# Systematik und Nomenklatur der Issiodoromyinae Tullberg, 1899 (1884) (Rodentia, Theridomyidae) des europäischen Paläogen

Autor(en): **Modden, Clemens**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Eclogae Geologicae Helvetiae**

Band (Jahr): **87 (1994)**

Heft 3: **Concepts and controversies in phosphogenesis : proceedings of the symposium and workshop held on 6-10 September 1993**

PDF erstellt am: **27.04.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-167488

**Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

**Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

**http://www.e-periodica.ch**

Eclogae geol. Helv. 87/3: 1037–1066 (1994)

0012-9402/94/0301037-30 $1.50 + 0.20/0
Birkhäuser Verlag, Basel

# Systematik und Nomenklatur der Issiodoromyinae TULLBERG, 1899 (1884) (Rodentia, Theridomyidae) des europäischen Paläogen

CLEMENS MÖDDEN[1]

*Key words:* Mammalia, Rodentia, Theridomyidae, *Issiodoromys*, systematics, biostratigraphy, Oligocene

ZUSAMMENFASSUNG

Die rein paläogene Unterfamilie Issiodoromyinae (Theridomyidae, Rodentia, Mammalia) wird in die Tribus Pseudoltinomyini und die Tribus Issiodoromyini unterteilt. Innerhalb der Issiodoromyini, die für die biostratigraphische Einstufung oligozäner, kontinental beeinflusster Schichten von grosser Bedeutung sind, wird nur eine Entwicklungslinie festgestellt. Die von Mayo (1987) innerhalb der oberoligozänen Issiodoromyini postulierten Taxa der Gattungsstufe (*Oensingenomys* MAYO, 1987 und Untergattung: *Issiodoromys* (*Saboyanomys*) MAYO, 1987) werden nicht anerkannt, weil die Differentialdiagnosen hauptsächlich auf unterschiedlichen ontogenetischen Stadien der Kiefer- und Zahnentwicklung beruhen.
Für die oberoligozänen, auf fossilen Säugetieren basierenden biostratigraphischen Standard Levels MP 25–30 werden folgende *Issiodoromys*-Arten bestätigt: MP 25: *I. minor* FILHOL, 1876; MP 26: *I. pauffiensis* VIANEY-LIAUD, 1976; MP 27: *I. quercyi* (SCHLOSSER, 1884); MP 28: *I. limognensis* SCHMIDT-KITTLER & VIANEY-LIAUD, 1987; MP 29: *I. pseudanoema* GERVAIS, 1852; MP 30: *I. bransatensis* SCHMIDT-KITTLER & VIANEY-LIAUD, 1987.

ABSTRACT

The exclusively Paleogene subfamily Issiodoromyinae (Theridomyidae, Rodentia, Mammalia) is subdivided into the tribes Pseudoltinomyini and Issiodoromyini. The Issiodoromyini, which are very useful for biostratigraphic calibration of predominantly continental Oligocene deposits, comprises only one lineage. The taxa of the genus group postulated by Mayo (1987) within the late Oligocene (*Oensingenomys* MAYO 1987 and subgenus: *Issiodoromys* (*Saboyanomys*) MAYO, 1987) are not retained, because their differential diagnoses are based chiefly on different ontogenetic stages in the development of jaws and teeth. The following species of *Issiodoromys* are maintained for the biostratigraphic standard levels MP 25–30 of the late Oligocene, which are based on fossil mammals. MP 25: *I. minor* FILHOL, 1876; MP 26: *I. pauffiensis* VIANEY-LIAUD, 1976; MP 27: *I. quercyi* (SCHLOSSER, 1884); MP 28: *I. limognensis* SCHMIDT-KITTLER & VIANEY-LIAUD, 1987; MP 29: *I. pseudanoema* GERVAIS, 1852; MP 30: *I. bransatensis* SCHMIDT-KITTLER & VIANEY-LIAUD, 1987.

## Einleitung

Spätestens seit Stehlin & Schaub (1951), die schon vier Evolutionsniveaus unterscheiden, ist klar, dass sich die Arten der Gattung *Issiodoromys* im Oberoligozän gut für biostratigraphische Zwecke nutzen lassen. Diese beiden Autoren liefern jedoch nur sehr allgemein gehaltene Artabgrenzungen. Diagnostisch verwertbare Abgrenzungen werden erstmalig von Vianey-Liaud (1976) gegeben; sie ordnet den bis dahin unterschiedenen vier

[1] Naturhistorisches Museum, Augustinergasse 2, CH–4001 Basel

Evolutionsniveaus vier Artnamen zu, benennt Lecto-Typen und gibt Diagnosen. Im September 1987 erscheint eine Arbeit von Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud, in der innerhalb der Gattung *Issiodoromys* zwei weitere Evolutionsniveaus als Arten unterschieden werden. Drei Monate später, im Dezember 1987, publiziert Mayo eine Übersicht über die Issiodoromyinae der Schweizer Molasse und Savoyens. Hierin zweifelt Mayo die Monophylie der bis dahin als einheitlich angesehenen Entwicklungslinie innerhalb der Gattung *Issidoromys* an. Er unterscheidet innerhalb des bisher zu *Issiodoromys* gestellten Materials zwei Gattungen und stellt ausserdem zwei Untergattungen innerhalb der Gattung *Issiodoromys* auf.

Der Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit liegt darin, alle oberoligozänen Taxa der Issiodoromyini auf ihre Haltbarkeit hin zu überprüfen. Insbesondere werden dabei die Widersprüche zwischen den beinahe zeitgleich erschienenen Arbeiten von Mayo (1987) und Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud (1987) geklärt und eine taxonomisch-nomenklatorische Gesamtschau der Issiodoromyini erarbeitet.

## Material und Methode

Für die Arbeit stand das *Issiodoromys*-Material aus den im Abkürzungsverzeichnis erwähnten Sammlungen sowie das Material von Ebnat-Kappel aus der Privatsammlung von Herrn Urs Oberli (St. Gallen) zur Verfügung.

Bezüglich der Strukturen an Zähnen wird der Terminologie von Mayo (1987: Fig. 1a und b) gefolgt. Soweit andere Strukturen benannt werden, erfolgt ein Hinweis auf die Quelle.

In der Arbeit wurden folgende Abkürzungen verwendet:

BSM: Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München

IRZN: Internationale Regeln für die zoologische Nomenklatur

MP 1–30: (*M*ammal-*P*aleogene), biostratigraphische Einheiten des Paläogen, die auf fossilen Säugern basieren

NMB: Sammlung Naturhistorisches Museum Basel

SL: Sammlung des Inst. de Paléontologie, Stratigraphique et Paléoécologie, Centre des Sciences de la Terre, Univ. Claude Bernard, Lyon

SM: Sammlung Lab. Paléont. Vertébrés, USTL, Montpellier (Frankreich)

SMN: Sammlung Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart

SP: Sammlung des Naturhistorischen Museums Paris (Frankreich)

SU: Sammlung des Instituts für Geologie der Universität Utrecht (Niederlande)

PIM: Sammlung der Lehreinheit Paläontologie des Instituts für Geowissenschaften der Universität Mainz

In dieser Arbeit werden die folgenden Taxa abgehandelt (jeweils in Originalkombination):

Gattung: *Issiodoromys* CROIZET, in Blainville (1840) mit den

Untergattungen: *Issiodoromys* und *Saboyanomys* MAYO, 1987 und den

Arten: *Issiodoromys minor* FILHOL, 1876

*Issiodoromys minor minima* FREUDENBERG, 1941

*Issiodoromys pauffiensis* VIANEY-LIAUD, 1976

*Issiodoromys pseudanoema* GERVAIS, 1852
*Issiodoromys bransatensis* SCHMIDT-KITTLER & VIANEY-LIAUD, 1987
*Issiodoromys limognensis* SCHMIDT-KITTLER & VIANEY-LIAUD, 1987
*Issiodoromys* (*Saboyanomys*) *weidmanni* MAYO, 1987
*Issiodoromys* (*Saboyanomys*) *oppligeri* MAYO, 1987
*Issiodoromys* (*Saboyanomys*) *rickenbachensis* MAYO, 1987
*Issiodoromys terminus* STEHLIN & SCHAUB, 1951

Gattung: *Nesokerodon* SCHLOSSER, 1884
Arten: *Nesokerodon minor* SCHLOSSER, 1884
*Nesokerodon quercyi* SCHLOSSER, 1884
*Nesokerodon balmensis* MAYO, 1987
*Nesokerodon aarwangensis* MAYO, 1987

Gattung: *Oensingenomys* MAYO, 1987
Arten: *Oensingenomys ravelensis* MAYO, 1987
*Oensingenomys huerzeleri* MAYO, 1987

Diese Taxa werden in bezug auf ihre nomenklatorische Haltbarkeit und systematische Verwendungsfähigkeit hin untersucht.

## Systematischer Teil

Familie: Theridomyidae ALSTON, 1876

Unterfamilie: Issiodoromyinae TULLBERG, 1899 (1884)

1884 Nesokerodontidae. – SCHLOSSER
1899 Issidioromyidae. – TULLBERG
1902 Issiodoromyidae. – SCHLOSSER
1952 Issiodoromyinae. – LAVOCAT

Typusgattung: *Issiodoromys* CROIZET, in Blainville 1840
Diagnose: siehe Vianey-Liaud (1976: 5).
Diskussion: In Tullberg (1899: 26) wird bei Ausführungen bezüglich der Annahmen von Alston (1876) zu einem taxonomischen System der «Glires» festgestellt: «zwischen die beiden Letztgenannten stellt er aber die von europäischen fossilen Formen gebildete Familie Theridomyidae, welche die beiden Gervais'schen Familien Theridomyidae und Issidioromyidae umfasst.»

Der Name Issiodoromyinae TULLBERG, 1899 (1884) hat, wie anschliessend gezeigt wird, innerhalb der Taxa der Familiengruppe gegenüber dem Namen Nesokerodontidae SCHLOSSER, 1884 Gültigkeit gewonnen, obwohl Nesokerodontidae das ältere Synonym ist.

Der Nachweis für die Aufstellung der Unterfamilie Nesokerodontinae als älterem Synonym von Issiodoromyinae liegt im folgenden Zitat begründet: «was die Theridomydae betrifft, so hatte Alston wahrscheinlich keine Gelegenheit, Exemplare derselben studiren zu können, sonst würde er dieselben wohl kaum mit den Myomorpha vereinigt haben. Es müssen dieselben in drei Familien zerlegt werden, in: die echten Theridomydae, die Archaeomydae und die Nesokerodontidae – *Issiodoromys* ist doch zu mangelhaft bekannt, um als Familientypus gelten zu können» (Schlosser 1884 b: 646).

Damit ist in der Regel der Fall gegeben, dass andere Namen der Familiengruppe, die die Arten beinhalten, die ursprünglich innerhalb der Gattungen *Nesokerodon* und *Issiodoromys* aufgestellt wurden, gegenüber dem Namen Nesokerodontidae zurücktreten müssen. Dies würde speziell gegenüber den beiden anderen unabhängig voneinander aufgestellten Taxa der Familiengruppe gelten, die auf der Gattung *Issiodoromys* basieren. Es sind dies einerseits die, vor allem in Frankreich gebräuchlichen, Issiodoromyinae LAVOCAT, 1952 und die, bisher in der Literatur nicht berücksichtigten, Issiodoromyidae SCHLOSSER, 1902: «Als Theridomyiden werden allgemein die Gattungen *Trechomys, Theridomys, Protechimys, Archaeomys, Nesokerodon* und *Issiodoromys* zusammengefasst. Dies ist jedoch nicht richtig, die ersten vier Gattungen stehen den beiden letzteren im Kiefer- und Zahnbau scharf gegenüber. Man ist daher genöthigt zwei Familien zu unterscheiden, die Theridomyiden und die Issiodoromyiden.» (Schlosser 1902: 716).

Da aber der Name Issiodoromyinae allgemeine Anerkennung gefunden hat und schon vor 1961 wegen der Synonymisierung von *Nesokerodon* und *Issiodoromys* eingeführt wurde, ist Issiodoromyinae nach Artikel 40 b der IRZN im Interesse der Stabilität beizubehalten und nach der Empfehlung 40 A der IRZN in der oben angegebenen Weise mit Autor und Datum zu versehen, wenn dies mit angegeben werden soll.

Innerhalb der Issiodoromyinae werden zwei grosse Entwicklungslinien unterschieden (Vianey-Liaud & Ringeade 1993): 1) Die Linie, die durch die Arten der Gattung *Pseudoltinomys* LAVOCAT, 1952 gebildet wird (MP 15 bis MP 23) und für die hier die Tribusbezeichnung Pseudoltinomyini eingeführt wird. 2) Die Linie, die über *Elfomys* HARTENBERGER, 1971 zu *Issiodoromys* führt (Tribus Issiodoromyini) und für die innerhalb der biostratigraphischen Paläogen-Säugerzonen MP 14–30 eine kontinuierliche Entwicklung angenommen wird.

**Tribus: Pseudoltinomyini (Trib. nov.)**

Typusgattung: Pseudoltinomys LAVOCAT, 1952.
Diagnose: Vorderrand des aufsteigenden Kieferastes der Mandibel im Verhältnis zur Kauflächenebene mit (distal) deutlich höherer Winkeldifferenz als bei Vertretern der Issiodoromyini und gegenüber den Issiodoromyini grössere Zähne.
Diskussion: siehe bei Tribus: Issiodoromyini.

**Tribus: Issiodoromyini TULLBERG, 1899 (1884)**

Typusgattung: *Issiodoromys* CROIZET in Blainville (1840).
Diagnose: Vorderrand des aufsteigenden Kieferastes der Mandibel im Verhältnis zur Kauflächenebene mit deutlich geringerer Winkeldifferenz als bei Vertretern der Pseudoltinomyini und gegenüber den Pseudoltinomyini kleinere Zähne. Condylus liegt nur wenig über der Ebene der Occlusalfläche.
Diskussion: Es erscheint sinnvoll, für beide Linien innerhalb der Issiodoromyinae den Rang einer Tribus zu vergeben, um so die Gleichrangigkeit der Entwicklungslinien auch in der Klassifikation auszudrücken. Ausserdem vereinfacht der Kurzbegriff Issiodoromyini für die «Entwicklungslinie *Elfomys-Issiodoromys*» die Bearbeitung der Issiodoromyinae. Wie in Vianey-Liaud & Ringeade (1993: 494) gezeigt wird, zeigen diese beiden Entwicklungslinien innerhalb der Issiodoromyinae eine weitgehend parallel verlaufende Entwicklung.

## Gattung: Elfomys HARTENBERGER, 1971

Typusart: *Elfomys parvulus* HARTENBERGER, 1971
Diskussion: Auf die phylogenetischen Trends der Gattung *Elfomys* und auf die einzelnen Arten wird nicht eingegangen, da es in dieser Hinsicht neben der Basisarbeit Vianey-Liaud (1976) eine neue Zusammenfassung von Vianey-Liaud & Ringeade (1993) gibt. Das Material von Balm (Schweiz), das von Mayo (1987) als neue Art (*Nesokerodon balmensis*) beschrieben und von Vianey-Liaud (1976) zu *Elfomys medius* gestellt wird, befindet sich noch in Bearbeitung, da es in Zusammenarbeit mit M. Hugueney (Lyon) mit dem Material aus St.-Martin-de-Castillon verglichen werden soll.

Die Gattung *Elfomys* geht ab MP 24 in die Gattung *Issiodoromys* über (Vianey-Liaud & Schmidt-Kittler 1987: Fig. 1). Das entscheidende Kriterium für den Übergang wird nach Vianey-Liaud (1976) im graduellen Verlust des Antesinusid in der unteren Bezahnung gesehen. Bei Verlust des Antesinusid (bzw. wenn ein rudimentäres Antesinusid bei wenig abgekauten Zähnen nicht mehr die Occlusalfläche erreicht) wird davon ausgegangen, dass ein Verteter der Gattung *Issiodoromys* vorliegt. Die Gattungsbezeichnung *Elfomys* wird wegen der weiten Verbreitung in der Literatur der letzten gut 20 Jahre beibehalten, obwohl es auch vorstellbar wäre, diese Gattung zugunsten von *Issiodoromys* einzuziehen, um so die Kontinuität der angenommenen Entwicklungslinie durch einen einheitlichen Gattungsnamen auszudrücken.

