

**Zeitschrift:** Eclogae Geologicae Helvetiae  
**Herausgeber:** Schweizerische Geologische Gesellschaft  
**Band:** 78 (1985)  
**Heft:** 3

**Artikel:** Die Gattung Eucricetodon (Mammalia, Rodentia) im Grenzbereich Oligozän/Miozän  
**Autor:** Engesser, Burkart  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-165674>

### **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:** 24.01.2026

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

Eclogae geol. Helv.	Vol. 78	Nr. 3	Seiten 669–692	Basel, Dezember 1985
---------------------	---------	-------	----------------	----------------------

# Die Gattung *Eucricetodon* (Mammalia, Rodentia) im Grenzbereich Oligozän/Miozän

Von BURKART ENGESSER<sup>1)</sup>

## ZUSAMMENFASSUNG

Mit einer quantitativen Merkmalsanalyse wird gezeigt, dass die von SCHAUB 1925 in der Art «*Cricetodon collatum*» zusammengefassten Formen von Küttigen und Paulhiac unmöglich in einer Spezies untergebracht werden können. Da die *Eucricetodon*-Form von Küttigen die Nominalform von *E. collatus* darstellt, wird jene von Paulhiac als neue Art – *E. hesperius* – beschrieben. *Eucricetodon collatus* und *E. hesperius* werden detailliert beschrieben und mit *E. longidens* verglichen. Das bisher nicht publizierte, umfangreiche Material von *E. longidens* von Boudry 2 wird beschrieben und mit andern Formen verglichen. Mit Hilfe von älteren und jüngeren *Eucricetodon*-Formen wird versucht, die Entwicklungsrichtung einzelner Merkmale zu eruieren. Die auf diese Weise gewonnene Einschätzung der Entwicklungshöhe der einzelnen Formen wird biostratigraphisch und phylogenetisch auszuwerten versucht.

## ABSTRACT

By a quantitative character analysis it is shown that the *Eucricetodon* forms from Küttigen and Paulhiac, united by SCHAUB 1925 in the species “*Cricetodon collatum*”, cannot be integrated in one species. As the type for the species *E. collatus* comes from Küttigen, that from Paulhiac is described as a new species – *E. hesperius*. *E. collatus* and *E. hesperius* are described in detail, and compared with *E. longidens*. The hitherto unpublished rich material of *E. longidens* from Boudry 2 is described and compared with other forms. By analyzing earlier and later *Eucricetodon* forms an attempt is made to establish the direction of evolution of some characters. Once the evolutionary level of the characters has been worked out, this can be used biostratigraphically and phylogenetically.

## RÉSUMÉ

Une analyse quantitative des caractères montre que les formes d'*Eucricetodon* de Küttigen et Paulhiac, réunies par SCHAUB en 1925 dans l'espèce «*Cricetodon collatum*», ne peuvent pas appartenir à la même espèce. *Eucricetodon* de Küttigen étant la forme nominale d'*E. collatus*, celle de Paulhiac est décrite comme nouvelle espèce: *E. hesperius*. *E. collatus* et *E. hesperius* sont décrits en détail et comparés à *E. longidens*. Le riche matériel d'*E. longidens* de Boudry 2 qui n'a pas encore été publié est décrit et comparé à d'autres formes. En analysant des formes d'*Eucricetodon* plus anciennes et plus récentes, on tente d'établir la direction de l'évolution de quelques caractères. On tente d'appliquer à la biostratigraphie et à la phylogénie les résultats obtenus par l'évaluation du niveau d'évolution des différentes formes.

## Einleitung

In seiner Pionierarbeit über die hamsterartigen Nagetiere des Tertiärs erwähnt SCHAUB (1925) nur zwei Arten von *Eucricetodon* (damals *Cricetodon*) aus dem Grenzbe-

<sup>1)</sup> Naturhistorisches Museum, Augustinergasse 2, CH-4001 Basel.

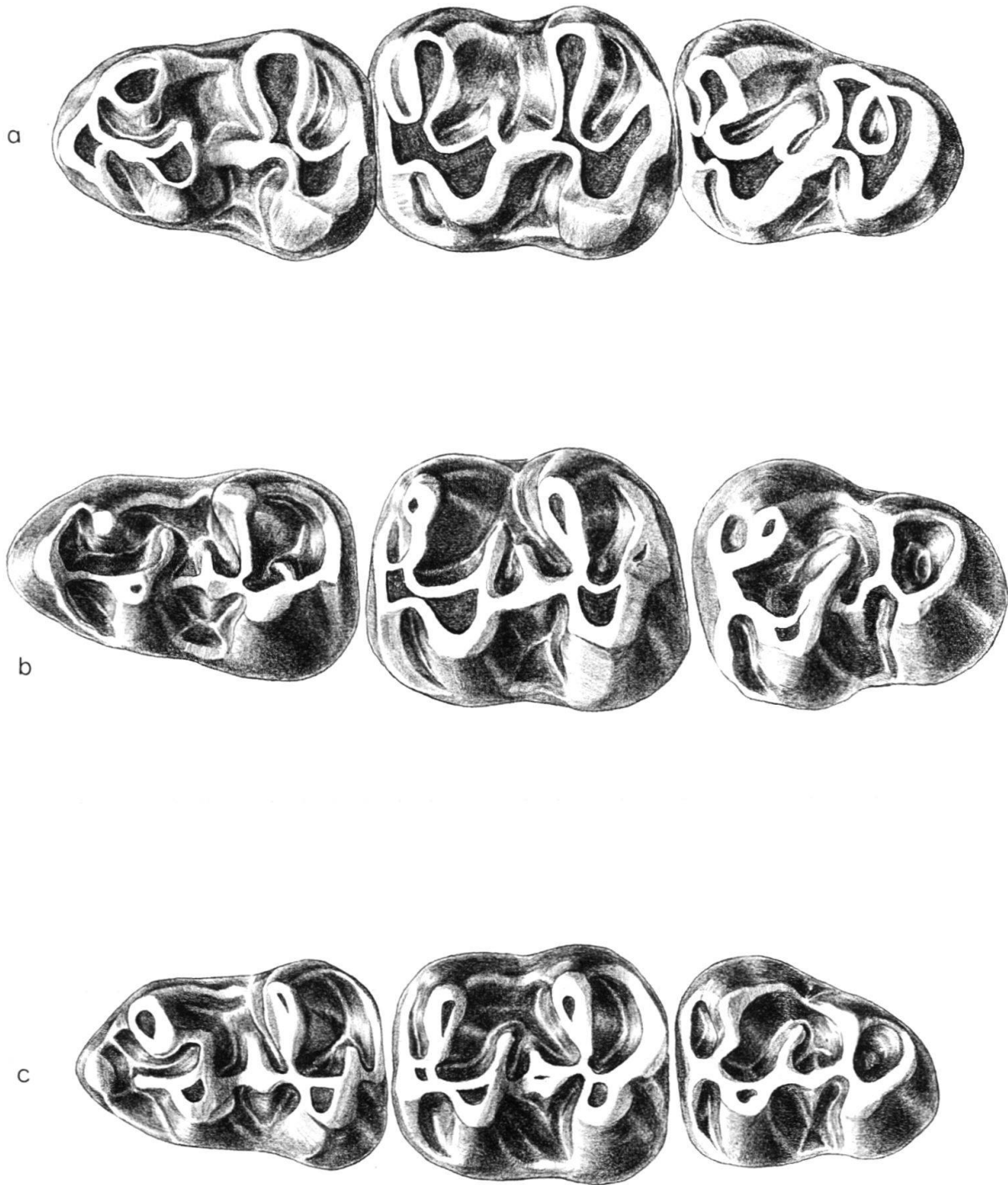


Fig. 1. a: *Eucrietodon hesperius* nov. sp. von Paulhiac.

Mand. dext. M<sub>1</sub>–M<sub>3</sub> (invers) Pa 6796, Holotyp.

b: *Eucrietodon longidens* HUGUENEY 1967 von Boudry 2.

M<sub>1</sub>–M<sub>3</sub> (zusammengesetzt), M<sub>1</sub> sin.: Bd 60, M<sub>2</sub> dext. (invers): Bd 70, M<sub>3</sub> dext. (invers): Bd 97.

c: *Eucrietodon collatus* (SCHAUB 1925) von Küttigen.

M<sub>1</sub>–M<sub>3</sub> (zusammengesetzt, M<sub>1</sub> dext. (invers): U.M. 6218, M<sub>2</sub> dext. (invers): U.M. 3435, M<sub>3</sub> sin.: U.M. 3861. Alle

Figuren ×22.

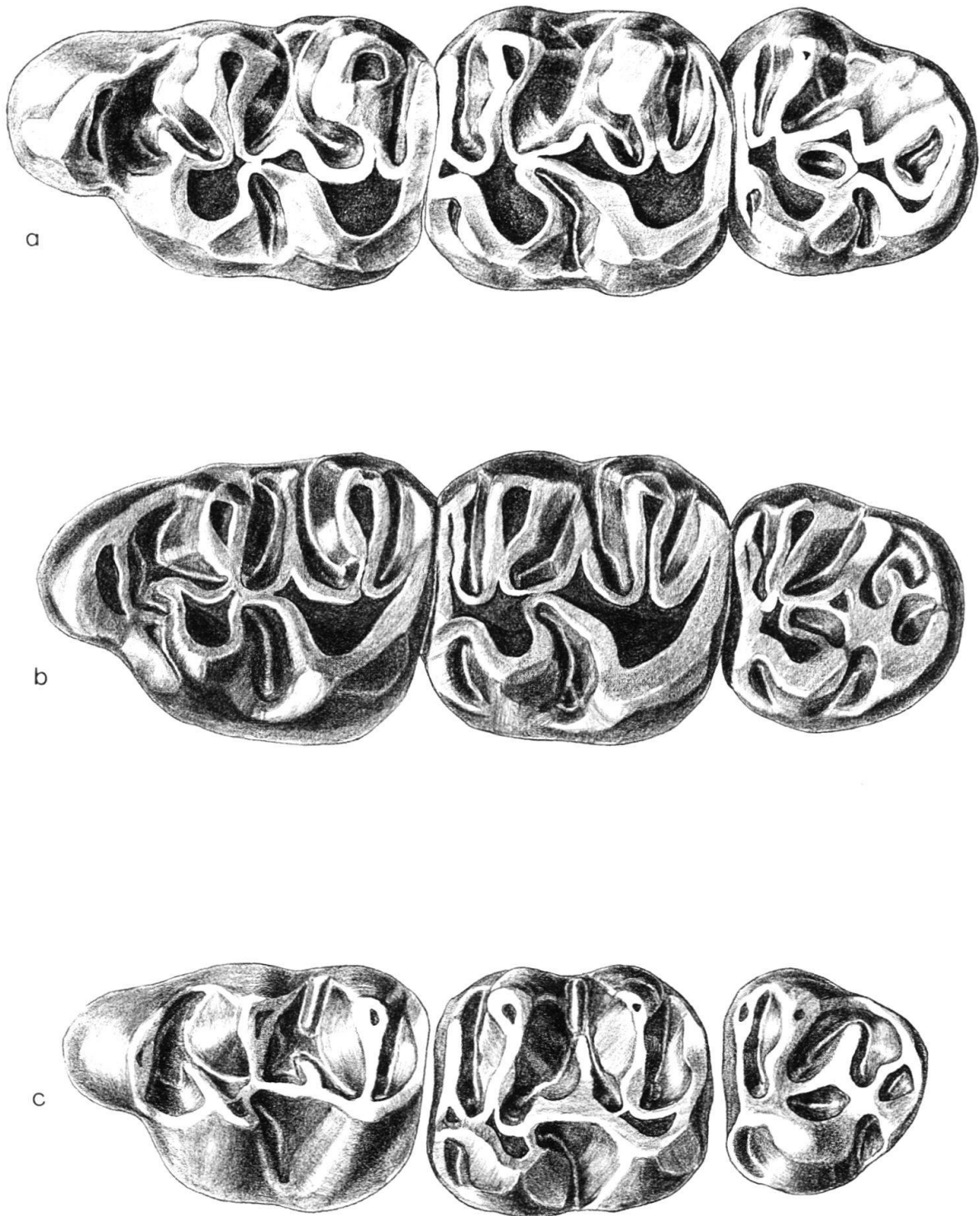


Fig. 2. a: *Eucricetodon hesperius* nov. sp. von Paulhiac.

