

# SCHMELZMIKROSTRUKTUR IN DEN INZISIVEN ALT- UND NEUWELTLICHER HYSTRICOGNATHER NAGETIERE

von

Thomas MARTIN \*

## INHALT

	Seite
Kurzfassung, Abstract, Résumé .....	5
Einleitung .....	7
Technisches .....	8
Untersuchungsmethoden .....	8
Anschlüsse für Auflicht- und Raster-Elektronenmikroskopie .....	9
Spezielle Vorbereitung für die Raster-Elektronenmikroskopie .....	10
Auflichtmikroskopie .....	11
Schmelzbeschreibung und Messungen .....	11
Abkürzungen und spezielle Begriffe .....	12
Problemstellung .....	15
Bemerkungen zur Systematik .....	18
Hystricomorphie und Hystricognathie .....	19
Gliederung der untersuchten Nager .....	22
Zahnschmelz .....	22
Untersuchungsebenen für den Zahnschmelz .....	22
Baulemente des Zahnschmelzes .....	23
Prismen .....	23
Interprismatische Matrix (IPM) .....	23
Schmelztypen in den Nagerinzisiven .....	24
Hunter-Schreger-Bänder (HSB) .....	24
Pauciseriale HSB .....	25
Neudefinition pauciserialer HSB .....	25
Multiseriale HSB .....	26
Neudefinition multiserialer HSB .....	26
Uniseriale HSB .....	28
Radialschmelz .....	29
Radialschmelz im pauciserialen Schmelzmuster .....	29
Radialschmelz im multiserialen Schmelzmuster .....	30
"Innerer radialer Schmelz" .....	30
Prismenlose externe Lage (PLEX) .....	31

\* Institut für Paläontologie der Freien Universität, Malteserstraße 74-100, D-1000 Berlin 46.

**Schlüssel-Wörter:** Schmelzmikrostruktur, pauciserial, multiserial, Hunter-Schreger-Bänder, Inzisiven, Rodentia, Hystricognathi, Caviomorpha, Phiomorpha, Ctenodactyloidea, Ischyromyoidea, Südamerika, Afrika, Deseadense, Paläobiogeographie.

**Key-words:** Enamel microstructure, pauciserial, multiserial, Hunter-Schreger bands, Incisors, Rodentia, Hystricognathi, Caviomorpha, Phiomorpha, Ctenodactyloidea, Ischyromyoidea, South America, Africa, Deseadan, Paleobiogeography.

**Mots-clés:** Microstructure de l'émail, paucisériel, multisériel, Bandes d'Hunter-Schreger, Incisives, Rodentia, Hystricognathi, Caviomorpha, Phiomorpha, Ctenodactyloidea, Ischyromyoidea, Amérique du Sud, Afrique, Déséadien, Paléobiogéographie.

Schmelzmuster in den Nagerinzisiven . . . . .	31
Neudefinition des pauciserialen Schmelzmusters . . . . .	31
Merkmalskatalog für das pauciserialen Schmelzmuster nach der neuen Definition . . . . .	32
Neudefinition des multiserialen Schmelzmusters . . . . .	32
Merkmalskatalog für das multiserialen Schmelzmuster nach der neuen Definition . . . . .	33
Der Inzisivenschmelz der untersuchten Sciurognathi . . . . .	34
Paramyidae MILLER & GIDLEY 1918 . . . . .	34
<i>Acritoparamys</i> KORTH 1984 . . . . .	36
<i>Franimys</i> WOOD 1962 . . . . .	36
<i>Leptotomus</i> MATTHEW 1910 . . . . .	37
<i>Reithroparamys</i> MATTHEW 1920 . . . . .	37
<i>Thisbemys</i> WOOD 1959 . . . . .	38
Sciuravidae MILLER & GIDLEY 1918 . . . . .	39
<i>Knightomys</i> GAZIN 1961 . . . . .	39
?Sciuravidae <i>Prolapsus</i> WOOD 1973 . . . . .	40
Ischyromyidae ALSTON 1876 . . . . .	40
<i>Ischyromys</i> LEIDY 1856 . . . . .	40
Cylindrodontidae MILLER & GIDLEY 1918 . . . . .	41
<i>Dawsonomys</i> GAZIN 1961 . . . . .	41
<i>Mysops</i> LEIDY 1871 . . . . .	41
<i>Ardynomys</i> MATTHEW & GRANGER 1925 . . . . .	43
Protoptychidae WOOD 1937 . . . . .	43
<i>Protoptychus</i> SCOTT 1895 . . . . .	43
Cocomyidae DAWSON, LI & QI 1984 . . . . .	44
<i>Cocomys</i> DAWSON, LI & QI 1984 . . . . .	44
Chapattimyidae HUSSAIN, BRUIJN & LEINDERS 1978 . . . . .	45
Chapattimyidae gen. et sp. indet. . . . .	45
cf. <i>Birbalomys</i> SAHNI & KHARE 1973 . . . . .	46
Baluchimyinae FLYNN, JACOBS & CHEEMA 1986 gen. et sp. indet. . . . .	46
Ctenodactylidae ZITTEL 1893 . . . . .	46
<i>Leptotataromys</i> BOHLIN 1946 . . . . .	47
<i>Sayimys</i> WOOD 1937 . . . . .	49
<i>Sardomys</i> BRUIJN & RÜMKE 1974 . . . . .	49
<i>Pellegrinia</i> GREGORIO 1887 . . . . .	50
<i>Ctenodactylus</i> GRAY 1830 . . . . .	50
<i>Felovia</i> LATASTE 1886 . . . . .	51
<i>Massoutiera</i> LATASTE 1885 . . . . .	51
Pedetidae OWEN 1847 . . . . .	52
<i>Pedetes</i> ILLIGER 1811 . . . . .	53
Der Inzisivenschmelz der untersuchten Hystricognathi . . . . .	53
Tsaganomyidae MATTHEW & GRANGER 1923 . . . . .	53
<i>Tsaganomys</i> MATTHEW & GRANGER 1923 . . . . .	54
<i>Cyclomyilus</i> MATTHEW & GRANGER 1923 . . . . .	55
Bathyergidae WATERHOUSE 1841 . . . . .	55
<i>Bathyergus</i> ILLIGER 1811 . . . . .	56
<i>Cryptomys</i> GRAY 1864 . . . . .	58
<i>Georchus</i> ILLIGER 1811 . . . . .	59
<i>Heliophobius</i> PETERS 1846 . . . . .	61
<i>Heterocephalus</i> RÜPPELL 1842 . . . . .	63
Hystricidae BURNETT 1830 . . . . .	63
<i>Hystrix</i> LINNAEUS 1758 . . . . .	64
<i>Atherurus</i> F. CUVIER 1829 . . . . .	65
Phiomyidae WOOD 1955 . . . . .	66
<i>Gaudeamus</i> WOOD 1968 . . . . .	67
<i>Metaphiomys</i> OSBORN 1908 . . . . .	67
<i>Phiomys</i> OSBORN 1908 . . . . .	68
<i>Paraphiomys</i> ANDREWS 1914 . . . . .	68
Diamantomyidae SCHAUB 1958 . . . . .	70
<i>Diamantomys</i> STROMER 1922 . . . . .	70
Thryonomyidae POCOCK 1922 . . . . .	70
<i>Thryonomys</i> FITZINGER 1867 . . . . .	70

Petromuridae TULLBERG 1899 .....	71
<i>Petromus</i> A. SMITH 1831 .....	71
Erethizontidae THOMAS 1897 .....	73
<i>Steiromys</i> AMEGHINO 1887 .....	73
<i>Coendou</i> LACÉPÈDE 1799 .....	74
<i>Erethizon</i> F. CUVIER 1822 .....	74
Chinchillidae BENNETT 1833 .....	77
<i>Scotamys</i> LOOMIS 1914 .....	77
<i>Perimys</i> AMEGHINO 1887 .....	77
<i>Lagostomopsis</i> KRAGLIEVICH 1926 .....	78
<i>Chinchilla</i> BENNETT 1829 .....	79
<i>Lagidium</i> MEYEN 1833 .....	80
Eocardiidae AMEGHINO 1891 .....	80
<i>Eocardia</i> AMEGHINO 1887 .....	80
Dinomyidae ALSTON 1876 .....	81
<i>Eumegamys</i> KRAGLIEVICH 1926 .....	81
<i>Tetrastylus</i> AMEGHINO 1886 .....	82
<i>Dinomys</i> PETERS 1873 .....	82
Heptaxodontidae MILLER & GIDLEY 1918 .....	85
<i>Amblyrhiza</i> COPE 1868 .....	85
<i>Elasmodontomys</i> ANTHONY 1916 .....	85
Caviidae ALSTON 1876 .....	86
<i>Cardiomys</i> AMEGHINO 1885 .....	86
? <i>Prodolichotis</i> KRAGLIEVICH 1932 .....	86
<i>Cavia</i> PALLAS 1766 .....	87
<i>Dolichotis</i> DESMAREST 1820 .....	87
<i>Galea</i> MEYEN 1832 .....	88
Hydrochaeridae GILL 1872 .....	88
<i>Cardiatherium</i> AMEGHINO 1883 .....	89
<i>Neochoerus</i> HAY 1926 .....	89
<i>Hydrochaeris</i> BRUNNICH 1772 .....	90
Dasyproctidae ALSTON 1876 .....	91
<i>Cephalomys</i> AMEGHINO 1897 .....	91
<i>Incamys</i> HOFFSTETTER & LAVOCAT 1970 .....	91
<i>Neoreomys</i> AMEGHINO 1887 .....	93
" <i>Olenopsis</i> " AMEGHINO 1889 .....	93
" <i>Scleromys</i> " AMEGHINO 1887 .....	95
<i>Dasyprocta</i> ILLIGER 1811 .....	97
<i>Myoprocta</i> THOMAS 1903 .....	97
Agoutidae CABRERA 1960 .....	98
<i>Agouti</i> LACÉPÈDE 1799 .....	99
Ctenomyidae TATE 1935 .....	99
<i>Ctenomys</i> BLAINVILLE 1826 .....	99
Octodontidae ALSTON 1876 .....	101
<i>Platypittamys</i> WOOD 1949 .....	101
<i>Protacaremys</i> AMEGHINO 1902 .....	101
<i>Sciamys</i> AMEGHINO 1887 .....	103
<i>Aconaemys</i> AMEGHINO 1891 .....	104
<i>Octodon</i> BENNETT 1832 .....	105
<i>Octodontomys</i> PALMER 1903 .....	105
<i>Spalacopus</i> WAGLER 1832 .....	106
Abrocomidae MILLER & GIDLEY 1918 .....	107
<i>Abrocoma</i> WATERHOUSE 1837 .....	107
Echimyidae MILLER & GIDLEY 1918 .....	109
<i>Sallamys</i> HOFFSTETTER & LAVOCAT 1970 .....	109
<i>Acarechimys</i> PATTERSON in J.L. KRAGLIEVICH 1965 .....	109
<i>Adelphomys</i> AMEGHINO 1887 .....	110
<i>Stichomys</i> AMEGHINO 1887 .....	110
<i>Carterodon</i> WATERHOUSE 1848 .....	111
<i>Boromys</i> MILLER 1916 .....	111
<i>Brotomys</i> MILLER 1916 .....	112

<i>Loncheres</i> ILLIGER 1811 .....	112
<i>Nelomys</i> LUND 1840 .....	113
<i>Clyomys</i> THOMAS 1916 .....	113
<i>Dactylomys</i> I. GEOFFROY 1838 .....	115
<i>Diplomys</i> THOMAS 1916 .....	115
<i>Echimys</i> G. CUVIER 1809 .....	116
<i>Hoplomys</i> J.A. ALLEN 1908 .....	117
<i>Isothrix</i> WAGNER 1845 .....	117
<i>Kannabateomys</i> JENTINK 1891 .....	118
<i>Makalata</i> HUSSON 1978 .....	118
<i>Mesomys</i> WAGNER 1845 .....	121
<i>Proechimys</i> J.A. ALLEN 1899 .....	122
<i>Thrichomys</i> TROUESSART 1880 .....	122
Capromyidae SMITH 1842 .....	123
<i>Isolobodon</i> ALLEN 1916 .....	123
<i>Capromys</i> DESMAREST 1822 .....	125
Myocastoridae MILLER & GIDLEY 1918 .....	125
<i>Spaniomys</i> AMEGHINO 1887 .....	125
<i>Myocastor</i> KERR 1792 .....	126
Diskussion .....	126
Phylogenetisch-systematische Aussagefähigkeit des Zahnschmelzes .....	126
Unterscheidung pauciserialer und multiserialer HSB .....	126
Aussagefähigkeit der Einzelanalysen .....	127
Artkonstanz der Schmelztypen und Schmelzmuster .....	128
Unterschiede zwischen obereren und unteren Inzisiven .....	129
Variabilität der Dicke von PI und PE .....	129
Variabilität der Schmelzbanddicke .....	129
Dickenverhältnis PI/PE bei zahngrabenden Nagern .....	130
HSB-Entwicklung in den Inzisiven der untersuchten Nager .....	130
Paramyidae .....	130
Sciuravidae .....	130
Ischyromyidae .....	132
Cylindrodontidae .....	132
Protoptychidae .....	132
Ctenodactyloidea .....	133
Pedetidae .....	134
Tsaganomyidae .....	134
Bathyergidae .....	135
Hystricidae .....	136
Thryonomyoidea .....	136
Theridomyidae .....	137
Erethizontidae .....	138
Chinchilloidea .....	138
Cavioidea .....	138
Octodontoidea .....	139
Konvergenzen .....	142
Die entwicklungsgeschichtliche Stellung der pauciserialen zu den multiserialen HSB .....	142
Bisherige Untersuchungen .....	143
Stratigraphische Aspekte .....	145
Biomechanische Aspekte .....	145
Außengruppenvergleich mit den Mixodontia .....	146
Die Ableitung der Caviomorpha .....	147
Die in der Diskussion stehenden Abstammungshypothesen .....	147
Argumente aus dem Zahnschmelz zur Ableitung der Caviomorpha .....	149
Zusammenfassung .....	152
Summary .....	153
Dank .....	155
Literatur .....	156
Tiernamenregister .....	165
Tafeln .....	

## KURZFASSUNG

Bei über 100 Gattungen fossiler und rezenter hystricognather und sciurognather Nager wurde die Mikrostruktur des Inzisiven-Schmelzes vergleichend untersucht. Ein multiseriales Schmelzmuster tritt bei den Hystricognathi, den Ctenodactylidae, fortschrittlichen Chapattimyidae und bei *Pedetes* auf. Durch eine Neudefinition werden pauciseriale und multiseriale HSB eindeutig unterscheidbar und stellen gut abgrenzbare evolutive Niveaus dar. Im pauciserialen Schmelzmuster ist die IPM dicker als beim multiserialen. Die IPM verläuft bei pauciserialen HSB immer umhüllend-begleitend zu den Prismen und Übergangszonen zwischen den HSB fehlen; die HSB sind nur schwach inkliniert, die Prismenquerschnitte unregelmäßig-rundlich. Die Zahl der Prismenlagen pro HSB ist kein gutes Unterscheidungs-Merkmal für pauciseriale und multiseriale HSB, da ein weiterer Überlappungsbereich besteht. Das pauciseriale Schmelzmuster ist primitiv, das multiseriale abgeleitet. Dies geht hervor aus: 1. dem stratigraphisch früheren Auftreten des pauciserialen Schmelzmusters bei den primitivsten Nagern (Paramyiden i.w.S. und Ctenodactyloidea); 2. dem Vorhandensein von pauciserialen HSB bei eozänen und von multiserialen HSB bei oligozänen und jüngeren Ctenodactyloidea; 3. dem Außengruppenvergleich mit den Eurymylidae (Mixodontia), die pauciseriale HSB besitzen und 4. der Biomechanik, da die fast immer zu den Prismen gewinkelte IPM der multiserialen HSB den Schmelz rißfester macht.

Innerhalb der multiserialen HSB können drei Subtypen ausgegliedert werden, die sich durch die Orientierung der IPM unterscheiden. Primitiv ist eine (selten rein) begleitende oder spitzwinklig-anastomosierende IPM, abgeleitet eine rechtwinklig-plattenartige. Dies wird durch die Schmelzentwicklung bei den Ctenodactylidae vorgegeben, die im Oligozän eine spitzwinklig-anastomosierende und seit dem Miozän eine rechtwinklig-plattige IPM besitzen. Innerhalb der Caviomorpha ist eine rechtwinklig-plattige IPM auf die Octodontoidea beschränkt; daher müssen sie hinsichtlich der Schmelzstruktur als abgeleitet gelten.

Die ältesten multiserialen HSB in Nagerinzisiven treten bei Phiomyiden bzw. Chapattimyiden aus dem Ober-Eozän von Algerien auf; ihre IPM ist spitzwinklig-anastomosierend. Die weltweit nächstjüngeren multiserialen HSB finden sich bei unteroligozänen Phiomyiden des Fayum. Hier ist neben spitzwinklig-anastomosierender IPM bereits rechtwinklig-plattige IPM (*Metaphiomys*) entwickelt.

Die ältesten Caviomorpha aus dem Deseadense (Oligozän-Miozän) besitzen ebenfalls spitzwinklig-anastomosierende (z.B. *Scotamys*) und rechtwinklig-plattige (*Platypittamys*) IPM. Daher können sie nicht unmittelbar am Übergang von pauciserialen zu multiserialen HSB stehen. Bei keinem der potentiellen Caviomorpha-Vorfahren aus dem südlichen Nordamerika konnten multiseriale HSB oder Übergänge von pauciserialen zu multiserialen HSB gefunden werden. Die Übereinstimmungen der Schmelztypen der Fayum-Nagerfauna und der des Deseadense machen eine Ableitung der Caviomorpha von alltertiären nordafrikanischen phiomorphen Nagern bzw. deren unmittelbaren Vorfahren wahrscheinlich; damit wird indirekt auch die Hypothese einer Abstammung der platyrrhinen Primaten von nordafrikanischen Anthropea gestützt.

## ABSTRACT

Enamel microstructure in the incisors of Old- and New World hystricognath rodents:

The incisor enamel microstructure in more than 100 genera of fossil and Recent hystricognath and sciurognath rodents was studied. A multiserial schmelzmuster is present in the Hystricognathi, the Ctenodactylidae, advanced Chapattimyidae, and in *Pedetes*. A redefinition of pauciserial and multiserial HSB is given that makes the two enamel types unambiguously distinguishable which apparently represent well defined evolutionary levels. In the pauciserial Schmelzmuster the IPM is thicker than in the multiserial one. In pauciserial HSB the IPM always surrounds each prism, and the crystallites of the IPM run parallel to prism direction; transition zones between HSB are lacking; the inclination of the HSB is

normally very low and the prism cross sections are not flattened but somewhat irregular. The number of prisms per HSB is no good distinctive character for pauciserial and multiserial HSB, since there exists a wide overlap. The pauciserial schmelzmuster is primitive, the multiserial derived because: 1. the pauciserial schmelzmuster appears earlier in the fossil record in the most primitive rodents (Paramyids s.l. and Ctenodactyloidea); 2. the Eocene Ctenodactyloidea show pauciserial HSB but the Oligocene and younger ones are characterized by multiserial HSB; 3. in the outgroup comparison, the Eurymylidae (Mixodontia) show pauciserial HSB; 4. biomechanically, multiserial HSB strengthen the enamel better than pauciserial HSB, since their IPM runs nearly always in an angle of 45° or more to the prisms.

In multiserial HSB three subtypes can be distinguished which are differentiated by the IPM orientation. Primitive is a (rarely strict) parallel or acute angular, anastomosing IPM, and derived is an interrow sheet-like ("plattenartige") IPM. This evolutionary polarity is indicated by enamel evolution in the Ctenodactylidae which show an acute angular IPM in the Oligocene and a rectangular interrow sheet-like IPM since the Miocene. Among the Caviomorpha a rectangular interrow sheet-like IPM is restricted to the Octodontoidea; therefore they must be considered derived in terms of their enamel structure. The first multiserial HSB in rodent incisors appear in phiomysids or chapattimyids from the Upper Eocene of Algeria. The IPM is acute angular and anastomosing. The worldwide next younger multiserial HSB are found in Lower Oligocene phiomysids of Fayum, Egypt. There already a rectangular interrow sheet like IPM is present (in *Metaphiomys*) besides the acute angular anastomosing IPM.

The first Caviomorpha from the Deseadan (Oligocene-Miocene) likewise show already acute angular anastomosing IPM (e.g. *Scotamys*) and rectangular interrow sheet-like IPM (*Platypittamys*). Therefore the first Caviomorpha cannot be positioned close to a transition from pauciserial to multiserial HSB. In none of the potential caviomorph ancestors from southern North America multiserial HSB or transitional stage between pauciserial and multiserial HSB could be found. The similarities between the enamel types of the Fayum rodents and the rodents from the Deseadan of South America make a derivation of the Caviomorpha from Paleogene North African phiomorph rodents or their direct ancestors most probable. This supports at the same time a descent of the platyrrhine Primates from North African anthropoids.

## RESUME

Microstructures de l'émail des incisives des rongeurs hystricognathes du Vieux Continent et du Nouveau Monde:

La microstructure de l'émail des incisives de plus de 100 espèces de rongeurs hystricognathes et sciurognathes, fossiles et récents, a fait l'objet d'études comparatives. Un émail de structure multisériée se rencontre chez les Hystricognathi, les Ctenodactylidae, les Chapattimyidae évolués ainsi que chez *Pedetes*. Selon une nouvelle définition, les bandes d'émail de structure paucisériée et multisériée sont clairement différenciables et permettent de déterminer avec exactitude le degré d'évolution. Dans l'émail de structure paucisériée, la matrice interprismatique est plus épaisse que celle de l'émail de structure multisériée. Chez les bandes paucisériées, la matrice interprismatique est orientée parallèlement aux prismes et entoure chacun d'eux. Les zones transitoires entre les bandes d'émail manquent; ces bandes ne sont que faiblement inclinées, les profils des prismes sont irréguliers et arrondis. Le nombre de couches de prismes par bande d'émail n'est pas un bon facteur de différenciation entre les bandes de structure paucisériée et multisériée. L'émail de structure paucisériée est primitif, celui de structure multisériée en est dérivé. Ceci résulte de: 1. l'apparition stratigraphique de l'émail à structure paucisériée chez les tout premiers rongeurs (paramyidés au sens large et Ctenodactyloidea); 2. l'existence de bandes d'émail paucisériées chez les Ctenodactyloidea de l'Eocène et des bandes d'émail multisériées chez les formes plus jeunes de l'Oligocène; 3. la comparaison avec les groupes externes comme celui des Eurymylidae (Mixodontia) qui possèdent des bandes d'émail paucisériées; et 4. la biomécanique, étant donné que la matrice interprismatique, presque toujours en angle par rapport aux prismes, rend les bandes d'émail

multisériées de plus en plus résistantes aux fissures.

Nous pouvons distinguer trois sous-types parmi les bandes d'émail multisériées qui se différencient les unes des autres par l'orientation de la matrice interprismatique. La matrice interprismatique parallèle (rarement pure) ou à angle aigu et anastomosée est primitive et la matrice interprismatique à angle droit et en plaques en est dérivée. Ceci est une donnée de l'évolution de la structure de l'émail chez les Ctenodactylidae qui possèdent à l'Oligocène une matrice interprismatique à angle aigu et anastomosée et depuis le Miocène une matrice interprismatique à angle droit et en plaques. Chez les caviomorphes, le développement d'une matrice interprismatique à angle droit et en plaques s'est limité aux Octodontoidea; c'est pourquoi ils doivent être considérés comme dérivés en ce qui concerne la structure de leur émail.

Les plus anciennes bandes d'émail multisériées des incisives de rongeurs apparaissent chez les phiomysidés (ou chapattimysidés) de l'Eocène supérieur d'Algérie: leur matrice interprismatique est en angle aigu et anastomosée. Des bandes d'émail multisériées plus récentes se trouvent chez les phiomysidés du Fayum de l'Oligocène inférieur. A côté de la matrice interprismatique en angle aigu et anastomosée, une matrice à angle droit et à plaques (*Metaphiomys*) s'est développée.

Les plus anciens caviomorphes du Déséadien (Oligocène-Miocène) possèdent également une matrice interprismatique à angle aigu et anastomosée (p. ex. *Scotamys*) ainsi qu'à angle droit et à plaques (*Platypittamys*). C'est la raison pour laquelle ils ne peuvent être placés directement dans la transition du passage des bandes d'émail paucisériées aux bandes multisériées. Chez aucun des ancêtres potentiels des caviomorphes de l'Amérique du Nord n'ont pu être trouvés ni bandes d'émail multisériées, ni stades de transition de bandes d'émail paucisériées aux bandes multisériées. Les correspondances entre les types d'émail des rongeurs du Fayum et de ceux du Déséadien rendent probable la dérivation des caviomorphes à partir de rongeurs phiomorphes ou de leurs ancêtres immédiats du Paléogène nord-africain; ceci soutient aussi indirectement l'hypothèse de la descendance des primates platyrrhiniens des Anthroproidea nord-africains.

## EINLEITUNG

Gemeinsames Schlüsselmerkmal aller Nagetiere sind je ein Paar meißelförmiger Inzisiven in Ober- und Unterkiefer, die ein weites Diastema vom übrigen Gebiß trennt. Diese wurzellosen und dauernd nachwachsenden Nagezähne sind ein sehr effektives und universell einsetzbares Werkzeug. Sie werden z.B. zur Nahrungsgewinnung und -Zerkleinerung, zum Graben von Bauen und sogar zum Fällen von Bäumen eingesetzt und dürften einen wichtigen Beitrag zum Erfolg der Nager bei der Besiedlung der unterschiedlichsten Lebensräume geliefert haben. Dafür spricht auch die für Säugetiere einmalig hohe Artenzahl (1700; Storch 1988).

Der größte Teil des Nagezahnes wird von Dentin gebildet, das als Träger für die dünne Schmelzaufgabe dient. Der Zahnschmelz ist nicht gleichmäßig über das Dentin verteilt, sondern bedeckt nur die Labialseite des Zahns, wobei er geringfügig auf die Lateral- und Medialseite übergreift. Da zwischen Schmelz und Dentin ein großer Härteunterschied besteht, werden beim Gebrauch der Zähne scharfe Schneidekanten ausgeschliffen, die sich automatisch nachschärfen.

Der Säugetier-Zahnschmelz ist keine amorphe Substanz, wie sein porzellanartiges Aussehen vermuten lassen könnte. Er wird von dichtgepackten, wenige Mikrometer

dicken Apatitfaserbündeln, den Schmelzprismen (Taf. 1, Fig. 1), aufgebaut. Sie entspringen an der Schmelz-Dentin-Grenze (EDJ) und durchziehen den Schmelz bis nahe der Außenfläche. Im einfachsten Fall verlaufen alle Prismen parallel; bei den meisten Säugetieren kommt es jedoch zu einem lagenweisen Überkreuzen der Prismen. Innerhalb der Lagen verlaufen sie parallel, in angrenzenden Lagen stehen sie in einem großen Winkel (meist um 90°) zueinander. Diese Lagen erscheinen im längs geschnittenen Zahn als Bänder und werden nach ihren frühen Beschreibern Hunter (1780) und Schreger (1800) als Hunter-Schreger-Bänder (HSB) bezeichnet (Taf. 1, Fig. 5).

Die HSB wurden schon vor längerem als Verfestigungsstruktur erkannt (Lehner & Plenk 1936), aber erst in jüngerer Zeit eingehend biomechanisch interpretiert (Koenigswald 1980, Pfretzschner 1988, im Druck, Koenigswald & Pfretzschner 1991).

Da der Zahnschmelz nach seiner Bildung im Kiefer nicht mehr umgebaut werden kann, wie dies etwa bei Knochensubstanz geschieht, spiegelt er die genetische Information unverfälscht wider. Die Schmelzfeinstruktur ist also ein ideales Untersuchungsobjekt für phylogenetische Fragestellungen, wenn Bau und Funktion der bei den verschiedenen Taxa untersuchten Zähne grundsätzlich gleich sind. Das ist bei den Nagezähnen der Fall. Die Molaren sind hierfür weniger geeignet, da sie innerhalb der verschiedenen Nagerfamilien starken evolutiven Veränderungen, wie z.B. der Entwicklung von Hochkronigkeit, unterliegen. Sie können aber für phylogenetische Fragestellungen innerhalb niederer taxonomischer Einheiten und vor allem für eine funktionell-biomechanische Interpretation herangezogen werden (Koenigswald 1980).

Schon seit Mitte des letzten Jahrhunderts ist bekannt, daß bei den Nagetieren an Hand der Dicke der HSB des Inzisiven-Schmelzes taxonomische Großgruppen charakterisiert werden können (Tomes 1850). Korvenkontio (1934) unterschied in seiner umfassenden Schmelzstudie an Nager-Inzisiven drei Typen. Als multiseriale bezeichnete er HSB, die 4-7 Prismenlagen umfassen, und nannte sie charakteristisch für die Hystricomorpha (einschl. der Ctenodactylidae). Die nur eine Prismenlage umfassenden HSB der Myomorpha und Sciuromorpha bezeichnete er als uniseriale und den dritten, nur fossil bekannten Typ mit 2-4 Prismenlagen als pauciseriale. Mit der Zunahme der auf ihre Inzisiven-Schmelzstruktur untersuchten Nagetiere und dem Fortschritt in den Untersuchungstechniken stellte sich jedoch heraus, daß eine Unterscheidung der HSB allein nach Zahl der Prismen nicht hinreichend ist (Wahlert 1989), da sich pauciseriale und multiseriale HSB in der Dicke überschneiden. In vorliegender Studie soll pauciseriale und multiseriale Nager-Inzisivenschmelz einer eingehenden strukturellen Analyse unterzogen und der neu ausgearbeitete Merkmalskomplex auf taxonomisch-phylogenetische und paläobiogeographische Fragestellungen angewendet werden.

## TECHNISCHES

### UNTERSUCHUNGSMETHODEN

Schmelzmikrostrukturen können mit dem Lichtmikroskop (Auflicht und Durchlicht) und mit dem Raster-Elektronenmikroskop untersucht werden. In vorliegender Untersuchung wurden Auflichtmikroskopie und vor allem Raster-

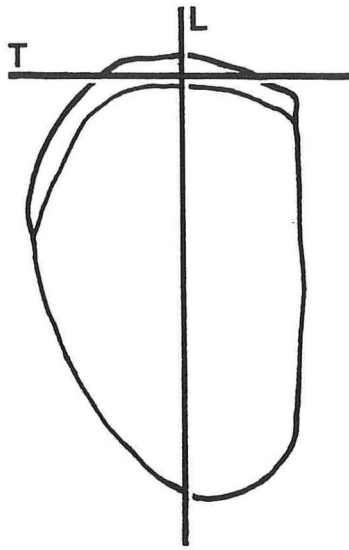


Abb. 1.— Schnittebenen durch den Inzisivenschmelz. L = Längsschnitt (longitudinal), T = Tangentialschnitt; der Querschnitt (transversal) liegt in der Bildebene. Beim Tangentialschnitt ist darauf zu achten, daß das Schmelzband nicht bis zum Dentin durchgeschliffen wird. Nach Wahlert & Koenigswald (1985), verändert.

Elektronenmikroskopie angewendet. Durchlichtmikroskopie wurde nur zur Untersuchung einzelner Dünnschliff-Präparate benutzt, da die Dünnschliffherstellung materialraubend ist und Dünnschliffe bei den hier untersuchten Strukturen keine zusätzliche Information liefern. Die Auflichtmikroskopie bietet Vorteile beim raschen Überblicken eines Schmelzmusters und Erfassen der Dickenverhältnisse einzelner Schmelzlagen. Hierbei kann man sich die Lichtleitereigenschaften der Prismen zunutze machen, die je nach Orientierung das einfallende Licht absorbieren oder reflektieren; die HSB erscheinen deshalb abwechselnd hell und dunkel (Koenigswald & Pfretzschner 1987). Die Untersuchung feinerer Strukturen, wie etwa Ausbildung und Kristallrichtung der IPM, sind jedoch der Raster-Elektronenmikroskopie vorbehalten.

### Anschliffe für Auflicht- und Raster-Elektronenmikroskopie

Die für die Studie benutzen fossilen und rezenten Zähne können in gleicher Weise präpariert werden. Aus rezenten Schädeln und Kiefern lassen sich die Inzisiven nach mehrstündigem bis -tägigem Einweichen in Wasser meist ohne Schwierigkeiten extrahieren. Von den isolierten Zähnen werden mit einer Minidrill-Bohrmaschine und feiner Diamant-Trennscheibe die für die Untersuchung benötigten Stücke abgesägt. Wenn möglich sollte die Probennahme so vorgenommen werden, daß der von außen sichtbare Teil des Zahnes unbeschädigt bleibt und nachher wieder in die Alveole eingeklebt werden kann; so bleibt der Wert des Materials für Schauzwecke voll erhalten. Mit fossilen Zähnen kann prinzipiell gleich verfahren werden, wobei hier jedoch darauf zu achten ist, daß das spröde Fossilmaterial nicht zerspringt. Anschließend werden die Zahnproben in ein handelsübliches Epoxid-Kunstharz eingebettet, nachdem die Apikalseite der Zähne mit einem Pfeil markiert worden ist. Dabei empfiehlt es sich, auf dem Boden der Gießform zunächst eine 2-3 mm dicke Schicht Harz aushärten zu lassen, auf die die Zahnproben vor der Einbettung gelegt

werden. Die Identifikationsnummer des Zahns und seine Apikalrichtung können auf kleinen bleistiftbeschrifteten Etiketten beigegeben werden. Nun wird mit Harz so weit aufgefüllt, daß der größte Zahn mindestens 2-3 mm bedeckt ist. Nach dem Aushärten können die eingebetteten Zähne mit dünnen Diamant-Trennscheiben gesägt werden, wie man sie zur Herstellung petrographischer Dünnschliffe verwendet. Für besonders kleine und kostbare Proben hat sich die Spezial-Trennmaschine Cuto 1 der Fa. J. Wirtz mit 0,4 mm dicker Trennscheibe und automatischem Probenvortrieb bewährt.

Um den Schmelzbau in seinem dreidimensionalen Aufbau zu erfassen, sind Longitudinal-, Transversal- und in einigen Fällen Tangentialschnitte erforderlich (Koenigswald 1980). Die Schnittebenen werden nach der von Flynn & Wahlert (1978: Abb. 1 und 2) beschriebenen standardisierten Untersuchungsmethode durch die Inzisiven gelegt (Abb. 1). Nach dem Sägen werden die Proben zunächst auf einer rotierenden Schleifscheibe (Geschwindigkeitsstufe 1) mit 500er oder 800er Korundschleifpulver plangeschliffen; hierbei können auch schiefe Schnittebenen korrigiert werden. Bei sehr kleinen Zähnen sollten Longitudinalschnitte nicht mit der Trennscheibe ausgeführt werden, da es kaum möglich ist, exakt die Längsachse des Zahns zu treffen. Hier empfiehlt es sich, von der Medialseite kommend, mit 500er und später 800er Schleifpulver langsam in die Längsachse des Zahns hineinzuschleifen. Anschließend werden die Proben kurz im Ultraschallbad von anhaftendem grobem Schleifpulver gereinigt und dann auf einer Glasplatte mit 1000er Schleifpulver feingeschliffen. Nach dem Feinschleifen werden die Proben kurz abgespült, getrocknet und mit Leit-C auf Probenhalter für die Raster-Elektronenmikroskopie gekittet; der Kitt hat gegenüber REM-Klebeband den Vorteil, daß auch unregelmäßig geschnittene Proben oberflächenparallel montiert werden können. Nach ca. 12-stündigem Aushärten werden die Zahnproben ca. 2-4 sec mit 2N HCL angeätzt, um die Strukturen des Zahnschmelzes sichtbar zu machen. Hierbei wird das unterschiedliche Ätzverhalten von Prismen und IPM in Abhängigkeit von der Kristallitorientierung ausgenutzt. Anschließend werden die Proben unter fließendem Wasser gespült, um überschüssige Säure zu entfernen und für ca. 30 sec im Ultraschallbad von allen Schleifpulverresten gereinigt. Nach kurzem Spülen mit destilliertem Wasser empfiehlt sich vor der Weiterbehandlung eine Überprüfung im Auflichtmikroskop, ob ausreichend geätzt wurde und ob die Probe sauber ist.

### Spezielle Vorbereitung für die Raster-Elektronenmikroskopie

Für die Untersuchung im Raster-Elektronenmikroskop wurden die Proben gut getrocknet (Heizung oder Trockenschrank) und in einem Edwards Sputter Coater S 150 B in Argon bei einem Druck von  $3 \times 10^{-1}$  bar bei einer Spannung von 0,7 kV und einer Stromstärke von 15 mA mit Gold beschichtet. Dabei war darauf zu achten, daß die Stromstärke keinesfalls 15 mA überschritt, da es sonst zu Goldanreicherungen an exponierten Stellen des Präparates kam ("Blumenkohlkrankheit").

Für die Untersuchung der Schmelzproben stand ein Camscan S 2 DV der Firma Cambridge zur Verfügung. Es wurde vorwiegend mit 400 bis 2000-facher Vergrößerung bei 10-15 kV gearbeitet; höhere Vergrößerungen (bis ca. 3000-fach) waren nur ausnahmsweise erforderlich, z.B. um Kristallit-Richtungen aufzuklären. Das REM-Bild

wurde mittels einer an einem Fototubus angeflanschten Kamera auf Schwarzweiß-Negativfilm (125 ASA) aufgenommen, von dem anschließend Abzüge im Format 9 x 12 cm hergestellt und zur Interpretation der Schmelzstrukturen verwendet wurden.

## Auflichtmikroskopie

Neben dem REM spielt bei der Schmelzuntersuchung auch das Auflichtmikroskop eine wichtige Rolle, denn es lassen sich unmittelbar nach dem Ätzen der Probe das Schmelzmuster und die Dicke der einzelnen Schmelzschichten überblicken. Bei starker Vergrößerung kann man auch einen ersten Eindruck zur Orientierung von Prismen und IPM gewinnen. Zur Raster-Elektronenmikroskopie vorbereitete und metallbedampfte Präparate können ohne Einschränkungen auch für auflichtmikroskopische Untersuchungen benutzt werden. Hierbei hat sich besonders die Dunkelfeldmikroskopie bewährt, die durch eine seitliche, streifende Beleuchtung des Objektes Reliefunterschiede besonders deutlich hervortreten läßt. Erhabene Bereiche des Präparates wie z.B. freigeätzte Prismenenden oder IPM heben sich im mikroskopischen Bild durch größere Helligkeit von den tieferliegenden Bereichen ab.

## SCHMELZBESCHREIBUNG UND MESSUNGEN

Die Beschreibungen der Schmelzmuster sowie die Messungen von Schmelzbanddicke usw. beziehen sich durchweg auf den Schmelzbereich etwa in der Medianebene des Inzisiven (siehe Abb. 1). Die Beschreibungen erfolgten in erster Linie nach Längs- und Querschnitten; in einigen Fällen wurden zusätzlich Tangentialschnitte angefertigt. Die Messungen wurden auf Photoabzügen mit dem Lineal vorgenommen und mit Hilfe des jeweils abgebildeten Maßstabes umgerechnet. Die Inklination der HSB wurde ebenfalls auf Photoabzügen mittels eines Winkelmessers gemessen; die Meßgenauigkeit liegt bei etwa 5°.

Nach den Untersuchungen von Wahlert (1968) ist bei der Schmelzbanddicke mit einer erheblichen innerartlichen Variabilität zu rechnen (Kap. "Variabilität der Schmelzbanddicke" [S. 129]). Wegen der großen Zahl der untersuchten Arten (112) und der Seltenheit vieler Taxa war es bei vorliegender Studie nicht möglich, eine für statistische Untersuchungen ausreichende Zahl von Schmelzproben zu untersuchen. Die bei den einzelnen Proben genommenen Meßwerte sind deshalb lediglich als Hinweis auf die Größenordnung zu verstehen, die für die Schmelzdicke der entsprechenden Art anzusetzen ist. Dasselbe gilt für die Dickenmessungen von Portio interna und P. externa, wo noch Meßungenauigkeiten bei der Abgrenzung beider Portiones hinzukommen; die Prozentangaben des Anteils der PE am Schmelzband sind auf 5% gerundet. Daher sind die prozentualen Anteile von PI und PE in den Schmelzdiagrammen auch nicht als absolute Maße für die entsprechende Art, sondern nur als Richtwerte anzusehen. Die Schmelztypen selbst sind allerdings streng artkonstant (Wahlert 1968).

Die Zahl der Prismenlagen in den HSB wurde ermittelt, indem die Gesamt-Prismenzahl zweier angrenzender HSB senkrecht zu ihrer Längserstreckung ausgezählt

und durch 2 dividiert wurde; der Mittelwert von drei derartigen Divisionen wurde in die Beschreibung übernommen.

Die Schmelzdiagramme wurden mit dem Zeichenprogramm SLED auf einem AT-Rechner (MS-DOS) angefertigt.

#### ABKÜRZUNGEN UND SPEZIELLE BEGRIFFE

**C o l l . :** collectio, Sammlung.

**c o l l . :** collegit, hat gesammelt.

**d e d . :** dedit, hat gegeben.

**d e t . :** determinavit, hat bestimmt.

**d e x . :** dexter, rechts.

**E D J :** Schmelz-Dentin-Grenze (siehe dort).

**H o r . :** Horizont, stratigraphische Position.

**Hunter-Schreger-Bänder (HSB):** Lagen von Schmelzprismen, innerhalb derer die Prismen parallel verlaufen; die Prismen benachbarter HSB überkreuzen sich jedoch unter einem großen Winkel (bis 90°). Der Name Hunter-Schreger-Bänder kommt daher, daß die Lagen im Schnittbild als Bänder erscheinen (Taf. 1, Fig. 5 und 6).

**pauciseriale Hunter-Schreger-Bänder (Korvenkontio 1934):** HSB im allgemeinen 2-3 Prismenlagen dick, IPM immer begleitend-umhüllend; deutliche Prismenscheide vorhanden; Prismenquerschnitt unregelmäßig rundlich, Inklination der HSB meist um 0, kaum über 15°; Übergangszonen zwischen den HSB fehlen; es handelt sich um die primitivsten HSB bei Nagern (Taf. 3, Fig. 1 und 2). Neue Definition siehe Kap. "Neudefinition des pauciserialen Schmelzmusters" [S. 31 f].

Mit pauciserialen Schmelz wird das Schmelzmuster aus Portio interna mit pauciserialen HSB plus Portio externa mit Radialschmelz bezeichnet.

**multiseriale Hunter-Schreger-Bänder (Korvenkontio 1934):** HSB meist 3-7 Prismenlagen dick; es existieren drei Subtypen mit begleitender, spitzwinklig-anastomosierender oder rechtwinklig-plattiger IPM; Prismenquerschnitt oval; Inklination der HSB meist zwischen 35 und 50°; Übergangszonen zwischen den HSB sind vorhanden; von pauciserialen HSB abgeleitet (Taf. 3, Fig. 3-8). Neue Definition siehe Kap. "Neudefinition des multiseriale Schmelzmusters" [S. 32 f].

Mit multiserialem Schmelz wird das Schmelzmuster aus Portio interna mit multiseriale HSB plus Portio externa mit Radialschmelz bezeichnet.

**uniserialer Hunter-Schreger-Bänder (Korvenkontio 1934):** HSB auf nur eine Prismenlage ausgedünnt; IPM begleitend oder rechtwinklig; Inklination 0 bis über 50°; spezialisierter Schmelztyp, der nur bei Nagetieren auftritt (Taf. 4, Fig. 1-4).

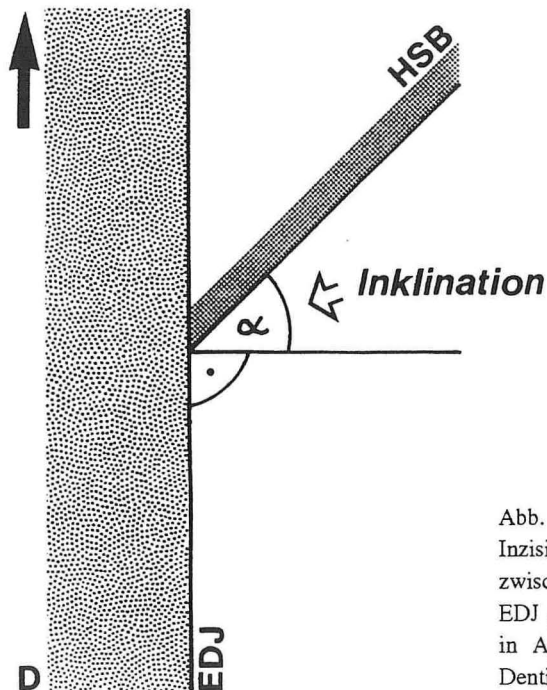


Abb. 2.— Messung der Inklination von HSB in Inzisiven im Longitudinalchnitt. Der Winkel  $\alpha$  zwischen einem HSB und der Senkrechten auf der EDJ gibt die Inklination an. Der schwarze Pfeil zeigt in Apikalrichtung. **D** = Dentin, **EDJ** = Schmelz-Dentin-Grenze.