Der durchaus genügenden und allgemein akzeptierten Unterteilung der Entwicklungslinie in *Elfomys* und *Issiodoromys* wird von Mayo (1987) ohne Notwendigkeit und ohne bessere Argumente ein weiteres Taxon hinzugefügt. Er reaktiviert die seit etwa 50 Jahren nicht mehr gebräuchliche Gattung *Nesokerodon* SCHLOSSER, 1884 und stellt *Elfomys medius* und eine von ihm neu aufgestellte Art – *Nesokerodon balmensis* – sowie *Issiodoromys minor* und *Issiodoromys quercyi* (neben einer weiteren neuen Art) in diese Gattung *Nesokerodon.* Er zieht also lediglich die evoluierteren Arten der Gattung *Elfomys* und die primitiveren Arten der Gattung *Issiodoromys* in einer «Zwischengattung» *(Nesokerodon)* zusammen.

Wie noch gezeigt wird, entbehrt die 1987 von Mayo (auf der Grundlage ursprünglich zu *Issiodoromys* gestellter Stücke) aufgestellte Gattung *Oensingenomys* jeglicher Grundlage. Damit ist sowohl für den stratigraphischen Bereich MP 24 bis MP 25 als auch jenen von MP 26 bis MP 27 nur eine Entwicklungslinie innerhalb der Issiodoromyinae gegeben, und der Gebrauch des Gattungsnamens *Nesokerodon* kann ohne Informationsverlust zugunsten von *Elfomys* bzw. *Issiodoromys* aufgegeben werden.

## Gattung: *Issiodoromys* CROIZET, in Blainville (1840)

1840 *Issidioromys* – Croizet in Blainville, S. 931–932.
1845 *Issiodoromys* – Croizet in Gervais, Kolumne 522.
1852 *Palanoema* – Pomel, S. 375.
1853 *Palanoema* – Pomel, S. 39.
1853 *Issiodoromys* – Croizet, S. 32.
1853–56 *Issiodoromys* – Bronn, S. 1021, 1030.
1876 *Issidioromys* – Alston, S. 89.
1876 *Issiodoromys* – Alston, S. 70.
1884 *Issiodoromys* – Schlosser, S. 33.
1884 *Nesokerodon* – Schlosser, S. 34.
1885 *Nesocerodon* – Lydekker, S. 253.

1885 *Issiodoromys* – Lydekker, S. 252.
1887 *Issiodoromys* – Winge, S. 108, 117, 118, 156, 165.
1887 *Issidioromys* – Winge, S. 156.
1899 *Issiodoromys* – Tullberg, S. 23.
1899 *Issidioromys* – Tullberg, S. 32.
1941 *Issiodoromys* – Winge, S. 22–23, 25, 108, 117, 121, 130–131.
1941 *Issidioromys* – Winge, S. 108.
ab 1941 kann Schreibweise und Verständnis der Gattung Issiodoromys als gefestigt gelten.

Typusart: *Issiodoromys pseudanoema* GERVAIS, 1852. (Zum Problem der Jahreszahl bezüglich Gervais 1848–52, siehe Mödden (1993 a: 63)).
Diagnose: Semihypsodonte oder wurzellose Backenzähne, die durch den Sinus bzw. das Sinusid in zwei etwa gleich grosse Hälften von in Occlusalansicht herzförmiger Gestalt unterteilt werden; ein Antesinusid fehlt in der unteren Dauerbezahnung, jedoch können Rudimente bei *I. minor* erhalten bleiben; Unterkieferbezahnung zweiwurzelig oder dreiwurzelig; Condylus liegt nur wenig über der Ebene der Occlusalflächen; Processus coronoideus nur wenig hervorstehend; Processus angularis flossenförmig ausgezogen und kann weiter nach hinten reichen als der Condylus; das Palatinum hat eine Länge von etwa drei Zahnlängen; sehr grosse, mehrkammerige Bulla tympanica; die gratartige, obere Muskelansatzleiste der Unterkieferaussenseite entwickelt sich zunehmend horizontal und steht seitlich zunehmend ab.

Morphologische Trends:
Im Verlauf der Evolutionsgeschichte der Gattung *Issiodoromys* sind morphologische Veränderungen der Backenbezahnung eingetreten. Diese Veränderungen sind als Trend erfassbar und in Schmidt-Kittler & Vianey–Liaud (1987) gut dokumentiert. Die evolutiven Veränderungen innerhalb der Morphologie der Unterkiefer sind in Vianey-Liaud (1976: Fig. 58) und in Fig. 5 und 6 dargestellt.
Diskussion: Die Gattungsbezeichnung *Issiodoromys* beruht auf einer Fussnote in Blainville (1840: 931–932): «(1) Je dis au moins, parce que M. l'abbé Croizet a encore signalé dans le Catalogue déjà cité, sous le nom de *Issidioromys* un troisième genre de Rongeurs, d'après des fragments de mâchoires dont les dents rappellent assez bien, par leur forme, celles de la grande Gerboise du Cap, type du genre *Helamys* de Fréd. Cuvier.» Die dort verwendete Schreibweise – *Issidioromys* – wird jedoch nicht als «korrekte ursprüngliche Schreibweise» im Sinne des Artikel 32 der IRZN gewertet. Diese Annahme setzt voraus, «dass aus der ursprünglichen Veröffentlichung eindeutige Beweise für einen Irrtum durch Unachtsamkeit hervorgehen, wie ein lapsus calami oder der Irrtum eines Abschreibers oder Druckers». (Kraus, 1970).

Die Begründung für diese Wertung beruht auf der Tatsache, dass Blainville die Namengebung für die Gattung nicht in eigener Verantwortung durchführt, sondern sich dabei auf einen Gattungsnamen beruft, der von «M. l'abbé Croizet» in einem (nicht publizierten) «Catalogue» vergeben worden ist. Auch Gervais (1845: Spalte 522) bezieht sich wohl auf diesen «Catalogue», wenn er in seinen Ausführungen über die Fossilien aus der Auvergne anmerkt: «*Issiodoromys* Croiz. Pour une espèce grande comme le Cochon d'Inde, mais voisine des *Helamys* et *Pteromys* d'Afrique. C'est le Cobaye d'Auvergne de MM. Croizet et Jourdan.» Hier taucht erstmals die heute allgemein gebräuchliche Schreibweise *Issiodoromys* auf. Und auch der Autor dieses «Catalogue» hat in Croizet (1853: 32) auf die Namensgebung Bezug genommen und macht dazu folgende Angaben:

«Nos terrains lacustres nous ont fourni les débris de douze espèces qui forment plusieurs genres, et qui diffèrent de tous les rongeurs que nous connaissons aujourd'hui... Nous leur avons donné le nom des localités où nous avons recueilli leurs dépouilles. Ainsi nous avons nommé *Issiodoromys*, c'est-à-dire rat ou rongeur d'Issoire, celui que nous avons d'abord observé dans le calcaire marneux des environs de cette ville . . .»

Man kann davon ausgehen, dass Croizet darauf achtet, von ihm vergebene Namen richtig zu schreiben. Auch ist *Issiodoromys* eine viel einleuchtendere Ableitung von Issoire – leitet sich nach Palmer (1902) von Issiodurum ab – als «*Issidioromys*».

Zusammenfassend betrachtet, sollte man den hier vorgetragenen Argumentationsstrang als den von den IRZN geforderten Beweis dafür gelten lassen, dass bei der ursprünglichen Veröffentlichung durch Blainville (1840), bezüglich der Schreibweise des Gattungsnamens *Issiodoromys*, ein Irrtum durch Unachtsamkeit geschehen ist. Dies sollte im Interesse der Stabilität der Nomenklatur trotz der Tatsache akzeptiert werden, dass die in Blainville (1840) verwendete Schreibweise (*Issidioromys*), sowohl für die Bezeichnung der Gattung als auch für die Bezeichnung der Familie, in späteren Publikationen wiederholt worden ist. Bei diesen Publikationen fällt auf, dass teilweise in der gleichen Arbeit bei Bezug auf Gervais (1848–52) der Gattungsname *Issiodoromys* geschrieben, während bei Bezug auf Blainville (1840) auch *Issidioromys* verwendet wird. Alston (1876) stellt *Issiodoromys* erstmals definitiv in die Familie Theridomyidae, die von ihm in jener Publikation aufgestellt wird. Er gibt sogar eine Gattungsdiagnose (Alston 1876: 89): «*Issidioromys* (Croizet), De Blainville, C. R. Ac. Paris, x. p. 932 (1840). Grinding-teeth rootless, with open reentering folds dividing their crowns into heart-shaped lobes; the subsidiary folds only represented here and there by a minute isolated enamel-loop.»

Lydekker (1885) übernimmt diese Gattungsdiagnose von Alston, schreibt aber den Gattungsnamen richtig, obwohl er sich ausdrücklich auf die Originalpublikation von de Blainville (1840) bezieht. Winge (1887, 1924) benutzt in diesen beiden Arbeiten bei Bezug auf Alston (1876) die falsche Schreibweise, aber ansonsten die richtige. Auch Tullberg (1899: 32) benutzt die Schreibweise «*Issidioromys*», verwendet aber daneben auch «*Issiodoromys*» (Tullberg 1899: 23). Auch in Nomenklatoren, wie in Palmer (1904), wird die falsche Schreibweise *(Issidioromys)* erwähnt oder sogar als verbindliche Schreibweise festgelegt (Sherborn 1922–1933).

Zusammenfassend kann man feststellen, dass am Anfang der Erforschungsgeschichte von *Issiodoromys* noch Differenzen über die Schreibweise des Gattungsnamens gegeben hat, dass sich die Verwendung von *Issiodoromys* aber vor allem aufgrund der Arbeiten von Gervais (1848–52) und Schlosser (1884 a) allgemein durchgesetzt hat. Dass diese Entwicklung auch im Sinne der IRZN vertretbar ist, ergibt sich aus der oben erfolgten Argumentation.

### *Issiodoromys minor* FILHOL, 1876

(Fig. 1, 2, 3, 4)

Typus: soll derzeit nicht angegeben werden, siehe Diskussion.
Typuslokalität: siehe Diskussion.
Stratigraphische Reichweite: MP 25.
Weitere Fundstellen: Frankreich: Belgarric 1, Belgarite IVa, Genebrières 2, Rigal Jouet, Garouillas, Les Matelles; Spanien: Carrascosa, Pareja.

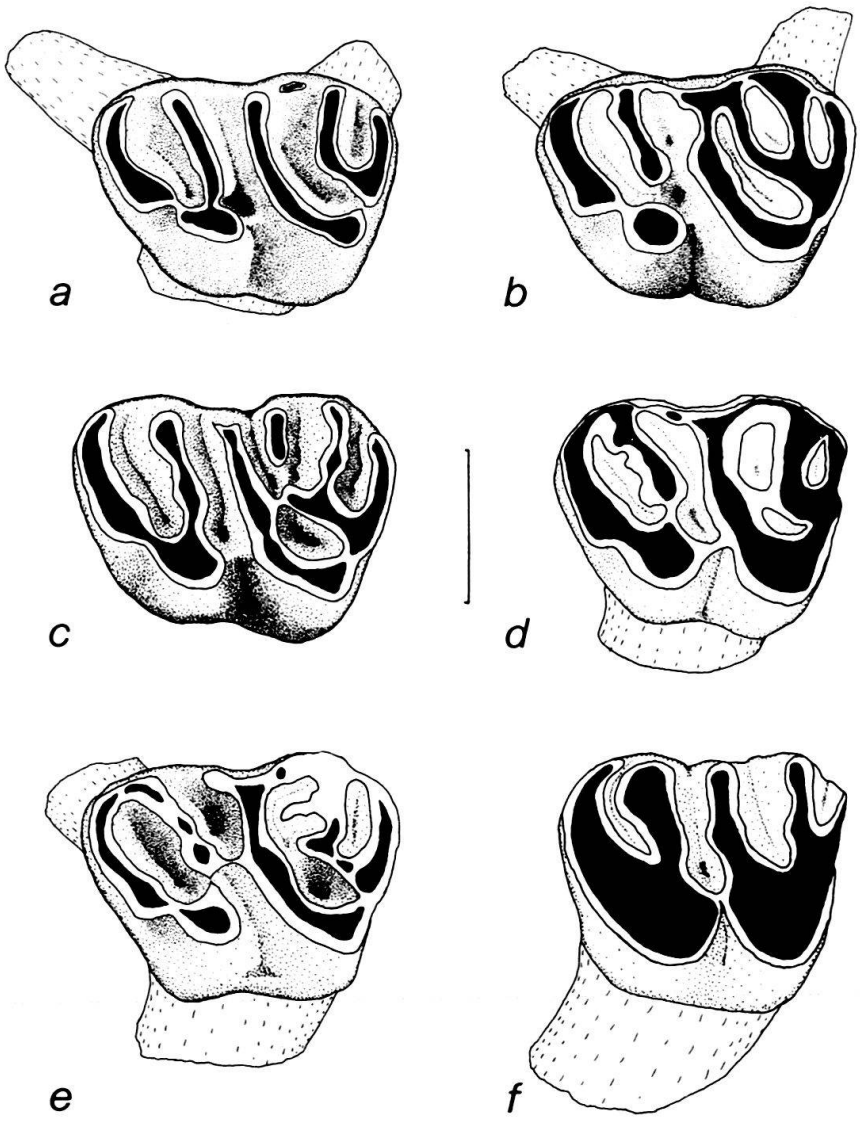


Fig. 1. $D^4$ von *Issiodoromys minor* aus Belgarite IVa (SU). Gezeigt wird die Variabilität und verschiedene Abkauungsstadien: a) $D^4$ dex., invers (Bel. IVa 1700), typische Ausprägung für die $D^4$ in dieser Fundstelle, b) $D^4$ dex., invers (Bel. IVa 1701), c) $D^4$ sin. (Bel. IVa 1702), d) $D^4$ sin. (Bel. IVa 1703), e) $D^4$ dex., invers (Bel. IVa 1704), f) $D^4$ sin. (Bel. IVa 1705). Massstabsbalken: 1 mm.

Diagnose (nach Vianey-Liaud 1976: 49) und Addendum in Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud (1987: 300): «Taille et hypsodontie intermédiaires entre celles d'*Elfomys medius* n.s. et *Issiodoromys pauffiensis* n.s.; antésinuside réduit, présent encore sur quelques spécimens; lobe antérieur de la $D_4$ plus allongé que celui de la $D_4$ d'*E. medius* mais nettement moins que la $D_4$ d'*I. pauffiensis*; moyenne des taux d'hypsodontie des $M^{1-2}$ (stade d'usure moyen = 2) comprise entre 1,50 et 1,80.» (Vianey-Liaud 1976: 49). – «Cement never present on the cheek teeth; enamel rather thick; simplified occlusal patterns exhibiting an isolated circle like synclinid III (or syncline III [muss II heissen] respectively) are very rare.» (Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud 1987: 300).