Max dext.  $M^1$ – $M^3$  (invers): Pa 6782.

b: *Eucricetodon longidens* HUGUENEY 1967 von Boudry 2.

Max sin.  $M^1$ – $M^3$ : Bd 40.

c: *Eucricetodon collatus* (SCHAUB 1925) von Küttigen.

$M^1$ – $M^3$  (zusammengesetzt),  $M^1$  dext. (invers): U.M. 3437,  $M^2$  sin.: U.M. 3845,  $M^3$  sin.: U.M. 6214. Alle Figuren  $\times 22$ .



reich Oligozän/Miozän: *E. collatus* und *E. hochheimensis*. Auf letztere Art möchte ich in diesem Zusammenhang nicht eingehen, da mir nur wenig neues Material von dieser Art vorliegt. Ausserdem zeigt *E. hochheimensis* ein derart abweichendes Zahnmuster, dass in einem grösseren Zusammenhang einmal die Frage diskutiert werden sollte, ob diese Art im Genus *Eucricetodon* gut plaziert ist.

Bei seiner Beschreibung von *Eucricetodon collatus* stützte sich SCHAUB (1925) auf Materialien von Küttigen (Kanton Aargau) und von Paulhiac (Gers). Leider bezeichnete er keinen Holotyp für die neue Spezies. In einem Exemplar dieser Hamsterarbeit in der Bibliothek des Naturhistorischen Museums Basel findet sich bei der Figur 15 auf Tafel I, welche ein Mandibelfragment von Paulhiac (Nr. Pa 6807) zeigt, Schaub's handschriftlicher Vermerk «Typus». Dieser Eintrag zeigt, dass Schaub der Form von Paulhiac als Typusform von *E. collatus* den Vorzug gab. Für die Lösung der nomenklatorischen Probleme im Zusammenhang mit *E. collatus* ist dieser Eintrag allerdings irrelevant.

THALER (1966) erhob *E. collatus* zur Typusspezies seiner neuen Untergattung *Eucricetodon*, die 1966 von CAPETTA, RINGEADÉ & THALER zur Gattung erklärt wurde. Gleichzeitig bezeichnete er ein Mandibelfragment von Küttigen mit der Nummer U.M. 278 (Tf. 1, Fig. 14 in SCHAUB 1925) als Holotyp. Gründe für diese Entscheidung gibt Thaler nicht an. Diese Wahl hat jedoch Gültigkeit, da Thaler der erste Bearbeiter dieses Taxons ist, der sich mit dieser Frage auseinandergesetzt hat. In der Folge sind ihm die Autoren, die über *E. collatus* publiziert haben, gefolgt: HUGUENEY (1969), VIANEY-LIAUD (1972), DE BONIS (1973), AGUILAR (1974), RINGEADÉ (1978).

Die *Eucricetodon*-Form von Coderet, die 1929 von VIRET auch *E. collatus* zugeordnet worden war, wurde 1969 von HUGUENEY als neue Unterart – *E. collatus longidens* – beschrieben. MEIN & FREUDENTHAL werteten diese Unterart 1971 dann zur Art auf.

Bereits 1973 hegte DE BONIS Zweifel (S. 19), ob die *Eucricetodon*-Formen von Küttigen und Paulhiac wirklich ein und derselben Art angehören. Nur durch eingehende biometrische Studien der beiden Populationen liesse sich dieses Problem lösen, erklärte dieser Autor damals.

Anlässlich der Vergleiche der umfangreichen *Eucricetodon*-Materialien von Boudry 2 (vgl. MOJON, ENGESSER, BERGER, BUCHER & WEIDMANN 1985) mit den Populationen von Küttigen und Paulhiac stellte ich bedeutende Unterschiede zwischen den Formen der beiden letzteren Fundstellen fest. Es hat sich auch erwiesen, dass Schaub's Diagnose von *E. collatus* für die Form von Paulhiac überhaupt nicht passt. Deshalb wird die Form von Paulhiac als neue Art beschrieben.

Ziel der vorliegenden Notiz ist, die Unterschiede zwischen der *Eucricetodon*-Form von Paulhiac und *E. collatus* von Küttigen auszuarbeiten. Ausserdem sollen diese beiden Formen mit *E. longidens* von Coderet und Boudry 2 im Detail verglichen werden.

Die zur Diskussion stehenden *Eucricetodon*-Formen sind zweifellos nahe verwandt und sehen einander sehr ähnlich. Die meisten Unterschiede lassen sich nur quantitativ fassen. Aus diesem Grund sind einige wenige Einzelzähne kaum sicher bestimmbar.

Sämtliche in dieser Arbeit enthaltenen Angaben über *E. longidens* von Coderet fassen auf Material aus der Sammlung des Naturhistorischen Museums Basel. Nach Informationen von Dr. Joh. Hürzeler, der einen Teil dieses Materials gesammelt hat, stammen diese Funde aus einem etwas tieferen Niveau als die «couche 3», welche das Material für die Thèse von M. HUGUENEY (1969) geliefert hat. Die in der vorliegenden Studie gemach-

ten Angaben über *E. longidens* Coderet sind also nur bedingt auf das Material der «couche 3» übertragbar, aus welcher der Holotyp der Art stammt.

Sämtliche in dieser Arbeit beschriebenen und abgebildeten Zähne stammen aus der Sammlung des Naturhistorischen Museums Basel.

## Systematischer Teil

### Gattung *Eucricetodon* THALER 1966

#### *Eucricetodon hesperius* nov. sp. von Paulhiac

Figuren 1a und 2a

*Cricetodon collatum*, SCHAUB 1925 partim

*Cricetodon* (*Eucricetodon*) *collatus*, THALER 1966 partim

*Cricetodon* (*Eucricetodon*) *collatus*, RINGEADÉ 1966

*Eucricetodon collatus*, DE BONIS 1973

*Eucricetodon collatus*, VIANEY-LIAUD 1972 partim

*Eucricetodon collatus*, AGUILAR 1974

*Eucricetodon collatus*, RINGEADÉ 1978

*Eucricetodon collatus*, ENGESSER 1979 partim

**Diagnose.** – Mittलगrosser Vertreter der Gattung *Eucricetodon* mit folgenden Besonderheiten:  $M_1$  meist ohne freitragenden Hypoconid-Hinterarm, kurzem bis halblangem Mesolophid und kurzer Vorderknospe.  $M_2$  ebenfalls meist ohne selbständigen Hypoconid-Hinterarm, mit freiem Protoconid-Hinterarm und zusätzlich oft mit einem Mesolophid.  $M_3$  mit selbständigem Protoconid-Hinterarm und ohne Mesolophid.

$M^1$  mit schmaler Vorderknospe, kurzem bis halblangem Mesoloph und rückwärtigem Paraconus-Sporn.  $M^2$  meist mit nach vorne gerichteter Vorjochkante, kurzem Mesoloph und nur selten mit lingualem Vordercingulum.

**Derivatio nominis.** – *hesperius*, lat. westlich, weil die Typuslokalität Paulhiac weit im Westen des Verbreitungsgebietes von *Eucricetodon* liegt.

**Holotypus.** – Rechtes Mandibelfragment mit  $M_1$ – $M_3$  von Paulhiac, Pa. 6796, Naturhistorisches Museum Basel, gefunden 1921.

**Masse:**  $M_1$ :  $1,76 \times 1,26$  mm,  $M_2$ :  $1,72 \times 1,44$  mm,  $M_3$ :  $1,64 \times 1,26$  mm.

**Zur Wahl des Holotyps:** Es wäre naheliegend gewesen, das von SCHAUB 1925 als Typus vorgesehene und schön abgebildete Mandibelfragment Pa 6807 (Tf. 1, Fig. 15) zum Holotyp der Art von Paulhiac zu machen. Das besagte Exemplar ist jedoch morphologisch für die Population von Paulhiac untypisch, ausserdem gehört es grössenmässig zu den allerkleinsten der Population. Diese Eigenschaften haben mich bewogen, ein für die Population von Paulhiac repräsentativeres Stück als Holotyp auszuwählen.

**Typuslokalität.** – Paulhiac (Dépt. du Gers, Frankreich), vgl. DE BONIS 1973, S. 13.

**Alter:** – Unterstes Miozän, Neogen-Säugerzone MN 1 (Zone von Paulhiac), unterstes Agenien (= «Aquitaniens»).

**Differentialdiagnose.** – Von *Eucricetodon collatus* (SCHAUB 1925), unterscheidet sich *E. hesperius* durch:

- die grösseren Dimensionen,
- das weitgehende Fehlen eines freitragenden Hypoconid-Hinterarmes an  $M_1$  und  $M_2$ ,
- das weniger häufig auftretende Mesolophid am  $M_2$  und besonders am  $M_3$ ,
- die meist nach vorn ins Vordercingulum mündende Vorjochkante des  $M_3$ ,
- das schwächer entwickelte linguale Vordercingulum am  $M^2$ ,
- den kürzeren Mesoloph am  $M^2$ .

Von *E. longidens* HUGUENEY 1969 unterscheidet sich *E. hesperius* durch:

- die geringeren Dimensionen,
- das progressivere Zahnmuster, das sich in folgenden Merkmalen ausdrückt:
  - das weitgehende Fehlen eines Hypoconid-Hinterarms an  $M_1$  (87%) und  $M_2$  (90%),
  - das häufigere Fehlen eines Mesolophids an den  $M$  inf. ( $M_1$ : 48%,  $M_2$ : 46%,  $M_3$ : 91% gegenüber 43, 38 und 81% bei *E. longidens* von Coderet),
  - die seltenere Ausbildung eines lingualen Vordercingulums an  $M^2$  (8% bei *E. hesperius*, 43% bei *E. longidens* von Coderet),
  - den kürzeren Mesoloph von  $M^2$ .

