letztere Art und liegt im Grössenbereich von *M. aegercii*. Leider kann die Wurzelzahl der untern Molaren, welche für die Artbestimmung ausserdem noch wichtig wäre, nicht eruiert werden, da bisher kein solcher Zahn vorliegt.

Gegenüber der Form von Vermes 1 sind keine morphologischen Unterschiede festzustellen. Einzig eine gewisse Grössendifferenz kann beobachtet werden (Fig. 25).

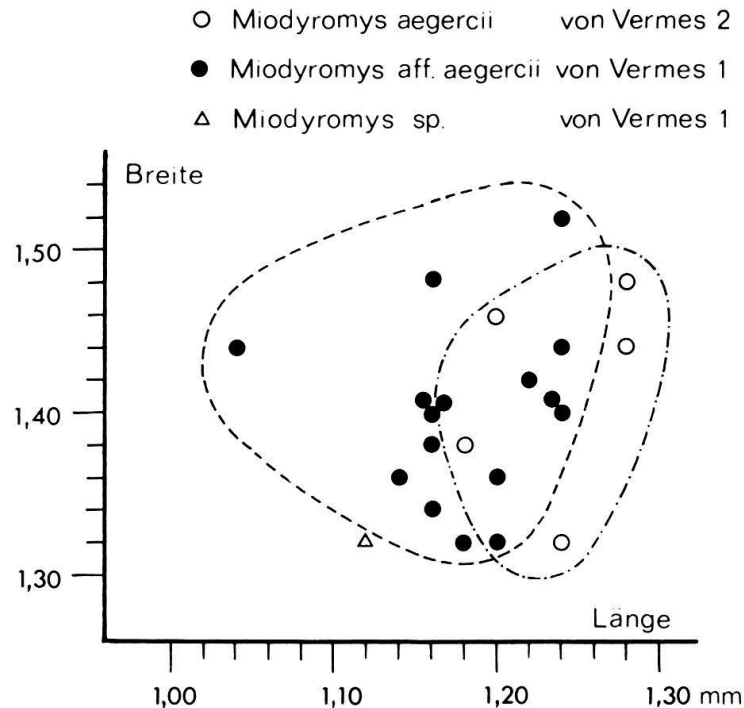


Fig. 25. Längen-Breiten-Diagramm der $M^{1/2}$ der *Miodyromys*-Formen von Vermes 1 und Vermes 2.

Miodyromys sp. von Vermes 1

Material. – 1 Einzelzahn.

Ein $M^{1/2}$ von Vermes 1 weicht morphologisch sehr stark von *Miodyromys* aff. *aegercii* ab: Sein Anteroloph ist mit dem Endoloph verbunden, der hintere Zentroloph ist länger als der vordere, und zwischen den Hauptgraten gibt es keine Zusatzgrate. Mit seinen Dimensionen liegt dieser einzelne Molar etwas unterhalb des Grössenbereichs von *M.* aff. *aegercii* (Fig. 25).

Microdyromys koenigswaldi DE BRUIJN 1966 von Vermes 1

Fig. 26

Material. – 8 Einzelzähne.

Die kleinste Schlafmaus von Vermes besitzt ein einfaches Zahnmuster: Der Anteroloph der obern Molaren ist mit dem Endoloph verbunden; der vordere Zentroloph ist sehr lang, erreicht den Endoloph jedoch nie; die erste und die hinterste Synklinale der obern Molaren sind immer ohne Zusatzgrat. Diese Zähne von Vermes zeigen eine grosse Übereinstimmung in Morphologie und Grösse mit der Nominalform von *M. koenigswaldi* von Valdemoros III B in Spanien (DE BRUIJN 1966, S. 12). Wie die spanische Form ist die von Vermes 1 etwas grösser als *M.* cf. *koenigswaldi* von Anwil (ENGESSER 1972, S. 204).

Masse (mm)

P⁴ 0,68 × 0,88
M¹ 0,96 × 1,12
M² 1,00 × 1,14
M³ 0,84 × 1,04

M₁ 1,00 × 0,86
0,94 × 0,96
M₂ 1,06 × 1,04
0,96 × 0,96

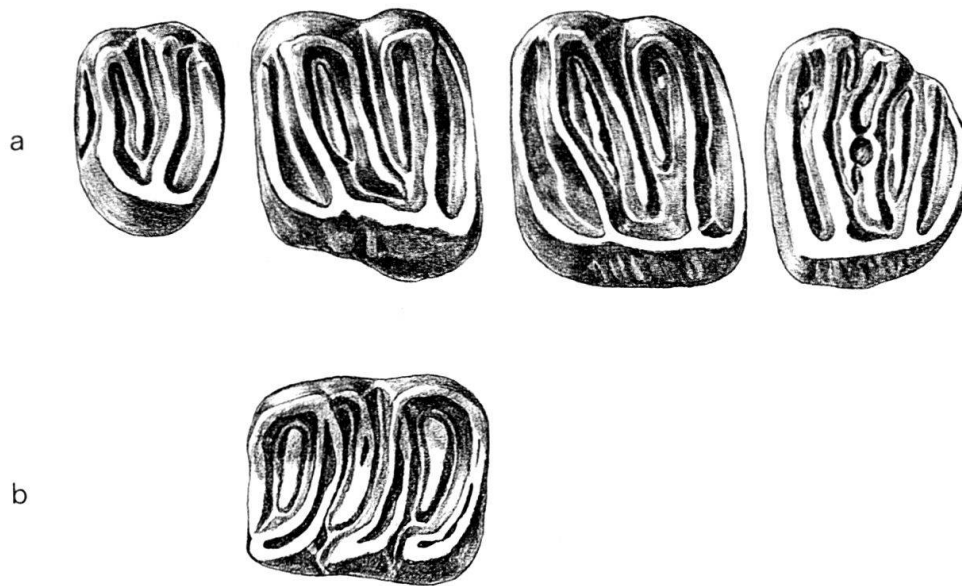


Fig. 26. *Microdyromys koenigswaldi* DE BRUIJN 1966 von Vermes I.

a = P⁴-M³ (zusammengesetzt), P⁴: Vs. 555, M¹: Vs. 556 (invers), M²: Vs. 557 (invers), M³: Vs. 558 (invers); b = M₁ sin.: Vs. 559. Alle Figuren × 25.

MAYR (1979) stellte die Gliriden-Art *Glirudinus praemurinus* (FREUDENBERG 1941) ins Genus *Microdyromys*, was sehr vernünftig erscheint. Zudem erklärte er *M. koenigswaldi* zum Synonym von *M. praemurinus*. Diese Zusammenlegung ist sehr problematisch: Wenn man nämlich die Nominalformen der beiden Arten – von Valdemoros IIIb und Gaimersheim – vergleicht, so fallen doch beträchtliche Grössenunterschiede auf. MAYR argumentiert, dass er Zwischenformen zwischen diesen beiden Arten gefunden hat und dass ihm eine klare Trennung unmöglich ist. Dies kommt jedoch bei zahlreichen Taxa vor. Es muss in diesem Fall aber auch berücksichtigt werden, dass wir es bei *M. praemurinus/koenigswaldi* mit Formen zu tun haben, welche ein sehr ursprüngliches, wenig spezialisiertes Zahnmuster aufweisen. Solche Formen sind bekanntlich immer schwer zu unterscheiden. Ausserdem sollte man berücksichtigen, dass wir von diesen Tieren nur die Zähne kennen. Aus diesen Erwägungen ist es vorzuziehen, den Namen *M. koenigswaldi* aufrechtzuerhalten.

Eomuscardinus cf. *sansaniensis* (LARTET 1851) von Vermes I

Fig. 27

Material. – 1 Zahnfragment.

