

**Zeitschrift:** Eclogae Geologicae Helvetiae  
**Herausgeber:** Schweizerische Geologische Gesellschaft  
**Band:** 86 (1993)  
**Heft:** 3

**Artikel:** Zur Systematik der Columbomyinae Thaler, 1966 (Mammalia : Rodentia, Theridomyidae)  
**Autor:** Mödden, Clemens  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-167272>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. 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. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

### **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. [Voir Informations légales.](#)

### **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. [See Legal notice.](#)

**Download PDF:** 01.04.2025

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

# Zur Systematik der Columbomyinae THALER, 1966 (Mammalia: Rodentia, Theridomyidae)

Von CLEMENS MÖDDEN<sup>1)</sup>

## ZUSAMMENFASSUNG

Es wird ein Überblick über die Gattungen und Arten der Columbomyinae THALER, 1966 gegeben und es wird eine neue Art beschrieben (*Sciurcomys rigali* n.sp.). Die Arten der Gattung *Sciurcomys* werden diagnostisch gegeneinander abgegrenzt und die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Columbomyinae werden diskutiert.

## ABSTRACT

A review of the genera and species of the Columbomyinae THALER, 1966 is followed by the description of a new species, *Sciurcomys rigali* n.sp. All species are assigned to the genus *Sciurcomys* and are differentiated diagnostically and the phylogenetic relationships within the Columbomyinae are discussed.

## 1. Einleitung und Zielsetzung

In der Unterfamilie Columbomyinae THALER, 1966 werden die Gattungen *Sciurcomys* SCHLOSSER, 1884, *Pseudosciurcomys* STEHLIN & SCHAUB, 1951 und *Columbomys* THALER, 1962 zusammengefasst. Bezüglich der Arten der Columbomyinae, die zur rein paleogenen Familie der Theridomyidae gehören, hat es in den letzten einhundert Jahren einen kontinuierlichen Wissenszuwachs gegeben.

Die Gattung *Sciurcomys* wurde ursprünglich nur mit der Art *Sciurcomys cayluxi* aufgestellt, wobei ausschliesslich Unterkieferzahnreihen aus alten, nicht nach Lokalitäten getrennten Spaltenfüllungen des Quercy (Frankreich) die Materialbasis bildeten. Von Schlosser (1884) wird diese Gattung phylogenetisch noch in die Nähe der Sciuriden gestellt – daher der Gattungsname –, aber auch eine Verwandtschaft mit den Theridomorphen wird von diesem Autor für möglich gehalten.

Stehlin & Schaub (1951) ordnen die Gattung *Sciurcomys* endgültig den Theridomyidae zu. Diese beiden Autoren stellen dabei – ebenso wie Schlosser – nur Unterkieferbezahnungen zu dieser Gattung und dokumentieren dabei erstmals auch eine untere Zahnreihe mit Milchzahn. Das von diesen beiden Autoren aufgestellte Genus *Pseudosciurcomys* – mit der einzigen Art *Pseudosciurcomys quercyi* – wird nicht ausdrücklich in die Verwandtschaft zu *Sciurcomys* gestellt, jedoch werden die Merkmale ausschliesslich durch Vergleich mit *Sciurcomys* herausgearbeitet.

Thaler (1966) dokumentiert erstmals Oberkieferzähne von *Sciurcomys cayluxi*. Darüber hinaus stellt er auf der Basis der Gattung *Columbomys* THALER, 1962 – mit der

---

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

einigen Art *Columbomys lavocati* – die Unterfamilie Columbomyinae THALER, 1966 auf, in die er auch die Gattung *Sciurormys* stellt. Die Gattung *Sciurormys* wird von ihm in die Untergattungen *Sciurormys* und *Pseudosciurormys* untergliedert (Thaler 1966, S. 51, Tab. 3). Die Existenz einer phylogenetischen Linie von *Sciurormys* über *Pseudosciurormys* zu *Columbomys* wird von Thaler für möglich gehalten.

In Vianey-Liaud (1969) wird von *Sciurormys cayluxi* aus Mas de Got (MP 22) ein oberer Milchzahn, eine komplette obere Zahnreihe, eine komplette untere Zahnreihe und eine teilweise komplette untere Zahnreihe mit Milchzahn abgebildet. Innerhalb der Columbomyinae wird hier bezüglich einer Art erstmals ein vollständiges Bild der Bezahlung gegeben.

In Vianey-Liaud (1979) wird der Lectotypus von *Sciurormys cayluxi* festgelegt und anschaulich dokumentiert. Ausserdem werden Merkmale des Schädels und des Unterkiefers von *Sciurormys cayluxi* aus Mas de Got beschrieben und abgebildet. Darüber hinaus wird auf die von Stehlin & Schaub (1951) als *Pseudosciurormys quercyi* aufgestellte Art eingegangen. Diese Art wird von ihr, wie von Thaler (1966), zu *Sciurormys* gestellt, aber *Pseudosciurormys* wird vollständig mit *Sciurormys* synonym gesetzt. Auch von *Columbomys lavocati* werden in Vianey-Liaud (1979) Einzelzähne abgebildet.

Lacomba & Morales (1987, Lamina 1, Fig. 13 & 14) bilden zwei Oberkieferzähne ab, die sie zur Gattung *Sciurormys* stellen. Diese Zuordnung kann aufgrund der Zeichnungen nicht nachvollzogen werden und insbesondere der als P<sup>4</sup> bezeichnete Zahn (Fig. 13) kann sicherlich nicht dieser Gattung zugeordnet werden.

In Hugueney et al. (1987) werden ein unterer und ein oberer M 1–2 aus Vivel del Rio dokumentiert, die *Columbomys lavocati* zugeordnet werden. In Hugueney et al. (1992) schliesslich werden zwei neue Arten der Gattung *Columbomys* bekanntgemacht, von denen eine – *Columbomys agustii* – auf dem in Hugueney et al. (1987) erwähnten Material aus Vivel del Rio basiert. Die andere Art *Columbomys cuencaae* stammt aus der spanischen Fundstelle Alcorisa, die dem stratigraphischen Niveau von MP 26 zugeordnet wird.

Vorrangiges Ziel der vorliegenden Arbeit ist die Darstellung und Beschreibung der teilweise hervorragend erhaltenen *Sciurormys*-Fragmente aus der Fundstelle Belgarite IVa. Diese Stücke gehören zu einer neuen *Sciurormys*-Art, zu der auch das aus Belgaric 1 und Rigal-Jouet stammende Material gehört, das in Vianey-Liaud (1979) zu *Sciurormys quercyi* gestellt wird.

## 2. Material, Terminologie und Methode

Bei der Bearbeitung stand das Material aus der Sammlung des Naturhistorischen Museums Basel zur Verfügung, in dem die Originale (einschliesslich des Lectotypus von *Sciurormys quercyi*) zu Stehlin & Schaub (1951) aufbewahrt werden. Auch der Typus von *Columbomys lavocati* stand zur Verfügung. Darüber hinaus wurde mir unsortiertes Material aus der Spaltenfüllung Belgarite IVa (Quercy, Frankreich) zur Verfügung gestellt, das im Institut für Geowissenschaften der Universität Utrecht (Niederlande) aufbewahrt wird. Beim Ordnen dieses Materials stellte sich heraus, dass eine erhebliche Menge der Zähne der Gattung *Sciurormys* zuzuordnen war. Die Fundstelle Belgarite IVa entspricht stratigraphisch dem Niveau MP 25 mit der Referenzlokalität Garouillas und ist nach Mödden (1993) zumindest gleich alt, wenn nicht sogar identisch mit der Fundstelle

Belgarric 1, aus der Material an der Universität Montpellier (USTL) aufbewahrt wird. Ausserdem konnte das von Vianey-Liaud (1979) und Huguenev et al. (1987) bearbeitete Material eingesehen werden.