**Beschreibung des Holotyps.** – Die mässig abgekaute Zahnreihe mit  $M_1$ – $M_3$  sitzt auf einem Mandibelfragment, das hinter dem  $M_3$  und vor dem Foramen mentale gebro-

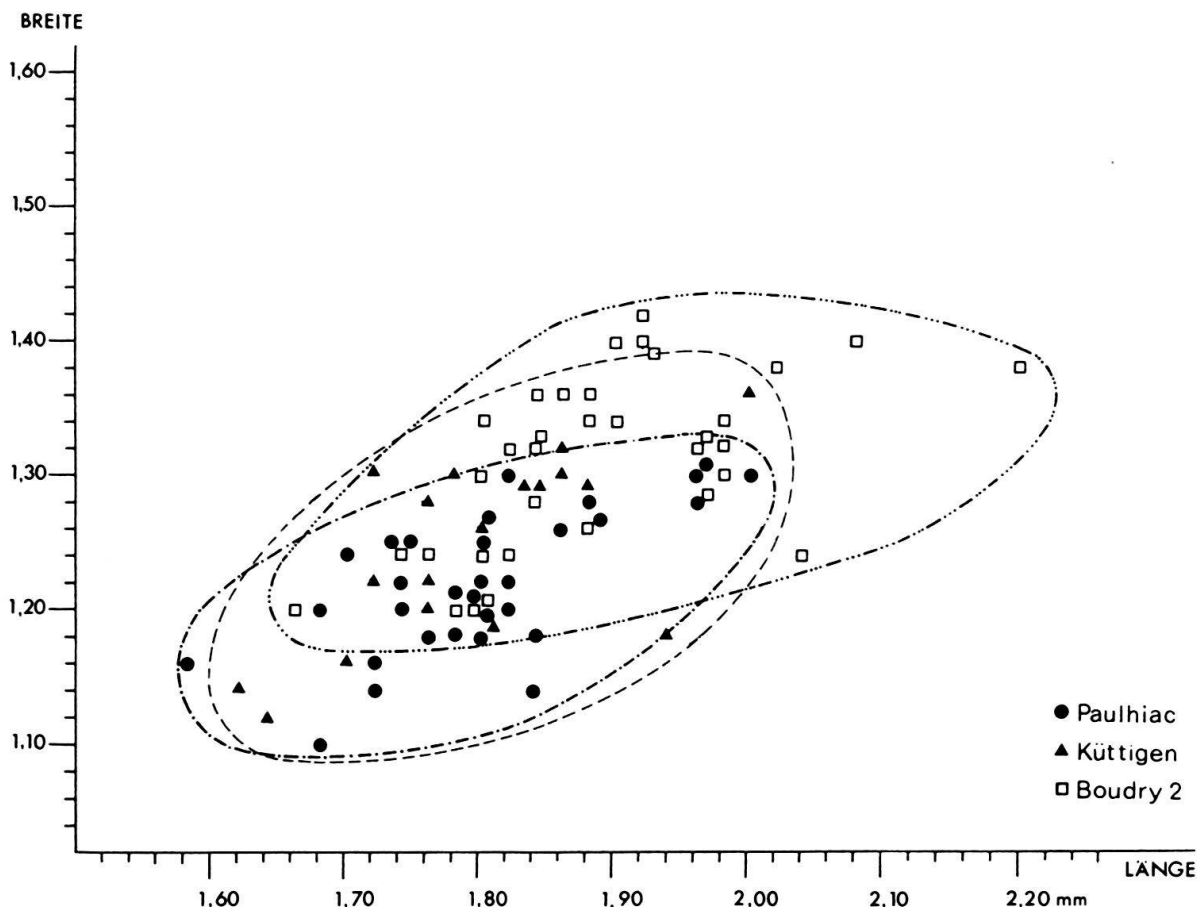


Fig. 3. Längen-Breiten-Diagramm der  $M_1$  von *E. hesperius* von Paulhiac, *E. collatus* von Küttigen und *E. longidens* von Boudry 2.

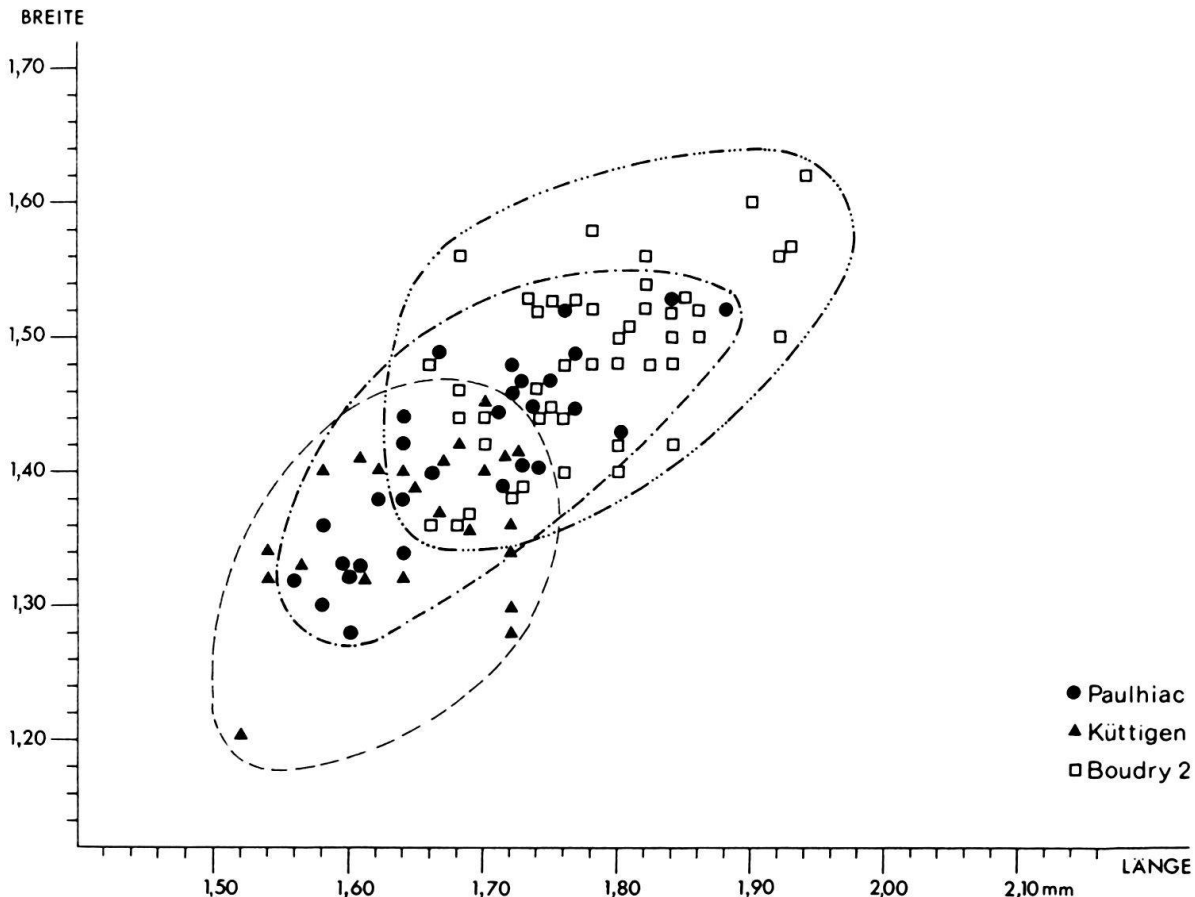


Fig. 4. Längen-Breiten-Diagramm der M<sub>2</sub> von *E. hesperius* von Paulhiac, *E. collatus* von Küttigen und *E. longidens* von Boudry 2.

chen ist. Der Mandibel-Unterrand ist ebenfalls weggebrochen, und der Incisiv fehlt. Der M<sub>1</sub> ist verglichen mit dem M<sub>2</sub> relativ kurz; seine Vorderknospe ist sehr klein. Das Metaconid ist der höchste Hügel des Zahnes; es steht isoliert und ist nur mit der Vorderknospe durch einen Vordergrat verbunden. Vom Protoconid verläuft der Vorderarm ebenfalls zur Vorderknospe. Der Protoconid-Hinterarm ist sehr kurz und endet frei an der Basis des Metaconids. Ein Mesolophid ist nicht erkennbar; dagegen weist der Längsgrat einen Ansatz eines Labialgrates auf. Ein selbständiger Hypoconid-Hinterarm ist nicht entwickelt.

Der M<sub>2</sub> ist der breiteste Molar der Zahnreihe. Er besitzt ein kräftiges labiales und ein schwächeres linguales Vordercingulum. Die Vorjochkante verläuft schräg nach vorne. Der Protoconid-Hinterarm ist kurz und endet frei an der Basis des Metaconids. Das Mesolophid ist nur ganz schwach entwickelt. Ein freier Hypoconid-Hinterarm fehlt.

Der M<sub>3</sub> ist leicht korrodiert. Seine Vorjochkante verläuft schräg nach vorn, wo sie mit dem Protoconid-Vorderarm zusammentrifft. Der Protoconid-Hinterarm ist kräftiger als am M<sub>2</sub> und endet frei. Ein Mesolophid ist nur andeutungsweise erkennbar.

#### Gebissbeschreibung

Der untere Incisiv ist im Querschnitt dreieckig und zeigt auf der Unterseite feine, längsgerichtete Schmelzrippen, und zwar zwei kräftigere aussen und zwei bis vier schwächere innen.

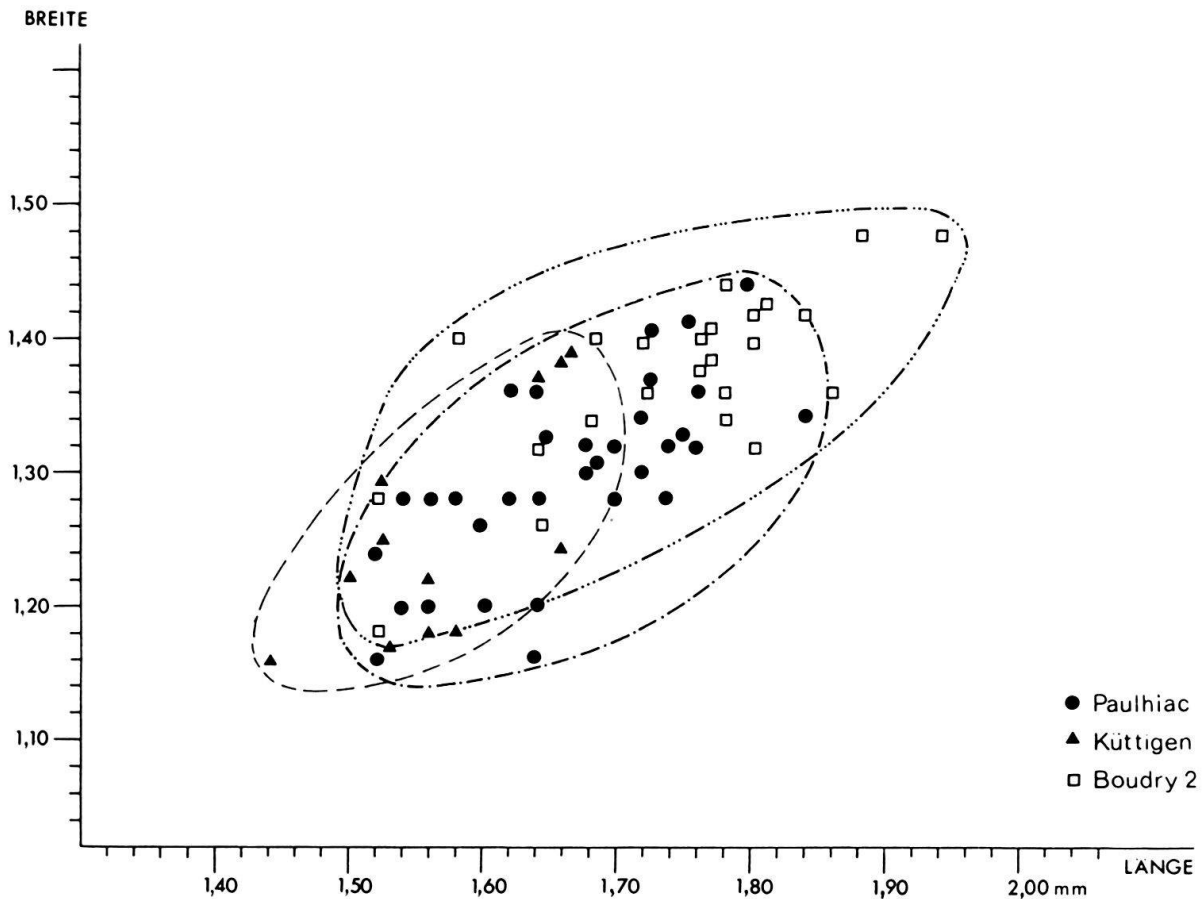


Fig. 5. Längen-Breiten-Diagramm der M<sub>3</sub> von *E. hesperius* von Paulhiac, *E. collatus* von Küttigen und *E. longidens* von Boudry 2.