Ein Fragment eines M¹ von Vermes I zeigt einige morphologische Unterschiede zur Nominalform von *E. sansaniensis* von Sansan: Proto-, Meta- und Posteroloph laufen auf der Lingualseite in einem spitzen Winkel zusammen. Beim M¹ der Form von Sansan laufen diese Grate in einem gestreckteren Winkel zusammen, und in den meisten Fällen ist ein kurzer Endoloph ausgebildet. Ein weiteres Merkmal des Zahnfragmentes von Vermes I, welches am M¹ der Form von Sansan nie beobachtet werden konnte, ist die Verbindung des vorderen Zentroloph mit dem Metaloph.

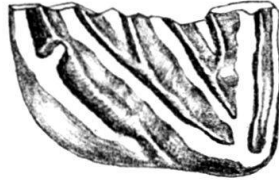


Fig. 27. *Eomuscardinus* cf. *sansaniensis* (LARTET 1851) von Vermes I. M¹ sin.: Vs. 560 (invers). $\times 25$.

Das spitzwinklige Zusammenlaufen von Proto-loph und Metaloph ist als ursprüngliches Merkmal zu deuten. Kommt es doch bereits bei altertümlichen *Glirudinus*-Arten des Oberoligozäns und Untermiozäns vor. Ausserdem bildet MAYR (1979, Tf. 5, Fig. 2) einen *Muscardinus*-Zahn von Eitensheim ab – einer Fundstelle, die der Autor in die Zone NM 5 einstuft –, welcher dasselbe spitzwinklige Zusammenlaufen der genannten Grate zeigt. Wenn man die Entwicklung des M¹ von *Eomuscardinus* und später von *Muscardinus* im mittleren und obern Miozän verfolgt, so zeigt sich, dass der Winkel zwischen diesen Graten immer gestreckter wird bzw. dass sich der Endoloph immer mehr verlängert (ENGESSER 1972, Abb. 82). Trotz dem sehr spärlichen Material von *Eomuscardinus* von Vermes I ist es möglich, zu sagen, dass diese Form ursprünglicher ist als jene von Sansan.

Bransatoglis cadeoti BULOT 1978 von Vermes I

Fig. 28

Material. – 2 Einzelzähne.

Ein M¹ von grossen Dimensionen (2,20 \times 1,88 mm) belegt das Vorkommen der Gattung *Bransatoglis* in der Fauna von Vermes I. Die Synklinalen dieses Zahnes sind im Querschnitt in der für *Bransatoglis* typischen Weise U-förmig gerundet, der Anteroloph ist mit dem Endoloph verbunden, und auch der vordere und der hintere Zentroloph sind zusammengehängt. Die Zahnkrone ist sehr massiv und leicht konkav.

Dieser M¹ ist bedeutend grösser als die entsprechenden Zähne von *B. astaracensis* von Sansan und Anwil. Er passt grössenmässig sehr gut in die Art *B. cadeoti*,

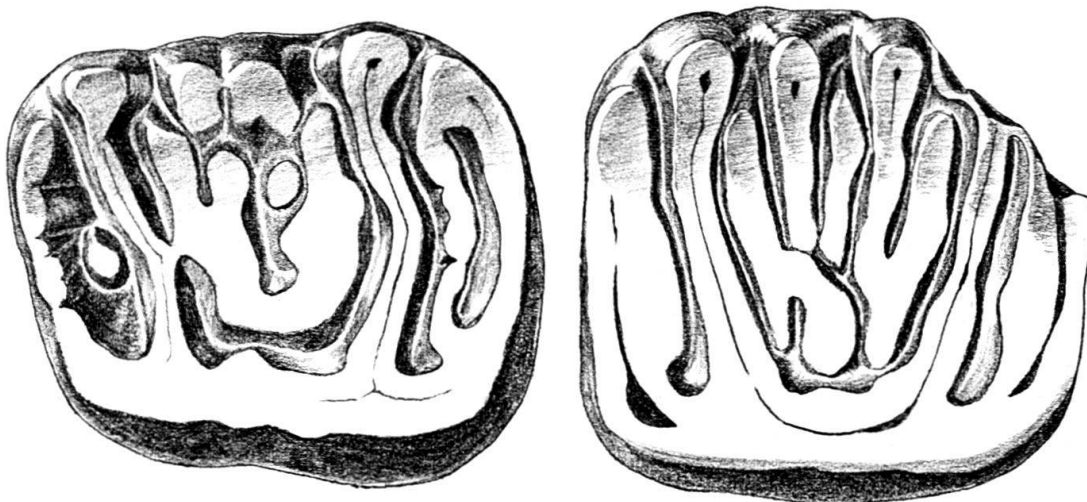


Fig. 28. *Bransatoglis cadeoti* BULOT 1978 von Vermes I. M¹ SIN.: Vs. 561 und M² sin.: Vs. 562 (invers). Beide Figuren $\times 25$.

welche bisher nur von einer Fundstelle – Bézian bei La Romieu – beschrieben ist. Die Fauna von Bézian soll im Alter jener von La Romieu entsprechen, d.h. in die Säugerzone NM4 gehören.

Ausserdem ist *B. cadeoti* von einer unpublizierten Fauna aus Süddeutschland bekannt, welche E. Heizmann (Ludwigsburg) gesammelt und uns zum Vergleich überlassen hat. Diese letztere Fauna ist mit Sicherheit in die Zone NM5 einzustufen. Aus jüngeren Horizonten ist diese grosse Art von *Bransatoglis* bisher nicht belegt.

In der Sammlung Bodmer existiert ebenfalls ein Fragment eines M² von *B. cadeoti*. Dieses Stück zeigt ähnliche Dimensionen wie der M¹ von Vermes 1 (2,08 × 2,00 mm) und stammt nach der Beschaffenheit des Sedimentstückes, auf dem es sitzt, mit grösster Wahrscheinlichkeit auch aus dem Faunenhorizont von Vermes 1.

Familie *Castoridae* GRAY 1821

Anchitheriomys sp. von Vermes 1

Fig. 29

Material. – 1 Zahnfragment.

Merkwürdigerweise findet sich im doch recht beträchtlichen Fossilmaterial von Vermes nur ein einziger Biberrest. Bei diesem handelt es sich um ein Fragment eines untern Molaren, welches aus der Sammlung Bodmer stammt. Da an diesem Zahnfragment noch Sedimentreste haften – dunkle Mergel mit lignitösen Einschlüssen –, kann mit grosser Sicherheit angenommen werden, dass das Stück aus dem Faunenhorizont von Vermes 1 stammt. Die Fundstücke, welche sicher an der Fundstelle von Vermes 2 gefunden wurden, befinden sich nämlich ausnahmslos in einem bräunlichen, recht harten Süsswasserkalk.

Das Zahnfragment besteht aus dem vordern Teil eines untern Molaren, an welchem die Labialsynklinale und vier Schmelzinseln zu sehen sind (Fig. 29). Die hinterste Schmelzinsel entspricht der Lingualsynklinale, welche nicht durch den

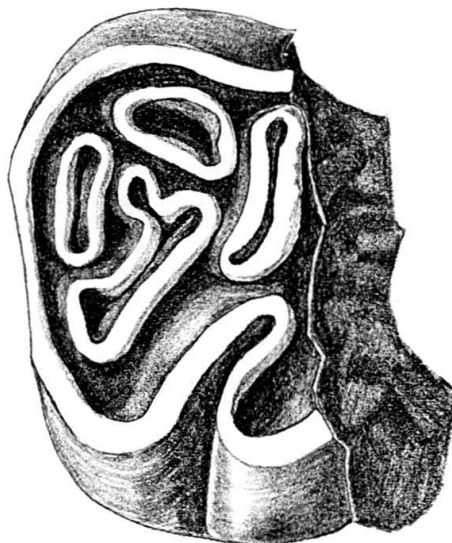


Fig. 29. *Anchitheriomys* sp. von Vermes 1. M inf. sin.: Vs. 563 (invers). × 6.

lingualen Kronenrand durchgebrochen ist. Für die Gattung *Anchitheriomys* charakteristisch ist die grosse Dicke des Schmelzes. Die Breite des Zahnfragmentes beträgt 8,85 mm.

