

**Zeitschrift:** Eclogae Geologicae Helvetiae  
**Herausgeber:** Schweizerische Geologische Gesellschaft  
**Band:** 92 (1999)  
**Heft:** 3

**Artikel:** Eomyiden (Mammalia, Rodentia) aus dem Oberoligozän von Enspel im Westerwald (Westdeutschland)  
**Autor:** Engesser, Burkart / Storch, Gerhard  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-168684>

### **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:** 27.01.2026

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

# Eomyiden (Mammalia, Rodentia) aus dem Oberoligozän von Enspel im Westerwald (Westdeutschland)

BURKART ENGESSER<sup>1</sup> & GERHARD STORCH<sup>2</sup>

**Key words:** Eomyidae, Enspel, skeleton, gliding locomotion, Oligocene, Western Germany

**Schlüsselwörter:** Eomyidae, Enspel, Skelett, Gleitflieger, Oligozän, Westdeutschland

## ZUSAMMENFASSUNG

Eomyiden sind bislang die bei weitem vorherrschenden Säuger aus der oberoligozänen Fossilfundstätte Enspel im Westerwald (Westdeutschland). Das Fundgut besteht aus isolierten Zähnen und Knochen von *Eomyodon* sp., die aus 7 Eulengewölben stammen, sowie einem unvollständigen und einem vollständigen Skelett von *Eomys quercyi*, letzteres mit hervorragend überlieferter Weichkörperkontur. Es liegt eine Gleitmembran (Patagium) vor, die sich bis zur Hand- und Fusswurzel und zum Hals und proximalen Schwanzbereich erstreckt und wahrscheinlich zusätzlich durch eine lange Spange am Ellenbogen, ähnlich wie bei den heutigen Dornschwanzhörnchen, gestützt wurde. Diese Strukturen erklären auch die für einen Nager ungewöhnliche dorsoventrale Einbettung im Gestein. Somit sind die Eomyiden die vierte Nagerfamilie, die Gleitflieger stellt (neben Sciuriden, Anomaluriden und Gliriden). Der Schädel ist sciuriform und sciurognath, und das Postcranialskelett entspricht morphologisch weitgehend einem generalisierten Nagertyp. Der Habitus ist, abgesehen von den Einrichtungen zum Gleitflug, mäuseartig. Sehr ungewöhnlich sind die großen, plumpen und stumpfen Endphalangen der zweiten Zehen, die im Unterschied zu den übrigen spitzen und gekrümmten Krallenphalangen der Hinterfüsse hufartige Hornstrukturen getragen haben müssen. Die Eomyiden ermöglichen eine biostratigraphische Einstufung der Fauna von Enspel in das Oberoligozän (Paläogen-Säugerzone MP 28).

## ABSTRACT

Eomyids are thus by far the predominant mammals from the Late Oligocene site of Enspel, Westerwald (Western Germany). Finds include isolated teeth and bones of *Eomyodon* sp., originating from owl pellets, and one incomplete and one complete skeleton of *Eomys quercyi*. The latter shows an extraordinarily well preserved soft body outline with a gliding membrane which is spread out between neck, wrist, ankle, and proximal tail. Presumably, like in extant anomalurids, a calcar from the elbow was present to support the patagium. The skeleton is preserved in a dorsoventral pose which is unusual for rodents and obviously results from the presence of the gliding membrane. Thus, in addition to sciurids, anomalurids, and glirids, eomyids are the fourth rodent family with gliding representatives. The skull is fully sciuriform and the mandible sciurognathous. The postcranial skeleton represents in most points a generalized rodent morphology. Except for gliding devices, the appearance was mouse-like. Highly unusual are large, stout and blunt terminal phalanges of the second posterior digits which most likely were equipped with hoof-like horny sheets and sharply contrast with all the other, pointed and curved claws on the hindfeet. Biostratigraphically, the Enspel fauna is placed in the Late Oligocene (Paleogene Mammal Zone MP 28) by means of the eomyids.

## 1. Einleitung

Die Eomyiden sind eine Familie von meist sehr kleinen Nagetieren, die im Obereozän vor rund 40 Millionen Jahren erstmals in Erscheinung getreten ist und im Pliozän vor ca. 2,5 Millionen Jahren wieder ausstarb. Sie waren im ganzen holarktischen Raum verbreitet. Besonders viele Formen sind aus Europa und Nordamerika bekannt. Die Backenzähne dieser winzigen Tierchen sind sehr charakteristisch, und bis heute sind 36 Gattungen mit über 100 Arten beschrieben worden. Besonders im Oberoligozän und im Untermiozän waren die Eomyiden sehr formenreich und sie sind in manchen fossilen Faunen aus diesem Zeitraum unter den Kleinsäugetieren dominierend. Da sie ausserdem zeitweilig eine sehr schnelle Entwicklung durchgemacht haben, eignen sich die Eomyiden her-

vorragend für biostratigraphische Zwecke. Die grosse Artenvielfalt der Eomyiden war aber im wesentlichen nur von Gebissresten her bekannt, ohne dass es bisher Hinweise auf ihr Aussehen oder ihre Lebensweise gab.

1992 wurde an der Fundstelle Enspel im Westerwald (Rheinland-Pfalz, Deutschland; vgl. Fig. 1), an welcher das Landesamt für Denkmalpflege Mainz seit 1990 jährlich Grabungen durchführt, das vollständige Skelett eines Eomyiden gefunden. Neben den vorzüglich erhaltenen Knochen zeigt das Fundstück auch den Körperschatten und die Behaarung des Tierchens (Fig. 5). Sensationell an dem Fund ist nicht nur, dass von einer ausgestorbenen Nagerfamilie, die fast ausschliesslich durch Zähne bekannt war, nun plötzlich ein ganzes Skelett mit

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

<sup>2</sup> Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberg-Anlage 25, D-60325 Frankfurt, Deutschland

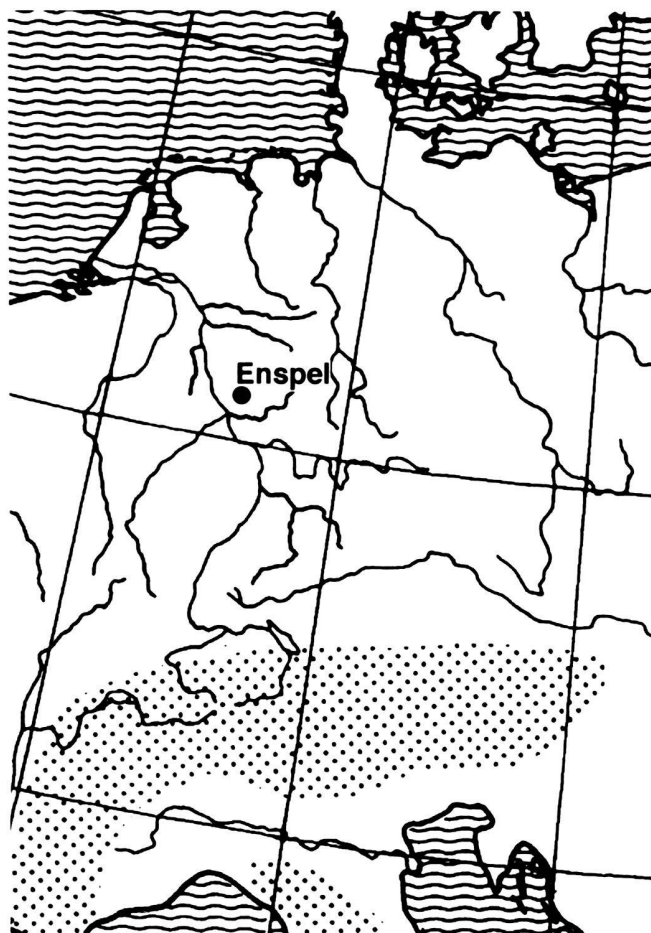


Fig. 1. Die geographische Lage der Fossilfundstelle Enspel im Westerwald.