Die Terminologie bezüglich der Benennung der einzelnen Synklinalen und Synklinide richtet sich nach der für Ober- und Unterkieferzähne von Theridomyiden üblichen Vorgehensweise (z. B. Vianey-Liaud 1979, Abb. 4). Es sei jedoch angemerkt, dass mit den hier verwendeten Synklinidbezeichnungen (Synklinid II, III and IV) keine Homologierbarkeit mit den entsprechenden Synkliniden bei anderen Theridomyiden behauptet werden soll, sondern sie stellen lediglich eine Beschreibungshilfe für die relative Lage der einzelnen Synklinide zueinander da. Dabei wird hier das distalste Synklinid jeweils als Synklinid IV definiert und das grosse mesial davor gelegene Synklinid, dass die Gattung *Sciurormys* charakterisiert, wird als Verschmelzungsprodukt der Synklinide II und III gewertet.

Die Aussage, dass Zement in Schmelzeinfaltungen eingelagert ist, herausgestellt als ein Merkmal für die Differenzierung der *Sciurormys*-Arten, bleibt mit erheblichen Unsicherheiten behaftet, wenn es um so geringe Mengen wie hier geht.

Messungen von Länge, Breite und Höhe wurden mit Hilfe eines Binokulares mit Messokular (Wild M 5) durchgeführt (Messgenauigkeit  $\pm 0,1$  mm). Die Messtrecke für Länge ergibt sich aus dem Abstand der Parallelen durch den occlusal mesialsten bzw. occlusal distalsten Punkt, wobei die Parallelen senkrecht auf der Zahnreihenlängsachse stehen. Die Breite ergibt sich aus dem Abstand der Parallelen durch den occlusal lingualsten bzw. occlusal buccalsten Punkt, die dabei parallel zur Zahnreihenlängsachse verlaufen. Dabei ist zu beachten, dass sich vor allem die Breite der semihypsodonten Oberkieferzähne im Verlauf der Abkauung erhöht. Die Ursache dafür ist ein Rotationsprozess der Zähne im Verlauf der Abkauung, wie er in Mödden (1992) für die ebenfalls zu den Theridomyidae gehörende Art *Protechimys gracilis* beschrieben ist. Die Messtrecken für Kronenhöhe ergeben sich aus Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud (1987, Fig. 1 d–e) und die Messpunkte für Sinus- bzw. Sinusidhöhe ergeben sich aus Mayo (1987, Fig. 4 b).

#### Abkürzungen

- BSP: Bayerische Staatssammlung für historische Geologie und Paläontologie, München.  
 IvAU: Instituut voor Aardwetenschappen, Utrecht (Niederlande).  
 MP-Zonen: Unterteilung des Paleogen auf der Basis fossiler Säugetiere (Mammal Paleogene)  
 NMB: Naturhistorisches Museum, Basel  
 SLPM: Sammlung des Laboratoire de Paléontologie (Universite des Sciences et Techniques du Languedoc), Montpellier (Frankreich).

### 3. Taxonomie

- Familie Theridomyidae ALSTON, 1876  
 Unterfamilie Columbomyinae THALER, 1966  
 Gattung *Sciurormys* SCHLOSSER, 1884

Typusart. *Sciurormys cayluxi* SCHLOSSER, 1884; die übrigen eingeschlossenen Arten sind: *Sciurormys quercyi* (STHEHLIN & SCHAUB, 1951) und *Sciurormys rigali* n. sp.

*Gattungsdiagnose.* – In der Oberkieferbezahnung mit theridomorphem Grundmuster (Synklinale I, II, III und IV) und ausgeprägter Semihypsodontie. Die Synklinale I schneidet an D<sup>4</sup> und P<sup>4</sup> tiefreichend in den Zahn ein und behält auf diese Weise bis in späte Abkautstadien hinein unmittelbare, nur durch einen schmalen Dentinstreifen getrennte Nachbarschaft zum Sinus. Im Unterkiefer sind die Molaren durch das Verschmelzen der Synklinide II und III und das Vorhandensein eines Antesisinusid gekennzeichnet. Innerhalb der Gattung ist eine Tendenz zur Hochkronigkeit feststellbar. Die Milchzähne sind stets erheblich kleiner als die entsprechenden Prämolaren. Die unteren Zähne sind zweiwurzelig.

*Differentialdiagnose.* – Die obere Dauerbezahnung bei den *Columbomys*-Arten zeigt im Gegensatz zu den *Sciurromys*-Arten tief eingeschnittene, röhrenförmige, bis zur Zahnbasis reichende Synklinale. Die Synklinale II bei den *Columbomys*-Arten verliert schon sehr früh ihre Verbindung zum buccalen Rand, wobei diese Schmelzröhre in Breite und Umfang stets erheblich kleiner bleibt als die Synklinale I und III. An den unteren Prämolaren der *Columbomys*-Arten entsteht ein von disto-buccal kommender Grat, der die Differenzierung von Synklinid II und III ermöglicht. An den unteren Molaren der *Columbomys*-Arten wird das Synklinid IV im Gegensatz zu *Sciurromys*-Arten nicht zu einer röhrenförmigen und nicht mehr mit dem lingualen Rand in Verbindung stehenden Struktur reduziert. Ausserdem wird an den unteren Molaren der *Columbomys*-Arten im Gegensatz zu den *Sciurromys*-Arten teilweise ein röhrenförmiges Synklinid I ausgebildet.

*Sciurromys cayluxi* SCHLOSSER, 1884

*Sciurromys cayluxi* SCHLOSSER, 1884

*Lectotypus.* – Linkes Mandibelbruchstück mit P<sub>4</sub>–M<sub>3</sub> (BSP: 1879 XV 173)

*Typlokalität.* – unbekannt (Quercy, Frankreich)

*Alter.* – Unteroligozän

*Diagnose* (emend.). – *Sciurromys*-Art mit relativ niedrigkronigen Backenzähnen, bei denen am P<sub>4</sub> die Synklinide II und III vollständig verschmolzen sind. Das Synklinid IV an den unteren Molaren bleibt bis in terminale Abkautstadien hinein mit dem lingualen Rand verbunden.

*Diskussion.* – Eine intensive Bearbeitung dieser Art war nicht Ziel der vorliegenden Arbeit, da hierfür auch ein Zusammentragen des gesamten Materials nötig gewesen wäre, das aus alten Quercy-Fundstellen stammt und auf Museen in ganz Europa verteilt ist. Dazu kommt, dass diese Art vergleichsweise gut beschrieben ist.

*Sciurromys quercyi* (STEHLIN & SCHAUB, 1951)

*Pseudosciurromys quercyi* STEHLIN & SCHAUB, 1951

1966 *Sciurromys* (*Pseudosciurromys*) *quercyi*. – Thaler, S. 51, Tab. 3

1979 *Sciurromys quercyi*. – Vianey-Liaud, S. 145.

*Lectotypus.* – rechtes Unterkieferfragment mit P<sub>4</sub>–M<sub>2</sub> (NMB: QT 623).