Nach der Morphologie und den Dimensionen könnte dieses Zahnfragment sehr gut zur Art *A. wiedemanni* ROGER 1898 gehören, der einzigen bisher bekannten Art der Gattung.

Anchitheriomys gehört zu den seltensten Säugetierformen des europäischen Miozäns. Ausserdem ist die Gattung aus keiner gut datierten Fauna belegt. Aus diesen Gründen ist *Anchitheriomys* für die Biostratigraphie von untergeordneter Bedeutung.

5.2 Liste der Taxa, die nur in nicht genau horizontal aufgesammelten Kollektionen belegt sind.

Martes munki ROGER. Material: 1 P⁴, Samml. Fleury.

Anchitherium aurelianense (CUVIER). Material: 1 Maxillarfragment mit 4 Zähnen, Samml. Greppin, und 1 Metapodium, Basler Samml.

Rhinocerotide gen. et sp. indet. Material: Einige Zahnfragmente und eine Phalange, Samml. Bodmer, Greppin und Fleury.

Hyotherium soemmeringi H. VON MEYER. Material: 1 D₂, Samml. Fleury.

Lagomeryx cf. *parvulus* ROGER. Material: 1 Mand. sin. M₂-M₃, Samml. Bodmer.

Lagomeryx cf. *meyeri* HOFMANN. Material: Diverse Einzelzähne in verschiedenen Sammlungen.

Palaeomeryx bojani H. VON MEYER. Material: 1 P⁴ und 1 M³, Samml. Bodmer, diverse Einzelzähne in der Samml. Greppin.

Gomphotherium angustidens (CUVIER). Material: 1 M₃ und 1 D₄, Samml. Bodmer.

6. Paläontologische Schlussfolgerungen

6.1 Faunenliste von Vermes I

Ordnung Marsupialia

Amphiperatherium sp.

Ordnung Insectivora

Familie Erinaceidae

Galerix aff. *exilis* BLAINVILLE 1840

Lanthanotherium sp.

Mioechinus sp.

Familie Plesiosoricidae

Plesiosorex cf. *germanicus* (SEEMANN 1938)

Familie Dimylidae

Plesiodimylus chantrei GAILLARD 1899

Familie Talpidae

Talpide gen. et sp. indet.

Familie Soricidae

Dinosorex zapfei ENGESSER 1975

Soricide gen. et sp. indet.

- Ordnung Chiroptera
Chiropter gen. et sp. indet.
- Ordnung Lagomorpha
Familie Ochotinidae
Prolagus oeningensis (KÖNIG 1825)
Lagopsis penai (ROYO 1928)
- Ordnung Rodentia
Familie Cricetidae
Eumyarion weinfurteri (SCHAUB & ZAPFE 1953)
Megacricetodon bavaricus FAHLBUSCH 1964
Megacricetodon aff. *bavaricus* FAHLBUSCH 1964
Democricetodon gracilis FAHLBUSCH 1964
Democricetodon mutilus FAHLBUSCH 1964
Familie Eomyidae
Keramidomys thaleri HUGUENEY & MEIN 1968
Familie Sciuridae
Spermophilinus aff. *bredai* (H. VON MEYER 1848)
Sciurus cf. *fissurae* DEHM 1950
Heteroxerus cf. *huerzeleri* STEHLIN & SCHAUB 1951
Blackia sp.
Miopetaurista lappi (MEIN 1958)
Familie Gliridae
Miodyromys aff. *aegercii* BAUDELOT 1972
Gliride gen. et sp. indet.
Microdyromys koenigswaldi DE BRUIJN 1966
Eomuscardinus cf. *sansaniensis* LARTET 1851
Bransatoglis cadeoti BULOT 1978
Familie Castoridae
Anchitheriomys sp.

6.2 Faunenliste von Vermes 2

- Ordnung Insectivora
Familie Erinaceidae
Galerix sp.
Mioechinus aff. *sansaniensis* (LARTET 1851)
- Ordnung Lagomorpha
Familie Ochotinidae
Prolagus oeningensis (KÖNIG 1825)
Lagopsis verus (HENSEL 1856)
- Ordnung Rodentia
Familie Cricetidae
Eumyarion latior (SCHAUB & ZAPFE 1953)⁸⁾
Megacricetodon germanicus AGUILAR 1980

⁸⁾ Der genaue Fundpunkt dieser Formen im Profil von Vermes ist nicht bekannt, aber wahrscheinlich stammen sie von der Fundstelle Vermes 2.

Democricetodon cf. *mutilus* FAHLBUSCH 1964

Democricetodon cf. *freisingensis* FAHLBUSCH 1964⁸)

Familie Sciuridae

Spermophilinus bredai (H. VON MEYER 1848)

Heteroxerus huerzeleri STEHLIN & SCHAUB 1951

Familie Gliridae

Miodyromys aegercii BAUDELOT 1972

6.3 Der Altersunterschied der Faunen von Vermes 1 und 2

Als von Vermes 1 noch ein sehr geringes Material vorlag, konnte ein beträchtlicher Altersunterschied der beiden Faunen von Vermes bloss vermutet werden, denn es musste immer damit gerechnet werden, dass eines Tages auch an den Fundpunkten von Vermes 1 fortschrittliche Säugerarten zum Vorschein kommen könnten. Es wurden in diesem Faunenhorizont jedoch durchwegs nur altertümliche Elemente gefunden, so dass beim heute vorliegenden Material kein Zweifel an der Verschiedenaltigkeit der beiden Faunen mehr bestehen kann.

Da dieser Altersunterschied eher überraschend ist, wenn man den geringen stratigraphischen Abstand der beiden Faunenhorizonte im Profil von Vermes vor Augen hat, sollen im folgenden die Argumente für die Verschiedenaltigkeit detailliert aufgeführt werden.

Am besten ist so ein Altersunterschied bei nahe verwandten Tierformen ersichtlich, welche in den beiden Faunen ein unterschiedliches Entwicklungsniveau aufweisen. Das eindrucklichste Beispiel für so einen Fall haben wir bei *Megacricetodon* vorliegen: Während in Vermes 1 zwei kleine, ursprüngliche Formen vorkommen – *M. bavaricus* und *M. aff. bavaricus* –, ist von Vermes 2 eine sehr grosse, fortschrittliche Art belegt – *M. germanicus* –, welche eine der grössten bis heute bekannten *Megacricetodon*-Formen darstellt. Im Längen-Breiten-Diagramm ergeben sich zwar bei einigen Zähnen Überschneidungen der Grössenbereiche beider Formen, jedoch in jedem Fall ist der Grössenunterschied deutlich ersichtlich (vgl. Diagramme in Fig. 15 und 16).

Eine andere Gattung, welche in den beiden Horizonten durch zwei verschiedene Entwicklungsstufen vertreten ist, ist *Lagopsis*. Während von Vermes 1 eine primitive, kleine Art belegt ist – *L. penai* –, kennen wir von Vermes 2 eine wesentlich grössere, fortschrittlichere – *L. verus* –, welche mit den jüngsten *Lagopsis*-Formen, etwa jener von Anwil, vergleichbar ist.