Mit uniserialer Schmelz wird das Schmelzmuster aus Portio interna mit uniserialen HSB plus Portio externa mit Radialschmelz bezeichnet.

**Inklination** (Korvenkontio 1934): Winkel zwischen HSB und einer gedachten Linie senkrecht auf der EDJ (im Längsschnitt zu messen; Abb. 2); bei einer Inklination von  $0^\circ$  stehen die HSB senkrecht auf der EDJ.

**interprismatische Matrix** (IPM; Wahlert & Koenigswald 1985); Synonyme: Kittsubstanz (Korvenkontio 1934); interprismatic substance (Boyde 1964); interprismatic phase (Boyde 1978); Interprismatische Substanz (Koenigswald 1980): Bauelement des Zahnschmelzes, bei dem die Apatitkristallite nicht zu Prismen gebündelt sind. Die IPM liegt zwischen den Schmelzprismen und kann parallel, spitzwinklig oder rechtwinklig zu diesen verlaufen (Taf. 1, Fig. 1; Taf. 3 und 4).

**I**: Inzisiv (Schneidezahn).

**inf.**: inferior, unterer.

**Längsschnitt**: Schmelzband in der Medianebene des Inzisiven geschnitten (längs durch die Alveole; Abb. 1).

**Loc.**: Lokalität, Fundort.

**Mioz.**: Miozän.

**multis.**: multiseriale.

**Portio externa** (PE; Korvenkontio 1934): Äußere Portion des Schmelzbandes

- bei Nagetieren, von Radialschmelz gebildet (Taf. 2, Fig. 1).
- Portio interna (PI;** Korvenkontio 1934): Zur Schmelz-Dentingrenze hin gelegene innere Portion des Schmelzbandes bei Nagetieren, durch Hunter-Schreger-Bänder gekennzeichnet (Taf. 2, Fig. 1).
- großer Prismendurchmesser:** Die Prismenquerschnitte sind in den meisten Fällen oval; der große Prismendurchmesser bezeichnet die Längsachse des Ovals.
- prismenlose externe Lage (PLEX):** Äußerste, meist nur wenige  $\mu\text{m}$  dicke Schicht des Schmelzes, die aus parallel orientierten Kristalliten besteht und in der sich keine Prismen erkennen lassen; Taf. 2, Fig. 6 und 7).
- Querschnitt:** Schmelzband senkrecht zur Medianebene des Inzisiven geschnitten (transversal; Abb. 1).
- Radialschmelz (Koenigswald 1977):** Schmelztyp, bei dem die Prismen alle gerade und parallel von der EDJ zur Schmelzaußenkante verlaufen (Taf. 2, Fig. 1, 4 und 5).
- rechtw.:** rechtwinklig.
- Schmelzband:** Ausdehnung des Schmelzes zwischen EDJ und Schmelzaußenfläche (Taf. 2, Fig. 1).
- Schmelz-Dentin-Grenze (Enamel dentine junction, EDJ; Boyde 1964):** Grenze zwischen dem Dentinkörper und der Schmelzaufgabe eines Zahnes (Taf. 1, Fig. 6; Taf. 2, Fig. 1 u. 2).
- Schmelzmuster (Koenigswald 1977):** Räumliche Anordnung verschiedener Schmelztypen im Schmelzband (Taf. 2, Fig. 1).
- Schmelztyp (Koenigswald 1977):** Schmelzbereich, in dem Prismen und IPM einheitlich oder periodisch wiederkehrend orientiert sind.
- sin.:** sinister, links.
- spitzw.:** spitzwinklig.
- SSLG Nr. 850:** Schmelzsammlungsnummer; Nummer, unter der die betreffende Schmelzprobe in der Schmelzsammlung im Institut für Paläontologie der Universität Bonn, Nußallee 8, D-5300 Bonn 1 aufbewahrt wird.
- Startzone mit parallelem Prismenverlauf (= "innerer radialer Schmelz"; Koenigswald 1980):** Zone mit mehr oder weniger parallelem Prismenverlauf an der EDJ, die 20  $\mu\text{m}$  meist nicht überschreitet und ohne scharfe Grenze in HSB übergeht (Taf. 2, Fig. 2).
- sup.:** superior, oberer.
- Tangentialschnitt:** Schmelzband parasagittal von der Labialseite her angeschliffen (Abb. 1).

Abkürzungen für die Museen und Institute, aus deren Sammlungen Material untersucht werden konnte:

ACM	Pratt Museum, Amherst College, Amherst, MA.
AMNH	American Museum of Natural History, New York, NY.
CM	Carnegie Museum, Pittsburgh, PA.
FMNH	Field Museum of Natural History, Chicago, IL.
GPIBo	Institut für Paläontologie, Bonn.
GPIT	Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Universität Tübingen.
IVPP	Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica, Peking.
KUMZ	Museum of Natural History, Dept. of Zoology, University of Kansas, Lawrence, KS.
KUVP	Museum of Natural History, Dept. of Vertebrate Paleontology, University of Kansas, Lawrence, KS.
MCZ	Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, MA.
MNHN	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
MPUCB	Museum of Paleontology, University of California, Berkeley, CA.
MPUM	Museum of Paleontology, University of Michigan, Ann Arbor, MI.
MVZ	Museum of Zoology, University of California, Berkeley, CA.
MZAA	Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, MI.
NMNH	National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, DC.
SMF	Senckenbergmuseum, Frankfurt am Main.
TMM	Texas Memorial Museum, University of Texas, Austin, TX.
YPM-PU	Peabody Museum of Natural History (Princeton-Sammlung), Yale University, New Haven, CT.
ZFMK	Museum Alexander Koenig, Bonn.
ZMUK	Zoologisches Museum, Universität Kopenhagen.

## PROBLEMSTELLUNG

Seit Tomes (1850) und Korvenkontio (1934) ist bekannt, daß sich bei den Nagetieren an Hand der Dicke der HSB in den Inzisiven Großgruppen unterscheiden lassen. Während die Abgrenzung der uniserialen HSB, die auf nur eine Prismenlage pro Band ausgedünnt sind, keine Schwierigkeiten bereitet, lassen sich pauciserialen und multiserialen HSB nach der Zahl der Prismenlagen nicht klar voneinander trennen.

Durch multiserialen HSB sind die alt- und neuweltlichen hystricognathen und einige hystricomorphe Nager wie die Ctenodactylidae und Pedetidae charakterisiert. In seiner Definition der multiserialen HSB ging Korvenkontio (1934: 130) lediglich von der Zahl der Prismenlagen pro HSB aus ohne z.B. das zweite wichtige Bauelement des Zahnschmelzes, die IPM, zu berücksichtigen. Nun werden aber die von Korvenkontio (1934: 130) für multiserialen HSB angegebenen 4-7 Prismen pro HSB von den multiserialen HSB vieler hystricomorpher und hystricognather Nager unterschritten, während pauciserialen HSB durchaus 4 und mehr Prismenlagen umfassen können. Um

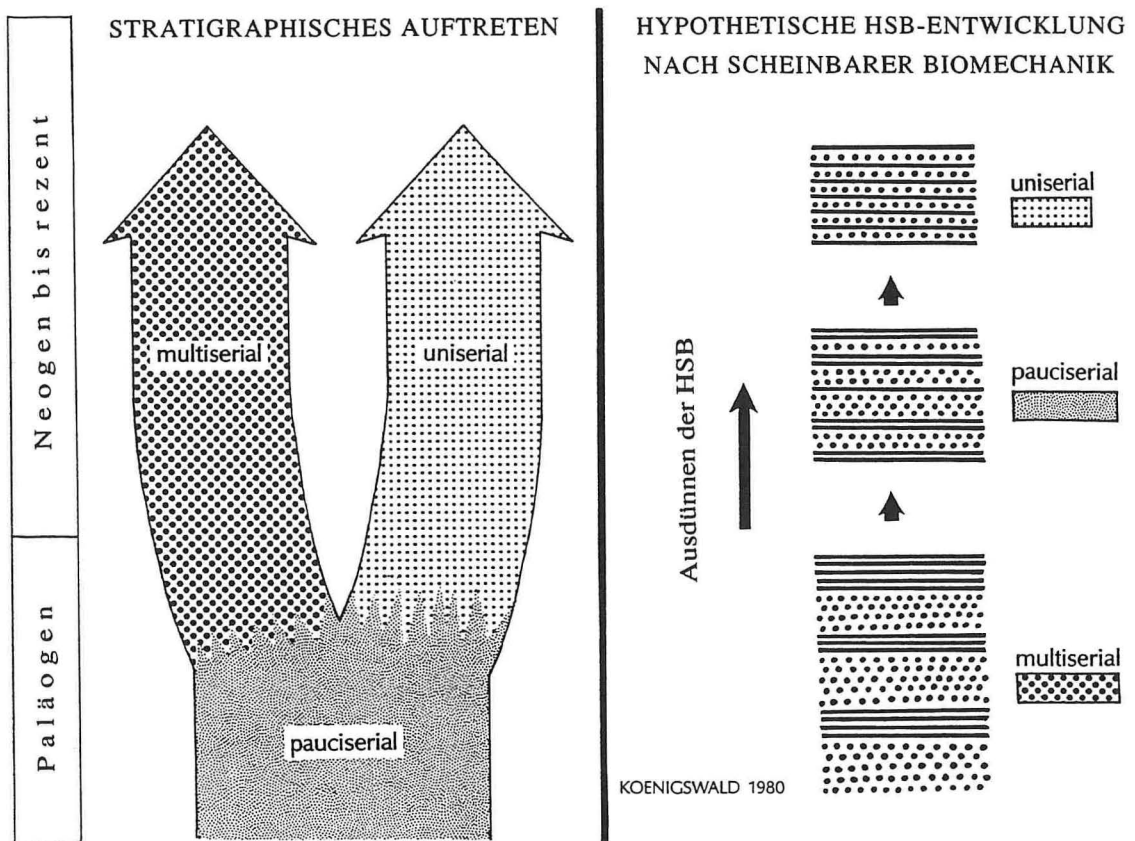


Abb. 3.— Widersprüchliche Hypothesen zur Entwicklung der HSB in den Nagerinzisiven nach ihrem stratigraphischen Auftreten (links) und nach einer biomechanischen Interpretation (rechts), die von der allmählichen Reduktion der Banddicke ausgeht.

mit den in die Literatur fest eingeführten Begriffen "pauciserial" und "multiseriale" weiterhin sinnvoll arbeiten zu können, muß zunächst geklärt werden, ob sich pauciseriale und multiseriale HSB strukturell unterscheiden, oder ob es sich lediglich um Variationen eines Schmelztypes handelt. Falls strukturelle Unterschiede bestehen, ist eine von der HSB-Dicke unabhängige Definition beider Schmelztypen auszuarbeiten, denn die Bewertung pauciserialer und multiserialer HSB allein nach der Banddicke führte in der Literatur zu einiger Verwirrung (z.B. Sahni 1980 *versus* Hussain *et al.* 1978, Flynn *et al.* 1986 *versus* Jaeger *et al.* 1984; Dauphin *et al.* 1988).

Voraussetzung für die Beurteilung stammesgeschichtlicher Fragen mit Hilfe der Schmelzstrukturen ist, zu klären, ob die multiserialen HSB gegenüber den pauciserialen abgeleitet oder primitiv sind. In der Literatur werden beide Möglichkeiten diskutiert: Für den Primitivzustand pauciserialer HSB spricht deren stratigraphisches Auftreten bei den frühesten Nagern (Wahlert 1968, Sahni 1980, 1985, 1989). Für den Primitivzustand multiserialer HSB führt Koenigswald (1980, 1985) biomechanische Argumente und den Außengruppenvergleich mit den übrigen Säugetieren an, die als Sympletiomorphie mit den "hystricomorphen" Nagern multiseriale HSB besaßen. Seine biomechanische

Argumentation geht davon aus, daß die dünneren pauciserialen HSB widerstandsfähiger gegen vordringende Risse und damit weniger bruchgefährdet seien, wobei jedoch lediglich die Banddicke berücksichtigt ist (Abb. 3).

Nach Klärung dieser grundlegenden Fragen kann die Schmelzstruktur der Inzisiven zur phylogenetischen und paläobiogeographischen Interpretation herangezogen werden.

Die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Hystricognathi und hier besonders Ableitung und Herkunft der neuweltlichen Caviomorpha sind eines der großen ungelösten Probleme der Nager-Phylogenie (umfassende Darstellung und Diskussion in Luckett & Hartenberger [eds.] 1985), das lebhaft und kontrovers diskutiert wird. Lavocat (1969, 1971, 1973, 1981) und Hoffstetter & Lavocat (1970) leiten die Caviomorpha von altertären Phiomorpha aus Afrika ab. Wood & Patterson (1959),

## WOHER KAMEN DIE VORFAHREN DER CAVIOMORPHA?

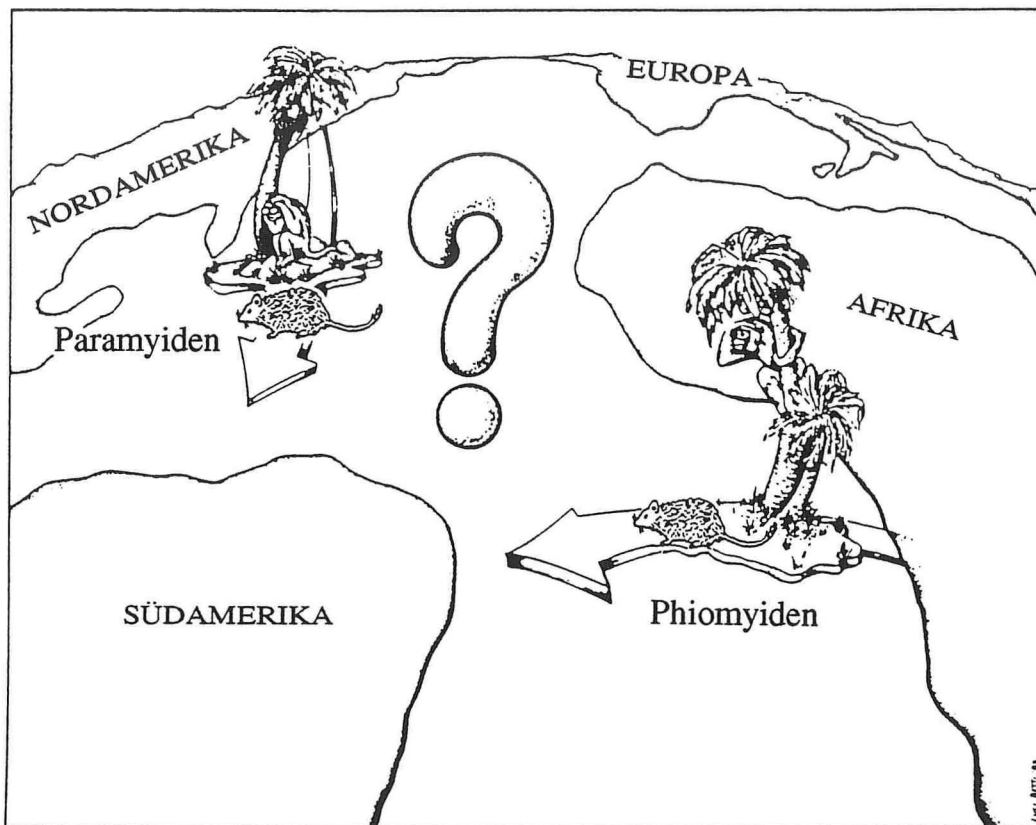


Abb. 4.— Widersprüchliche Hypothesen zur Herkunft der südamerikanischen Caviomorphen. Eng mit dem Problem der Ableitung der caviomorphen Nager ist die Frage nach der Abstammung der platyrrhinen Primaten verbunden. Nach Fleagle (1988), verändert.

Wood (z.B. 1950, 1974, 1981, 1985), Patterson & Wood (1982) und Ferrusquia-Villafranca (1989) treten für eine Abstammung von nord- bzw. mittelamerikanischen Paramyiden bzw. "Franimorpha" ein. Flynn *et al.* (1986) schlagen eine Abstammung der Caviomorpha direkt von südasiatischen Chapattimyiden vor. Deren Abkömmlinge sollen Südamerika über Nordasien und Nordamerika erreicht haben. Allerdings liegen bisher keine entsprechenden Fossilfunde aus Nordamerika vor. Ein anderer Zweig der Chapattimyiden soll von Südasien aus Afrika erreicht und dort den Ursprung der Phiomorpha gebildet haben. Lavocat (1981) dagegen sieht die Vorfahren der Phiomorpha in den europäischen eozänen Theridomyoidea. Mit dem Problem der Caviomorpha-Abstammung korreliert ist die Frage nach der Herkunft der platyrrhinen Primaten, die in Südamerika zusammen mit den Caviomorpha im Fossilbericht erscheinen (Abb. 4).

Umstritten sind auch die Verwandtschaftsverhältnisse der Bathyergidae; Lavocat (1973) stellt sie in die Nähe der Thryonomyoidea, während Wood (1985) in ihnen Abkömmlinge der asiatischen Tsaganomyidae sieht, die ihrerseits von Cylindrodontidae abstammten.

Wenn die Schmelzstruktur weitere Diskussionshinweise für diese Probleme liefern soll, müssen die "multiserialen HSB" differenzierter als bisher betrachtet und bewertet werden. So ließe die Unterscheidungsmöglichkeit verschiedener Subtypen multiserialer HSB die Gliederung der Caviomorpha bzw. Hystricognathi anhand der Schmelzstruktur zu; diese "Schmelzgliederung" wäre mit der gebräuchlichen Gruppengliederung kritisch zu vergleichen. Ließen sich z.B. bereits bei den frühesten Caviomorphen verschiedene Subtypen von HSB unterscheiden, wäre dies ein Hinweis auf mehrere Einwanderungswellen unterschiedlich weit evolvierter Gründerpopulationen. Durch einen Vergleich mit möglichen Ausgangsgruppen könnten Entwicklungslinien und damit Abstammungsverhältnisse aufgezeigt werden. Selbstverständlich lassen sich die Verwandtschaftsverhältnisse der Hystricognathi und die Ableitung der Caviomorpha anhand der Zahnschmelzstrukturen allein nicht aufklären. Es besteht jedoch die Möglichkeit, mit einer differenzierten Betrachtungsweise der Schmelzstrukturen einen zusätzlichen Merkmalskomplex in die laufende Diskussion einzubringen, der weit aussagekräftiger wäre als die Unterscheidung von "pauciserialen" und "multiserialen" HSB.

## BEMERKUNGEN ZUR SYSTEMATIK

So klar sich die Rodentia von den anderen Säugetieren abgrenzen lassen, so verwirrend und kompliziert sind die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Ordnung. Jaeger (1988) führt für die Schwierigkeiten bei der Systematisierung eine Reihe von Ursachen an: Der einzige Skelettbereich, der bei den Nagern stärkeren evolutiven Veränderungen unterliegt, ist der Schädel mit dem Gebiß; das postkraniale Skelett verhält sich durchweg konservativ und liefert daher kaum Merkmale für eine Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen. Außerdem erfuhren die Nager bereits am Anfang ihrer Geschichte, zwischen Paläozän und Eozän, eine kräftige Radiation, die eine Auflösung ihrer Verwandtschaftsverhältnisse erschwert. Hinzu

kommt eine immer noch unzureichende Kenntnis der fossilen Nager von den Südkontinenten und südlichen Bereichen der Nordkontinente.

Es kann nicht Aufgabe dieser Studie sein, sich kritisch mit der allgemeinen Nagersystematik auseinanderzusetzen. Allerdings soll zum besseren Verständnis der verwirrenden verwandtschaftlichen Verhältnisse der hystricognathen Nager die Diskussion um ihre systematische Gliederung etwas eingehender erläutert werden.

#### HYSTRICOMORPHIE UND HYSTRICOGNATHIE

Brandt (1855) faßte unter den "Hystricomorpha" diejenigen Nagetiere zusammen, die ein vergrößertes Foramen infraorbitale besitzen, durch das ein Teil des Musculus masseter hindurchtritt (Abb. 5). Ein vergrößertes Foramen infraorbitale besitzen einerseits die altweltlichen "Stachelschweinverwandten" und andererseits die Caviomorpha Südamerikas. Viele "Hystricomorpha" haben im Schädelbereich ein weiteres gemeinsames Merkmal, nämlich den hystricognathen Unterkiefer, bei dem der Processus

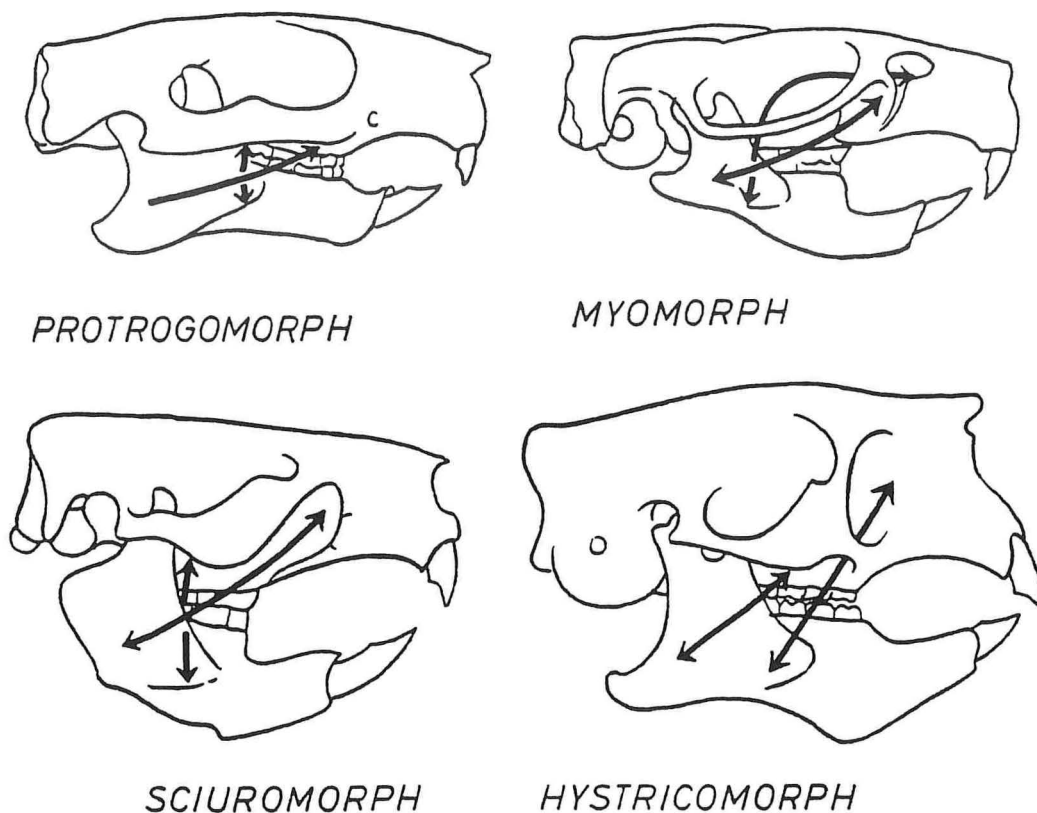


Abb. 5.— Die vier wichtigsten Typen der Kaumuskulatur bei Nagetieren. Der protrogomorpe Typ, der z.B. die Ischyromyidae kennzeichnet, gilt als primitiv, der sciuromorpe (Sciuridae) als leicht abgeleitet. Fortschrittlich sind der myomorpe (Muridae) und der hystricomorpe Typ ("Hystricomorpha"). Besonderes Kennzeichen des "Hystricomorphen"-Schädels ist das stark vergrößerte Foramen infraorbitale, durch das ein Teil des Musculus masseter hindurchtritt. Aus Thenius (1979).

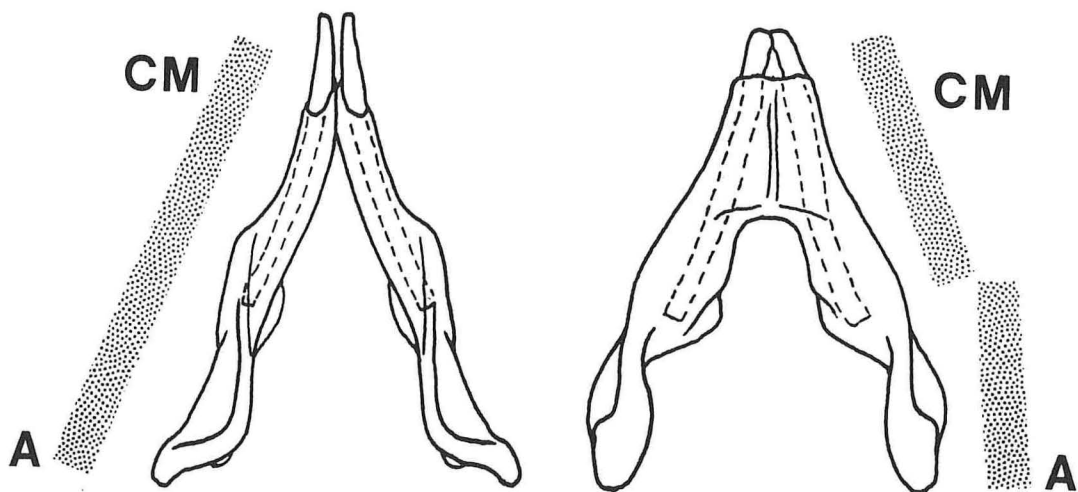


Abb. 6.— Ein sciurognather (links, *Marmota monax*, Sciuridae) und hystricognather Unterkiefer (rechts, *Erethizon dorsatum*, Erethizontidae) von ventral. Beim sciurognathen Unterkiefer entspringt der Angularfortsatz unter der Alveole des Inzisiven, während er beim hystricognathen Unterkiefer lateral von der Alveole ansetzt. A = Angularfortsatz, CM = Corpus mandibulae. Nach Jacobs (1984), umgezeichnet und verändert.

angularis lateral am Ramus ansetzt (Abb. 6). Dies bedingt eine Verlängerung des inneren Pterygoidmuskels und eine Verstärkung der Vorwärtsbewegung des Unterkiefers beim Nagen (Woods 1972). Nagetiere mit diesem Kieferbau werden seit Tullberg (1899: 69 ff) als hystricognath bzw. Hystricognathi bezeichnet. Die Begriffe "Hystricomorpha" und "Hystricognathi" werden oft als Synonyme verwendet, obwohl nicht alle hystricomorphen Nager hystricognath sind (Abb. 7). So finden wir Hystricomorphie neben anderen z.B. auch bei den Ctenodactylidae und Pedetidae, deren Unterkiefer allerdings nicht hystrico- sondern sciurognath ist. Umgekehrt wurden die Bathyergomorpha verschiedentlich zwar als hystricognath, aber nicht als hystricomorph (Wood & Patterson 1970, Wood 1985) bezeichnet, da ihre rezenten Vertreter kein vergrößertes Foramen infraorbitale besitzen. Maier & Schrenk (1987) konnten allerdings in frühontogenetischen Stadien von *Bathyergus janetta* und *Georychus capensis* ein leicht vergrößertes Foramen infraorbitale nachweisen, durch das ein dünnes Bündel von Muskelfasern hindurchtritt, das als pars infraorbitalis des Musculus zygomatico-mandibularis interpretiert wird. Somit können die Bathyergidae mit Landry (1957) als hystricomorphe Nager gelten, bei denen das Foramen infraorbitale sekundär reduziert wurde. Hystricomorphie und Hystricognathie wurden noch bei einer Reihe weiterer Nagergruppen beobachtet, wobei allerdings beträchtliche Meinungsverschiedenheiten bezüglich der Interpretation der Merkmalszustände bestehen. Nach Wood (1985) sind die Anomaluridae und Pedetidae aus Afrika, die Dipodoidea und Theridomyoidea aus Europa sowie *Protoptychus* aus Nordamerika hystricomorph, aber nicht hystricognath, und andererseits die "Franimorpha" (Wood 1975) (= Cylindrodontidae und Reithroparamyidae; Wood 1980, 1981) aus Nordamerika hystricognath, aber nicht hystricomorph. Nach Korth (1984: 6) erfüllt allerdings kein Vertreter der "Franimorpha" die Kriterien für Hystricognathie nach der Definition von Tullberg (1899).

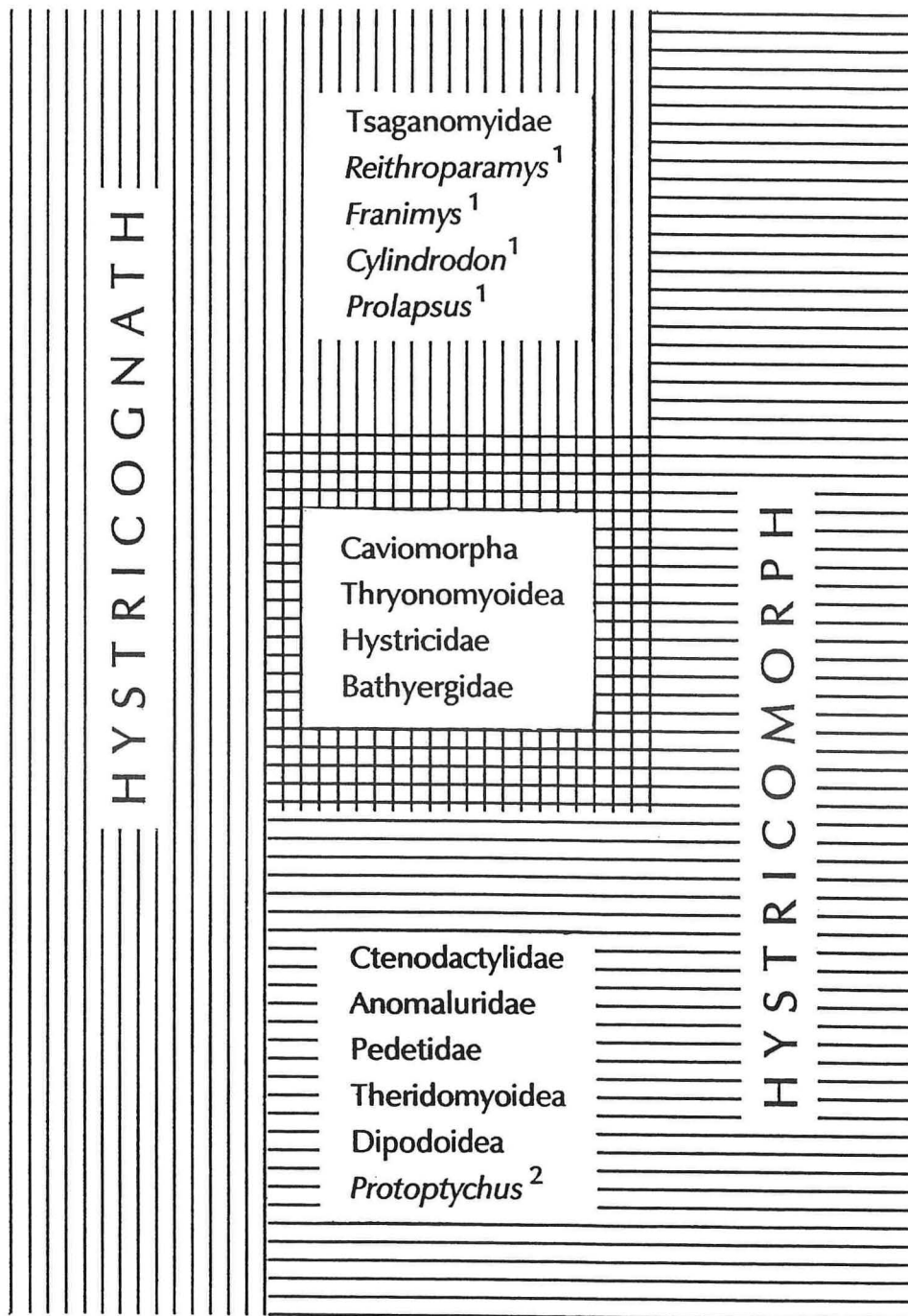


Abb. 7.— Verteilung und Kombination der Merkmale "Hystricognathie" und "Hystricomorphie". <sup>1</sup> von Wood (1985) als "incipient hystricognath" bezeichnet, von den meisten anderen Autoren jedoch als sciurognath angesehen. <sup>2</sup> von Wahlert (1973) als hystricomorph bezeichnet; nach Turnbull (1991) ist das Infraorbitalforamen nur leicht vergrößert.

## GLIEDERUNG DER UNTERSUCHTEN NAGER

Das Merkmal "hystricognather Unterkiefer" charakterisiert die altweltlichen Stachelschweinverwandten (plus Bathyergoidea) und die südamerikanischen Caviomorpha am exaktesten, da es bei außenstehenden Gruppen nicht auftritt. Daher wird in vorliegender Studie mit Wood (1975), Carleton (1984), Jaeger (1988), Storch (1988) u.a. die von Tullberg (1899) vorgeschlagene Gliederung der Nager in die Sciurognathi und Hystricognathi verwendet.

Die Familien-Gliederung und Gattungszuweisung folgt weitgehend Carleton (1984) und Woods (1984); Woods (1984) berücksichtigt neben den rezenten auch die fossilen Gattungen. Die von Wood (1975) als Infraordnung zu den Hystricognathi gestellten "Franimorpha" werden bei den Ischyromyoidea innerhalb der Sciurognathi geführt. Zur Klärung nomenklatorischer Fragen auf dem Gattungs- und Artniveau bei den Caviomorpha wurde für die fossilen Formen Mones (1986) und für die rezenten Honacki *et al.* (1982) herangezogen.

Die Gattungen werden stratigraphisch geführt und innerhalb dieser Reihenfolge nach dem Alphabet.

## ZAHNSCHMELZ

Der Zahnschmelz ist die härteste im Tierreich vorkommende Substanz und wird zu 96% des Gewichts von Kristalliten aus Hydroxylapatit aufgebaut; den geringen Rest bilden organische Substanzen, vorwiegend Proteine (Schroeder 1987). Sie können hier vernachlässigt werden. Bei Säugetieren sind die Apatitkristalle nicht regellos im Schmelz verteilt, sondern in Form von Prismen oder interprismatischer Matrix organisiert (Taf. 1, Fig. 1). Aufgrund des geringen Gehaltes an organischen Bestandteilen und der Resistenz des Apatites gegen diagenetische Veränderungen wie z.B. Umkristallisation, kann auch fossiler Zahnschmelz nahezu uneingeschränkt für feinstrukturelle Untersuchungen benutzt werden (Reif 1974).

## UNTERSUCHUNGSEBENEN FÜR DEN ZAHNSCHMELZ

Zahnschmelz kann auf verschiedenen, durch eine zunehmende Komplexität gekennzeichneten Niveaus untersucht werden (Koenigswald & Pfretzschner 1991, Koenigswald & Clemens 1992, Koenigswald, Martin & Pfretzschner im Druck). Auf der untersten Ebene steht die Anordnung der Apatitkristallite innerhalb der Schmelzprismen. Sie ist bisher wenig erforscht. Das nächsthöhere Niveau beschreibt Prismentypen anhand ihres Querschnittes (Taf. 1, Fig. 2 und 3), der bei den verschiedenen Säugerordnungen starken Abwandlungen unterliegen kann (Shobusawa 1952, Boyde 1964, 1965, 1969). Die vorliegende Studie befaßt sich fast ausschließlich mit den beiden folgenden Ebenen: Schmelztyp und Schmelzmuster. Unter dem Schmelztyp versteht man die räumliche Anordnung der Schmelzprismen im Verhältnis zur Kristallrichtung (= Faserrichtung) der interprismatischen Matrix. Beispiele für Schmelztypen

sind etwa multiseriale HSB oder Radialschmelz. Beim Schmelzmuster handelt es sich um die räumliche Anordnung verschiedener Schmelztypen (Koenigswald 1977); hier läßt sich als Beispiel etwa multiserieller Schmelz anführen, der aus den Schmelztypen "multiseriale HSB" und "Radialschmelz" (eventuell plus "prismenlose externe Lage", PLEX) zusammengesetzt ist.

## BAUELEMENTE DES ZAHNSCHMELZES

### Prismen

(Taf. 1, Fig. 1-4)

Wichtigstes Bauelement des Zahnschmelzes sind die Prismen, Apatit-Faserbündel, die den Schmelz von der EDJ bis nahezu an die Außenseite durchziehen. Sie entspringen in kleinen Gruben auf der Oberfläche des Dentinkörpers. Im allgemeinen erreichen die Prismen in Nager-Inzisiven die Schmelzoberfläche nicht, sondern enden knapp vorher in der prismenlosen externen Lage (PLEX; siehe Kap. "Prismenlose externe Lage (PLEX)" [S. 31]), offensichtlich meist ohne daß ihre Kristallite in diese Schicht mit einfließen (Taf. 2, Fig. 6 und 7). Der Kristallitverlauf innerhalb der Prismen ist bisher nur ungenügend bekannt und war auch nicht Gegenstand vorliegender Untersuchung. Offensichtlich sind die Kristallite in den Inzisiven vieler Nager etwa parallel bzw. leicht schräg zur Längsachse der Prismen orientiert, wogegen sie etwa beim Menschen —aber auch in der PE von *Acritoparamys* (Taf. 5, Fig. 1)— leicht divergierend um die Prismen-Längsachse stehen (Helmcke 1967). Der Prismenquerschnitt kann bei verschiedenen Säugergruppen erheblich abgewandelt werden (Shobusawa 1952, Boyde 1964, 1965, 1969) und läßt sich zur Klärung systematischer Fragestellungen auf dem Ordnungsniveau heranziehen (Koenigswald, Martin & Pfretzschner im Druck).

Nagetiere haben einfache Prismenquerschnitte mit unregelmäßig-rundlichem oder ovalem bis lanzettförmigem Querschnitt (Taf. 1, Fig. 2-4). Deren Durchmesser schwankt bei Säugetieren allgemein um 5  $\mu\text{m}$ ; bei den untersuchten Nagetieren ist er mit 3-5  $\mu\text{m}$  etwas kleiner. Das zweite Bauelement des Schmelzes, die interprismatische Matrix, wird von den Prismen durch eine Fuge getrennt. Diese Prismenscheide kann nach dem Ätzen unterschiedlich stark hervortreten (Taf. 3, Fig. 1 und 3).

Die Prismen werden von den Tomes'schen Fortsätzen der Ameloblasten auf deren Wanderung von der EDJ zur Schmelzoberfläche abgeschieden. Eine unterschiedliche Differenzierung des Tomes'schen Fortsatzes bedingt die verschiedenen Prismenquerschnitte.

### Interprismatische Matrix (IPM)

(Taf. 1, Fig. 1 und 2; Taf. 3 und 4)

Zweites Bauelement des Zahnschmelzes ist die IPM, in der die Kristallite parallel ausgerichtet, aber nicht zu Prismen gebündelt sind. Die IPM ist meistens zu einem geringeren Teil als die Prismen am Aufbau des Schmelzes beteiligt; sie inseriert auf der

Oberfläche des Dentins mit einem leicht verdickten Ansatz. Die Kristallitrichtung ("Faserrichtung") der IPM kann parallel, spitzwinklig oder rechtwinklig zu den Prismen orientiert sein. Ist die Kristallitrichtung der IPM parallel zu den Prismen orientiert, umgibt sie die Prismen meist allseitig (begleitend-umhüllende IPM) und kann —besonders wenn sie nicht sehr dick ist— leicht übersehen werden (z.B. Boyde 1978). Darauf haben Koenigswald & Wahlert (1985) und Wahlert (1989) hingewiesen. Verläuft die Kristallitrichtung spitzwinklig zu den Prismen, anastomosiert die IPM zwischen den einzelnen Prismen oder kleineren Prismengruppen. Besonders regelmäßig aufgebaut wirkt der Zahnschmelz, wenn die Kristallitrichtung der IPM mit den Prismen einen rechten Winkel bildet. In diesem Fall anastomosiert die IPM kaum und liegt in Platten (von Boyde 1964, 1965 bei Huftieren als "interrow sheets" bezeichnet), die senkrecht zu den HSB orientiert sind, zwischen den Prismenreihen. Wenige  $\mu\text{m}$  vor der Schmelzoberfläche "fließt" die IPM zur prismenlosen externen Lage zusammen (PLEX; Taf. 2, Fig. 6 und 7), in der nur noch parallel orientierte Kristallite erkennbar sind und die dem Zahnschmelz seine glatte Oberfläche verleiht ("Glanzschicht").

Die IPM wird von dem den Tomes'schen Fortsatz umgebenden Gewebe des Ameloblastenpols abgeschieden (Schroeder 1987), wobei die sich bildenden Kristallite senkrecht zur Zelloberfläche orientiert sind. Die Prismenscheide entsteht dadurch, daß die lateralen Bereiche des Ameloblasten keine Mineralsubstanz, sondern eine organische Proteinmatrix sezernieren.

#### SCHMELZTYPEN IN DEN NAGERINZISIVEN

##### Hunter-Schreger-Bänder (HSB)

(Taf. 1, Fig. 5-7; Taf. 3 und 4)

Die PI der Inzisiven wird bei verschiedenen Nager-Großgruppen aus unterschiedlich dicken Prismen-Lagen gebildet; innerhalb jeder Lage verlaufen die Prismen parallel, in angrenzenden Lagen überkreuzen sie sich jedoch unter einem großen Winkel. Diese Lagen erscheinen im Longitudinalschnitt als Bänder und werden nach ihren frühen Beschreibern Hunter (1780) und Schreger (1800) als Hunter-Schreger-Bänder bezeichnet. Bereits Tomes (1850) beobachtete Unterschiede im Bau der HSB von Nagerinzisiven und Korvenkontio (1934) charakterisierte an Hand der HSB Großgruppen innerhalb der Nagtiere. Er unterschied die HSB nach der Zahl der sie aufbauenden Prismenlagen, und bezeichnete Bänder mit 4-7 Prismenlagen als multiseriale (Korvenkontio 1934: 130), mit selten 2, meist 3-4 Prismenlagen als pauciseriale (1934: 97, 225) und mit nur einer Prismenlage als uniseriale (1934: 130). Uniseriale HSB wurden bisher nur bei Nagern beobachtet. Die multiseriellen Nager-HSB sind fast durchweg dünner als die HSB der anderen Säugetiere, wo der Durchschnitt bei ca. 10 Prismenlagen liegt (Kawai 1955). Diese werden allgemein auch als multiseriale bezeichnet, obwohl Korvenkontio (1934: 130) den Begriff multiseriale nur auf HSB in Nager-Inzisiven bezog.

## Pauciseriale HSB

(Taf. 3, Fig. 1 und 2; Taf. 5 und 6; Taf. 7, Fig. 1 und 2, 4-6)

Pauciseriale HSB kennzeichnen die stratigraphisch ältesten Nagetiere (Paläozän-Eozän) und sind nur fossil bekannt (Korvenkontio 1934, Wahlert 1968, 1989). Seit Korvenkontio (1934) wird die geringere Zahl von Prismen pro Band bei pauciserialen HSB als Hauptunterscheidungsmerkmal von den multiserialen HSB benutzt. Dabei ergaben sich jedoch immer wieder Abgrenzungsprobleme zwischen pauciserialen und multiserialen HSB (Hussain, Bruijn & Leinders 1978, Jaeger, Denys & Coiffait 1984, Dauphin, Denis & Denys 1988), da sich beide Schmelztypen in ihrer Banddicke überschneiden.

### Neudefinition pauciserialer HSB

Nach meinen Beobachtungen ist die Zahl der Prismen pro HSB das schwächste Merkmal für eine Unterscheidung pauciserialer und multiserialer HSB, weil dessen Aussagekraft auf Durchschnittswerte begrenzt ist. Keinesfalls sollte die Prismenzahl einzelner Bänder für die Bewertung herangezogen werden, wie es verschiedentlich geschehen ist (z.B. Dauphin *et al.* 1988). Gerade bei pauciserialen HSB kann die Banddicke innerhalb eines Individuums sehr stark schwanken; in Extremfällen können einzelne Bänder auf 5-6 (und mehr) Prismen verdickt, aber auch auf nur ein Prisma ausgedünnt sein. Andererseits haben unter den Nagern mit multiserialen HSB beispielsweise zahlreiche Octodontoidea durchschnittlich nur 3 Prismen pro HSB (z.B. Taf. 1, Fig. 5), was bedeutet, daß gelegentlich auch Bänder mit weniger als 3 Prismen auftreten.

Von verschiedenen Autoren wurde beobachtet (Wahlert 1968, 1989, Sahni 1980, 1985: 145), daß die pauciserialen HSB gewöhnlich nicht oder nur schwach inkliniert sind. Nach meinen Messungen stehen die HSB in unteren Inzisiven meistens senkrecht auf der EDJ und die Inklination überschreitet 10-15° im allgemeinen nicht. Im selben Zahn kann die Inklination zwischen 0 und 15° schwanken (z.B. *Mysops*); in einem oberen Inzisiven von *Thisbemys* wurden sogar 20° gemessen (Taf. 5, Fig. 2 und 3; Taf. 6, Fig. 1, 3 und 4; Taf. 7, Fig. 1 und 4).