*Typlokalität.* – unbekannt (Quercy, Frankreich)

*Alter.* – ? Unteroligozän

*Diagnose* (emend.). – Dem unteren  $P_4$  fehlt ein Synklinid IV, weil das disto-linguale Antiklinid, das dieses Synklinid bei den anderen *Sciurormys*-Arten nach distal begrenzt, verloren gegangen ist.  $M_1$  und  $M_2$  zeigen im Verlauf der Abkauung eine weitgehend gleichförmige Morphologie. An  $M_1$  und  $M_2$  geht schon bei geringer Abkauung des Prämolaren die Verbindung zwischen Synklinid IV und dem lingualen Rand verloren, wodurch das Synklinid IV zu einer inselförmigen Schmelzröhre reduziert wird. Im Sinusid treten Spuren von Zement auf.

*Diskussion*. – *Sciurormys quercyi* ist bisher lediglich durch den oben angegebenen Lectotypus belegt, der von Vianey-Liaud (1979) festgelegt wird, aber als Holotypus bezeichnet wird, obwohl ein solcher von Stehlin & Schaub (1951) nicht angegeben wird. Die beiden Stücke, die in der Erstbeschreibung der Art durch Stehlin und Schaub (1951) ausserdem als zu dieser Art gehörig erwähnt werden und deshalb theoretisch Paratypen sind, wurden in dem von diesen Autoren bearbeiteten Material nicht kenntlich gemacht und konnten deshalb nicht mit Sicherheit identifiziert werden. Die acht Einzelzähne aus Rigal-Jouet, die von Vianey-Liaud (1979) abgebildet und zu *Sciurormys quercyi* gestellt werden und die in Hugueney et al. (1992, Fig. 16 & 17) abgebildete und als *Sciurormys quercyi* bezeichnete untere Zahnreihe gehören aufgrund der Morphologie des  $P_4$  zu der nachfolgend beschriebenen neuen Art *Sciurormys rigali* n. sp.

### *Sciurormys rigali* n. sp.

1979 *Sciurormys quercyi*. – Vianey-Liaud, S. 146, Fig. 9a–h.

1992 *Sciurormys quercyi*. – Hugueney et al. S. 380, Fig. 16 & 17.

(im Druck) *Sciurormys quercyi*. – Vianey-Liaud et al., Palaeontographica

*Holotypus*. – Linkes Unterkieferfragment mit  $P_4$  (SLPM: Belgarric 1 Nr. 550).  
Masse: Länge (occlusal)  $P_4$  = 1,75 mm, Breite (occlusal)  
 $P_4$  = 1,36 mm.

*Derivatio nominis*. – Nach der Fundstelle Rigal-Jouet, von der die ersten abgebildeten Zähne dieser Art stammen.

*Locus typicus*. – Belgarric 1 (? = Belgarite IVa), Quercy, Frankreich

*Alter*. – MP 25 (Grenzbereich Unter-Oberoligozän)

*Diagnose*. – *Sciurormys*-Art mit stark semihypsodonten Backenzähnen, deren  $P_4$  ein Synklinid IV aufweist, das distal von einem deutlich ausgeprägten Antiklinid begrenzt wird. Der  $P_4$  bildet schon in frühen bis mittleren Abkauungsstadien ein occlusal erkennbar individualisiertes Synklinid III aus. Der distale Rand des  $M_1$  verläuft zu Beginn der Abkauung von buccal kommend, schräg zur Zahnreihenlängsachse nach disto-lingual, weshalb der  $M_1$  während der Abkauung stets einen erkennbar rechteckigen, occlusalen Umriss beibehält. In Sinus und Sinusid treten Spuren von Zement auf.

### *Differentialdiagnose*

*Sciurormys rigali* n. sp. unterscheidet sich von *Sciurormys cayluxi* SCHLOSSER, 1884 durch:

- das Vorhandensein eines deutlich individualisierten Synklinid III am  $P_4$ ,
- die deutlich stärker ausgeprägte Hochkronigkeit,
- die frühzeitige Ausbildung eines inselförmigen Synklinid IV an den unteren Molaren, während gleichzeitig das Antesinusid an diesen Zähnen noch deutlich erkennbar ist.