Ein weiteres Beispiel liefert die Gattung *Eumyarion*, von welcher in Vermes 1 eine sehr kleine, primitive Art – *E. weinfurteri* – vorkommt. Der andere Vergleichsteil steht auf weniger solidem Grund, da der einzelne Molar von *E. latior*, einer deutlich moderneren Art, aus der Sammlung Bodmer stammt und somit die Fundstelle im Profil nicht genau lokalisiert werden kann. Immerhin wurde in den Fundstellen von Vermes 1 unter 66 *Eumyarion*-Zähnen kein einziges, mit diesem vergleichbares Stück gefunden. Man geht deshalb wohl kaum fehl, wenn man in diesem Exemplar einen weitem Hinweis auf das Vorkommen einer noch jüngeren Fauna sieht.

Für die Frage des Altersunterschiedes der beiden Faunen ebenfalls sehr aufschlussreich ist die Gattung *Democricetodon*: Liegen von Vermes 1 zwei recht altertümliche Arten vor – *D. gracilis* und *D. mutilus* –, die allerdings eine grosse stratigraphische Verbreitung haben, so kennen wir von Vermes 2 zwei Formen – *D. cf. mutilus* und *D. cf. freisingensis* –, welche bisher nur aus relativ jungen Faunen bekannt sind. Auch in diesem Fall ist wieder zu berücksichtigen, dass die letztere Form aus der Bodmerschen Sammlung stammt und die Zugehörigkeit zur Vermes-2-Fauna zwar wahrscheinlich, aber nicht gewährleistet ist. Sicher ist jedenfalls, dass *D. cf. freisingensis* in der Fauna von Vermes 1 einen Fremdkörper bilden würde.

Einen ähnlichen Fall haben wir bei *Spermophilinus* vorliegen, wo der Vertreter dieser Gattung in Vermes 1 sehr klein ist, viel kleiner jedenfalls als der ebenfalls aus der Bodmer-Sammlung stammende Einzelzahn von *S. bredai*.

Auch in der stratigraphisch sehr langlebigen Gattung *Miodyromys* lassen sich Unterschiede zwischen den beiden Formen erkennen, auch wenn sich diese Differenzen nur in einem Grössenunterschied manifestieren (Diagramm in Fig. 25).

Desgleichen ist bei *Heteroxerus* ein leichter Grössenunterschied zwischen den Formen der zwei Fundhorizonte zu beobachten.

Schliesslich ist hier auch noch die Grössendifferenz, welche zwischen den Vertretern der Gattung *Mioechinus* in den beiden Faunen besteht, zu erwähnen (Fig. 8).

Zusammenfassend seien diese Taxa nochmals in Form einer Liste einander gegenübergestellt:

Vermes 1	Vermes 2
<i>Megacricetodon bavaricus</i>	<i>Megacricetodon germanicus</i>
<i>Megacricetodon</i> aff. <i>bavaricus</i>	
<i>Lagopsis penai</i>	<i>Lagopsis verus</i>
<i>Eumyarion weinfurteri</i>	<i>Eumyarion latior</i>
<i>Democricetodon gracilis</i>	<i>Democricetodon</i> cf. <i>freisingensis</i> ⁹⁾
<i>Democricetodon mutilus</i>	<i>Democricetodon</i> cf. <i>mutilus</i>
<i>Spermophilinus</i> aff. <i>bredai</i>	<i>Spermophilinus bredai</i> ⁹⁾
<i>Miodyromys</i> aff. <i>aegercii</i>	<i>Miodyromys aegercii</i>
<i>Heteroxerus</i> cf. <i>huerzeleri</i>	<i>Heteroxerus huerzeleri</i>
<i>Mioechinus</i> sp.	<i>Mioechinus</i> aff. <i>sansaniensis</i>

Der Altersunterschied zwischen den beiden Faunen wird jedoch auch sofort deutlich, wenn man die Faunen als Ganzes einander gegenüberstellt. Man kann dann feststellen, dass in diesen Faunen zwar viele Elemente vorkommen, die mit Formen der andern Fauna nahe verwandt sind. Abgesehen von *Prolagus oeningensis* kommt jedoch keine einzige Tierform in den beiden Faunen im gleichen Evolutionsniveau vor.

Bei der Gegenüberstellung der beiden Faunen fällt auch auf, dass in Vermes 1 manche altertümliche Taxa vertreten sind, welche in der Vermes-2-Fauna fehlen. Andererseits kommen in letzterer Fauna fortschrittliche Elemente vor, die in der Fauna von Vermes 1 nicht vorliegen:

⁹⁾ Zugehörigkeit zur Fauna von Vermes 2 nicht gesichert.

Altertümliche Elemente der
Fauna von Vermes 1

Amphiperatherium sp.
Lagopsis penai
Eumyarion weinfurteri
Megacricetodon bavaricus
Democricetodon gracilis
Keramidomys thaleri
Sciurus cf. *fissurae*
Miopetaurista lappi
Bransatoglis cadeoti

Fortschrittliche Elemente der
Fauna von Vermes 2

Megacricetodon germanicus
Democricetodon cf. *freisingensis*¹⁰⁾

6.4 Die biostratigraphische Einstufung der beiden Säugetierfaunen von Vermes

Dass die Faunen von Vermes 1 und 2 unterschiedlichen Alters sind, dürfte keinem Zweifel mehr unterliegen. Und dass diejenige von Vermes 1 die ältere ist, kann durch die lithostratigraphische Position der beiden Fundniveaus sowie durch den niedrigeren Evolutionsgrad der Vermes-1-Säugetiere eindeutig belegt werden.

Die präzise biostratigraphische Einstufung der beiden Faunen bietet etwas mehr Schwierigkeiten, da manche, für diese Fragestellung einschlägigen Taxa – etwa die Gattungen *Cricetodon* und *Anomalomys* – fehlen oder nur dürftig belegt sind wie die Gattungen *Eomuscardinus* und *Keramidomys*.

Vermes 1

Wie bereits weiter oben erwähnt, enthält die Fauna von Vermes 1 zahlreiche altertümliche Formen (vgl. S.944). Von diesen sind deren drei – *Lagopsis penai*, *Sciurus* cf. *fissurae* und *Miopetaurista lappi* – bisher nie in jüngern Säugerzonen als NM4 (mittleres Orléanien) gefunden worden. Für *Megacricetodon bavaricus*, *Keramidomys thaleri* und *Bransatoglis cadeoti* liegt das jüngste Vorkommen im obersten Orléanien, d.h. in der Zone NM5. *Eumyarion weinfurteri* ist vorwiegend aus NM4 und 5 bekannt. Daneben soll diese Art nach FEJFAR (1974) auch in Neudorf (NM6) vorkommen, woher auch der Holotyp dieser Art stammt. Es wurden schon an anderer Stelle (ENGESSER 1972, S.278) Zweifel daran geäußert, dass an einer Fundstelle mehrere Arten von *Eumyarion* gleichzeitig vorkommen sollen, die sonst nur in verschiedenen Niveaus gefunden wurden¹¹⁾. Deswegen erscheint das Vorkommen einer kleinen *Eumyarion*-Art in Neudorf nicht gesichert.

Ein sehr altertümliches Taxon ist bestimmt *Amphiperatherium*, welches zu einer Gruppe gehört, die vor allem im Paläogen und im Untermiozän häufig ist. In NM5 kommen noch vereinzelt Peratherien vor, in jüngeren Zonen werden sie jedoch extrem selten (vgl. S.906). Das Vorkommen von *Peratherium* in der Fauna von

¹⁰⁾ Zugehörigkeit zur Fauna von Vermes 2 nicht gesichert.

¹¹⁾ Schliesslich liegen von Neudorf nur 5 Zähne von dieser Art vor, und bekanntlich ist die Grössenvariation bei *Eumyarion* dermassen gross, dass es sich bei diesen 5 Zähnen gut um die kleineren Exemplare aus der Population von *E. latior* handeln könnte. Dieses Problem kann nur mit mehr Material von Neudorf gelöst werden. Sicher ist die kleine *Eumyarion*-Form, welche heute als *E. weinfurteri* bekannt ist, eine eigene Art, wie die Populationen aus Dolnice, Ofechov, Franzensbad und Vermes 1 zeigen.