Später fand Wahlert (1984) als weiteres Merkmal, daß bei pauciserialen HSB Übergangszonen zwischen den Bändern fehlen. Übergangszonen sind die Bereiche, in denen die Prismen ihre Richtung ändern, wenn sie ein HSB verlassen und in das nächsthöhere übertreten; da die Richtungsänderung allmählich erfolgt, lassen sich die umbiegenden Prismen im Längsschnitt leicht erkennen (Taf. 3, Fig. 3 und 5). Das Fehlen von Übergangszonen bei pauciserialen HSB erklärt Wahlert (1984) damit, daß die Prismen hier beim Übertritt in das nächsthöhere Band abrupt ihre Richtung änderten, so daß ihre scharfen Knicke im Längsschnitt nur selten getroffen würden. Der scharfe Richtungswechsel der Prismen ohne allmählichen Übergang ließe die Prismenlagen angrenzender Bänder im Tangentialschliff als Zickzack-Muster erscheinen. Nach meinen Beobachtungen fehlen die Übergangszonen indessen, weil die Prismen auf ihrem Weg von der EDJ zur Schmelzaußenseite weitgehend innerhalb ihrer Bänder bleiben und nur vereinzelt in ein nächsthöheres Band überwechseln (Taf. 3, Fig. 1; Taf. 5, Fig. 2 und 3; Taf. 6, Fig. 1, 3 und 4; Taf. 7, Fig. 1 und 4); dies wird auch durch die

Beobachtung gestützt, daß Prismen und Bänder bei pauciserialen HSB die gleiche Inklination aufweisen.

Wahlert (1989) stellte für die IPM fest, daß ihre Kristallite bei pauciserialen HSB die Prismen in der PI allseitig umgeben und generell senkrecht auf der EDJ stehen. Dies würde bedeuten, daß IPM und Prismen einen spitzen Winkel miteinander bilden, sobald die HSB inkliniert werden. Ausschlaggebend ist hier jedoch die Orientierung der IPM-Kristallite zu den Prismen und weniger zur EDJ, denn auch in den Fällen, wo die HSB inkliniert sind (bei pauciserialen HSB wurden bis zu 20° beobachtet), ist der Kristallitverlauf in der IPM immer parallel zu den Prismen. Eine weitere auffällige Eigenschaft der IPM bei pauciserialen HSB ist ihre große Dicke. Im Longitudinal- oder Tangential-schliff quergetroffene Prismen sind immer durch eine klare Prismenscheide von der IPM getrennt, obwohl die Differenzierung von IPM und Prismen aufgrund der parallelen Anordnung ansonsten (z.B. bei längsgetroffenen Prismen) undeutlich ist. Eine dicke IPM, die die Prismen allseitig umhüllt, durch eine deutliche Prismenscheide abgetrennt ist und deren Kristallite streng parallel zu den Prismen verlaufen, kann somit als Schlüsselmerkmal für pauciserialer HSB gelten (z.B. Taf. 3, Fig. 1 und 2; Taf. 5, Fig. 2 und 3; Taf. 7, Fig. 5).

Als weiteres Merkmal pauciserialer HSB läßt sich der Prismenquerschnitt anführen. Während die Prismen bei multiserialen HSB in der PI seitlich leicht abgeflacht sind und einen ovalen Querschnitt aufweisen, sind die Prismenquerschnitte bei pauciserialen HSB unregelmäßig rundlich (Taf. 1, Fig. 3).

In der Vergangenheit wurde wiederholt auf das unregelmäßige Erscheinungsbild der pauciserialen HSB (vor allem im Längsschnitt) hingewiesen (Korvenkontio 1934: 104, Wahlert 1968: 4, Sahni 1980: 23, 1985: 145). Dies ist nach meinen Beobachtungen auf folgende drei Eigenschaften pauciserialer HSB zurückführbar: die große Schwankungsbreite der Zahl der Prismenlagen pro HSB, ein unruhig-welliger Verlauf der HSB in der Transversal-Ebene (im Tangential-schliff zu beobachten) und die dicke IPM, die sich im Längsschliff nur undeutlich von den Prismen differenziert (z.B. Taf. 6, Fig. 4).

### Multiserialer HSB

(Taf. 3, Fig. 3-8)

Korvenkontio (1934: 130) bezeichnete HSB, die aus 4-7 Prismen aufgebaut sind, als multiserial. Die Angaben späterer Bearbeiter schwanken zwischen "mehrere" (Wahlert 1968, 1989), 4-6 (Sahni 1980: 23), 7-9 (Sahni 1985: 145) und "mehr als 4" (Koenigswald 1985: Abb. 5). Lange Zeit wurde die Zahl der Prismenlagen pro HSB als Hauptunterscheidungsmerkmal für pauci- und multiserialer HSB angesehen. Eine eindeutige Definition multiserialer HSB ist jedoch nur mit strukturellen Merkmalen möglich.

### Neudefinition multiserialer HSB

Meine Untersuchungen haben gezeigt, daß die Zahl der Prismenlagen in multiserialen HSB bei verschiedenen Taxa stark schwanken kann. Die höchsten Zahlen

werden bei den Bathyergidae mit 7-9 (z.B. *Cryptomys hottentotus*; Taf. 9, Fig. 5) erreicht, während die Zahl der Prismenlagen beispielsweise bei den Ctenodactylidae auf 3-4 (z.B. *Pellegrinia*, *Massoutiera*; Taf. 8, Fig. 4 und 5) und den Octodontidae sogar auf durchschnittlich 3 absinken kann (z.B. *Platypittamys*, *Sciamys*, *Octodon*; Taf. 11, Fig. 7); der Zahl der Prismenlagen nach wären die HSB dieser Nager gemäß der alten Definition als pauciserial zu bezeichnen. Wegen dieses Problems suchte man nach weiteren Kriterien zur Charakterisierung multiserieller HSB. Wahlert (1984: 356) bezeichnet den graduellen Richtungswechsel der Prismen beim Übertritt in das nächsthöhere Band, der im Longitudinalschnitt in den Übergangszonen (s.o.) beobachtet werden kann, als wichtigstes Merkmal multiserieller HSB. Die Prismen sind in den multiseriellen HSB etwas stärker inkliniert als die Bänder selbst, so daß sie von Zeit zu Zeit von einem Band in das nächsthöhere überwechseln müssen. Im Tangentialschnitt macht sich der graduelle Richtungswechsel durch ein sigmoidales Schwingen der Prismenpakete übereinanderliegender HSB bemerkbar.

Die IPM wurde bisher wenig beachtet; Wahlert (1989) erwähnt lediglich, daß sie parallel oder winklig zu den Prismen verlaufen kann. Nach meinen Beobachtungen ist die IPM neben den Übergangszonen das wichtigste Unterscheidungskriterium zwischen multiseriellen und pauciserialen HSB; außerdem lassen sich mit Hilfe der IPM innerhalb der multiseriellen HSB verschiedene Subtypen ausgliedern (Taf. 12). Die IPM kann bei multiseriellen HSB begleitend, spitzwinklig-anastomosierend oder rechtwinklig-plattenartig zu den Prismen verlaufen.

- Subtyp mit begleitender IPM (Taf. 3, Fig. 3-4; Taf. 12, Fig. 1-2)

Die Faserrichtung der IPM verläuft parallel zu den Prismen. Eine rein parallele Orientierung tritt nur bei wenigen Taxa auf (z.B. *Cavia*, *Galea*). Im Unterschied zu pauciserialen HSB ist die begleitende IPM wesentlich dünner und kaum von den Prismen zu differenzieren, da die Prismenscheide sehr undeutlich ausgeprägt ist.

- Subtyp mit spitzwinklig-anastomosierender IPM (Taf. 3, Fig. 5-6; Taf. 12, Fig. 3-4)

Die Faserrichtung der IPM verläuft in einem Winkel, der deutlich kleiner ist als  $90^\circ$  zu den Prismen. Die IPM kann unterschiedlich stark anastomosieren; meist werden 2-3 Prismen oder größere Gruppen "umflossen", es kann aber auch nahezu jedes Prisma von IPM umgeben sein. Die Winkeldifferenz zwischen IPM und Prismen kann innerhalb des Schmelzbandes schwanken; dies ist besonders auffällig, wenn die IPM mit den Prismen nur einen kleinen Winkel bildet. Hierbei kann es vorkommen, daß die IPM in einigen Bereichen der PI parallel zu den Prismen verläuft und in anderen wiederum deutlich gewinkelt ist; in Ober- und Unterkieferzähnen kann die IPM kleinere Winkeldifferenzen zeigen (Kap. "Unterschiede zwischen oberen und unteren Inzisiven" [S. 129]).

Auch zwischen Individuen sind gewisse Unterschiede möglich; Boyde (1978: Abb. 10) bildet beispielsweise einen I inf. von *Cavia* ab, der eine spitzwinklige IPM zeigt, während der von mir untersuchte I inf. begleitende IPM aufweist. Derartige Schwankungen wurden nur bei spitzwinkliger IPM mit kleinem Winkel, nicht aber bei rechtwinklig-plattiger IPM beobachtet.

- Subtyp mit rechtwinklig-plattiger IPM (Taf. 3, Fig. 7-8; Taf. 12, Fig. 5-8)

Die Faserrichtung der IPM verläuft (nahezu) rechtwinklig ( $80-90^\circ$ ) zur Prismenrichtung. Die IPM anastomosiert kaum und bildet Platten, die senkrecht zu den HSB zwischen den Prismenreihen liegen. Daher zeigt die IPM eine negative Inklination, deren Betrag etwa der Inklination der HSB entspricht. Im Übergangsbereich zur PE ändert die IPM ihre Richtung und verläuft in der PE mit einer Inklination von  $0^\circ$ . Die Richtungsänderung kann bereits im äußeren Drittel der PI einsetzen und dort zu einer spitzwinklig zu den Prismen orientierten IPM führen (z.B. bei den Bathyergidae; Abb. 43-52, 56 und 57).

Dieser Schmelztyp charakterisiert unter den Caviomorpha die Octodontoidea, findet sich aber auch bei den Ctenodactylidae (spätestens seit dem mittleren Miozän), Bathyergidae und *Pedetes*. Bei allen drei Subtypen ist die IPM durchweg schwächer entwickelt als die Prismen.

Die Inklination multiserieller HSB schwankt bei oberen und unteren Inzisiven zwischen  $10-15^\circ$  und  $50^\circ$ , wobei die HSB in unteren Inzisiven durchschnittlich etwas stärker inkliniert sind; auch sind bei Formen mit dünnem Schmelz und dünnen HSB die Bänder meistens stärker inkliniert als bei dickschmelzigen Formen mit dicken HSB. Die Prismen sind seitlich leicht abgeflacht und haben einen ovalen Querschnitt.

Korvenkontio (1934: 146) nennt bereits von Tomes (1850) als "cells" erwähnte "Räumchen" und "Kanälchen" ein typisches Merkmal multiseriellen Schmelzes; sie träten auch beim "myodonten" Schmelz (= uniserieller Schmelz) auf, fehlten aber den sciuromorphen Nagern fast vollständig. Nach Boyde (1978: 54) handelt es sich dabei um kristallit-freie Räume, die bei plattenartig zwischen den Prismen liegender IPM entstehen, da bei dieser Packungsart offensichtlich nicht der gesamte Raum vollständig ausgefüllt werden kann. Diese interprismatischen Zwischenräume sind allerdings sehr klein, so daß sie im Lichtmikroskop kaum als "Räumchen" erkennbar sein dürften. Wahrscheinlich waren es Lichtreflexionen bzw. Schatten in den interprismatischen Zwischenräumen, die Korvenkontio (1934) als "Räumchen" und "Kanälchen" interpretierte. Damit wäre auch erklärt, daß er bei den Sciuromorphen keine "Kanälchen" beobachtete, wohl aber bei den anderen Nagern mit "myodontem" (= uniserialem) Schmelz. Bei den Myomorpha verläuft die IPM nämlich rechtwinklig zu den Prismen, bei den Sciuromorpha aber begleitend, was offensichtlich eine dichtere Raumausfüllung zuläßt.

#### Uniseriale HSB

(Taf. 4)

Die Dicke der uniseriellen HSB beträgt nur ein einziges Prisma, wobei sich die Prismen angrenzender HSB nahezu rechtwinklig überkreuzen. Unter den drei HSB-Subtypen gelten die uniseriellen HSB als die am stärksten abgeleiteten (Koenigswald 1980, 1985); sie sind auf die Nagetiere beschränkt und können in Inzisiven und Backenzähnen auftreten. Dabei ist zwischen zwei Subtypen zu unterscheiden, nämlich uniseriellen HSB mit begleitender und mit rechtwinkliger IPM. Uniseriale HSB mit begleitender IPM (Taf. 4, Fig. 1 und 2) sind typisch für die Sciuromorphen, während die Myomorphen durch rechtwinklige IPM (Taf. 4, Fig. 3 und 4) gekennzeichnet sind

(Boyde 1978, Wahlert & Koenigswald 1985). Die uniserialen HSB mit begleitender IPM lassen sich direkt von pauciserialen HSB ableiten und können daher gegenüber den uniserialen HSB mit rechtwinkliger IPM als primitiv gelten. Übergänge von pauciserialen zu uniserialen HSB wurden bei den Ischyromyoidea (Korvenkontio 1934) beobachtet; auch innerhalb der *Cylindrodontidae* und *Theridomyidae* müssen Übergänge stattgefunden haben, da in diesen Gruppen pauciserialen und uniserialen HSB vorkommen. Die *Hystricognathi* haben keine uniserialen HSB entwickelt.

### Radialschmelz

(Taf. 2, Fig. 1, 4 und 5)

Im radialen Schmelz der *portio externa* verlaufen die Prismen alle gleichgerichtet parallel zur Schmelzaußenseite und sind im allgemeinen nach apikal inkliniert. Eine Ausnahme hiervon sind die meisten rezenten und fossilen *Bathyergomorpha* (und der *Paramyide Acritoparamys*; Taf. 5, Fig. 1), bei denen die Prismen zumindest im äußeren Teil der PE senkrecht zur EDJ stehen, d.h. eine Inklination von  $0^\circ$  haben.

Die Prismen sind in der PE im Vergleich zur PI stärker seitlich abgeflacht und besitzen hier vorwiegend einen flachovalen bis lanzettförmigen Querschnitt (Taf. 1, Fig. 4).

Die IPM verläuft immer senkrecht zur EDJ (Inklination =  $0^\circ$ ) und anastomosiert zwischen den steil inklinierten Prismen, so daß sie im Querschnitt wie ein Netz wirkt, in dessen Maschen die quergetroffenen Prismen stecken. Sind die Prismen ebenfalls senkrecht zur EDJ orientiert (*Bathyergomorpha*), ist die IPM begleitend; in diesem Fall lassen sich IPM und Prismen im Longitudinal- und Querschliff nur schwer voneinander abgrenzen (Taf. 2, Fig. 5).

Die Dicke des IPM-"Netzes" der PE ist ein wichtiges Merkmal zur Unterscheidung des Radialschmelzes im pauciserialen und multiserialen Schmelzmuster.

Die PE macht meist 10-30% der Gesamtdicke der Schmelzaufgabe aus und kann in Extremfällen gut 50% erreichen (z.B. bei *Protoptychus*; Taf. 6, Fig. 2 und 3; Abb. 23).

Eine Korrelation zwischen Benutzung der Inzisiven als Grabwerkzeuge und besonders dicker PE, wie sie Korvenkontio (1934: 185 f) bei den *Bathyergiden* beobachtete, konnte nicht bestätigt werden (Kap. "Dickenverhältnis PI/PE bei zahngrabenden Nagern" [S. 130]). Eine Abgrenzung von PI und PE ist im lichtmikroskopischen Bild —das Korvenkontios einzige Informationsquelle darstellte— allerdings nicht einfach, besonders wenn die Grenze PI/PE wie bei den *Bathyergiden* undeutlich ist.

### Radialschmelz im pauciserialen Schmelzmuster

(Taf. 3, Fig. 2; Taf. 5, Fig. 3; Taf. 6)

Nach meinen Beobachtungen bestehen zwischen dem Radialschmelz der PE des pauciserialen und multiserialen Schmelzmusters signifikante Unterschiede. So sind die Prismen in der PE des pauciserialen Schmelzmusters in der Regel seitlich kaum abgeflacht und haben einen ovalen Querschnitt, im Gegensatz zum mindestens flachovalen,

meist jedoch lanzettförmigen Prismenquerschnitt in der PE des multiseriellen Schmelzmusters; auch sind die Prismen in der PE des pauciseriellen Schmelzmusters meist weniger zahlreich und stehen weitständiger in einer auffallend dicken IPM, was sich besonders gut im Querschnitt zeigt (Taf. 3, Fig. 2; Taf. 6, Fig. 5).

Die Inklination der Prismen in der PE ist beim pauciseriellen Schmelzmuster generell geringer als beim multiseriellen. Sie schwankt meist zwischen 35 und 55° (Taf. 5, Fig. 2 und 3; Taf. 6, Fig. 1, 3 und 6); bei *Leptotomus* werden sogar nur 25° erreicht und bei *Acritoparamys atavus*, dem ältesten bekannten Nagetier aus dem Paläozän von Montana, verlaufen die Prismen in der PE senkrecht zur EDJ (Inklination = 0°; Taf. 5, Fig. 1).

### Radialschmelz im multiseriellen Schmelzmuster

(z.B. Taf. 1, Fig. 4; Taf. 2, Fig. 1 und 4)

Die Prismen sind im Radialschmelz des multiseriellen Schmelzmusters seitlich stark abgeflacht, ihre Querschnitte erscheinen daher meist lanzettförmig. Bis auf einige Ausnahmen (Tsaganomyidae und Bathyergidae [Taf. 2, Fig. 5; Taf. 9]) sind die Prismen wesentlich steiler inkliniert als beim Radialschmelz des pauciseriellen Schmelzmusters (oft 80° und mehr).

Die IPM ist mit einer Inklination von 0° senkrecht zur EDJ orientiert und anastomosiert regelmäßig zwischen den Prismen. Sie ist in der PE zwar stärker als in der PI entwickelt, bleibt aber deutlich schwächer als die IPM in der PE des pauciseriellen Schmelzmusters; im Querschnitt erscheint sie vielfach als ein feines Netz, das die Prismenquerschnitte umgibt (Taf. 1, Fig. 4).

### "Innerer radialer Schmelz"

(Taf. 2, Fig. 2)

Bei einigen der untersuchten Nagetiere (z.B. *Ctenodactylus*, *Felovia*, *Thryonomys*) befindet sich an der EDJ eine bis ca. 20 µm dicke Schicht mit parallelem Prismenverlauf. Koenigswald (1985) beobachtete den "inneren radialen Schmelz" bei Nagetieren in den Inzisiven von *Chinchilla* und *Ctenodactylus*, sowie u.a. in den Molaren von Arvicoliden. Nach diesen und weiteren Beobachtungen bei paläozänen Arctocyoniden entwickelte er folgendes Modell (Koenigswald 1985: Abb. 1): Die HSB entstehen in der Mitte des zunächst ausschließlich aus radialem Schmelz bestehenden Schmelzbandes und breiten sich von da nach intern zum Dentin und nach extern zur Schmelzaußenkante hin aus. Demzufolge interpretierte er die innere Lage radialen Schmelzes der Nagerinzisiven als Relikt des vorhergehenden radialen Schmelzes. Gegen diese Interpretation spricht bei den Nagerinzisiven das unregelmäßige Auftreten des "inneren radialen Schmelzes" bei einzelnen Vertretern unterschiedlicher Familien. Auch konnte die innere parallele Schicht nur bei Formen mit multiseriellen, nicht jedoch mit pauciseriellen HSB gefunden werden. Da die multiseriellen HSB jedoch von pauciseriellen HSB abgeleitet sind (s.u.), sollte die innere radiale Schicht als Primitivmerkmal des Nagerinzisiven-Schmelzes auch bei diesen zu finden sein. Nach meinen Beobach-

tungen handelt es sich um eine wachstumsbedingte "Startzone" der Prismen ohne weiterreichende phylogenetische Aussagemöglichkeiten, wofür auch ihre durchweg geringe Dicke spricht.

### Prismenlose externe Lage (PLEX)

(Taf. 2, Fig. 6 und 7)

Die Schmelzprismen ziehen von der EDJ nicht ganz bis an die Schmelzaußenseite durch, sondern verlieren sich kurz vorher (Koenigswald 1980: 21). Die äußerste Schmelzschicht wird von der IPM gebildet. Deren Kristallite treten seitlich an den Prismen vorbei und "fließen" zu einer einheitlichen Schicht mit parallel ausgerichteten Kristalliten zusammen. Die Kristallite der Prismen haben offensichtlich keinen Anteil am Aufbau der PLEX, wenn Prismen und IPM gewinkelt verlaufen (Taf. 2, Fig. 6); bei begleitender IPM scheinen die Kristallite der Prismen mit in die PLEX "einzufließen" (Taf. 2, Fig. 7; Koenigswald 1992: Abb. 8). Die PLEX erreicht selten mehr als 10 µm; ihre Oberfläche ist glatt und glänzend und wird deshalb als Glanzschicht bezeichnet.

### SCHMELZMUSTER IN DEN NAGERINZISIVEN

Der Schmelz der Nagerinzisiven ist bis auf einzelne Ausnahmen aus zwei Schichten, einer inneren mit HSB (Portio interna, PI) und einer äußeren Schicht Radialschmelz (Portio externa, PE), aufgebaut (Korvenkontio 1934; Taf. 2, Fig. 1); dadurch unterscheiden sich die meisten Nagetiere von den Lagomorphen, deren Inzisiven die PE mit dem Radialschmelz fehlt. In einigen Fällen kann unmittelbar an der Schmelz-Dentin-Grenze (EDJ) eine dünne "Startzone" mit parallelem Prismenverlauf eingeschoben sein (sog. "innerer radialer Schmelz", Kap. "Innerer radialer Schmelz" [S. 30 f]). Die Portio externa ist in Einzelfällen extrem reduziert (z.B. *Pellegrinia panormensis*; Taf. 8, Fig. 3) oder fehlt ganz (*Heterocephalus jaegeri*; Taf. 9, Fig. 3). Somit kann ein Fehlen der PE nicht mehr als absolutes Unterscheidungskriterium von Rodentia und Lagomorphen gelten.

Andererseits kann das Schmelzmuster der Inzisiven auch stärker modifiziert werden. So haben Wahlert & Koenigswald (1985) für die unteren Inzisiven der Eomyiden ein kompliziertes dreischichtiges Schmelzmuster beschrieben, bei dem die PI zweigeteilt ist. Bei *Ondatra zibethicus* ist die IPM in den uniserialen HSB von oberem und unterem Inzisiv unterschiedlich orientiert. Während die IPM der HSB in den oberen Inzisiven rechtwinklig zu den Prismen verläuft, ist sie in den unteren Inzisiven begleitend. Derartige Unterschiede in oberen und unteren Inzisiven scheinen jedoch auf einzelne Familien, wie z.B. die Gliridae (Korvenkontio 1934), beschränkt zu sein und wurden bei den hier untersuchten Nagergruppen nicht beobachtet.

### Neudefinition des pauciserialen Schmelzmusters

Im pauciserialen Schmelzmuster wird die PI von pauciserialen HSB und die PE von Radialschmelz gebildet, der meist eine charakteristische Ausprägung zeigt (Kap.

"Radialschmelz in pauciserialen Schmelzmuster" [S. 29 f]). Ein "innerer radialer Schmelz" wurde nicht beobachtet; eine PLEX kann vorkommen oder fehlen. Bei den von mir untersuchten Arten trat keine Reduktion der PE auf. Flynn *et al.* (1987) beobachteten bei Inzisiven aus dem Clarkforkian, die sie auf *Acritoparamys atwateri* bezogen, eine nur undeutlich entwickelte oder sogar fehlende PE.

Ein weiteres Charakteristikum der Nager mit pauciserialen Schmelzmuster ist die auffallend geringe Dicke des Schmelzbandes; sie liegt oft nur zwischen 50 und 80  $\mu\text{m}$  und erreicht auch bei mittelgroßen Formen (z.B. *Reithroparamys*) selten mehr als 100  $\mu\text{m}$  (Taf. 3, Fig. 2; Taf. 5, Fig. 1-3; Taf. 6). Eine Ausnahme stellt der untersuchte obere I von *Prolapsus* dar, dessen Schmelzaufgabe mit 210-220  $\mu\text{m}$  ungewöhnlich dick ist, zumal die des unteren I nur 100  $\mu\text{m}$  mißt. Bei den Ctenodactyloidea ist das pauciserialen Schmelzband ebenfalls etwas dicker (ca. 130-140  $\mu\text{m}$ ; Taf. 7, Fig. 1 und 2, 4-6).

### Merkmalskatalog für das pauciserialen Schmelzmuster nach der neuen Definition

Das pauciserialen Schmelzmuster läßt sich mit folgenden Merkmalen eindeutig vom multiseriale Schmelzmuster abgrenzen:

#### **Portio interna**

1. Die Kristalltrichtung der IPM verläuft immer parallel zu den Prismen, die IPM ist auffallend dick (etwa gleicher Anteil wie die Prismen) und umhüllt die Prismen allseitig; eine deutliche Prismenscheide ist vorhanden.
2. Die Prismen haben etwa die gleiche Inklination wie die HSB und wechseln nur selten in das nächsthöhere Band; daher fehlen Übergangszonen zwischen den Bändern.
3. Die HSB sind nicht oder nur schwach inkliniert.
4. Der Prismenquerschnitt ist unregelmäßig-rundlich.
5. Die HSB sind in der Transversal-Ebene unruhig-wellig verbogen (Tangential-schnitt).
6. Die Zahl der Prismenlagen in den einzelnen HSB schwankt stark.
7. Die durchschnittliche Zahl der Prismen pro HSB liegt bei ca. 3.

#### **Portio externa**

8. Die Inklination der Prismen ist mit ca. 25-55° geringer als bei den meisten Formen mit multiseriale Schmelz.
9. Die IPM ist auffallend dick und hat meist einen deutlich größeren Anteil am Aufbau des Schmelzes als die Prismen.
10. Der Prismenquerschnitt ist seitlich nur wenig abgeflacht (rundlich-oval).

#### **Gesamtes Schmelzband**

11. Das Schmelzband ist mit meist nur 60-100  $\mu\text{m}$  sehr dünn.

### Neudefinition des multiseriale Schmelzmusters

Im multiseriale Schmelzmuster wird die PI von multiseriale HSB gebildet, die in drei unterschiedlichen Subtypen auftreten können. Die PE besteht aus Radialschmelz,

der sich deutlich von dem des pauciserialen Schmelzmusters unterscheidet (Kap. "Radialschmelz in multiserialen Schmelzmuster" [S. 30]). Ein "innerer radialer Schmelz" (max. ca. 20  $\mu\text{m}$  dick) kann, ebenso wie eine PLEX, auftreten oder fehlen. Der Radialschmelz der PE kann nahezu (z.B. *Pellegrinia panormensis*) oder völlig (*Heterocephalus jaegeri*) reduziert sein; er erreicht maximal gut 50% vom Schmelzband.

Das Schmelzband ist im multiserialen Schmelzmuster wesentlich dicker als im pauciserialen. Die Schmelzdicke schwankt zwischen 80 und 840  $\mu\text{m}$ , wobei der obere Grenzbereich allerdings von Groß- und Riesenformen (*Eumegamys*, *Amblyrhiza*) eingenommen wird. Andererseits erreicht die Schmelzdicke schon bei Kleinformen meist deutlich mehr als 100  $\mu\text{m}$ , so z.B. bei *Makalata* ca. 135 und bei *Platypittamys* ca. 150  $\mu\text{m}$ .

### Merkmalsskatalog für das multiserielle Schmelzmuster nach der neuen Definition

Das multiserielle Schmelzmuster läßt sich mit folgenden Merkmalen eindeutig definieren:

#### **Portio interna**

1. Die Faserrichtung der IPM verläuft meistens in einem spitzen oder rechten Winkel zu den Prismen; falls sie parallel zu den Prismen orientiert ist, ist sie deutlich dünner als bei pauciserialen HSB; die Prismenscheide ist undeutlich (bei begleitender IPM).
2. Im Longitudinalschnitt sind zwischen den HSB Übergangszonen zu beobachten, die dadurch zustande kommen, daß Prismen ins nächsthöhere Band überwechseln.
3. Die HSB sind immer nach apikal inkliniert; in den meisten Fällen liegt die Inklination zwischen 25 und 50°.
4. Die Prismen sind seitlich abgeflacht (ovaler Querschnitt).
5. Die Zahl der Prismen pro HSB liegt durchschnittlich bei 3-7.

#### **Portio externa**

6. Die Prismen sind sehr steil (bis über 80°) nach apikal inkliniert (Ausnahme: Bathyergoidea, siehe Kap. "Tsaganomyidae" [S. 53 ff] und "Bathyergidae" [S. 55 ff] sowie Taf. 9).
7. Die IPM ist wesentlich dünner als bei Formen mit pauciserialen HSB.
8. Die Prismen sind seitlich stark abgeflacht (flachovaler bis lanzettförmiger Querschnitt).

#### **Gesamtes Schmelzband**

9. Das Schmelzband ist meist wesentlich dicker als bei Formen mit pauciserialen Schmelzmuster (meist deutlich über 100  $\mu\text{m}$ ; beobachtete Maximaldicke: 840  $\mu\text{m}$ ).

Von diesen Merkmalen können Nr. 1 und 2 als Schlüsselmerkmale verwendet werden; die übrigen Merkmale helfen den Befund abzusichern. Bei Vorhandensein eines Longitudinal- und Transversalschnittes kann mit vorliegendem Merkmalskatalog eindeutig entschieden werden, ob es sich um pauciserielle oder multiserielle HSB handelt.

## Legende zu den Schmelzdiagrammen

### Schmelztypen innerhalb der Portio interna



pauciseriale HSB



multiseriale HSB mit  
begleitender IPM



multiseriale HSB mit  
spitzwinklig-anastomosierender IPM



multiseriale HSB mit  
rechtwinklig-plattiger IPM



uniseriale HSB, horizontal oder schwach  
inkliniert, mit begleitender IPM

### Schmelztypen innerhalb der Portio externa



radialer Schmelz, Prismen horizontal



radialer Schmelz, Prismen  
schwach inkliniert



radialer Schmelz, Prismen  
steil inkliniert



Dentin (D.)

Abb. 8.— Legende zu den Schmelzmuster-Diagrammen. In den Diagrammen sind die Schmelzmuster mit ihren Schmelztypen und dem ungefähren Prozentanteil von Portio interna und P. externa (gesamt = 100%) im Längsschnitt dargestellt. Sie sollen einen Eindruck der Dickenverhältnisse beider Portiones vermitteln und sind nicht zum direkten Abnehmen von Maßen geeignet. Die PLEX ist nicht abgebildet.

## DER INZISIVENSCHMELZ DER UNTERSUCHTEN SCIUROGNATHI

### PARAMYIDAE MILLER & GIDLEY 1918

Wood (1962) faßt die fünf Familien Paramyidae, Sciuravidae, Ischyromyidae, Cylindrodontidae und Protoptychidae zur Überfamilie Ischyromyoidea zusammen; dieser Gliederung wird auch hier gefolgt. Die Ischyromyoidea sind durch eine protrogomorphe Kiefermuskulatur gekennzeichnet und zählen zu den ursprünglichsten Nagetieren. Sie wurden lange Zeit als die Wurzelgruppe aller anderen Nagerfamilien angesehen (z.B. Chaline & Mein 1979), was durch die Funde früheozäner Ctenodactyloidea in Asien jedoch in Frage gestellt wird. Die Ischyromyoidea sind auf das Alttertiär beschränkt; zu ihnen zählt das älteste bekannte Nagetier, *Acritoparamys atavus* aus dem obersten Paläozän (Tiffanian) von Montana.

Bei Wood (1975) bilden verschiedene Taxa der Ischyromyoidea (Reithro-

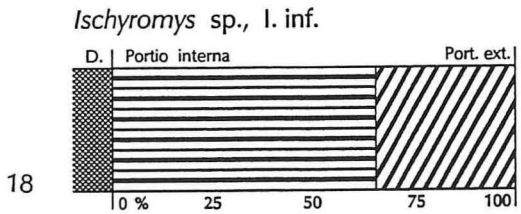
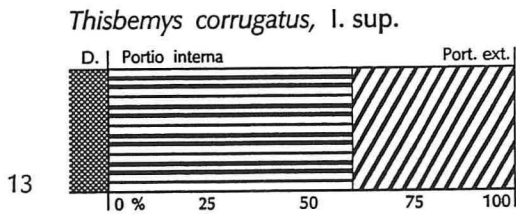
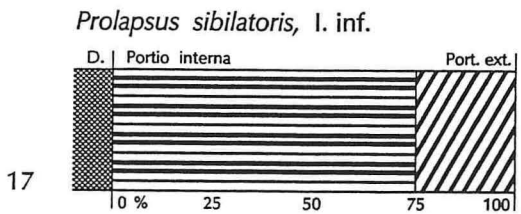
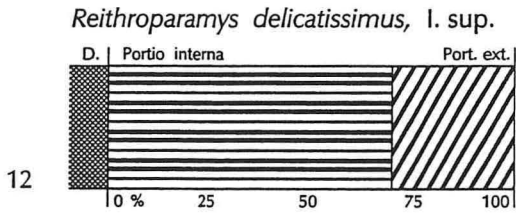
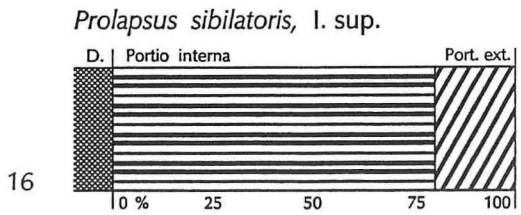
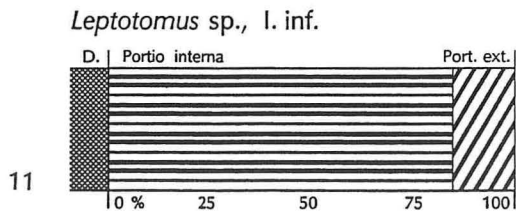
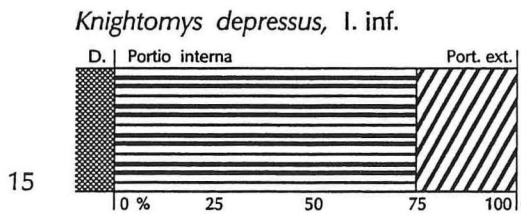
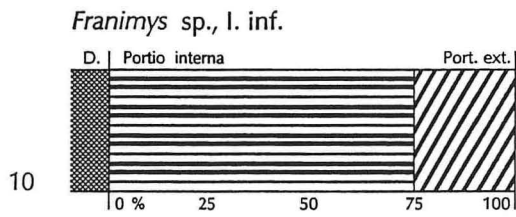
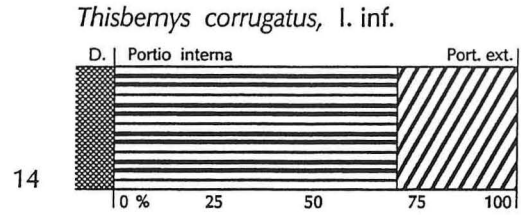
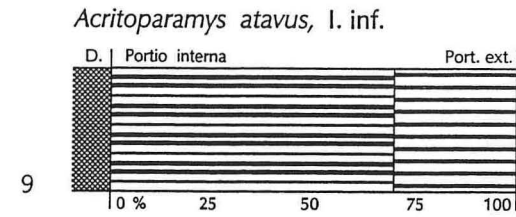


Abb. 9-18.— Schmelzmuster-Diagramme von Paramyidae (9-14), Sciuravidae (15-17) und Ischyromyidae (18). Die Paramyidae und Sciuravidae haben primitive Schmelzmuster mit pauciserialen HSB, während *Ischyromys* uniserial HSB mit begleitender IPM besitzt. Erklärung der Symbole siehe Abb. 8.

paramyidae, Protoptychidae, *Prolapsus* und *Guanajuatomys* inc. sedis), deren Unterkiefer er als hystricognath ansieht, die Unterordnung "Framimorpha". Für ihn sind sie die Wurzelgruppe der südamerikanischen Caviomorpha. Die Hystricognathie der entsprechenden Unterkiefer wird jedoch angezweifelt (Dawson 1977, Korth 1984), zumal sie meist nur fragmentarisch überliefert sind.

*ACRITOPARAMYS* KORTH 1984

*Acritoparamys atavus* (JEPSEN 1937)

(Abb. 9; Taf. 5, Fig. 1)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin.; Loc.: Eagle Coal Mine, Bear Creek, Montana; Hor.: oberstes Paläozän (Tiffanian), Fort Union member; Coll.: CM 11708; coll. J.L. Kay; SSLG Nr. 812.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 2-3  
IPM: begleitend-umhüllend mit Prismenscheide  
Inklination der HSB: ca. 0° (senkrecht zur EDJ)  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 60 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 30%

Das Schmelzband ist mit nur 55 µm extrem dünn. Die HSB verlaufen im Längsschnitt gerade. Prismenübertritte zwischen den HSB fehlen. Die IPM umhüllt die Prismen allseitig und ist von ihnen durch eine geschlossene Prismenscheide getrennt (besonders gut im Tangentialschliff erkennbar); die Faserrichtung der IPM verläuft parallel zu den Prismen. IPM und Prismen sind in der PI etwa gleichstark. Die Prismen haben in der PE eine sehr geringe Inklination (unter 5°), die IPM verläuft auch hier parallel. Die Grenze PI/PE läßt sich im Längsschnitt nur schwer festlegen. Ein "innerer radialer Schmelz" fehlt, die PLEX ist 4-5 µm dick. Der Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 4 µm.

*FRANIMYS* WOOD 1962

*Franimys* sp. indet.

(Abb. 10)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. dex., aus einem Unterkieferfragment mit P<sub>4</sub> entnommen; ohne Daten; Coll.: AMNH 94074a; SSLG Nr. 865

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 2-3  
IPM in der PI: umhüllend-begleitend mit Prismenscheide  
Inklination der HSB: 0°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 70 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

Die HSB verlaufen im Längsschnitt gerade; Prismenübertritte sind kaum zu beobachten. Ein "innerer radialer Schmelz" fehlt, die PLEX ist etwa 3 µm dick. Die Grenze PI/PE erscheint im Längsschnitt gerade und läßt sich mäßig gut festlegen; die Prismen haben in der PE eine Inklination von 45-50°. Die IPM ist in der PE wesentlich

kräftiger entwickelt als die Prismen, die hier einen seitlich nur wenig abgeflachten, ovalen Querschnitt haben. Der Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 4 µm.

*LEPTOTOMUS* MATTHEW 1910

*Leptotomus* sp. indet.

(Abb. 11)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. dex., aus einem Unterkiefer entnommen; Loc.: Südende der Sage Creek Mt., Uinta Co., Wyoming; Hor.: Bridger D, Mittel-Eozän; Coll.: CM 13894; SSLG Nr. 814.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: (2)-3-(4)  
IPM in der PI: umhüllend-begleitend mit Prismenscheide  
Inklination der HSB: 0°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 70 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15%

Die HSB verlaufen im Längsschnitt gerade; Prismenübertritte sind nicht zu beobachten. Die Grenze PI/PE ist im Längsschnitt kaum exakt festzulegen. Die Prismen haben in der PE nur eine geringe Inklination. Ein "innerer radialer Schmelz" fehlt, die PLEX erreicht 4-5 µm Dicke. Die IPM ist in der PI etwas schwächer als die Prismen entwickelt, überwiegt aber in der PE. Der Prismenquerschnitt ist in der PI rundlich-oval, in der PE nur wenig abgeflacht. Der Prismendurchmesser liegt in der PI bei 4 µm.

*REITHROPARAMYS* MATTHEW 1920

*Reithroparamys delicatissimus* (LEIDY 1871)

(Abb. 12)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. dex.; Loc.: Leavitts Ranch, Bridger Basin, Wyoming; Hor.: Bridgerian, Mittel-Eozän; Coll.: YPM 14408; coll.: Sam Smith, 22.10.1874; SSLG Nr. 841.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3  
IPM in der PI: begleitend-umhüllend mit deutlicher Prismenscheide  
Inklination der HSB: 0°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 100 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 30%

Die HSB verlaufen im Längsschnitt gerade; zwischen ihnen finden keine Prismenübertritte statt. Die Grenze PI/PE erscheint im Längsschnitt gerade und läßt sich mäßig gut fassen. Ein "innerer radialer Schmelz" fehlt, eine PLEX ist nur angedeutet. Die Prismen haben in der PE eine Inklination von 40-45°, die IPM eine von 0°. Die IPM ist in der PE wesentlich stärker als die Prismen entwickelt, die hier seitlich wenig abgeflachte, ovale Querschnitte zeigen. Der Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 4 µm.

THISBEMYS WOOD 1959

*Thisbemys corrugatus* WOOD 1962

(Abb. 13, 14; Taf. 1, Fig. 3; Taf. 3, Fig. 2; Taf. 5, Fig. 3)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. dex.; Loc.: Bridger Basin, Wyoming; Hor.: Bridgerian, Mittel-Eozän; Coll.: YPM 13361-2; 1873, SSLG Nr. 840;  
ein I inf. sin.; Loc.: Bridger Basin, Wyoming; Hor.: Bridgerian, Mittel-Eozän; Coll.: YPM 13374; coll.: Crew, 1882; SSLG Nr. 839.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3  
IPM in der PI: begleitend-umhüllend mit Prismenscheide  
Inklination der HSB: ca. 20°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 90 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 40%

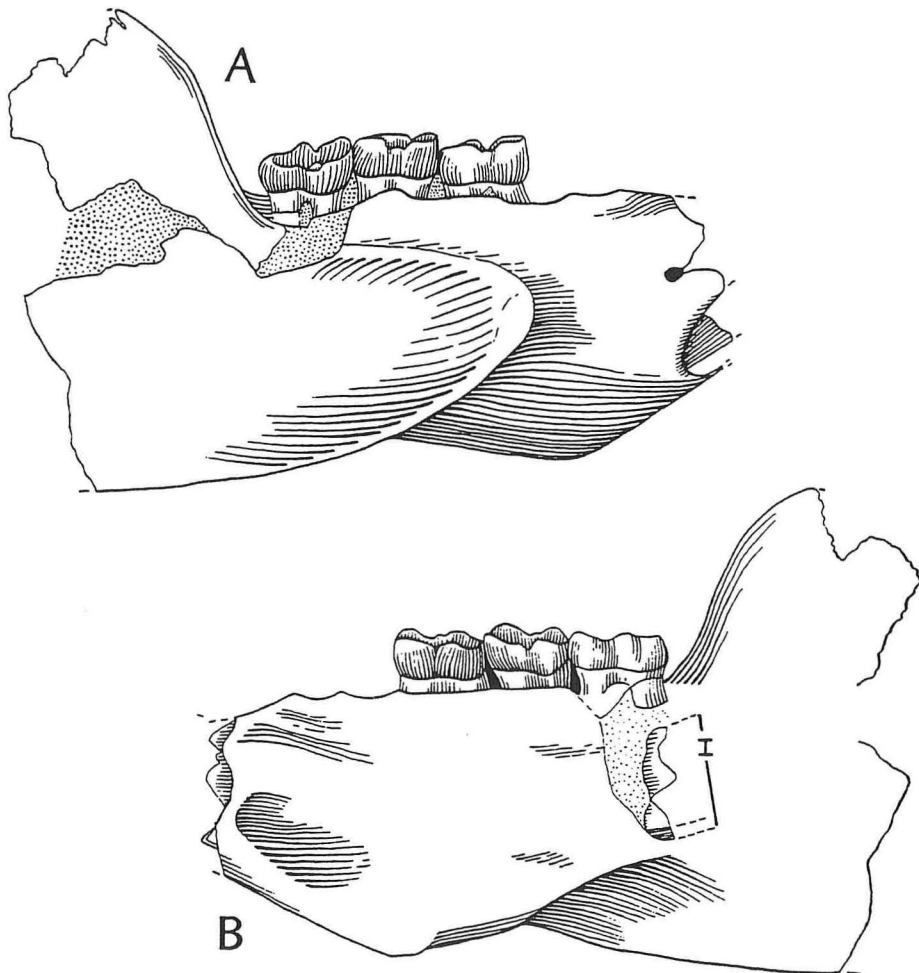


Abb. 19.— *Prolapsus sibilatoris*, Holotyp, Mittel-Eozän, Texas; TMM Nr. 41372-179, ca. x 4,5. A: Lateralansicht, B: Medialansicht des rechten Unterkiefers; I: hinteres Ende des I inf. Aus Wood (1973).