Die M<sub>1</sub> entsprechen im allgemeinen jenem des Holotyps. Allerdings weisen 18% der Zähne einen freitragenden Hypoconid-Hinterarm auf. Auch ist bei 52% der M<sub>1</sub> ein kurzes Mesolophid ausgebildet. Bei 55% der M<sub>1</sub> endet der Protoconid-Hinterarm nicht wie beim M<sub>1</sub> des Holotyps frei an der Basis des Metaconids, sondern vereinigt sich mit dem Hinterarm des Metaconids zu einem halbkreisförmigen Grat. Auch ist bei 60% der M<sub>1</sub> das Protoconid nicht mit der Vorderknospe verbunden.

Auch die M<sub>2</sub> entsprechen morphologisch weitgehend jenem des Holotyps. Nur bei 10% der Zähne ist ein freitragender Hypoconid-Hinterarm zu erkennen. Der freitragende Protoconid-Hinterarm ist fast durchwegs (bei 98%) vorhanden, ein kurzes Mesolophid jedoch nur bei 51% der ausgezählten Exemplare.

Von den M<sub>3</sub> haben nur 9% ein schwaches Mesolophid. Der Protoconid-Hinterarm ist meist sehr kräftig ausgebildet, wobei er in einigen Fällen mit dem Metaconid-Entoconid-Grat oder dem Entoconid in Verbindung tritt. Bei der Mehrzahl der M<sub>3</sub> (53%) zieht die Vorjochkante nach vorn und mündet in das linguale Vordercingulum. Bei den übrigen Zähnen verläuft sie schräg nach vorn, wobei sie auf den Schnittpunkt von Protoconid-Vorderarm und Vordercingulum trifft (41%), oder sie zieht nach labial und mündet in den Protoconid-Vorderarm (6%).

Der obere Incisiv ist im Querschnitt tropfenförmig und zeigt auf der Oberseite aussen zwei feine longitudinale Schmelzrippen.

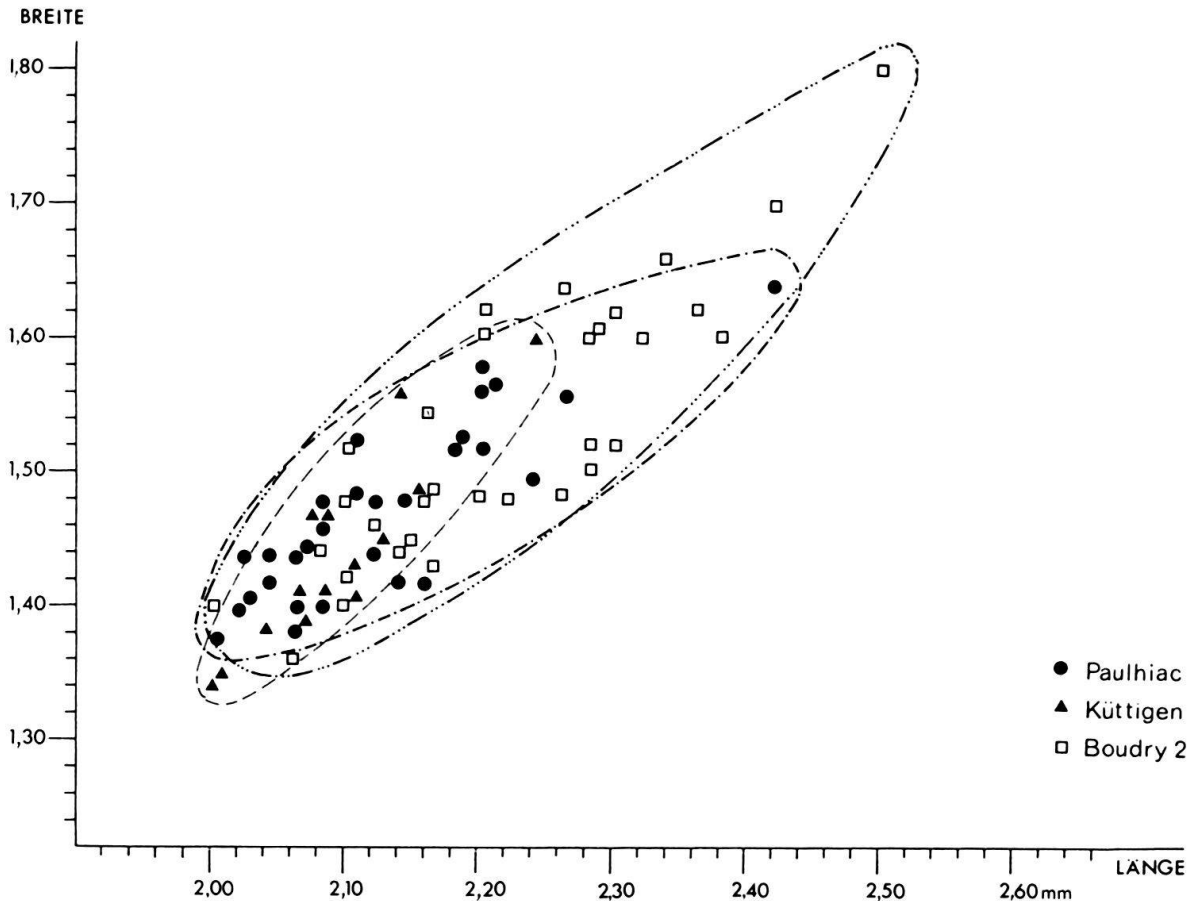


Fig. 6. Längen-Breiten-Diagramm der  $M^1$  von *E. hesperius* von Paulhiac, *E. collatus* von Küttigen und *E. longidens* von Boudry 2.

Der  $M^1$  besitzt eine relativ grosse, ungeteilte Vorderknospe. Der meist sehr kräftige Protoconus-Vorderarm verläuft schräg nach vorne labial und endet frei. Der Mesoloph ist meist lang und mit dem Mesostyl verbunden. Einige wenige  $M^1$  zeigen einen kurzen Mesoloph. Die Nachjochkante (Metaloph) verläuft bei 74% der  $M^1$  lingual zum Hypoconus. Bei 13% der Exemplare von Paulhiac zieht sie schräg nach vorn und mündet etwas vor dem Hypoconus; bei ebenfalls 13% mündet die Nachjochkante hinter dem Hypoconus in das Schlusscingulum. Die Vorjochkante ist durchwegs nach hinten gerichtet und mündet in den Protoconus-Hinterarm. Der Paraconus zeigt meist einen kräftigen hintern Sporn, der oft mit dem Mesostyl in Verbindung tritt.

Am  $M^2$  ist die Vorjochkante meist (72%) nach vorn gerichtet. Bei 20% der Zähne verläuft sie genau transversal zum Protoconus, und bei wenigen Stücken (9%) ist die «alte» und die «neue» Vorjochkante (Terminologie nach SCHAU 1925) erhalten. Die Nachjochkante zieht bei 72% der  $M^2$  schräg nach vorne zum Hypoconus-Vorderarm; bei den übrigen Exemplaren ist sie transversal gerichtet und mit dem Hypoconus verbunden. Eine rückwärtige Verbindung der Nachjochkante mit dem Schlusscingulum, wie sie gelegentlich am  $M^1$  vorkommt, ist bei keinem  $M^2$  zu beobachten. Der Mesoloph des  $M^2$  ist bei 83% der Zähne sehr kurz, bei 10% halblang, und bei 7% erreicht er den Zahnrand. Ein gut ausgebildetes linguales Vordercingulum ist bei den  $M^2$  von Paulhiac nur bei 8%

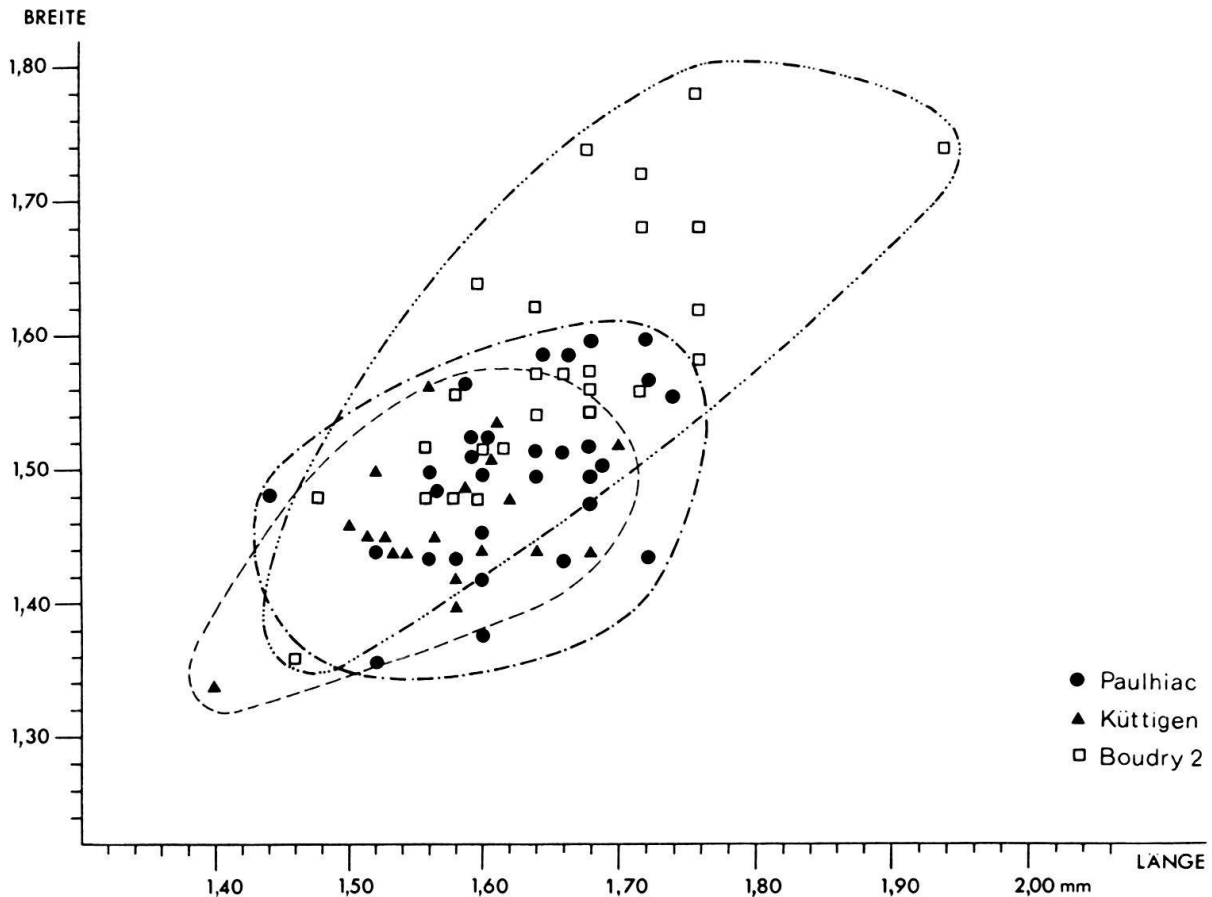


Fig. 7. Längen-Breiten-Diagramm der  $M^2$  von *E. hesperius* von Paulhiac, *E. collatus* von Küttigen und *E. longidens* von Boudry 2.

der Exemplare vorhanden. Bei 67% der Zähne ist das Vordercingulum zu einer schwachen Kante zurückgebildet, und bei 25% fehlt es ganz.

Der  $M^3$  zeigt meist kein linguales Vordercingulum: Bei 37% der Zähne ist ein Ansatz dieses Cingulums zu erkennen. Der Mesoloph ist in der Regel halblang; lediglich bei 20% der  $M^3$  reicht er bis zum labialen Zahnrand. Die Vorjochkante verläuft transversal zum Protoconus-Vorderarm. Bei 7% der Exemplare tritt sie direkt mit dem Protoconus in Verbindung, und in seltenen Fällen (3%) ist die «alte» und die «neue» Vorjochkante zu erkennen.