Vermes 1 darf also bestimmt auch als Argument für das hohe Alter dieser Fauna gelten.

Das Alter der Fauna von Vermes 1 lässt sich aber auch durch den Vergleich des Evolutionsgrades einiger Formen mit jenem von Taxa aus andern Faunen eruieren. So ist *Eumyarion weinfurteri* bestimmt primitiver als *E. medius* von Sansan, mit welchem es wahrscheinlich in dieselbe Entwicklungslinie oder -gruppe gehört. Wie im systematischen Teil dieser Arbeit gezeigt wurde, ist *Eomuscardinus cf. sansaniensis* sichtlich ursprünglicher als *E. sansaniensis* von Sansan. Diese Unterschiede im Evolutionsniveau sind sehr gewichtige Argumente für eine Einstufung von Vermes 1 in NM 5.

Würde man bei der Alterseinstufung der Fauna von Vermes 1 das Hauptgewicht auf das fortschrittlichste Element der Fauna legen, wie dies in der Regel getan wird, so müsste man Vermes 1 im Grenzbereich der Zonen NM 6 und 7 eingliedern. Wie bereits im systematischen Teil dargelegt wurde, zeigt *Megacricetodon aff. bavaricus* von Vermes 1 grosse Ähnlichkeit mit gleichnamigen Formen, welche FAHLBUSCH (1964) von Rosshaupten, Jettingen und Oggenhof in der bayerischen Molasse beschrieben hat. Diese Fundstellen wurden von FAHLBUSCH in NM 6 bzw. 7 eingestuft. Würde man Vermes 1 in denselben Altersbereich eingliedern, so wäre zu erklären, weshalb diese Fauna so viele altertümliche Elemente enthält, manche, die bisher nur in NM 4 oder 5 gefunden worden sind. Natürlich gibt es Faunen mit relativ vielen Reliktformen. Aber im Fall von Vermes 1 stünde ein modernes Taxon 9 altertümlichen Taxa gegenüber. Dies wäre ein zu grosser Widerspruch. Ausserdem scheint es bei der sehr konservativen Zahnmorphologie gewisser *Megacricetodon*-Arten keineswegs sicher, ob *M. aff. bavaricus* aus Bayern und von Vermes 1 wirklich zu derselben Entwicklungslinie gehören. Man sollte deshalb dieser Übereinstimmung in der Grösse bei der Alterseinstufung kein allzu grosses Gewicht beimessen, zumal die Faunen von Rosshaupten, Jettingen und Oggenhof nicht sehr reich sind und ausser den Cricetiden kaum eine Säugergruppe detailliert untersucht ist.

Das Gesamtbild der Fauna von Vermes 1 passt sehr gut zu dem der klassischen Fundstellen der Zone NM 5, Langenmoosen und Franzensbad. Ausser *Megacricetodon aff. bavaricus* passen sämtliche Taxa sehr gut in diese Formenvergesellschaftung. Deshalb ist eine Einstufung von Vermes 1 in die Zone NM 5 am besten vertretbar.

In der Schweizer Molasse gibt es zwei kleine Faunen, welche ebenfalls in die Zone NM 5 zu gehören scheinen: Pulverhüsli und Werthenstein-Grabenhüsli, beide im Entlebuch, Kanton Luzern (MATTER 1964, VON SALIS 1967). Die zwei Faunen sind zwar bisher noch sehr schlecht belegt; sie enthalten jedoch einige für die Zone NM 5 typische Elemente.

Etwas zahlreicher sind in der Schweizer Molasse Faunen, welche zwar älter als jene von Sansan (NM 6) zu sein scheinen, die jedoch auch nicht in NM 5 eingestuft werden können. Zu diesen Faunen gehören die von Rümikon ZH, Schwamendingen ZH und Zeglingen BL (HÜRZELER 1939). Diese Faunen scheinen ein intermediäres Evolutionsniveau zwischen den Zonen NM 5 und 6 zu repräsentieren. Es ist deshalb beabsichtigt, in der auf Säugetiere gestützten Biozonierung, die wir gegenwärtig für die Schweizer Molasse ausarbeiten, eine eigene Zone für dieses Entwicklungsniveau einzuführen.

Vermes 2

In der gegenüber Vermes 1 wesentlich formenärmeren Fauna von Vermes 2 sind es vor allem zwei Taxa, die für die Altersbestimmung Gewicht haben: *Megacricetodon germanicus* und *Democricetodon cf. freisingensis*. Erstere Form übertrifft in der Grösse selbst noch jene von Anwil und ist deshalb nach der gängigen Auffassung als jünger einzustufen. *Democricetodon cf. freisingensis* zeigt, wie wir weiter oben gesehen haben, auch sehr fortschrittliche Züge: Die Zähne sind sehr gross und erinnern in einigen Merkmalen bereits an die obermiozäne Gattung *Rotundomys*. Zu berücksichtigen ist allerdings, dass die Reste von *D. cf. freisingensis* aus der Bodmerschen Sammlung stammen und somit nicht mit Sicherheit, jedoch mit grosser Wahrscheinlichkeit, von der Fundstelle Vermes 2 kommen. Bestimmt stammen sie jedoch aus einem höheren Niveau als Vermes 1.

Democricetodon cf. mutilus zeigt, wie bereits erwähnt, eine grosse Ähnlichkeit mit einer Form von Giggenhausen, einer Fauna, die allgemein in die Zone NM8 eingestuft wird. Die übrigen Faunenelemente sind alles Formen, welche durch das ganze Astaracien (NM6–8) hindurch vorkommen.

In ihrer Zusammensetzung und im Evolutionsgrad ist die Fauna von Vermes 2 sehr gut mit jener von Collet-Redon zu vergleichen (JULLIEN et al. 1979, AGUILAR & CLAUZON 1979). In dieser Fauna, welche von JULLIEN et al. dem obersten Astaracien (NM8) einverleibt wird, ist ebenfalls *Megacricetodon germanicus* vertreten (dort *M. aff. gregarius* bzw. *M. aff. bavaricus* genannt). Wie wir uns an Originalmaterial von dieser Fundstelle, welches uns P. Mein (Lyon) freundlicherweise zur Verfügung stellte, überzeugen konnten, stimmt die Population von *M. germanicus* von dieser Fundstelle punkto Grösse präzise mit der Population von Vermes 2 überein.

Auch *Democricetodon freisingensis* ist von Collet-Redon dokumentiert. Dieser Cricetide zeigt gegenüber der Nominalform dieser Art von Giggenhausen dieselben Abweichungen wie die Form von Vermes 2: Kein vorderer Quersporen am M^1 , kein äusserer Quersporen und ein relativ kurzes Mesolophid am M_1 (JULLIEN et al. 1979, Tf. 1, Fig. 7, 8). Allerdings ist die Form aus Südfrankreich deutlich kleiner als jene von Vermes 2.

Ein weiteres gemeinsames Element der Faunen von Collet-Redon und Vermes 2 ist *Democricetodon cf. (bzw. aff.) mutilus*. Eine ähnliche Form ist auch von der NM8-Fauna von Giggenhausen (FAHLBUSCH 1964) bekannt.

Zusammenfassend kann man sagen, dass die Fauna von Vermes 2 nur Formen enthält, welche aus dem Astaracien (NM6–8) bekannt sind. Einige sehr fortschrittliche Elemente legen eine Einstufung in die Zone NM8 nahe.