Haut und Haaren vorliegt. Dank der vorzüglichen Erhaltung liess sich auch erkennen, dass das Nagetier eine aussergewöhnliche Anpassung aufwies, nämlich dass es ein Gleitflieger war (Storch et al. 1996).

Wir haben in Enspel die merkwürdige Tatsache, dass über mehrere Jahre keine anderen Säugetiere zum Vorschein kamen als Eomyiden. Erst 1995 wurden Skelettreste eines Maulwurfs und in einem Gewölle drei Backenzähne eines Hamsters gefunden. Von *Eomys* liegt mittlerweile ein weiteres unvollständiges, in mehreren Teilen geborgenes Skelett vor: Seine Präparation ist noch nicht abgeschlossen und es ist daher nicht Gegenstand der vorliegenden Arbeit. Ausserdem fanden sich bisher sieben Eulengewölle, die ausschliesslich Eomyiden-Reste (*Eomyodon*) enthielten.

Der vorliegende Bericht beschränkt sich im wesentlichen auf morphologische Beschreibungen des Eomyiden-Materials. In einer in Vorbereitung befindlichen Arbeit (Engesser & Storch) sollen auch Vergleiche mit den Postcranialskeletten anderer Nagerfamilien durchgeführt werden sowie die Taxonomie der Enspeler Arten nach Gebissmerkmalen ausführli-

cher erörtert werden. Dort werden auch die übrigen Säugetierfunde von Enspel vorgestellt werden.

Sämtliche Funde von Enspel werden im Landesamt für Denkmalpflege Rheinland-Pfalz (Referat Erdgeschichtliche Denkmalpflege) in Mainz aufbewahrt. Wir möchten an dieser Stelle Herrn Dr. M. Wuttke von diesem Landesamt ganz herzlich für die Überlassung der Eomyiden-Reste von Enspel zur Bearbeitung danken.

## 2. Bestimmungen nach dem Gebiss

### 2.1 Die Bezeichnung des Gleitfliegers

Nach den Zähnen lässt sich der Gleitflieger von Enspel als zur Gattung *Eomys* Schlosser 1884 gehörig bestimmen. Leider sind mit Ausnahme der beiden Prämolaren alle Zähne sehr stark abgekaut. Das Tier war also bei seinem Tod bereits recht alt. Durch die starke Abkautung sind gewisse Strukturen, die für die Bestimmung sehr hilfreich wären, verloren gegangen, wie z.B. die hintersten Synklinalen an den unteren Molaren. Ein wichtiges Merkmal für die Bestimmung ist bei diesen Nagern die Länge des Mesolophids an den unteren Zähnen. Dieses ist beim Tier von Enspel auffällig kurz (Fig. 2).

Bei Vertretern der Gattung *Eomys* ist ein kurzes Mesolophid sehr selten. Im Grössenbereich des Gleitfliegers von Enspel gibt es eigentlich nur eine Art, die ein sehr kurzes Mesolophid hat, nämlich *Eomys quercyi* von der Fundstelle Pech du Frayse im Quercy in Südwestfrankreich (Comte & Vianey-Liaud 1987). Weitere Merkmale, in welchen der Gleitflieger von Enspel mit *Eomys quercyi* übereinstimmt, ist der stark reduzierte  $M^3$ , die schwach entwickelte erste Synklinale am  $M^2$  und das Anterolophid am  $P_4$  (Fig. 2).

### 2.2 Die Zähne aus den Gewölle

Bei den Gewölle gibt es wiederum ein merkwürdiges Phänomen. Sie enthalten zwar abgesehen von dem einen, welches Hamsterzähne geliefert hat, ausschliesslich Eomyiden-Reste, jedoch keine Spur von *Eomys quercyi*. Es finden sich darin insgesamt 47 Backenzähne, die von einem deutlich kleineren Eomyiden stammen, welcher der Gattung *Eomyodon* Engesser 1987 zugeordnet werden kann.

Aufgrund des mehrfachen Vorkommens gewisser Zahnpositionen und des deutlich verschiedenen Abkautungsgrades mancher Zähne kann man sagen, dass die sieben Gewölle mit *Eomyodon* Überreste von mindestens 14 Individuen enthalten. Die Raubvögel, von welchen die Gewölle stammen, hatten offenbar eine Präferenz für *Eomyodon*. Ob das bisherige Fehlen von *Eomys quercyi* in den Gewölle von Enspel damit zusammenhängt, dass letztere Art zum Gleitflug befähigt war und sich möglicherweise der Verfolgung besser entziehen konnte, wissen wir nicht. Denkbar wäre auch, dass die Selektion der Raubvögel mit der Tages- bzw. Nachtaktivität von Räuber und Beute zu tun hat oder mit der unterschiedlichen Körpergrösse der Eomyiden. Wahrscheinlich war *Eomys quercyi* in

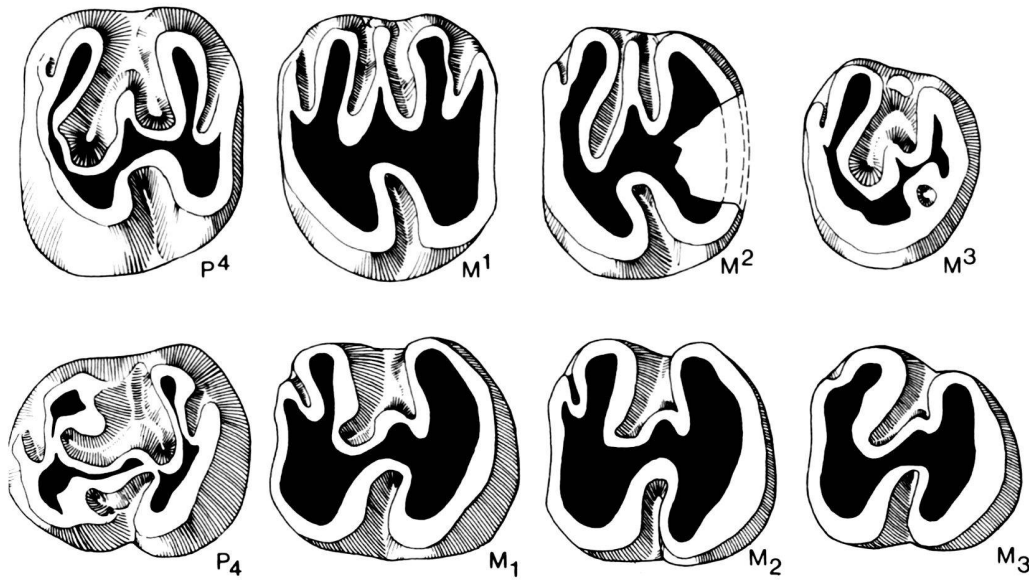


Fig. 2. *Eomys quercyi* COMTE & VIANEY-LIAUD 1987 von Enspel, P<sup>4</sup>-M<sup>3</sup> sin. und P<sup>4</sup>-M<sup>3</sup> sin. (M<sup>2</sup> und M<sup>2</sup> sind rechte Zähne, die spiegelbildlich gezeichnet wurden). – 25 ×.