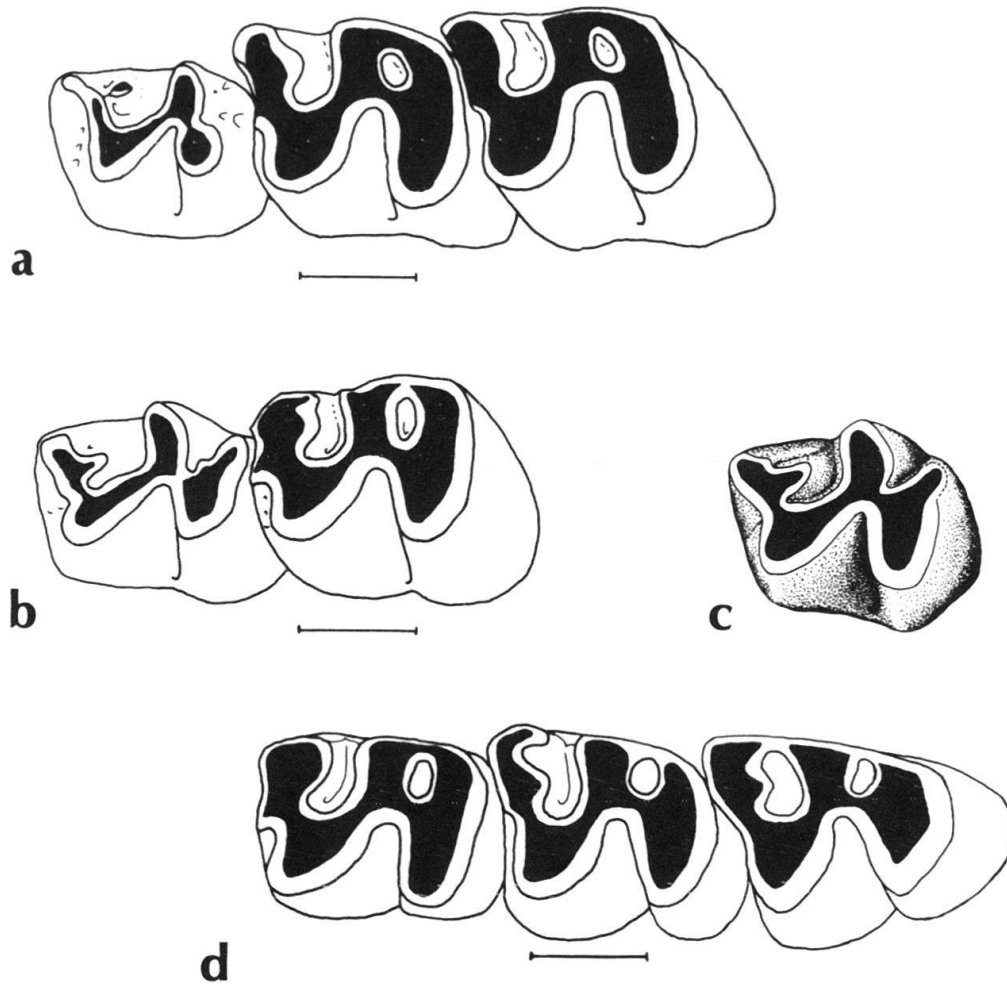


Fig. 1. a) *Sciurormys quercyi* (Lectotypus, NMB: QT 623) Occlusalansicht der Zahnreihe ( $P_4$ - $M_2$ , dex., invers); b) Unterkieferfragment von *Sciurormys rigali* n. sp. mit  $P_4$ - $M_1$  (IvAU: Belgarite IVa 1800) von occlusal, Masse: Länge (occlusal)  $P_4$ - $M_1$  = 3,5 mm, Länge (occlusal)  $P_4$  = 1,7 mm, Länge (occlusal)  $M_1$  = 1,8 mm, Breite (occlusal)  $P_4$  = 1,1 mm, Breite (occlusal)  $M_1$  = 1,4 mm, Sinusidhöhe  $P_4$  = 1,1 mm, Sinusidhöhe  $M_1$  = 1,0 mm; c) Occlusalansicht des  $P_4$  des Typus von *Sciurormys rigali* n. sp., linkes Unterkieferfragment mit  $P_4$  (SLPM: Belgarric 1 Nr. 550); d) *Sciurormys rigali* n. sp. IvAU: Belgarite IVa 1801, Unterkieferfragment mit  $M_1$ - $M_3$  dex. (invers) Occlusalansicht der Zahnreihe. Gleiche Massstäbe, Massstabsbalken 1 mm.

*Sciurormys rigali* n.sp. unterscheidet sich von *Sciurormys quercyi* (STEHLIN & SCHAUB, 1951) durch (siehe hierzu auch Figur 1):

- das Vorhandensein eines Synklinid IV am  $P_4$ ,
- das schon in frühen Abkautstadien occlusal eingeschnittene Synklinid III am  $P_4$ ,
- den mehr rechteckigen  $M_1$ .

#### Oberkieferbezahnung

Für die Beschreibung standen zehn ganz oder teilweise bezahnte Oberkieferfragmente und zahlreiche Einzelzähne zur Verfügung. Die Grösse der Zähne entspricht der von *Sciurormys cayluxi* und *Sciurormys quercyi*. Die Ergebnisse von Reihenmessungen der Bezahnungselemente der *Sciurormys*-Arten werden in Vianey-Liaud et al. (im Druck) angegeben.

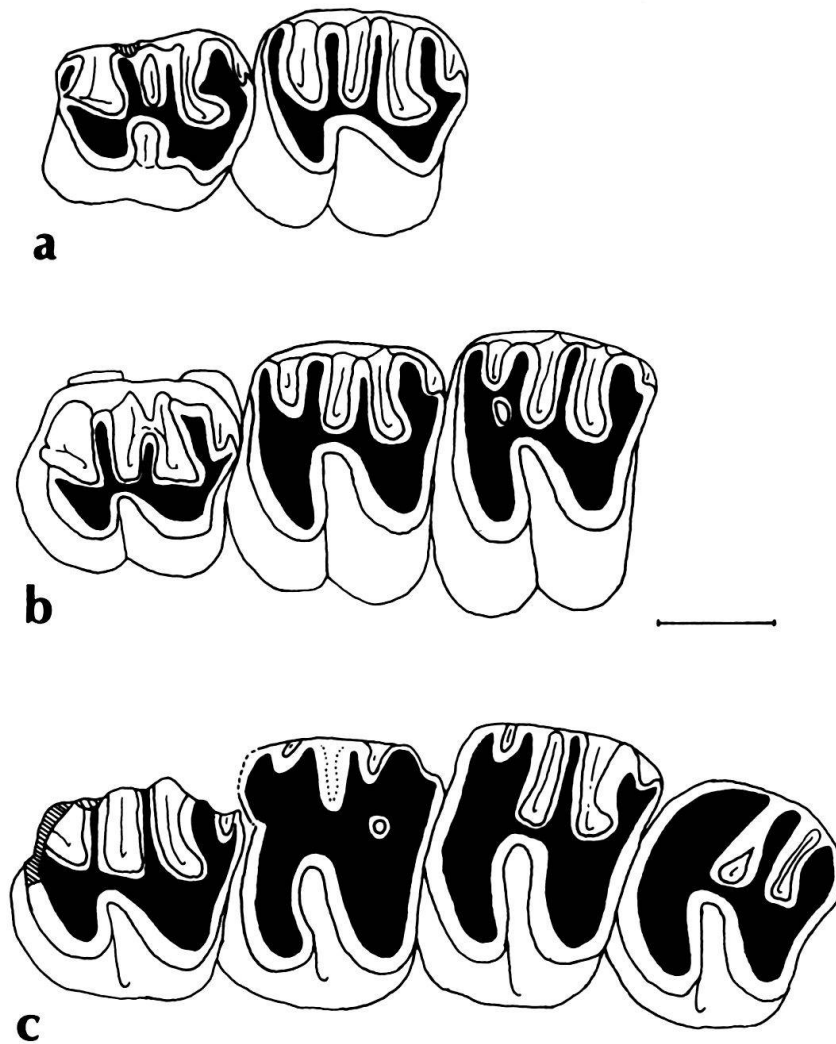


Fig. 2. *Sciurormys rigali* n. sp. Occlusalansicht der Bezahnung von Oberkieferbruchstücken: a) D<sup>4</sup>-M<sup>1</sup> dex. (invers) IvAU: Belgarite IVa 1802, b) P<sup>4</sup>-M<sup>2</sup> sin., IvAU: Belgarite IVa 1803, c) P<sup>4</sup>-M<sup>3</sup> sin. IvAU: Belgarite IVa 1804. Masstabsbalken 1 mm.

D<sup>4</sup>: Das in Figur 2a dargestellte Kieferfragment mit D<sup>4</sup> ist stellenweise geringfügig korrodiert, zeigt aber alle wesentlichen Merkmale. Der obere Milchzahn wird ausserdem mit einem wenig und einem stark abgekauten Exemplar in Figur 3 separat dargestellt. Das buccale Ende des Sinus und das linguale Ende der Synklinale I befinden sich in allen Abkautungsstadien in unmittelbarer Nachbarschaft. Während am Beginn der Abkautung die Synklinale III etwa die gleiche Grösse hat wie die Synklinale I, bleibt sie bei fortschreitender Abkautung in ihrer Ausdehnung gegenüber der Synklinale I klar zurück. Die Breite nimmt am D<sup>4</sup> im Verlauf der Abkautung deutlich zu, während die Länge in etwa gleichbleibt. An einem D<sup>4</sup> ist der Sinus deutlich weniger stark in den Zahnkörper eingetieft, als dies bei den anderen Exemplaren der Fall ist. Die beiden Antiklinalen, die die Synklinalen I und III nach distal begrenzen, sind bei unabgekauten Exemplaren höher als die anderen beiden Antiklinalen.