Diskussion: Vianey-Liaud (1976) diskutiert die Typusfrage und die Erstbeschreibung und gibt für *Issiodoromys minor* an: «L'espèce *I. minor* a été nommée pour la première fois par Filhol en 1876 pour des pièces qu'il avait recueillies à Lamandine-Haute. Cependant

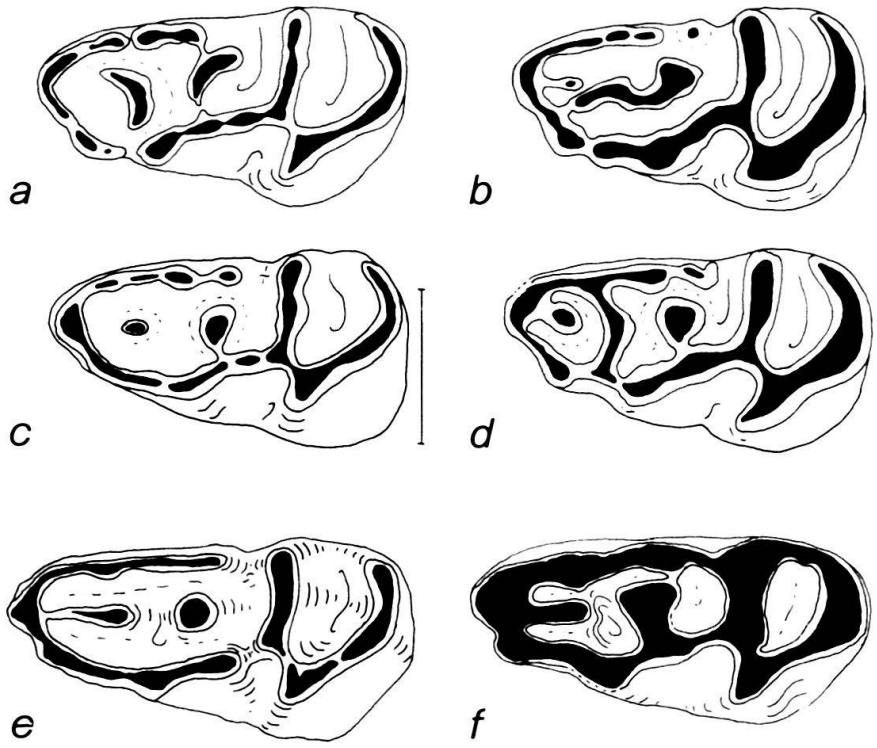


Fig. 2. $D_4$ von *Issiodoromys minor* aus Belgarite IVa (SU) und Garouillas (SM). Gezeigt wird die Variabilität und verschiedene Abkauungsstadien: a) $D_4$ dex., invers (Bel. IVa 1706), b) $D_4$ dex., invers (Bel. IVa 1707), c) $D_4$ sin. (Bel. IVa 1708), d) $D_4$ dex., invers (Bel. IVa 1709), e) $D_4$ dex., invers (Gar. 1165), f) $D^4$ sin. (Gar. 1166). Massstabsbalken: 1 mm.

la description donnée est très sommaire, et il n'y a pas de figuration.» (Vianey-Liaud 1976: 47).

Diese Feststellung reicht ihr aus, um die als *Nesokerodon minor* von Schlosser (1884 a) aufgestellte und abgebildete Art zur Erstbeschreibung von *Issiodoromys minor* zu erklären und unter den von Schlosser abgebildeten Stücken einen Lectotypus auszuwählen.

Von einer unzureichenden Beschreibung kann aber bezüglich *Issiodoromys minor* FILHOL, 1876 nicht die Rede sein, wie aus der nachfolgend vollständig wiedergegebenen Erstbeschreibung klar hervorgeht:

«Issiodoromys Minor, Nob.

M. Gervais a fait remarquer dans sa *Paléontologie générale* qu'à côté des *Theridomys* des phosphorites, on rencontrait des Rongeurs qui offraient, avec ceux appartenant à ce genre, quelques affinités, mais que leurs dents à couronnes échancrées devaient plutôt faire placer dans le genre *Issiodoromys*, dont M. Pomel avait remplacé le nom par celui de *Palanoema*. Le savant professeur du Muséum ajoute qu'il serait assez porté à rapprocher les animaux appartenant à ce genre des *Helamys* plutôt que des Caviadés, auxquels appartient le genre *Anoema*.

Les diverses pièces d'Issiodoromys que j'ai recueillies à Lamandine-Haute m'ont paru devoir être rapportées à ce genre. Pourtant je ferai observer que l'échancrure des dents est moins profonde, et que les sommets des coeurs ainsi formés sont moins écartés. A ce point de vue, les Rongeurs dont je m'occupe tiendraient le milieu entre les *Theridomys* et les *Issiodoromys*.

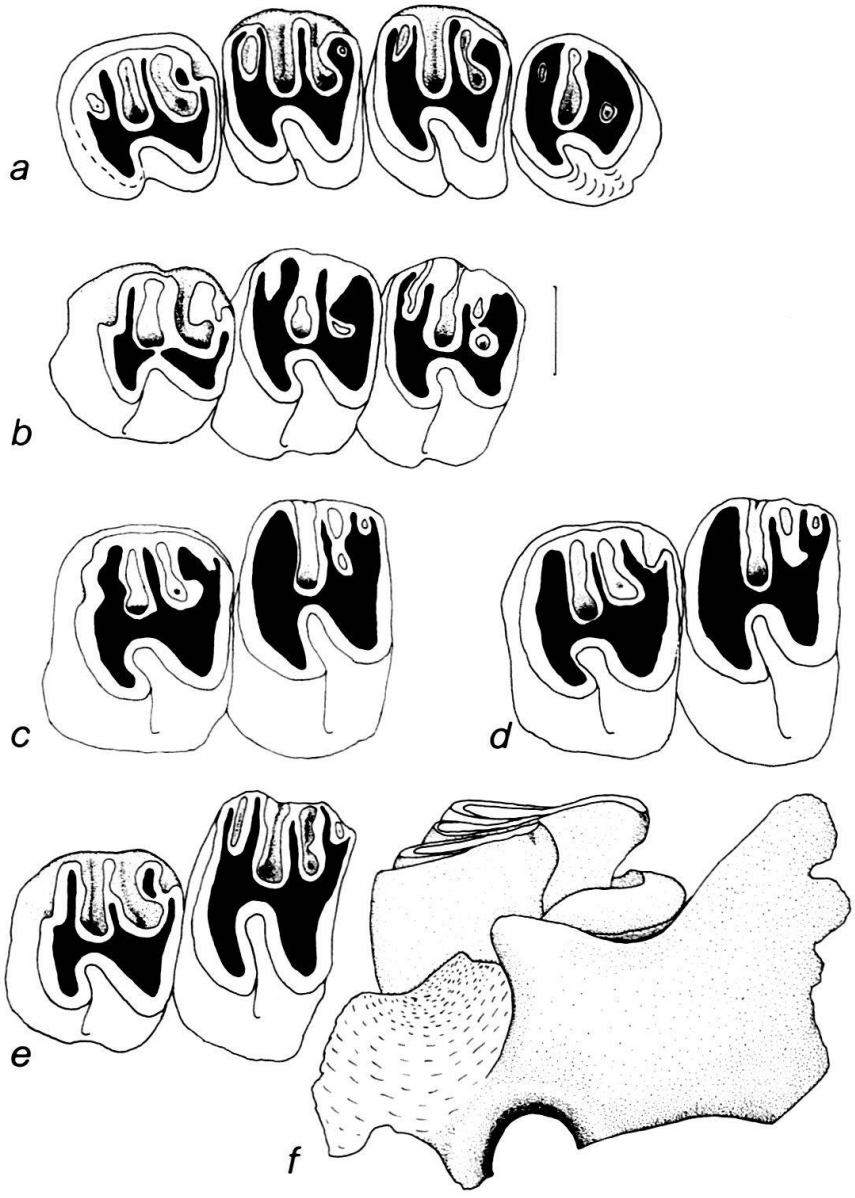


Fig. 3. Abkauungsstadien der Oberkieferbezahnung von *Issiodoromys minor* aus Belgarite IVa (SU): a) $P^4$–$M^3$ sin. (Bel. IVa 1710), b) $P^4$–$M^2$ dex., invers (Bel. IVa 1711), c) $P^4$–$M^1$ dex., invers (Bel. IVa 1712), d) $P^4$–$M^1$ sin. (Bel. IVa 1713), e) $P^4$–$M^1$ dex., invers (Bel. IVa 1714), f) Kieferfragment mit $P^4$–$M^1$ sin. (Bel. IVa 1714), für die Morphologie der Zähne siehe Fig. 3 e. Massstabsbalken: 1 mm.

L'incisive inférieure, forte et tranchante, est distante de 0,005 du bord antérieur de la première molaire. Ces dents occupent un espace de 0,008; elles vont en décroissant de grandeur de la première à la dernière.

La hauteur du maxillaire au niveau de l'espace qui sépare l'incisive de la première molaire est de 0,008. Elle est de 0,0045 au niveau du bord antérieur de cette dent, et de 0,0065 en arrière de la dernière.

Les molaires supérieures occupent un espace de 0,0075. Elles vont en augmentant de volume d'avant en arrière.» (Filhol 1876: 52).

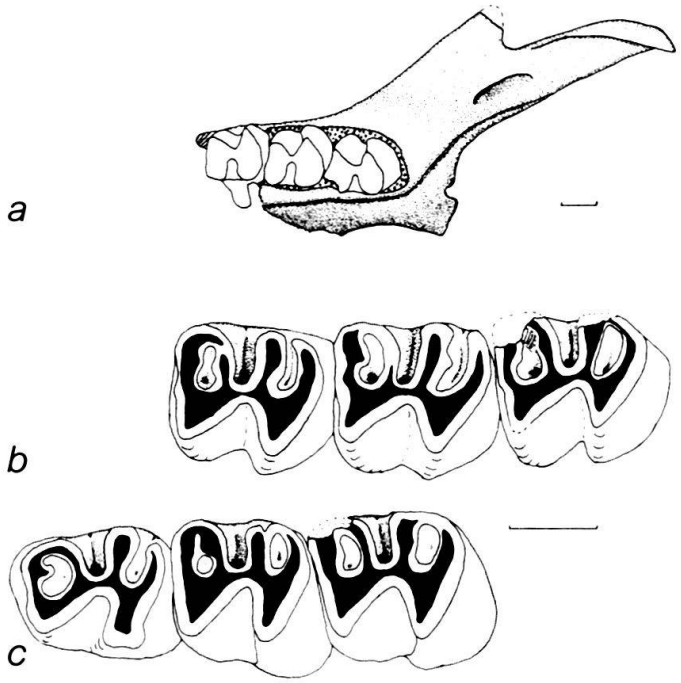


Fig. 4. Unterkiefermorphologie und Abkauungsstadien der Unterkieferbezahnung von *Issiodoromys minor* aus Belgarite IVa (SU): a) Unterkieferfragment mit $M_1$–$M_3$ dex. (Bel. IVa 1715), (Zähne in Fig. 4 b separat dargestellt), b) $M_1$–$M_3$ dex., invers, (Bel. IVa 1715), c) $P_4$–$M_2$ dex., invers, (Bel. IVa 1716). Massstabsbalken: 1 mm.

Zur damaligen Zeit (1876) war lediglich *Issiodoromys pseudanoema* bekannt. Diese Art ist sehr hochkronig und galt als die höchstentwickelte *Issiodoromys*-Art. Von daher stellt die Angabe von Filhol (1876), dass es sich bei *I. minor* um eine *Issiodoromys*-Art handelt, die Ähnlichkeit mit Theridomys hat, eine recht treffende Beurteilung dar.

Aus der Fundstelle Lamandine-Haute sind an keinem mir derzeit bekannten Ort Stücke aufbewahrt, die den gesuchten Stücken der Art *Issiodoromys minor* FILHOL entsprechen und damit eventuell zur Typusserie gehören könnten.

Daraus ergibt sich wahrscheinlich die Notwendigkeit, für *Issiodoromys minor* FILHOL einen Neotypus festzulegen. Diese Festlegung soll in Zusammenarbeit mit den französischen Kollegen erfolgen, da dabei auch die Frage geklärt werden soll, welchem der beiden evolutiven Stadien, die sich innerhalb der Art *Issiodoromys minor* unterscheiden lassen, dieser Name zugeordnet werden soll. Für das andere der beiden evolutiven Stadien wird dann ein neuer Name festgelegt werden. Schon in Vianey-Liaud (1976) werden die primitiveren *I. minor* aus Belgarric als *I.* aff. *minor* bezeichnet. In Fig. 2 sind untere Milchzähne ($D_4$) der primitiveren Form von *I. minor* aus Belgarite IV a und der evoluierteren Form aus Garouillas dargestellt, wobei die $D_4$ aus Garouillas erkennbar länger sind. Auch diese Feststellung ermöglicht eine artliche Auftrennung der Formen, die derzeit als *I. minor* bezeichnet werden.

Zu dieser Fragestellung muss ausserdem die im Druck befindliche Arbeit von Vianey-Liaud, M., Comte, B. & Leveque, F. abgewartet werden.

Durch das umfangreiche Material aus der Spaltenfüllung Belgarite IVa (Utrecht), das in etwa gleich alt ist, wie das aus der Spaltenfüllung Belgarric 1 (Montpellier) ist (siehe Mödden 1993 a), ist eine verbesserte Darstellung der Variabilität der Bezahnung der pri-

mitiveren Form von *I. minor* in verschiedenen Abkauungsstadien möglich geworden (siehe Fig. 3, 4). Auch die Darstellung der Variabilität der taxonomisch wichtigen Milchbezahnung konnte deutlich verbessert werden. Siehe hierzu die Fig. 1, 2. Hinweise für die Abtrennung der oberen Dauerbezahnung von *Sciuromys rigali,* die mit der von *I . minor* leicht verwechselt werden kann und gleichzeitig vorkommt, ergeben sich aus Mödden (1993 b).

Zu *Issiodoromys minor minima* FREUDENBERG, 1941 sind folgende Anmerkungen zu machen:

Typus: kann nicht mit Sicherheit angegeben werden, siehe Diskussion.

Typuslokalität: nicht genau bekannt, wahrscheinlich Quercy, Frankreich.

Diagnose: entfällt, siehe Diskussion.

Diskussion: Freudenberg (1941: 136) gründet diese Unterart auf einen Unterkiefer, der bezüglich der Zahnreihenlänge («6,4 mm») «die kleinsten Werte von *Issiodoromys minor* unterschreitet» und für die er angibt: «$P_4$ und $M_3$ sind mit je 1,4 [mm] deutlich kleiner als die kleinsten Zähne von *Issiodoromys minor*». Das einzige mir bekannte Stück, welches aus dem Originalmaterial der «Münchener Sammlung» zu Freudenberg (1941) aufgrund seiner Grösse als Typus für diese Art in Frage kommt, wird aufgrund der Grösse und des deutlich ausgeprägten Antesinusid zur Gattung *Elfomys* gestellt. Es sollte für eventuelle nomenklatorische Bewertungen innerhalb dieser Gattung nicht herangezogen werden (obwohl es möglicherweise die älteste *Elfomys*-Art ist), da seine Identität als Typus rein hypothetischer Natur ist und durch nichts als seine Grösse innerhalb des von Freudenberg untersuchten Materials begründet ist.

### *Issiodoromys pauffiensis* VIANEY-LIAUD, 1976

1987 *Oensingenomys ravelensis* Mayo, S. 1051.
Welchen Taxa die Stücke, die von Mayo zu dieser Art gestellt werden, vorher zugeordnet wurden, ist Mayo (1987: S. 1051) zu entnehmen.

Typus: Mandibel (sin.) mit $P_4$–$M_3$, [SM: MPF 1].

Typlokalität: Mas de Pauffié, Quercy, Frankreich.

Stratigraphische Reichweite: MP 26.

Fundstellen: Frankreich: Espeyrasse; Schweiz: Oensingen-Ravellen.

Diagnose (nach Vianey-Liaud 1976) und Addendum in Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud (1987): «Stade évolutif (taille, taux d'hypsodontie ...) intermédiaire entre *I. minor* et *I. quercyi*; lobe antérieur de la $D_4$ plus allongé que chez *I. minor*; antésinuside généralement absent, réduit à un faible bourrelet vertical lorsqu'il existe; crête massétérique supérieure horizontale, plus marquée que chez *I. minor*, surtout dans sa partie postérieure.» (Vianey-Liaud 1976: 55). – «Cement on cheek teeth occasionally present; enamel less thick and simplified occlusal pattern more frequent than in *Issiodoromys minor*; size just a little bigger than that of *Issiodoromys minor.*» (Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud 1987: 301).

Diskussion: Mayo (1987) gibt keine Differentialdiagnose zwischen der von ihm aufgestellten Art *Oensingenomys ravelensis* und *Issiodoromys pauffiensis*, sondern er versucht nur die Gattungen gegeneinander abzugrenzen.