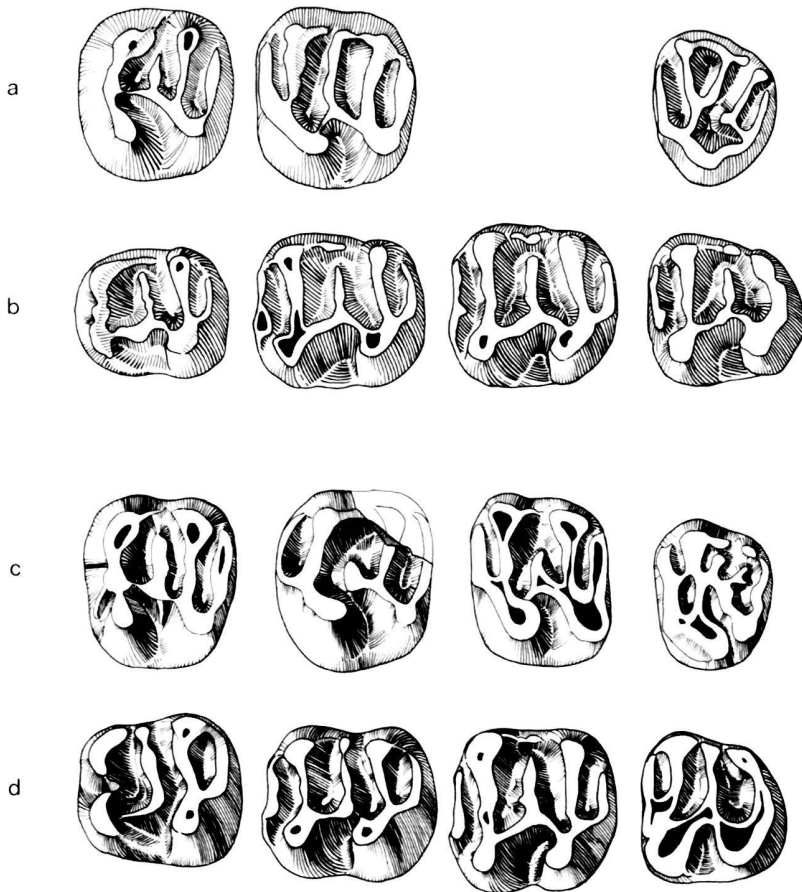
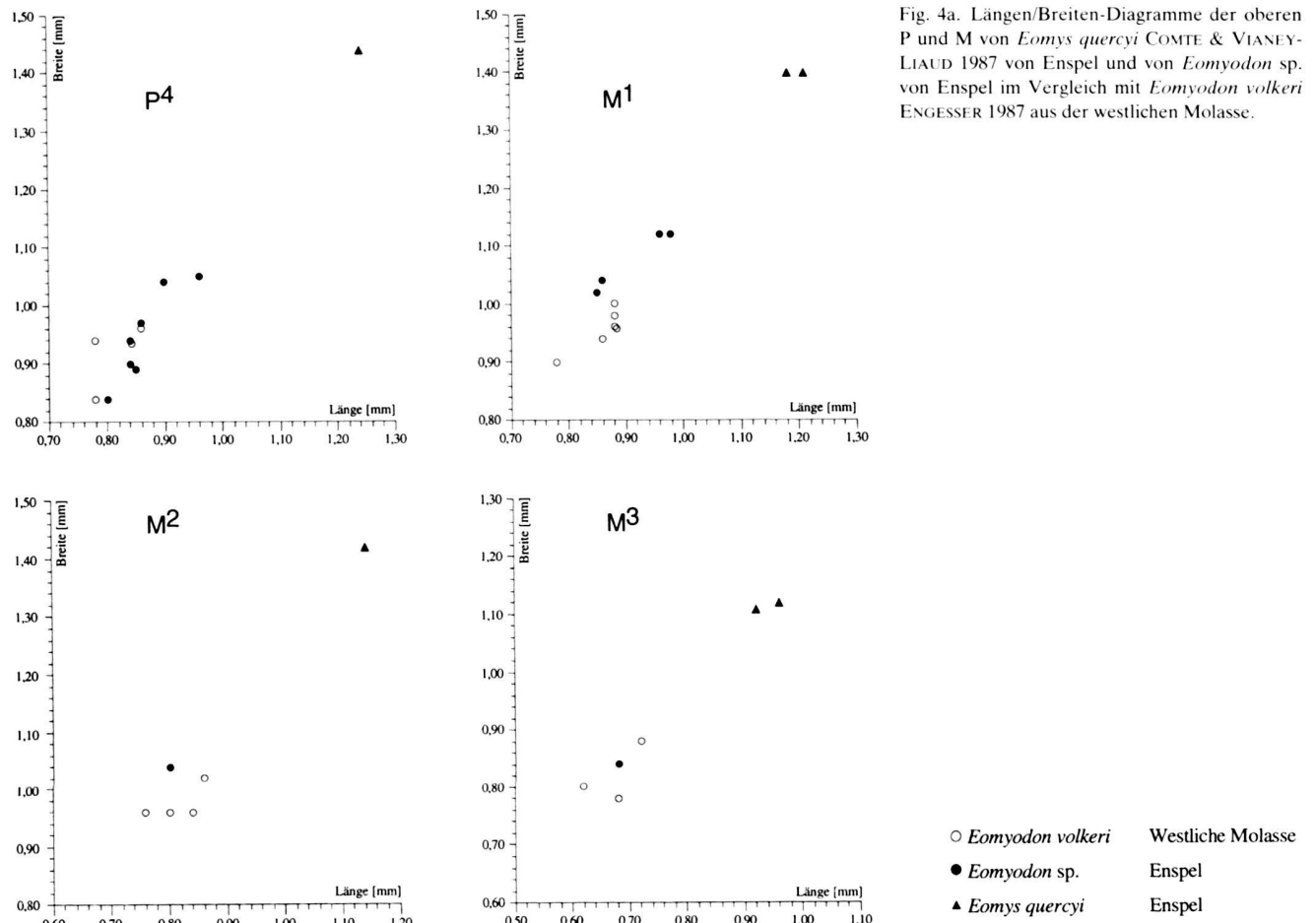


Fig. 3. *Eomyodon volkeri* ENGESSER 1987 von Enspel im Vergleich mit *E. volkeri* von Chavanne (Savoyen). – Alle Zähne 25 ×.

- a) P<sup>4</sup>-M<sup>1</sup> sin., (Gewölle 5) und M<sup>3</sup> sin., (Gewölle 347a) von Enspel.
- b) P<sup>4</sup>-M<sup>3</sup> dext. (invers, Gewölle 11) von Enspel.
- c) P<sup>4</sup>-M<sup>3</sup> sin. von Chavanne, P<sup>4</sup>: Sav. 400, M<sup>1</sup>: Sav. 401, M<sup>2</sup>: Sav. 402, M<sup>3</sup>: Sav. 403. Naturhistorisches Museum Basel.
- d) P<sup>4</sup>-M<sup>3</sup> von Chavanne, P<sup>4</sup> sin.: Sav. 404, M<sup>1</sup> sin. (Holotypus): Sav. 405, M<sup>2</sup> dext. (invers): Sav. 406, M<sup>3</sup> dext. (invers): Sav. 407. Naturhistorisches Museum Basel.