P<sup>4</sup>: Der obere Prämolare charakterisiert zumindest diese Art, aber wahrscheinlich sogar die ganze Gattung. Die Synklinale I schneidet distad extrem tief in den Zahnkörper



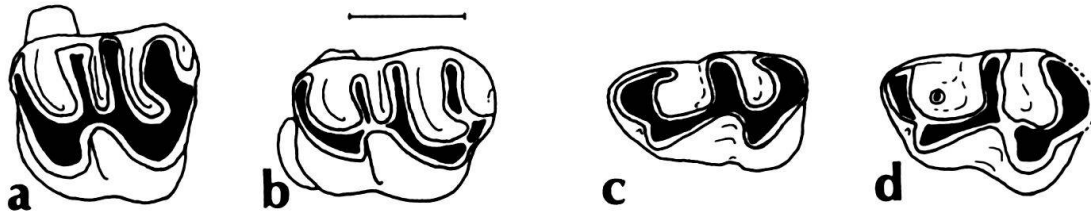


Fig. 3. *Sciurromys rigali* n. sp., Occlusalansichten oberer und unterer Milchzähne  $D^{4/4}$ ): a) stark abgekauter  $D^4$  sin. IvAU: Belgarite IVa 1805, b) wenig abgekauter  $D^4$  sin. IvAU: Belgarite IVa 1806, c) stark abgekauter  $D^4$  sin. IvAU: Belgarite IVa 1807, d)  $D^4$  dex. (invers) IvAU: Belgarite IVa 1808. Massstabsbalken 1 mm.

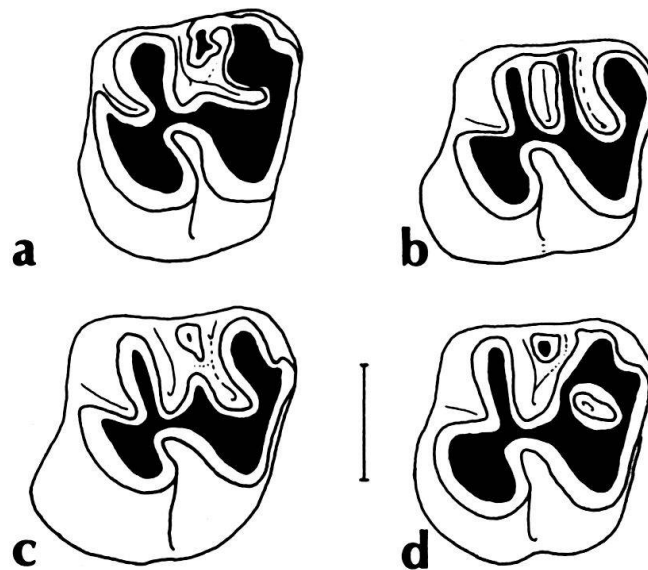


Fig. 4. *Sciurromys rigali* n. sp., Occlusalansichten oberer Prämolaren  $P^4$ ): a)  $P^4$  sin. IvAU: Belgarite IVa 1809, b)  $P^4$  dex. (invers) IvAU: Belgarite IVa 1810, c)  $P^4$  dex. (invers) IvAU: Belgarite IVa 1811 (Oberkieferbruchstück mit separat herausgezeichnetem  $P^4$ ), d)  $P^4$  sin. IvAU: Belgarite IVa 1812. Massstabsbalken 1 mm.

ein und behält dadurch in allen Abkautungsstadien unmittelbare Nachbarschaft zum Sinus; genauso wie dies auch beim  $D^4$  festzustellen ist. Die morphologische Variabilität des  $P^4$  im Bereich der Synklinale II und III ist sehr hoch und wird in Figur 4 dargestellt. Die Synklinale IV ist stets eine sehr flache, randnahe Einfaltung, deren Reste in mittleren Abkautungsstadien meist kaum noch wahrzunehmen sind. Der Sinus ist zu Beginn der Abkautung erheblich kürzer als in späten Abkautungsstadien, da er wurzelwärts deutlich weiter in den Zahnkörper eindringt als im obersten Bereich der Krone.

$M^{1/2}$ : Schon während der  $D^4$  noch funktionell ist, sind Sinus und Synklinale II am  $M^{1/2}$  abkautungsbedingt durch einen Dentinstreifen getrennt (siehe Fig. 2). Wie beim  $P^4$  ist auch an den  $M^{1/2}$  festzustellen, dass der Sinus zu Beginn der Abkautung aus dem gleichen Grund erheblich kürzer ist als in späten Abkautungsstadien. Die Synklinale III hat gegenüber der Synklinale II eine grössere Ausdehnung, da sie in linguale Richtung weiter vorsteht. In einigen Fällen kann es jedoch zu Zweifeln kommen, ob ein  $M^{1/2}$  von *Sciurromys rigali* n. sp. oder ein stark abgekauter  $M^{1/2}$  von *Issiodoromys minor* vorliegt.

$M^3$ : Der  $M^3$  ist eine etwas verkleinerte und im buccalen Teil leicht nach distal gedrehte Kopie der ersten beiden oberen Molaren. Jedoch tritt eine winzige Synklinale

IV nur im Ausnahmefall auf. Auch hier ist der Sinus bei wenig abgekauten Zähnen kürzer als bei mittel bis stark abgekauten  $M^3$ . Die Ausdehnung der Synklinale III in linguale Richtung nimmt im Verhältnis zu der Ausdehnung der Synklinale II im Verlauf der Abkautung ab und steht damit im Gegensatz zu den diesbezüglichen Verhältnissen bei den  $M^{1/2}$ . Verschiedene Abkautungsstadien von  $M^3$  sind in Figur 5 dargestellt.

### Oberkiefer

Wie bei anderen Theridomyiden auch, ist ein weites Infraorbitalforamen festzustellen, in dessen medio-ventralem Winkel eine separat abgegrenzte Rinne verläuft, die der Aufnahme von Nerven und Gefäßen dient (siehe Figur 6a). Der vordere Jochbogenansatz lässt auf einen schildförmigen Jochbogen schließen, der in der Vertikalen eine beträchtliche Ausdehnung erreicht und damit in diesem Punkt mit *Issidoromys* vergleichbar ist. Für die gleichzeitig vorkommende Art *Issidoromys minor* ist auffällig, dass innerhalb einer kleinen Grube unmittelbar lateral des Tuberkels unter dem vorderen Jochbogenansatz ein deutlich erkennbares Foramen einmündet (siehe Vianey-Liaud 1976.

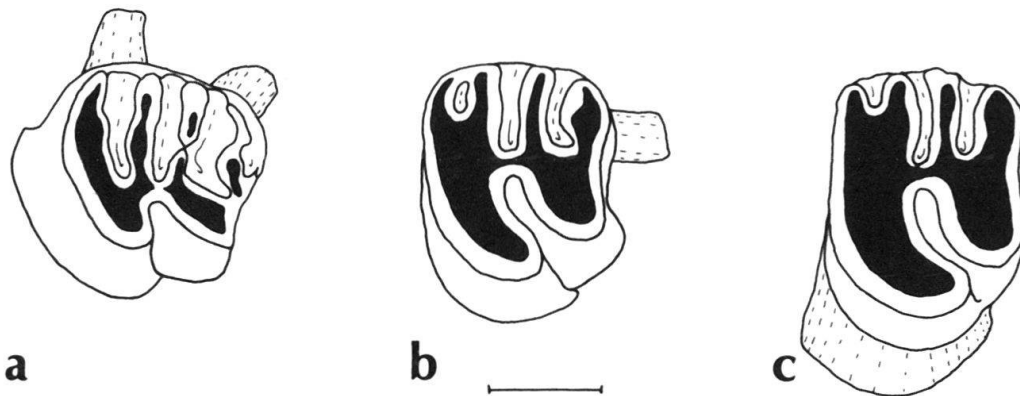


Fig. 5. *Sciurromys rigali* n.sp., Occlusalansichten oberer  $M^3$  in verschiedenen Abkautungsstadien: a)  $M^3$  dex. (invers) IvAU: Belgarite IVa 1813 (wenig abgekaut), b)  $M^3$  sin. IvAU: Belgarite IVa 1814 (mittleres Abkautungsstadium), c)  $M^3$  dex. (invers) IvAU: Belgarite IVa 1815 (sehr stark abgekaut). Massstabsbalken 1 mm.