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: (2)-3  
IPM in der PI: umhüllend-begleitend mit Prismenscheide  
Inklination der HSB: 10°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 70 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 30%

Die HSB erscheinen im Längsschnitt gerade; Prismenübertritte sind fast nicht zu beobachten. Ein "innerer radialer Schmelz" fehlt, die PLEX ist etwa 3 µm dick. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und läßt sich mäßig gut fassen. Die IPM ist in der PI etwas schwächer als die Prismen entwickelt, in der PE dagegen wesentlich stärker. Die Prismen haben in der PI einen rundlichen Querschnitt und in der PE einen ovalen. Der Prismendurchmesser liegt in der PI bei 3,5-4 µm.

SCIURAVIDAE MILLER & GIDLEY 1918

KNIGHTOMYS GAZIN 1961

*Knightomys depressus* (LOOMIS 1907)

(Abb. 15; Taf. 3, Fig. 1; Taf. 5, Fig. 2)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus einem Unterkiefer entnommen; Loc.: N 1/4 sec.6 T39N, R78W, Sullivan (Davis) Ranch, Wind River Basin, Wyoming; Hor.: Wind River Formation, Lost Cabin member; Unter-Eozän; Coll.: CM 22250; coll.: Daniel Guthrie; SSLG Nr. 816;

ein I inf. sin., aus einem Unterkieferfragment ohne P und M entnommen; Loc.: Wind River Basin, Lysite; Hor.: Wind River Formation, Unter-Eozän; Coll.: ACM 2832; SSLG Nr. 819.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 2-3  
IPM in der PI: umhüllend-begleitend mit Prismenscheide  
Inklination der HSB: 8-15°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 80 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

Die HSB verlaufen im Längsschnitt gerade; Prismenübertritte sind nicht zu beobachten. Ein "innerer radialer Schmelz" fehlt, die PLEX ist etwa 3 µm dick. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt unregelmäßig und ist schwer faßbar. Die Prismen haben in der PE eine Inklination von ca. 50°. In der PE ist die IPM kräftiger als die Prismen entwickelt; die Prismenquerschnitte sind hier oval. Der Prismendurchmesser liegt in der PI bei 3 µm.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 2-3  
IPM in der PI: begleitend-umhüllend mit Prismenscheide  
Inklination der HSB: um 0° schwankend  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 60 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

In den übrigen Merkmalen gleichen sich die Inzisiven 816 und 819.

?SCIURAVIDAE *PROLAPSUS* WOOD 1973

*Prolapsus sibilatoris* WOOD 1973

(Abb. 16, 17, 19; Taf. 6, Fig. 1)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. dex.; Loc.: Serendipity, Brewster Co., Texas; Hor.: Uintan (Eozän); Coll.: TMM 41745-48; SSLG Nr. 762;  
ein I inf. sin.; Loc.: Whistler Squat local fauna, West Texas; Hor.: Uintan (Eozän); Coll.: TMM 41372-198; SSLG Nr. 761.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 2-3  
IPM in der PI: umhüllend-begleitend mit Prismenscheide  
Inklination der HSB: 5-8°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 210 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 30%

Die HSB verlaufen im Längsschnitt gerade; Prismenübertritte sind nur selten zu beobachten. Ein "innerer radialer Schmelz" existiert nicht, eine PLEX ist nur angedeutet. Die Grenze PI/PE erscheint im Längsschnitt gerade und läßt sich recht gut fassen. Die Prismen haben in der PE eine Inklination von ca. 50°, ihre Querschnitte sind hier flachoval; die IPM ist fast gleichstark wie die Prismen entwickelt. Der Prismendurchmesser in der PI liegt bei 3,5-4 µm.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 2-3  
IPM in der PI: begleitend-umhüllend mit Prismenscheide  
Inklination der HSB: 0°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 100 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

Die Genze PI/PE verläuft etwas unregelmäßig und läßt sich mäßig gut fassen. In der PE ist die IPM wesentlich kräftiger als die Prismen; die Prismenquerschnitte sind hier oval bis flachoval. Die Inklination der Prismen beträgt in der PE ca. 30°. In den übrigen Merkmalen entsprechen sich oberer und unterer Inzisiv.

ISCHYROMYIDAE ALSTON 1876

*ISCHYROMYS* LEIDY 1856

*Ischyromys* sp. indet.

(Abb. 18)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin, aus einem Unterkieferfragment mit Bezahnung entnommen; Loc.: B. Grimm Ranch, NW 1/4, sec. 35, T 33 N, R 56 W, Sioux Co., Nebraska; Hor.: Lower Orellan, Mittel-Oligozän; Coll.: MPUM 39511; SSLG Nr. 803.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 1 (selten 2)  
IPM in der PI: begleitend-umhüllend mit Prismenscheide  
Inklination der HSB: 0°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 70 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 35%

Die uniserialen HSB verlaufen im Längsschnitt gerade. Ein "innerer radialer Schmelz" fehlt, eine PLEX von ca. 3  $\mu\text{m}$  Dicke ist vorhanden. Die Grenze PI/PE erscheint im Längsschnitt gerade und läßt sich recht gut fassen. IPM und Prismen sind in der PE etwa gleichstark; die Prismenquerschnitte sind hier oval bis flachoval. Die Inklination der Prismen beträgt in der PE 35-40°. Der Prismendurchmesser in der PI liegt bei 3,5  $\mu\text{m}$ .

CYLINDRODONTIDAE MILLER & GIDLEY 1918

DAWSONOMYS GAZIN 1961

*Dawsonomys minor* WOOD 1965

(Abb. 21)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. sin.; Loc.: Wind River Basin; Hor.: Wind River Formation, Unter-Eozän; ACM 2976; SSLG Nr. 822.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 2-3  
IPM in der PI: begleitend-umhüllend mit Prismenscheide  
Inklination der HSB: 5-15°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 90  $\mu\text{m}$   
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 30%

Die HSB verlaufen im Längsschnitt z.T. unregelmäßig gebogen; Prismenübertritte sind nicht zu beobachten. Ein "innerer radialer Schmelz" fehlt, eine PLEX ist nur angedeutet. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt unregelmäßig und läßt sich nur schwer fassen. In der PE haben die Prismen eine starke positive Inklination und sind schwächer entwickelt als die IPM; der Prismenquerschnitt ist hier oval. Der Prismendurchmesser liegt in der PI bei 3,5-4  $\mu\text{m}$ .

MYSOPS LEIDY 1871

*Mysops* sp. indet.

(Abb. 22; Taf. 6, Fig. 4 und 5)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus einem Unterkieferfragment mit Bezahnung entnommen; Loc.: Point Gulch, Wyoming; Hor.: Bridger Formation, Mittel-Eozän; Coll.: YPM 16807; coll.: La Mothe & crew, 1874; SSLG Nr. 838.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 2-3  
IPM in der PI: begleitend-umhüllend mit Prismenscheide  
Inklination der HSB: 0-15°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 60  $\mu\text{m}$   
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 45%

Die HSB verlaufen im Längsschnitt unregelmäßig und lassen sich schlecht voneinander abgrenzen. Prismenübertritte sind kaum zu beobachten. Ein "innerer radialer Schmelz" fehlt, eine PLEX ist nur angedeutet. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt unregelmäßig und ist schwer faßbar. In der PI sind die Prismen etwas

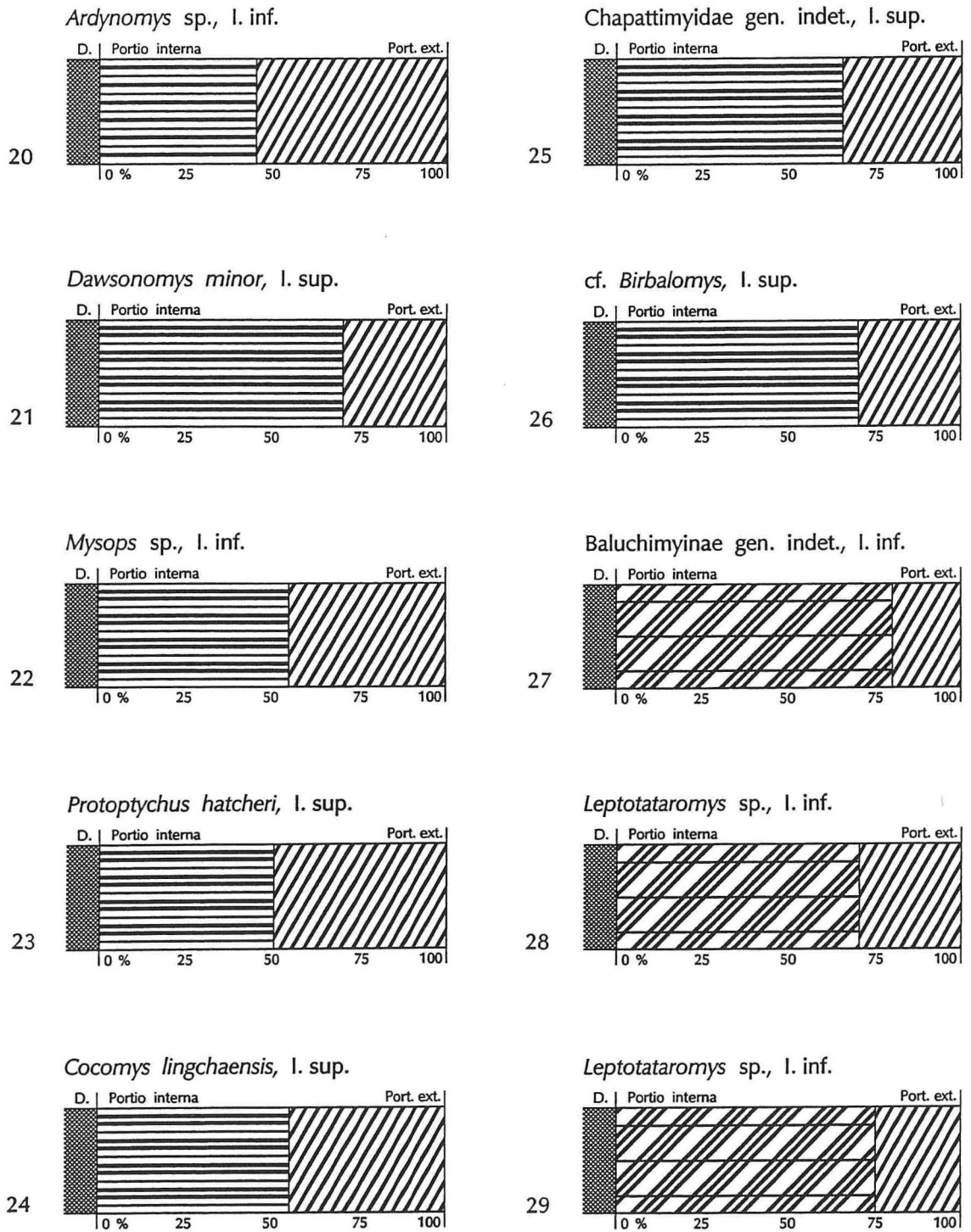


Abb. 20-29.— Schmelzmuster-Diagramme von *Cylindrodontidae* (20-22), *Protoptychidae* (23), *Cocomyidae* (24), *Chapattimyidae* (25-27) und *Ctenodactylidae* (28, 29). Die untersuchten *Cylindrodontidae*, *Protoptychus*, *Cocomys* sowie die ursprünglichen *Chapattimyidae* (25, 26) haben primitive Schmelzmuster mit pauciserialen HSB, während die fortschrittlichen *Chapattimyidae* (27) und frühen *Ctenodactylidae* Schmelzmuster mit multiserialen HSB und spitzwinklig-anastomosierender IPM besitzen. Erklärung der Symbole siehe Abb. 8 [S. 34].

stärker als die IPM entwickelt, in der PE überwiegt die IPM; der Prismenquerschnitt ist in der IPM oval bis flachoval; die Inklination der Prismen liegt hier bei 45-50°. Der Prismendurchmesser liegt in der PI bei 3-3,5 µm.

**ARDYNOMYS MATTEW & GRANGER 1925**

***Ardynomys* sp. indet.**

(Abb. 20; Taf. 4, Fig. 1 und 2)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. dex.; Loc.: Ardyn Obo, Mongolei; Hor.: Ardyn Obo Formation (Unter-Oligozän); AMNH 125647; coll.: C.A.E.; SSLG Nr. 847.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 1, selten 2  
IPM in der PI: begleitend-umhüllend  
Inklination der HSB: 3-12°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 130 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 55 %

Die HSB verlaufen im Längsschnitt gerade; gelegentlich treten zweilagige HSB auf. An der EDJ liegt eine unter 10 µm dicke Startzone mit andeutungsweise parallelem Prismenverlauf. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und ist gut faßbar. Die Prismen sind in der PE steil nach apikal inkliniert und haben hier einen lanzettförmigen Querschnitt. Die IPM ist in der PI deutlich schwächer als die Prismen entwickelt, in der PE sind Prismen und IPM zu etwa gleichen Teilen am Schmelzaufbau beteiligt. In der PI ist der Prismenquerschnitt rundlich; IPM und Prismen sind hier nur schwer trennbar. Der Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3,5 µm.

**PROTOPTYCHIDAE WOOD 1937**

Einzigere Vertreter der Protoptychidae ist die Gattung *Protoptychus* aus dem oberen Eozän von Nordamerika. Nach Wahlert (1973) besitzt *Protoptychus* ein vergrößertes (hystricomorphes) Infraorbitalforamen. Die systematische Stellung von *Protoptychus* ist unklar. Wahlert (1973) hebt die große Ähnlichkeit zu *Mysops* und den nordamerikanischen Paramyiden hervor; andererseits sieht er z.B. in den vierjochigen Backenzähnen Übereinstimmungen mit primitiven Caviomorphen. Turnbull (1991) betrachtet die Protoptychidae u.a. aufgrund ihres nur leicht vergrößerten ("myomorphen") Infraorbitalforamens als Vorläufer der Dipodidae.

**PROTOPTYCHUS SCOTT 1895**

***Protoptychus hatcheri* SCOTT 1895**

(Abb. 23; Taf. 6, Fig. 2 und 3)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus einem Unterkiefer entnommen; Loc.: Washakie Basin, Wyoming; Hor.: Washakie Formation, Eozän; Coll.: FMNH CNHM PM 2319; SSLG Nr. 1053.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: meist 2-3 (Variationsbereich: 1-4)

IPM in der PI: begleitend-umhüllend mit Prismenscheide

Inklination der HSB: 8-20°

Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 90 µm

Anteil der PE am Schmelzband: ca. 50%

Dicke und Inklination der HSB schwanken stark, dadurch erscheint der Schmelz im Längsschnitt unregelmäßig. Prismenübertritte sind kaum zu beobachten. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt, eine PLEX von 2-3 µm Dicke ist vorhanden. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und läßt sich gut fassen. Der Prismenquerschnitt ist in der PI unregelmäßig-rundlich, in der PE flachoval bis lanzettförmig; die Prismen sind in der PE auffallend steil inkliniert. Die IPM ist auch in der PE kräftig entwickelt und ist knapp zur Hälfte am Schmelzaufbau beteiligt. Der Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3,5 µm.

#### COCOMYIDAE DAWSON, LI & QI 1984

Dawson, Li & Qi (1984) fassen die Gattungen *Cocomys*, *Tamquammys* und *Tsinlingomys* aus dem Eozän von China zur Familie Cocomyidae zusammen und betrachten sie als Angehörige der Überfamilie Ctenodactyloidea. *Cocomys* stammt aus dem frühen Eozän und gilt damit als der älteste Ctenodactyloide, der aus Asien bisher bekannt ist (Dawson *et al.* 1984).

#### COCOMYS DAWSON, LI & QI 1984

##### *Cocomys lingchaensis* (LI, CHIU, YAN & HSIEH 1979)

(Abb. 24; Taf. 7, Fig. 1 und 2)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. sin., aus einem Maxillarfragment entnommen; Loc.: Hengdong Co., Hanan Prov.; Hor.: frühes Eozän; SSLG Nr. 1082.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: meist 2-3 (Variationsbereich: 1-4)

IPM in der PI: begleitend-umhüllend mit deutlicher Prismenscheide

Inklination der HSB: 0-20°

Gesamtdicke des Schmelzbandes: 75-110 µm (lateral und medial stark schwankend)

Anteil der PE am Schmelzband: ca. 45%

Im Längsschnitt erscheinen die HSB unregelmäßig, da ihre Dicke und Inklination stark schwanken; Übergangszonen fehlen. Die IPM umgibt die Prismen in der PI allseitig und ist durch eine deutliche Prismenscheide abgetrennt. Die Grenze PI/PE erscheint im Längsschnitt gerade und ist recht gut faßbar; in der PE sind die Prismen mäßig inkliniert. Der Prismenquerschnitt ist in der PI unregelmäßig-rundlich und in der PE oval; in der PE ist die IPM etwas stärker am Schmelzaufbau beteiligt als die Prismen. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt. Der Prismendurchmesser liegt in der PI bei 3,5-4 µm. Im Querschnitt ist das starke Schwanken der

Schmelzbanddicke auffallend.

#### CHAPATTIMYIDAE HUSSAIN, BRUIJN & LEINDERS 1978

Die Familie Chapattimyidae wurde 1978 von Hussain *et al.* auf der Basis von isolierten Backenzähnen aus dem Eozän von Pakistan aufgestellt. Hussain *et al.* (1978) rechnen zu ihr die eozänen Gattungen *Chapattimys*, *Saykanomys* (= *Birbalomys*) und *Petrokoslovia*. Sahni (1980) betont die Eigenständigkeit von *Birbalomys* SAHNI & SRIVASTAVA 1976 und sieht *Chapattimys* als jüngeres Synonym für *Metkamys* an. Hartenberger (1982) betont ebenfalls die generische Eigenständigkeit von *Birbalomys*, führt *Metkamys* allerdings als Synonym dieser Gattung. Die Chapattimyidae betrachtet er nicht als eigene Familie, sondern faßt die Gattungen *Birbalomys*, *Chapattimys* und *Gumbatomys* als Chapattimyinae zusammen und sieht in ihnen primitive Vertreter der Ctenodactylidae. Sahni (1989: 151) schließt sich der Auffassung Hartenbergers (1982) an, daß *Metkamys* ein Synonym von *Birbalomys* ist. Flynn *et al.* (1986) errichten die Familie Chapattimyidae erneut und fügen zu den bisherigen eozänen Gattungen *Fallomys* und die Unterfamilie Baluchimyinae aus dem frühen Miozän von Beluchistan hinzu.

Da bisher nur wenige Schädelreste von *Birbalomys* bekannt sind, mußten sich die Schmelzuntersuchungen an eozänen Ctenodactyloidea auf isolierte Inzisiven beschränken (Hussain *et al.* 1978, Sahni 1980, Bruijn *et al.* 1982, eigene Untersuchungen).

#### Chapattimyidae gen. et sp. indet.

(Abb. 25; Taf. 7, Fig. 4-6)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. sin.; Loc.: Kala Chitta Range, Pakistan; Hor.: Jhalar Section 223, Mittel-Eozän; Hussain *et al.* (1978); det. u. ded.: H. de Bruijn, Utrecht; SSLG Nr. 631.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3  
IPM in der PI: begleitend-umhüllend mit deutlicher Prismenscheide  
Inklination der HSB: 0-5°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 140 µm  
Anteil der PE: ca. 35%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen den HSB sind kaum Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM umgibt die Prismen in der PI allseitig, ihre Faserrichtung verläuft hier parallel zu den Prismen. IPM und Prismen sind in der PI etwa gleichstark, in der PE überwiegt die IPM. Die Grenze PI/PE erscheint im Längsschnitt gerade und ist mäßig gut faßbar. Eine dünne PLEX ist vorhanden, eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt. Der Prismenquerschnitt ist in der PI unregelmäßig-rundlich bis oval, in der PE flachoval bis lanzettförmig. Der große Prismendurchmesser in der PI liegt bei ca. 3,5 µm.

cf. *Birbalomys* SAHNI & KHARE 1973

(Abb. 26)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. dex.; Loc.: Metka, Kalakot (NW-Indien); Hor.: Eozän; det. u. ded. A. Sahni; nach briefl. Mitt. von A. Sahni (Chandigarh) handelt es sich bei dem isolierten Inzisiven sehr wahrscheinlich um *Birbalomys*; SSLG Nr. 924.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 2-3, maximal 4  
IPM in der PI: begleitend-umhüllend mit deutlicher Prismenscheide  
Inklination der HSB: 0°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 130 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 30%

Die HSB verlaufen im Längsschnitt gerade; Prismenübertritte sind kaum zu beobachten. Ein "innerer radialer Schmelz" fehlt, die PLEX ist etwa 3 µm dick. Die Grenze PI/PE erscheint im Längsschnitt gerade und läßt sich recht gut fassen. Die Prismen haben in der PE eine Inklination von ca. 45°. Der Prismenquerschnitt ist in der PE flachoval; die Prismen sind hier von einem relativ dicken Netz von IPM umgeben, IPM und Prismen haben etwa den gleichen Anteil an der PE.

**Baluchimyinae** FLYNN, JACOBS & CHEEMA 1986, gen. et sp. indet.

(Abb. 27; Taf. 1, Fig. 2; Taf. 7, Fig. 3)

**Untersuchtes Material:** ein I inf.; Loc.: Dera Bugti, Beluchistan, Pakistan; Hor.: frühes Miozän (Burdigal); abgebildet in: Flynn *et al.* (1986: Abb. 8c und 8d) unter der Nr. GSP 21297; det. u. ded. L. Flynn, Cambridge, MA; SSLG Nr. 915.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: 45-50°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 160 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15%

Im Längsschnitt verlaufen die multiseriellen HSB nicht durchgehend gerade, sondern verringern ihre Inklination in der äußeren PE etwas. Die IPM anastomosiert in der PI häufig; ihre Faserrichtung verläuft spitzwinklig zu den Prismen. Die IPM ist in der PI etwas schwächer als die Prismen entwickelt, während sie in der PE leicht überwiegt. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und ist mäßig gut zu fassen. Eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ ist nur undeutlich erkennbar. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval, in der PE lanzettförmig; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 4-5 µm.

**CTENODACTYLIDAE** ZITTEL 1893

Zu den Ctenodactylidae rechnen Dawson *et al.* (1984) die oligozänen und jüngeren Vertreter der Ctenodactyloidea. Vom Oligozän bis ins Pliozän in Asien verbreitet, sind die Ctenodactylidae heute mit nur vier Gattungen und Arten auf Afrika beschränkt (Storch 1988). Zwischenzeitlich wurden auch die Mittelmeerinseln Sardinien

(*Sardomys*, Pliozän) und Sizilien (*Pellegrinia*, Pleistozän) besiedelt; bei *Pellegrinia* handelt es sich um eine insulare Großform.

*LEPTOTATAROMYS* BOHLIN 1946

*Leptotataromys* sp. indet., "große Art"

(Abb. 28, Taf. 8, Fig. 2)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus einem Unterkiefer entnommen; Loc.: Ulantatal (UTL 1), (Alashan Zuoxi), Mongolei; Hor.: Ober-Oligozän; det. u. ded. N. Schmidt-Kittler, Mainz; SSLG Nr. 893.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: ca. 55°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 140 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 30%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade, zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM anastomosiert in der PI häufig, ihre Faserrichtung verläuft spitzwinklig zu den Prismen. Die IPM ist in PI und PE kräftig entwickelt, die Prismen überwiegen nur leicht. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt geradlinig und ist recht gut faßbar. Eine PLEX von etwa 5 µm Dicke ist vorhanden. Eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt. Der Prismenquerschnitt ist in der PI rundlich-oval, in der PE lanzettförmig. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 2,5-3 µm.

*Leptotataromys* sp. indet., "kleine Art"

(Abb. 29, Taf. 8, Fig. 1)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus einem Unterkiefer entnommen; Loc.: Ulantatal (UTL 1), Alashan Zuoxi, Mongolei; Ober-Oligozän; det. u. ded. N. Schmidt-Kittler, Mainz; SSLG Nr. 892.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: ca. 50°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 160 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade und zwischen ihnen sind zahlreiche Prismenübertritte beobachtbar. Die IPM anastomosiert in der PI häufig, ihre Faserrichtung verläuft hier spitzwinklig zu den Prismen. Die IPM ist in PI und PE recht kräftig entwickelt, bleibt jedoch etwas hinter den Prismen zurück. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und ist gut faßbar. Die PLEX ist mit 6-7 µm ziemlich dick. Eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ ist nicht zu beobachten. Der Prismenquerschnitt ist in der PI rundlich-oval, in der PE flachoval; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3,5 µm.

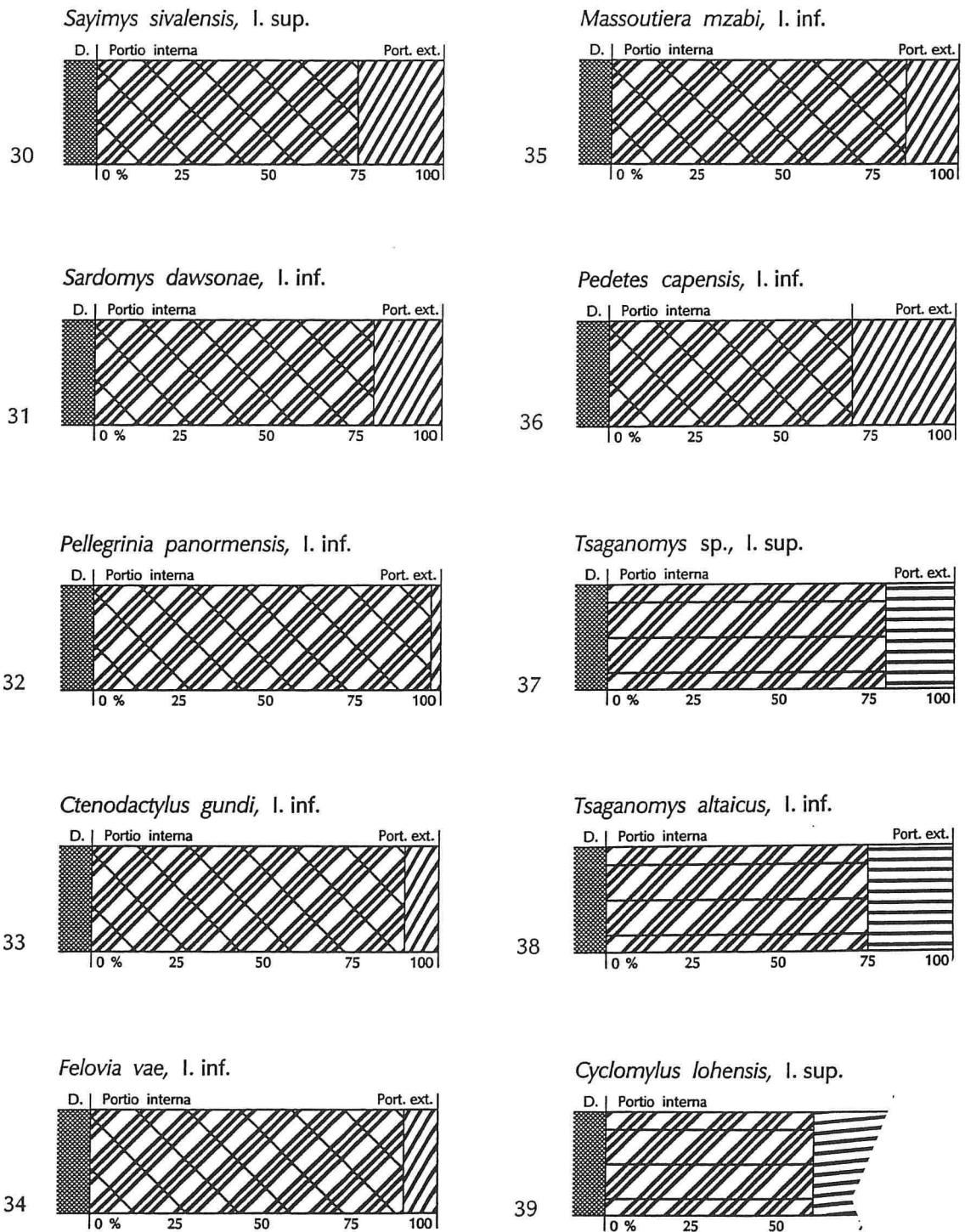


Abb. 30-39.— Schmelzmuster-Diagramme von Ctenodactylidae (30-35), Pedetidae (36) und Tsaganomyidae (37-39). Die miozänen und jüngeren Ctenodactylidae sowie *Pedetes* haben abgeleitete multiseriale HSB mit rechtwinklig-plattiger IPM. Die oligozänen Tsaganomyidae sind dagegen durch primitivere multiseriale HSB mit spitwinklig-anastomosierender IPM gekennzeichnet. Erklärung der Symbole siehe Abb. 8 [S. 34].

SAYIMYS WOOD 1937

*Sayimys sivalensis* (HINTON 1933)

(Abb. 30)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. dex.; Loc.: H-G3p.82-24, Sind, Pakistan; Hor.: Lower Manchar Formation, Mittel-Miozän; SSLG Nr. 632; det. u. ded. H. de Bruijn, Utrecht.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-(4)  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 120 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die IPM tritt in der PI gegenüber den Prismen stark zurück; in der PE ist sie etwas kräftiger. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und ist recht gut faßbar. Die Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ ist weniger als 10 µm mächtig. Eine PLEX ist nur angedeutet. Die Prismen haben in der PI einen rundlich-ovalen Querschnitt, in der PE einen flachovalen. Der große Durchmesser der Prismen liegt in der PI bei ca. 4 µm.

SARDOMYS BRUIJN & RÜMKE 1974

*Sardomys dawsonae* BRUIJN & RÜMKE 1974

(Abb. 31)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin.; Loc.: Oschiri, Sardinien; Hor.: Ober-Miozän (Bruijn & Rümke 1974); SSLG Nr. 633. det. u. ded. H. de Bruijn, Utrecht.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 230 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Sie ist in der PI und PE schwächer entwickelt als die Prismen. Im Längsschnitt ist die Grenze PI/PE gerade und scharf. Die Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ ist mit 15 µm recht dick. Eine PLEX ist nur angedeutet. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval, in der PE flachoval bis lanzettförmig; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 4 µm.

*PELLEGRINIA* GREGORIO 1887

*Pellegrinia panormensis* GREGORIO 1887

(Abb. 32; Taf. 8, Fig. 3 und 4)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. dex.; Loc.: Monte Pellegrino, Sizilien; Hor.: Pleistozän; SSLG Nr. 634.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 250 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: nur ca. 3 %

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte beobachtbar. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur vereinzelt; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die IPM ist in der PI deutlich schwächer als die Prismen entwickelt. Die Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ ist ca. 10-15 µm dick. Die Prismen haben in der PI einen rundlich-ovalen Querschnitt, in der PE einen flachovalen bis lanzettförmigen; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 2,5 bis 3 µm.

**Besonderheiten:** Die PE ist extrem reduziert, ihre Dicke liegt bei nur knapp 10 µm, die Prismen erhöhen ihre Inklination kaum. Der Prismenquerschnitt ist hier flachoval bis lanzettförmig. Nach außen hin bildet die IPM eine PLEX von ca. 7 µm Dicke.

*CTENODACTYLUS* GRAY 1830

*Ctenodactylus gundi* (ROTHMANN 1776)

(Abb. 33, 40; Taf. 8, Fig. 7)

**Untersuchtes Material:** ein I inf., aus einem Unterkiefer entnommen; Labortier; SSLG Nr. 519.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 4-6  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 160 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade bis leicht s-förmig geschwungen; zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur vereinzelt; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und ist gut faßbar. Die innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf ist mit ca. 20 µm ziemlich dick. Eine dünne PLEX ist vorhanden. Die IPM ist in der PI deutlich schwächer entwickelt als die Prismen.

*FELOVIA* LATASTE 1886

*Felovia vae* LATASTE 1886

(Abb. 34; Taf. 2, Fig. 2)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. und inf. dex. aus einem Schädel entnommen; Loc.: 20 km NW Chinquetti, Mauritanien; rezent; Coll.: NMNH 401288; 20. März 1967; SSLG Nr. 982.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Prismen pro HSB: 4-5  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 45°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 190 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 10%

Die HSB verlaufen im Längsschnitt gerade; zwischen ihnen lassen sich häufig Prismenübertritte beobachten. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert kaum; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. In der PI ist die IPM deutlich schwächer entwickelt als die Prismen, was in geringerem Maße auch für die PE gilt. Im Längsschnitt ist die Grenze PI/PE gerade und scharf. An der EDJ befindet sich eine auffallend dicke Startzone mit parallelem Prismenverlauf (ca. 20 µm). Die PLEX erreicht knapp 3 µm. Der Prismenquerschnitt ist in der PI rundlich-oval, in der PE flachoval bis lanzettförmig. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3 µm.

*MASSOUTIERA* LATASTE 1885

*Massoutiera mzabi* (LATASTE 1881)

(Abb. 35; Taf. 8, Fig. 5 und 6)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus einem Unterkiefer entnommen; Loc.: Hoggar, Algerien; rezent; Coll.: ZFMK 54.107; SSLG Nr. 914.

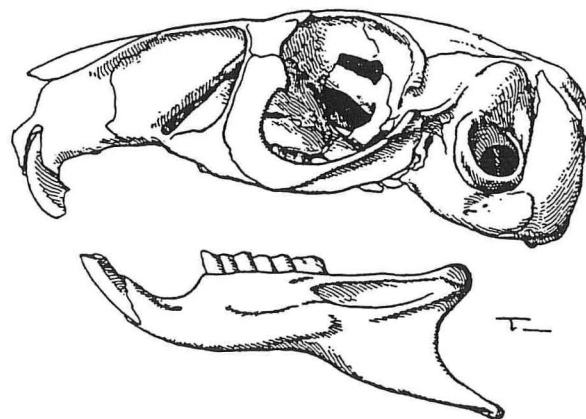


Abb. 40.— *Ctenodactylus gundi*, rezent, Schädel von lateral; x 1,5. Aus Ellermann (1940).

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
 IPM in der PI: plattenartig  
 Inklination der HSB: ca. 45-50°  
 Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 180 µm  
 Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen finden häufig Prismenübertritte statt. Die IPM liegt plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die IPM ist in der PI wesentlich schwächer entwickelt als die Prismen; in der PE ist sie etwas kräftiger, bleibt aber deutlich hinter den Prismen zurück. Die Grenze PI/PE ist im Längsschnitt gerade und scharf. Die Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ ist mit nahezu 20 µm auffallend dick. Eine PLEX ist nur angedeutet. Der Prismenquerschnitt ist in der PI rundlich-oval, in der PE nur wenig stärker abgeflacht; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3,5 µm.

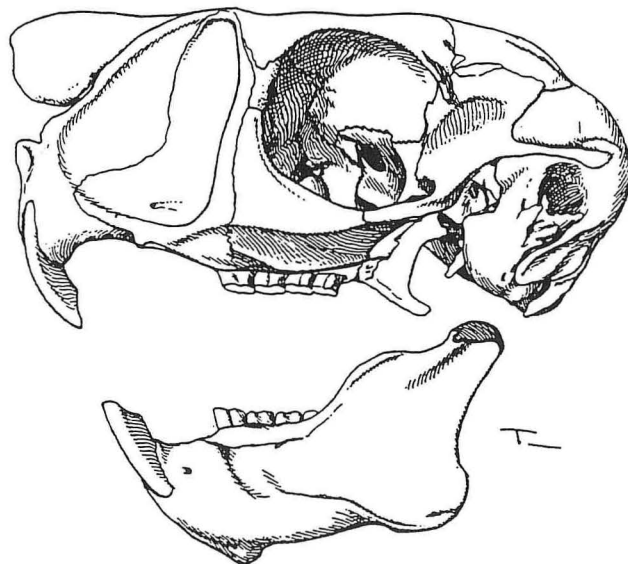


Abb. 41.— *Pedetes capensis*, rezent, Schädel von lateral; x 1. Aus Ellermann (1940).

#### PEDETIDAE OWEN 1847

In der Rezentfauna sind die Pedetidae mit nur einer Art, *Pedetes capensis*, in Afrika vertreten. Sie erscheinen im Fossilbericht im Miozän; *Megapedetes* wurde außer aus dem Miozän von Kenia (MacInnes 1957) auch von Chios (Tobien 1968) und aus Anatolien beschrieben (Sen 1977). Die systematische Zugehörigkeit der Pedetidae ist unklar; ihr Infraorbitalforamen ist hystricomorph, ihr Unterkiefer jedoch sciurognath.

Nach Wood (1985) lassen sie sich am ehesten mit den Anomaluridae in Verbindung bringen, während Flynn *et al.* (1986) in ihnen mögliche Abkömmlinge der Ctenodactylidae sehen.

*PEDETES* ILLIGER 1811

*Pedetes capensis* (FORSTER 1778)

(Abb. 36, 41; Taf. 8, Fig. 8)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin, aus einem Unterkiefer entnommen; Loc.: Südafrika; rezent; Coll.: AMNH 24223; SSLG Nr. 867.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 4-5  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: 30-35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 300 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 30%

Die HSB verlaufen im Längsschnitt gerade; zwischen ihnen finden häufig Prismenübertritte statt. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen; in der äußeren PI verringert sich der Winkel zwischen Prismen und Faserrichtung der IPM etwas. Die Grenze PI/PE erscheint im Längsschnitt gerade und läßt sich recht gut fassen. Eine dünne innere Startzone (ca. 10 µm dick) mit parallelem Prismenverlauf ist vorhanden. In der äußeren PE verringern die Prismen ihre Inklination und scheinen schließlich parallel zur Faserrichtung der IPM zu verlaufen; an der Schmelzaußenseite "fließt" die IPM zu einer dünnen PLEX zusammen. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval bis flachoval, in der PE lanzettförmig. Die IPM ist in der PI wesentlich schwächer als die Prismen entwickelt, in der PE überwiegt sie leicht. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 5-6 µm.

DER INZISIVENSCHMELZ DER UNTERSUCHTEN  
HYSTRICOGNATHI

TSAGANOMYIDAE MATTHEW & GRANGER 1923

Die Tsaganomyidae und Bathyergidae sind Angehörige der Bathyergomorpha, hochspezialisierte, subterran lebende Nager mit stark nach vorne gerichteten Inzisiven (Abb. 42, 53-55), die zum Graben benutzt werden (Vinogradov & Gambarian 1952). Die Tsaganomyidae sind nur aus dem Oligozän des nördlichen Asien bekannt und wurden von Matthew & Granger 1923 als Unterfamilie der Bathyergidae beschrieben. Burke (1935) stellte sie in die Nähe der nordamerikanischen Cylindrodontidae, was von Wood (1937) bestätigt wurde. Nach Wood (1980 und in Patterson & Wood 1982) bestehen Verbindungen sowohl zu den Cylindrodontidae als auch zu den Vorläufern der Bathyergidae. Landry (1957: 73) sieht in *Cyclomytus* und *Tsaganomys* Vertreter der Bathyergidae und betrachtet *Ardynomys* als Cylindrodontiden.

*Tsaganomys* sp. indet.

(Abb. 37; Taf. 9, Fig. 1)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. sin., aus einem Schädel entnommen; Loc.: Tsagan Nor Becken, äußere Mongolei; Hor.: Hsanda Gol Formation, Unter- bis Mittel-Oligozän; Coll.: AMNH 84328; SSLG Nr. 853.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 4-6  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: 10-15°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 185 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Die HSB erscheinen im Längsschnitt gerade; zwischen ihnen liegen breite Übergangszonen. Eine Schicht "inneren radialen Schmelzes" von ca. 15 µm Dicke ist vorhanden; die PLEX ist schlecht abgrenzbar (Dicke etwa 10 µm). Die Grenze PI/PE verläuft unregelmäßig und ist schlecht faßbar. Die IPM ist in der PI etwas schwächer als die Prismen entwickelt. In der PE laufen Prismen und IPM parallel mit einer Inklination von 0°; dadurch lassen sie sich nicht voneinander trennen, was eine Beurteilung der Stärke der IPM unmöglich macht. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 4-4,5 µm.

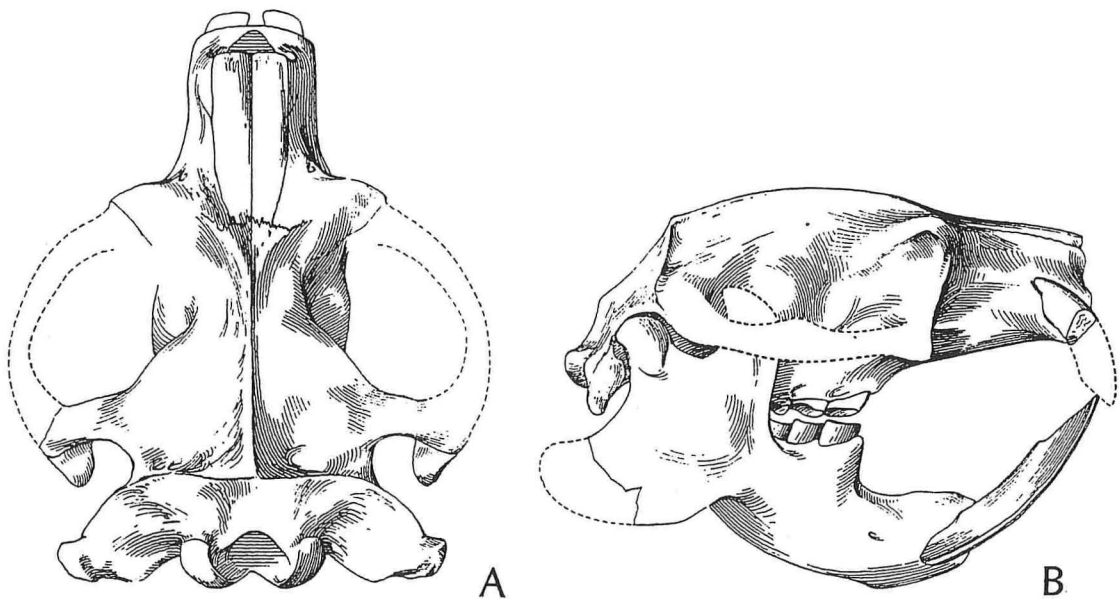


Abb. 42.— *Tsaganomys altaicus*, Holotyp, z.T. ergänzt, Unter- bis Mittel-Oligozän, äußere Mongolei; AMNH Nr. 19019. **A.** Schädel von dorsal. In der Dorsalansicht wird die mit der Abflachung einhergehende Verbreiterung des Schädels besonders deutlich. **B.** Schädel von lateral. Die starke Abflachung des Schädels und die weit vorstehenden Inzisiven, die als Grabwerkzeuge benutzt wurden, weisen *Tsaganomys* als einen subterranean lebenden Nager aus. Aus Matthew & Granger (1923).

***Tsaganomys altaicus* MATTHEW & GRANGER 1923**

(Abb. 38, 42; Taf. 9, Fig. 2)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. dex., aus einem Unterkiefer entnommen; Loc.: Tsagan Nor Becken, äußere Mongolei; Hor.: Hsanda Gol Formation, Mittel- bis Ober-Oligozän; Coll.: AMNH 85202; SSLG Nr. 854.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 5-6  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: 15-20°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 165 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

In den übrigen Merkmalen entspricht der untere Inzisiv dem oberen.

**CYCLOMYLUS MATTHEW & GRANGER 1923**

***Cyclomylus lohensis* MATTHEW & GRANGER 1923**

(Abb. 39; Taf. 9, Fig. 4)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. sin., aus einem Schädel entnommen; Loc.: Tsagan Nor Becken, äußere Mongolei; Hor.: Hsanda Gol Formation, Mittel- bis Ober-Oligozän; Coll.: AMNH 21661; SSLG Nr. 848.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: ca. 30°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 80 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 40%

Die HSB erscheinen im Längsschnitt gerade; zwischen ihnen liegen breite Übergangszonen. Im Verhältnis zu dem dünnen Schmelzband wirken die HSB ziemlich dick. Die Grenze PI/PE erscheint im Längsschnitt sehr undeutlich und läßt sich nur schlecht festlegen. Die IPM ist in der PI etwa gleichstark wie die Prismen entwickelt. In der PE überwiegt die IPM. Die Prismen verringern ihre Inklination hier leicht, wie im Querschnitt an den gegenüber der PI sehr langen Prismenquerschnitten erkennbar; die Faserrichtung der IPM zeigt eine Inklination von 0°. Ein "innerer radialer Schmelz" fehlt, die PLEX erreicht ca. 3 µm Dicke. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 3-3,5 µm.