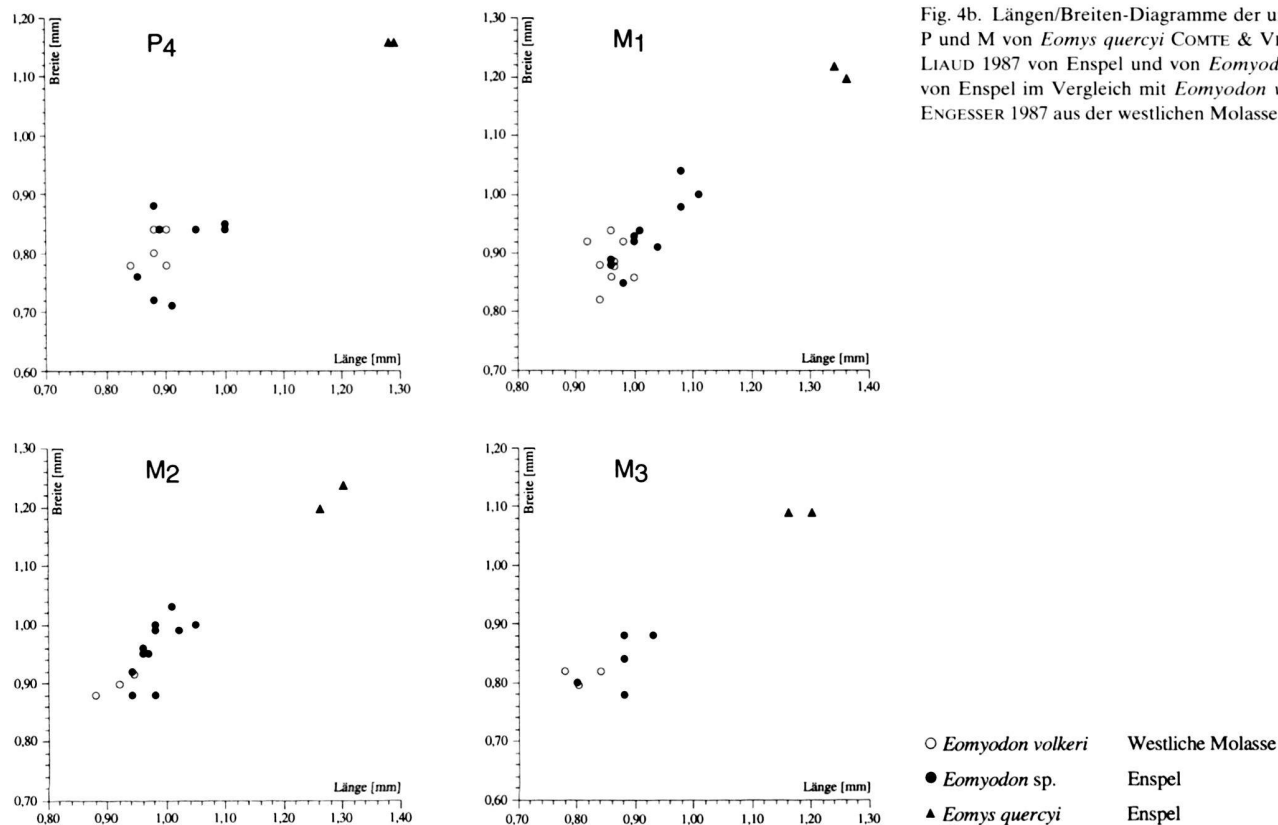
Enspel nicht selten, nachdem zwei Skelette von diesem Tier gefunden worden sind.

Bei den *Eomyodon*-Zähnen aus den Gewöllen fällt auf, dass sie in Morphologie und Grösse sehr uneinheitlich sind. In so wichtigen Merkmalen wie der Grösse der vierten Synklinale und der Länge des Mesolophids der unteren Backenzähne lässt sich eine erhebliche Variabilität beobachten. Auch weitere Merkmale wie die Ausbildung eines Anterolophids am P<sup>4</sup> bzw. eines Anterolophids am P<sub>4</sub> unterliegen grossen Schwankungen. Im Moment sieht es so aus, als ob wir es mit mindestens zwei Arten von *Eomyodon* zu tun hätten. Für eine abschliessende Klärung dieser Frage sind aber noch eingehende Untersuchungen nötig. Immerhin lässt sich schon jetzt mit einiger Sicherheit sagen, dass die Art *Eomyodon volkeri* Engesser 1987 in den Gewöllen von Enspel enthalten ist. Diese zeigt von allen bisher beschriebenen Arten der Gattung *Eomyodon* das ursprünglichste Zahnmuster (Engesser 1987). Im Material von Enspel finden sich zwei, jeweils von einem Individuum stammende Zahnreihen, die sich dieser Art zuordnen lassen (Fig. 3b). Auch mit ihren Dimensionen liegen diese Zähne gut im Grössenbereich von *Eomyodon volkeri* (Fig. 4a, 4b).

### 3. Die Altersbestimmung der Fundstelle mit den Eomyiden

Die Altersbestimmung der Fundstelle Enspel hängt zu einem grossen Teil von den Eomyiden ab. Eomyiden eignen sich besonders gut für Datierungen, weil sie in gewissen Zeitabschnitten sehr häufig waren und wir infolgedessen ihre Entwicklung recht gut kennen. Ausserdem verlief diese Entwicklung zu gewissen Zeiten sehr schnell und einzelne Formen waren recht kurzlebig – alles ideale Voraussetzungen für Altersbestimmungen. Eine recht präzise Einstufung erlaubt der Gleitflieger, der nach seiner Bezeichnung als *Eomys quercyi* bestimmt wurde. Diese Art ist bisher nur aus dem Oberoligozän, und zwar aus der Paläogen-Säugetierzone MP 28, bekannt. Es gilt natürlich auch in diesem Fall, was für jede biostratigraphische Einstufung gilt: Im Moment ist *E. quercyi* nur aus der Zone MP 28 bekannt (Comte & Vianey-Liaud 1989). Aber wie immer bei solchen biostratigraphischen Datierungen kann niemand garantieren, dass die Art nicht eines Tages auch in einer jüngeren oder älteren Zone gefunden wird.

Durch die *Eomyodon*-Reste in den Gewöllen findet diese Alterseinstufung eine Bestätigung. Die Gattung *Eomyodon*



tritt im Oberoligozän in der Zone MP 28 erstmals in Erscheinung und ist im Untermiozän in der Neogen-Säugetierzone MN 1 zum letzten Mal belegt. Wir können deshalb mit einiger Sicherheit sagen, dass die Fauna von Enspel nicht älter sein kann als MP 28. Wir haben gesehen, dass in dem sehr uneinheitlichen Zahnmaterial aus den Gewöllen zur Zeit zumindest eine Art – *Eomyodon volkeri* – mit einiger Sicherheit nachgewiesen werden kann. Diese Art ist zusammen mit *Eomyodon pusillus* (Fahlbusch 1969) die älteste der Gattung. Sie ist in der Zone MP 28 von zahlreichen Fundstellen belegt, kommt vereinzelt auch in MP 29 vor und wird in MP 30 durch *Eomyodon mayoi* Engesser 1990 abgelöst (Engesser 1990). Wir kommen also auch mit *Eomyodon volkeri* zu einer ähnlichen Altersbestimmung wie mit *Eomys quercyi*, wenn auch die stratigraphische Verbreitung ersterer Art zwei Säugerzonen umfasst. Somit lässt sich eine Einstufung von Enspel in die Säugetierzone MP 28 mit gutem Gewissen vertreten.

Diese Zone entspricht nach den Korrelationen mit der Paläomagnetischen Zeitskala einem absoluten Alter von 24,7 Millionen Jahren (Kempf et al. 1997). Diese Korrelation differiert mit früher publizierten, bei welchen das Alter von MP 28 mit 25,8 Millionen Jahren angegeben worden war. Die Änderung rührt daher, dass in jüngster Zeit in die «Global magnetic polarity time scale» (MPTS) neue Magnetozone eingeführt worden sind.

#### 4. Der vollständige Fund des Gleitfliegers

##### 4.1 Lage und Erhaltung

Nach dem Transfer auf eine Kunstharz-Trägerplatte befindet sich das Skelett in Rückenlage mit leichter Rotation um die Körperlängsachse nach rechts (Fig. 6). Alle Backenzähne wurden vor der Umbettung entnommen und separat verwahrt.