Alle oberen Molaren sind dreiwurzelig.

### *Eucricetodon collatus* (SCHAUB 1925)

*Cricetodon collatum* SCHAUB 1925

*Cricetodon* (*Eucricetodon*) *collatus*, THALER 1966 partim

*Eucricetodon collatus*, VIANEY-LIAUD 1972 partim

**Diagnose.** – Vgl. SCHAUB (1925), S. 35.

**Holotyp.** – Linkes Mandibelfragment mit I,  $M_1$ – $M_2$  von Küttigen (Kanton Aargau, Schweiz), U.M. 278 Naturhistorisches Museum Basel. *Masse*:  $M_1$ : 1,80 × 1,18 mm,  $M_2$ : 1,72 × 1,36 mm.



*Typuslokalität.* – Strasseneinschnitt von Rombach, Gemeinde Küttigen, Kanton Aargau, Koord. 645.875/250.650 auf der Schweizer Landeskarte 1:25 000, Blatt 1089 Aarau.

*Alter.* – Oberstes Oligozän, Neogen-Säugerzone MN 0 (Zone von Coderet).

*Stratigraphische Verbreitung.* – Säugerzone MN 0, möglicherweise auch noch in MN 1 (Zone von Paulhiac). Aus der Schweizer Molasse liegen einige kleine Säugetierfaunen aus der Zone MN 1 vor, die *Eucricetodon*-Zähne geliefert haben, die sehr wohl zu *E. collatus* gehören könnten. Da die drei Arten *E. collatus*, *E. hesperius* und *E. longidens* nur mit einem grösseren Material sicher auseinanderzuhalten sind, kann über das Vorkommen von *E. collatus* im Miozän noch nichts Sicheres gesagt werden.

### Beschreibung

Da SCHAUB (1925) bei seiner Beschreibung von *E. collatus* die Formen von Küttigen und Paulhiac nicht auseinandergehalten hat, dürfte eine Beschreibung der Art von Küttigen nützlich sein.

Der  $M_1$  hat eine kurze, kleine Vorderknospe. Fast durchwegs (bei 88% der Exemplare) ist ein freidendiger Hypoconid-Hinterarm ausgebildet. Die wenigen Stücke, die diesen Grat nicht besitzen, zeigen eine Verdickung im Schlusscingulum. Das Mesolophid ist entweder kurz bis halblang (53%) oder fehlt (47%). Der Protoconid-Hinterarm biegt

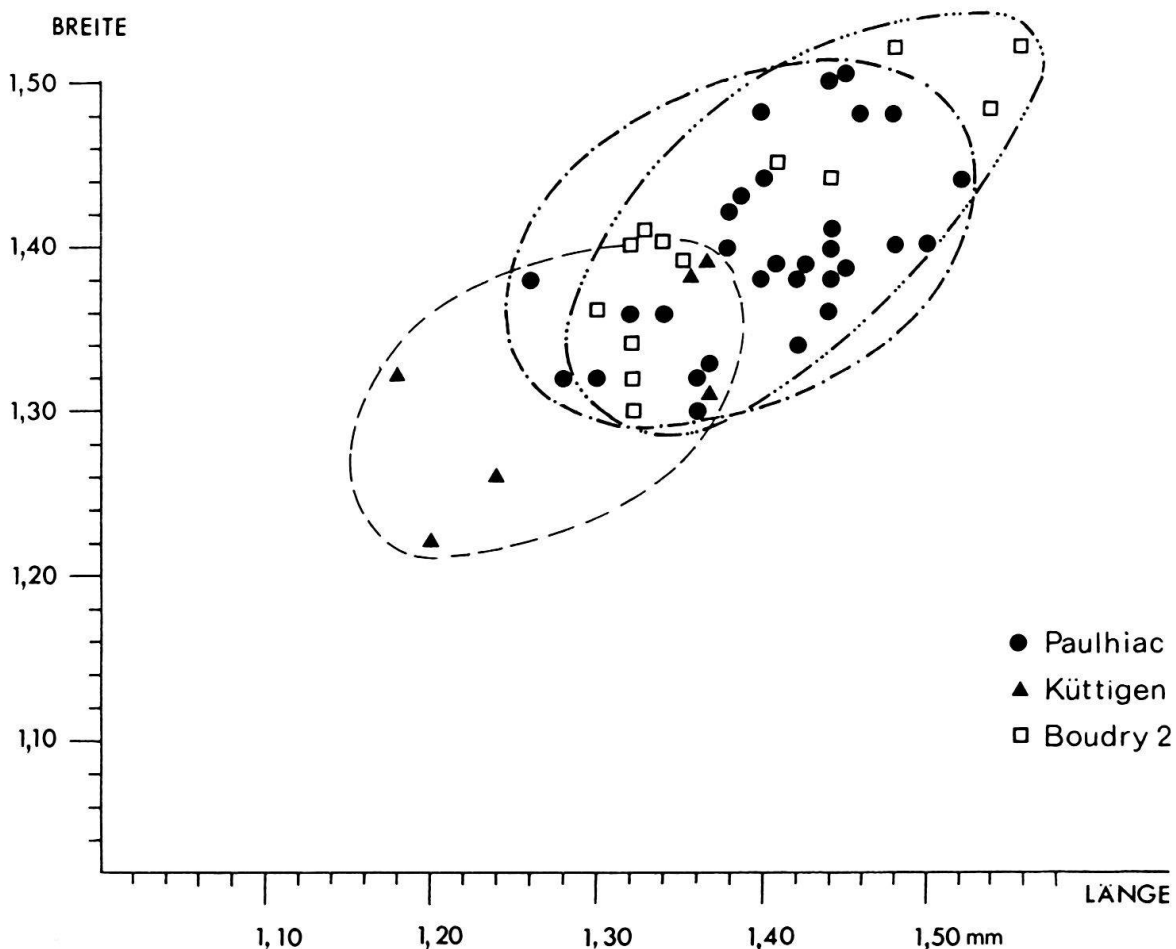


Fig. 8. Längen-Breiten-Diagramm der  $M^3$  von *E. hesperius* von Paulhiac, *E. collatus* von Küttigen und *E. longidens* von Boudry 2.

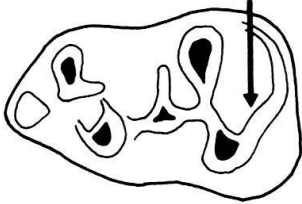
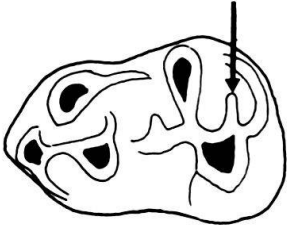
			n
	a	b	
Paulhiac	87 %	13 %	30
Küttigen	12 %	88 %	17
Boudry 2	37 %	63 %	32
Coderet (Mat. Basel)	24 %	76 %	29

Fig. 9. Die prozentuale Häufigkeit eines freien Hypoconid-Hinterarms am  $M_1$  von verschiedenen *Eucricetodon*-Formen. a: ohne, b: mit Hypoconid-Hinterarm. n: Anzahl der untersuchten Exemplare.

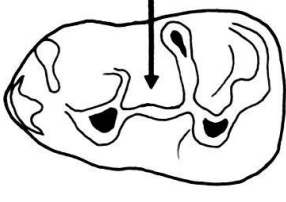
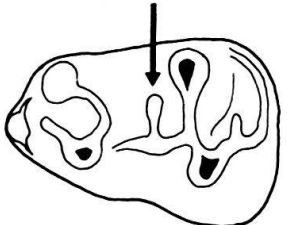
			n
	a	b	
Paulhiac	48 %	52 %	27
Küttigen	47 %	53 %	17
Boudry 2	36 %	64 %	33
Coderet (Mat. Basel)	43 %	57 %	30

Fig. 10. Die prozentuale Häufigkeit eines Mesolophids am  $M_1$  von verschiedenen *Eucricetodon*-Formen. a: ohne, b: mit Mesolophid. n: Anzahl der untersuchten Exemplare.


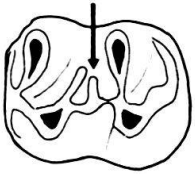
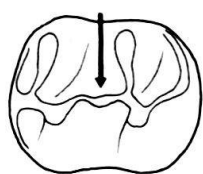
Mesolophid und Protoconid-Hinter- arm				n
	a	b	c	
Paulhiac	46 %	51 %	2 %	43
Küttigen	30 %	70 %	-	23
Boudry 2	37 %	63 %	-	38
Coderet (Mat. Basel)	38 %	62 %	-	26

Fig. 11. Die prozentuale Häufigkeit des Mesolophids und des freien Protoconid-Hinterarmes am  $M_2$  verschiedener *Eucricetodon*-Formen. a: mit Protoconid-Hinterarm, ohne Mesolophid, b: mit Protoconid-Hinterarm und Mesolophid, c: ohne Protoconid-Hinterarm und Mesolophid. n: Anzahl der untersuchten Exemplare.

meist nach vorn um und tritt mit dem Metaconid in Verbindung. Der Protoconid-Vorderarm verläuft oft nach vorn zur Vorderknospe.

Der  $M_2$  zeigt immer einen kräftigen Protoconid-Hinterarm, der schräg nach hinten gerichtet ist und meist frei endigt. Bei 70 % der  $M_2$  ist ein kurzes Mesolophid ausgebildet, bei den restlichen Exemplaren fehlt es. Ein freieidender Hypoconid-Hinterarm ist am  $M_2$  seltener zu beobachten als am  $M_1$ : Nur bei 38 % der Zähne ist dieser Grat vorhanden.

Der  $M_3$  zeigt auch immer einen kräftigen Protoconid-Hinterarm. Das Mesolophid ist kurz (45 %) oder fehlt (55 %). Die Vorjochkante verläuft transversal zum Protoconid-Vorderarm (27 %) oder schräg nach vorn zum Schnittpunkt von Protoconid-Vorderarm und Vordercingulum. In den meisten Fällen (46 %) biegt sie jedoch nach vorn und mündet ins linguale Vordercingulum.

Am  $M^1$  ist die Vorderknospe relativ breit und fast durchwegs ungeteilt. Der Protoconus-Vorderarm endigt frei. Der Mesoloph ist meist lang; wenn er den Zahnrand nicht erreicht, ist fast immer ein Mesostyl ausgebildet. Bei 79 % der  $M^1$  verläuft die Nachjochkante transversal zum Hypoconus; bei 21 % zieht sie schräg nach vorn zum Hypoconus-Vorderarm. Bei keinem Exemplar ist eine rückwärtige Verbindung mit dem Schluscingulum zu beobachten.

Der  $M^2$  hat meist einen langen Mesoloph (58 %), manchmal einen kurzen (26 %) und selten einen halblangen (16 %). Das labiale Vordercingulum ist bei 19 % der Exemplare klar ausgebildet, bei 62 % nur als Kante, und bei 19 % fehlt es ganz. Die Vorjochkante zieht meist zum Protoconus-Vorderarm (74 %) oder verläuft transversal zum Protoconus (26 %). Eine doppelte Vorjochkante ist bei keinem Exemplar zu beobachten. Die Nachjochkante zieht meist schräg nach vorn zum Hypoconus-Vorderarm (88 %) oder verläuft transversal zum Hypoconus.

Der  $M^3$  hat bei 50 % der Exemplare ein gut ausgebildetes linguales Vordercingulum. Die Vorjochkante verläuft in der Regel zum Protoconus-Vorderarm; selten biegt sie nach vorn um ins labiale Vordercingulum. Der Mesoloph ist halblang bis lang.