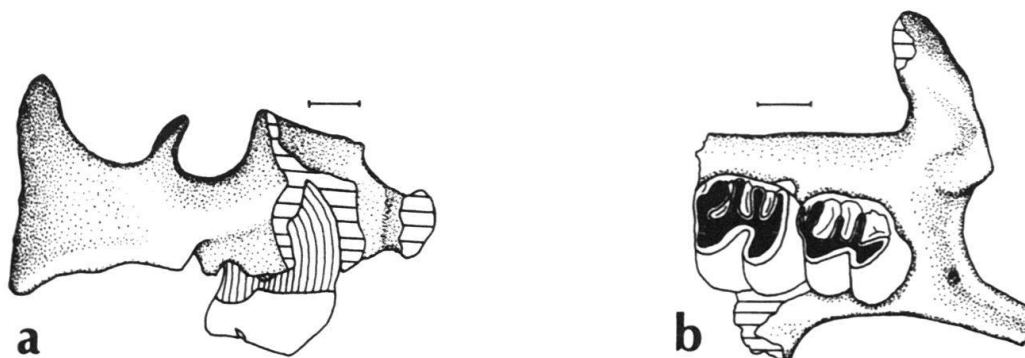


Fig. 6. *Sciurromys rigali* n.sp.: a) Frontalansicht eines Oberkieferbruchstückes (IvAU: Belgarite IVa 1811) mit vorderem, rechtem Jochbogenansatz, bei dem auf dem unteren Rand des Infraorbitalkanales der knöcherne Grat deutlich hervorsticht, der die tiefe Gefäß- und Nervenrinne innerhalb des Infraorbitalkanales nach lateral begrenzt. Der nach unten vorstehende  $P^4$ , dessen Wurzel (senkrecht schraffiert) teilweise freiliegt, ist in Fig. 4c separat dargestellt. b) Oberkieferbruchstück (IvAU: Belgarite IVa 1816) mit  $P^4$ - $M^1$  (dex.) und rechtem Jochbogenansatz von occlusal. Massstabsbalken 1 mm.

Fig. 29 a). Dieses Foramen tritt bei *Sciurormys rigali* n. sp. nicht auf (siehe Figur 6 b) und erlaubt deshalb teilweise auch an unbezahnten Oberkieferbrückstücken eine Zuordnung.

#### *Unterkieferbezahnung*

$D_4$ : Den unteren Milchzähnen fehlt ein Grat, der die Synklinide II und III trennt. Die lingiale Öffnung des Synklinid II/III ist zum Teil durch einen von mesial kommenden Grat verschlossen. Ein stark und ein schwach abgekauertes Exemplar sind in Figur 3 dargestellt.

$P_4$ : Die unteren Prämolaren entsprechen in Bezug auf das Synklinid IV *Sciurormys cayluxi*. Das Fehlen eines Synklinid IV, das bei *Sciurormys quercyi* zu beobachten ist, ist an keinem der  $P_4$  aus Belgarite IVa festzustellen und auch die beiden von Vianey-Liaud (1979: Fig. 9) abgebildeten, aus Rigal-Jouet stammenden  $P_4$ , sowie der  $P_4$ , der zu der Hugueney et al. (1992: Tafel, Fig. 17) dargestellten Zahnreihe gehört, zeigen ein Synklinid IV. Die  $P_4$  bilden ein deutlich individualisiertes Synklinid III aus, das grösstenteils schon in frühen Abkautungsstadien occlusal deutlich erkennbar ist. Die linguale Begrenzung des Synklinid II fehlt oft. Einen Überblick über die Variabilität bei den  $P_4$  gibt Figur 7.

$M_{1/2}$ : Wie sich aus Abbildung 7 ergibt, ist auch an isolierten Zähnen eine Unterscheidung zwischen  $M_1$  und  $M_2$  möglich, wenn auch in Einzelfällen sicherlich nur unter Vorbehalt. Der  $M_1$  bleibt bis in späte Abkautungsstadien hinein occlusal tendenziell rechteckig und bildet keine ausgezogene mesiolinguale Spitze aus, während der  $M_2$  im Bereich seiner distolingualen Begrenzung eher bogenförmig ist und eine mesiolingual ausgezogene Spitze ausbildet. Vereinzelt tritt am mesialen Rand des  $M_1$  eine Einbuchtung auf, die als beginnende Individualisierung eines Synklinid I gewertet werden kann (siehe Figur 7e).

$M_3$ : Der  $M_3$  ist deutlich keilförmig und in seiner distalen Hälfte kleiner und weniger breit als in seiner mesialen Hälfte. Die mesiolinguale Ecke ist zu einer deutlich vorspringenden Spitze ausgezogen. Abkautungsstadien von  $M_3$  sind in Figur 7 dargestellt.

#### 4. Phylogenetische Beziehungen innerhalb der *Columbomyinae*

Die Grundannahme von Hugueney et al. (1992), dass sich die Arten der Gattungen *Columbomys* und *Sciurormys* unabhängig voneinander entwickelt haben, wird unterstützt. Es wird ausserdem für wahrscheinlich gehalten, dass ein Vertreter der Theridomyidae, der in seiner Morphologie *Sciurormys cayluxi* nahekommt, die Stammform der beiden evolutiven Linien bildet, die in den Gattungen *Sciurormys* und *Columbomys* zusammengefasst werden.

Eine Schwierigkeit bei der Beurteilung der Arten der Gattung *Columbomys* bildet die schlechte Qualität des Fotos, das Thaler (1962, 1966) vom Typus der Art *Columbomys lavocati* (Oberkieferfragment mit  $M^{1-3}$ ) gibt. Wichtige Details, wie beispielsweise das Vorhandensein bzw. Nichtvorhandensein der Synklinale IV, sind nicht mit Sicherheit erkennbar. Von diesem Oberkieferfragment wird in Vianey-Liaud (1979, Fig. 10f) lediglich der Umriss wiedergegeben, die Zähne werden jedoch nicht im Detail dargestellt. In Figur 8 werden deshalb die Zähne des Typus der Art *Columbomys lavocati*, die gleichzeitig Typusart ihrer Gattung ist, zeichnerisch wiedergegeben.