**Schädel:** Oberschädel in ventrolateraler Ansicht (Fig. 8). Basicranium durch Ramus ascendens des linken Unterkiefers teilweise überdeckt und von quer durch das Neurocranium verlaufender Spalte gestört. Die Herkunft einiger kleiner Knochenspäne im hinteren Bereich des linken Jochbogens ist ungewiss. Die beiden Prämaxillae und oberen Incisiven sind entlang ihrer Mittellinie in dorsoventraler Richtung etwas gegeneinander verschoben. Die Unterkiefersymphyse ist gelöst und die beiden Kiefer kommen auf ihrer Innen- bzw. Aussenseite zu liegen. Die Spitze des rechten Proc. angularis ist abgebrochen.

**Wirbelsäule:** Nach dem Transfer des Fossils auf eine Kunstharzplatte sind einige Wirbelgrenzen von Cervicalwirbeln, die 4 hinteren Lumbalwirbel, 3 Sacralwirbel und die 14 proximalen Caudalwirbel in Ventralansicht exponiert. Die Schwanzwirbelsäule ist zwischen dem 3. und 4. und dem 10. und 11. Wirbel etwas disloziert. Der distale Schwanzbereich hinter dem 14. Wirbel fehlt.

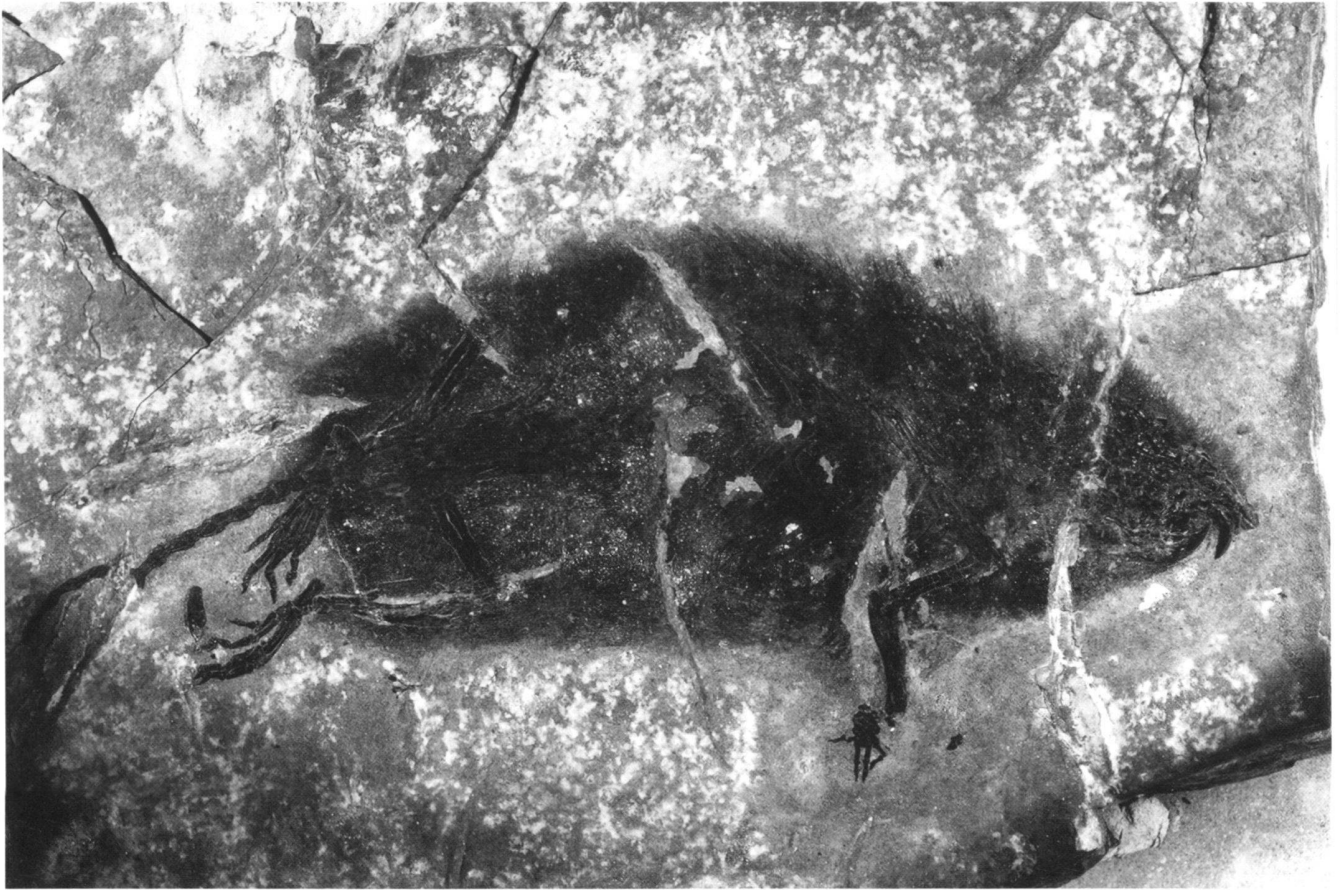


Fig. 5. Das Skelett von *Eomys quercyi* von Enspel mit erhaltenem Körperschatten und Haaren. Die Gleitmembran (Patagium) ist speziell am Vorderbein gut erkennbar, wie sie nach unten zum Handgelenk zieht.

**Thorax:** Die Rippen der linken Körperseite sind im ursprünglichen anatomischen Verband zu sehen (Fig. 6) und befinden sich in Artikulation mit dem Sternum. Das Sternum liegt in Ventralansicht vor. Ein schmaler Querriss durch das Fossil verläuft als Störungszone zwischen Manubrium und vorderster Sternebra. Die Sternalteile der Rippen sind erhalten, es ist aber derzeit nicht zu entscheiden, inwieweit sie rein knorplig oder teilweise verknöchert oder verkalkt waren.

**Schultergürtel und Vorderextremität:** Beide Claviculae befinden sich in situ und artikulieren mit dem Manubrium sterni und dem Acromion der Scapula. Von der rechten Scapula ragt der distale Abschnitt unter dem Vorderrand des Thorax vor. Die Innenfläche der linken Scapula ist distal gut abzugrenzen, danach tritt ein unregelmässiger Querbruch auf und der grössere proximale Bereich fehlt. Der rechte Arm ist seitlich abgespreizt, und Unter- und Oberarm bilden einen stumpfen Winkel. Der Humerus befindet sich in Artikulation mit Scapula und Ulna und Radius. Die rechte Hand ist entlang der proximalen Handwurzel vom Unterarm gelöst und leicht disloziert. Sie ist mit Ausnahme von zwei Handwurzelelementen weitge-

hend im natürlichen Verband, und die Fingerstrahlen II und IV sind mehr oder weniger seitwärts abgekrümmt. Der linke Arm ist neben den vorderen linken Rippen zusammengefallen, so dass Humerus, Ulna und Radius parallel eng nebeneinander zu liegen kommen. Der Humeruskopf befindet sich noch annähernd in der Gelenkpfanne der Scapula. Die linke Hand ist abgelöst und in Einzelteile verdriftet. Die Metacarpalia sind noch im Verband und liegen über den hinteren linken Rippenenden. Einzelne Phalangen der Finger finden sich zerstreut im Bereich der Sternalteile der rechten Rippen und ein kompletter Fingerstrahl liegt vor der rechten Iliumspitze. Hinter dem rechten Unterarm und im Bereich des Olecranon der Ulna, das selber nicht abzugrenzen ist, führt ein Querriss durch das Fossil. Ein dünnes stabförmiges Gebilde in dieser Störungszone könnte als Calcar interpretiert werden, der ursprünglich vom Olecranon nach lateral gerichtet war und mit dieser Störung nach medial versetzt wurde. Dieser vermutliche Calcar dürfte, zumindest grossenteils, knorplig gewesen sein. An seinem distalen Ende liegen schräg zu ihm einige längliche Knochenspäne, die vom Humerus stammen.