*Eucricetodon longidens* HUGUENEY 1969*Cricetodon collatum* VIRET 1929*Cricetodon collatus longidens* HUGUENEY 1969*Eucricetodon longidens* MEIN & FREUDENTHAL 1971*Diagnose.* – Vgl. HUGUENEY 1969, S. 35.*Holotyp.* – Linkes Mandibelfragment mit  $M_1$ – $M_3$  von Coderet, Nr. 96508 Département des Sciences de la Terre der Université Claude Bernard Lyon.*Typuslokalität.* – Coderet, graugrüne Mergel der «couche 3» (vgl. HUGUENEY 1969, S. 3).*Alter.* – Oberstes Oligozän, Neogen-Säugerzone MN 0 (Zone von Coderet).*Stratigraphische Verbreitung.* – *E. longidens* ist in den Säugerzonen MN 0 und MN 1 (Paulhiac) nachgewiesen. In der Schweizer Molasse kommt die Art in den Zonen von Findreuse 8 (Fundstelle Le Gérignoz, vgl. ENGESSER, MAYO & WEIDMANN 1984) und Boudry 2 (vgl. MOJON et al. 1985) vor.*Beschreibung.* – Vgl. HUGUENEY (1969, S. 35–47).*Eucricetodon longidens* von Boudry 2

Von sämtlichen *Eucricetodon*-Formen aus dem Grenzbereich Oligozän/Miozän zeigt *E. longidens* aus der «couche 3» von Coderet die grösste Übereinstimmung mit der Form von Boudry 2. Letztere Form entspricht auch gut der Diagnose der Art von Coderet (vgl. HUGUENEY 1969). Die verlängerten Proportionen von  $M_2^2$  und  $M_3^3$ , auf welche Hugueney in ihrer Diagnose hinweist, springen auch bei der Form von Boudry ins Auge. Bezüglich der Dimensionen kommt die Population aus dem Schweizer Jura jener von Coderet ebenfalls am nächsten, wobei erstere die letztere allerdings noch etwas übertrifft. Der Grössenunterschied, der sich vor allem beim  $M_1$  deutlich ausdrückt, ist wohl auf das geringere Alter der Form von Boudry 2 zurückzuführen.

Morphologisch sind zwischen der Form von Boudry 2 und jener von Coderet auch einige Unterschiede zu beobachten: Die  $M_1$  und  $M_2$  von Boudry sind häufiger ohne Hypoconid-Hinterarm als jene von Coderet (vgl. Fig. 9 und 12). Die Vorjochkante des  $M_3$  verläuft bei der Form von Boudry 2 häufiger (72%) nach vorn als bei jener von Coderet (41%, vgl. Fig. 14). In diesen abweichenden Merkmalen erweist sich die Population von Boudry als deutlich progressiver. In zwei andern Merkmalen, der Länge des Mesoloph von  $M^2$  und im Vorhandensein oder Fehlen des Mesolophids von  $M_3$ , ist die Form von Coderet etwas fortschrittlicher (vgl. Fig. 13 und 17). Wägt man die fortschrittlichen und die ursprünglichen Merkmale der beiden Formen gegeneinander ab, so erweist sich die von Boudry 2 deutlich als moderner. Diese Einschätzung hat vor allem mit dem Vorhandensein oder Fehlen des Hypoconid-Hinterarmes von  $M_1$  und  $M_2$  zu tun, ein Merkmal, welches ich für die Beurteilung des Entwicklungsgrades für am zuverlässigsten halte (vgl. S. 687). Dass die Population von Boudry in einigen Merkmalen ursprünglicher ist als jene von Coderet, mag als Hinweis für den Umstand betrachtet werden, dass wir es in diesem Fall nicht mit einer unilinearen Entwicklung zu tun haben.

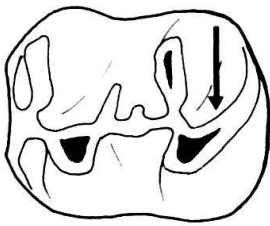
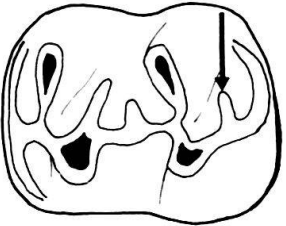
			n
	a	b	
Paulhiac	90%	10%	40
Küttigen	62%	38%	21
Boudry 2	61%	39%	49
Coderet (Mat. Basel)	50%	50%	26

Fig. 12. Die prozentuale Häufigkeit eines freien Hypocondid-Hinterarmes am  $M_2$  verschiedener *Eucricetodon*-Formen. a: ohne, b: mit Hypocondid-Hinterarm. n: Anzahl der untersuchten Exemplare.

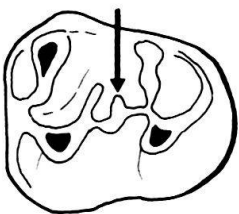
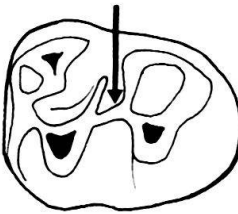
			n
	a	b	
Paulhiac	9%	91%	33
Küttigen	45%	55%	11
Boudry 2	38%	62%	26
Coderet (Mat. Basel)	19%	81%	21

Fig. 13. Die prozentuale Häufigkeit eines Mesolophids am  $M_3$  verschiedener *Eucricetodon*-Formen. a: mit, b: ohne Mesolophid. n: Anzahl der untersuchten Exemplare.

Bei der Untersuchung des Materials von Boudry 2 habe ich mir natürlich auch die Frage gestellt, ob die Errichtung einer neuen Art nicht gerechtfertigt wäre. Verschiedene Gründe haben mich davon abgehalten: In manchen Merkmalen (vgl. Fig. 20) ist die Übereinstimmung zwischen den Formen von Boudry und Coderet sehr gross. Die Mehrzahl der Unterschiede (inklusive des Grössenunterschieds) lassen sich auf eine unterschiedliche Entwicklungshöhe zurückführen. Die Merkmale, die HUGUENEY (1969) als besonders charakteristisch für *E. longidens* betrachtete – die Verlängerung von  $M_2^2$  und  $M_3^3$  –, sind auch bei der Population von Boudry deutlich ausgebildet.

Im Vergleich mit *E. hesperius* von Paulhiac erweist sich die Form von Boudry 2 als deutlich ursprünglicher: In 7 von 8 Merkmalen, die analysiert wurden, zeigt letztere Form einen primitiveren Zustand (vgl. Fig. 20). In den Dimensionen übertrifft die Form von Boudry 2 *E. hesperius* jedoch deutlich (vgl. Fig. 3–8). Nach dem Entwicklungsniveau der restlichen Elemente der beiden Faunen und der lithostratigraphischen Position der beiden Fundstellen sind Boudry 2 und Paulhiac ins unterste Aquitan einzustufen (vgl. MOJON et al. 1985) und somit gleichaltrig. Es besteht deshalb kein Zweifel, dass *E. longidens* von Boudry und *E. hesperius* von Paulhiac zwei verschiedenen Entwicklungslinien angehören.

*E. collatus* von Küttigen ist eindeutig primitiver als die Form von Boudry 2. Neben einem beträchtlichen Grössenunterschied (vgl. Fig. 3–8) erweist sich *E. collatus* in 5 von 8 analysierten Merkmalen als ursprünglicher (vgl. Fig. 20). In zwei Merkmalen allerdings, dem lingualen Vordercingulum von  $M^2$  und dem Verlauf der Vorjochkante von  $M^1$ , zeigt die Form von Boudry den ursprünglichen Zustand. Dieser Umstand deutet darauf hin, dass auch die Form von Boudry 2 nicht ohne weiteres von *E. collatus* von Küttigen abgeleitet werden kann.

#### Vergleich von *E. hesperius* und *E. collatus*

SCHAUB hatte 1925 von Küttigen nur ein Mandibelfragment mit  $M_1$  und  $M_2$  (U.M. 278, den heutigen Holotyp der Art *E. collatus*) zur Verfügung. Es ist deshalb verständlich, dass er die Formen von Paulhiac und Küttigen nicht auseinandergehalten hat.

*E. hesperius* ist deutlich grösser als *E. collatus*. Dieser Grössenunterschied zeigt sich bei allen Molaren mit Ausnahme des  $M_1$  (vgl. Fig. 3–8). Vergleiche mit den Massen von *E. longidens* zeigen, dass nicht der  $M_1$  von *E. hesperius* speziell klein ist, sondern eher, dass der  $M_1$  von *E. collatus* relativ gross ist. Am deutlichsten ist der Grössenunterschied zwischen der Art von Paulhiac und jener von Küttigen beim  $M_2$  und  $M^3$  (vgl. Fig. 4 und 8).

Der bedeutungsvollste morphologische Unterschied zwischen den beiden Arten findet sich meiner Meinung nach am  $M_1$ : 88 % der  $M_1$  von Küttigen zeigen einen freilegenden Hypoconid-Hinterarm, während dieser Grat bei den Exemplaren von Paulhiac nur in 13 % der Fälle zu beobachten ist. SCHAUB hat 1925 diesem Merkmal schon grosse Bedeutung beigemessen und das Vorhandensein eines freien Hypoconid-Hinterarms in seine Diagnose von «*Cricetodon collatum*» aufgenommen. Wie die Untersuchungen des heute vorliegenden, reichen Materials von Paulhiac jedoch zeigen, passt die Form von Paulhiac gar nicht in Schaub's Diagnose von *E. collatus*. Im Mesolophid des  $M_1$  zeigen *E. hesperius* und *E. collatus* kaum Unterschiede (vgl. Fig. 10).

Dagegen ist am  $M_2$  ein Mesolophid bei *E. collatus* häufiger zu beobachten (70 %) als bei *E. hesperius* (51 %). Bei 2 % der  $M_2$  von Paulhiac fehlt auch der freie Protoconid-Hin-




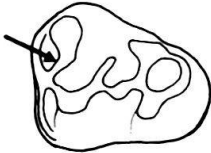

				n
	a	b	c	
Paulhiac	6 %	41 %	53 %	32
Küttigen	27 %	27 %	46 %	11
Boudry 2	-	28 %	72 %	25
Coderet (Mat. Basel)	18 %	41 %	41 %	22

Fig. 14. Die prozentuale Häufigkeit drei verschiedener Verlaufsmodi der Vorjochkante am  $M_3$  einiger *Eucricetodon*-Formen. a: transversaler Verlauf, b: Verlauf schräg nach vorn, c: Umbiegen der Vorjochkante nach vorn. n: Anzahl der untersuchten Exemplare.

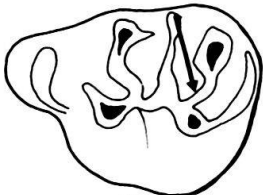
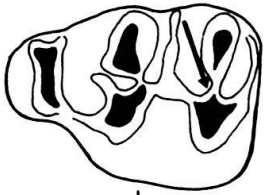
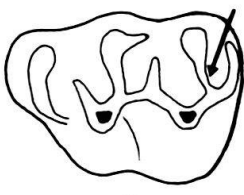
				n
	a	b	c	
Paulhiac	13 %	74 %	13 %	31
Küttigen	21 %	79 %	-	14
Boudry 2	38 %	62 %	-	34
Coderet (Mat. Basel)	23 %	77 %	-	30

Fig. 15. Die prozentuale Häufigkeit drei verschiedener Verlaufsmodi der Nachjochkante am  $M^1$  einiger *Eucricetodon*-Formen. a: Verlauf schräg nach vorn, b: transversaler Verlauf, c: Verlauf schräg nach hinten. n: Anzahl der untersuchten Exemplare.

terarm. Dieses Fehlen ist ein fortschrittliches Merkmal, das bei keinem Exemplar von Küttigen vorkommt. Ebenso ist der freie Hypoconid-Hinterarm am  $M_2$  von *E. collatus* häufiger (38 %) als bei *E. hesperius* (10 %) (vgl. Fig. 12).