Berücksichtigt man nun auch noch die Tatsache, dass *Megacricetodon germanicus* und *Democricetodon cf. freisingensis* im Durchschnitt etwas grösser sind als die entsprechenden Populationen von Anwil, so muss man Vermes 2 stratigraphisch noch etwas höher einstufen. Gegen eine Einstufung in die Zone NM9 bestehen einige Hinderungsgründe: Da die Untergrenze einer Säugetierzone definitionsgemäss (FAHLBUSCH 1976) durch das Entwicklungsniveau der Schlüssellokalität («reference locality») festgelegt ist, bedeutete eine Einstufung von Vermes 2 in NM9 eine altersmässige Gleichsetzung dieser Fauna mit jener von Can Llobateres in Spanien. Diese letztere Fauna enthält jedoch typische Elemente des Obermiozäns

wie *Hipparion*, *Progonomys*, *Rotundomys*, *Pseudoruscinomys thaleri*, *Eumyarion leemani* usw. Natürlich könnte man einwenden, dass das Fehlen dieser Formen in Vermes 2 paläozoogeographische bzw. ökologische Gründe haben kann. Vergleicht man jedoch die Faunen als Ganzes, so erweist sich jene von Can Llobateres eindeutig als moderner.

Eine Fauna aus der bayerischen Molasse – die von Marktl – wurde von FAHLBUSCH (1964) aufgrund der Cricetiden in das untere Vallesien (NM9) eingestuft, obwohl sie diese fortschrittlichen Elemente auch nicht enthält. Obwohl man mit FAHLBUSCH einiggehen kann, dass die Fauna von Marktl etwas fortschrittlichere Züge zeigt als die von Anwil und Giggerhausen, scheint sie doch nicht das Evolutionsniveau der Fauna von Can Llobateres zu besitzen. Es ist deshalb angebracht, die Fauna von Marktl in den oberen Teil der Zone NM8 einzustufen. Es scheint gegenwärtig am ehesten vertretbar, die Fauna von Vermes 2 in denselben Altersbereich einzugliedern (Tabelle 1, Seite 905).

Abschliessend soll noch zu erklären versucht werden, weshalb so charakteristische Faunenelemente der Säugetierzone NM8 wie *Cricetodon hagni*, *Megacricetodon similis*, *Megacricetodon* aff. *schaubi*, *Keramidomys mohleri*, *Desmanella stehlini* in Vermes 2 fehlen. Zoogeographische Gründe können hierfür kaum verantwortlich sein, da in der Fauna von Anwil – Luftlinie etwa 50 km von Vermes entfernt – alle diese Formen vorkommen. Das Fehlen von *Cricetodon hagni* scheint ökologische Gründe zu haben, ist doch die grosse Hamstergattung *Cricetodon* aus keinem der beiden Faunenhorizonte von Vermes belegt. Einzig in der ehemaligen Sammlung Greppin, die heute in Strassburg liegt, soll nach Notizen von Stehlin ein M³ von *Cricetodon* liegen. Aus welchem Niveau im Profil dieser Zahn stammt, ist unbekannt. Die übrigen genannten Formen sind alle sehr klein. Da im Faunenhorizont von Vermes 2 nie geschlämmt wurde, ist es sehr gut möglich, dass diese winzigen Kleinsäugerzähne übersehen worden sind.

6.5 Zur Ökologie der Säugetierfaunen von Vermes 1 und 2

Wie bereits an anderer Stelle dargelegt (ENGESSER 1980), sind auf Kleinsäugetieren basierende Interpretationen der ökologischen Bedingungen an einer Fundstelle mit Vorsicht aufzunehmen. Denn immer muss damit gerechnet werden, dass Raubvögel die Kleinsäuger aus verschiedenen ökologischen Gebieten zusammengetragen haben. Ausserdem muss man die Möglichkeit von Kleinbiotopen vor Augen haben, d.h., dass in einem Bereich von ganz geringer Ausdehnung (z.B. Galeriewald, Flusslauf oder Wasserloch) Kleinsäuger leben, welche in den umgebenden Gebieten mit andern ökologischen Verhältnissen fehlen.

Auffällig an den beiden Faunen von Vermes ist die Tatsache, dass sie, obwohl altersmässig wahrscheinlich mehrere Millionen Jahre voneinander getrennt, eine fast identische ökologische Zusammensetzung haben. Man kann deshalb annehmen, dass die ökologischen Bedingungen, in welchen diese Faunen gelebt haben, sehr ähnlich waren. Dies wird durch die gleichbleibenden Ablagerungsbedingungen der beiden Faunenhorizonte bestätigt.

Das Vorkommen zahlreicher Gliriden und Sciuriden deutet auf ein waldiges Biotop hin. Die meisten dieser Nagetiere dürften Baumbewohner gewesen sein.

Einzig die Gattung *Heteroxerus*, welche in beiden Faunen vorkommt, gilt als bodenbewohnendes Hörnchen, und nach der Lebensweise der rezenten Verwandten dieser Gattung – *Atlantoxerus* und *Xerus* – dürften diese Tiere sogar trockene, vielleicht sogar steppenähnliche Biotope bevorzugt haben. Unter den Igelarten gelten die Echinorhinidae (*Galerix* und *Lanthanotherium*) als Bewohner von Sumpfwäldern, während die Erinaceidae (*Mioechinus*) eher für Bewohner trockener Gebiete angesehen werden.

Besonders auffällig ist das fast vollständige Fehlen von typischen Wasserbewohnern wie Bibern und Desmanen¹²⁾ in beiden Faunen. Dennoch hat es in Vermes zur Zeit des Mittelmiozäns sicher ein Gewässer gegeben, wie sich an der Art der Sedimente erkennen lässt.

Zusammenfassend kann man sagen, dass der Anteil an typischen Waldbewohnern in der Faunenzusammensetzung von Vermes 1 und 2 überwiegt. Wahrscheinlich gab es jedoch in nicht allzu weiter Entfernung auch trockenere Biotope, worauf das Vorkommen von *Heteroxerus* und *Mioechinus* hindeutet.

7. Sedimentationsraten, Pedogenese und Faunalalter: Probleme

Wie weiter oben dargelegt (Kap. 2.2, 6.3, 6.4 und Fig. 3), haben die säugerführenden Proben Vm. 1, 5, 10 und 11 eine homogene, gleichaltrige Fauna geliefert, die wir Vermes 1 nannten und in die Biozone NM 5, d. h. ins Orléanien, einstuften.

Die erwähnten Proben stammen aus einem gleichermassen homogenen und monotonen Schichtverband von mindestens 6 m Mächtigkeit. Das lakustrische, teilweise palustrische Ablagerungsmilieu wurde verschiedentlich durch längerdauernde Emersionsphasen unterbrochen, deren Zeugen die typisch ausgebildeten fossilen Böden sind. Da innerhalb dieser 6 m keine Änderung der Fauna erkennbar ist und NM 5 etwa 1–2 Millionen Jahre umfassen dürfte, kann angenommen werden, dass die Ablagerung im Verlauf von einigen hunderttausend Jahren erfolgt ist.

Im Profil 1, in welchem HÜRZELER die in die Zone NM 8 (oberes Astaricien) gestellte Fauna Vermes 2 gefunden hat, stellen wir eine identische Lithologie und somit identische Ablagerungsbedingungen fest.

In Figur 3 haben wir eine mögliche Korrelation zwischen den mehr oder weniger kohligten Mergeln Nr. 23–25 (Vm. 5, Profil 2) und den Schichten 3–6 (steril, Profil 1) vorgeschlagen. Das bedeutet, dass die 2–3 m zwischen den Schichten 3–6 und 11–12 (Vermes 2) einem Zeitintervall von etwa 6 Millionen Jahren entsprechen. Im Felde konnten wir jedoch nicht das geringste Anzeichen von Erosion oder Änderung im Ablagerungstyp erkennen. Bei anscheinend gleichartigen Ablagerungsbedingungen steht somit im Profil 3 eine für lakustrische Karbonate normale Sedimentationsrate von mindestens 6 m/Mio. Jahre einer mindestens 6mal geringeren Sedimentationsrate im Profil 1 gegenüber. Wie lässt sich dieser Widerspruch erklären?