**BATHYERGIDAE WATERHOUSE 1841**

Die Bathyergidae sind nur aus Afrika bekannt und treten erstmals im unteren Miozän von Südwest-Afrika (Stromer 1926) und Kenia (Lavocat 1973) auf. Wood (1985: 491, Abb. 2) betrachtet sie wegen vermeintlicher Protrogomorphie und anderer Merkmale als einen frühen Seitenast der basalen Gruppe der übrigen hystricognathen Nager, die alle ein hystricomorphes Infraorbitalforamen besitzen. Maier & Schrenk (1987) konnten jedoch an Embryonen von *Bathyergus janetta* und *Georhynchus*

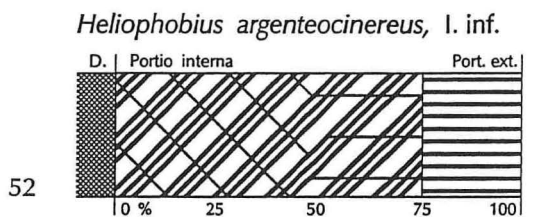
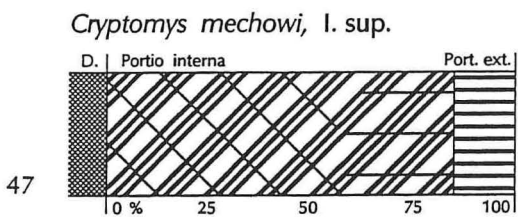
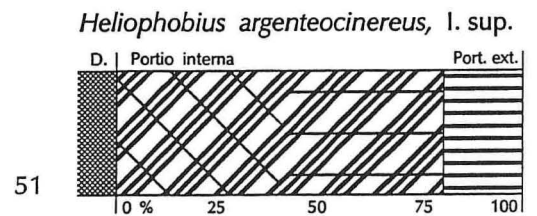
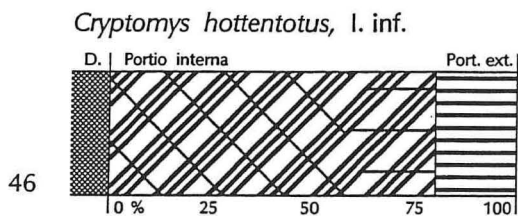
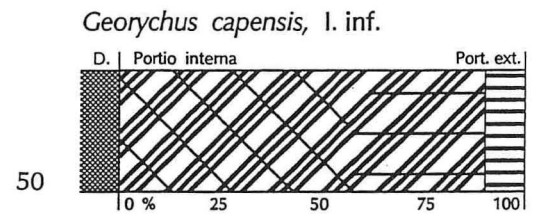
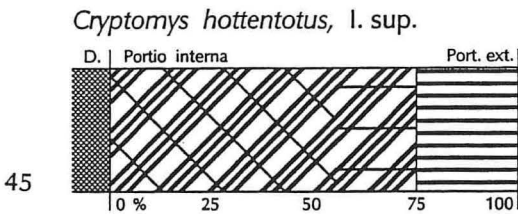
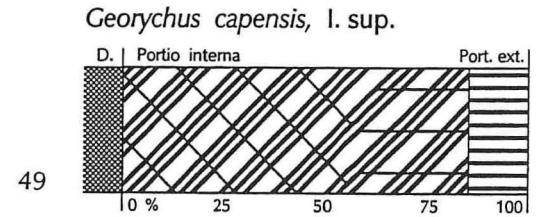
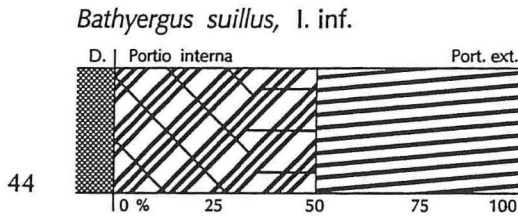
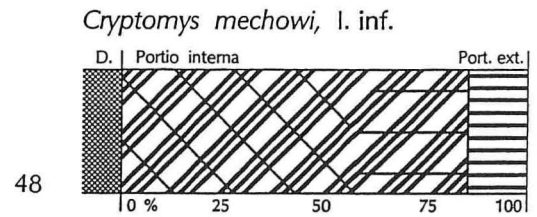
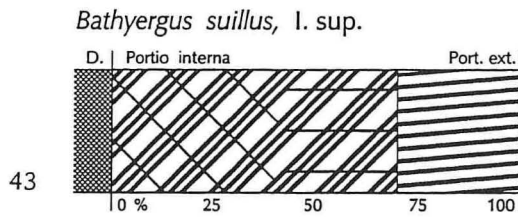


Abb. 43-52.— Schmelzmuster-Diagramme von Bathyergidae. Die Bathyergidae haben abgeleitete multiseriale HSB mit rechtwinklig-plattiger IPM. Eine auffällige Synapomorphie sind die horizontal verlaufenden bzw. nur schwach inklinierten Prismen in der PE, wobei es sich möglicherweise um eine Anpassung für die Benutzung der Inzisiven als Grabwerkzeuge handelt. Die IPM verringert ihren Winkel zu den Prismen bzw. HSB bereits in der äußeren PI und verläuft in der PE parallel zu den Prismen. Erklärung der Symbole siehe Abb. 8 [S. 34].

*capensis* zeigen, daß das Foramen infraorbitale bei den Bathyergidae sekundär verkleinert wurde.

**BATHYERGUS ILLIGER 1811**

***Bathyergus suillus* (SCHREBER 1782)**

(Abb. 43, 44, 53; Taf. 2, Fig. 7)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. dex. und ein I inf. sin., aus einem Schädel entnommen; Loc.: Cape Town, Cape Province, South Afrika; rezent; Coll.: AMNH 161616; SSLG Nr. 870.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: (5) 7-9  
IPM: plattenartig  
Inklination der HSB: 25-30°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 220-290 µm (Schmelzdicke nimmt zur Längsrille hin ab)  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 30%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB leicht gebogen, ihre Inklination erhöht sich von ca. 10° unmittelbar an der EDJ rasch auf 25-30°. Zwischen den HSB sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM anastomosiert nur in größeren Abständen, ihre Faserrichtung liegt senkrecht zu den Prismen; im äußeren Drittel der PI verringert die IPM ihren Winkel zu den Prismen und verläuft spitzwinklig-anastomosierend. In der PI ist die IPM schwächer als die Prismen, in der PE etwa gleichstark entwickelt. Die Grenze PI/PE verläuft gerade, ist aber schlecht faßbar, da die Prismen ihre Inklination in der PE kaum erhöhen; in äußeren Bereich der PE verringern sie ihre Inklination sogar, um dann in einer dicken (10-15 µm) PLEX aufzugehen. Eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt. Der Prismenquerschnitt ist in der PI flachoval, in der PE lanzettförmig; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 2,5 bis 3 µm.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 4-5 (6)  
IPM: plattenartig  
Inklination der HSB: 35-45°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 250 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 50%

Der Schmelzbau des unteren Inzisiven entspricht weitgehend dem des oberen. Die HSB sind jedoch antapikal gebogen, d.h. sie verringern ihre Inklination von ca. 45° nahe der EDJ auf ca. 35° im mittleren und äußeren Teil der PI. In der PE laufen die Prismen mit nur leicht erhöhter Inklination weiter und biegen erst unmittelbar vor ihrem Aufgehen in der PLEX in die Horizontale (Inklination 0°). An der EDJ liegt eine gut 5 µm dicke Zone mit verdickten, zusammenfließenden IPM-Platten, in der sich noch keine Prismen erkennen lassen. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 3-3,5 µm.

*CRYPTOMYS* GRAY 1864

*Cryptomys hottentotus* (LESSON 1826)

(Abb. 45, 46, 54; Taf. 2, Fig. 5; Taf. 9, Fig. 5)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. dex. und ein I inf. sin., aus einem Schädel entnommen; Loc.: Gladysvole Farm, 18 mi Krugers dorp, Transvaal, S-Afrika; rezent; Coll.: MVZ 117791; 23.3.1948; SSLG Nr. 787.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 6-8  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: 25-40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 200 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

Im Längsschnitt biegen sich die HSB antapikal, so daß sich ihre Inklination von 40° auf 25° verringert. Zwischen den HSB sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Im äußeren Bereich der PI verringert die IPM ihren Winkel zu den Prismen und verläuft spitzwinklig-anastomosierend. In der PI ist die IPM deutlich schwächer als die Prismen, in der PE fast gleichstark. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und ist mäßig gut faßbar. In der PE schwenken die Prismen in eine horizontale Lage (Inklination 0°); die IPM verläuft in der inneren PE spitzwinklig-anastomosierend zu den Prismen und in der äußeren PE die Prismen begleitend. Eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt, dafür ist eine gut 5 µm dicke PLEX vorhanden. Der Prismenquerschnitt ist in der PI flachoval, in der PE lanzettförmig; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3,5 µm.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 7-9  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 35-40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 200 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Im Längsschnitt biegen sich die HSB ganz leicht nach antapikal, und die Grenze PI/PE verläuft unregelmäßig und ist schlecht faßbar; die Prismen biegen in der PE in die Horizontale (Inklination 0°) und verlieren sich schließlich in einer ca. 5 µm dicken PLEX. Die IPM ändert bereits in der äußeren PI ihren Faserverlauf von einer negativen Inklination in eine von ca. 0° (horizontal); dadurch verläuft sie in der äußeren PI und inneren PE spitzwinklig-anastomosierend und in der äußeren PE die Prismen begleitend. Die IPM ist an der EDJ verdickt. Die Prismen haben in der PI einen ovalen bis flachovalen Querschnitt. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 4 µm.

*Cryptomys mechowi* (PETERS 1881)

(Abb. 47, 48; Taf. 9, Fig. 6)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. und inf. dex., aus einem Schädel entnommen; Loc.:

Dondi, 5600, Prov. Benguela, Angola, Afrika; rezent; Coll.: MVZ 88840; K.H. Prior, 8.8.1934; SSLG Nr. 782.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 5-6  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: 25-30°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 300 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15%

Im Längsschnitt biegen sich die HSB leicht antapikal; zwischen den HSB sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. In der PI ist die IPM deutlich schwächer entwickelt als die Prismen. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE unregelmäßig und ist schlecht faßbar. Die Prismen verringern ihre Inklination in der PE auf 0°, die IPM ist zunächst spitzwinklig-anastomosierend und dann begleitend; eine dünne (knapp 5 µm) PLEX ist vorhanden. An der EDJ ist die IPM verdickt. Der Prismenquerschnitt ist in der PI flachoval, in der PE lanzettförmig; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 4 µm.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 5-6  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 25-45°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 300 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15%

Im Längsschnitt biegen sich die HSB deutlich antapikal; dadurch verringert sich ihre Inklination von ca. 45 auf ca. 25°. In den übrigen Merkmalen gleicht der untere I dem oberen.

#### **GEORYCHUS ILLIGER 1811**

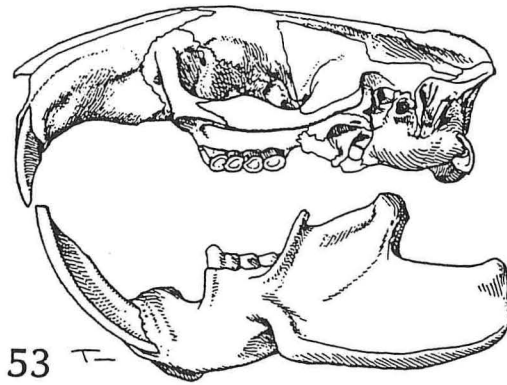
#### ***Georychus capensis* (PALLAS 1778)**

(Abb. 49, 50; Taf. 9, Fig. 7 und 8)

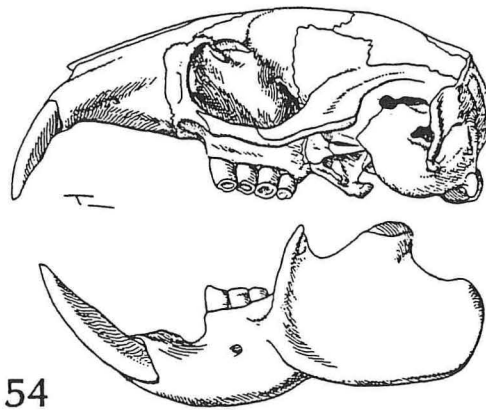
**Untersuchtes Material:** ein I sup. dex. und ein I inf. sin., aus einem Schädel entnommen; Loc.: Kapstadt, Kap Provinz, Südafrika; rezent; Coll.: AMNH 168311; SSLG Nr. 869.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 6-8  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: 30-35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 200 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

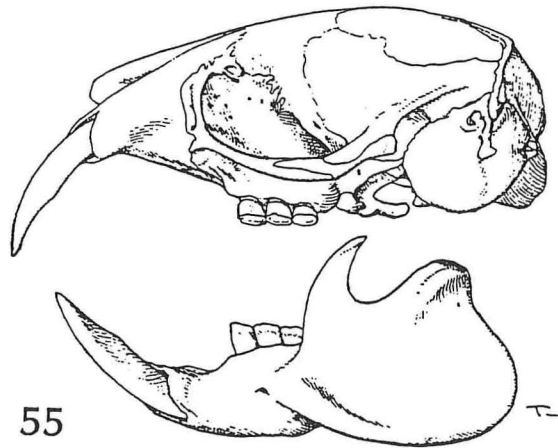
Im Längsschnitt biegen sich die HSB leicht nach antapikal. Zwischen den HSB sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt im größten Teil der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert hier kaum. Da sie zur PE hin ihre negative Inklination auf 0° erhöht, verläuft sie im äußeren Teil der PI spitzwinklig und zunehmend anastomosierend. In der PE ist sie begleitend. In der PI ist die IPM deutlich schwächer als die Prismen entwickelt, nimmt nach außen hin jedoch etwas zu. Im



53



54



55

Abb. 53-55.— Schädel von Bathyergidae in Lateralansicht; alle rezent. Aus Ellermann (1940). 53: *Bathyergus suillus*, x 0,85. Obwohl zumindest die unteren Inzisiven weit vorstehen, benutzt *Bathyergus* nach Woods (1984) als einziger Bathyergide nicht die Inzisiven, sondern die vergrößerten Vorderextremitäten zum Graben. 54: *Cryptomys hottentotus*, x 1,7. Die weit vorstehenden I sup. und I inf. weisen *Cryptomys* als einen Zahngräber aus. 55: *Heterocephalus glaber*, x 3. Bei *Heterocephalus* ist die Anpassung an die subterrane Lebensweise ins Extrem gesteigert. Die Inzisiven sind sehr stark prominent, die Körperbehaarung ist fast völlig reduziert (glaber, lat.: unbehaart).

Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE leicht unregelmäßig und ist schlecht faßbar. Eine dünne PLEX ist vorhanden, eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt. Die Prismen haben in der PI einen flachovalen Querschnitt; der große Prismendurchmesser liegt hier bei ca. 3 µm.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 6-8  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 35-40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 230 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 10%

Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 3,5 bis 4 µm. In den übrigen Merkmalen entspricht der untere Inzisiv dem oberen.

#### *HELIOPHOBIUS* PETERS 1846

#### *Heliophobius argenteocinereus* PETERS 1846

(Abb. 51, 52)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. sin. und ein I inf. sin., aus einem Schädel entnommen; Loc.: Salima, Nyasaland, Afrika; rezent; Coll.: MVZ 135055; R.E. Genelley, 1.12.1962; SSLG Nr. 783.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 7-8  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: 265 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert kaum; ihre Faserrichtung verläuft rechtwinklig zu den Prismen. Im Übergangsbereich zur PE verringert sich die Winkeldifferenz und die IPM anastomosiert immer stärker. In der PE begleitet die IPM die Prismen, die hier horizontal (Inklination 0°) verlaufen. In der PI ist die IPM deutlich schwächer entwickelt als die Prismen. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE leicht unregelmäßig und ist schlecht faßbar. Eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt; eine dünne PLEX ist vorhanden. In der PI haben die Prismen einen flachovalen Querschnitt; der große Prismendurchmesser liegt hier bei ca. 3,5 µm.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 5-7  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: 30-35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 265 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

Die übrigen Merkmale entsprechen denen des oberen Inzisiven.

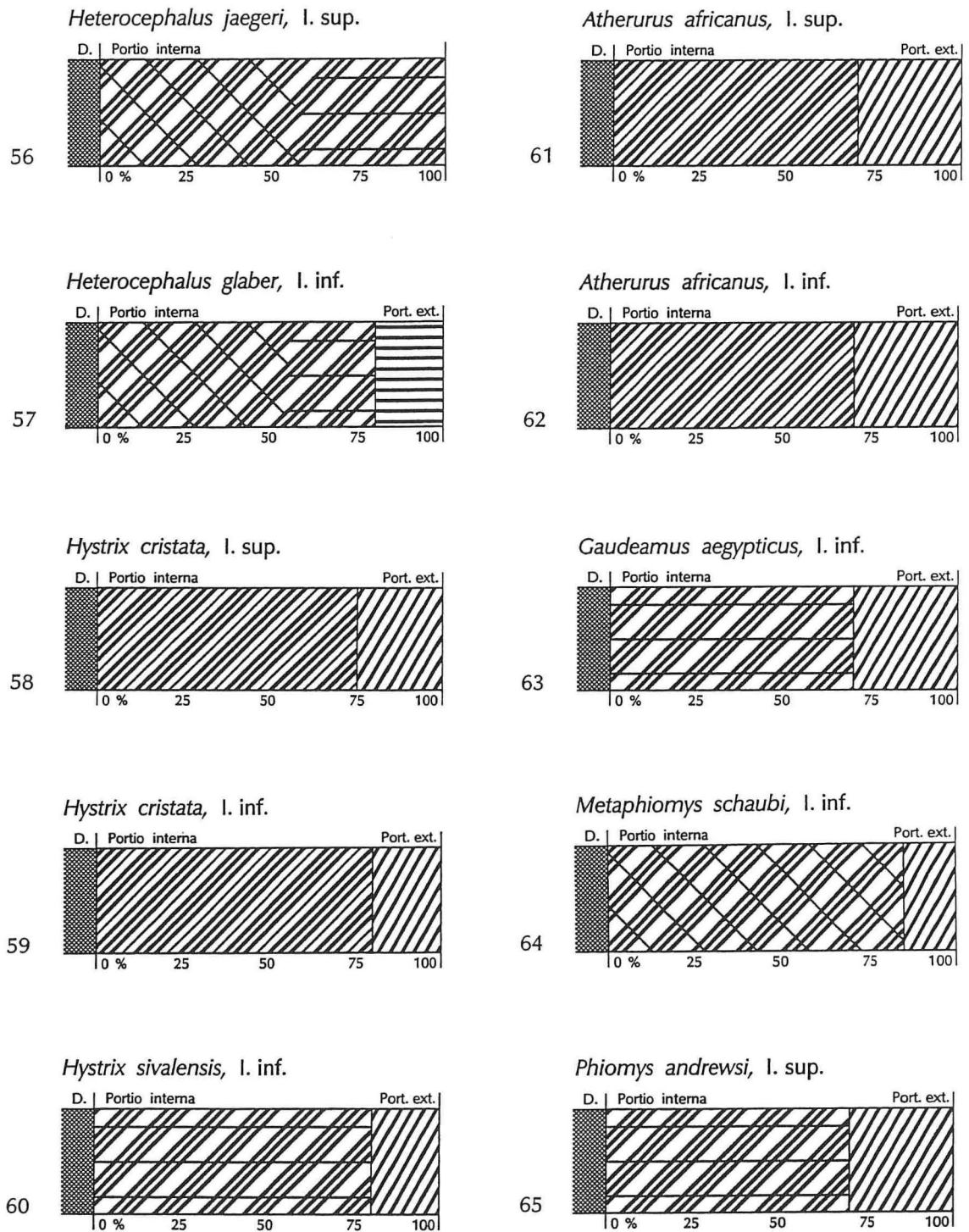


Abb. 56-65.— Schmelzmuster-Diagramme von Bathyergidae (56, 57), Hystricidae (58-62) und Phiomyidae (63-65). Beim altpleistozänen *Heterocephalus jaegeri* ist die PE völlig reduziert; er belegt damit eine andere Entwicklungsrichtung als der rezente *Heterocephalus glaber*. Die untersuchten Hystricidae sind durch primitive multiseriale HSB mit begleitender oder spitzwinklig-anastomosierender IPM gekennzeichnet. Bei den Phiomyidae sind bereits im Unter-Oligozän multiseriale HSB mit spitzwinklig-anastomosierender und rechtwinklig-plattiger IPM präsent. Erklärung der Symbole siehe Abb. 8 [S. 34].

*HETEROCEPHALUS* RÜPPELL 1842

*Heterocephalus jaegeri* DENYS 1990

(Abb. 56; Taf. 9, Fig. 3)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. dex.; Loc.: Olduvai, Tansania; Hor.: Olduvai Bed I, Altpleistozän (Denys 1990); det. u. ded. Ch. Denys, Paris; SSLG Nr. 980.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 6-8  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 165 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: 0%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade bis leicht antapikal gebogen; Prismenübertritte finden statt. Die IPM ist schwächer entwickelt als die Prismen; sie liegt in der inneren Hälfte der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert kaum, während sie in der äußeren Hälfte ziemlich stark anastomosiert, ohne jedoch ihren Winkel zu den Prismen zu verringern. Eine PE ist nicht vorhanden, eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt ebenfalls. Die PLEX ist mit 8 µm relativ dick. Der große Prismendurchmesser liegt bei ca. 3,5 µm.

*Heterocephalus glaber* RÜPPELL 1842

(Abb. 55, 57)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus einem Unterkiefer entnommen; Loc.: 5 km N Mtito Andai, Kenia; rezent; MVZ 170982; 14.1.1980; SSLG Nr. 780.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 6-7  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: 35-40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 165 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB im inneren Bereich der PI gerade und im äußeren Drittel leicht antapikal gebogen. Zwischen den HSB sind Prismenübertritte zu beobachten. Die Grenze PI/PE erscheint im Längsschnitt gerade, läßt sich aber schlecht fassen, da die Prismen allmählich in die Horizontale (Inklination 0°) biegen. Die Faserichtung verläuft in der PI rechtwinklig zu den Prismen; in der äußeren PI verringert sich ihr Winkel, und in der PE begleitet die IPM die Prismen. Eine PLEX von ca. 5 µm Dicke ist vorhanden, eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ ist nur angedeutet. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3,5-4 µm.

HYSTRICIDAE BURNETT 1830

Die Altwelt-Stachelschweine kommen heute in Afrika, Asien, Europa und auf den Philippinen vor (Walker 1975); in Europa findet man sie rezent nur auf Sizilien und in Italien, wo sie im Norden die Toskana erreichen (Storch 1988). Ihr fossiles Ver-

breitungsgebiet entspricht weitgehend dem rezenten; sie erscheinen im Fossilbericht im oberen Miozän von Ungarn (*Miohystrix*) und Indien (*Sivacanthion*) (Chaline & Mein 1979: 118). Wood (1985: 506) vermutet, daß sie sich in Südostasien entwickelten, ohne daß jedoch bisher mögliche Vorfahren bekannt geworden sind. Die von Lavocat (1969: 1496, 1973: 160) erwogene Ableitung der Hystricidae von primitiven Thyronomyoidea stößt nach Wood & Patterson (1970: 632 f), Wood (1974) und Patterson & Wood (1985: 518 f) wegen Unterschieden im Zahnwechsel auf Schwierigkeiten. Flynn *et al.* (1986: 52 f) vermerken Ähnlichkeiten in der Bezeichnung zwischen den Hystricidae und Baluchimyinae.

**HYSTRIX LINNAEUS 1758**

***Hystrix cristata* LINNAEUS 1758**

(Abb. 58, 59)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. und inf. dex., aus einem Schädel entnommen; Loc.: Italien; rezent; coll. und ded. S. Esswein, Tübingen; SSLG Nr. 605.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 5-7  
 IPM in der PI: begleitend  
 Inklination der HSB: verlaufen gebogen, maximal 20°  
 Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 360 µm  
 Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

Im Längsschnitt erscheinen die HSB kräftig gebogen; die Inklination liegt an der EDJ bei 0° und erhöht sich nach außen hin bis auf 20°. Zwischen den HSB sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die Faserrichtung der IPM verläuft parallel zu den Prismen. Die IPM ist in der PI etwa gleichstark wie die Prismen entwickelt, in der PE etwas stärker. Die Grenze PI/PE verläuft etwas unregelmäßig und ist schlecht faßbar. In

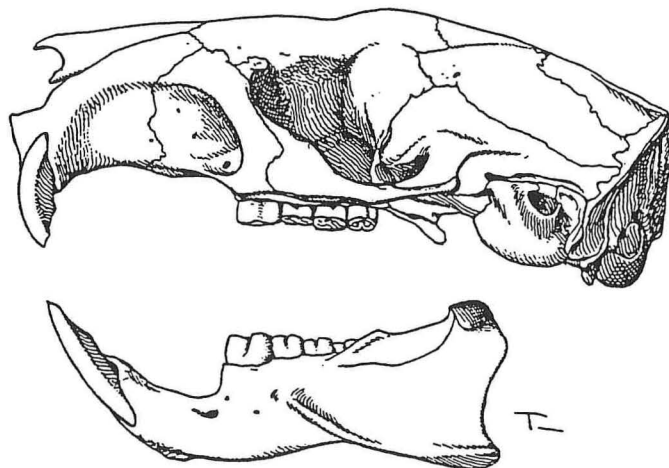


Abb. 66.—*Atherurus africanus*, rezent, Schädel von lateral; x 1. Aus Ellermann (1940).

der äußeren PI beginnt die IPM winklig zu den Prismen zu verlaufen; in der PE steht sie senkrecht zu den steil inklinierten Prismen und anastomosiert. Eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt; eine PLEX von ca. 5 µm Dicke ist vorhanden. In der PI haben die Prismen einen unregelmäßig rundlich-ovalen Querschnitt, in der äußeren PI einen flachovalen und in der PE einen lanzettförmigen. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 3,5 bis 4 µm.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 7-8  
IPM in der PI: begleitend  
Inklination der HSB: 0-25°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 350 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB zunächst mit einer sehr geringen Inklination (0-10°), die sich im äußeren Drittel der PI auf ca. 25° erhöht. In den übrigen Merkmalen entspricht der untere Inzisiv dem oberen.

### *Hystrix sivalensis* LYDEKKER 1878

(Abb. 60)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin.; Loc.: nahe Bhaandar, Punjab, Indien; Hor.: Dhok Pathan Fm.; AMNH 29841; SSLG Nr. 852.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 5-6  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: 30-35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 550 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Die HSB verlaufen im Längsschnitt gerade; zwischen ihnen liegen breite Übergangszonen. Die IPM verläuft in der PI in einem deutlichen Winkel zu den Prismen. In der PI ist die IPM schwächer entwickelt als die Prismen, in der PE sind IPM und Prismen etwa gleichstark. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt, die PLEX ist mit ca. 15-20 µm sehr mächtig. Kurz bevor sich die Prismen in der PLEX verlieren, verringern sie ihre Inklination. Die Grenze PI/PE ist nur mäßig gut faßbar. Der Prismenquerschnitt ist in der inneren PI oval, in der äußeren PI flachoval und in der PE lanzettförmig. Der große Prismendurchmesser liegt in der inneren PI bei ca. 3,5 µm.

### *ATHERURUS* F. CUVIER 1829

#### *Atherurus africanus* GRAY 1842

(Abb. 61, 62, 66; Taf. 3, Fig. 3 und 4)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. und inf. sin., aus einem Schädel entnommen; ohne Daten; rezent; ded. F. Petter, Paris; SSLG Nr. 626.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 4-6

IPM in der PI: begleitend  
Inklination der HSB: ca. 25°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 250 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 30%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen finden häufig Prismenübertritte statt (Übergangszonen). In der PI begleitet die IPM die Prismen, in der PE verläuft sie fast rechtwinklig zu den steil inklinierten Prismen. In der PI sind Prismen und IPM etwa gleichstark entwickelt, in der PE ist die IPM kräftiger. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE etwas unregelmäßig und ist nicht sehr gut faßbar. Eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt, eine dicke, knapp 10 µm mächtige PLEX ist vorhanden. In der PI haben die Prismen einen unregelmäßig ovalen Querschnitt, in der PE einen lanzettförmigen; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 4 µm.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 5-6  
IPM in der PI: begleitend  
Inklination der HSB: ca. 35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 260 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 30%

In den übrigen Merkmalen entspricht der untere Inzisiv dem oberen.

#### PHIOMYIDAE WOOD 1955

Die Phiomyidae werden mit den fossilen Diamantomyidae, Kenyamyidae, Myophiomyidae und den rezenten Petromuridae und Thryonomyidae zur Überfamilie Thryonomyoidea zusammengefaßt (Carleton 1984). Die geologisch ältesten Formen stammten lange Zeit aus dem unteren Oligozän des Fayum (Osborn 1908, Wood 1968), bis (Stammgruppen-) Vertreter der Phiomorpha vor wenigen Jahren auch im Ober-Eozän von Algerien nachgewiesen wurden (Coiffait *et al.* 1984, Jaeger *et al.* 1985). Die Thryonomyoidea sind eine vorwiegend afrikanische Gruppe mit einzelnen Vorkommen im Mediterrangebiet, so z.B. im Mittel- bis Ober-Oligozän der Balearen (Adrover & Hugueney 1975, Adrover *et al.* 1977) und im Miozän von Chios (Tobien 1968); auch aus dem Miozän von Indien (Hinton 1933, Black 1972) und Pakistan (Bruijn & Hussain 1985, Bruijn 1986) wurden Thryonomyoidea gemeldet. Heute existieren sie nur noch mit zwei Gattungen mit je einer Art, *Thryonomys swinderianus* und *Petromus typicus* in Afrika südlich der Sahara. Die Herkunft der Thryomyoidea war lange Zeit völlig unklar (Wood 1985). Jaeger *et al.* (1985) sehen in *Protophiomys algeriensis* aus dem Ober-Eozän von Algerien einen Vorfahren dieser Gruppe. Flynn *et al.* (1986: 52) betrachten *Protophiomys algeriensis* als einen Vertreter der Chapattimyidae und leiten die Thryonomyoidea daher —als mögliche Schwestergruppe der Baluchimyinae— von asiatischen Ctenodactyloidea ab. Auch Bruijn (1986: 133) hält einen Faunenaustausch zwischen Afrika und dem Indischen Subkontinent im Eozän für möglich.

GAUDEAMUS WOOD 1968

*Gaudeamus aegypticus* WOOD 1968

(Abb. 63; Taf. 10, Fig. 3)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. dex.; Loc.: Fayum, Quarry E; Hor.: Quatrani Formation, Unter-Oligozän; Coll.: YPM 18218; 1961/62; SSLG Nr. 837.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4 (5)  
IPM: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: 35-40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 140 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 30%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen lassen sich häufig Prismenübertritte beobachten. Die IPM anastomosiert ziemlich stark und ihre Faserrichtung verläuft spitzwinklig zu den Prismen. In der PI ist die IPM etwas schwächer als die Prismen entwickelt, in der PE sind IPM und Prismen etwa gleichstark. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE unregelmäßig, da immer wieder HSB in die PE vorgreifen. Eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt. Eine dünne PLEX (unter 5 µm) ist vorhanden. In der PI ist der Prismenquerschnitt oval, in der PE lanzettförmig. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 3-4 µm.

METAPHIOMYS OSBORN 1908

*Metaphiomys schaubi* OSBORN 1908

(Abb. 64; Taf. 10, Fig. 5 und 6)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. dex.; Loc.: Fayum, Quarry E, silicified wood zone; Hor.: Fluvio-marine Formation, Unter-Oligozän; Coll.: YPM 18200; Jan. 1962; SSLG Nr. 835.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 50°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 180 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen kommt es häufig zu Prismenübertritten. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur in größeren Abständen. Ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die IPM ist in der PI deutlich schwächer als die Prismen entwickelt, in der PE sind IPM und Prismen etwa gleichstark. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und ist mäßig gut faßbar. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt. Eine dünne (ca. 5 µm) PLEX ist vorhanden. In der PI haben die Prismen einen ovalen, in der PE einen lanzettförmigen Querschnitt. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3,5-4 µm.

Der I sup. von *Metaphiomys schaubi* hat ebenfalls plattig-rechtwinklige IPM und gleicht dem I inf. auch in den übrigen Merkmalen.

*PHIOMYS* OSBORN 1908

*Phiomys andrewsi* OSBORN 1908

(Abb. 65, 69)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. (YPM 18215) und inf. sin. (YPM 18214); Loc.: Fayum, Quarry E, silicified wood zone; Hor.: Fluvio-marine Formation, Unter-Oligozän; Coll.: YPM; Jan. 1962; SSLG Nr. 833 (I inf.) und 834 (I sup.).

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: (2)-3-(4)  
IPM: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: 35-45°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 115 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 30 %

Im Längsschnitt verlaufen die HSB leicht gebogen, sie verringern ihre Inklination zur PE hin etwas. Zwischen den HSB sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die Faserrichtung der IPM verläuft spitzwinklig (Winkel kleiner als 45°) zu den Prismen; die IPM anastomosiert stark. In der PI ist die IPM etwas schwächer als die Prismen entwickelt, in der PE etwas stärker. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und ist recht gut faßbar. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt. Eine sehr dünne PLEX ist angedeutet. In der PI haben die Prismen einen ovalen bis flach-ovalen Querschnitt, in der PE einen lanzettförmigen. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3,5-4 µm.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3  
IPM: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: ca. 35-40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 165 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB ganz leicht gebogen (sie verringern ihre Inklination zur PE hin etwas). Zwischen den Bändern sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die Faserrichtung der IPM verläuft spitzwinklig (Winkel ungefähr 45°) zu den Prismen, die IPM anastomosiert etwas weniger als im oberen Schneidezahn. Die IPM ist in der PI schwächer als die Prismen entwickelt, in der PE sind beide etwa gleichstark. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE ziemlich unregelmäßig und ist wenig gut faßbar. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt. Eine PLEX ist angedeutet. Der Prismendurchmesser ist in der PI oval, in der PE lanzettförmig. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3,5-4 µm.

*PARAPHIOMYS* ANDREWS 1914

*Paraphiomys pigotti* ANDREWS 1914

(Abb. 70; Taf. 10, Fig. 7)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. dex., aus einem Unterkiefer entnommen; Loc.: Rusinga Island, Kenya; Hor.: unteres Burdigal (Miozän); Coll.: CM 29411; SSLG Nr. 817.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 4-5  
 IPM in der PI: plattenartig  
 Inklination der HSB: ca. 30-35°  
 Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 350 µm  
 Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB leicht gebogen, ihre Inklination nimmt zur PE hin etwas ab. Zwischen den HSB sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur in größeren Abständen; ihre Faserrichtung verläuft meist rechtwinklig (in manchen Bereichen ist der

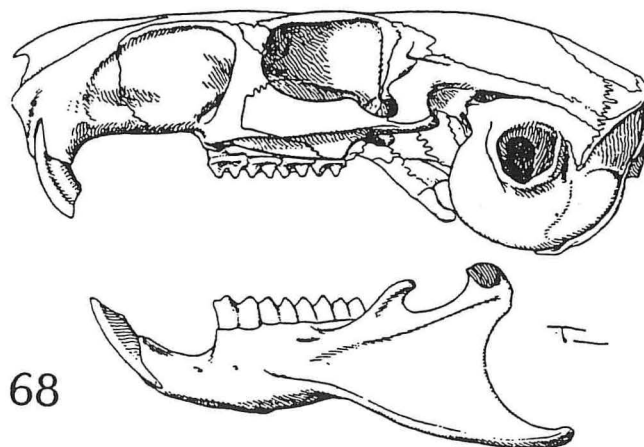
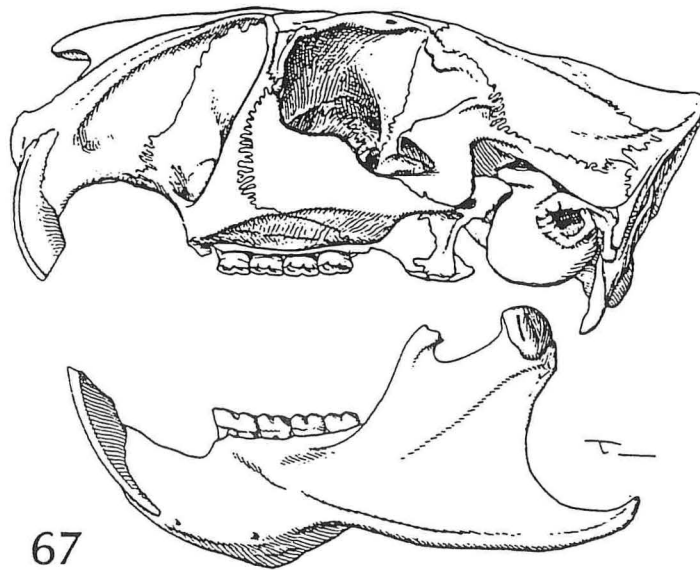


Abb. 67 und 68.— Schädel von Thryonomyoidea in Lateralansicht; beide rezent. Aus Ellermann (1940). 67: *Thryonomys gregorianus*, x 1. 68: *Petromys typicus*, x 2. *Thryonomys* und *Petromys* sind die einzigen rezenten Vertreter der einst formenreichen Thryonomyoidea.

Winkel etwas kleiner) zu den Prismen. In der PI ist die IPM deutlich schwächer entwickelt als die Prismen, in der PE sind Prismen und IPM etwa gleichstark. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und ist sehr gut faßbar. Eine Startzone an der EDJ mit parallelem Prismenverlauf fehlt. Die PLEX ist 5-6 µm ziemlich dick. Die Prismen haben in der PI einen ovalen Querschnitt, in der PE einen flachovalen bis lanzettförmigen. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3-4 µm.

**DIAMANTOMYIDAE SCHAUB 1958**

**DIAMANTOMYS STROMER 1922**

***Diamantomys luederitzi* STROMER 1922**

(Abb. 71)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. dex., aus einem Unterkieferfragment mit P und M entnommen; Loc.: Cm-Af-1, Songhor, Kenia; Coll.: CM 27657; 1971; SSLG Nr. 818.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 4-6  
IPM in der PI: begleitend  
Inklination der HSB: 10-15°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 120 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen sind Prismenübertritte zu beobachten. Die Faserrichtung der IPM verläuft parallel zu den Prismen; daher läßt sich das Verhältnis IPM zu Prismen nur schwer feststellen. Die IPM scheint in der PI schwächer als die Prismen entwickelt zu sein, während in der PE Prismen und IPM etwa gleichstark sind. Im Längsschnitt erscheint die Grenze PI/PE gerade und ist recht gut faßbar. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt, eine PLEX von 5-7 µm Dicke ist vorhanden. Die Prismen haben in der PI einen ovalen, in der PE einen lanzettförmigen Querschnitt. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3,5-4 µm.

**THRYONOMYIDAE POCOCK 1922**

**THRYONOMYS FITZINGER 1867**

***Thryonomys swinderianus* (TEMMINK 1827)**

(Abb. 67, 72, 73)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. und inf. sin., aus einem Schädel entnommen; ohne Daten; rezent; Coll.: SMF 848; SSLG Nr. 628.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: (7) 8-11  
IPM in der PI: plattenartig, in der äußeren PI spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: 20-30°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 470 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15%

Im Längsschnitt biegen sich die HSB leicht nach apikal; dadurch erhöht sich ihre Inklination von 20 auf 30°. Zwischen den HSB sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt im inneren, ca. 350 µm dicken Teil der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; im äußeren Bereich der PI ist die IPM spitzwinklig zu den Prismen orientiert und anastomosiert häufiger. IPM und Prismen sind in PI und PE etwa gleichstark entwickelt. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE ungefähr gerade, ist aber ziemlich schlecht faßbar. An der EDJ ist eine relativ dünne (ca. 10 µm) Startzone mit parallelem Prismenverlauf ausgebildet, eine PLEX ist angedeutet. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3,5 µm.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 7-8  
IPM: plattenartig, in der äußeren PI spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: ca. 35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 310 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15 %

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte zu beobachten; im inneren Teil (ca. 160 µm dick) der PI ist die IPM plattenartig und verläuft rechtwinklig zu den Prismen; im äußeren Bereich der PI ist die IPM spitzwinklig zu den Prismen orientiert. In der PI ist die IPM schwächer als die Prismen entwickelt, in der PE sind Prismen und IPM etwa gleichstark. Die Grenze PI/PE verläuft gerade, ist aber undeutlich. Eine innere parallele Startzone von ca. 10 µm Dicke ist vorhanden, eine wenige µm mächtige PLEX ist angedeutet. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 3,5-4 µm.

#### PETROMURIDAE TULLBERG 1899

##### *PETROMUS* A. SMITH 1831

##### *Petromus typicus* A. SMITH 1831

(Abb. 68, 74, 75; Taf. 2, Fig. 6; Taf. 10, Fig. 8)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. dex. und ein I inf. sin., aus einem Schädel entnommen. Loc.: 1 mi. E Garies, Namaqualand, Kap Provinz, Südafrika; rezent; Coll.: MVZ 117765; Tom Larson 1.10.1947; SSLG Nr. 779.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: 30-35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 200 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade, zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur in größeren Abständen; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die IPM ist in der PI deutlich schwächer und in der PE etwa gleichstark wie die Prismen entwickelt. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und ist gut faßbar. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf ist angedeutet; die PLEX ist nur etwa 5 µm dick. Die Prismen haben in der PI einen ovalen, in der PE einen

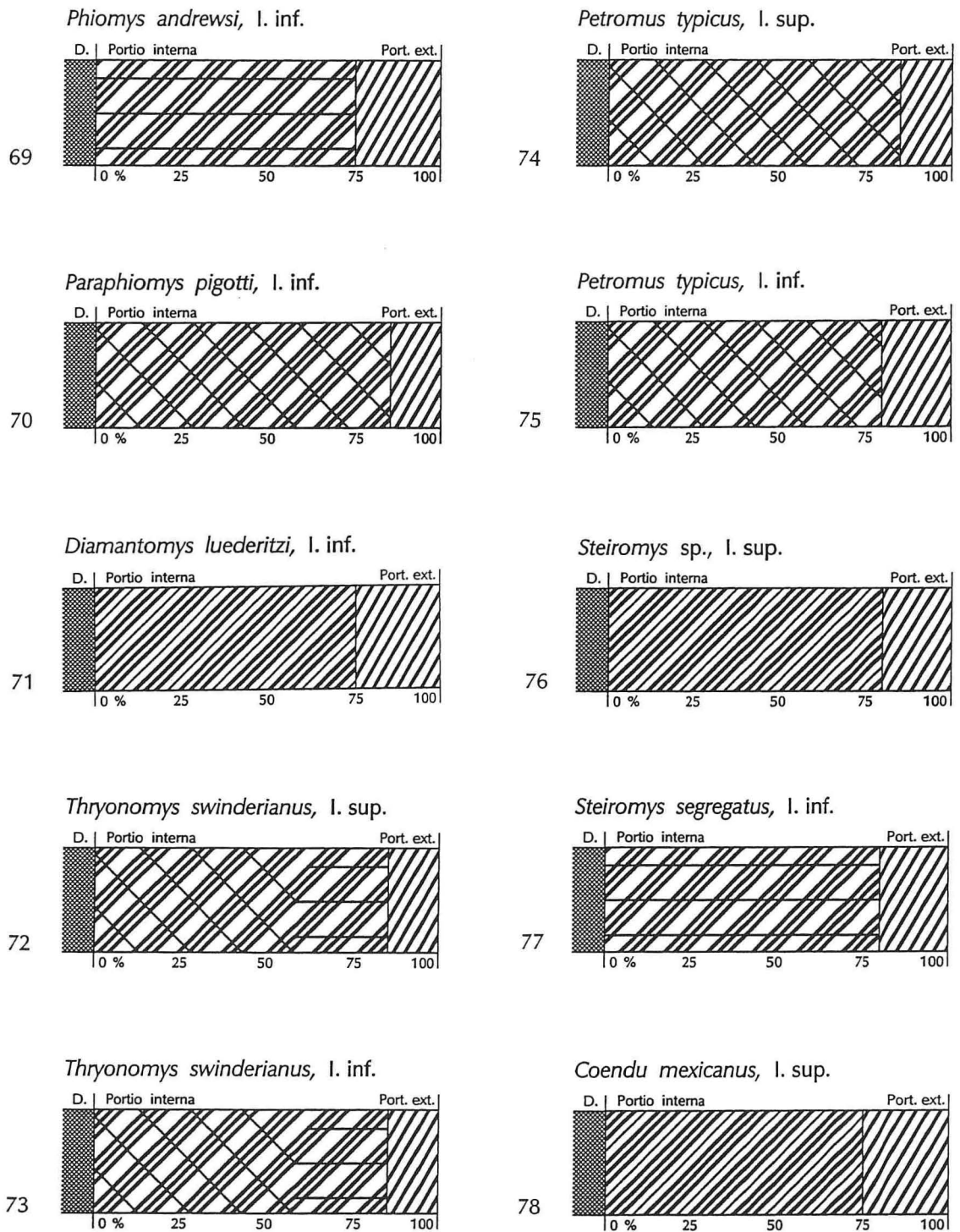


Abb. 69-78.— Schmelzmuster-Diagramme von Phiomyidae (69, 70), Diamantomyidae (71), Thryonomyidae (72, 73), Petromuridae (74, 75) und Erethizontidae (76-78). Die miozäne *Diamantomys luederitzi* besitzt mit ihren nur schwach inklinierten multiserialen HSB mit begleitender IPM ein primitiveres Schmelzmuster als die unter-oligozänen Phiomyidae des Fayum und die etwa gleichalte *Paraphiomys*. Beim derzeitigen lückenhaften Kenntnisstand der Schmelzmuster oligozäner und miozäner Thryonomyoidea läßt sich nicht entscheiden, ob dies

flachovalen bis lanzettförmigen Querschnitt. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 4 µm.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: 35-40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 175 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Der untere Inzisiv entspricht in den übrigen Merkmalen dem oberen.