Der  $M_3$  von *E. collatus* zeigt in 45 % der Fälle ein kurzes Mesolophid, während dieser Grat nur bei 9 % der Zähne von Paulhiac zu beobachten ist (vgl. Fig. 13). Der transversale Verlauf der Vorjochkante ist bei den  $M_3$  von Paulhiac sehr selten, während er bei den entsprechenden Zähnen von Küttigen doch in 27 % der Fälle vorkommt. Einen schräg nach vorn gerichteten Verlauf der Vorjochkante zeigen 27 % der  $M_3$  von Küttigen und




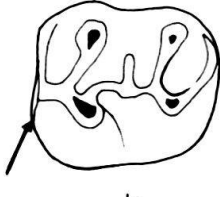

				n
	a	b	c	
Paulhiac	8 %	67 %	25 %	36
Küttigen	19 %	62 %	19 %	16
Boudry 2	43 %	26 %	31 %	23
Coderet (Mat. Basel)	43 %	36 %	21 %	33

Fig. 16. Die prozentuale Häufigkeit eines lingualen Vordercingulums am  $M^2$  verschiedener *Eucrietodon*-Formen. a: Cingulum deutlich entwickelt, b: Cingulum zur Kante reduziert, c: ohne Cingulum. n: Anzahl der untersuchten Exemplare.

41 % der Zähne von Paulhiac, während eine stark nach vorne gebogene Vorjochkante bei 46 % der  $M_3$  von Küttigen und 53 % von Paulhiac vorkommt (vgl. Fig. 14).

Der wichtigste Unterschied am  $M^1$  zwischen den beiden Arten scheint mir im Verlauf der Nachjochkante zu liegen: Bei 21 % der Exemplare von Küttigen ist sie nach vorn gerichtet, aber nur bei 13 % der Stücke von Paulhiac. Bei 79 % der  $M^1$  von Küttigen und 74 % jener von Paulhiac verläuft sie transversal. Ein Verlauf nach hinten ist im Material von Küttigen nie zu beobachten, jedoch bei 13 % der  $M^1$  von Paulhiac (vgl. Fig. 15).

Der Mesoloph des  $M^2$  ist bei *E. collatus* meist lang (58 %), bei *E. hesperius* jedoch nur selten (7 %) (vgl. Fig. 17). Eine doppelte Vorjochkante ist bei keinem  $M^2$  von Küttigen ausgebildet, während dieses Merkmal doch bei 9 % der  $M^2$  von Paulhiac vorkommt (vgl. Fig. 18). Auch ein gut ausgebildetes linguales Vordercingulum ist bei den  $M^2$  von *E. collatus* etwas häufiger (19 %) als bei jenen von *E. hesperius* (8 %) (vgl. Fig. 16).

Wenn man nun *Eucrietodon*-Formen des oberen Oligozäns und solche des untern Miozäns ansieht, dann lassen sich fast alle Merkmale, in welchen sich *E. collatus* und *E. hesperius* unterscheiden, bezüglich des Evolutionsgrades deuten. In so einem Vergleich erweist sich *E. hesperius* von Paulhiac deutlich moderner als *E. collatus* von Küttigen.

## Allgemeiner Teil

### *Der Wert der einzelnen Merkmale für die Abklärung der Entwicklungshöhe*

Vergleicht man die *Eucrietodon*-Formen der Wende Oligozän/Miozän mit älteren (*E. praecursor*, *E. dubius*) und jüngeren Arten (*E. gerandianus*, *E. infralactorensis*), so lässt sich bei einigen Merkmalen eine Entwicklungsrichtung erkennen, und die Merkmale lassen sich in ursprüngliche und fortschrittliche aufgliedern. Gruppiert man aufgrund dieser Erkenntnisse die Formen der *E.-collatus*-Gruppe (*E. collatus*, *E. longidens*, *E. hesperius*), so ergibt sich eine recht gute Übereinstimmung mit der biostratigraphischen

Position der einzelnen Formen. Es sind vor allem acht Merkmale, von welchen ich glaube, dass sie bezüglich der Entwicklungshöhe deutbar sind (vgl. Fig. 20).

Das Merkmal, an welchem sich die Entwicklungshöhe am zuverlässigsten ablesen lässt, scheint mir die prozentuale Häufigkeit des Hypoconid-Hinterarmes an  $M_1$  und  $M_2$  zu sein. Der  $M_1$  von *E. dubius* und *E. praecursor* zeigt diesen freien Hypoconid-Hinterarm fast ausnahmslos, und auch bei *E. collatus* ist dieser Grat grösstenteils vorhanden (vgl. Fig. 9). Am  $M_1$  von *E. hesperius* fehlt er in der Regel. Der  $M_1$  von *E. longidens* von Coderet und Boudry 2 verhält sich mit der prozentualen Häufigkeit des Hypoconid-Hinterarmes intermediär zwischen der Situation bei *E. collatus* und *E. hesperius*.

Am  $M_2$  verhält sich die Häufigkeit des freien Hypoconid-Hinterarmes ähnlich wie am  $M_1$ , nur sind die Unterschiede in der prozentualen Häufigkeit zwischen den einzelnen Formen etwas weniger eindeutig (vgl. Fig. 12). Aber auch am  $M_2$  scheinen wir eine fortschreitende Reduktion des Hypoconid-Hinterarmes verfolgen zu können. Dieser Vorgang ist im hier untersuchten Zeitabschnitt nicht sehr deutlich erkennbar. Verfolgt man jedoch die *Eucricetodon*-Entwicklung über einen grösseren Zeitraum, so ist dieser Prozess zumindest bei *E. collatus* nahestehenden Formen offenkundig.

Auch der Mesoloph des  $M^2$  scheint mit abnehmendem Alter eine Reduktion zu erfahren (vgl. Fig. 17). Sind bei *E. collatus* Exemplare mit langem Mesoloph noch häufig, so überwiegt der kurze Mesoloph am  $M^2$  von *E. hesperius* eindeutig.

Am  $M_2$  und noch deutlicher am  $M_3$  scheint im Zeitraum von Oberoligozän/Untermiozän eine Verkürzung des Mesolophids im Gange zu sein (vgl. Fig. 11 und 13). Dieser Prozess lässt sich auch über das in dieser Arbeit untersuchte Zeitintervall hinaus nach «unten» und nach «oben» verfolgen. Während sich zwischen den *Eucricetodon*-Arten von Küttigen und Paulhiac eine signifikante Verkürzung dieses Grates beobachten lässt, ist die Entwicklungsrichtung zwischen *E. longidens* von Coderet und Boudry 2 eher gegenläufig (vgl. Fig. 20).

Ein brauchbares Merkmal zur Abschätzung der Evolutionshöhe ist auch der Verlauf der Nachjochkante am  $M^1$  (vgl. Fig. 15). Während dieser Grat bei älteren Formen häufig

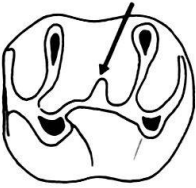


Mesoloph	kurz	halblang	lang	
				
	a	b	c	n
Paulhiac	83%	10%	7 %	30
Küttigen	26%	16%	58 %	19
Boudry 2	65%	16%	19 %	31
Coderet (Mat. Basel)	71%	9%	20 %	34

Fig. 17. Die prozentuale Häufigkeit drei verschiedener Mesoloph-Längen am  $M^2$  einiger *Eucricetodon*-Formen. a: kurz, b: halblang, c: lang. n: Anzahl der untersuchten Exemplare.

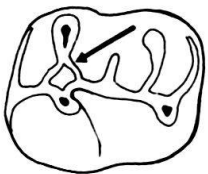


				n
	a	b	c	
Paulhiac	9 %	20 %	71 %	35
Küttigen	-	26 %	74 %	19
Boudry 2	-	58 %	42 %	24
Coderet (Mat. Basel)	-	26 %	74 %	31

Fig. 18. Die prozentuale Häufigkeit drei verschiedener Verlaufsmodi der Vorjochkante am  $M^2$  einiger *Eucricetodon*-Formen. a: Verlauf nach vorn und nach hinten, b: transversaler Verlauf, c: Verlauf schräg nach vorn. n: Anzahl der untersuchten Exemplare.


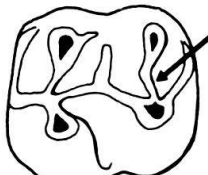

				n
	a	b	c	
Paulhiac	72 %	28 %	-	36
Küttigen	88 %	12 %	-	17
Boudry 2	71 %	25 %	4 %	24
Coderet (Mat. Basel)	81 %	19 %	-	31

Fig. 19. Die prozentuale Häufigkeit dreier Verlaufsmodi der Nachjochkante am  $M^2$  einiger *Eucricetodon*-Formen. a: Verlauf nach vorn, b: transversaler Verlauf, c: Verlauf nach hinten. n: Anzahl der untersuchten Exemplare.

nach vorn gerichtet ist und in den Hypoconus-Vorderarm mündet, zieht er bei den  $M^1$  der hier untersuchten *Eucricetodon*-Formen meist transversal. Bei *E. hesperius* verläuft dieser Grat bereits bei 13% der  $M^1$  nach hinten (vgl. Fig. 15), und bei *E. gerandianus* von La Chaux macht dieser Verlaufsmodus 100% aus.

Auch das linguale Vordercingulum des  $M^2$  scheint allmählich eine Reduktion zu erfahren. Dieses Cingulum, das am  $M^2$  der oligozänen *Eucricetodon*-Formen stark entwickelt ist, verschwindet bei jüngeren Arten wie *E. aquitanicus* und *E. infralactorensis* fast vollständig. Wie Figur 16 zeigt, ist dieser Reduktionsprozess auch bereits zwischen den Formen von Küttigen und Paulhiac erkennbar.

Der Verlauf der Vorjochkante am  $M_3$  schliesslich macht auch eine Entwicklung durch: Während bei älteren Formen (z. B. *E. dubius*) ein transversaler oder leicht nach vorn gerichteter Verlauf die Regel ist, lässt sich zwischen den Arten von Küttigen und Paulhiac ein allmähliches Überwiegen der Exemplare mit stark nach vorne umgebogener Vorjochkante beobachten. In diesem Merkmal verhält sich einmal nicht die Form von Paulhiac am fortschrittlichsten, sondern jene von Boudry 2 (vgl. Fig. 14).