Fig. 6. Das Skelett von *Eomys quercyi* von Espel, nach der Umbettung von der Bauchseite her auch freipräpariert, mit Natriumchlorid bedampft. Wohl wegen der Gleitmembran ist das Tier nicht in Seitenlage, sondern in Bauchlage eingesedimentiert worden.

**Becken und Hinterextremität:** Das Becken liegt in Ventralansicht vor (Fig. 6). Beide Hüftbeine befinden sich in Artikulation mit dem Sacrum und stehen über die Beckensymphyse miteinander in Verbindung. Vom linken Becken ist das Foramen obturatum und vom rechten das Tuber ischiadicum zu sehen. Beide Femora gelenken mit dem Acetabulum und sind nach den Seiten hin abgespreizt. Die auf der rechten Körperseite ausgestreckte Extremität befindet sich, von leichten Verkippungen abgesehen, im natürlichen Verband. Am linken Hinterbein sind Kniegelenk und oberes Sprunggelenk gelöst, und Ober- und Unterschenkel sind etwas stärker, Fuss und Unterschenkel nur gering disloziert. Der linke Unterschenkel ist zur Körpermitte und der Fuss etwas zur linken Körperseite hin eingeschlagen.

#### 4.2 Skelettbeschreibung (Fig. 6)

Das postcraniale Skelett entspricht in den meisten morphologischen Merkmalen einem generalisierten Bauplan, der bei Nagern überhaupt nur wenig variiert wird. Ein auffälliges apo-

morphes Merkmal tritt im Bau der Endphalangen der Hinterfüsse auf, jedoch können wir derzeit nichts darüber aussagen, ob hier eine Autapomorphie der Eomyiden, von *Eomys* oder nur der Art *Eomys quercyi* vorliegt.

**Schädel:** Der Schädel ist sciuiromorph und der Unterkiefer sciurognath. Das rundliche, recht kleine Foramen infraorbitale liegt weit ventral an der Rostrumseite und die schräggestellte Zygoma-Platte ist breit. Der recht kräftige, schaufelförmige Processus angularis des Unterkiefers erstreckt sich in der Ebene des horizontalen Astes nach ventrocaudal.

Die Nasalia sind vorne ziemlich breit und überragen die Prämaxillae leicht nach oral. Die Foramina incisiva sind gut entwickelt; sie liegen mehr im vorderen Bereich des Rostrums und machen gut die Hälfte der Diastemalänge aus. Ein knöcherner Fortsatz oder eine Beule unterhalb des Foramen infraorbitale für den Ursprung der Pars superficialis des Masseter ist nicht abzugrenzen. Der Jochbogen ist kräftig und weist einen caudoventral gerichteten Fortsatz (wohl des Jugale) in Höhe der Fossa glenoidea auf. Die Bullae sind nicht klar abzugrenzen, dürften aber nicht sehr gross sein.





Fig. 7. Die vorzüglich erhaltenen Hinterfüsse von *Eomys quercyi*. Die Endphalangen der II. Zehe (Pfeile) sind ungewöhnlich gross und stumpf. Ihre Funktion ist nicht geklärt.

Der Unterkiefer ist schlank. Das Foramen mentale liegt nahe der Dorsalkante des Diastemas und etwas hinter dessen Mitte. Die Masseter-Muskelmarken auf der Lateralseite des horizontalen Astes reichen ungefähr bis in Höhe des ersten Molaren nach vorn. Der Processus coronoideus ist klein und leicht hakenförmig nach hinten gebogen. Der Processus articularis ist kräftig und lang und überragt die Kauflächenebene weit. Sein Hinterrand weist eine konvexe Ausbuchtung auf, und seine Lateralseite wird von einem schräg ventrorostrad ziehenden Sulcus überquert.

**Wirbelsäule:** Nur die Wirbelsäule des hinteren Körperbereichs lässt Details erkennen. Die 4 erhaltenen Lumbalwirbel sind relativ gross und besitzen cranial gerichtete lange, flügelartige Transversalfortsätze. Die Länge der Wirbelkörper nimmt nach caudal etwas ab. Das Sacrum setzt sich aus 3 Wirbeln zusammen, von denen nur der craniale die Verbindung mit dem Ilium herstellt und die beiden nachfolgenden als Pseudosacralwirbel angeschmolzen sind. Die proximalen Caudalwirbel weisen sich zwar über die gesamte Länge der Wirbelkörper erstreckende, aber niedrige Transversalfortsätze

auf. Entsprechend der Rippenzahl beträgt die Anzahl der Thorakalwirbel 12.

**Thorax:** Es sind 12 Rippenpaare vorhanden. Die erste Rippe ist kurz und breit. Sie setzt mit ihrem kräftigen sternalen Teil am Caudalrand des verbreiterten vorderen Manubrium-Abschnitts an. Die zweite Rippe ist deutlich kürzer als die dritte und inseriert an der Grenze von Manubrium sterni und erster Sternebra. Die 3.–5. Rippen inserieren in Höhe der intersternalen Fugen, und die 6.–7. Rippen setzen mit ihren Sternalteilen zwischen letzter Sternebra und dem Processus xiphoides an. Die letzten 5 Rippen erreichen das Sternum nicht.

Das Sternum ist gut entwickelt und besteht aus dem Manubrium, 4 Sternebrae und dem Processus xiphoides. Das Manubrium unterteilt sich in einen verbreiterten blattförmigen Vorderabschnitt und einen stielförmigen Caudalteil. Der Vorderabschnitt weist eine mediane Einziehung zwischen den ausgedehnten Flügeln auf, an denen die Claviculae ansetzen. Der verbreiterte und der vordere Bereich des stielförmigen Manubrium-Abschnitts tragen auf der Ventralseite einen flachen



Fig. 8. Der Schädel von *Eomys quercyi* nach der Umbettung. Gut erkennbar: die beiden Mandibeläste und die oberen Schneidezähne. Die Backenzähne sind bereits entfernt.

Alle Fotos: S. Tränkner, Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt

medianen Längskamm. Die 4. Sternebra ist kürzer als die 3 rostralen Segmente. Der Processus xiphoides ist lang und stabförmig und verjüngt sich im Mittelteil etwas.

**Schultergürtel und Vorderextremität:** Die Claviculae sind stabförmig und ihr acromiales Ende ist etwas gekrümmt. Die linke Scapula lässt einen kräftigen schnabelförmigen Proc. coracoideus erkennen, der das Acromion nach ventral etwas überragt. Die Schultergelenkgrube ist flach. Der Humerus ist gerade. Der rechte Humerus zeigt eine kräftige, hakenförmig vorspringende Crista deltoidea, die gut 1/3 der Schaftlänge einnimmt. Der linke Humerus weist eine nach proximal recht ausgedehnte Supinatorcrista auf. Ulna und Radius sind frei und im mittleren Schaftbereich annähernd gleich stark. An der linken Ulna ist ein ausgedehntes, am Ende relativ breites Olecranon zu sehen. Die Handwurzel ist schwer zu interpretieren, lediglich ein größeres Element in der proximalen Reihe könnte als Scapholunatum gedeutet werden. Die Metacarpalia und Fingerstrahlen II–V weisen keine großen Längenunterschiede auf. Der Daumen ist reduziert. Seine Endphalange ist nicht erhalten, nach ihrem vermutlichen Abdruck zu urteilen war der Daumen aber nicht viel länger als ein mittleres Metacarpale. Ein Präpollex war offensichtlich vorhanden. Die Endphalangen sind gestreckt und spitz. Der vermutliche Calcar der rechten Körperseite ist dünn und gertenförmig. Auf der linken Seite ist diese Struktur nicht eindeutig nachzuweisen. Am Caudalrand der proximalen Ulna liegt zwar ein stabförmiges Gebilde, dessen Verlauf aber wegen der parallel eingefalteten Langknochen nur ein kurzes Stück zu verfolgen ist. Ein weiterer Hinweis auf einen Calcar könnte darin liegen, dass sich an die Epiphyse des Olecranon eine Struktur anschliesst, die über den Hinterrand der Ulna weiterführt und sich rasch nach distal

krümmt. Das Gebilde besitzt etwa die gleiche Stärke wie die Epiphyse, ist aber nur ein kurzes Stück und sehr mässig erhalten.