Um eine Antwort auf die Frage zu geben, ob man die Gattung *Oensingenomys* MAYO, 1987 als eigenständige phylogenetische Linie oder als eine Fehlinterpretation von

Abkauungsstadien bzw. altersbedingter Veränderungen der Kiefer zu werten hat, sollte man sich zuerst die Materialbasis vergegenwärtigen, auf der Mayo seine Entscheidung gründet. Für die Art *Oensingenomys ravelensis* (Typusart) sind dies: 3 Maxillarfragmente ($P^4$–$M^3$, $P^4$–$M^2$ mit lingual keiner und buccal stark beschädigter Knochensubstanz, $M^2$–$M^3$ ohne auswertbare Knochensubstanz), 1 $P^4$, 2 $M^1$, 2 $M^2$, 2 Mandibularfragmente ($P_4$–$M_3$, $P_4$–$M_1$ ohne auswertbare Knochensubstanz), 1 $D_4$, 1 $P_4$, 7 $M_{1-2}$. Für *Oensingenomys huerzeleri* sind dies: 1 Maxillarfragment ($P^4$–$M^3$), 2 $P^4$, 6 $M^{1-2}$, 1 $M^3$, 2 Mandibularfragmente ($P_4$–$M_3$ buccal stark korrodiert und hier nur im Bereich $P_4$–$M_1$ mit Knochenerhaltung, lingual unterhalb der Zahnreihe nicht erhalten; sowie $P_4$–$M_3$ ohne auswertbare Knochensubstanz), 1 $D_4$, 1 $M_{1-2}$.

Es wird allgemein angenommen, dass sowohl die Knochensubstanz von Kiefern als auch die Wurzeln der Zähne Umbauprozessen unterworfen sein können und keineswegs eine einmal entstandene Ausprägung während der gesamten ontogenetischen Entwicklung beibehalten. Dies gilt sowohl für die äussere Form als auch für Grate und Fortsätze, als auch für Lage und Form von Foramina. Es wird gezeigt, dass diese Zusammenhänge in Mayo (1987) nicht berücksichtigt worden sind.

Von Mayo (1987) werden die oberoligozänen Issiodoromyini in drei Gattungen aufgeteilt: *Nesokerodon, Oensingenomys* und *Issiodoromys.* Es wurde schon begründet, warum die oberoligozänen Arten, die von Mayo (1987) in die Gattung *Nesokerodon* gestellt werden, hier als *Issiodoromys*-Arten (*I. minor* und *I. quercyi*) geführt werden.

Mayo (1987) nimmt ausschliesslich das gleichzeitige Vorkommen von *Oensingenomys* und *Nesokerodon* an und gibt auch eine Differentialdiagnose, die sich, wie oben anhand der Materialliste gezeigt, bezüglich der Kiefer im Kern lediglich auf ein Oberkieferfragment (Holotypus) und ein Unterkieferfragment von *Oensingenomys ravelensis* stützt.

Wie schon von Stehlin und Schaub (1951) erkannt, resultieren die starken Formänderungen bei den Oberkieferzähnen der phylogenetisch älteren *Issiodoromys*-Arten (*Nesokerodon*-Arten bei Mayo 1987) aus einem transversalen Rotationsprozess während der lebenslangen (Teil-)Abnutzung. Da dieser Prozess auch bei den oberoligozänen *Protechimys*-Arten zu beobachten ist, sei zum besseren Verständnis und wegen der Analogien auf Mödden (1992) verwiesen. Bei fortschreitender Abkauung werden vor allem die ersten beiden oberen Molaren von *I. pauffiensis* und *I. minor* deutlich bis extrem viel breiter. Dem passt sich der Oberkiefer an, indem der buccale (labiale) Alveolenrand nach aussen ausbaucht und dabei entsprechend abflacht.

Deshalb sind die folgenden, den Oberkiefer und dessen Bezahnung betreffenden Einzelpunkte aus der – teilweise durch Wiederholungen aufgeblähten – Differentialdiagnose von *Oensingenomys* und *Nesokerodon* in Mayo (1987) unsinnig und beruhen lediglich auf dem fehlenden Verständnis für auseinander hervorgehende Entwicklungsstadien: «– different morphology of the maxilla», «– low maxillary hight dorsally to $M^2$–$M^3$», «– larger distance between the lingual and labial alveolar border in the maxilla beside $M^2$», «– more bent upper tooth rows», «– very bent tooth row and labial alveolar border of the maxilla», «– more inclined labial border of the upper crown», «– presence of a protuberance of bone on the labial border of the maxillary alveolus below the crown», «– dissimilar abrasion of occlusal surface of upper teeth», «– convex part of the occlusal crown surface on the synclines and antyclines», «– upper teeth much wider in advanced worn stage», «– presence of a broad space below the upper crown, between the labial and lingual roots», «– more bent lingual roots in the upper teeth», «– more concave or laminated

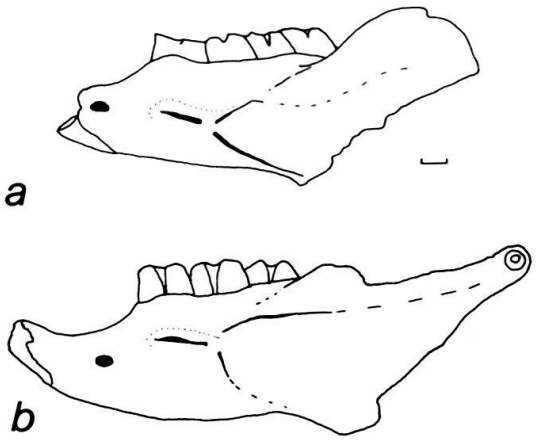


Fig. 5. Unterschiedlichkeit der knöchernen Muskelansatzleisten (dargestellt als verdickt ausgehaltene Linien) auf der Aussenseite der Unterkiefer von *Issiodoromys minor* und *I. pauffiensis*. Die untere, hintere Muskelansatzleiste ist bei I. minor vergleichsweise deutlich stärker und die obere, hintere vergleichsweise deutlich schwächer ausgebildet. a) Unterkieferfragment von *I. minor* aus Belgarite IV a mit $P_4$–$M_3$ dex., invers, (SU: Bel. IVa 1717), b) Unterkieferfragment von *I. pauffiensis* mit $P_4$–$M_2$ sin. aus Mas de Pauffié (SM: ohne Nummer). Massstabsbalken: 1 mm.

lingual roots in the upper teeth», «– tendency towards lamination of the lingual roots of the upper teeth», «– absence of barrel form in the crown of upper teeth», «– labial roots with their base in the lower part of the crown», «– presence of very weakly worn synclines and antyclines in the advanced state of wear».

Bei der Bewertung der den Unterkiefer betreffenden Einzelpunkte aus der Differentialdiagnose von *Oensingenomys* und *Nesokerodon* in Mayo (1987) ist folgendes zu beachten: Für die bei Mayo aufgeführten Kriterien stand nur ein Unterkieferfragment zur Verfügung, dem lingual jegliche auswertbare Knochensubstanz fehlt und das buccal nur im Bereich der Zahnreihe erhalten ist. Das Exemplar ist zudem stark abgekaut, mithin also ontogenetisch gesehen recht alt. Alte Tiere zeigen gegenüber jungen und mittelalten Tieren bei der Ausbildung von Graten und Muskelansatzstellen eine weit stärkere Akzentuierung und leichte relative Lageveränderungen. Dies kann – insbesondere im Bereich der oberen Masseterleiste (siehe hierzu Fig. 5, 6), neben einer von Mayo nicht berücksichtigten Variabilität – auch bei dem umfangreichen Material von *Issiodoromys*-Arten festgestellt werden, das mir aus anderen Fundstellen des Quercy zur Verfügung steht. Dies wurde sogar schon von Schlosser (1884: 36) bemerkt und in der Beschreibung von *I. minor* angegeben: «Die Kieferleiste ist bei jungen Exemplaren nur ganz schwach entwickelt, erst im Alter wird sie stärker . . .». Unter diesem Gesichtspunkt sind folgende Einzelpunkte der Differentialdiagnose unsinnig: «– different morphology of the mandible», «– different massetric ridges «, «– deep position of the massetric ridge with reference to the alveolar border», «– very broad ventral part of the mandibular ramus below the massetric ridge», «– pneumatic process of the mandible», «– absence of shelflike massetric ridge», «– horizontal position of the anterior massetric ridge», «– different position of the lower angular massetric ridge, and its absence below the anterior massetric ridge».

Der Infraorbitalkanal innerhalb des grossen Infraorbitalforamens (siehe z.B. Mayo 1987, Fig. 20 c) verändert seine Form bei den oberoligozänen Issiodoromyini (wie auch bei anderen Theridomorphen) entsprechend dem ontogenetischen Alter der Tiere. Die grössten Veränderungen ergeben sich hierbei beim Übergang von mittelalten zu sehr alten Tieren, wobei die lateral begrenzende Knochenschuppe oft erheblich an Höhe gewinnt und terminal deutlich nach medial überstehen kann, wodurch der vorher nach oben offene Kanal von lateral her teilweise überwölbt wird. Deshalb ist auch der folgende Einzelpunkt aus der Differentialdiagnose von *Oensingenomys* und *Nesokerodon* in Mayo (1987) ohne jede Aussagekraft: «– much deeper and narrower infraorbital canal».

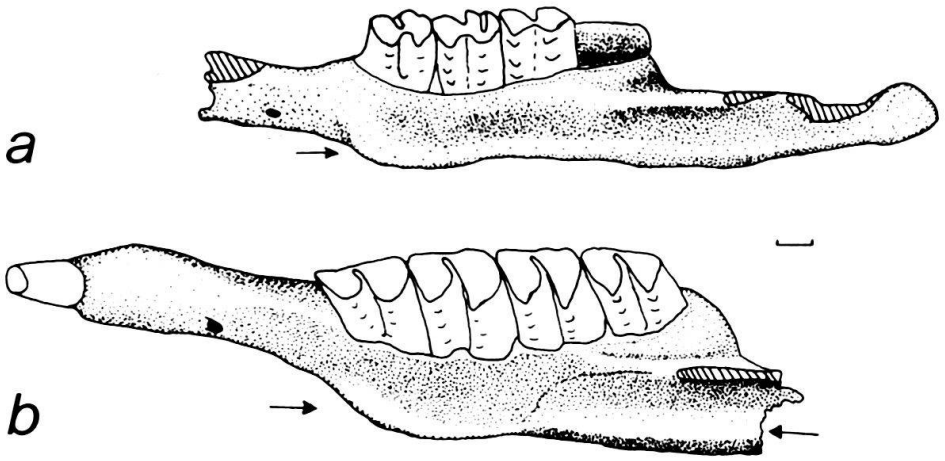


Fig. 6. Unterschiedlichkeit der knöchernen, oberen Muskelansatzleiste auf der Aussenseite der Unterkiefer (Lage durch Pfeile verdeutlicht) bei *Issiodoromys pauffiensis* und *I. limognensis*. Der vordere Teil der Muskelansatzleiste auf Höhe des $P_4$ und noch stärker der hintere Teil im Bereich nach dem $M_1$ tritt bei *I. limognensis* sehr viel deutlicher hervor (bei ontogenetisch jungen Exemplaren weniger ausgeprägt). a) Unterkieferfragment von *I. pauffiensis* mit $P_4$–$M_2$ sin. aus Mas de Pauffié (SM: ohne Nummer), b) Unterkieferfragment von *I. limognensis* mit $P_4$–$M_3$ dex., invers, aus Pech du Fraysse, (SM: PFR: 9557). Massstabsbalken: 1 mm.

Weitere Punkte aus dieser Differentialdiagnose, die aufgrund der Anzahl und des Erhaltungszustandes der untersuchten Stücke überinterpretiert sind, bzw. von der Variabilität innerhalb der Gattung *Issiodoromys* bei weitem abgedeckt werden, sind die folgenden: «– slightly different position of the posterior border of the incisive foramen», «– different length of the palatine vault», «– different position of the anterior border of the choanaes», «larger maxillary hight in front of $P^4$», «– different position of the posterior palatine foramen», «– absence of posterior maxillary sulcus on the external border of the maxilla behind $M^3$».

Die letzten beiden noch nicht behandelten Punkte dieser Differentialdiagnose («– $M_3$ with three roots», «– $M_1$ and $M_2$ with two or three roots») zeigen, dass Mayo zuwenig Vergleichsmaterial untersucht hat. Die Tendenz zur Ausbildung einer dritten Zahnwurzel an den unteren Molaren ist innerhalb der Gattung *Issiodoromys* allgemein feststellbar und diagnostisch für den Versuch, etwas von Issiodoromys abzugrenzen, unbrauchbar.

Zusammenfassend kann man also feststellen, dass die Gattung *Oensingenomys* MAYO, 1987 in keinem Punkt ihrer Differentialdiagnose gegenüber den gleichzeitig auftretenden *Issiodoromys*-Arten (*Nesokerodon* bei Mayo 1987) ausreichend begründet ist. In dem stratigraphischen Bereich, in dem von Mayo das Vorkommen der Gattung *Oensingenomys* angenommen wird (siehe Mayo 1987: Tab. 55), existiert also nur eine einzige Entwicklungslinie innerhalb der Issiodoromyini, die Gattung *Issiodoromys*. Eine Widerlegung der Genus-Differentialdiagnose gegenüber den stratigraphisch jüngeren Arten der Gattung *Issiodoromys* (auch von Mayo als *Issiodoromys* bezeichnet) erübrigt sich, da dies einer Abgrenzung auf Artniveau entsprechen würde und die Arten als solche von niemandem in Frage gestellt werden.

Die Zuordnung des in Vianey-Liaud (1976) zu *I.* cf. *pauffiensis* gestellten Materials aus Oensingen (*Oensingenomys ravelensis* bei Mayo 1987), wird bestätigt, da $D_4$ existieren, deren Länge von den mir aus Garouillas vorliegenden $D_4$ von *I. minor* nicht erreicht wird, wohingegen das Material aus Mas de Pauffié viele $D_4$ mit dieser Grösse beinhaltet.

Die übrige Bezahnung liefert keine deutlichen Kriterien für eine Unterscheidung von *I. minor*.

### Issiodoromys quercyi (SCHLOSSER, 1884)

1987 *Oensingenomys huerzeleri* – Mayo, S. 1054–1057.

Lectotypus: Mandibelfragment (sin.) mit $P_4$–$M_3$, [BSM: 1879 XV 544].
Typlokalität: nicht genau bekannt, Quercy, Frankreich.
Fundstellen: Schweiz: Boningen, Wynau; Deutschland: Ehrenstein 7; Frankreich: Boujac, Sarèle.
Stratigraphische Reichweite: MP 27.
Diagnose (nach Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud 1987: 301): «*Issiodoromys* more evolved than *Issiodoromys pauffiensis* (bigger size, more hypsodont), and less hypsodont then *Issiodoromys limognensis* n. sp.. Enamel thinner than in *Issiodoromys pauffiensis*; cement present, anteroconid absent. Simplified occlusal patterns of the lower $M_{1/2}$ characterized by an isolated circle like synclinide III (separated from the lingual wall) corresponding to an average h/l ratio (relative crown hight) of about 1 (compare fig. 8).»
Diskussion: Die den Issiodoromyini zuzuordnenden Stücke aus der Fundstelle Boningen (Referenzlokalität für MP 27) werden in Mayo (1987) der Art *Oensingenomys huerzeleri* zugeordnet. Wie bezüglich *Oensingenomys ravelensis* gezeigt wurde, handelt es sich bei diesen Stücken lediglich um die Fehlinterpretation ontogenetischer Veränderungen an Zähnen und Kiefern, die von den ontogenetischen Entwicklungsstadien der entsprechenden *Issiodoromys*-Arten (*I. pauffiensis* und *I. quercyi*) voll abgedeckt werden. Die Art *Oensingenomys huerzeleri* MAYO, 1987 beruht, wie schon aufgelistet, auf sehr wenig Material und wird aufgrund der Hypsodontie ohne weitere Ausführungen zu *Issiodoromys quercyi* gestellt. Eine abschliessende Bewertung dieser Art wird möglich sein, wenn das Material aus einer gerade abgeschlossenen Grossgrabung in den Originalschichten der Fundstelle Boningen aufbereitet und präpariert ist. Daran wird deutlich, worin ein grosser Vorteil stratifizierter Schichten gegenüber Spaltenfüllungen liegt, man kann neues Material gewinnen. Zudem ist in stratifizierten Fundstellen die Bergung von Begleitfauna und Flora möglich.