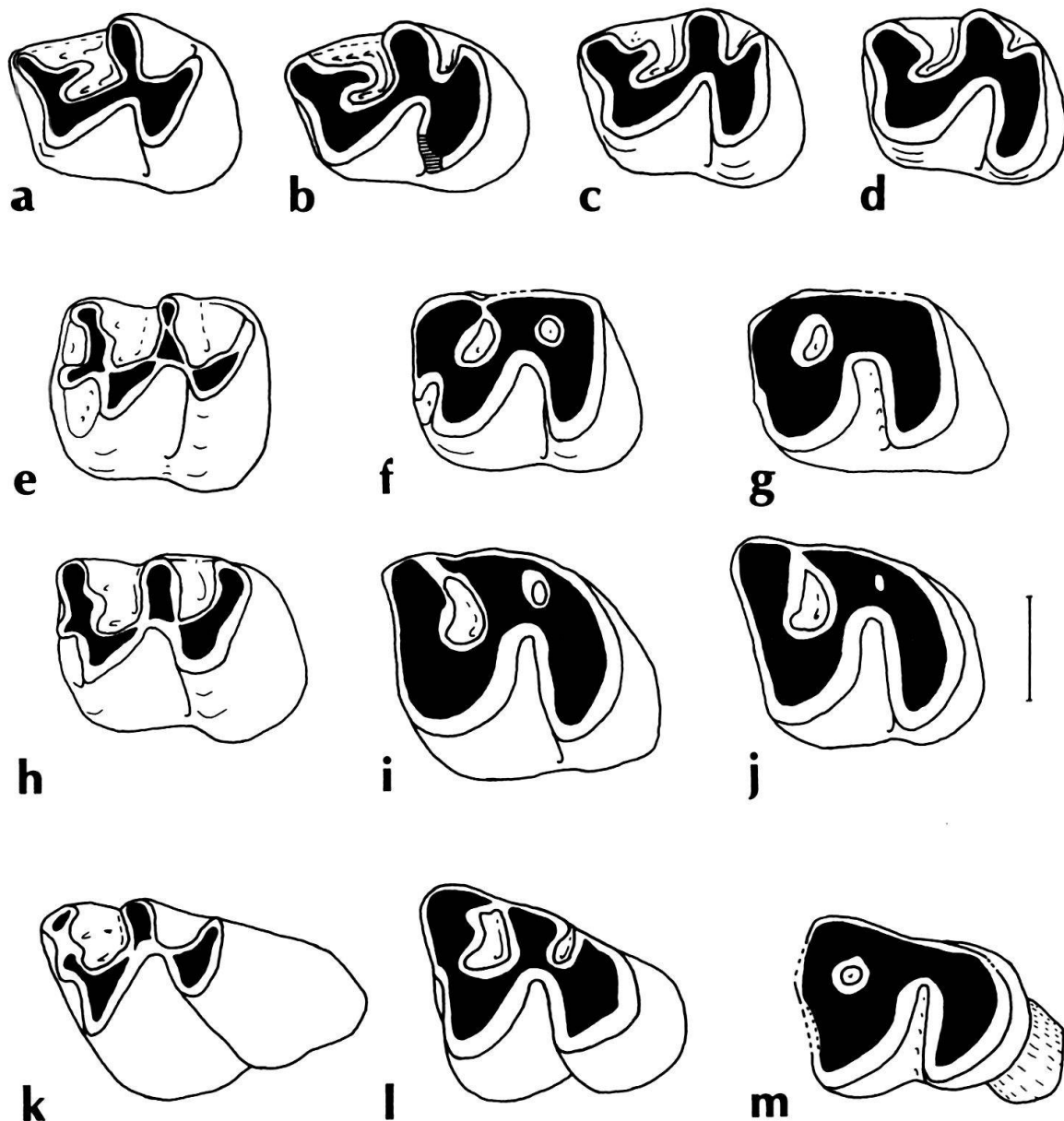


Fig. 7. Variabilität und abkauungsbedingte Veränderungen bei unteren  $P_4$ ,  $M_1$ ,  $M_2$  und  $M_3$  von *Sciurmys rigali* n. sp. a) wenig abgekauter  $P_4$  sin. (IvAU: Belgarite IVa 1817) mit wulstartiger, lingualer Begrenzung des vorderen Synklinid, [frische  $P_4$  erreichen eine Kronenhöhe von 1,6 mm und eine Sinusidhöhe von 1,2 mm]; b) stark abgekauter  $P_4$  sin. (IvAU: Belgarite IVa 1818) mit wulstartiger, lingualer Begrenzung des vorderen Synklinid; c) wenig abgekauter  $P_4$  sin. (IvAU: Belgarite IVa 1819) ohne wulstartige, linguale Begrenzung des vorderen Synklinid; d) stark abgekauter  $P_4$  dex., invers (IvAU: Belgarite IVa 1810) ohne wulstartige, linguale Begrenzung des vorderen Synklinid; e) wenig abgekauter  $M_1$  dex., invers (IvAU: Belgarite IVa 1821), [Kronenhöhe 1,7 mm, Sinusidhöhe 1,3 mm]; f) mittelmässig abgekauter  $M_1$  dex., invers (IvAU: Belgarite IVa 1822); g) stark abgekauter  $M_1$  sin. (IvAU: Belgarite IVa 1823; h) wenig abgekauter  $M_2$  sin. (IvAU: Belgarite IVa 1824), [Kronenhöhe 1,9 mm, Sinusidhöhe 1,5 mm]; i) mittelmässig abgekauter  $M_2$  sin. (IvAU: Belgarite IVa 1825); j) stark abgekauter  $M_2$  sin. (IvAU: Belgarite IVa 1826; k) wenig abgekauter  $M_3$  sin. (IvAU: Belgarite IVa 1827), [Kronenhöhe 2,0 mm, Synklinidhöhe 1,7 mm]; l) mittelmässig abgekauter  $M_3$  dex., invers (IvAU: Belgarite IVa 1828); m) stark abgekauter  $M_3$  dex., invers (IvAU: Belgarite IVa 1829). Massstabsbalken 1 mm.



Fig. 8. *Columбомys lavocati* Thaler, 1962 (Holotypus), linkes Oberkieferfragment mit  $M^1-M^3$  von occlusal, (SLPM: UM 1626) aus La Colombière (Fissure A). Die Zähne waren ursprünglich vollständig von einem Mantel aus Zement umgeben, dessen Überreste hier durch eine weite Schraffur gekennzeichnet sind. Mit enger Schraffur sind Bruchstellen gekennzeichnet. Es gibt in den Synklinalen, die teilweise bis zur Basis des Zahnes hinabreichen, keinen sicheren Hinweis auf ursprünglich eingelagerten Zement. Massstabsbalken 1 mm.

Die Art *S. quercyi* (deren stratigraphisches Alter nicht bekannt ist) und die Art *S. rigali* n. sp. (die stratigraphisch deutlich jünger ist als *S. cayluxi*) lassen sich beide morphologisch von *S. cayluxi* ableiten und haben weitgehend identische untere Molaren entwickelt. *S. quercyi* und *S. rigali* n. sp. sind jedoch in der Entwicklung zweier Merkmale am  $P_4$  ausgesprochen gegensätzlich.

a) Synklinid II/III: *S. cayluxi* zeigt am  $P_4$  im Bereich des Synklinid II/III eine vollständige Verschmelzung dieser beiden Synklinide. *S. rigali* n. sp. zeigt eine deutliche Trennung in ein Synklinid II und III durch einen neu entstandenen Grat. *S. quercyi* zeigt anstelle dieses bei *S. rigali* n. sp. neu entstandenen Grates eine Schmelzknospe, die als beginnende Differenzierung dieses Grates gewertet werden könnte.

b) Synklinid IV: *S. cayluxi* besitzt ein sehr deutlich ausdifferenziertes Synklinid IV am  $P_4$ . Auch *S. rigali* n. sp. besitzt stets dies Synklinid IV. Bei *S. quercyi* ist dies Synklinid IV ansatzlos verlorengegangen, obwohl gerade das Synklinid IV zu den beständigsten Strukturen innerhalb der Theridomyidae gehört.