**Becken und Hinterextremität:** Das Ilium ist längsgestreckt und schlank, und sein cranialer Abschnitt ist leicht lateral gebogen. Das Foramen obturatum, aber auch der Caudalwinkel des Ischium sind ausgedehnt, und die Beckensymphyse ist relativ lang. Das kräftige Tuber ischiadicum springt als eine verstärkte Kante vom Dorsalrand des Ischium etwas vor. Die Femora sind kräftige, gerade Knochen. Wegen der Überdeckung durch andere Skelettelemente sind proximal keine morphologischen Details abzugrenzen, mit Ausnahme des kleinen Trochanter minor unterhalb des Collum. Ein Trochanter tertius deutet sich als unauffällige, sanfte Vorwölbung am Schaft an. Die beiden robusten Condylen am distalen Gelenkende scheinen etwa gleich lang zu sein. Tibia und Fibula sind distal über gut 1/3 der Tibialänge miteinander verschmolzen. Die Tibia ist kräftig. Proximal besitzt sie einen kräftigen Knochenkamm, der von ihrem Vorderrand lateral vorspringt und sich fast über die Hälfte ihrer Gesamtlänge erstreckt. Die Fibula ist etwas von der Tibia abgespreizt. Sie beteiligt sich nicht am Kniegelenk. Beide Hinterfüsse liegen in vorzüglicher und vollständiger Erhaltung vor; der rechte ist in dorsomedialer, der linke in dorsaler Ansicht zu sehen (Fig. 7). Die Zehenstrahlen III und IV sind am längsten und unter sich gleich lang. Etwas kürzer ist Digitus II und daran anschließend Digitus V. Die erste Zehe ist in Länge und vor allem der Stärke ihrer Glieder reduziert und reicht etwa bis zur Mitte von Phalanx 1 des Digitus II nach distal. An beiden Füßen sind Trochlea und Caput des Astragalus sowie das kräftige Tuber calcanei zu sehen. Am rechten Fuss ist das gut entwickelte Sustentaculum tali zu

Tab. 1. Längenmasse des Skeletts (in mm) von *Eomys quercyi* COMTE & VIANEY-LIAUD 1987 aus Enspel.

<i>Schädel</i>	
Condylbasal-Länge	26.7
Occipitonasal-Länge	27.5
Foramen incisivum-Länge	3.8
Condylar-Länge des Unterkiefers	15.5
<i>Wirbelsäule</i>	
4 hintere Lumbalwirbel	4.4; 4.2; 3.8; 3.2
1. und 2. Sacralwirbel	2.8; 3.6
1., 5., 9. und 12. Caudalwirbels	3.0; 4.0; 4.0; 4.0
<i>Sternum</i>	
Manubrium	7.5
Mesosternum	10.0
Xiphisternum	6.7
<i>Schultergürtel</i>	
Clavicula	5.8
<i>Vorderextremität</i>	
Humerus	14.5
Ulna	15.8
Radius	13.7
Metacarpale IV	2.5
Fingerstrahl IV	4.0
<i>Becken</i>	
Länge entlang Dorsalrand	22.5
Ilium ab Vorderrand Acetabulum	11.2
Foramen obturatum	6.7
Symphyse	3.5
<i>Hinterextremität</i>	
Femur bis Caput	18.4
Tibia	19.0
Verwachsungszone Tibia-Fibula	6.9
Fuss	20.0
Calcaneus	4.6
Astragalus	2.7
Metatarsalia 1-5	3.2, 5.5, 7.3, 7.7, 6.0
Phalanx 1 der Digits I-V	2.1, 2.7, 3.5, 3.4, 2.6
Phalanx 2 der Digits I-V	1.3, 2.0, 2.3, 2.3, 1.6
Phalanx 3 der Digits I-V	—, 2.1, 1.9, 1.9, 1.4

erkennen. Das Naviculare ist in Dorsalansicht kurz und breit und Cuneiforme 3, Cuboid und das kleine Cuneiforme 2 sind rechteckig. Das Cuneiforme 3 ist längsgestreckt mit leicht konkaver Innenkontur. Am Innenrand des Caput tali beider Hinterfüsse findet sich ein kleiner rundlicher Knochen, der als Tibiale gedeutet wird, und am rechten Hinterfuss liegt neben dem Tibiale zur Fussinnenseite ein länglicher, leicht gekrümmter Knochen, der sicherlich das Prätersale darstellt. Die Metatarsalia sind gestreckte und mit Ausnahme des Metatarsale 1 kräftige Knochen. Die Phalangenlänge der Digits I und III-V nimmt von proximal nach distal ab.

Einen sehr bemerkenswerten, ungewöhnlichen Befund liefern die Endphalangen der Füße. Sie sind an den I. und III.-V. Zehen relativ klein, spitz und plantar gekrümmt. Dementsprechend müssen sie spitze, gekrümmte Hornscheiden getragen haben. Im Unterschied dazu sind die Endphalangen der

II. Zehen beider Füße relativ gross (etwas länger als die Mittelphalangen), plump und stumpf. Sie sind in Seitenansicht hoch, ihr Apex ist gerundet und ihre plantare Kontur ist annähernd gerade (Fig. 7). Derartige Endphalangen haben sicherlich keine Krallen, sondern eher eine hufartige Hornbedeckung getragen.

### 4.3 Habitus

Das äussere Erscheinungsbild war, sehen wir vom Besitz von Flughäuten und einer vermutlich recht langen Schwanzbehaarung ab, mäuseartig. Die Körperbehaarung war lang und wollig.

*Kopf:* Auffällig ist die recht lange und dichte Behaarung entlang des Dorsalprofils des Schädels, die sich bis in die Nähe der Nasalia-Spitzen erstreckt. Das relativ grosse äussere Ohr ist gut abgegrenzt.

*Rumpf:* Die Weichkörperkontur der linken, leicht nach rechts rotierten Körperseite lässt ein dichtes und langhaariges, wolliges Fell erkennen. Auf der rechten Körperseite zeichnet sich hingegen klar eine spärlich behaarte Membran ab, die mit scharf begrenzter Kontur vom Handgelenk zum Hals verläuft und dort auf den Rumpf mit seiner wolligen Behaarung trifft. Vom Handgelenk nach caudal setzt sich die Membran, ebenfalls mit scharfgeschnittener Kontur, zur Fusswurzel fort, und von dort aus, mit einem randlichen Haarsaum versehen, zum proximalen Schwanzbereich. Ihr Aussenrand verläuft zwischen den Extremitäten parallel zur Körperlängsachse und springt zur Handwurzel etwas weiter nach lateral vor (Fig. 5). Die Kontur ist hinter dem distalen Ende des Unterarms etwas gestört, verursacht vielleicht durch den Ausriss und die Versetzung des Calcar. Diese Membran wird als ein Patagium und *Eomys quercyi* dementsprechend als ein Gleitflieger interpretiert (vgl. Storch, Engesser & Wuttke 1996). Die Deutung eines stabförmigen Gebildes als Stütze für das Patagium bezieht sich auf seine Grössenverhältnisse und den wahrscheinlich knorpeligen Aufbau sowie die Tatsache, dass sich diese Struktur in dem weitgehend vollständig überlieferten Skelett nirgendwo sonst unterbringen liesse. Diese Strebe wäre ursprünglich zwischen Olecranon und Patagiumrand hinter der Hand eingespannt gewesen.