#### ERETHIZONTIDAE THOMAS 1897

Die Erethizontidae weichen von den übrigen Caviomorpha in zahlreichen Merkmalen wie z.B. Muskelverlauf (Woods & Hermanson 1985) oder Schädel- und Skelettbau ab und werden deshalb als sehr früher Seitenast der Gruppe angesehen (Wood & Patterson 1959: 377, 391-392, Patterson & Wood 1982). Ihre Ähnlichkeit mit den altweltlichen Hystricidae (z.B. Stachelkleid) beruht auf Parallelismus (Thenius 1979).

#### STEIROMYS AMEGHINO 1887

*Steiromys* sp. indet.

(Abb. 76)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. dex.; Loc.: Arroyo Elke, Patagonien; Hor.: Santa Cruz beds (Miozän); Coll.: YPM-PU 15929; SSLG Nr. 831.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM: (spitzwinklig-anastomosierend bis) begleitend  
Inklination der HSB: ca. 20°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 280 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen finden regelmäßig Prismenübertritte statt (Übergangszonen). Die Faserrichtung der IPM verläuft fast durchweg parallel zu den Prismen, nur gelegentlich treten geringe Winkeldifferenzen auf. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt, die PLEX erreicht ca. 6 µm Dicke. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 4 µm.

#### *Steiromys segregatus* AMEGHINO 1902

(Abb. 77)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus einem Unterkiefer entnommen; Loc.:

etwa als Hinweis auf eine eigene Entwicklungslinie zu deuten ist. Die rezenten Thryonomyoidea, *Thryonomys* und *Petromus*, zeigen abgeleitete multiseriale HSB mit rechtwinklig-plattiger IPM. Bei den Erethizontidae kommen lediglich primitive multiseriale HSB mit begleitender oder spitzwinklig-anastomosierender IPM vor. Erklärung der Symbole siehe Abb. 8 [S. 34].

Südende des Lake Colhuè-Huapi, Chubut, Argentinien; Hor.: Colhuè-Huapi Formation (Ober-Oligozän); Coll.: FMNH P 14654; SSLG Nr. 792.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: ca. 45°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 315 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Ein auffallender Unterschied zum oberen I von *Steiromys* sp. (SSLG Nr. 831) ist die durchweg spitzwinklig zu den Prismen verlaufende IPM sowie die stärkere Inklination der HSB. Die PLEX ist nur ca. 3 µm dick und der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3,5 µm.

COENDOU LACÉPÈDE 1799

***Coendou mexicanus*** (KERR 1792)

(Abb. 78, 79)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. dex., aus einem Schädel entnommen; Loc.: 10 km NW Minitlan, 100 ft., Veracruz; rezent; Coll.: KUMZ 66171; SSLG Nr. 760.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 4-5  
IPM: begleitend  
Inklination der HSB: 25-30°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 210 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade, erscheinen wegen unregelmäßiger Abgrenzung gegen die Nachbarbänder jedoch irregulär. Die IPM umgibt die Prismen allseitig, ihre Faserrichtung verläuft den Prismen parallel. An der EDJ ist eine dünne, ca. 10 µm messende innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf ausgebildet; die PLEX ist etwa 10 µm dick. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 4 µm.

ERETHIZON F. CUVIER 1822

***Erethizon dorsatum*** (LINNAEUS 1758)

(Abb. 80, 81)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus einem Unterkiefer entnommen; ohne Daten; rezent; Fa. Schlüter; SSLG Nr. 495.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 6-8  
IPM: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: 40-45°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 350 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Die HSB verlaufen im Längsschnitt gerade; zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM anastomosiert stark und ihre Faserrichtung verläuft in

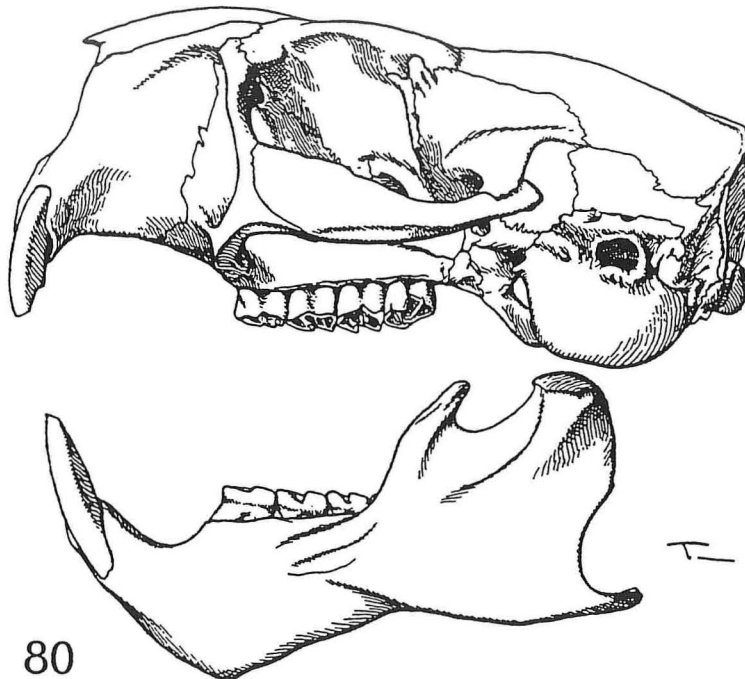
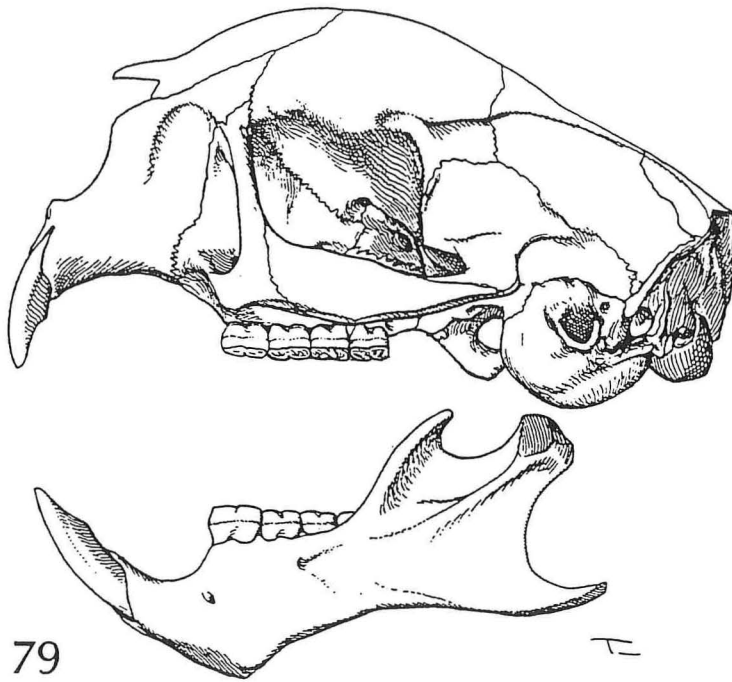


Abb. 79 und 80.— Schädel von Erethizontidae in Lateralansicht; beide rezent. Aus Ellermann (1940). 79: *Coendou prehensilis*, x 1. Im Bereich der Nasalia und Frontalia ist der Schädel aufgetrieben; dieses Phänomen tritt konvergent auch bei der altweltlichen *Hystrix* auf. 80. *Erethizon dorsatum*, x 1. *Erethizon* ist der einzige Vertreter der Caviomorpha, der sein Verbreitungsgebiet nordwärts bis nach Kanada ausdehnen konnte.

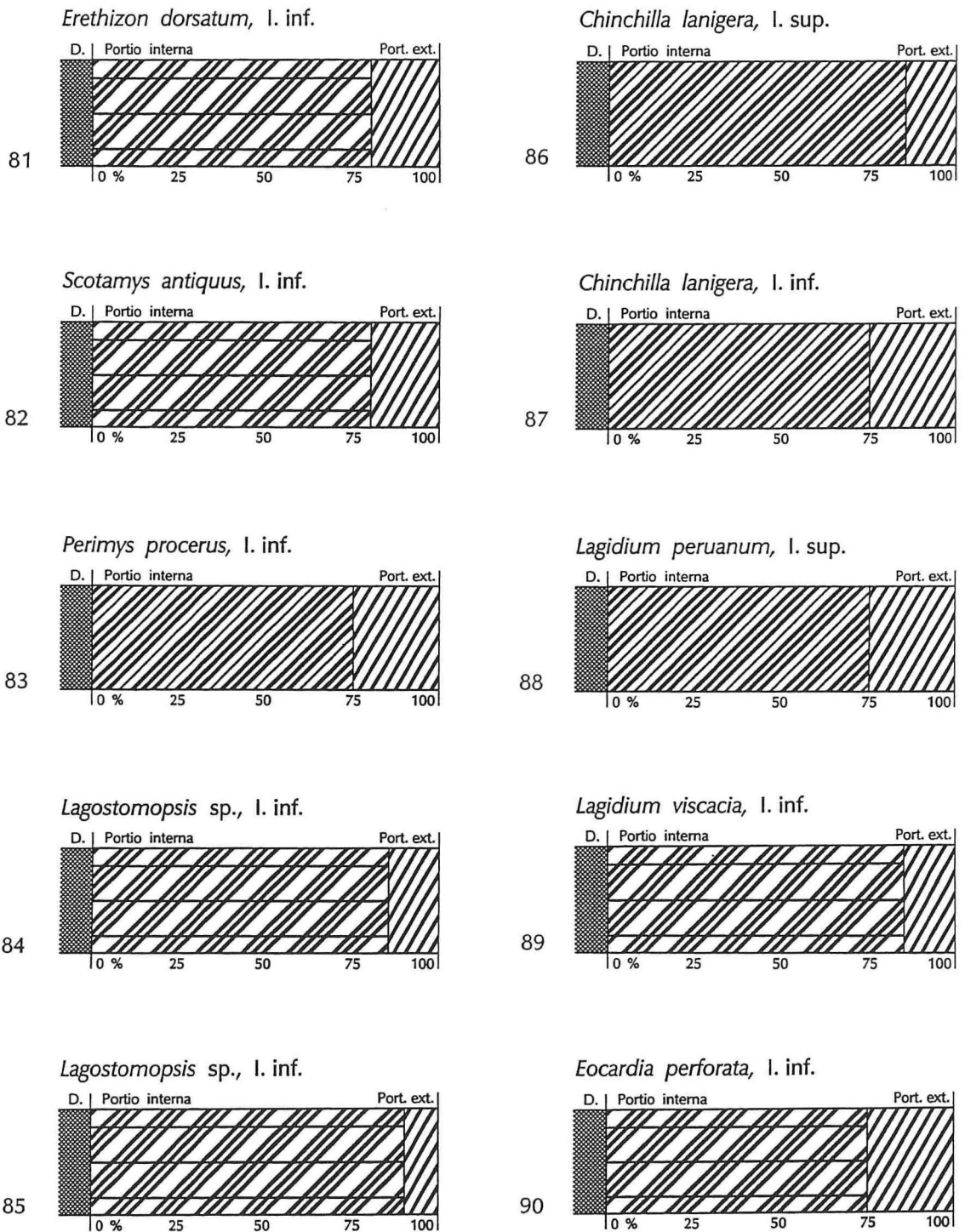


Abb. 81-90.— Schmelzmuster-Diagramme von Erethizontidae (81), Chinchillidae (82-89) und Eocardiidae (90). Wie die Erethizontidae sind die Chinchillidae und Eocardiidae durch multiseriale HSB mit begleitender oder spitzwinklig-anastomosierender IPM gekennzeichnet. Erklärung der Symbole siehe Abb. 8 [S. 34].

geringem, aber deutlich erkennbarem Winkel zu den Prismen. In der PI ist die IPM etwas schwächer entwickelt als die Prismen, in der PE überwiegt sie leicht. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und läßt sich recht gut fassen. In der PE sind die Prismen sehr stark inkliniert (über 80°); die Faserrichtung der IPM verläuft nahezu rechtwinklig zu den Prismen. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt, die PLEX ist etwa 10 µm dick. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval bis flachoval, in der PE lanzettförmig; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 3-3,5 µm.

#### CHINCHILLIDAE BENNETT 1833

Die Chinchillidae haben offensichtlich einen längeren Eigenweg hinter sich und stehen etwas abseits der übrigen Caviomorphen (Woods 1982). Ähnlichkeiten zwischen *Cephalomys* (Dasyproctidae) und *Scotamys* (Chinchillidae) aus dem Deseadense (Oligozän-Miozän) sowie weitere Übereinstimmungen von Chinchilloidea und Caviioidea sprechen für gemeinsame Vorfahren beider Gruppen (Woods 1984). Mit *Scotamys* sind die Chinchillidae bereits in den frühesten Caviomorphen-Faunen des Deseadense präsent.

#### SCOTAMYS LOOMIS 1914

##### *Scotamys antiquus* LOOMIS 1914

(Abb. 82; Taf. 11, Fig. 1 und 2)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. dex.; Loc.: Santa Cruz, Argentinien; Hor.: Deseadense, Oligozän-Miozän; Coll.: MNHN 1903-3-73; SSLG Nr. 978.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: (3) 4-5  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: 50-55°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 185 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Die IPM verläuft durchweg im spitzen Winkel zu den Prismen und anastomosiert häufig. Die HSB erscheinen im Längsschnitt gerade. Die IPM ist in der PI etwas schwächer als die Prismen, in der PE etwa gleichstark. Eine PLEX ist nur angedeutet. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3,5 µm.

#### PERIMYS AMEGHINO 1887

##### *Perimys procerus* AMEGHINO 1889

(Abb. 83)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus einem Unterkiefer entnommen; Loc.: Sta. Cruz, Argentinien; Hor.: Miozän; Coll.: GPIBo ohne Nr.; SSLG Nr. 614.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-5  
IPM in der PI: begleitend

Inklination der HSB: 25-30°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 200 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

Die HSB erscheinen im Längsschnitt gerade. Die Faserrichtung der IPM verläuft senkrecht zu den Prismen, lediglich an den Grenzen zwischen den HSB treten gelegentlich geringe Winkeldifferenzen auf. IPM und Prismen sind in PI und PE etwa gleichstark entwickelt. Eine dünne Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ ist angedeutet; die PLEX erreicht ca. 4 µm. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei knapp 3 µm.

*LAGOSTOMOPSIS* KRAGLIEVICH 1926

*Lagostomopsis* sp. indet.

(Abb. 84)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus einem Unterkiefer entnommen; Loc.: Corral Quemado, Dept. Belen, Catamarca, Argentinien; Hor.: ?mittleres Pliozän; Coll.: FMNH P15253; SSLG Nr. 795.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 4  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: 30-35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 265 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15%

Die HSB erscheinen im Längsschnitt gerade. Ein "innerer radialer Schmelz" fehlt, eine PLEX von 3-4 µm Dicke ist vorhanden. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt unregelmäßig und ist schwer faßbar. Die IPM ist in der PI knapp gleichstark wie die Prismen entwickelt und überwiegt in der PE. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 4-5 µm.

*Lagostomopsis* sp. indet.

(Abb. 85; Taf. 3, Fig. 6)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. dex., aus einem Unterkiefer entnommen; Loc.: V 76057, Buenos Aires Prov., Argentinien; Hor.: Chapadamalal-Formation, Chapadamalalan (Ober-Pliozän); Coll.: UCMP 115273; SSLG Nr. 775.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-6  
IPM: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: ca. 45°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 290 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 10%

Die HSB erscheinen im Längsschnitt gerade. Die IPM verläuft durchweg spitzwinklig zu den Prismen und anastomosiert stark. Die Grenze PI/PE erscheint im Längsschnitt unregelmäßig und läßt sich schwer fassen. Die IPM ist in der PI etwas schwächer, in der PE etwa gleichstark wie die Prismen entwickelt. Eine Startzone mit

parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt; die PLEX erreicht ca. 6  $\mu\text{m}$ . Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 3  $\mu\text{m}$ .

*CHINCHILLA* BENNETT 1829

*Chinchilla lanigera* (MOLINA 1782)

(Abb. 86, 87, 91)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. dex. und ein I inf. sin., aus einem Schädel entnommen; Labortier; SSLG Nr. 612.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: begleitend  
Inklination der HSB: ca. 40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 120  $\mu\text{m}$   
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15%

Die HSB verlaufen im Längsschnitt gerade; zwischen ihnen finden häufig Prismenübertritte statt. Die Grenze PI/PE erscheint im Längsschnitt gerade und ist mäßig gut faßbar. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt, eine PLEX von ca. 4  $\mu\text{m}$  Dicke ist vorhanden. Die IPM ist in der PI schwächer als die Prismen entwickelt, in der PE ist sie etwa gleichstark. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 4,5  $\mu\text{m}$ .

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend bis begleitend  
Inklination der HSB: 50-55°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 145  $\mu\text{m}$   
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

Die IPM verläuft z.T. in einem deutlichen Winkel zu den Prismen. In den übrigen Merkmalen gleichen sich unterer und oberer I.

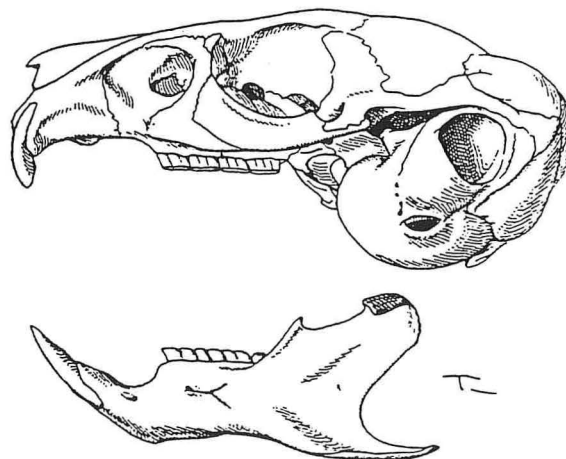


Abb. 91.— *Chinchilla lanigera*, rezent, Schädel von lateral; x 1,5. Aus Ellermann (1940).

*LAGIDIUM* MEYEN 1833

*Lagidium peruanum* MEYEN 1833

(Abb. 88)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. sin., aus einem Schädel (weiblich) entnommen; Loc.: Puno, Sandia, Peru; rezent; Coll.: FMNH 78411; H.H. Heller, 31.12.1950; SSLG Nr. 799.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-5  
IPM in der PI: begleitend  
Inklination der HSB: ca. 50°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 140 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

Die HSB verlaufen im Längsschnitt z.T. ganz leicht sigmoid gebogen; zwischen ihnen finden häufig Prismenübertritte statt. Die IPM ist in der PI vorwiegend begleitend, gelegentlich treten geringe Winkeldifferenzen auf. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und ist recht gut faßbar. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt, eine PLEX von ca. 7 µm Dicke ist vorhanden. Die IPM ist in der PI etwas schwächer als die Prismen entwickelt, in der PE sind IPM und Prismen etwa gleichstark. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3-3,5 µm.

*Lagidium viscacia* (MOLINA 1782)

(Abb. 89)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus einem Unterkiefer (weiblich) entnommen; Loc.: Est Perez (3913 m), Pacajes, La Paz, Bolivien; rezent; Coll.: FMNH 53674; F. Steinbach 18.9.1941; SSLG Nr. 800.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 4-5  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: ca. 50°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 200 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15%

Die IPM verläuft mit einer geringen, doch deutlich erkennbaren Winkeldifferenz zu den Prismen. Die HSB erscheinen im Längsschnitt gerade. Die PLEX ist mit ca. 8 µm ziemlich dick. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei knapp 4 µm.

EOCARDIIDAE AMEGHINO 1891

*EOCARDIA* AMEGHINO 1887

*Eocardia perforata* AMEGHINO 1887

(Abb. 90, Taf. 12, Fig. 3)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus einem Unterkiefer entnommen; Loc.: Patagonien; Hor.: Santa Cruz Formation, Miozän; Coll.: AMNH 99312; gesammelt 1899; SSLG Nr. 855.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 4-5  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: ca. 40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 180 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

Die HSB erscheinen im Längsschnitt gerade. Die IPM verläuft durchweg spitzwinklig zu den Prismen und anastomosiert häufig. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und läßt sich gut fassen. Eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt; eine PLEX ist nur angedeutet. In der PI ist die IPM etwas schwächer als die Prismen entwickelt, in der PE überwiegt sie leicht. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 3,5 bis 4 µm.

***Eocardia* sp. indet.**

(Abb. 93)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. dex.; Loc.: 10 Meilen S von Coy Inlet, Patagonien;  
Hor.: untere Santa Cruz Schichten, Miozän; Coll.: YPM-PU 15022; SSLG Nr. 824.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-5  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: 35-40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 150 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

Die HSB erscheinen im Längsschnitt gerade. Die IPM verläuft weitgehend spitzwinklig zu den Prismen; stellenweise ist die Winkeldifferenz jedoch sehr gering, so daß Übergänge zu begleitender IPM auftreten. Die Grenze PI/PE läßt sich im Längsschnitt mäßig gut fassen. In den übrigen Merkmalen entspricht der Schmelz dem von *E. perforata*.

**DINOMYIDAE ALSTON 1876**

In der heutigen Fauna sind die Dinomyidae nur noch mit einer Art, *Dinomys branickii*, die in den Urwäldern der östlichen Andenvorberge lebt, vertreten (Grzimek 1975). Im Tertiär waren sie in Südamerika artenreich und haben eine Reihe von Groß- und Riesenformen hervorgebracht. *Eumegamys* aus dem Miozän ist mit ca. 60 cm Schädelänge das größte bekannte Nagetier (Dawson & Krishtalka 1984). Nach Woods (1984) läßt die Verschmelzung des zweiten und dritten Halswirbels bei *Dinomys* und den Erethizontidae auf eine engere Verwandtschaft beider Familien schließen.

**EUMEGAMYS KRAGLIEVICH 1926**

***Eumegamys ameghinorum* KRAGLIEVICH 1940**

(Abb. 94)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. dex.; Loc.: Delta-Bereich, Entre Rios, Argentinien;

Hor.: ohne stratigr. Daten; Coll.: ZMUK Nr. 26; Roth (27.); Lausen; 25.11.1887; SSLG Nr. 984.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 4-5  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend bis begleitend  
Inklination der HSB: 20-25°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 490 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 35%

Die IPM verläuft in der PI z.T. in sehr geringem Winkel zu den Prismen und z.T. begleitend, ohne die Prismen durchweg allseitig zu umhüllen. Sie ist in der PI deutlich schwächer entwickelt als die Prismen; in der PE sind IPM und Prismen etwa gleichstark. Die HSB erscheinen im Längsschnitt gerade. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt, die PLEX ist etwa 8-10 µm dick. Die Grenze PI/PE ist im Längsschnitt gerade und mäßig gut faßbar. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3,5-4 µm.

*TETRASTYLUS* AMEGHINO 1886

*Tetrastylus* cf. *diffusus* AMEGHINO 1886

(Abb. 95)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus einem Unterkiefer entnommen; Loc.: Santa Maria Valley, Chiquimil, Catamarca, Argentinien; Hor.: Chiquimil B Formation, frühes Pliozän, Level IV; FMNH P 14466; SSLG Nr. 793.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 6-8  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: 20-25°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 500 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Die IPM verläuft in der PI in sehr spitzem Winkel zu den Prismen. Die HSB erscheinen im Längsschnitt weitgehend gerade, krümmen sich im äußeren Viertel der PI jedoch stärker nach apikal (Inklination hier etwa 35°). Ein "innerer radialer Schmelz" fehlt; die PLEX erreicht ca. 8 µm Dicke. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und läßt sich mäßig gut fassen. Die IPM ist in der PI deutlich schwächer als die Prismen entwickelt. In der PE überwiegt die IPM; die Prismen sind hier seitlich sehr stark abgeflacht. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 4 µm.

*DINOMYS* PETERS 1873

*Dinomys branickii* PETERS 1873

(Abb. 92, 96, 97)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. und inf. sin., aus einem Schädel entnommen; Zootier, ohne Daten; ded. H. Moeller, Heidelberg.; SSLG Nr. 643.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 5-6

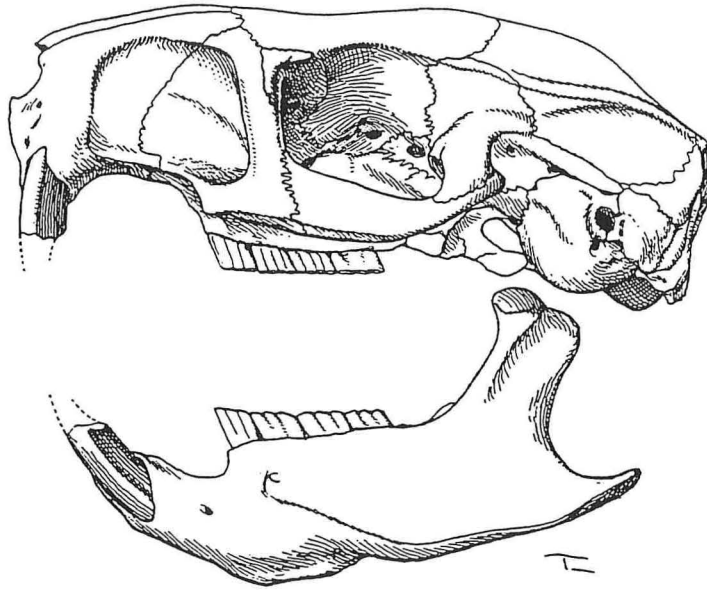


Abb. 92.— *Dinomys branickii*, rezent, Schädel von lateral; x 0,75. Aus Ellermann (1940).

IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend bis begleitend  
 Inklination der HSB: 35-40°  
 Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 500 µm  
 Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

Die IPM verläuft z.T. parallel zu den Prismen, z.T. aber auch in geringem Winkel (besonders in der äußeren PI). Die HSB erscheinen im Längsschnitt gerade. Eine Schicht "inneren radialen Schmelzes" von etwa 20 µm Dicke ist vorhanden. An der Schmelzaußenseite liegt eine ca. 25 µm dicke Schmelzschicht, in der sich undeutlich Prismenquerschnitte abzeichnen. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade, läßt sich aber nur schwer fassen. Die IPM ist in der PI schwächer als die Prismen entwickelt und überwiegt in der PE. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 5 µm.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 5-7  
 IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend bis begleitend  
 Inklination der HSB: ca. 40°  
 Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 460 µm  
 Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei gut 4 µm. In den übrigen Merkmalen gleichen sich oberer und unterer Inzisiv.

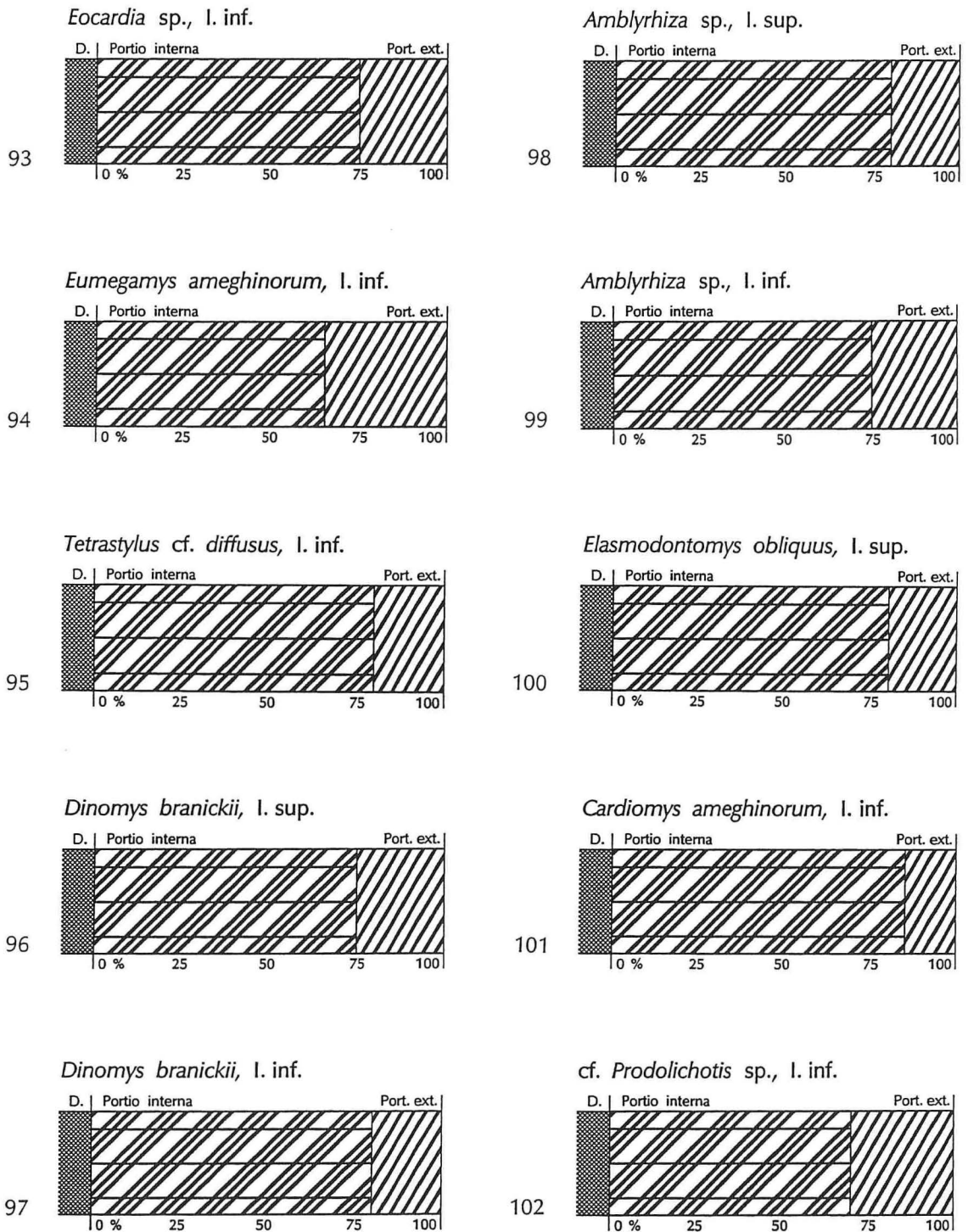


Abb. 93-102.— Schmelzmuster-Diagramme von Eocardiidae (93), Dinomyidae (94-97), Heptaxodontidae (98-100) und Caviidae (101, 102). Die untersuchten Eocardiidae, Dinomyidae und Heptaxodontidae sind durch multiseriale HSB mit spitzwinklig-anastomosierender IPM gekennzeichnet. Bei den Caviidae kommt daneben auch begleitende IPM vor (siehe Abb. 104, 107 und 108). Erklärung der Symbole siehe Abb. 8 [S. 34].

HEPTAXODONTIDAE MILLER & GIDLEY 1918

*AMBLYRHIZA* COPE 1868

*Amblyrhiza* sp. indet.

(Abb. 98, 99)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. ?sin.; Loc.: St. Martin (Kleine Antillen); Hor.: Pleistozän; Coll.: AMNH 125642; SSLG Nr. 861.

Schmelzaufgabe eines I inf. dex.; Loc.: Devil's Hole, St. Martin (Kleine Antillen); Hor.: Pleistozän; Coll.: AMNH 125641; SSLG Nr. 860.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: ca. 4-6  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend, z.T. begleitend  
Inklination der HSB: 20-25°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 620-700 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Die HSB erscheinen im Längsschnitt gerade; zwischen ihnen finden häufig Prismenübertritte statt. Die IPM verläuft in der PI in einem sehr kleinen Winkel zu den Prismen, z.T. begleitet sie die Prismen. Die Grenze PI/PE ist im Längsschnitt nur schlecht faßbar. Die innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf ist ca. 15 µm dick, eine PLEX ist nur angedeutet. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval bis flachoval und in der PE lanzettförmig. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3,5 µm.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 4-6  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: 35-40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: 720-840 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

Der Winkel zwischen IPM und Prismen ist etwas größer als im oberen Inzisiven.

ELASMODONTOMYS ANTHONY 1916

*Elasmodontomys obliquus* ANTHONY 1916

(Abb. 100)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. sin.; Loc.: Cueva Clara, San Miguel, Morovis, Puerto Rico; Hor.: Pleistozän; Coll.: AMNH 125640; coll. Anthony 1916; SSLG Nr. 858.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-5  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: 35-40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 270 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Die HSB erscheinen im Längsschnitt gerade und zwischen den HSB finden häufig Prismenübertritte statt. Die IPM verläuft in einem relativ kleinen Winkel zu den Prismen. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt, die

PLEX erreicht ca. 6  $\mu\text{m}$ . Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und ist gut faßbar. In der PI sind die Prismen stärker entwickelt als die IPM, in der PE ist die IPM leicht vorherrschend. Die Prismen haben in der PI einen ovalen und in der PE einen lanzettförmigen Querschnitt; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 3,5  $\mu\text{m}$ .

#### CAVIIDAE ALSTON 1876

Die Caviidae erscheinen im Fossilbericht erstmals im Mittel-Miozän. In der heutigen Fauna sind sie mit fünf Gattungen und vierzehn Arten vertreten und kommen von Venezuela bis nach Patagonien vor. Es werden drei Unterfamilien, die *Cardiomyinae* (nur fossil), *Caviinae* und *Dolichotinae* unterschieden (Woods 1984). Nach Woods (1982) gehören sie mit zu den primitivsten neuweltlichen Hystricognathen.

#### CARDIOMYS AMEGHINO 1885

##### *Cardiomyis ameghinorum* ROVERETO 1914

(Abb. 101)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus einem Unterkiefer entnommen; Loc.: Corral Quemado, Dept. Belen, Catamarca, Argentinien; Hor.: Corral Quemado Formation (Pliozän); SSLG Nr. 796.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-5  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: ca. 35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 340  $\mu\text{m}$   
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15%

Die HSB erscheinen im Längsschnitt gerade bis leicht s-förmig geschwungen; zwischen ihnen finden häufig Prismenübertritte statt. Die IPM verläuft in einem großen Winkel zu den Prismen, der nahe 90° liegt, anastomosiert aber stark, was besonders deutlich auf Querschnitten erkennbar ist. Die Grenze PI/PE erscheint im Längsschnitt gerade und ist recht gut faßbar. Eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ ist nur angedeutet, die PLEX ist ca. 6  $\mu\text{m}$  dick. Die Prismen haben in der PI einen flachovalen und in der PE einen lanzettförmigen Querschnitt. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 4,5  $\mu\text{m}$ .

#### ?*PRODOLICHOTIS* KRAGLIEVICH 1932

##### Caviide, cf. *Prodolichotis* KRAGLIEVICH 1932

(Abb. 102)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. dex.; Loc.: V 4936, Marsupial, Huila, Kolumbien; Hor.: Honda Formation, Miozän 3; Coll.: MPUCB 39932; R.W. Fields coll., 1949; SSLG Nr. 774.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3

IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: ca. 30°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 180 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 30%

Die HSB erscheinen im Längsschnitt gerade. Die IPM verläuft durchweg spitzwinklig zu den Prismen; sie ist in der PI deutlich und in der PE geringfügig schwächer entwickelt als die Prismen. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und läßt sich gut fassen. Ein "innerer radialer Schmelz" (ca. 10 µm) ist angedeutet; die PLEX erreicht ca. 4 µm. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 4,5 bis 5 µm.

CAVIA PALLAS 1766

*Cavia porcellus* (LINNAEUS 1758)

(Abb. 104)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus einem Unterkiefer entnommen; Labortier aus dem Pharmakologischen Institut Tübingen; SSLG Nr. 163.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 4-5  
IPM in der PI: begleitend  
Inklination der HSB: 35-40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 100 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 30%

Die HSB sind im Verhältnis zur Schmelzdicke ziemlich breit und erscheinen im Längsschnitt ungleichmäßig. Die IPM läuft durchweg parallel zu den Prismen. Die Grenze PI/PE erscheint im Längsschnitt gerade und läßt sich recht gut fassen. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt; eine PLEX ist nur angedeutet. Die IPM ist in der PI etwas schwächer entwickelt als die Prismen, in der PE sind IPM und Prismen etwa gleichstark. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3,5 µm.

DOLICHOTIS DESMAREST 1820

*Dolichotis patagonum* (ZIMMERMANN 1780)

(Abb. 105, 106)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. und inf. dex., aus einem Schädel entnommen; Zootier, ohne Daten; Coll.: MZAA 162220; SSLG Nr. 808.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 6-7  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: ca. 25°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 300 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 30%

Die HSB erscheinen im Längsschnitt leicht sigmoidal gebogen; die Grenze PI/PE verläuft gerade und läßt sich gut fassen. Eine innere Startzone mit parallelem Prismen-

verlauf fehlt, die PLEX erreicht ca. 5  $\mu\text{m}$  Dicke. Die IPM ist in der PI etwas schwächer entwickelt als die Prismen, in der PE sind IPM und Prismen etwa gleichstark. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval bis flachoval und in der PE lanzettförmig; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 4,5  $\mu\text{m}$ .

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 6-8  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: 20-25°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 330  $\mu\text{m}$   
Anteil der PE am Schmelzband: 30%

In den übrigen Merkmalen entspricht der Schmelz dem des oberen Inzisiven.

#### GALEA MEYEN 1832

##### *Galea* sp. indet.

(Abb. 107, 108)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. und inf. dex., aus einem Schädel entnommen; Loc.: Facultad de Ciencias, Agrarios, Charcas de Corias, 900 m el., Dept. Lujon Menoza, Argentinien; rezent; Coll.: MVZ 166428, 3.4.1984; SSLG Nr. 781.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: begleitend  
Inklination der HSB: 15-20°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 65  $\mu\text{m}$   
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

Die HSB erscheinen im Längsschnitt etwas irregulär und sind im Vergleich zur geringen Mächtigkeit des Schmelzbandes auffallend dick. Zwischen den HSB finden Prismenübertritte statt. Die Grenze PI/PE ist im Längsschnitt gerade und läßt sich gut fassen. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt, die PLEX ist nur angedeutet. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3,5  $\mu\text{m}$ . Der Schmelz von *Galea* gleicht weitgehend dem von *Cavia*.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: begleitend  
Inklination der HSB: 25-35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 95  $\mu\text{m}$   
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 30%

In den übrigen Merkmalen gleicht der untere Inzisiv dem oberen.

#### HYDROCHAERIDAE GILL 1872

Die Hydrochaeridae erscheinen im Fossilbericht im Miozän (z.B. *Cardiatherium*). Der einzige rezente Vertreter der Familie, *Hydrochaeris hydrochaeris*, ist mit einer Kopf-Rumpflänge von etwa 120 cm (Carleton 1984) das größte lebende Nagetier.

Die Hydrochaeridae werden oft als Unterfamilie der Caviidae betrachtet, da sie mit ihnen viele wichtige Merkmale gemein haben. Nach Woods (1984) sollten sie dennoch als eigene Familie geführt werden, da sie sich z.B. in den Chromosomen (Rowlands & Weir 1974) und dem Bau der Ohrregion von den Caviidae unterscheiden (Mones 1974).

*CARDIATHERIUM* AMEGHINO 1883

*Cardiatherium* sp. indet.

(Abb. 109)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. dex.; Loc.: Delta-Bereich, Entre Rios, Argentinien; Hor.: ohne stratigr. Daten; Coll.: ZMUK Nr. 20; Roth. (27.), Lausen 25.11.1887; SSLG Nr. 985.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 5-6  
IPM in der PI: begleitend  
Inklination der HSB: 15-25°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 430 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15%

Die IPM verläuft in der PI parallel zu den Prismen; Winkeldifferenzen treten lediglich in den Grenzbereichen zwischen den HSB auf. Die HSB erscheinen im Längsschnitt leicht sigmoid gebogen; in einer ca. 50 µm breiten Zone an der EDJ zeigen sie eine Inklination von 25°, die sich rasch auf ca. 15° verringert, um zur PE hin allmählich wieder anzusteigen. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und läßt sich mäßig gut fassen. Ein "innerer radialer Schmelz" fehlt; die PLEX ist etwa 4 µm dick. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3,5 µm.

*NEOCHOERUS* HAY 1926

*Nechoerus* sp. indet.

(Abb. 110; Taf. 1, Fig. 7)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin.; Dry Mtn., Loc., Graham Co., Arizona; Hor.: It. Blancan (Pliozän); Coll.: AMNH 107699; SSLG Nr. 856.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 4-6  
IPM in der PI: begleitend  
Inklination der HSB: 0-15°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 330 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Die HSB erscheinen im Längsschnitt leicht gebogen; eine etwa 80 µm breite Zone nahe der EDJ zeigt eine Inklination von 0°, die sich dann auf etwa 15° erhöht. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und läßt sich mäßig gut fassen. An der EDJ findet sich ein lückenhaft entwickelter, bis 25 µm dicker "innerer radialer Schmelz". Die PLEX erreicht 3-4 µm Dicke. Die IPM ist in der PI etwas schwächer und in der PE deutlich kräftiger als die hier stark abgeflachten Prismen entwickelt. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei knapp 4 µm.

*HYDROCHAERIS* BRUNNICH 1772

*Hydrochaeris hydrochaeris* (LINNAEUS 1766)

(Abb. 103, 111; Taf. 12, Fig. 1 und 2)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus einem Unterkiefer entnommen; Loc.: Mato Grosso, Pantanal; rezent; Fa. Schlüter; SSLG Nr. 309.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 4-6  
IPM in der PI: begleitend  
Inklination der HSB: ca. 25°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 195 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 35%

Die HSB erscheinen im Längsschnitt gerade; zwischen ihnen finden Prismenübertritte statt. Die IPM verläuft in der PI parallel zu den Prismen (begleitend). Die Grenze PI/PE erscheint im Längsschnitt gerade und läßt sich gut fassen. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt, eine PLEX ist nur angedeutet. IPM und Prismen sind in der PI etwa gleichstark, in der PE überwiegt die IPM. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval, in der PE lanzettförmig; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 3,5-4 µm. Das Schmelzband ist mit knapp 200 µm auffallend dünn (*Hydrochaeris* ist das größte rezente Nagetier).

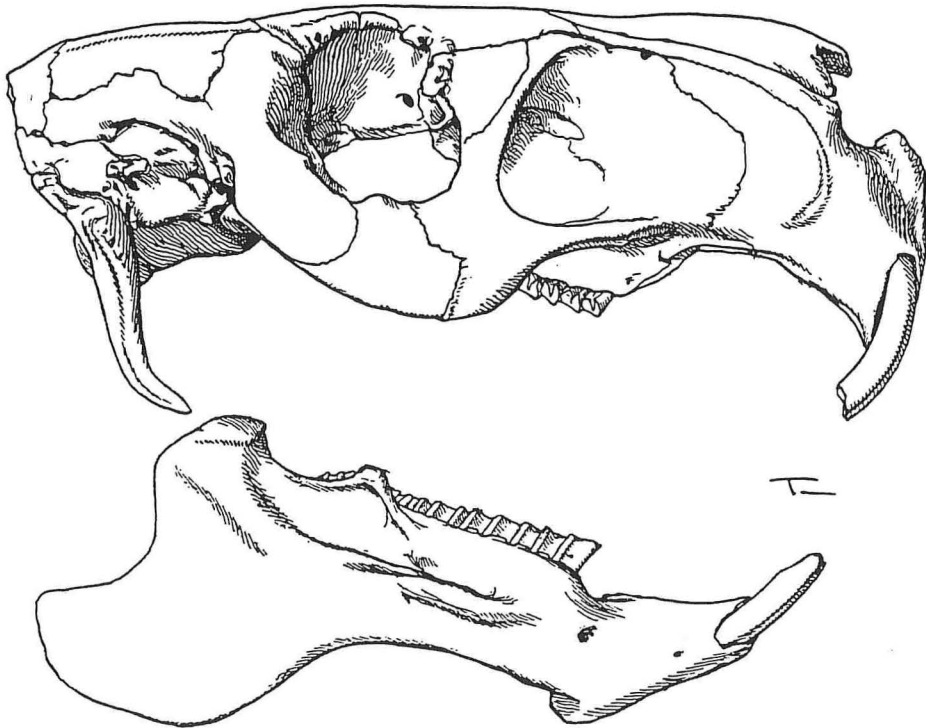


Abb. 103.— *Hydrochaeris hydrochaeris*, rezent, Schädel von lateral; x 0,5. Aus Ellermann (1940).

## DASYPROCTIDAE ALSTON 1876

Die Dasyproctidae erscheinen mit *Cephalomys* bereits im Deseadense von Patagonien und mit *Incamys* in Bolivien. In der Rezentfauna sind sie mit zwei Gattungen, *Dasyprocta* (12 Arten) und *Myoprocta* (2 Arten), vertreten. Im Bau der Chromosomen ähneln sich Dasyproctidae und Caviidae (Woods 1984).