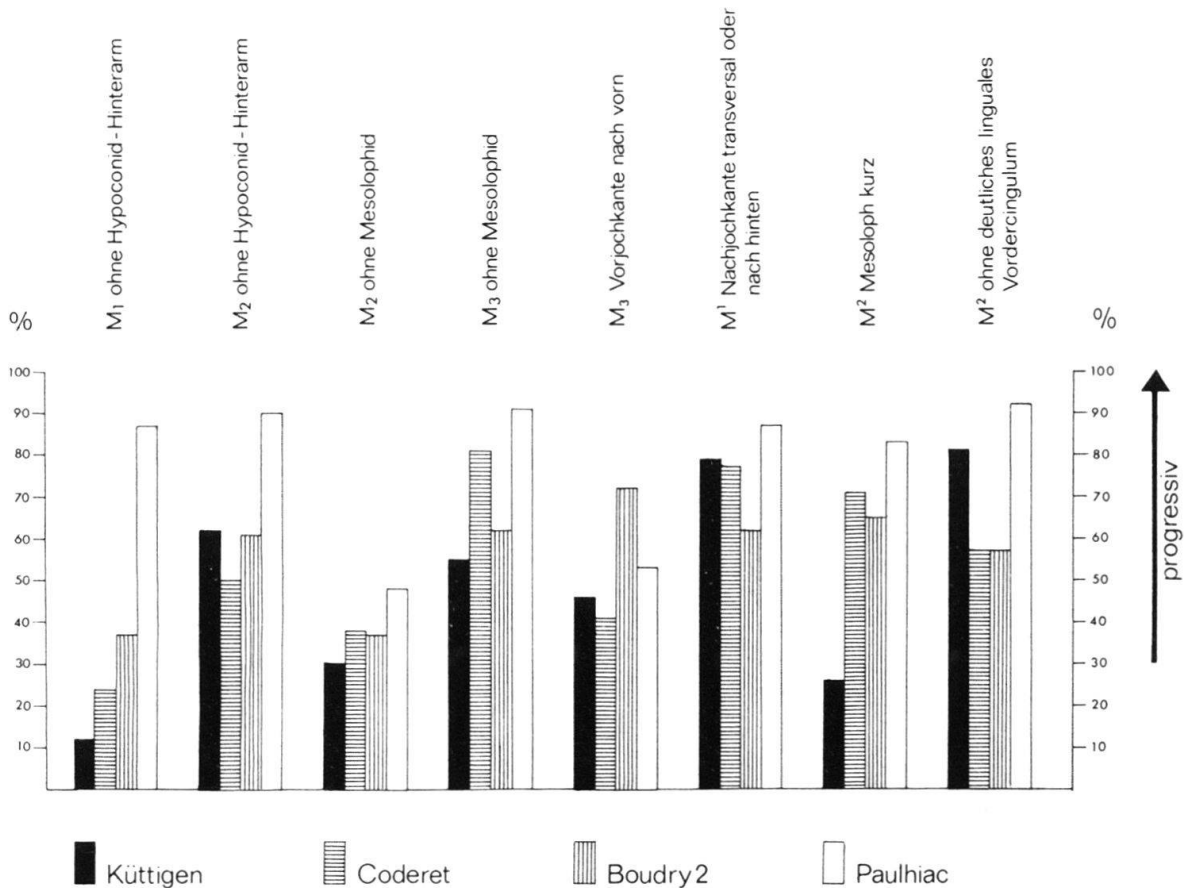


Fig. 20. Die prozentuale Häufigkeit einiger morphologischer Merkmale von *E. collatus* von Küttigen, *E. longidens* von Coderet (Material Basel), *E. longidens* von Boudry 2 und *E. hesperius* von Paulhiac.

Auf Figur 20 ist die prozentuale Häufigkeit dieser 8 Merkmale bei den einzelnen Formen graphisch dargestellt. Aus dieser Graphik wird sofort deutlich, dass sich *E. hesperius* am fortschrittlichsten verhält. In allen 8 untersuchten Merkmalen ist letztere Form evoluerter als *E. collatus* von Küttigen. Zwischen *E. longidens* von Coderet und Boudry 2 ist der Unterschied in der Entwicklungshöhe weniger deutlich. Jedoch zeigt sich an den meiner Ansicht nach ausschlaggebenden Merkmalen – den Hypoconid-Hinterarmen von  $M_1$  und  $M_2$  –, dass die Form von Boudry 2 evoluerter ist. Dieser Befund deckt sich mit der Grössendifferenz zwischen den beiden Formen.

#### *Biostratigraphie mit Eucricetodon collatus und E. longidens in der Schweizer Molasse*

Wie im vorangehenden Abschnitt dargelegt, ist bei den einzelnen *Eucricetodon*-Formen des Übergangs Oligozän/Miozän eine deutliche Merkmalsentwicklung festzustellen.

Diese Entwicklung kann natürlich biostratigraphisch genutzt werden. Eine Schwierigkeit hierbei ist, dass zur eindeutigen Bestimmung der einzelnen Arten ein relativ umfangreiches Material vorliegen muss, was bei vielen Molasse-Fundorten mit *Eucricetodon* nicht der Fall ist.

Da in dieser Arbeit nur von *Eucricetodon* die Rede ist, mag der Eindruck entstehen, dass einerseits die Zahnmorphologie für biostratigraphische Zwecke verwendet wird, andererseits aber die Biostratigraphie zur Eruierung der Entwicklungsrichtung morphologischer Veränderungen herangezogen wird, dass also Zirkelschlüsse im Spiel sind. Hierzu muss festgehalten werden, dass von Küttigen, Paulhiac und Coderet reichhaltige Säugerfaunen vorliegen, mit deren Hilfe die biostratigraphische Eingliederung vollzogen werden kann. Im Fall von Boudry 2 ist die Fauna zwar sehr artenarm, jedoch liegt die Fundstelle in einem schönen Profil (vgl. MOJON et al. 1985), und die Alterseinstufung ist durch die lithostratigraphische Position des Fundniveaus gewährleistet.

Tabelle 1: Die biostratigraphische Position der in dieser Arbeit besprochenen *Eucricetodon*-Vorkommen im Vergleich zu der einiger anderer Formen.

AQUITAINE	ALLIERBECKEN	MOLASSE	MOLASSE - ZONEN	
	<i>E. cf. gerandianus</i> Saulcet	<i>E. cf. gerandianus</i> Wischberg	Fornant 11	MIOZÄN
<i>E. hesperius</i> Paulhiac		<i>E. longidens</i> Boudry 2	Boudry 2	
		<i>E. longidens</i> Le Gérignoz	Findreuse 8	OLIGOZÄN
	<i>E. longidens</i> Coderet couche 3	<i>E. collatus</i> Küttigen	Küttigen	
<i>E. praecursor</i> La Milloque		<i>E. praecursor</i> Rickenbach	Rickenbach	

*Eucricetodon collatus* ist bisher nur aus dem Niveau von Küttigen sicher belegt. Nach erst kürzlich gemachten Funden kommt die Art möglicherweise auch im Niveau von Boudry 2 vor (allerdings nicht in Boudry), eventuell zusammen mit *E. longidens*.

*E. hesperius* ist aus der Molasse bisher nicht belegt. Möglicherweise handelt es sich bei dieser Art um eine westliche Form, die unser Gebiet gar nie erreicht hat. Die Art ist gegenwärtig nur aus der Säugerzone MN 0 bekannt. *E. longidens* hat eine etwas grössere stratigraphische Verbreitung. Die Art kommt in der Säugerzone MN 0 (Zone von Coderet), in den Molassesäuger-Niveaus Findreuse 8 und Boudry 2 vor. Wie aus Figur 20 ersichtlich, macht diese Art eine erfassbare Entwicklung durch, und einige Merkmale können für die Biostratigraphie verwendet werden. Voraussetzung hierfür ist allerdings eine sorgfältige Analyse des Evolutionsniveaus. Ein Beispiel hierfür ist *E. longidens* von Le Gérignoz. Wir haben diese Fauna damals in die Zone von Küttigen eingestuft (vgl. ENGESSER, MAYO & WEIDMANN 1984). Neue Materialien und damit verbunden neue



Erkenntnisse haben uns bewogen, zwischen die Zonen von Küttigen und Boudry 2 noch eine Zone – die von Findreuse 8 – einzuschalten. Zum Teil aufgrund der Befunde an *Eucricetodon* stufen wir jetzt auch die Fauna von Gérardon in diese neue Zone ein. *E. longidens* von Gérardon ist etwas grösser als *E. collatus* von Küttigen, im Durchschnitt aber etwas kleiner als *E. longidens* von Boudry 2. Morphologisch entspricht die Form von Gérardon recht gut *E. longidens* von Coderet; gegenüber der Form von Boudry 2 erweist sie sich als etwas ursprünglicher.

### Phylogenetische Überlegungen

Es sieht gegenwärtig so aus, wie wenn wir im Grenzbereich Oligozän/Miozän zwei Entwicklungslinien von *Eucricetodon* vorfinden, wenn wir von *E. hochheimensis* absehen, dessen Zugehörigkeit zu *Eucricetodon* einmal genauer untersucht werden sollte (vgl. Einleitung). Wie die Analyse der einzelnen Merkmale ergeben hat, zeigen weder *E. collatus* noch *E. hesperius* eine nähere Beziehung zu *E. longidens*. Diese letztere Art bildet offenbar eine selbständige Gruppe, die vom Niveau von Küttigen bis in das von Boudry 2 dokumentiert ist. Wie wir gesehen haben (vgl. S. 682), gibt es Anzeichen dafür, dass die Entwicklung auch innerhalb dieser Gruppe keine unilineare ist. *E. hesperius* nov. sp. erwies sich gegenüber *E. collatus* in allen acht analysierten Merkmalen als deutlich fortschrittlicher (vgl. Fig. 20). Darüber hinaus ist *E. hesperius* nov. sp. deutlich grösser. *E. collatus* erfüllt demnach alle Voraussetzungen, die eine Vorfahrenform von *E. hesperius* erfüllen müsste, und ich sehe im Moment kein Argument, das gegen eine Ableitung dieser beiden Formen voneinander spräche. Damit soll allerdings nicht gesagt sein, dass *E. hesperius* von *E. collatus* abstammt. Es ist sehr gut vorstellbar, dass sich in Merkmalen, die uns bisher nicht überliefert sind oder die unserer Aufmerksamkeit entgangen sind, Unterschiede finden lassen, die einer direkten Ableitung entgegenstehen. Generell sind ja morphologische Reihen nur als Indizienketten zu werten, die den phylogenetischen Verhältnissen entsprechen können, aber nicht müssen.

### LITERATURVERZEICHNIS

- AGUILAR, J. P. (1974): Les rongeurs du Miocène inférieur en Bas-Languedoc et les corrélations entre échelles stratigraphiques marine et continentale. – *Géobios* 7, 345–398.
- BONIS, L. DE (1973): Contribution à l'étude des Mammifères de l'Aquitainien de l'Agenais. Rongeurs, Carnivores, Périssodactyles. – *Mém. Mus. natl. Hist. nat. (Paris) [n.s.]* 28, 1–192.
- CAPPETTA, H., RINGEADÉ, M., & THALER, L. (1966): Sur la signification stratigraphique des rongeurs nouvellement récoltés dans «l'Aquitainien» lacustre et laguno-marin du Bas-Languedoc. – *C.R. somm. Soc. géol. France* 5, 187–188.
- ENGESSER, B., MAYO, N. A., & WEIDMANN, M. (1984): Nouveaux gisements de mammifères dans la Molasse subalpine vaudoise et fribourgeoise. – *Mém. suisses Paléont.* 107, 1–39.
- HUGUENEY, M. (1969): Les Rongeurs (Mammalia) de l'Oligocène supérieur de Coderet-Bransat (Allier). – *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon* 34, 1–227.
- MEIN, P., & FREUDENTHAL, M. (1971): Une nouvelle classification des Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Tertiaire de l'Europe. – *Scr. geol.* 2, 1–37.
- MOJON, P. O., ENGESSER, B., BERGER, J. P., BUCHER, H., & WEIDMANN, M. (1985): Sur l'âge de la Molasse d'Eau douce inférieure de Boudry NE. – *Eclogae geol. Helv.* 78/3, 631–667.
- RINGEADÉ, M. (1978): Contribution à la biostratigraphie des faciès continentaux d'Aquitaine (Eocène sup.–Mio-cène inf.) par l'étude des Micromammifères et des Charophytes. – Thèse Sci. nat. Bordeaux.

- SCHAUB, S. (1925): Die hamsterartigen Nagetiere des Tertiärs und ihre lebenden Verwandten. – Abh. schweiz. Paläont. Ges. 45, 1–112.
- THALER, L. (1966): Les Rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. – Mém. Mus. natl. Hist. nat. (Paris) [n.s.] 17, 1–295.
- VIANEY-LIAUD, M. (1972): Contribution à l'étude des Cricétidés oligocènes d'Europe occidentale. – Palaeovertebrata 5, 1–44.
- VIRET, J. (1929): Les faunes de Mammifères de l'Oligocène supérieur de la Limagne bourbonnaise. – Ann. Univ. Lyon [n.s.] 47, 1–328.

Manuskript eingegangen und angenommen am 4. September 1985.