Wenn man als Trend innerhalb der Gattung *Sciurormys* am  $P_4$  eine zunehmende Ausdifferenzierung der Synklinide II und III annimmt, so würde dies dafür sprechen, dass *S. quercyi* die Vorläuferform und damit stratigraphisch älter als *S. rigali* n. sp. wäre. Bei dieser phylogenetischen Annahme müsste jedoch das bei *S. cayluxi* vorhandene Synklinid IV bei *S. quercyi* erst vollständig reduziert und anschliessend bei *S. rigali* n. sp. neu erworben worden sein. Wenn man dagegen annimmt, dass *S. rigali* n. sp. die Vorläuferform von *S. quercyi* ist, so bedeutet dies, dass es innerhalb der Gattung *Sciurormys* am  $P_4$  einen Trend zur Reduktion des Synklinid IV gibt und dass der von *S. rigali* n. sp. am  $P_4$  erworbene Grat zwischen dem Synklinid II und III bei *S. quercyi* sekundär wieder reduziert wird. Die letztere Denkmöglichkeit wird aufgrund der Tatsache, dass Strukturen im mesialen Teil (Synklinid II/III) der unteren  $P_4$  bei Nagetieren oftmals erheblich variabler sind, als Strukturen im distalen Teil (Synklinid IV) dieses Zahnes, nicht ausgeschlossen.

Keine dieser beiden Annahmen erscheint jedoch so zwingend, dass sie eine voneinander unabhängige Abstammung der beiden *Sciuromys*-Arten *S. quercyi* und *S. rigali* n. sp. aus der Art *S. cayluxi* unwahrscheinlich machen würde.

Dass das Vorhandensein bzw. Nichtvorhandensein des Synklinid IV am P<sub>4</sub> innerhalb der Variabilität der Art *S. quercyi* liegt, wird angesichts der Stabilität dieses Merkmals bei den Vertretern der Theridomyidae und aufgrund der Tatsache, dass ein Synklinid IV am P<sub>4</sub> bei allen Vertretern der Gattung *Sciuromys* aus den Fundstellen Belgarite IVA (n = 28), Belgarric 1 (n = 8) und Rigal-Jouet (n = 4) ausgebildet ist, nicht für wahrscheinlich gehalten. Das Vorhandensein bzw. Nichtvorhandensein eines Synklinid IV am P<sub>4</sub> wird deshalb als ein geeignetes Kriterium betrachtet, die beiden Arten *S. rigali* n. sp. und *S. quercyi* auseinanderzuhalten.

Ein Problem liegt dabei in der Ausbildung des Antiklinides, das im Synklinid II/III der D<sub>4</sub> und P<sub>4</sub> von *S. rigali* n. sp. neu entsteht und dadurch eine Individualisierung dieser beiden Synklinide bewirkt. Dieser Grat wird von Vianey-Liaud (1979, S. 146) als Neo-Mesolophid bezeichnet. Unter der Annahme, dass dieser Grat bei Vorläufern der Gattung *Sciuromys* verloren gegangen ist, ist diese Bezeichnung berechtigt. Die von Hartenberger (1973) vorgenommene phylogenetische Ableitung der Gattung *Sciuromys* von *Paradelomys* steht dieser Interpretation nicht entgegen, da innerhalb der Gattung *Paradelomys* auch untere Molaren ausgebildet werden, die Grate zeigen, die als Mesolophid interpretiert werden können. In der vorliegenden Arbeit wird das Auftauchen eines als Mesolophid (oder Neo-Mesolophid) interpretierbaren Grates als Beginn der Differenzierung zwischen den Synkliniden II und III betrachtet, ohne dass deshalb eine Notwendigkeit gesehen wird, von Neosynkliniden zu sprechen. Über die frühe Entwicklungsgeschichte der Gattung *Sciuromys* ist noch viel zu wenig bekannt, als dass diese Fragestellung hier einer überzeugenden Lösung zugeführt werden könnte.

## Verdankungen

Für die Bereitstellung des verwendeten Materials und für intensive Diskussion sei Dr. Hans de Bruijn (Utrecht), Dr. Burkart Engeser (Basel), Dr. Marguerite Hugueney (Lyon) und Dr. Monique Vianey-Liaud (Montpellier) gedankt. Der Schweizerische Nationalfonds und die Deutsche Forschungsgemeinschaft haben die Untersuchung finanziell unterstützt.

## LITERATURVERZEICHNIS

- ALSTON, E. R. 1876: On the classification of the order Glires. – Proc. zool. Soc. London, 61–98.
- HARTENBERGER, J. L. 1973: Etude systématique des Theridomyoidea (Rodentia) de l'Eocène supérieur. – Mém. Soc. géol. Fr. (N. S.) 52, Feuilles 1–5, Mém. 117, 1–76.
- HUGUENEY, M., MOISSENET, E. & ADROVER, R. 1992: Une nouvelle lignée du genre *Columbomys* (Mammalia, Rodentia, Theridomyidae) dans l'Oligocène supérieur d'Espagne. – C. R. Acad. Sci. Paris, [II] 315, 379–385.
- ADROVER, R., MOISSENET, E. & SCHMIDT-KITTLER, N. 1987: Les Mammifères de Vivel del Río (prov. de Teruel, Espagne; Oligocène supérieur): un riche gisement stratifié en comparaison avec des faunes karstiques. – Münchener geowiss. Abh., (A), 10, 117–130.
- LACOMBA, J. I. & MORALES, J. 1987: Los mamíferos del Oligoceno superior de Carrascosa del Campo (Prov. Cuenca, España). – Münchener Geowiss. Abh., (A), 10, 289–300.

- MAYO, N. A. 1987: New Theridomyidae (Rodentia, Mammalia) in the Oligocene of the Molasse of Switzerland and Savoy. – *Ecolae geol. Helv.* 80/3, 995–1085.
- MÖDDEN, C. 1992: Biomechanik einer semihypsodonten Oberkieferbezahnung dargestellt am Beispiel *Protechimys gracilis* Schlosser, 1994 (Rodentia, Theridomyidae) und ihre Konsequenzen für die Bemaßung. – *Mainzer geowiss. Mitt.*, 21, 55–70.
- 1993, im Druck: Revision der *Archaeomyini* SCHLOSSER, (Mammalia, Rodentia) des europäischen Oberoligozän. – *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen*.
- SCHLOSSER, M. 1884: Die Nager des europäischen Tertiärs. – *Palaeontographica* 31, 1–143.
- 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.
- STEHLIN, H. G. & SCHAUB, S. 1951: Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager. – *Schweiz. paläont. Abh.* 67, 1–385.
- THALER, L. 1962: Sur les resultats des recherches de Mammifères d'âge antéquatenaire, dans les dépôts de cavernes et de fissures de l'Hérault, en 1960 et 1961. – *C. R. Acad. Sc. Paris* 254, 2207–2209.
- 1966: Les rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. – *Mém. Mus. natl. Hist. nat. Paris*, 17, 1–295.
- VIANEY-LIAUD, M. 1969: Rongeurs de l'Oligocène moyen provenant de nouvelles fouilles dans les phosphorites du Quercy. – *Palaeovertebrata* 2, 209–239.
- 1979: Evolution des rongeurs à l'Oligocène en Europe occidentale. – *Palaeontographica (A)* 166/4–6: 135–236.
- 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 vertèbres*. – *Palaeontographica*.

Manuskript eingegangen am 8. Juni 1993

Revidierte Fassung angenommen am 1. Juli 1993