Zunächst kann man die in Figur 3 vorgeschlagene Korrelation in Frage stellen und einen Bruch mit mindestens 10 m Sprunghöhe postulieren. Im Felde sind jedoch keine Anzeichen eines solchen Bruches erkennbar, so dass diese Hypothese,

¹²⁾ Nur ein einziger Biberrest – ein Zahnfragment der seltenen Gattung *Anchitheriomys* – liegt vor.

obwohl nicht mit völliger Sicherheit auszuschliessen, kaum den Tatsachen gerecht wird.

Es scheint uns deshalb naheliegender, die Ursache eher in den besonderen Eigenschaften des lakustrischen Milieus selbst zu suchen. Untersuchungen an rezenten Seen mit Karbonatsedimentation (z. B. Bodensee: SCHÄFER 1972; Bielersee: AMMANN 1975, Matter, unveröff. Daten) zeigen deutlich, dass die Sedimentationsraten auf den Uferplattformen über kürzeste Distanz infolge Wellenwirkung und/oder Seespiegelschwankungen im Verlaufe der Zeit sehr unterschiedlich sein können. Auf manchen Uferplattformen der Alpenrandseen stehen heute lokal sogar spätglaziale Sedimente an (AMMANN 1975, S. 59). Damit liesse sich der scheinbare Widerspruch der unterschiedlichen Sedimentationsraten zwischen den Profilen 1 und 3 aktualistisch erklären.

Auch wenn diese Erklärung nicht zutreffen sollte, bleiben doch zwei wichtige Tatsachen:

- Sedimentationsraten dürfen hier nicht von einem Profil zum andern verglichen werden, solange die auf Pedogenese und/oder Karstbildung zurückzuführende Lösungsrate nicht gleichzeitig ermittelt werden kann.
- Von Säugetierzone NM5 bis NM8, d. h. während rund 6 Millionen Jahren, haben sich die Ablagerungsbedingungen und somit die paläogeographischen Verhältnisse in diesem Sektor des Juras kaum verändert.

Verdankungen

Für zahlreiche fachliche Hinweise und Ratschläge sind wir vor allem Joh. Hürzeler zu grossem Dank verpflichtet. Durch seine eigene Sammeltätigkeit mit den Fundstellen von Vermes bestens vertraut, konnte er uns auch im Feld manche wertvolle Information liefern. N. Mayo (Basel) möchten wir für seine Hilfe im Gelände und für manche Anregung in zahlreichen Diskussionen herzlich danken. Cl. Monty (Liège) hat freundlicherweise einige Algen für uns bestimmt. Unsern Kollegen H. de Bruijn (Utrecht), V. Fahlbusch (München) und P. Mein (Lyon) verdanken wir zahlreiche Hinweise. E. Heizmann (Ludwigsburg) hat uns durch die Ausleihe von Fossilmaterial von Vermes aus seiner Sammlung sehr geholfen. H. Schaub (Basel) hat als Hauptgesuchsteller des Nationalfondsprojektes 2.099-0.78 viel zur Realisierung dieser Untersuchung beigetragen. Den Präparatoren D. Oppliger und M. Weick vom Naturhistorischen Museum Basel sowie den Mitarbeitern P. Schwarz, E. Kübler und D. C. Cao sind wir für die Aufarbeitung und Präparation des Fossilmaterials und das Auslesen der Kleinsäugerproben zu grossem Dank verpflichtet. H. Pouget und Ch. Stocker-Unterwiesing haben die Reinschrift des Manuskriptes in hervorragender Weise besorgt. H. Pouget und J. B. Saunders verdanken wir die Durchsicht des französischen Résumés bzw. des englischen Abstracts. Der Schweizerische Nationalfonds hat uns durch die Subventionierung der Projekte 2.099-0.78, 2.242-0.79 und 2.130-0.78, in deren Rahmen die vorliegende Arbeit verwirklicht wurde, und durch einen Druckkostenbeitrag sehr geholfen.

All diesen Personen und Institutionen gilt unser aufrichtiger Dank.

LITERATURVERZEICHNIS

- AGUILAR, J. P. (1980): *Nouvelle interprétation de l'évolution du genre Megacricetodon au cours du Miocène*. - Palaeovertebrata, Mém. jubil. R. Lavocat, S. 355-364.
- AGUILAR, J. P., & CLAUZON, G. (1979): *Un gisement à mammifères dans la formation lacustre d'âge miocène moyen du Collet-Redon près de St-Cannat (Bouches-du-Rhône). Implications stratigraphiques*. - Palaeovertebrata 8/5, 327-341.

- AMMANN, B. (1975): *Vegetationskundliche und pollenanalytische Untersuchungen auf dem Heidenweg im Bielersee*. – Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz 56, 1–76.
- BAUMBERGER, E. (1934): *Die Molasse des Schweizerischen Mittellandes und Juragebietes*. – Geol. Führer Schweiz, Fasc. I, Teil E, 57–75. Wepf & Cie., Basel.
- BRUIJN, H. DE (1966): *Some new Miocene Gliridae from the Calatayud Area (Prov. Zaragoza, Spain) I*. – Proc. (k.) nederl. Akad. Wetensch. (B) 69/1, 1–21.
- BULOT, C. (1978a): *Bransatoglis cadeoti nov. sp. un nouveau Gliridae (Rodentia, Mammalia) du Miocène de Bézian (zone de La Romieu)*. – Géobios 11/1, 101–106.
- (1978b): *Un nouvel Eumyarion (Rodentia, Mammalia) du Miocène de Bézian près de La Romieu (Gers)*. – Bull. Soc. hist. nat. Toulouse 114/3–4, 373–381.
- CROCHET, J.-Y. (1978): *Les Marsupiaux du Tertiaire d'Europe*. – Thèse Univ. Montpellier, S. 1–360.
- DAAMS, R. (1977): *Aragonian Sciuroptera (Sciuridae, Rodentia, Mammalia) from Spain*. – Proc. (k.) nederl. Akad. Wetensch. (B) 80/5, 356–359.
- DEHM, R. (1950): *Die Nagetiere aus dem Mittel-Miozän (Burdig.) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern*. – N. Jb. Mineral. [Abh.] 91/B, 321–427.
- ENGESSER, B. (1972): *Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland)*. – Tätber. natf. Ges. Basell. 28, 37–363.
- (1975): *Revision der europäischen Heterosoricinae (Insectivora, Mammalia)*. – Eclogae geol. Helv. 68/3, 649–671.
- (1979): *Relationships of some insectivores and rodents from the Miocene of North America and Europe*. – Bull. Carnegie Mus. nat. Hist. 14, 1–68.
- (1980): *Insectivora und Chiroptera (Mammalia) aus dem Neogen der Türkei*. – Schweiz. paläont. Abh. 102, 45–149.
- FAHLBUSCH, V. (1964): *Die Cricetiden (Mamm.) der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns*. – Abh. bayer. Akad. Wiss., math.-natw. Kl. [N. F.] 118, 1–136.
- (1975): *Die Eomyiden (Rodentia, Mammalia) der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns*. – Mitt. bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 15, 63–90.
- (1976): *Report on the International Symposium on mammalian stratigraphy of the European Tertiary*. – Newsl. Stratigr. 5, 160–167.
- FEJFAR, O. (1974): *Die Eomyiden und Cricetiden (Rodentia, Mammalia) des Miozäns der Tschechoslowakei*. – Palaeontographica (A) 146, 99–180.
- FREYTET, P. (1973): *Petrography and paleo-environment of continental carbonate deposits with particular reference to the upper Cretaceous and lower Eocene of Languedoc (Southern France)*. – Sediment. Geol. 10, 25–60.
- (1975a): *Le Danien (Dano-Montien) des Petites Pyrénées et du Plantaurel: étude pétrographique et paléogéographique des faciès «lacustres»*. – Géol. méditerran. 2/4, 159–178.
- (1975b): *Quelques observations pétrographiques sur les calcaires continentaux rencontrés à l'excursion de mai 1974 de l'A. G. B. P.: faciès lacustres, modifications pédologiques, Microcodium*. – Bull. inform. Géol. Bassin Paris 12/2, 15–23.
- FREYTET, P., & PLAZIAT, J.C. (1972): *Les constructions algaires continentales stromatolithiques. Exemples pris dans le Crétacé supérieur et le Tertiaire de France et d'Espagne du Nord*. – Int. geol. Congr., 24th Sess., Canada (Montreal), Section 7, 524–534.
- GREPPIN, J.B. (1854): *Notes géologiques sur les terrains modernes, Quaternaires et Tertiaires du Jura bernois et en particulier du Val de Delémont*. – Nouv. Mém. Soc. helv. Sci. nat. 14, 1–71.
- (1856): *Complément aux notes géologiques*. – Nouv. Mém. Soc. helv. Sci. nat. 14, 1–14.
- (1867): *Essai géologique sur le Jura suisse*. – Delémont.
- (1870): *Description géologique du Jura bernois et de quelques districts adjacents*. – Matér. Carte géol. Suisse 8, 1–357.
- HUGUENEY, M., & MEIN, P. (1968): *Les Eomyidés néogènes de la région lyonnaise*. – Géobios 1, 187–204.
- HÜRZELER, J. (1939): *Säugetierfaunulae aus dem oberen Vindobonien der Nordwest-Schweiz*. – Eclogae geol. Helv. 32/2, 193–203.
- JULLIEN, R., GUÉRIN, C., HUGUENEY, M., & MEIN, P. (1979): *Découverte d'un gisement de mammifères du Miocène moyen à Collet-Redon, près Saint-Cannat (Bouches-du-Rhône, France): Liste faunique, implications stratigraphiques et paléogéographiques*. – Géobios 12/2, 297–301.
- KLAPPA, L.F. (1978): *Biolithogenesis of Microcodium: elucidation*. – Sedimentology 25, 489–522.
- LOPEZ MARTINEZ, N. (1974): *Evolution de la lignée Piezodus–Prolagus (Lagomorpha, Ochotonidae) dans le Cénozoïque d'Europe sud-occidentale*. – Thèse Univ. Montpellier.