## CEPHALOMYS AMEGHINO 1897

### *Cephalomys arcidens* AMEGHINO 1897

(Abb. 112, 113)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. dex.; Loc.: Rio Chico del Chubut, Patagonien; Hor.: Deseadense (Oligozän-Miozän); Coll.: ACM 3042; SSLG Nr. 820 und ein I inf. sin.; Loc.: Rio Chico, Patagonien, Argentinien; Hor.: Deseadense (Oligozän-Miozän); Coll.: AMNH 14157; SSLG Nr. 846.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-5  
IPM in der PI: begleitend  
Inklination der HSB: 25-35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 120 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

Im Längsschnitt erscheinen die HSB leicht antapikal gebogen; zwischen ihnen finden Prismenübertritte statt. Die Grenze PI/PE verläuft gerade und läßt sich gut fassen. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf ist nicht ausgebildet, die PLEX ist nur angedeutet. Die IPM ist in der PI etwas schwächer als die Prismen entwickelt, in der PE sind beide etwa gleichstark. Die Prismen haben in der PI einen ovalen und in der PE einen lanzettförmigen Querschnitt; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3 µm.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend bis begleitend  
Inklination der HSB: 45-50°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 140 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

Ein auffallender Unterschied zum oberen Inzisiv ist die starke Inklination der HSB. Sie erscheinen im Längsschnitt gerade. Die IPM verläuft z.T. in einem geringen Winkel und z. T. parallel zu den Prismen. Die PLEX erreicht ca. 3 µm. In den übrigen Merkmalen entsprechen sich oberer und unterer I.

## INCAMYS HOFFSTETTER & LAVOCAT 1970

### *Incamys* sp. indet.

(Abb. 114; Taf. 11, Fig. 3 und 4)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin.; Loc.: Loc. VI, Torrolo, Bolivien; Deseadense

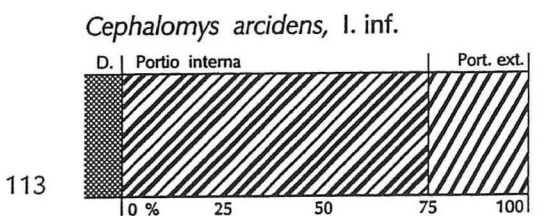
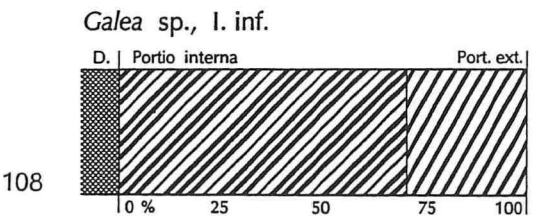
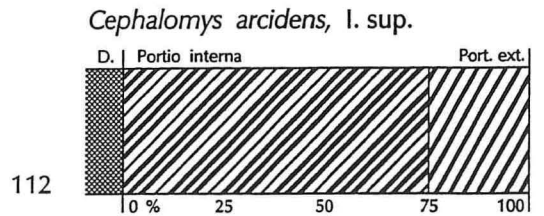
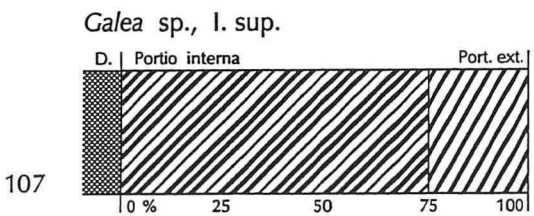
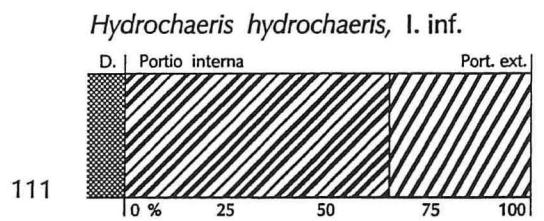
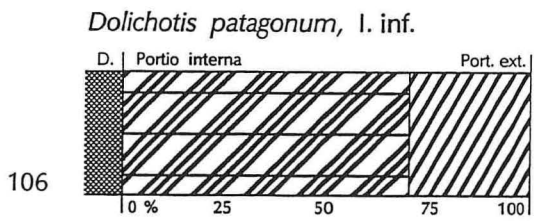
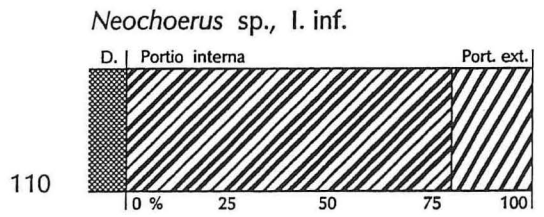
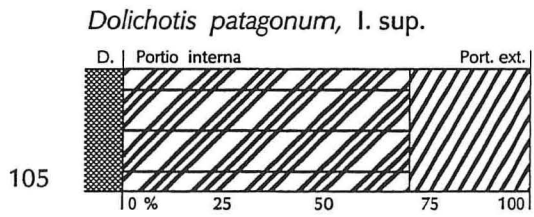
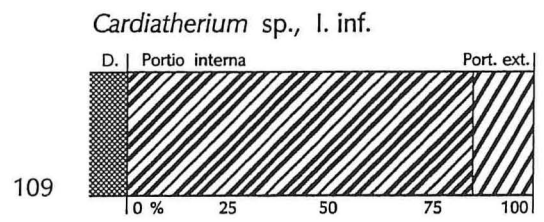
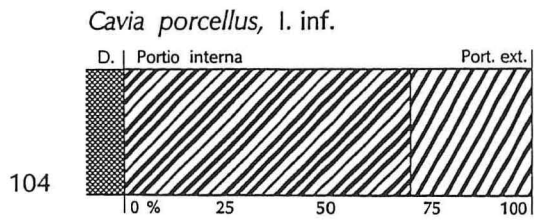


Abb. 104-113.— Schmelzmuster-Diagramme von Caviidae (104-108), Hydrochaeridae (109-111) und Dasyproctidae (112, 113). Die Caviidae und Dasyproctidae (siehe auch Abb. 114-123) zeigen multiseriale HSB mit begleitender bzw. spitzwinklig-anastomosierender IPM, während alle untersuchten Hydrochaeridae begleitende IPM aufweisen. Erklärung der Symbole siehe Abb. 8 [S. 34].

(Oligozän-Miozän); Branisa coll., Aug. 1965; Coll.: YPM-PU 20982; SSLG Nr. 832.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: ca. 45°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 220 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: gut 10%

Die HSB verlaufen im Längsschnitt gerade; zwischen ihnen finden häufig Prismenübertritte statt. Die IPM verläuft in der PI spitzwinklig-anastomosierend und ist fast zum gleichen Anteil am Aufbau des Schmelzes beteiligt wie die Prismen. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt, eine PLEX ist angedeutet. Die Grenze PI/PE erscheint im Längsschnitt gerade und ist gut faßbar. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval bis flachoval; der große Prismendurchmesser liegt hier bei ca. 3,5 µm. *Incamys* besitzt einen voll entwickelten multiseriellen Schmelz, der bereits alle typischen Merkmale aufweist.

#### *NEOREOMYS* AMEGHINO 1887

#### *Neoreomys australis* AMEGHINO 1887

(Abb. 115)

**Untersuchtes Material:** ein I sup.; Loc.: Patagonien, Argentinien; Hor.: Santa Cruz Schichten, Miozän; Coll.: GPIT; SSLG Nr. 624.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 5-6  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend bis begleitend  
Inklination der HSB: 30°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 300 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

Die IPM verläuft in der PI in einem ganz geringen Winkel zu den Prismen oder begleitet sie. Die HSB erscheinen im Längsschnitt gerade. Die Grenze PI/PE verläuft gerade und läßt sich gut fassen. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt; die PLEX erreicht ca. 3 µm. Die IPM ist in der PI etwas schwächer als die Prismen entwickelt, in der PE sind beide etwa gleichstark. Die Prismen haben in der PI einen ovalen und in der PE einen lanzettförmigen Querschnitt; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 4 µm.

#### "*OLENOPSIS*" AMEGHINO 1889

**Anmerkung:** Die Gattungen *Olenopsis* und *Scleromys* aus Patagonien sind nicht kongenerisch mit den von Fields (1957) aus der La Venta-Fauna (Miozän, Columbien) beschriebenen Arten (Wood & Patterson 1959: 328, Patterson & Wood 1982: 427); da bisher keine Revision der La Venta-Formen erfolgt ist, werden sie hier mit Walton (1990) in Anführungszeichen geschrieben.

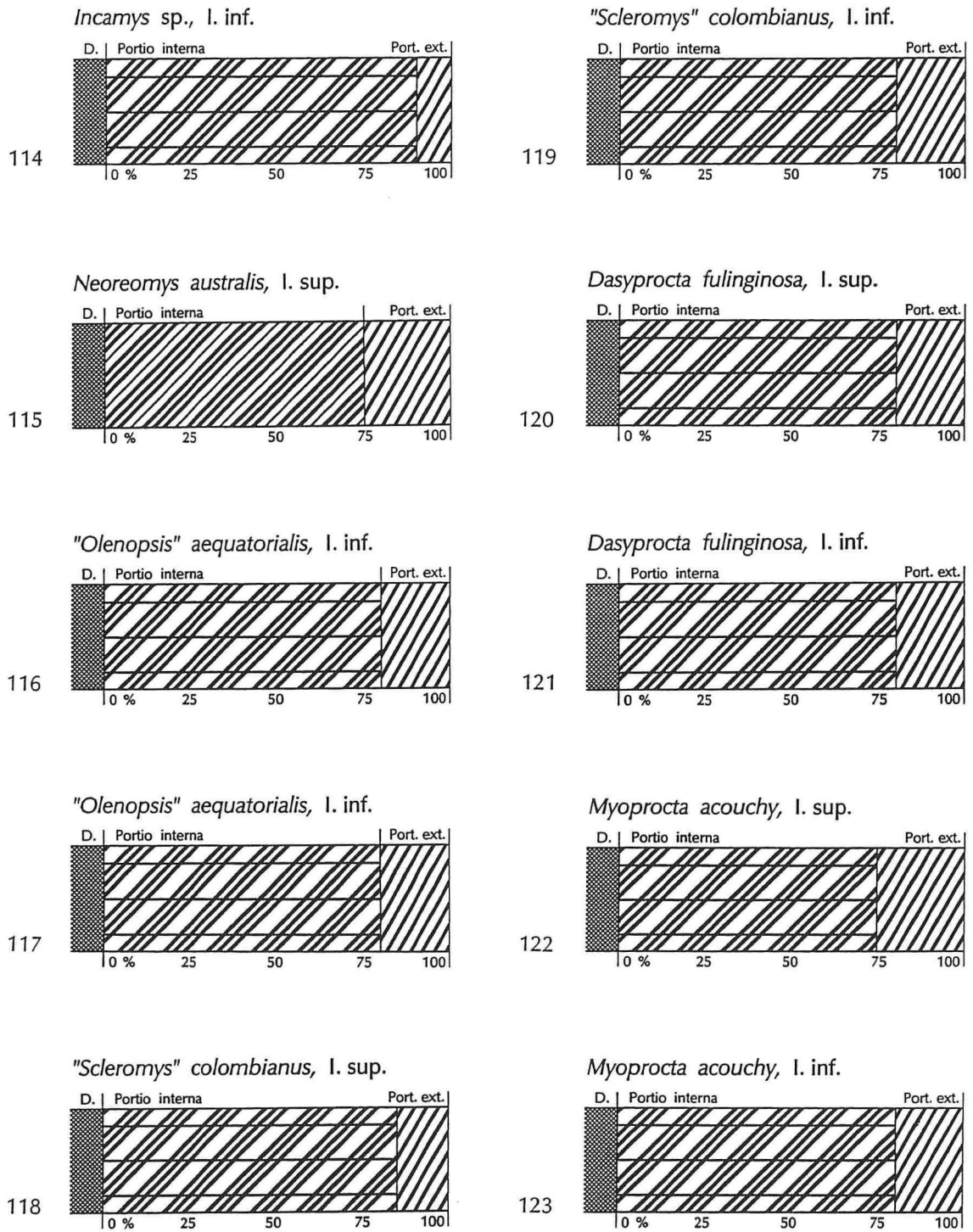


Abb. 114-123.— Schmelzmuster-Diagramme von Dasyproctidae. Bei den Dasyproctidae kommen multiserielle HSB mit begleitender und spitzwinklig-anastomosierender IPM vor. Erklärung der Symbole siehe Abb. 8 [S. 34].

**"Olenopsis" aequatorialis**, kleine Form (*sensu* FIELDS 1957)

(Abb. 116)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin.; Loc.: Lone Tree Loc. No. V 4521, Huila, Kolumbien; Hor.: Honda-Formation, Miozän 3; Coll.: MPUCB 39928, R.W. Fields 1949; det. A. Walton, Dallas; SSLG Nr. 766.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: 25-30°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 440 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Die IPM verläuft in der PI durchweg in deutlichem Winkel zu den Prismen. Die HSB erscheinen im Längsschnitt weitgehend gerade. Ein "innerer radialer Schmelz" fehlt, eine PLEX von ca. 5 µm Dicke ist vorhanden. Die Grenze PI/PE erscheint im Längsschnitt gerade und ist mäßig gut faßbar. Prismen und IPM sind in PI und PE etwa gleichstark entwickelt. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval bis flachoval und in der PE lanzettförmig; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 4 µm. Der Schmelz ist mit 440 µm auffallend dick.

**"Olenopsis" aequatorialis**, große Form (*sensu* FIELDS 1957)

(Abb. 117)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin.; Loc.: UC Loc. No. V 4518, Toxodont Loc., Huila, Kolumbien; Hor.: Friasian, Miozän (La Venta Fauna); Coll.: MPUCB 39893; R.W. Fields; SSLG Nr. 767.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 4-6  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: 25-30°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 530 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Die IPM verläuft durchweg in relativ großem Winkel zu den Prismen. Die HSB erscheinen im Längsschnitt gerade. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt, die PLEX erreicht ca. 4 µm. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und läßt sich gut fassen. Die IPM ist in der PI etwas schwächer als die Prismen entwickelt, in der PE sind beide etwa gleichstark. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval und in der PE lanzettförmig; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 4 µm. Der Schmelz ist mit ca. 530 µm sehr dick.

**"SCLEROMYS" AMEGHINO 1887**

**"Scleromys" colombianus** (*sensu* FIELDS 1957)

(Abb. 118, 119; Taf. 3, Fig. 5; Taf. 12, Fig. 4)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. sin.; Loc.: V 4517, Monkey, Huila, Kolumbien; Hor.:

Honda Formation, Miozän 3; Coll.: MPUCB 39919, R.W. Fields 1949; SSLG Nr. 771; ein I inf. sin.; Loc.: V 4519, Toxodont, Huila, Kolumbien; Hor.: Honda Formation, Miozän 3; Coll.: MPUCB 39652, R.W. Fields 1949; SSLG Nr. 770.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 4-6  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: 25-30°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 400 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15%

Die IPM verläuft durchweg in sehr spitzem Winkel zu den Prismen. Die HSB erscheinen im Längsschnitt gerade. Ein innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt, die PLEX erreicht ca. 4-5 µm Dicke. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und läßt sich gut fassen. Die IPM ist in der PI gleichstark wie die Prismen und überwiegt in der PE. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3 µm.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: 35-40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 420 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Die IPM ist in der PI etwas schwächer als die Prismen entwickelt. In den übrigen Merkmalen entsprechen sich oberer und unterer Inzisiv.

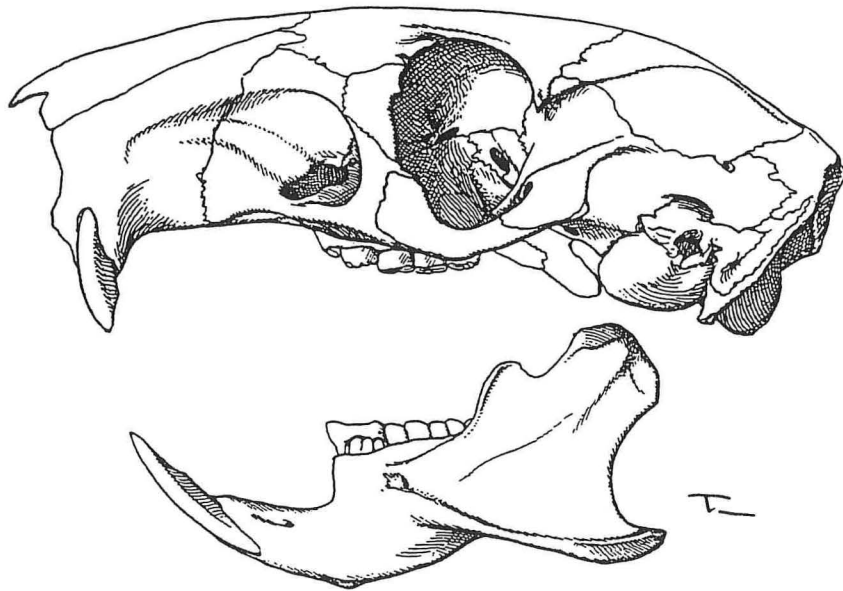


Abb. 124.— *Dasyprocta punctata*, rezent, Schädel von lateral; x 1. Aus Ellermann (1940).

*DASYPROCTA* ILLIGER 1811

(Abb. 124)

*Dasyprocta fuliginosa* WAGLER 1832

(Abb. 120, 121)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. sin. und ein I inf. sin., aus einem Schädel entnommen; Loc.: San Jose de Payamino, Prov. Napo, Ecuador; rezent; Coll.: MVZ 170946, 24.9.1983; SSLG Nr. 789.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-5  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend bis begleitend  
Inklination der HSB: ca. 35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 380 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Im Längsschnitt erscheinen die HSB gerade; zwischen ihnen finden Prismenübertritte statt. Die IPM verläuft in sehr geringem Winkel zu den Prismen oder begleitet sie. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf ist angedeutet.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-5  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend bis begleitend  
Inklination der HSB: ca. 35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 400-420 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15-20%

Die HSB verlaufen im Längsschnitt gerade; zwischen ihnen finden häufig Prismenübertritte statt. Die IPM verläuft in einem sehr geringen Winkel zu den Prismen, z.T. auch begleitend. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt, die PLEX erreicht ca. 6-7 µm. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und läßt sich gut fassen. IPM und Prismen sind in der PI etwa gleichstark, in der PE überwiegt die IPM deutlich. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval und in der PE lanzettförmig. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3 µm.

*MYOPROCTA* THOMAS 1903

*Myoprocta acouchy* (ERXLEBEN 1777)

(Abb. 122, 123)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. dex. und I inf. dex., aus einem Schädel entnommen; Loc.: Tseàsım (Aguaruna village), Quellgebiet des Rio Huampami nördlich Huampami, Rio Cenepa, Dpto. Amazonas, Peru; rezent; Coll.: MVZ 153579, J.L. Patton 6.8.1977; SSLG Nr. 786.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-5  
IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
Inklination der HSB: ca. 35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 240 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

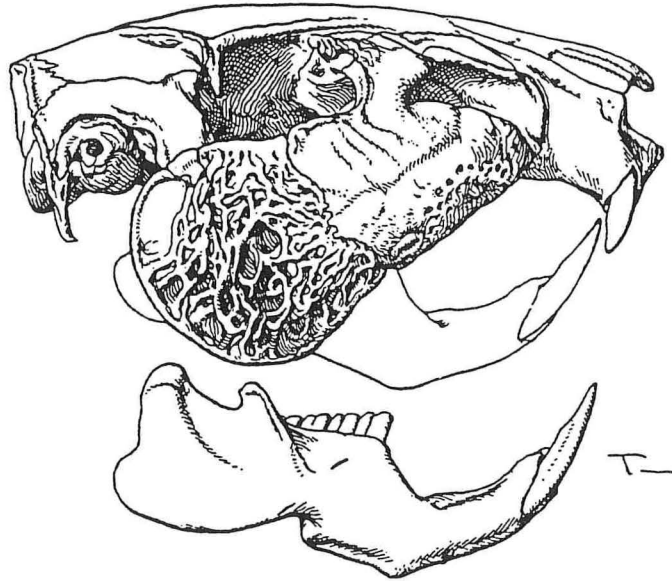


Abb. 125.— *Agouti paca*, rezent, Schädel von lateral; etwas größer als  $\times 0,5$ . Auffällig sind die besonders bei alten Männchen stark genarbteten enormen Wangenplatten, die den Schädel beinahe so breit wie lang erscheinen lassen. Aus Ellermann (1940).

Die IPM verläuft in der PI in zwar geringem, aber deutlich erkennbarem Winkel zu den Prismen. Die HSB erscheinen im Längsschnitt gerade. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf existiert nicht, die PLEX erreicht 4-5  $\mu\text{m}$  Dicke. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und läßt sich gut fassen. IPM und Prismen sind in der PI etwa gleichstark, in der PE überwiegt die IPM. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval bis flachoval und in der PE lanzettförmig; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei etwa 3,5  $\mu\text{m}$ .

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 4-6  
 IPM in der PI: spitzwinklig-anastomosierend  
 Inklination der HSB: ca.  $40^\circ$   
 Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 220  $\mu\text{m}$   
 Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

In den übrigen Merkmalen entsprechen sich oberer und unterer Inzisiv.

#### AGOUTIDAE CABRERA 1960

Die Agoutidae werden gelegentlich mit den Dasyproctidae vereint; ihr Chromosomenmuster unterscheidet sich jedoch deutlich von dem der Dasyproctidae und ähnelt am meisten dem der Chinchillidae (Rowlands & Weir 1974). Die Agoutidae sind in der Rezentfauna mit nur einer Gattung, *Agouti* (2 Arten), vertreten; fossil sind sie

unbekannt. Der Gattungsname "*Cuniculus*" BRISSON 1762, obwohl älter als *Agouti* LACÉPÈDE 1799, ist nicht valid, da die Arbeit von Brisson (1762) nicht konsequent der binären Nomenklatur folgt (Woods 1984).

**AGOUTI** LACÉPÈDE 1799

***Agouti paca*** (LINNAEUS 1766)

(Abb. 125, 127)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. dex., aus einem Schädel entnommen; rezent, ohne Daten; Fa. Schlüter; SSLG Nr. 493.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: begleitend  
Inklination der HSB: 10-15°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 250 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 30%

Die HSB erscheinen im Längsschnitt gerade; zwischen ihnen finden Prismenübertritte statt. Die IPM verläuft in der PI durchweg parallel zu den Prismen. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt. Die PLEX ist mit 15 µm sehr dick. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und läßt sich gut fassen. Die Prismen haben in der PI einen ovalen und in der PE einen lanzettförmigen Querschnitt; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3,5 bis 4 µm.

**CTENOMYIDAE** TATE 1935

Die Ctenomyidae sind fossil seit dem Pliozän bekannt, wo auch die einzige rezente Gattung *Ctenomys* erscheint. Die lebenden Vertreter der Gruppe kommen von Peru bis nach Feuerland vor und sind alle Gräber (Woods 1984). Der Karyotyp ähnelt dem von *Octodontomys* (Octodontidae), was auf eine engere Verwandtschaft beider Gruppen hindeutet (George & Weir 1972).

**CTENOMYS** BLAINVILLE 1826

(Abb. 126)

***Ctenomys maulinus*** PHILIPPI 1872

(Abb. 128)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. dex., aus einem Schädel entnommen; Loc.: Longuimai, Chile; rezent; det. u. ded. D. Reise, Valdivia, Chile; SSLG Nr. 621.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 190 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: knapp 20%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen finden häufig Prismenübertritte statt. Die IPM liegt plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die IPM ist in der PI schwächer als die Prismen entwickelt, in der PE ist sie etwa gleichstark. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und ist gut faßbar. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt; die PLEX erscheint unregelmäßig und erreicht bis ca. 15  $\mu\text{m}$  Dicke. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval, in der PE lanzettförmig; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei gut 4  $\mu\text{m}$ .

*Ctenomys* sp. indet.

(Abb. 129; Taf. 12, Fig. 5)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. sin., aus einem Schädel entnommen; Loc.: Bahia Blanca, Argentinien; subrezent; Coll.: KUVV 11600; H.T. Martin; SSLG Nr. 755.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: (2)-3  
 IPM in der PI: plattenartig  
 Inklination der HSB: ca. 40°  
 Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 150  $\mu\text{m}$   
 Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Im Längsschnitt erscheinen die HSB gerade; zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt, eine PLEX von ca. 7  $\mu\text{m}$  Dicke ist vorhanden. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und ist gut faßbar. In der

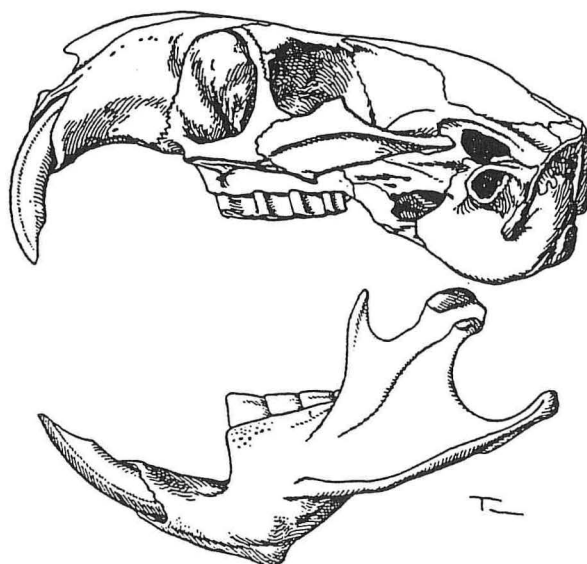


Abb. 126.— *Ctenomys tuconax*, rezent, Schädel von lateral; x 1,5. Aus Ellermann (1940).

PI ist die IPM schwächer entwickelt als die Prismen. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval, der große Prismendurchmesser liegt hier bei etwas über 4 µm.

#### OCTODONTIDAE ALSTON 1876

Die Octodontidae erscheinen mit *Platypittamys* bereits im Deseadense von Patagonien. *Platypittamys* wird von Wood (1949: 45), Wood & Patterson (1959: 295) und Patterson & Wood (1982: 382) als primitivster Vertreter der Caviomorpha angesehen. In der Rezentfauna sind die Octodontidae mit fünf Gattungen und acht Arten in Patagonien vertreten; sie sind meist gute Gräber (besonders *Aconaemys* und *Spalacopus*) und leben oft in Kolonien.

#### PLATYPITTAMYS WOOD 1949

##### *Platypittamys brachyodon* WOOD 1949

(Abb. 130, 137; Taf. 10, Fig. 4; Taf. 11, Fig. 7 und 8)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus dem Unterkiefer eines der Paratypen (Wood 1949); Loc.: Scarrit Pocket, Sierra Canquel, Chubut, Argentinien; Hor.: Deseadense (Oligozän-Miozän); Coll.: AMNH 29601; 1934, Feldnummer 147; SSLG Nr. 850.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3  
IPM in der PI: plattenartig bis mäßig anastomosierend  
Inklination der HSB: ca. 50°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 150 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen den HSB sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen, anastomosiert jedoch relativ häufig; ihre Faserrichtung verläuft meist rechtwinklig, z.T. auch in einem etwas geringeren Winkel zu den Prismen. Die IPM ist in PI und PE deutlich schwächer entwickelt als die Prismen. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und ist recht gut faßbar. Eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt. Die PLEX ist mit 6-7 µm ziemlich dick. Die Prismen haben in der PI einen rundlich-ovalen Querschnitt, in der PE einen flachovalen. Der große Durchmesser der Prismen liegt in der PI bei knapp 4 µm.

#### PROTACAREMYS AMEGHINO 1902

##### *Protacaremys prius* AMEGHINO 1902

(Abb. 131)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus einem Unterkiefer entnommen; Loc.: Colhuè Huapi, Chubut, Argentinien; Hor.: Colhuè Huapi Fm (Miozän); Coll.: AMNH 29745; Field #200; 1934; SSLG Nr. 851.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4

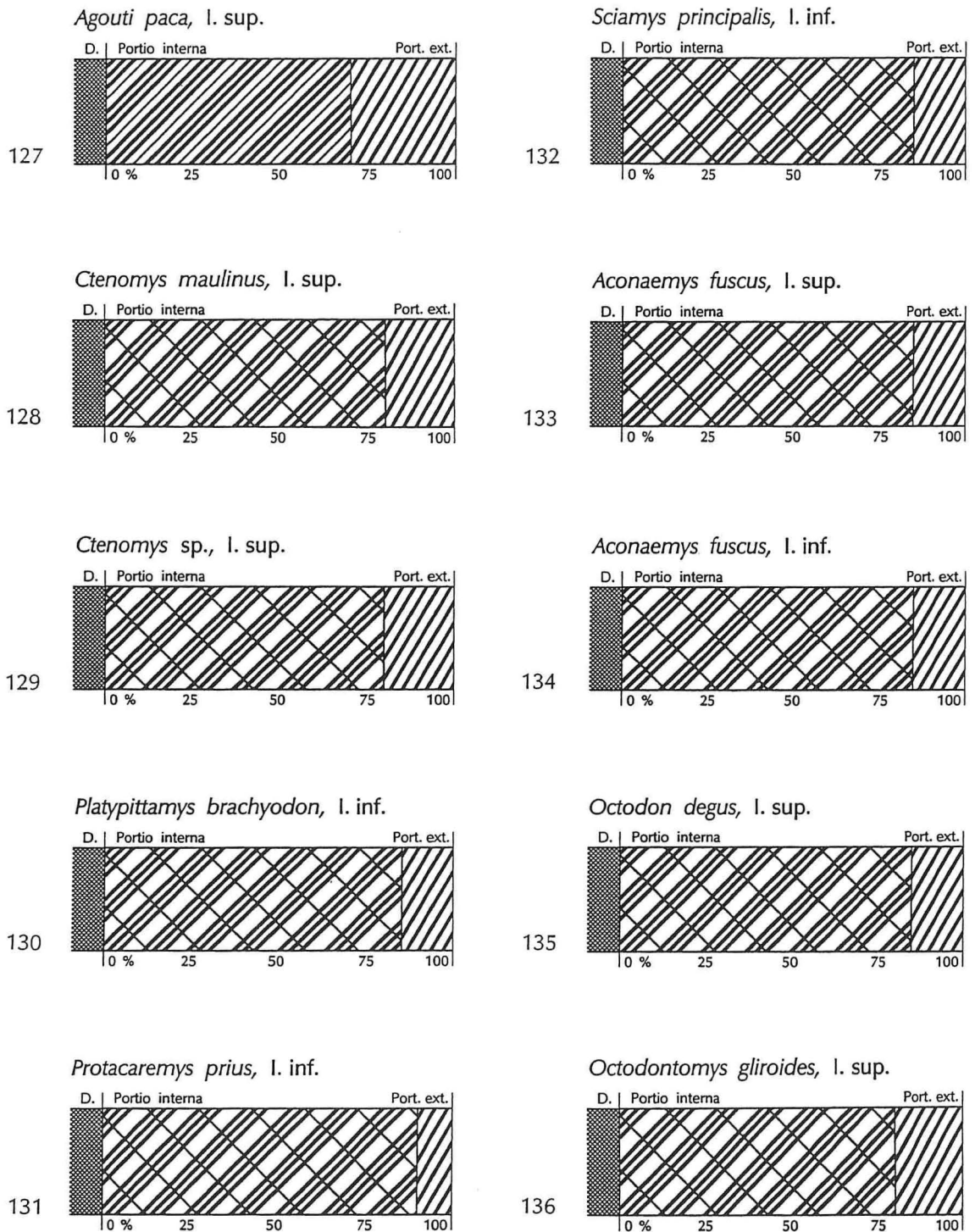


Abb. 127-136.— Schmelzmuster-Diagramme von Agoutidae (127), Ctenomyidae (128, 129) und Octodontidae (130-136). *Agouti paca* hat multiseriale HSB mit begleitender IPM, während die Ctenomyidae und Octodontidae als Angehörige der Octodontoidea durchweg abgeleitete multiseriale HSB mit rechtwinklig-plattiger IPM besitzen, die bereits bei *Platypittamys* entwickelt sind. Charakteristisch für das abgeleitete Schmelzmuster der Octodontoidea ist die geringmächtige PE (meist deutlich weniger als 25% der Schmelzbanddicke). Erklärung der Symbole siehe Abb. 8 [S. 34].

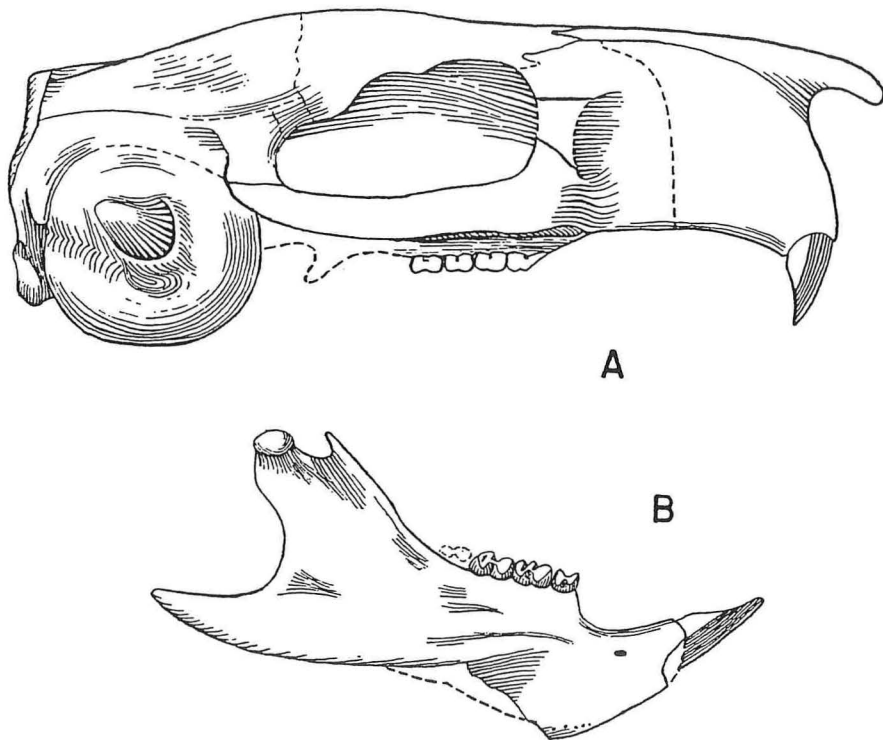


Abb. 137.— *Platypittamys brachyodon*, Deseadense, Patagonien, AMNH Nr. 29601, Ergänzungen nach AMNH Nr. 29600; A: Schädel, B: rechter Unterkiefer von lateral, x 3. Das Infraorbitalforamen ist relativ schwach vergrößert. Aus Wood (1949).

IPM in der PI: plattenartig  
 Inklination der HSB: ca. 45°  
 Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 180 µm  
 Anteil der PE am Schmelzband: ca. 10%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert kaum; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die IPM ist in der PI schwächer als die Prismen entwickelt und in der PE etwa gleichstark. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und läßt sich gut fassen. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt, eine PLEX von 3-4 µm Dicke ist vorhanden. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval, in der PE lanzettförmig; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei knapp 4 µm.

*SCIAMYS* AMEGHINO 1887

*Sciamys principalis* AMEGHINO 1887

(Abb. 132)

*Untersuchtes Material:* ein I inf. sin., aus einem Unterkiefer mit P<sub>4</sub> und M<sub>1</sub>

entnommen; Loc.: in der Nähe des Canon de los Vucas 25 Meilen südlich des Mt. Leon, Patagonien, Argentinien; Hor.: Santa Cruz Formation (Miozän); Coll.: AMNH 9585; 1899; SSLG Nr. 845.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 45°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 225 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen den HSB sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. In der PI liegt die PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die IPM ist in der PI deutlich und in der PE etwas schwächer entwickelt als die Prismen. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und ist gut faßbar. Eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt. Die PLEX ist mit 7-8 µm ziemlich dick. Die Prismen haben in der PI einen ovalen und in der PE einen flachovalen bis lanzettförmigen Querschnitt. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei knapp 5 µm.

*ACONAEMYS* AMEGHINO 1891

*Aconaemys fuscus* (WATERHOUSE 1842)

(Abb. 133, 134)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. und inf. dex., aus Schädel und einzelner Unterkiefer entnommen; Loc.: Temuco, Chile; rezent; det. u. ded. D. Reise, Valdivia, Chile; SSLG Nr. 622.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 4-5  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 45°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 175 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert kaum. Ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die IPM ist in der PI deutlich schwächer als die Prismen entwickelt; in der PE sind IPM und Prismen etwa gleichstark; an der Schmelzaußenseite bildet die IPM eine PLEX von ca. 5-6 µm Dicke. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und ist gut faßbar. Eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt. Die Prismen haben in der PI einen rundlich-ovalen, in der PE einen lanzettförmigen Querschnitt; ihr großer Durchmesser liegt in der PI bei ca. 3,5-4 µm.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 40-45°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 170 µm

Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15%

Beim unteren I ist an der EDJ eine ca. 10 µm dicke Startzone mit parallelem Prismenverlauf angedeutet; ansonsten entspricht er dem oberen I.

*OCTODON* BENNETT 1832

*Octodon degus* (MOLINA 1782)

(Abb. 135)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. dex., aus einem Schädel entnommen; Loc.: Zentralchile; rezent; det. u. ded. D. Reise, Valdivia, Chile; SSLG Nr. 618.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 160 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die IPM ist in der PI deutlich schwächer als die Prismen entwickelt, in der PE sind IPM und Prismen nahezu gleichstark; im äußeren Teil der PE nimmt die IPM kräftig zu, um an der Außenseite des Schmelzes eine ca. 3 µm dicke PLEX zu bilden. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und ist gut faßbar. Eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ ist angedeutet. Die Prismen haben in der PI einen rundlich-ovalen Querschnitt; in der PE ist er lanzettförmig. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3-4 µm.

*OCTODONTOMYS* PALMER 1903

*Octodontomys gliroides* (GERVAIS & d'ORBIGNY 1844)

(Abb. 136)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. dex., aus einem Schädel entnommen; Loc.: Caracato, La Paz, Bolivien; rezent; Coll.: AMNH 249051; SSLG Nr. 872.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 25-35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 200 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Im Längsschnitt biegen sich die HSB nach antapikal; dadurch verringert sich ihre Inklination zur äußeren PI hin von ca. 35 auf ca. 25°. Zwischen den HSB sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die IPM ist in der PI deutlich schwächer entwickelt als die Prismen, in der PE

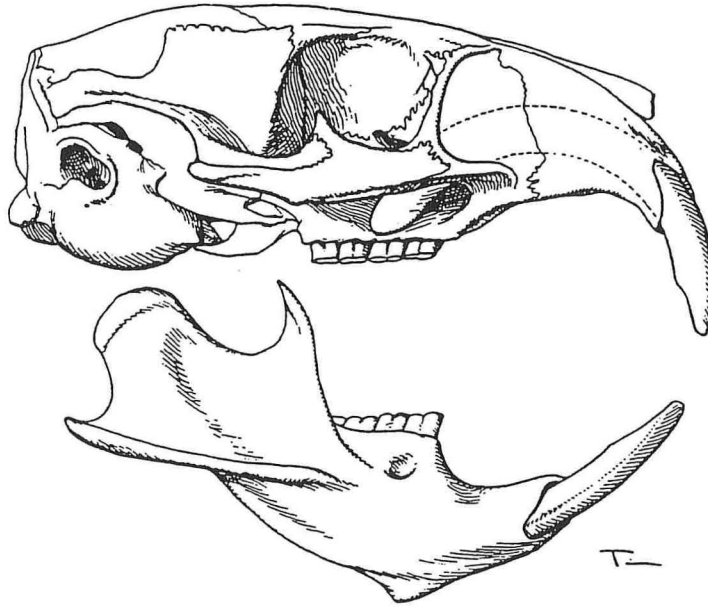


Abb. 138.— *Spalacopus cyanus*, rezent, Schädel von lateral, x 2,5. Aus Ellermann (1940).

sind IPM und Prismen etwa gleichstark. An der Schmelzaußenseite bildet die IPM eine 7-8  $\mu\text{m}$  dicke PLEX. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und ist gut faßbar. Eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt. Die Prismen haben in der PI einen ovalen, in der PE einen lanzettförmigen Querschnitt; ihr großer Durchmesser liegt in der PI bei ca. 4-4,5  $\mu\text{m}$ .

*SPALACOPUS* WAGLER 1832

*Spalacopus cyanus* (MOLINA 1782)

(Abb. 138, 140)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. dex., aus einem Schädel entnommen; Loc.: Zentralchile; rezent; det. u. ded. D. Reise, Valdivia, Chile.; SSLG Nr. 617.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 4  
 IPM in der PI: plattenartig  
 Inklination der HSB: 35-40°  
 Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 230  $\mu\text{m}$   
 Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. In der PI ist die IPM deutlich schwächer als die Prismen, in der PE nahezu gleichstark. Die IPM bildet an der Schmelzaußenseite eine ca. 5  $\mu\text{m}$  dicke PLEX. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und ist gut faßbar. Die Prismen haben in der PI einen ovalen,

in der PE einen lanzettförmigen Querschnitt; ihr großer Durchmesser liegt in der PI bei ca. 4  $\mu\text{m}$ .

#### ABROCOMIDAE MILLER & GIDLEY 1918

Die Abrocomidae erscheinen im oberen Miozän und sind in der Rezentfauna mit nur einer Gattung, *Abrocoma* (2 Arten) vertreten. Sie ähneln den Echimyidae und Octodontidae und wurden verschiedentlich als Unterfamilie einer der beiden Familien geführt (Woods 1984).

#### ABROCOMA WATERHOUSE 1837

#### *Abrocoma bennetti* WATERHOUSE 1837

(Abb. 139, 141; Taf. 2, Fig. 1)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus einem Unterkiefer entnommen; Loc.: Zentralchile; rezent; det. u. ded. D. Reise; SSLG Nr. 619.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 2-3  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 50°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 120  $\mu\text{m}$   
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20 %

*Abrocoma bennetti* zeigt das typische Octodontoiden-Schmelzmuster. Auffallend ist die starke Ausdünnung der HSB auf 2-3 Prismen. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt, eine PLEX von 2-3  $\mu\text{m}$  Dicke ist angedeutet. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei etwas unter 4  $\mu\text{m}$ .

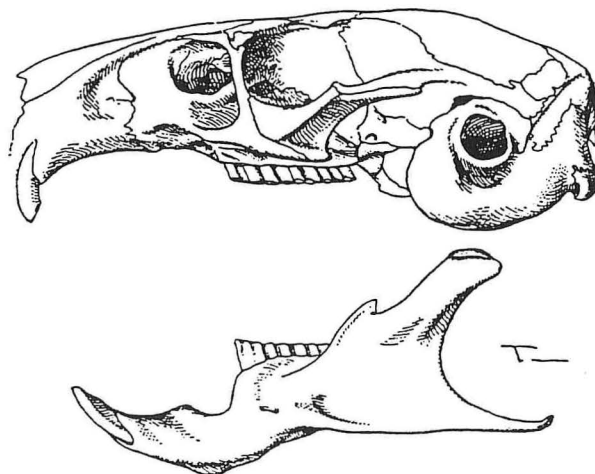


Abb. 139.— *Abrocoma bennetti*, rezent, Schädel von lateral, x 1,5. Aus Ellermann (1940).