### *Issiodoromys limognensis* SCHMIDT-KITTLER & VIANEY-LIAUD, 1987
(Fig. 7, 8, 9, 10)

1987 *Nesokerodon aarwangensis.* – MAYO, S. 1046–1048.
1987 *Issiodoromys (Saboyanomys) weidmanni.* – MAYO, S. 1030–1032.
1987 *Issiodoromys (Saboyanomys) oppligeri.* – MAYO, S. 1032–1035.

Typus: Mandibel (sin.) mit $P_4$–$M_3$ [SM: PFR 4803], auch abgebildet in Vianey-Liaud (1976: Fig. 25).
Typuslokalität: Pech du Fraysse, Quercy, Frankreich.
Weitere Fundstellen: Schweiz: Fornant 6, Ebnat-Kappel, Ruisseau du Bey; Frankreich: Pech Desse, Portal; Deutschland: Gaimersheim (partim); Spanien: Vivel del Rio.
Stratigraphische Reichweite: MP 28.
Diagnose (nach Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud 1987: 301): «*Issiodoromys* species corresponding to *Issiodoromys quercyi* in size and enamel thickness, but more hypsodont.

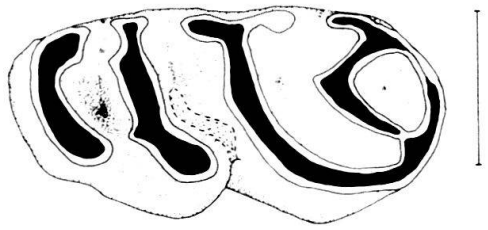

Fig. 7. Oberer, rechter $D^4$, invers, (aus Kieferfragment mit $D^4$–$M^1$) von *Issiodoromys limognensis* aus Ebnat Kappel, (Sammlung Oberli, ohne Nummer). Ob der gestrichelte Bereich innerhalb des Sinus mit Zement verfüllt ist, kann nicht mit Sicherheit angegeben werden. Massstabsbalken: 1 mm.

Cement always present. Worn teeth with functional roots. Simplified occlusal patterns of molars with closed isolated synclinids III or synclines III [muss II heissen] very frequent. In lower molars this pattern corresponds to an h/l ratio of about 2.»

Diskussion: Von Mayo (1987) wird die Art *Issiodoromys quercyi* in die Gattung *Nesokerodon* gestellt (Diskussion, siehe oben) und innerhalb dieser Gattung die neue Art *Nesokerodon aarwangensis* MAYO, 1987 aufgestellt. Auch hier ist die Materialbasis dieser Art wieder sehr gering: 1 Maxillarfragment ($D^4$–$M^2$), 1 Mandibularfragment ($D_4$–$M_2$) und 1 $P_4$.

*Nesokerodon aarwangensis* MAYO, 1987 wird aufgrund der Hypsodontie der Molaren und wegen der Priorität mit *Issiodoromys limognensis* SCHMIDT-KITTLER & VIANEY-LIAUD, 1987 synonym gesetzt und entspricht etwa dem Evolutionsniveau von Pech Desse. Um dies zu begründen, sollen hier alle Punkte der Differentialdiagnose, die Mayo für die Unterscheidung von «*N.*» *quercyi* und *N. aarwangensis* gibt, nacheinander durchgegangen werden. *I. quercyi* umfasste zu dem Zeitpunkt, als die Arbeit von Mayo noch im Druck war (publiziert im Dezember 1987) nach Vianey-Liaud (1976) auch noch das *Issiodoromys*-Material der Fundstellen Pech Desse und Pech du Fraysse. Das Material aus diesen beiden Fundstellen wurde von Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud (publiziert im September 1987) jedoch dazu verwendet, eine eigene Art (*Issiodoromys limognensis*) aufzustellen. Deshalb muss man im Auge behalten, dass *I. quercyi*, so wie diese Art von Mayo (1987) verstanden wird, die biostratigraphisch aufeinander folgenden Arten *I. quercyi* und *I. limognensis* umfasst.

«– more elevated maxillary height in front of $P^4$». Diese Aussage ist unverständlich, da es in dem von Mayo zu *N. aarwangensis* gestellten Material weder ein Maxillarbruchstück mit noch ohne $P^4$ gibt. Das einzige Maxillarfragment zeigt einen $D^4$ und ist so korrodiert, dass es für eine derartige Aussage nicht herangezogen werden sollte.

«– larger size of teeth». Diese Aussage ist für die Milchzähne (ein terminal abgekauter $D^4$ und ein stark beschädigter $D_4$) und die Molaren falsch und trifft lediglich auf den $P_4$ zu. Nach Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud (1987) erreichen die *Issiodoromys*-Arten ihr Maximum an absoluter Grösse in den Fundstellen Boningen und Ehrenstein 7. Für beide Fundstellen wird von Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud (1987) ausschliesslich das Vorkommen von *Issiodoromys quercyi* angenommen. Ein besonders grosser einzelner $P_4$ sollte nicht als Kriterium für eine neue Art verwendet werden. Siehe hierzu auch weiter unten « – greater size of $P_4$».

«– higher semihypsodonty». Diese Aussage ist richtig, da die Werte deutlich ausserhalb der Variabilität der Art *I. quercyi* liegen, sie fallen jedoch in die Variabilität der Art *I. limognensis*.

«– labially-lingually more bent upper crown». Diese Aussage ist eine Überinterpretation, da vergleichbare Zähne von *I. quercyi* und *I. limognensis* vorliegen.

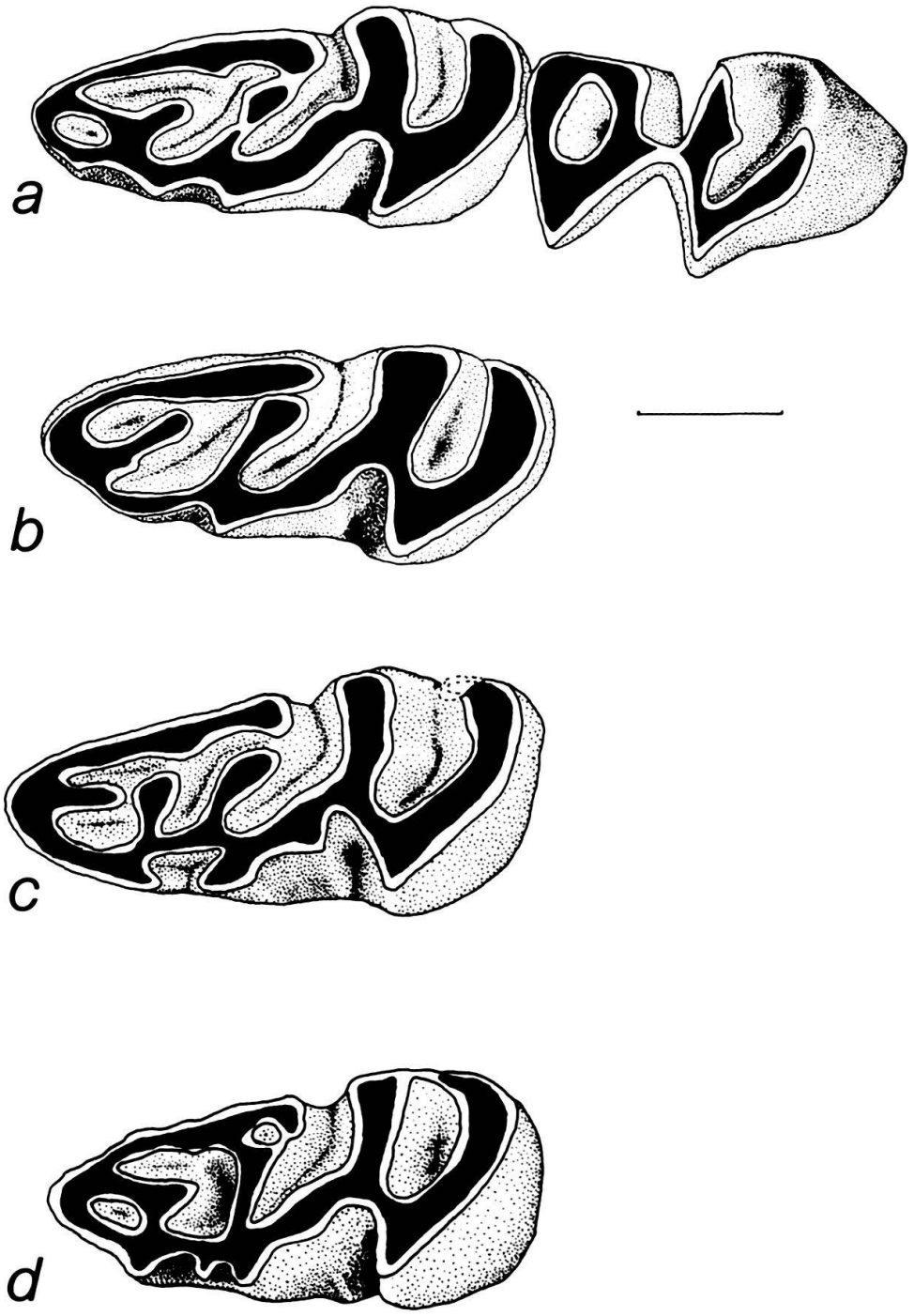


Fig. 8. Untere Milchbezahnungen von *Issiodoromys limognensis* aus Ebnat-Kappel: a) $D_4$–$M_1$ dex., invers, (aus Kieferfragment mit Inzisiv und $D_4$–$M_1$), b) $D_4$ dex., invers, (aus Kieferfragment mit Inzisiv und $D_4$), c) $D_4$ sin., (isoliert), d) $D_4$ sin., (aus Kieferfragment mit Inzisiv und $D_4$–$M_1$). Alle Stücke: Sammlung Oberli, ohne Nummer. Massstabsbalken: 1 mm.

«– wider sinus». Diese Aussage ist bezogen auf *I. quercyi* aus Ehrenstein 7 und *I. limognensis* aus Pech Desse nicht berechtigt, da dies Merkmal im Bereich der Variabilität dieser beiden Arten liegt.

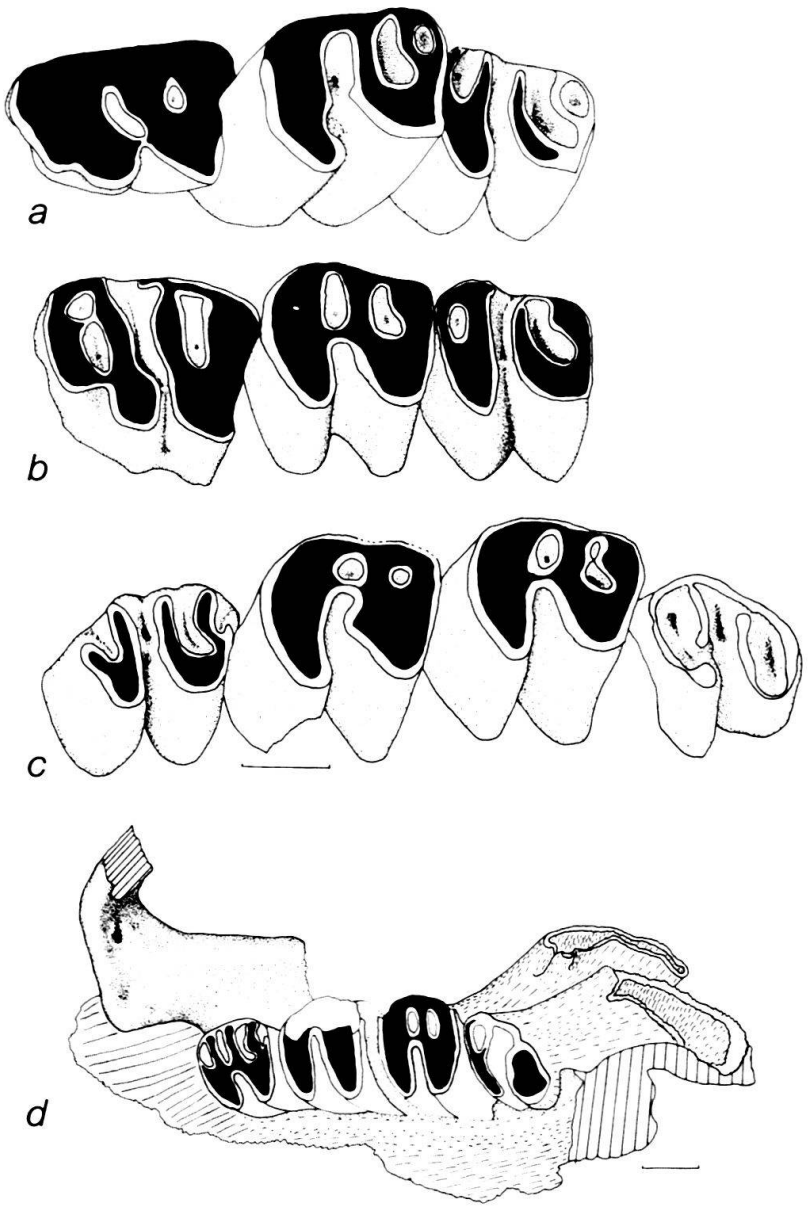


Fig. 9. Oberkieferbezahnungen von *Issiodoromys limognensis* aus Ebnat-Kappel: a) $D^4$–$M^2$ dex., invers, (aus Schädelfragment mit Inzisiv und $D^4$–$M^3$, dex. und sin.), b) $D^4$–$M^2$ sin., (aus Schädelfragment mit Inzisiv und $D^4$–$M^3$ sin. und rechtem ? $P^4$–$M^2$ und isoliert montiertem $D^4$), c) $P^4$–$M^3$ sin., (aus Kieferfragment mit Inzisiv und $P^4$–$M^3$ ), d) Kieferfragment mit Inzisiv und $P^4$–$M^3$ dex., invers. Der Bereich des vorderen Jochbogenansatzes (zwischen dem proximalen, nach unten vorstehenden Fortsatz und dem Foramen) zeigt bei *I. limognensis* nur noch sehr selten eine grubenförmige Morphologie, sondern geht – wie hier dargestellt – ohne hintere, gratartige Begrenzung in das Maxillare über. Occlusalansicht von schräg hinten, Zähne dadurch verkürzt dargestellt. Alle Stücke: Sammlung Oberli, ohne Nummer. Eventuell im Sinus und den Synklinalen der dargestellten Stücke eingelagerter Zement ist nicht eingezeichnet, da er nicht zweifelsfrei von mit Lack vermischten Sedimentresten zu unterscheiden war. Massstabsbalken: 1 mm.

«– IV Syncline very reduced». Diese Aussage beruht auf einem Mangel an Vergleichsmaterial und trifft gegenüber *I. limognensis* nicht zu.