- MATTER, A. (1964): *Sedimentologische Untersuchungen im östlichen Napfgebiet (Entlebuch-Tal der Grossen Fontanne, Kt. Luzern)*. – *Eclogae geol. Helv.* 57/2, 315–428.
- MAYR, H. (1979): *Gebissmorphologische Untersuchungen an miozänen Gliriden (Mammalia, Rodentia) Süddeutschlands*. – München.
- MEIN, P. (1958): *Les mammifères de la faune sidérolithique de Vieux-Collonges*. – *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon* 5, 1–122.
- (1970): *Les sciuroptères (Mammalia, Rodentia) néogènes d'Europe occidentale*. – *Géobios* 3/3, 7–77.
- MEIN, P., & FREUDENTHAL, M. (1971): *Une nouvelle classification des Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Tertiaire de l'Europe*. – *Scr. geol.* 2, 1–37.
- MEYER, H. VON (1853): *Mitteilung an Prof. Bronn*. – *N. Jb. Mineral. Geogn. Geol. Petrefaktenkd.*, S. 162–164.
- (1865): *Mitteilung an Prof. Geinitz*. – *N. Jb. Mineral. Geogn. Geol. Petrefaktenkd.*, S. 215–218.
- MÜLLER, G. (1971): *Sediments of Lake Constance*. In: MÜLLER, G. (Ed.): *Sedimentology of parts of Central Europe* (S. 237–252). – *Guidebook to Excursions, VIII Int. Sedimentology Congr., Heidelberg*.
- ROLLIER, L. (1892): *Etude stratigraphique sur les terrains Tertiaires du Jura bernois (partie méridionale)*. – *Eclogae geol. Helv.* 3, 43–83, und *Arch. Sci. phys. nat. (Genève)* 27, 313–354.
- (1893): *Structure et histoire géologiques de la partie du Jura central comprise entre le Doubs (Chaux-de-Fonds), le Val de Delémont, le Lac de Neuchâtel et le Weissenstein*. – *Matér. Carte géol. Suisse* 8, premier Suppl., 1–286.
- (1910): *Troisième supplément à la description géologique de la partie jurassienne de la feuille VII de la carte géologique Suisse en 1:100000*. – *Matér. Carte géol. Suisse [n. s.]* 25, 1–230.
- SALIS, K. VON (1967): *Geologische und sedimentologische Untersuchungen in Molasse und Quartär südöstlich Wolhusen (Entlebuch, Kt. Luzern)*. – *Mitt. natf. Ges. Luzern* 21, 1–107.
- SCHÄFER, A. (1972): *Petrographische und stratigraphische Untersuchungen an den rezenten Sedimenten des Untersees/Bodensee*. – *N. Jb. Mineral. [Abh.]* 117/2, 117–142.
- SCHÄFER, A., & STAPF, K. R. G. (1978): *Permian Saar-Nahe Basin and Recent Lake Constance (Germany): two environments of lacustrine algal carbonates*. In: MATTER, A., & TUCKER, M. E. (Ed.): *Modern and Ancient Lake Sediments*. – *Spec. Publ. int. Assoc. Sedimentologists* 2, 83–107.
- SCHLOSSER, M. (1884): *Die Nager des europäischen Tertiärs*. – *Palaeontographica* 31, 223–328.
- (1887): *Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Creodonten und Carnivoren des europäischen Tertiärs*. – *Beitr. Paläont. Österr.-Ungarn u. Orient* 6, 1–224.
- SCHÖTTLE, M., & MÜLLER, G. (1968): *Recent carbonates sedimentation in the Gnadensee (Lake Constance), Germany*. In: MÜLLER, G., & FRIEDMAN, G. M. (Ed.): *Recent Developments in Carbonate Sedimentology in Central Europe* (S. 148–156). – Springer-Verlag, Berlin.
- SCHÖTZ, M. (1979): *Neue Funde von Eomyiden aus dem Jungtertiär Niederbayerns*. – *Aufschluss* 30, 465–473.
- SEEMANN, I. (1938): *Die Insektenfresser, Fledermäuse und Nager aus der obermiozänen Braunkohle von Viehhausen bei Regensburg*. – *Palaeontographica (A)* 89, 1–55.
- STEHLIN, H. G. (1914): *Übersicht über die Säugetiere der Schweizerischen Molasseformation, ihre Fundorte und ihre stratigraphische Verbreitung*. – *Verh. natf. Ges. Basel* 25, 179–202.
- STEHLIN, H. G., & SCHAUB, S. (1951): *Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager*. – *Schweiz. paläont. Abh.* 67, 1–385.
- STUMM, F. (1964): *Das Tertiär des Basler Tafeljura. Mit besonderer Berücksichtigung der miocänen Ablagerungen*. – *Verh. natf. Ges. Basel* 75/2, 153–217.
- THENIUS, E. (1949): *Zur Revision der Insektivoren des steirischen Tertiärs*. – *Sitzber. österr. Akad. Wiss., math.-natw. Kl. I*, 158/9–10, 671–693.
- TOBIEN, H. (1963): *Zur Gebiss-Entwicklung tertiärer Lagomorphen (Mamm.) Europas*. – *Notizbl. hess. Landesamt Bodenforsch. Wiesbaden* 91, 15–35.
- WAIBEL, A. (1925): *Geologie der Umgebung von Erschwil*. – *Beitr. geol. Karte Schweiz [N. F.]* 55/II, 1–46.