*Hinterfüsse:* Ungewöhnlich sind die Zehen, deren erste und 3.-5. Endphalangen spitze, gekrümmte Krallen trugen, die durchaus zum Klettern geeignet waren. Davon weicht allerdings das Endglied der zweiten Zehe beträchtlich ab. Es ist plump und stumpf und dürfte eine hufähnliche Hornscheide getragen haben. Die biologische Rolle dieser auffälligen Sonderanpassung ist uns derzeit nicht bekannt.

*Schwanz:* Es lässt sich kein Weichkörperumriss um die Schwanzwirbelsäule nachweisen, und möglicherweise war die Schwanzhaut vor der Einbettung des Tieres abgerissen (was bei vielen Nagern relativ leicht zu bewerkstelligen ist). Der letzte erhaltene Schwanzwirbel ist fragmentarisch und das Schwanzende fehlt, so dass die ursprüngliche Schwanzlänge unbekannt ist. Befremdlich für einen Gleitflieger erscheint die



geringe Ausstattung der proximalen Caudalwirbel mit Apophysen. Bei dem gleitfliegenden Gliriden *Glirulus* aff. *lissiensis* aus dem Miozän der Ardèche liegen allerdings vergleichbare Verhältnisse der Wirbel vor, obwohl dort die für einen Steuerschwanz typische dicht-zweizeilige und dorsoventral abgeflachte Schwanzbehaarung überliefert ist (vgl. Mein & Romaggi 1991, pl. 1).

## 5. Diskussion

Es gibt zwar kaum einen Zweifel, dass *Eomys quercyi* ein Gleitflieger war, dies bedeutet jedoch keineswegs, dass alle Eomyiden diese spezielle Anpassung hatten. Es ist sogar unwahrscheinlich, dass alle Arten der Gattung *Eomys* gleiten konnten. *Eomys* ist an manchen Fundstellen viel zu häufig und oft durch mehrere Arten vertreten (z.B. sechs in der Fauna von Ebnat-Kappel in der Schweiz; Engesser 1990), so dass es kaum vorstellbar ist, dass alle Gleitflieger waren. Im Gegensatz zu den lophodonten Zahnmustern bei Eomyiden ist das bunodonte von *Eomys* sehr konservativ und hat eine unglaublich lange stratigraphische Verbreitung: vom Eozän bis ins Pliozän. Deshalb muss man wohl davon ausgehen, dass diese bunodonten Eomyiden verschiedene ökologische Nischen belegten, wobei sie stets ihren generalisierten Zahnbau beibehielten. Einen vergleichbaren Fall finden wir in der Familie der Gliriden, die im oberen Miozän ebenfalls einen Gleitflieger hervorgebracht hat (Mein & Romaggi 1991). Diese Schlafmaus wurde in die Gattung *Glirulus* gestellt. Auch in diesem Fall wissen wir nicht, ob alle fossilen Vertreter dieser Gattung, die ebenfalls ein sehr konservatives Gebiss besitzt, welches über einen Zeitraum von 10 Millionen Jahren kaum Veränderungen zeigt, Gleitflieger waren. Vom rezenten *Glirulus japonicus*, der japanischen Schlafmaus, zumindest ist bekannt, dass er diese Anpassung nicht hat.

*Eomys quercyi* von Enspel ist der älteste Fossilnachweis eines Gleitfliegers bei Nagern. Heutige Flughörnchen (Petauristinae) sind Gleiter und Gebissreste von Petauristinen mit ihrem typischen krenelierten Schmelz sind aus dem Oligozän schon lange vor der Säugetierzone MP 28, in die Enspel gestellt wird, bekannt. Von keinem dieser frühen Flughörnchen aus Europa oder Nordamerika liegen jedoch postcraniale Skelette oder gar Weichkörperschatten vor, sodass keineswegs bekannt ist, ob sie bereits die für die rezenten Arten bezeichnenden Spezialisierungen von Integument und Skelett entwickelt hatten (vgl. Korth 1994).

Nach unserem Verständnis stellt der Enspeler Eomyide den ältesten Fossilbeleg eines Gleitfliegers unter Säugern überhaupt dar. Zwar war vermutet worden (Beard 1990), dass die Paromomyiden aus dem nordamerikanischen und europäischen Paläozän und Eozän die ersten gleitfliegenden Säuger waren. Paromomyiden werden meist in verwandtschaftliche Beziehungen zu Primaten gesetzt, von Beard (1990) allerdings in die Ordnung Dermoptera einbezogen, deren einziger rezentere Vertreter der hochspezialisierte Riesengleiter (*Cynocephalus*) aus Südostasien ist. Als entscheidende Synapomorphie von Paromomyiden und Dermopteren und Beweis für den Besitz eines Patagiums wurden die relativen Längen der Mittel- und Endphalangen der Hand gewertet. Die Bestimmung und Zusammengehörigkeit der isoliert gefundenen Paromomyiden-Phalangen erscheint jedoch sehr fraglich (Krause 1991), und auch biomechanische Skelettanalysen konnten Gleitanpassungen bei Paromomyiden nicht bestätigen (Runestad & Ruff 1995).

## LITERATUR

- BEARD, K.C. 1990: Gliding behaviour and palaeoecology of the alleged primate family Paromomyidae (Mammalia, Dermoptera). – *Nature* 345, 340–341.
- COMTE B. & VIANEY-LIAUD, M. 1987: Nouveaux Eomyidae du Paléogène d'Europe occidentale. – *C.R. Acad. Sc. Paris* 304, série II, No 15: 951–954.
- 1989: Eomyidae (Rodentia) de l'Oligocène d'Europe occidentale. – *Palaeontographica*, Abt. A 209/1–4, 33–91.
- ENGESSER, B. 1987: New Eomyidae, Dipodidae, and Cricetidae (Rodentia, Mammalia) of the Lower Freshwater Molasse of Switzerland and Savoy. – *Eclogae geol. Helv.*, 80/3, 943–994.
- 1990: Die Eomyiden (Rodentia, Mammalia) der Molasse der Schweiz und Savoyens. – *Schweiz. Paläont. Abh.* 112, 1–144.
- KEMPE, O., BOLLIGER, TH., KÄLIN, D., ENGESSER, B. & MATTER, A. 1997: New magnetostratigraphic calibration of Early to Middle Miocene mammal biozones of the North Alpine foreland basin. – In: AGUILAR, J.-P., LEGENDRE, S. & MICHAUX, J. (eds.): *Actes du Congrès Biochro M'97* Mém. et Trav. De l'E.P.H.E., Inst. de Montpellier 21, 547–561.
- KORTH, W.W. 1994: The Tertiary record of rodents in North America. – *Topics in Geobiology* 12, 1–319 (Plenum Press, New York).
- KRAUSE, D.W. 1991: Were paromomyids gliders. Maybe, maybe not. – *J. Hum. Evol.* 21, 177–188.
- MEIN, P. & ROMAGGI, J.-P. 1991: Un gliridé (Mammalia, Rodentia) planeur dans le Miocène supérieur de l'Ardèche. – *Géobios* 13, 45–50.
- RUNESTAD, J.A. & RUFF, C.B. 1995: Structural adaptations for gliding in mammals with implications for locomotor behaviour in paromomyids. – *Amer. J. phys. Anthropol.* 89, 101–119.
- STORCH, G., ENGESSER, B. & WUTTKE, M. 1996: Oldest fossil record of gliding in rodents. – *Nature* 379, 439–441.

Manuskript eingegangen 6. Mai 1999

Revision angenommen 14. August 1999