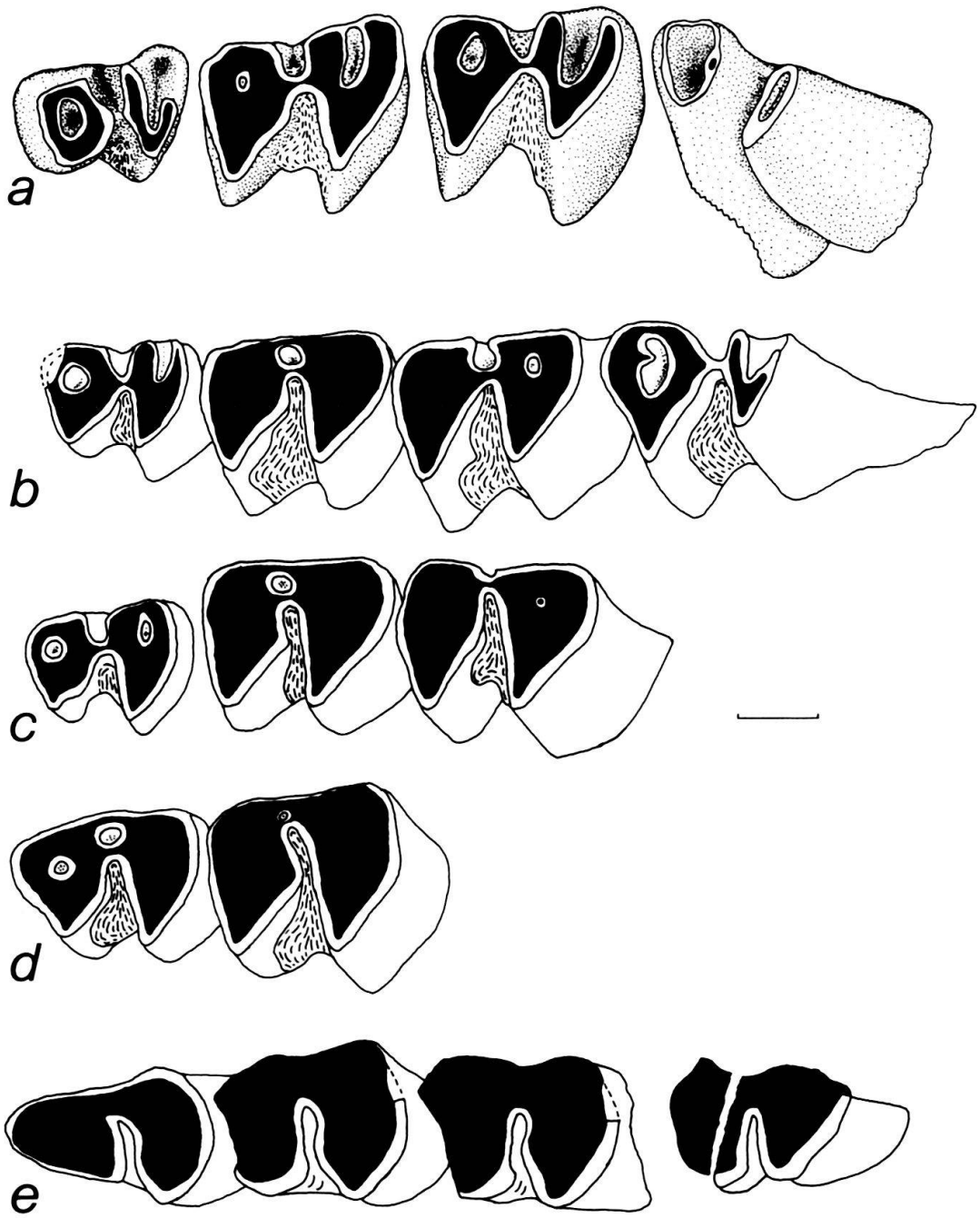


Fig. 10. Unterkieferbezahnungen von *Issiodoromys limognensis* aus Ebnat-Kappel in verschiedenen Abkauungsstadien (Zement gestrichelt dargestellt). a) $P_4$–$M_3$ sin., (aus Unterkieferfragment mit Inzisivfragment und $P_4$–$M_3$), b) $P_4$–$M_3$ sin., c) $P_4$–$M_2$ sin., d) $P_4$–$M_1$ sin., e) $P_4$–$M_3$ sin.. Alle Stücke: Sammlung Oberli, ohne Nummer. Massstabsbalken: 1 mm.

«better developed masseteric ridge on the mandible». Wenn man von dem stark zerstörten Unterkieferfragment überhaupt eine derartige Interpretation ableiten darf, so liegt die Ausprägung wohl am ehesten in der Variabilität von *I. limognensis*.

«– more forwardly inclined lower teeth». Ein Vergleich mit einer Mandibel ($D_4$–$M_2$, ohne Nr.) mit ebenfalls stark abgekautem $D_4$ aus Pech Desse (*I. limognensis* ) ergab keine Unterschiede.

«– presence of a marked angle between the anterior border of the crown and anterior root in the lower molars». Was Mayo mit dieser Aussage meint, ist nicht eindeutig. Wenn damit gemeint ist, dass die vordere Wurzel nach lingual absteht, so ist dies sowohl für *I. quercyi* als auch für *I. limognensis* normal. Sollte damit eine gewisse Drehung dieses abstehenden Wurzelteiles am $M_1$ nach mesial gemeint sein, so ist aufgrund kleiner Risse in diesem Wurzelteil eine Verdrückung wahrscheinlich. Darüber hinaus sollte man den distalen Teilen von Wurzeln aufgrund ihrer Variabilität keine diagnostische Bedeutung zubilligen.

«deeper concavity on the lingual border of the lower molars». Diese Aussage ist bezogen auf *I. quercyi* aus Ehrenstein 7 und *I. limognensis* aus Pech Desse falsch.

«– greater size of $P_4$». Der Zahn zeigt so viele primitive Merkmale (geringe Hypsodontie, sehr breite und tiefe Synklinale II, grosses und tiefes Synklinid IV), dass es ausgeschlossen erscheint, ihn dem gleichen Evolutionsniveau zuzuweisen, wie die beiden übrigen Stücke dieser Art. Vergleichbare Stücke aus einer anderen Lokalität liegen mir nicht vor. Siehe auch «– larger size of teeth» und weiter unten die Diskussion der Einheitlichkeit der Fauna von Aarwangen.

«– thicker cellular cement on the sinusid». Es handelt sich statt um Zement um körniges, weissliches Sediment. Wie man, aufgrund der starken Korrosion, überhaupt die Dicke des Zementes als Kriterium heranziehen kann, ist mir unverständlich.

Die Fossilien, die mit der Lokalitätsbezeichnung «Aarwangen» versehen sind, stammen mindestens aus drei verschiedenen Fundstellen, die nicht gleichen Alters sind. Die Sammlung der Stücke aus «Aarwangen» wurde schon im vorigen Jahrhundert zusammengetragen, und schon Heer (1865: 417) erwähnt «*Issiodoromys pseudonoema*» von dieser Lokalität. Zu Aarwangen heisst es im «Kataster der Fundorte fossiler Säugetiere» des Naturhistorischen Museums Basel: «Diverse Bemerkungen: Die alten Cartier'schen Fundstellen figurieren in den Sammlungen alle unter «Aarwangen. Die einzelnen Stücke können nicht mehr auseinandergehalten werden.»

In Cartier (1874: 18) wird gar von einer «Blättermolasse von Aarwangen» als geologischer Einheit gesprochen: «Dann folgt die graue Blättermolasse von Aarwangen. Meist lockere Sandbänke mit Knollen festen Sandsteins und schwarzen Mergeln. Reich sind diese Schichten an Pflanzen- und Thierresten, deutlich das Klima kennzeichnend, wo sie lebten und wuchsen.»

Es ist also durchaus möglich, dass der Sammler des Materials aus «Aarwangen» (der Autor des obigen Zitates, Cartier) sogar Material aus ganz verschiedenen Orten zusammengetragen hat und dass die Bezeichnung «Aarwangen» für Fundstellen aus der «Blättermolasse von Aarwangen» steht. Eine Klärung dieses Sachverhaltes ist in naher Zukunft nicht zu erwarten und setzt erneute Grabungen in dem betreffenden Gebiet voraus. Siehe hierzu auch «Aarwanger Molasse» in Habicht (1987: 8–11). Auf das Niveau «Aarwangen» in der biostratigraphischen Zonierung der schweizerischen Molasse (Engesser & Mayo, 1987) sollte deshalb verzichtet werden.

Auch Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud (1987: 303) sehen graduelle Unterschiede in der Entwicklungshöhe des *Issiodoromys*-Materials aus Pech Desse (weniger evoluiert) und Pech du Fraysse (höher evoluiert). Falls jemand zu der Meinung gelangen sollte,

dass das *Issiodoromys*-Material aus Pech Desse zuverlässig auf Artniveau von dem Material aus Pech du Fraysse (Typuslokalität von *I. limognensis*) trennbar ist, hätte die entsprechende Art wohl den Namen *Issiodoromys aarwangensis* (Mayo, 1987) zu bekommen, müsste jedoch mit einer völlig neuen Diagnose versehen werden.

Die Arten *Issiodoromys weidmanni* MAYO, 1987, *I. oppligeri* MAYO, 1987 und *I. rickenbachensis* MAYO, 1987 werden von Mayo in die neue Untergattung *Issiodoromys* (*Saboyanomys*) MAYO, 1987 gestellt. Damit stehen sich innerhalb der Gattung *Issiodoromys* nach Mayo (1987) im Bereich der MP-Zonen MP 28 und MP 29 zwei gleichzeitig vorkommende Entwicklungslinien gegenüber: I. (*Issiodoromys*) mit *I.* (*I.*) *pseudanoema* als Typusart und *I.* (*Saboyanomys*) mit der Typusart *I.* (*S.*) *weidmanni.*

Diese Annahme zweier Untergattungen wird als ungenügend begründet zurückgewiesen. Um diese Wertung zu erklären, wird die Differentialdiagnose, die Mayo zur Unterscheidung dieser beiden Untergattungen gibt, im Folgenden Punkt für Punkt diskutiert.

«– presence of enamel on the lobules of the crown». Den Übergang vom Schmelz zu der manchmal gelackt wirkenden Oberfläche im Bereich der Loben (Mayo 1987: Fig. 6) kann man (wenn der Erhaltungszustand es zulässt) auch im Bereich des die Loben verursachenden, hauchdünnen, spornartigen Schmelzblättchens zwischen den beiden buccalen Wurzeln der Oberkieferzähne bzw. in der Mitte der lingualen Flanke der unteren Zähne an vielen Stellen deutlich wahrnehmen. Welchen Zähnen man im Bereich der Loben eine solche gelackt wirkende Oberfläche zugestehen soll und welchen nicht, wäre bei Fundstellen wie Rickenbach oder Pech Desse in sehr vielen Fällen völlig willkürlich. Ob es sich bei dieser hauchdünnen Schicht (die nur am Glanz erkennbar ist) überhaupt um Schmelz oder um Zement oder Dentin handelt, muss derzeit noch offenbleiben. Es erscheint nicht vorstellbar, dass eine gelackt wirkende Oberfläche im Bereich der Loben eine diagnostische Bedeutung hat.

«– larger size of the $P^4$». Es gibt beispielsweise in Rickenbach $P^4$, die von Mayo ausweislich der Etikette ausdrücklich nicht zu *I.* (*Saboyanomys*) gestellt werden, die sogar leicht grösser sind.

«– different morphology of $P^4$ in unworn stage». Aus der Diagnose könnte man ableiten, dass er damit meint, dass «I syncline of $P^4$ closed» ist, was immer dies bedeuten mag. Wenn er damit den Zustand meint, in dem die Synklinale I beim Typus von *I.* (*S.*) *weidmanni* (Mayo 1987: Fig. 15a) vorliegt – also eine kleine ringförmige Synklinale I – so hat er dies durch die Zuordnungen anderer $P^4$ zu *I.* (*Saboyanomys*) widerlegt, die nach aussen auslaufende, keilförmige Einkerbungen zeigen, die unten definitiv keine ringförmige Synklinale bilden können. Da es sich bei der Synklinale I am P4 um eine randliche Einkerbung handelt, die tendenziell einer senkrecht von oben bis unten angeschnittenen Tüte entspricht, liegt es (wie an anderen Stücken erkennbar) im Bereich der Variabilität, dass der unterste Zipfel der Tüte (als «nicht angeschnittener Rest») etwas in den Zahnkörper eingetieft sein kann und es dadurch im Verlauf der Abkauung zur Ausbildung einer ringförmigen Synklinale I kommen kann.

«– smaller lobules on the labial border of the upper teeth and lingual border of the lowers». Abgesehen davon, dass die genaue Grösse der Loben (wenn überhaupt) nur schwer genau anzugeben ist, konnte diese Aussage am von Mayo untersuchten Material nicht nachvollzogen werden. Da die Zähne der evoluierteren *Issiodoromys*-Arten alle schlanker und hochkroniger werden, ist diese Aussage diagnostisch ohne Bedeutung, da die Loben schlankerer (also weniger breiter) Zähne auch entsprechend schmaler werden.

«– lower maxillary hight from the labial alveolar border to the dorsal border of the infraorbital canal ridge» Das gesamte Material, das der Untergattung zugewiesen wird, zeigt nur ein einziges Maxillarfragment, und dies gehört nicht etwa zur Typusart dieser Untergattung – also *I.* (*S.*) *weidmanni* von Ruisseau du Bey –, sondern kommt aus Rickenbach. Dieses Maxillarfragment, dessen Bruchkanten völlig abgerollt sind und dessen Knochensubstanz kaum ausreicht, die vier Zähne zusammenzuhalten, zeigt natürlich auch an der nach aussen vorspringenden «dorsal border of the infraorbital canal ridge» Abrollungsspuren (wenn man danach sucht) und ist deshalb in seiner Originalhöhe nicht genau kalkulierbar. Dazu kommt, dass sich die Zahnreihe dieses Stückes in einem wenig abgekauten Zustand befindet, weshalb davon ausgegangen werden kann, dass diese Knochenleiste allein schon deshalb nicht besonders hoch gewesen sein wird. Die Messergebnisse, die anhand dieser Messstrecke gewonnen werden, sind aufgrund der Abhängkeit vom ontogenetischen Alter des Fossils nicht für systematische Zwecke und die darauf beruhende biostratigraphische Zuordnung verwertbar.

«– stronger tendency towards atrophy of the labial roots in $P^4$». Alle mir aus den stratigraphischen Niveaus MP 28 und MP 29 bekannten $P^4$ von *Issiodoromys* zeigen eine entsprechend ihrer Entwicklungshöhe ausgeprägte «tendency towards atrophy of the labial roots in $P^4$.» Eine «stronger tendency» abzugrenzen, erscheint nicht möglich.

«– broader lingual root than crown cylinder in the upper molars». Wurzeln können durch Wachstum so breit werden, wie es die Verankerung im Kiefer erfordert. Diesen variablen Prozess für diagnostische Zwecke zu nutzen, ist nicht sinnvoll.

«– tendency towards atrophy of the roots in the lower teeth». Alle mir aus den stratigraphischen Niveaus MP 28 und MP 29 bekannten unteren Zähne von *Issiodoromys* zeigen eine entsprechend ihrer Entwicklungshöhe ausgeprägte «tendency towards atrophy of the roots in the lower teeth», wenn man darunter eine spät einsetzende Wurzelbildung versteht. Eine echte Rückbildung der Wurzeln ist bei diesen Formen nicht feststellbar.

Zusammenfassend kann man feststellen, dass sich die Begründung für die Untergattung *Issiodoromys* (*Saboyanomys*) durch die Schwäche der in der Differentialdiagnose gegebenen Argumente erledigt. Es ist also davon auszugehen, dass man auch in den stratigraphischen Niveaus MP 28 und MP 29 davon ausgehen kann, nur mit einer phylogenetischen Linie der Gattung *Issiodoromys* konfrontiert zu sein.

Für die Arten *Issiodoromys weidmanni* MAYO, 1987 und *I. oppligeri* MAYO, 1987 ist ein $P^4$ als Holotyp gewählt worden (ebenso wie für die noch zu besprechende Art *I. rickenbachensis* MAYO, 1987), da man die Entwicklungshöhe der stratigraphisch jüngeren *Issiodoromys*-Arten an den $P^4$ gut beurteilen kann. Vergleicht man die Diagnosen der beiden Arten, so fällt einem ein Widerspruch zwischen den Messwerten und dem Text der Diagnose ins Auge. Der Durchschnittswert der Krümmungsradien der $P^4$ bei der stratigraphisch angeblich jüngeren Art *I. oppligeri* ($P^4$ = 3,9, Typus zeigt 3,6) liegt tiefer als bei der stratigraphisch angeblich älteren Art *I. weidmanni* ($P^4$ = 4,2, Typus ebenfalls 4,2). Auch wirkt der Typus von *I. weidmanni* schlanker als der von *I. oppligeri*. Man kann innerhalb der Entwicklung der Gattung *Issiodoromys* bis fast zu ihrem Ende von einer zunehmenden Hochkronigkeit ausgehen (Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud 1987) und – bei den Arten, die jünger sind als *I. quercyi* –, auch von einer zunehmenden Verschlankung (abnehmende Länge), beginnend im oberen bis mittleren Kronenbereich. Deshalb ist – im Gegensatz zu den Annahmen in Mayo (1987) – davon auszugehen, dass die Typusfundstelle von *I. weidmanni* (Ruisseau du Bey) biostratigraphisch keinen über die

*Issiodoromys*-Arten begründbaren Altersunterschied gegenüber der Typuslokalität von *I. oppligeri* (Fornant 6) erkennen lässt. Für diese Annahme spricht auch die Tatsache, dass Mayo in der Differentialdiagnose von *Issiodoromys weidmanni* gegenüber *I. oppligeri* angibt, dass letztere Art «– longer $P^4$ and $M^{1-2}$» hat, da die maximalen Längen (wie schon Stehlin & Schaub (1951) sowie Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud (1987) festgestellt haben) bei *Issiodoromys*-Arten, die stratigraphisch jünger sind als *I. quercyi*, zurückgehen. Die übrigen Einzelpunkte dieser Differentialdiagnose sind:

«– higher hypsodonty». Entscheidend für die Bewertung dieser Aussage sind die jeweiligen Höchstwerte der Kronenhöhe (ersatzweise Synklinalen- bzw. Synklinidhöhen) der jeweiligen Abkauungskategorien. Hier liegen die Höchstwerte mal bei der einen und mal bei der anderen Art geringfügig höher (die Anzahl der gemessenen Zähne liegt bei Mayo meistens unter 5), weshalb eine Interpretation der Werte in der von Mayo vorgenommenen Weise nicht unterstützt werden kann. Die maximalen Sinushöhen der $M^2$ in Abkauungsstadium 4 sind bei diesen beiden Arten sogar ausweislich der von Mayo gegebenen Diagnosen identisch. Ich möchte es nicht unterlassen, eine Passage aus der acht Zeilen umfassenden Diskussion zu *I. oppligeri* in Mayo (1987: 1035) zu zitieren und zu kommentieren, in der es um die Unterschiede zwischen *I. weidmanni* und *I. oppligeri* geht. «Also, the sinus hight of the $M_{1-2}$ in SW–3 and 4 (18 specimens) showed a significant difference of 5%. Nevertheless, the length of the $M_{1-2}$ did not show a significant difference.» Bezogen auf den von Mayo (1987: table 13) gegebenen Mittelwert für die Sinusid-Höhe der $M_{1-2}$ in Abkauungsklasse 4 (SW–4) von *I. weidmanni* (4,53 mm) bedeuten 5% nur 0,23 mm, was bei der Unsicherheit, die die Festlegung des basalen Ausganges des Sinusides mit sich bringt, eigentlich noch im Bereich der Messfehler angesiedelt ist. Wenn man auf diese Weise in 5%-Schritten durch die Entwicklung der Hypsodontie der *Issiodoromys*-Arten geht, kann man natürlich einige neue Arten begründen. Von *I oppligeri* wurden in diesem Zusammenhang übrigens lediglich 6 Zähne gemessen (siehe Mayo 1987: table 19).

«– different mean of curvature radii». Auf diesen Punkt wurde bezüglich der $P^4$ schon eingegangen. Diese Messmethode sollte (wenn überhaupt) nur bei wenig abgekauten Zähnen angewendet werden, da bei stark abgekauten Zähnen, die dann nur kurze Bogenstücke zeigen, der Messfehler sehr gross werden dürfte. Schon bei wenig abgekauten Zähnen, also langen Bogenstücken, bestehen – aufgrund der nur genähert einem Kreis entsprechenden Aussenumrisse der Zähne – grössere Ermessensspielräume bezüglich der Zuordnung zu einem bestimmten Radius.

«– different hight of the lobules». Es ist in starkem Masse erhaltungsabhängig und oft sehr schwer zu bewerten, in welchem Ausmass dass hauchdünne, spornartige Schmelzblättchen (Mayo 1987: Fig. 6) zwischen den beiden buccalen oberen Wurzeln der Oberkieferzähne bzw. in der Mitte der lingualen Flanke der unteren Zähne nach unten reicht. Diese Methode zur messtechnischen Unterscheidung von *Issiodoromys*-Arten wird deshalb und auch wegen der grossen Variabilität abgelehnt.

«– more atrophied roots in upper teeth and more semiatrophied in lowers». Diese Aussage kann anhand des von Mayo untersuchten Materials nicht nachvollzogen werden.

«– slipping crest in lingual roots of the lower teeth». Diese Struktur (Mayo 1987: Fig. 3f) ist bei den unteren Zähnen von *I. weidmanni* wenigstens ebenso deutlich ausgeprägt wie an denen von *I. oppligeri*.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass sich an den Molaren keine wesentlichen Unterschiede zwischen *I. weidmanni* und *I. oppligeri* finden lassen. Das Material

von Fornant 6 (*I. oppligeri*) fällt voll in die Variabilität von *Issiodoromys limognensis* SCHMIDT-KITTLER & VIANEY-LIAUD, 1987, deren Typusart von Pech du Fraysse stammt; und auch das Material aus Ruisseau du Bey (*I. weidmanni*) wird von der Variabilität von *I. limognensis* aus Pech du Fraysse abgedeckt. Auf jeden Fall lässt sich *I. weidmanni* nicht zuverlässig von *I. limognensis* abgrenzen, und wird deshalb – wie *I. oppligeri* – mit dieser Art synonymisiert. Diese Bewertung ergibt sich auch aus dem Vergleich des aus den Mittelwerten für Höhe (H) und Länge (L) bei Mayo (1987) errechneten H/L-Wertes (2,05) für die unteren $M_{1-2}$ von Ruisseau du Bey, die in SW–4 sind. Dieser Wert fällt genau in das Maximum der H/L-Werte der unteren $M_{1-2}$, die von Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud (1987: Fig. 8) für *I. limognensis* aus Pech du Fraysse gegeben werden. Die dabei von Mayo (1987) und Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud (1987) untersuchten Abkauungsklassen dürften einander entsprechen.

### *Issiodoromys pseudanoema* Gervais, 1852

(Fig. 11)

1951 *Issiodoromys terminus* – STEHLIN & SCHAUB, S. 69, 72–74, 247–248, 364.
1987 *Issiodoromys (Saboyanomys) rickenbachensis* – MAYO, S. 1035–1039.

Lectotypus: Schädelfragment [SP: Cr. Is 1], (Pl. 47, Fig. 6 in Gervais 1848–1852).
Typuslokalität: Gegend von Issoire, Auvergne, Frankreich.
Weitere Fundstellen: Schweiz: Rickenbach, Nant d'Avril, Gösgen Kanal; Frankreich: La Milloque. (Nicht in Cournon-Les-Souméroux, wie in Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud (1987) angegeben.)
Stratigraphische Reichweite: MP 29.
Diagnose: Hypsodonter und tendenziell schmaler als *I. limognensis*. $P^4$ mit sehr basal ansetzenden, buccalen Wurzeln, die schon stark zurückgebildet sind. Die buccalen Wurzeln sind auch an den oberen Molaren sehr stark atrophiert. Die untere Backenbezahnung kann in späten Abkauungsstadien wohlgeformte Wurzeln ausbilden. Die Occlusalfläche zeigt nur bei nicht oder wenig abgekauten Zähnen alle Synklinalen (Synklinide).

Diskussion: Die bisher allgemein verwendete Schreibweise des Artnamens (*I. «pseudanaema»*) entspricht nicht der, die in der Originalpublikation verwendet wird (*I. pseudanoema*).

Da sich, wie schon gezeigt, aufgrund der völlig ungenügenden Abgrenzung die von Mayo aufgestellte Untergattung *I.* (*Saboyanomys*) nicht halten lässt, entfällt auch die von ihm vorgenommene Abgrenzung zwischen den dann (nach Mayo) gleichzeitig vorkommenden Arten *Issiodoromys* (*Issiodoromys*) *pseudanoema* und *Issiodoromys* (*Saboyanomys*) *rickenbachensis* MAYO, 1987. Deshalb ergibt sich zwingend eine Synonymisierung zwischen *I. rickenbachensis* und *I. pseudanoema*, da Mayo wegen der Aufstellung zweier Untergattungen keine Argumente liefert, wie zwischen *I. rickenbachensis* und *I. pseudanoema* innerhalb des Materials aus Rickenbach unterschieden werden kann.

Angemerkt sei, dass eines der beiden Exemplare, die von Vianey-Liaud (1976) aus Rickenbach als *I. pseudanoema* bestimmt und abgebildet wurden, von MAYO (1987) ausweislich der Paratypennummern ausdrücklich zu *I. rickenbachensis* gestellt wird, was von ihm aber nicht diskutiert wird.

Auch die Art *Issiodoromys terminus* STEHLIN & SCHAUB, 1951 ist ganz zwanglos mit *I. pseudanoema* zu synonymisieren. Stehlin & Schaub (1951: 247) erwähnen die beiden Arten

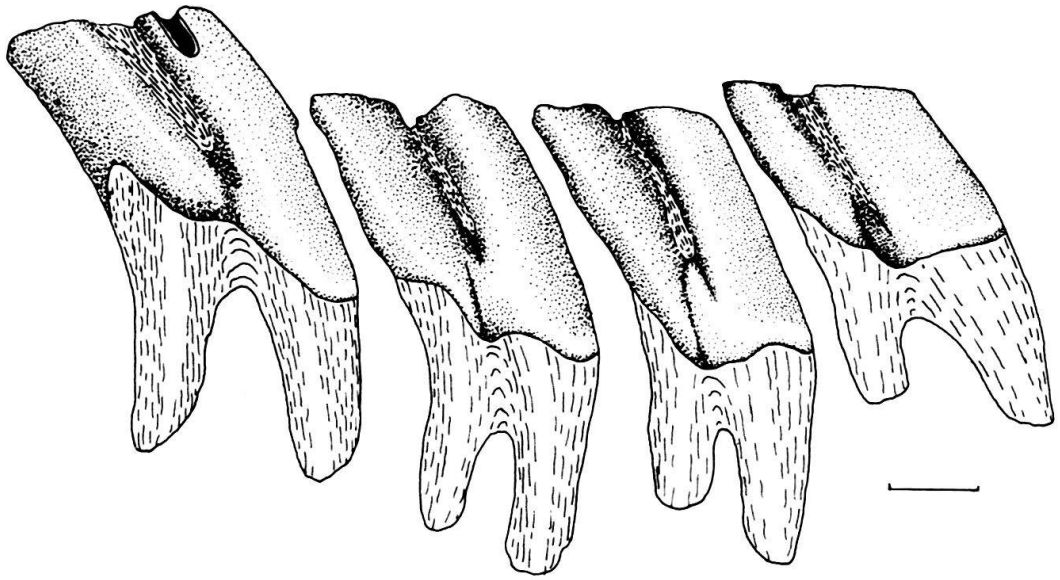

Fig. 11. $P_4$–$M_3$ dex., invers von *Issiodoromys pseudanoema* aus Rickenbach, (NMB: H.R. 152). Alle unteren Molaren bilden in späten Abkauungsstadien deutlich erkennbare Wurzeln aus. Dieses Stück ist Holotypus von *Issiodoromys terminus* STEHLIN & SCHAUB, 1951. Massstabsbalken: 1 mm.

nur einmal vergleichend: «Das in Fig. 400 wiedergegebene Kauflächenbild ist im wesentlichen dasjenige, welches die hypselodonten Mutationen *Issiodoromys pseudanoema* und *Issiodoromys terminus* während des grösseren Teils ihrer Funktionsdauer zeigen. Dieses in Fig. 400 dargestellte Exemplar ist der Holotypus von *I. terminus*, der hier in Seitenansicht als Figur 11 gezeigt wird. Im übrigen halten Stehlin & Schaub *I. terminus* für evoluierter, weil sie für *Issiodoromys pseudanoema* in etwa das Evolutionsniveau annehmen, das jetzt von *Issiodoromys limognensis* eingenommen wird (Stehlin & Schaub 1951: 69, 363–364). Die von Vianey-Liaud gegebene Beschreibung von *I. pseudanoema* stimmt jedoch genau mit der von Stehlin & Schaub gegebenen Beschreibung von *I. terminus* überein.

In dem Addendum zur Diagnose von *I. pseudanoema* in Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud (1987: 304) wird die Angabe gemacht: «Strongly worn lower and upper cheek teeth only with vestigal roots;». Wie man an Fig. 11 sehen kann, ist diese Angabe bezüglich der Unterkieferbezahnung nicht für diagnostische Zwecke verwendbar.

### *Issiodoromys bransatensis* SCHMIDT-KITTLER & VIANEY-LIAUD, 1987
(Fig. 12)

Typus: Schädelfragment mit $P_4$–$M_3$ (sin.) [SL: 96291]; bei der in Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud (1987: 304) für den Typus angegebenen Nummer fehlt die erste Ziffer (9). Das Stück ist in Hugueney (1969: Pl. IV, Fig. 12) abgebildet.
Typuslokalität: Coderet-Bransat, Frankreich.
Weitere Fundstellen: Ehrenstein 4.
Stratigraphische Reichweite: MP 30.
Diagnose (nach Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud (1987: 304)): «Smaller than *Issiodoromys pseudanaema.* Cheek teeth, including the premolars ever growing. Primitive *Issiodoromys* pattern even more vestigal than in *I. pseudanaema* and only recognizable on unworn teeth.»

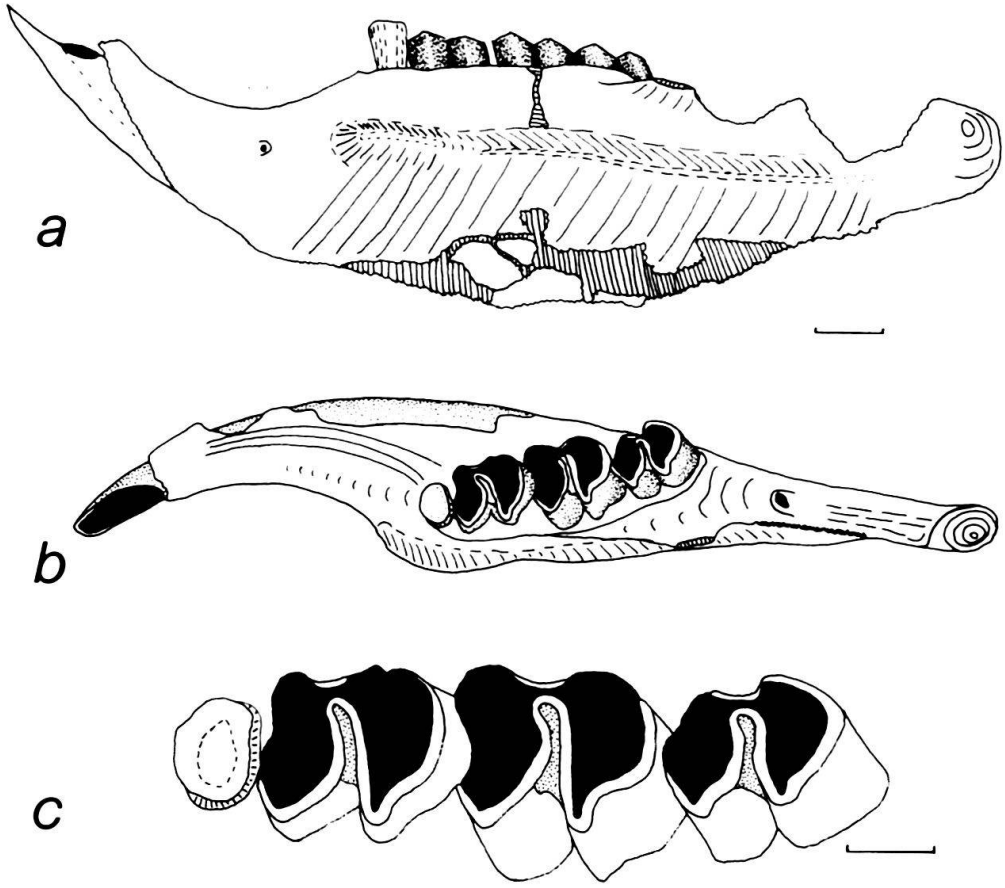


Fig. 12. Unterkiefer von *Issiodoromys bransatensis* (SL: 96296) aus Coderet mit Wurzelfragment eines $P_4$ und wurzellosen $M_1$–$M_3$. Man beachte auch die scharf hervortretende und deutlich abgesetzte, obere Muskelansatzleiste an der Aussenseite des Unterkiefers. a) von buccal, b) von occlusal c) separat dargestellte Zahnreihe mit punktiert ausgehaltenem Zement. Massstabsbalken: 1 mm.

Diskussion: Bezüglich der Diagnose muss jedoch in einem Punkt Zweifel angemerkt werden. Die Angabe, das die Molaren Dauerwachstum zeigen, ist nach dem in Basel und Lyon vorhandenen Material aus Coderet gut begründet. Jedoch ist nicht gesichert, dass dies auch auf die unteren Prämolaren zutrifft. Wie in Fig. 12 dargestellt, zeigt eine stark abgekaute untere Zahnreihe von *I. bransatensis* aus der Typuslokalität Coderet ein Fragment der hinteren Wurzel eines $P_4$ statt des Zahnes. Es ist also nicht auszuschliessen, dass bei sehr hohem ontogenetischen Alter einzelne Exemplare von *I. bransatensis* am unteren $P_4$ eine Wurzel ausbilden. Für die oberen Prämolaren liegen diesbezüglich keine Hinweise vor, jedoch wird es für möglich gehalten, dass analog auch diese bei sehr hohem ontogenetischen Alter gelegentlich noch Wurzeln ausbilden.

Der Grund dafür, dass die Originaldiagnose trotzdem übernommen wird, liegt darin, dass das Fossilmaterial aus dem Karstsystem von Coderet-Bransat nicht gleich alt sein muss und deshalb die stratigraphisch jüngsten *Issiodoromys bransatensis* tatsächlich auch bezüglich der Prämolaren wurzellos geworden sein könnten. Aus einem Foto, welches sich im Naturhistorischen Museum Basel befindet (siehe Fig. 13), geht klar hervor, dass mindestens die von Hugueney (1969) beschriebene Fundstelle an einem anderen Punkt zu finden ist, als die auf diesem Foto abgebildete Fundstelle Bransat. Das

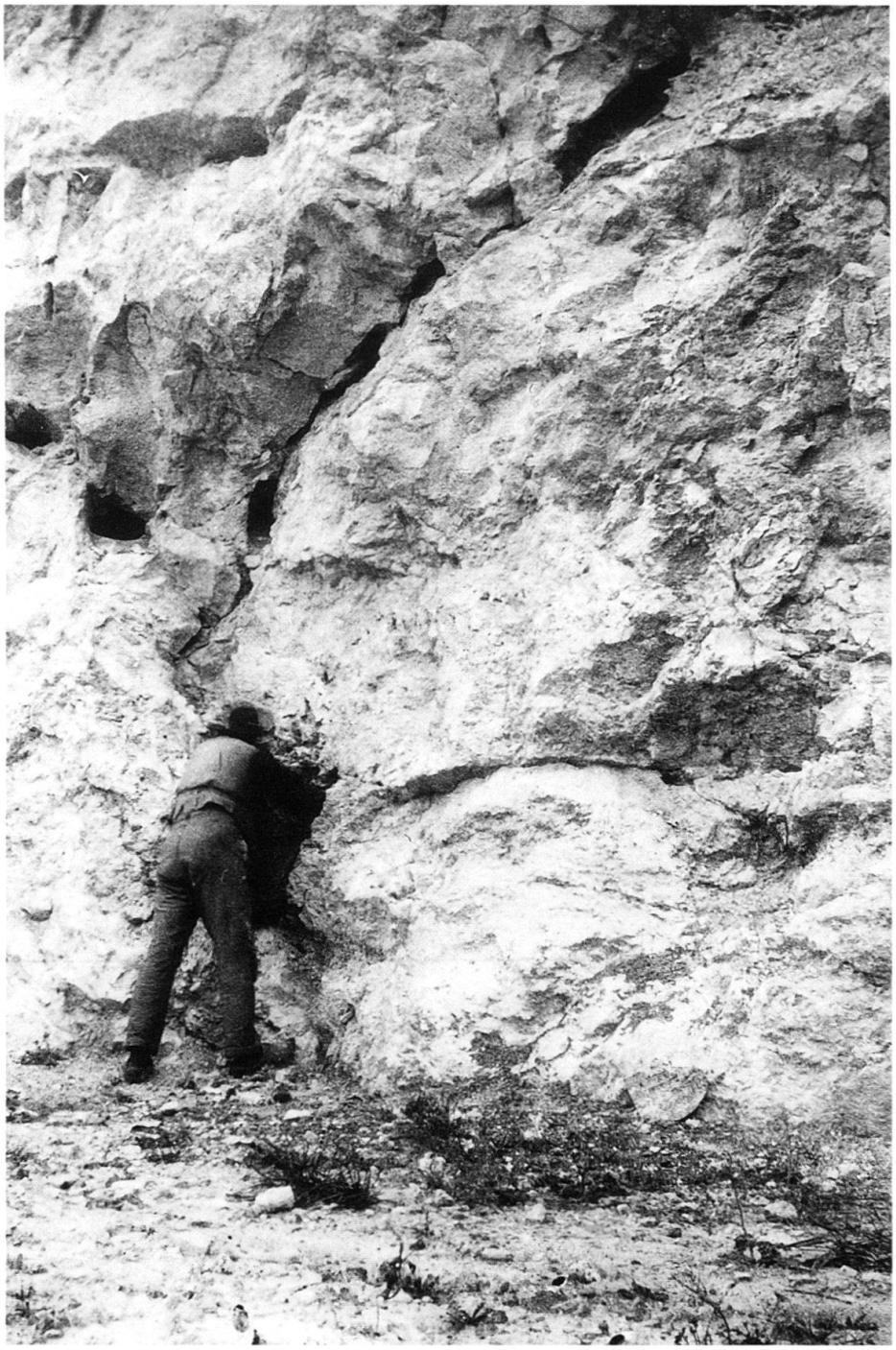

Fig. 13. Historisches Foto der Fundstelle Coderet-Bransat, das wahrscheinlich die Stelle zeigt, an der das Material geborgen wurde, das sich in der Sammlung des Naturhistorischen Museums Basel befindet.

in Basel verwahrte Material dürfte der Stelle entstammen, die auf dem Foto dargestellt ist.

In dem Material aus Coderet fällt auf, dass bei vielen Oberkiefermolaren und fast allen Unterkiefermolaren (hier deutlicher erkennbar) ein schmales Schmelzband auf der dem Sinus bzw. Sinusid gegenüberliegenden Zahnseite von der Basis bis zur Occlusalfläche verläuft (siehe auch Fig. 12).

## Verdankungen

Die vorliegende Arbeit kam mit besonderer Unterstützung von Herrn Prof. Dr. N. Schmidt-Kittler (Mainz) und Herrn Dr. B. Engesser (Basel) zustande. Dafür gilt ihnen mein besonderer Dank.

Für die Bereitstellung von Vergleichsmaterial, wichtige Hinweise und Hilfe danke ich: Herrn Dr. Thomas Bolliger (Zürich), Herrn Dr. H. de Bruijn (Utrecht), Herrn Prof. Dr. V. Fahlbusch (München), Herrn Dr. R. Fournier (Marseille), Herrn Prof. Dr. K. Heißig (München), Herrn Dr. E. Heizmann (Stuttgart), Frau Dr. M. Hugueney (Lyon), Herrn U. Oberli (St. Gallen), Frau Dr. M. Vianey-Liaud (Montpellier) und Herrn Dr. F. Wiedenmayer (Basel).

Mein Dank gilt auch dem Schweizerischen Nationalfonds und der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die durch finanzielle Hilfe die Untersuchungen ermöglichten.

## LITERATURVERZEICHNIS

ALSTON, E. R. 1876: On the classification of the order Glires. Proc. zool. Soc. London, 61–98.

BLAINVILLE, H. M. Ducrotay de 1840: Rapport sur plusieurs Mémoires de Paléontologie ... C. R. Acad. Sci. Paris 10, 925–932.

BRONN, H. G. 1853–1856: Dritter Band, 4. Caeno-Lethaea: 6. Theil: Molassen-Periode. In: Lethaea Geognostica (dritte stark vermehrte Auflage). 1130 S.

BRUNET, M. & VIANEY-LIAUD, M. 1987: Mammalian Reference Levels MP 21–30. In: Schmidt-Kittler (ed.) (1987): International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleoecology of the European Paleogene vom 18.–21. Februar 1987 in Mainz. Münchner Geowiss. Abh. (A) 10, 30–31.

CARTIER, R. 1874: Geologische Notizen über Langenbruck und seine Umgebung. 20 S., Buchdruckerei C. Schultze; Basel.

CROIZET, J.-B. 1853: Observations générales sur la Géologie et Paléontologie. 65 S., Hubler, Bayle et Dubos; Clermont-Ferrant.

ENGESSER, B. & MAYO, N. A. 1987: A biozonation of the Lower Freshwater Molasse (Oligocene and Agenian) of Switzerland and Savoy on the basis of fossil Mammals. Münchner Geowiss. Abh. (A) 10, 67–84.

FILHOL, H. 1876: Recherches sur les Phosphorites du Quercy. Annales des Sciences Géologiques 7, 1–220, Tafel 10–36; 8, 1–340, Tafel 1–28. (Jeweils mehrfach neu einsetzende Seitenzählung)

FREUDENBERG, H. 1941: Die oberoligozänen Nager von Gaimersheim bei Ingolstadt und ihre Verwandten. Paläontographica A 92, 99–164.

GERVAIS, P. 1845: Zoologie de la France. In: Patria. La France Ancienne et Moderne; Morale et Matérielle, ou Collection Encyclopédique et Statistique de tous les Faits Relatifs à l'Histoire Intellectuelle et Physique de la France et de ses Colonies; Spalte 493–596, Paris.

– 1848–52: Zoologie et Paléontologie Françaises (animaux vertébrés). Arthus Bertrand; Paris.

HABICHT, J. K. A. 1987: Aarwanger Molasse. S. 8–11. In: Internationales Stratigraphisches Lexikon, Band 1: Europa, Faszikel 7: Schweiz, Faszikel 7b: Schweizerisches Mittelland (Molasse). Herausgegeben von der Schweizerischen Geologischen Kommission und der Landeshydrologie und -geologie.

HARTENBERGER, J.-L. 1971: La systématique des Theridomyoidea. C. R. Acad. Sc. 273, 1917–1920, pl. I, II; Paris.

HEER, O. 1865: Die Urwelt der Schweiz. 1. Aufl., 622 S.

HUGUENEY, M. 1969: Les rongeurs (Mammalia) de l'Oligocène supérieur de Coderet-Bransat (Allier). Doc. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon 34, 1–227.

KRAUS, O. 1970: Internationale Regeln für die Zoologische Nomenklatur, 2. Auflage, W. Kramer, Frankfurt.

LAVOCAT, R. 1952: Révision de la faune de Mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. Science et Avenir: 1–153.

LYDEKKER, R. 1885: Catalogue of the fossil Mammalia in the british Museum, Part I, I–XXX & 1–268; London.

MAYO, N. A. 1987: New Theridomyidae (Rodentia, Mammalia) in the Oligocene of the Molasse of Switzerland and Savoy. Eclogae geol. Helv. 80/3, 995–1085.

MÖDDEN, C. 1992: Biomechanik einer semihypsodonten Oberkieferbezahnung dargestellt am Beispiel *Protechimys gracilis* SCHLOSSER, 1884 (Rodentia, Theridomyidae) und ihre Konsequenzen für die Bemassung. Mainzer geowiss. Mitt. 21, 55–70, 14 Abb.; Mainz.

– 1993 a: Revision der Archaeomyini SCHLOSSER (Rodentia, Mammalia) des europäischen Oberoligozän. Schweizerische Paläontologische Abhandlungen 115, 1–83; Basel.

- 1993 b: Zur Systematik der Columbomyinae THALER, 1966 (Mammalia: Rodentia, Theridomyidae). Eclogae geol. Helv. 86/3, 1069–1082.

PALMER, T. S. 1904: Index Generum Mammalium. North American Fauna No. 23, U.S. Departement of Agriculture. 984 S. Reprint 1968, Verlag J. Cramer, Lehre.

POMEL, A. 1852: Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans les bassins de la Loire et de l'Allier (part). Ann. sci. litt. indust. Auvergne 25, 337–380.

- 1853: Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans les bassins de la Loire et de l'Allier (suite et fin). Ann. sci. litt. indust. Auvergne 26, 81–229.
- 1854: Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire et surtout dans la vallée de son affluent principal, l'Allier. 193 S. (Eventuell existiert eine (Teil-)Auflage von 1853.)

SCHLOSSER, M. 1884: Die Nager des europäischen Tertiärs. Palaeontographica 31, 1–143.

- 1984 b: Nachträge und Berichtigungen zu: die Nager des europäischen Tertiärs. Paläontographica 31. Band. Zoologischer Anzeiger 7, 639–647.
- 1902 a: Ueber Tullberg's System der Nagethiere nebst Bemerkungen über die fossilen Nager und die während des Tertiärs existirenden Landverbindungen. Centralblatt Min. Geol. Pal., S. 705–713, 737–748.

SCHMIDT-KITTLER, N. & VIANEY-LIAUD, M. 1987: Morphometric analysis and evolution of the dental pattern of the genus *Issiodoromys* (Theridomyidae, Rodentia) of the European Oligocene as a key to its evolution. Proc. Koninkl. Nederl. Akad. van Wetenschappen B 90/3, 281–306.

SHERBORN, C. D. 1922–1933: Index Animalium (1801–1850); London (Reprint von 1924).

STEHLIN, H. G. & SCHAUB, S. 1951: Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager. Schweiz. paläont. Abh. 67, 1–385; Basel.

TULLBERG, T. 1899: Ueber das System der Nagethiere. Eine phylogenetische Studie. Nova Acta Reg. Societatis Scienciarum, Ser. III, 1–514.

VIANEY-LIAUD, M. 1976: Les Issiodoromyinae (Rodentia, Theridomyidae) de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur en Europe Occidentale. Palaeovertebrata 7/1, 1–115; Montpellier.

VIANEY-LIAUD, M., COMTE, B. & LEVEQUE, F. (im Druck): Rongeurs. In: Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène MP 25) des phosphorites du Quercy (Lot, Tarn et Garonne, France) et leurs faunes de vertébrés. Palaeontographica.

VIANEY-LIAUD, M. & SCHMIDT-KITTLER, N. 1987: Biostratigraphie de l'Oligocène d'Europe: importance des lignées-guides de rongeurs Theridomyidae, et particulièrement des *Issiodoromys*. Münchner Geowiss. Abh. (A) 10, 211–216.

VIANEY-LIAUD, M. & RINGEADE M. 1993: La radiation des Theridomyidae (Rodentia) hypsodontes à l'Éocène supérieur. Geobios 26/4, 455–495.

WINGE, H. 1887: Jordfundne og nulevende Gnavere (Rodentia) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. Med Udsigt over Gnavernes inbyrdes Slaegtskab. E Museo Lundii III: 1–178; Kjøbenhavn. (Eventuell 1888 publiziert).

- 1924: Pattedyr-Slaegter. II, Rodentia, Carnivora, Primates: 1–321, H. Hagerups Forlag, Kjøbenhavn.
- 1941: The Interrelationships of Mammalian Genera. Volume II: 1–376, C. A. Reitzels Forlag, København.

Manuskript eingegangen 3. September 1994
Revidierte Fassung angenommen 26. September 1994