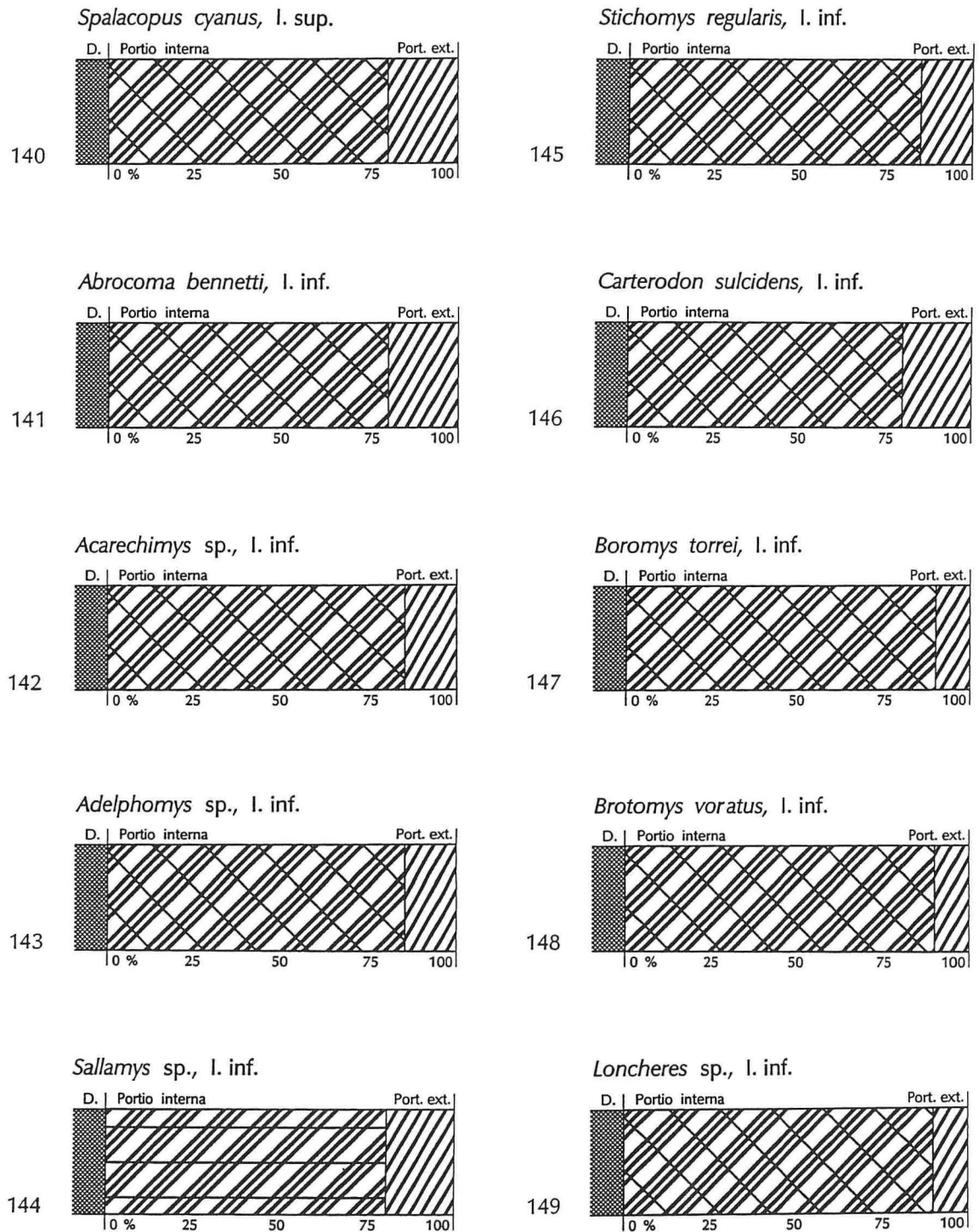


Abb. 140-149.— Schmelzmuster-Diagramme von Octodontidae (140), Abrocomidae (141) und Echimyidae (142-149). Die untersuchten Octodontidae und Abrocomidae besitzen alle abgeleitete multiseriale HSB mit rechtwinklig-plattiger IPM. Dies gilt auch für die Echimyidae; lediglich *Sallamys* als früher Echimyide aus dem Deseadense zeigt mit spitzwinklig-anastomosierender IPM einen primitiveren Zustand. Charakteristisch für das abgeleitete Schmelzmuster der Octodontoida ist die geringmächtige PE, die meist deutlich weniger als 25% der Schmelzbanddicke ausmacht. Erklärung der Symbole siehe Abb. 8 [S. 34].

ECHIMYIDAE MILLER & GIDLEY 1918

Die Echimyidae erscheinen wie die Octodontidae bereits in den ältesten bekannten Nagerfaunen (*Sallamys*, *Deseadomys*) Südamerikas. Sie stellen heute die artenreichste Familie der Caviomorpha dar; bis in historische Zeit kamen auch auf Cuba (*Boromys*) und Hispaniola (*Brotomys*) Echimyiden vor. Ein wichtiges gemeinsames Merkmal der Echimyiden sind die persistierenden Milchprämolaren (Woods 1984).

SALLAMYS HOFFSTETTER & LAVOCAT 1970

*Sallamys* sp. indet.

(Abb. 144; Taf. 11, Fig. 5 und 6)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin.; Loc.: Salla, Bolivien; Hor.: Deseadense (Oligozän-Miozän); YPM-PU 21984; SSLG Nr. 827.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3  
IPM in der PI: spitzwinklig bis rechtwinklig, in größeren Abständen anastomosierend  
Inklination der HSB: ca. 45°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 215 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Die HSB verlaufen im Längsschnitt gerade; zwischen ihnen finden häufig Prismenübertritte statt. Die IPM verläuft spitzwinklig bis nahezu rechtwinklig zu den Prismen (besonders im äußeren Bereich der PI) und anastomosiert in größeren Abständen; sie stellt einen Übergangszustand von spitzwinklig-anastomosierend zu rechtwinklig-plattig dar. Dafür spricht auch die Tatsache, daß die IPM in der PI deutlich schwächer als die Prismen entwickelt ist. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und ist gut faßbar. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt, eine PLEX ist angedeutet. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval bis flachoval; der große Prismendurchmesser liegt bei ca. 4 µm.

ACARECHIMYS PATTERSON in J.L. KRAGLIEVICH 1965

*Acarechimys* sp. indet.

(Abb. 142)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin.; Loc.: Argentinien; Hor.: Santacruzian Land Mammal Age (Miozän); det. u. ded. G. Vucetich; SSLG Nr. 958.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-5  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 175 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen lassen sich häufig Prismenübertritte beobachten. Die IPM liegt plattenartig zwischen den Prismen und

anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die IPM ist in PI und PE schwächer entwickelt als die Prismen. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und ist gut faßbar. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt; die PLEX nimmt etwa ein Drittel der PE ein. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval, in der PE flachoval bis lanzettförmig; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 4-4,5  $\mu\text{m}$ .

*ADELPHOMYS* AMEGHINO 1887

*Adelphomys* sp. indet.

(Abb. 143; Taf. 12, Fig. 6)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. dex.: Loc.: Argentinien; Hor.: Santacruzian Land Mammal Age (Miozän); det. u. dede. G. Vucetich; SSLG Nr. 957.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: 40-45°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 215  $\mu\text{m}$   
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15 %

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen finden häufig Prismenübertritte statt (Übergangszonen). Die IPM liegt plattenartig zwischen den Prismen, sie anastomosiert nur selten und ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die IPM ist in der PI deutlich und in der PE etwas schwächer entwickelt als die Prismen. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und ist gut faßbar. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt, eine dünne PLEX (ca. 6  $\mu\text{m}$ ) ist vorhanden. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval, in der PE lanzettförmig; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 4-4,5  $\mu\text{m}$ .

*STICHOMYS* AMEGHINO 1887

*Stichomys regularis* AMEGHINO 1887

(Abb. 145; Taf. 2, Fig. 3; Taf. 12, Fig. 7)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin.; Loc.: Coy Inlet, Patagonien; Hor.: Santa Cruz beds (Miozän); Coll.: YPM-PU 15509; SSLG Nr. 826.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-5  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: 45°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 190  $\mu\text{m}$   
Anteil der PE am Schmelzband: knapp 15%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen finden häufig Prismenübertritte statt. Die IPM liegt plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die Grenze PI/PE erscheint im Längsschnitt gerade und läßt sich gut fassen. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt, eine dünne PLEX ist vorhanden. Der große

Prismendurchmesser liegt in der PI bei 4  $\mu\text{m}$ .

*CARTERODON* WATERHOUSE 1848

*Carterodon sulcidens* (LUND 1839)

(Abb. 146)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus einer Unterkiefer entnommen; Loc.: "Forskjellige Huler", Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasilien; Hor.: Pleistozän-Frühholozän; Coll.: ZMUK, Lund-Sammlung; SSLG Nr. 987.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 30°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 160  $\mu\text{m}$   
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 20%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen finden häufig Prismenübertritte statt. Die IPM liegt plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die IPM ist in der PI schwächer entwickelt als die Prismen, in der PE sind IPM und Prismen etwa gleichstark. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und ist gut faßbar. An der EDJ ist eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf angedeutet; an der Schmelzaußenseite liegt eine gut 15  $\mu\text{m}$  dicke Zone, die weitgehend prismenfrei ist (PLEX), aber im Querschnitt auch noch einzelne Prismen erkennen läßt. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval, in der PE lanzettförmig; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 4-4,5  $\mu\text{m}$ .

*BOROMYS* MILLER 1916

*Boromys torrei* MILLER 1916

(Abb. 147)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus einem Unterkiefer entnommen; Loc.: Caves at Daiquiri, Cuba; Hor.: Pleistozän-Holozän; Coll.: AMNH 125644; SSLG Nr. 823.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: (2) 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 260  $\mu\text{m}$   
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 10 %

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte zu beobachten (Übergangszonen). Die IPM liegt plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert kaum; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die IPM ist in der PI schwächer entwickelt als die Prismen, in der PE etwa gleichstark. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und läßt sich gut fassen. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt, eine PLEX von etwa 7  $\mu\text{m}$  Dicke ist vorhanden. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval, in der PE lanzettförmig; in der PI

liegt der große Prismendurchmesser bei ca. 4  $\mu\text{m}$ .

**BROTOMYS MILLER 1916**

***Brotomys voratus* MILLER 1916**

(Abb. 148)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus Unterkiefer entnommen; Loc.: 25' of Ft. Libertè, Haiti; Hor.: Pleistozän-Holozän; Coll.: MCZ 38760; SSLG Nr. 844.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 420  $\mu\text{m}$   
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 10%

Die HSB verlaufen im Längsschnitt gerade; zwischen ihnen finden häufig Prismenübertritte statt (Übergangszonen). Die IPM liegt plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die Prismen sind in der PI deutlich stärker entwickelt als die IPM; sie haben in der PI einen rundlich-ovalen Querschnitt. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und läßt sich gut fassen. Eine dünne PLEX ist vorhanden, eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei knapp 4  $\mu\text{m}$ .

**LONCHERES ILLIGER 1811**

***Loncheres* sp. indet.**

(Abb. 149)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus einem Unterkiefer entnommen; Loc.: "Forskjellige Huler", Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasilien; Hor.: Pleistozän-Frühholozän; Coll.: ZMUK, Lund-Sammlung; SSLG Nr. 990.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 2-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: 50°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 200  $\mu\text{m}$   
Anteil der PE am Schmelzband: knapp 10%

Die HSB verlaufen im Längsschnitt gerade; zwischen ihnen finden häufig Prismenübertritte statt (Übergangszonen). Die IPM liegt plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die IPM ist in PI und PE schwächer entwickelt als die Prismen. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und ist gut faßbar. Eine PLEX von ca. 6  $\mu\text{m}$  Dicke ist vorhanden, eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval, in der PE flachoval; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 4  $\mu\text{m}$ .

NELOMYS LUND 1840

*Nelomys antricola* LUND 1840

(Abb. 150)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. dex., aus einem Unterkiefer entnommen; Loc.: "Forskjellige Huler", Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasilien; Hor.: Pleistozän-Frühholozän; Coll.: ZMUK, Lund-Sammlung; SSLG Nr. 989.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 250 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: gut 10%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade, zwischen ihnen finden häufig Prismenübertritte statt (Übergangszonen). Die IPM liegt plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und ist gut faßbar. Eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt, eine PLEX von gut 5 µm Dicke ist vorhanden. Die IPM ist in der PI deutlich und in der PE etwas schwächer entwickelt als die Prismen. Die Prismen haben in der PI einen ovalen und in der PE einen lanzettförmigen Querschnitt; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei gut 4 µm.

CLYOMYS THOMAS 1916

*Clyomys laticeps* (THOMAS 1909)

(Abb. 151, 152)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. und inf. dex., aus einem Schädel (männlich) entnommen; Loc.: 28 km S junction Route 3 and Route 5, on Route 3, Dpt. Concepción, Paraguay; rezent; Coll.: MVZ 145319; 25.7.1972; SSLG Nr. 788.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 30°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 150 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 25%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. In der PI ist die IPM wesentlich schwächer als die Prismen, in der PE etwa gleichstark; sie bildet an der Schmelzaußenseite eine mächtige PLEX von 10-15 µm Dicke. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und ist gut faßbar. Eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval, in der PE lanzettförmig; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 3-4 µm.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: (3)-4-(5)

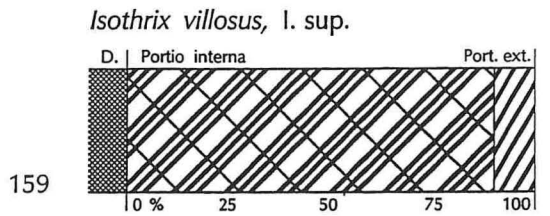
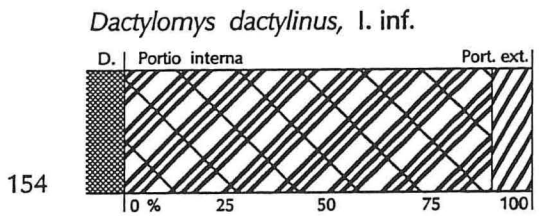
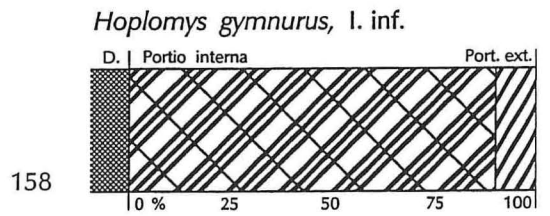
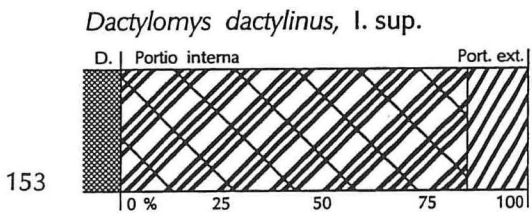
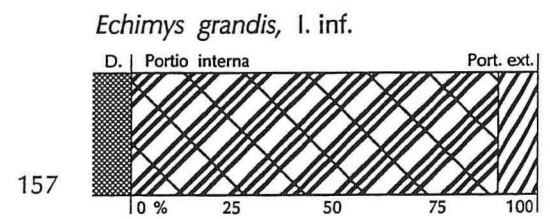
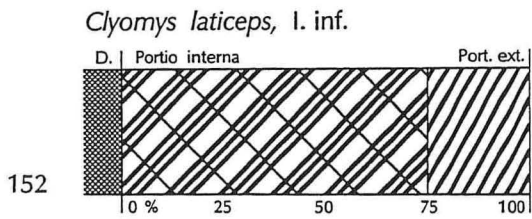
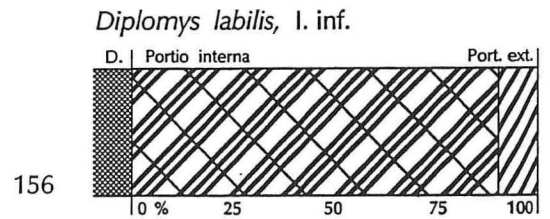
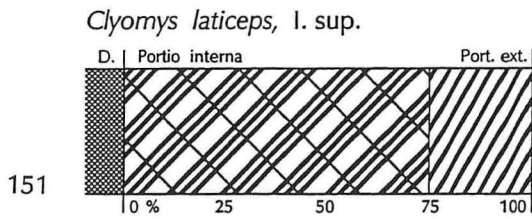
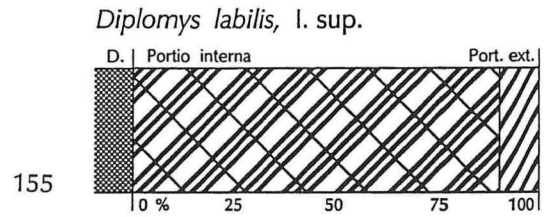
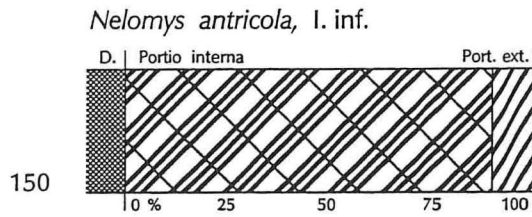


Abb. 150-159.— Schmelzmuster-Diagramme von Echimyidae. Nach dem Deseadense zeigen alle untersuchten Echimyidae abgeleitete multiseriale HSB mit rechtwinklig-plattiger IPM. Typisch für das abgeleitete Schmelzmuster der Octodontoidea ist die geringmächtige PE, deren Anteil am Schmelzband meist deutlich unter 25% liegt. Erklärung der Symbole siehe Abb. 8 [S. 34].

IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 35-40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 145 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: knapp 25 %

Die übrigen Merkmale entsprechen denen des oberen Inzisiven.

*DACTYLOMYS* I. GEOFFROY 1838

*Dactylomys dactylinus* (DESMAREST 1817)

(Abb. 153, 154; Taf. 1, Fig. 8)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. dex. und ein I inf. sin., aus einem Schädel entnommen; Loc.: Sepahua: Rio Sepahua, Dpto. Ucayali, Peru; rezent; Coll.: MVZ 173099; B.A. Luscombe 1986; SSLG Nr. 791.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: 40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 200 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die IPM ist in der PI schwächer als die Prismen entwickelt und wird in der PE etwa gleichstark. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und ist gut faßbar. Eine innere Startzone an der EDJ mit parallelem Prismenverlauf fehlt; die PLEX ist mit ca. 10 µm auffallend dick. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval, in der PE lanzettförmig; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 4-4,5 µm.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 45°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 250 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: gut 10%

An der EDJ ist eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf angedeutet (ca. 20 µm dick). In den übrigen Merkmalen entspricht der untere I dem oberen.

*DIPLOMYS* THOMAS 1916

*Diplomys labilis* (BANGS 1901)

(Abb. 155, 156)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. dex. und ein I inf. sin., aus einem Schädel entnommen; Loc.: Chagres River, Juan Mina Station, Panama; rezent; Coll.: AMNH 164512; SSLG Nr. 873.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 50°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 200 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 10%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die IPM ist in der PI deutlich, in der PE etwas schwächer entwickelt als die Prismen. Eine sehr dünne PLEX ist angedeutet. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und ist gut faßbar. Eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt. Die Prismen haben in der PI einen ovalen, in der PE einen flachovalen Querschnitt. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3 µm.

**Besonderheit:** In der PE tritt im Bereich der medialen Umbiegung des Schmelzbandes (Querschnitt) ein Bereich mit horizontal verlaufenden Prismen auf.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Prismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 45°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 240 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 10%

An der EDJ ist eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf angedeutet; in den übrigen Merkmalen entspricht der untere I dem oberen.

*ECHIMYS* G. CUVIER 1809

*Echimys grandis* (WAGNER 1845)

(Abb. 157)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin, aus einem Unterkiefer (weibl.) entnommen; Loc.: Yarina Cocha, R. Ucayali, Ucayali, Peru; rezent; Coll.: FMNH 62100; J.M. Schunke, 15.8.1946; SSLG Nr. 797.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 45°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 240 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: knapp 10%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. In der PI ist die IPM schwächer als die Prismen, in der PE etwa gleichstark. An der Schmelzaußenseite bildet die IPM eine 6-8 µm dicke PLEX. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und ist gut faßbar. An der EDJ ist eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf angedeutet. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval, in der PE flachoval bis

lanzettförmig. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 3,5 bis 4  $\mu\text{m}$ .

*HOPLOMYS* J.A. ALLEN 1908

***Hoplomys gymnurus*** (THOMAS 1897)

(Abb. 158; Taf. 1, Fig. 5)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. dex., aus einem Schädel (Weibchen) entnommen; Loc.: Finca la Selva, Heredia, Costa Rica; rezent; Coll.: MZAA 125182; T. Fleming 5.4.1971; SSLG Nr. 810.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca.  $35^\circ$   
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 255  $\mu\text{m}$   
Anteil der PE am Schmelzband: gut 10%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die IPM ist in der PI deutlich schwächer entwickelt als die Prismen. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und läßt sich gut fassen. Eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt, eine dünne PLEX ist vorhanden. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval; der große Prismendurchmesser liegt hier bei ca. 3,5  $\mu\text{m}$ .

*ISOTHRIX* WAGNER 1845

***Isothrix villosus*** (DEVILLE 1852)

(Abb. 159, 163)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. und inf. dex., aus einem Schädel (männl.) entnommen; Loc.: La Poza, Rio Santiago, 180 m, Dpto. Amazonas, Peru; rezent; Coll.: MVZ 157975; 11.8.1979; SSLG Nr. 785.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB:  $40-45^\circ$   
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 135  $\mu\text{m}$   
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 10%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte zu beobachten (Übergangszonen). In der PI liegt die IPM plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten. Die IPM ist in der PI schwächer als die Prismen und in der PE etwa gleichstark. Eine dünne PLEX von knapp 5  $\mu\text{m}$  Dicke ist vorhanden; eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und ist gut faßbar. Die Prismen haben in der PI einen ovalen und in der PE einen flachovalen bis lanzettförmigen Querschnitt; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 3 bis 3,5  $\mu\text{m}$ .

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Prismen pro HSB: 3-4 (5)  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: 45-50°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 180 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 10%

In den übrigen Merkmalen entsprechen sich oberer und unterer I.

**KANNABATEOMYS JENTINK 1891**

***Kannabateomys amblyonyx* (WAGNER 1845)**

(Abb. 160, 164, 165; Taf. 1, Fig. 1 und 4; Taf. 2, Fig. 4)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. und inf. sin., aus einem Schädel (männl.) entnommen; Loc.: Rocha, Sao Paulo, Brasilien; rezent; Coll.: FMNH 94349; A.M. Olalla, 31.8.1961 (1378). SSLG Nr. 798.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 220 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 10%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die IPM ist in der PI wesentlich und in der PE etwas schwächer als die Prismen entwickelt. Eine PLEX von knapp 10 µm Dicke ist vorhanden. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und ist gut faßbar. Eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ ist angedeutet. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval, in der PE flachoval bis lanzettförmig. Der große Prismendurchmesser liegt bei ca. 4 µm.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 4-5  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 50°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 250 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 10 %

Die PLEX ist etwas dünner (5-6 µm) als beim oberen Inzisiv; eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt. In den übrigen Merkmalen entsprechen sich oberer und unterer I.

**MAKALATA HUSSON 1978**

***Makalata armata* (I. GEOFFROY 1830)**

(Abb. 161, 166, 167)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. dex. und ein I inf. sin., aus einem Schädel entnommen; Loc.: La Poza, Rio Santiago, Dpto. Amazonas, Peru; rezent; Coll.: MVZ

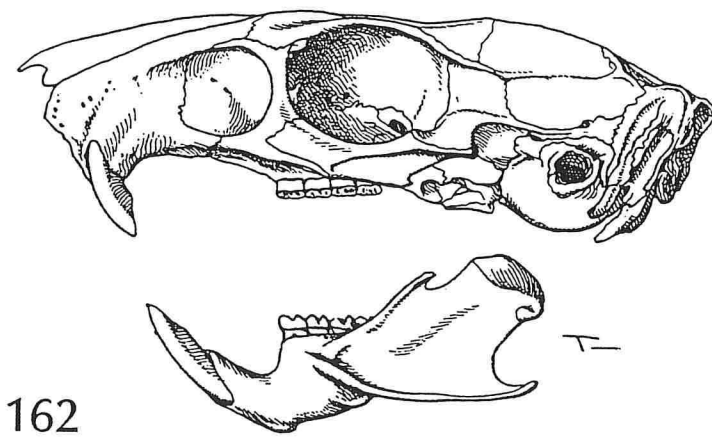
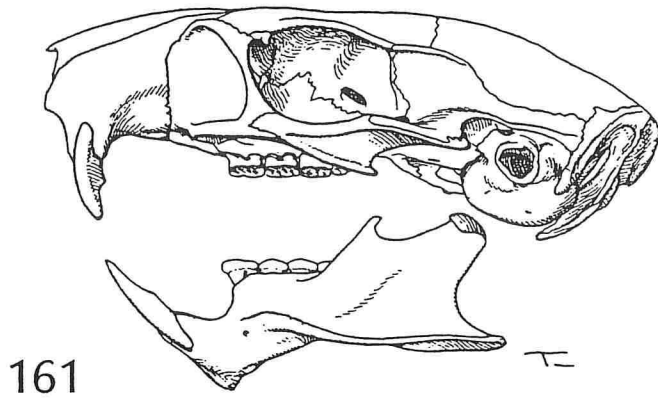
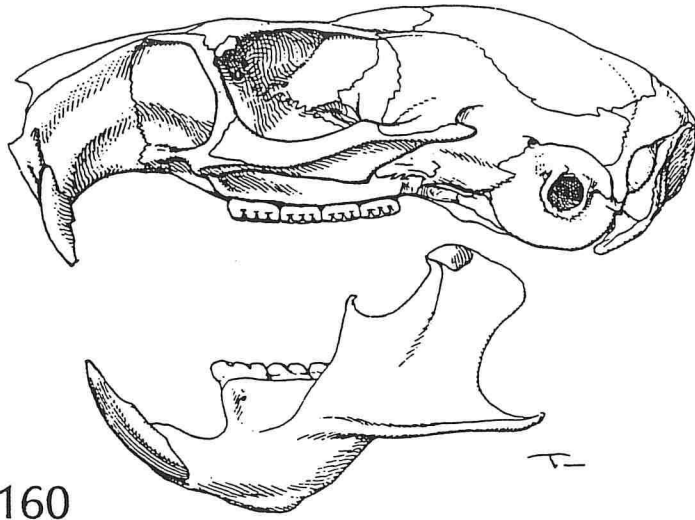


Abb. 160-162.— Schädel von Echimyidae in Lateralansicht; alle rezent. Aus Ellermann (1940). 160: *Makalata armata*, x 1,5. 161: *Kannabateomys amblyonyx*, x 1,5. 162: *Proechimys guyannensis*, x 1,5.

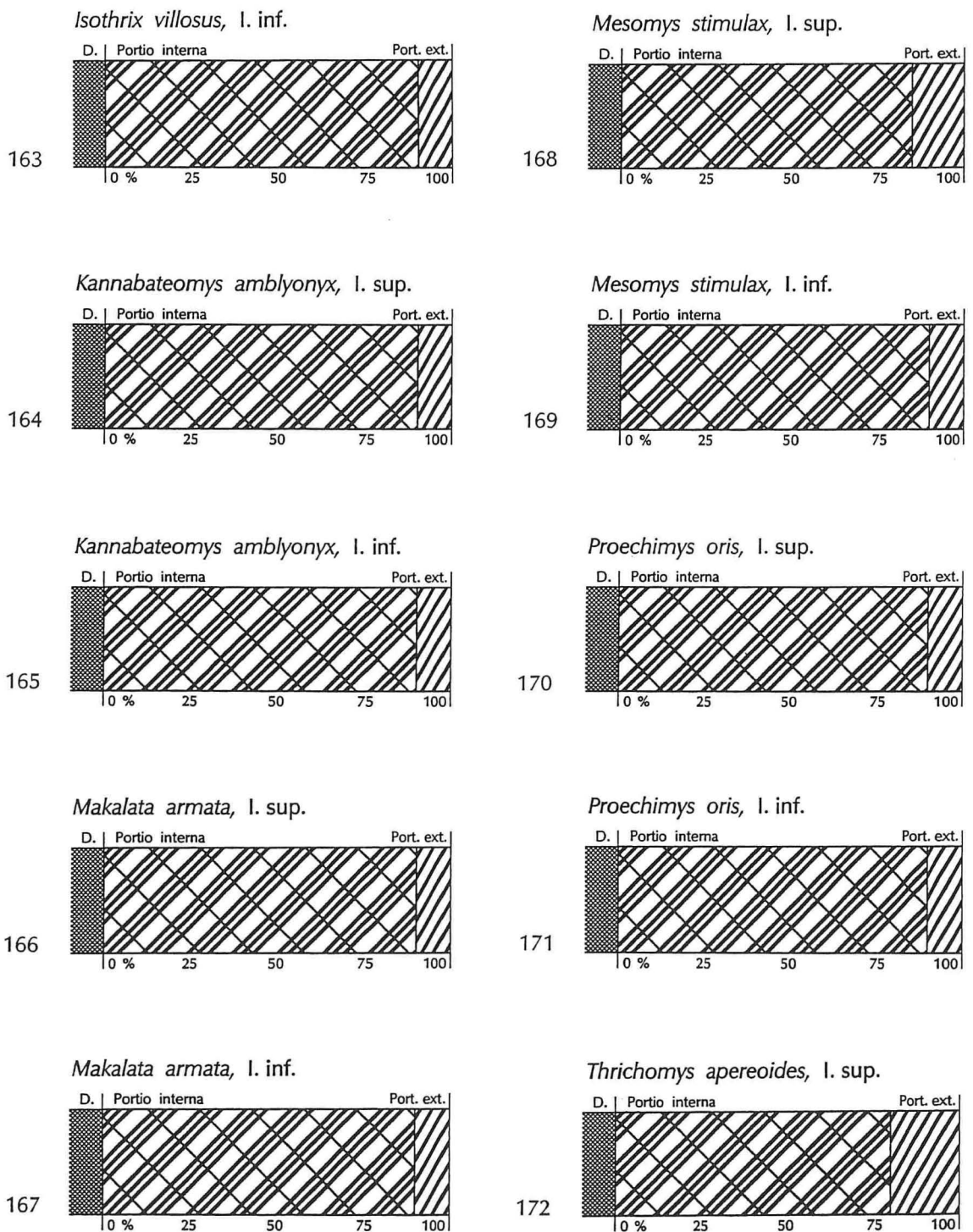


Abb. 163-172.— Schmelzmuster-Diagramme von Echimyidae. Nach dem Deseadense zeigen alle untersuchten Echimyidae abgeleitete multiseriale HSB mit rechtwinklig-plattiger IPM. Typisch für das abgeleitete Schmelzmuster der Octodontoidea ist die geringmächtige PE, deren Anteil am Schmelzband meist deutlich unter 25% liegt. Erklärung der Symbole siehe Abb. 8 [S. 34].

157977; J.L. Patton, 28.8.1979; SSLG Nr. 790.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 250 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: gut 10%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die IPM ist in der PI wesentlich schwächer als die Prismen, in der PE etwa gleichstark; sie bildet an der Schmelzaußenseite eine dünne PLEX. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und ist gut faßbar. Eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval, in der PE flachoval bis lanzettförmig; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 3,5-4 µm.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3  
IPM: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 45°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 170 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 10%

In den übrigen Merkmalen entsprechen sich oberer und unterer Inzisiv.

*MESOMYS WAGNER 1845*

*Mesomys stimulax* THOMAS 1911

(Abb. 168, 169)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. dex. und ein I inf. sin., aus einem Schädel entnommen; Loc.: Limon Tuba, Rio Tapojoz, Brasilien; rezent; Coll.: AMNH 95547; SSLG Nr. 866.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: 35-40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 160 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 15%

Im Längsschnitt erscheinen die HSB gerade, zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte (Übergangszonen) zu beobachten. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die IPM ist in der PI wesentlich schwächer als die Prismen, in der PE etwa gleichstark; an der Schmelzaußenkante bildet sie eine PLEX (schlecht abgrenzbar). An der EDJ ist eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf angedeutet. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und ist gut faßbar. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval, in der PE flachoval; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 3-3,5 µm.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: 40-45°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 200 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 10%

In den übrigen Merkmalen entsprechen sich oberer und unterer I.

**PROECHIMYS** J.A. ALLEN 1899

(Abb. 162)

**Proechimys oris** THOMAS 1904

(Abb. 170, 171)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. und I inf. sin., aus einem Schädel entnommen; Zuchttier (Paris); SSLG Nr. 566.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 30°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 200 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 10%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte (Übergangszonen) zu beobachten. In der PI liegt die IPM plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. In der PE ist die IPM deutlich schwächer als die Prismen, in der PE etwa gleichstark. An der Schmelzaußenseite bildet die IPM eine schlecht abgrenzbare, ca. 5 µm dicke PLEX. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und ist gut faßbar. Eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval, in der PE lanzettförmig. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 4 µm.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-(4)  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: 40-45°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 210 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: knapp 10%

In den übrigen Merkmalen entsprechen sich oberer und unterer I.

**THRICHOMYS** TROUESSART 1880

**Thrichomys apereoides** (LUND 1839)

(Abb. 172, 173; Taf. 1, Fig. 6)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. und inf. dex., aus einem Schädel entnommen; Loc.: 8 km E Concepción, by road, Dpto. Concepción, Paraguay; rezent; Coll.: MVZ 145322;

P. Myers 21.7.1972; SSLG Nr. 784.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 180 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: knapp 20%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB weitgehend gerade, biegen im äußeren Teil der PI jedoch leicht nach antapikal. Zwischen den HSB sind häufig Prismenübertritte (Übergangszonen) zu beobachten. Die IPM liegt in der PI plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert nur selten; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Die IPM ist in der PI wesentlich schwächer als die Prismen, in der PE nahezu gleichstark. An der Schmelzaußenseite bildet sie eine ca. 10 µm dicke PLEX. Im Längsschnitt verläuft die Grenze PI/PE gerade und ist gut faßbar. Eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ fehlt. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval, in der PE lanzettförmig; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 4 µm.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: 35-40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 200 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: gut 15%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade. Die IPM bildet an der Schmelzaußenseite eine 6-7 µm dicke PLEX. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei knapp 4 µm. Die übrigen Merkmale entsprechen denen des oberen Inzisiven.

#### CAPROMYIDAE SMITH 1842

Die Capromyidae kommen nur auf den Antillen vor und sind fossil erst seit dem Pleistozän bekannt; es wird jedoch angenommen, daß es sich um eine alte Gruppe handelt, die die Antillen schon seit dem Tertiär bewohnt (Woods 1984). Die Ähnlichkeit zwischen *Myocastor* und den Capromyiden beruht nach Woods (1984) auf Primitivmerkmalen, weshalb er die von manchen Autoren befürwortete Vereinigung in einer gemeinsamen Familie ablehnt.

#### ISOLOBODON ALLEN 1916

#### *Isolobodon levir* MILLER 1922

(Abb. 174)

**Untersuchtes Material:** ein I sup. sin.; Loc.: Ft. Liberté (midden #1), Haiti; Hor.: Jungpleistozän oder Holozän; Coll.: MCZ 2769; Froelich Rainey '33-34; SSLG Nr. 842.

**Oberer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 35°

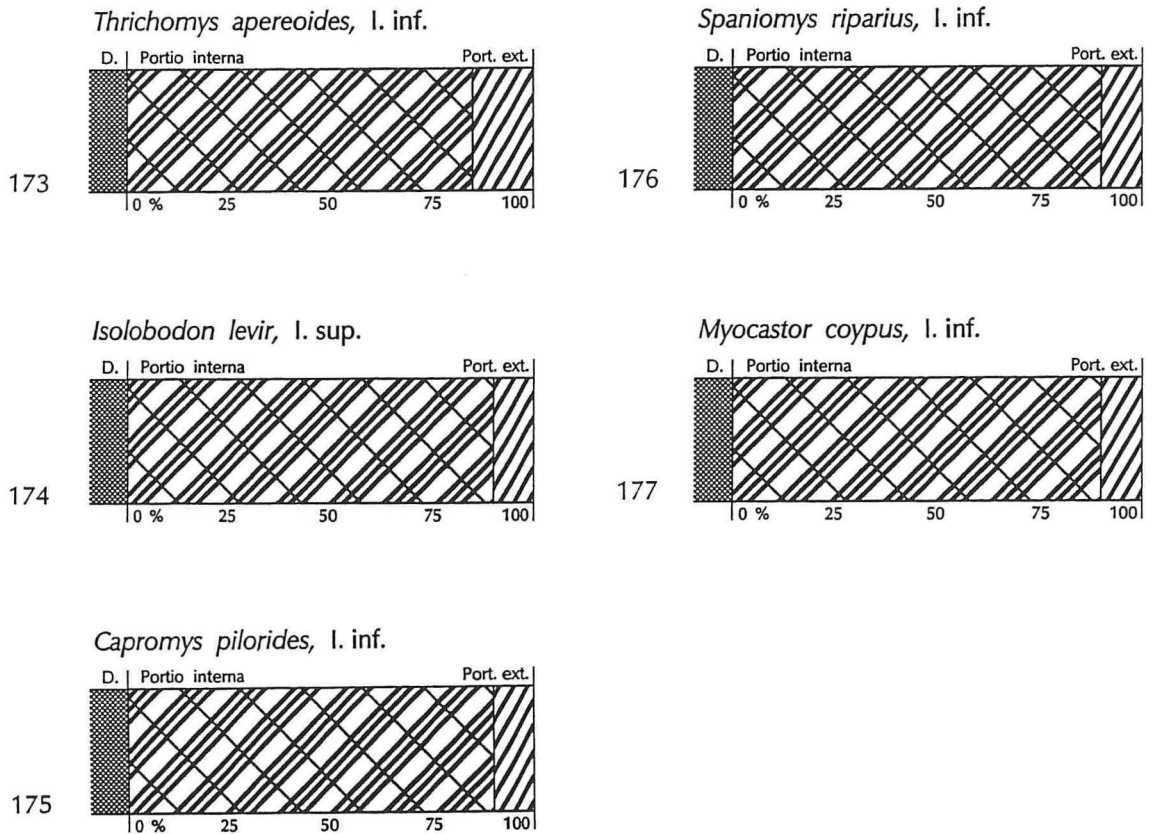


Abb. 173-177.— Schmelzmuster-Diagramme von Echimyidae (173), Capromyidae (174, 175) und Myocastoridae (176, 177). Nach dem Deseadense zeigen die Echimyidae abgeleitete multiserielle HSB mit rechtwinklig-plattiger IPM. Auch die untersuchten Capromyidae und Myocastoridae haben als Vertreter der Octodontoidea diesen abgeleiteten Schmelztyp. Charakteristisch für das fortschrittliche Schmelzmuster der Octodontoidea ist die geringmächtige PE, deren Anteil am Schmelzband meist deutlich unter 25% liegt. Erklärung der Symbole siehe Abb. 8 [S. 34].

Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 380  $\mu\text{m}$   
 Anteil der PE am Schmelzband: knapp 10%

Nahe der EDJ sind die HSB etwas geringer inkliniert als im übrigen Teil der PI, so daß sie im Längsschnitt ganz leicht gebogen erscheinen. Zwischen den HSB finden häufig Prismenübertritte statt (Übergangszonen). Die IPM liegt plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert kaum; ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. In der PI ist die IPM wesentlich schwächer als die Prismen entwickelt, in der PE ist sie nahezu gleichstark. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und ist gut zu fassen. Eine PLEX von 5-10  $\mu\text{m}$  Dicke ist vorhanden, eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf an der EDJ ist nicht ausgebildet. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval, in der PE flachoval bis lanzettförmig; der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei 3,5  $\mu\text{m}$ .

*CAPROMYS* DESMAREST 1822

*Capromys pilorides* (SAY 1822)

(Abb. 175)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. dex.; Loc.: Höhle bei Barajagua, NE Oriente, Cuba; Hor.: Wisconsin-rezent; Coll.: MPUM 44514; SSLG Nr. 805.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-4  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 370 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 10%

Es liegt das typische Octodontoiden-Schmelzmuster vor. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt, die PLEX ist etwa 6-7 µm dick. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 4 µm.

*MYOCASTORIDAE* MILLER & GIDLEY 1918

Die Myocastoridae treten erstmals mit *Prospaniomys* im oberen Oligozän/Miozän (Sta. Cruz-Formation) in Erscheinung und sind rezent mit nur einer Gattung und Art, *Myocastor coypus*, vertreten; ihr Fossilbericht ist auf Patagonien beschränkt. Verschiedentlich wurden sie als Unterfamilie der Capromyidae oder Echimyidae angesehen (Woods 1984); Landry (1957) stellte sie in eine eigene Familie innerhalb der Überfamilie Octodontoidea.

*SPANIOMYS* AMEGHINO 1887

*Spaniomys riparius* AMEGHINO 1887

(Abb. 176; Taf. 12, Fig. 8)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus einem Unterkiefer entnommen; Loc.: Sta. Cruz; Hor.: Miozän; Coll.: GPIBo o. Nr.; SSLG Nr. 615.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 3-5  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: ca. 40°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 185 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: knapp 10%

Im Längsschnitt verlaufen die HSB gerade; zwischen ihnen sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Die IPM liegt plattenartig zwischen den Prismen und anastomosiert wenig; meist werden Gruppen von 5 oder mehr Prismen "umflossen". Die Faserrichtung der IPM verläuft senkrecht zu den Prismen. Die IPM ist in der PI schwächer entwickelt als die Prismen; die PLEX macht gut die Hälfte der PE aus. Eine innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf fehlt. Die Grenze PI/PE verläuft im Längsschnitt gerade und ist gut faßbar. Der Prismenquerschnitt ist in der PI oval, in der PE flachoval. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 4,5 µm.

*MYOCASTOR* KERR 1792

*Myocastor coypus* (MOLINA 1872)

(Abb. 177; Taf. 3, Fig. 7 und 8)

**Untersuchtes Material:** ein I inf. sin., aus einem Schädel entnommen; Pelztierzucht auf der Schwäbischen Alb; SSLG Nr. 242.

**Unterer Inzisiv:** Anzahl der Schmelzprismen pro HSB: 4-6  
IPM in der PI: plattenartig  
Inklination der HSB: 30-35°  
Gesamtdicke des Schmelzbandes: ca. 375 µm  
Anteil der PE am Schmelzband: ca. 10%

*Myocastor* zeigt das typische Octodontoiden-Schmelzmuster. Die innere Startzone mit parallelem Prismenverlauf ist mit gut 50 µm auffallend dick; die PLEX ist ca. 6 µm dick. Der große Prismendurchmesser liegt in der PI bei ca. 4 µm.

## DISKUSSION

### PHYLOGENETISCH-SYSTEMATISCHE AUSSAGEFÄHIGKEIT DES ZAHNSCHMELZES

Obwohl Konvergenzen im Bereich der Schmelzstruktur —wie bei anderen Merkmalen auch— nicht selten sind, eignet sich Zahnschmelz hervorragend zur Klärung phylogenetisch-systematischer Fragestellungen. In seiner klassischen Studie demonstrierte Korvenkontio (1934) eindrucksvoll die phylogenetische Anwendbarkeit des Inzisiven-Schmelzes bei Nagetieren, denn seine 3 Grundtypen von HSB —pauci-, multi- und uniserial— decken sich verblüffend gut mit Unterordnungen der Nager. Auf Familienniveau charakterisierten Wahlert & Koenigswald (1985) die Eomyiden durch ihr kompliziertes dreischichtiges Inzisiven-Schmelzmuster. Die Arvicoliden ließen sich mit der Schmelzstruktur der Molaren sogar bis auf Gattungsebene gliedern (Koenigswald 1980). Dies sind drei Beispiele dafür, daß die Schmelzstruktur ein Merkmalskomplex ist, der neben den schon bekannten Skelett- und Weichteil-anatomischen Merkmalen wichtige neue Argumente für die Verwandtschaftsbeziehungen einer Gruppe, wie der Nager, liefern kann.

### UNTERSCHIEDUNG PAUCISERIALER UND MULTISERIALER HSB

Im Gegensatz zu den meisten Säugetieren, bei denen die HSB mit allgemein 10 und mehr Prismenlagen (Kawai 1955) recht einheitlich gebaut sind, zeigen sie bei den Nagern bekanntlich einen höheren Differenzierungsgrad. Sie sind generell dünner. Nachdem die Unterscheidung pauciserialer, multiserialer und uniserialer HSB von Korvenkontio (1934) im wesentlichen nach der Zahl der Prismenlagen pro HSB getroffen worden war, blieb die Banddicke auch später das Hauptunterscheidungsmerkmal (Wahlert 1968, Koenigswald 1980, 1985). Als stark abgeleitet gelten die uniserialen HSB der Sciuromorpha und besonders der Myomorpha (rechtwinklig zu den

Prismen verlaufende IPM), bei denen die HSB nur noch aus je einer Prismenlage bestehen und die sich daher problemlos von pauciserialen und multiserialen HSB unterscheiden lassen. Wie mehrfach betont, können pauciserialen und multiserialen HSB der Prismenzahl pro Band nach jedoch nicht klar getrennt werden, da die Grenzen fließend sind. Dies hat in der Literatur zu erheblicher Verwirrung und Diskussion um die Interpretation der HSB von Chapattimyiden und anderen paläogenen Nagern geführt. Dauphin *et al.* (1988) kommen sogar zu der Überzeugung, daß multiserialen und pauciserialen HSB ein Kontinuum bilden und somit nicht zu unterscheiden seien. In der Tat müssen multiserialen HSB in der Evolutionsreihe kontinuierlich aus pauciserialen HSB hervorgegangen sein. Dies gilt aber für alle Merkmale, die eine Entwicklung durchlaufen. Diese Merkmale verändern sich zwar kontinuierlich, aber nicht mit gleichbleibender Geschwindigkeit; sonst wäre es tatsächlich unmöglich, stabile Merkmalszustände festzulegen. Man kann aber davon ausgehen, daß es längere Abschnitte einer Merkmalsstabilität gibt, die von relativ kurzen Phasen einer Merkmalstransformation unterbrochen werden. Dieser Phasenwechsel macht bekanntlich den Nachweis von Übergangsformen zwischen zwei Merkmalszuständen im Fossilbericht so schwierig. Mit den über längere Zeiträume stabilen Merkmalszuständen, wie z.B. pauciserialen oder multiserialen HSB, lassen sich durchaus Abstammungsgemeinschaften charakterisieren und evolutive Niveaus abgrenzen.

Meine Untersuchungen haben gezeigt, daß pauciserialen und multiserialen HSB nach der neuen Definition (Kap. "Zahnschmelz" [S. 22 ff]) gut definierbare Merkmalszustände darstellen, die sich anhand struktureller Charakteristiken klar voneinander unterscheiden lassen. Die wichtigsten Merkmale sind Ausrichtung und Ausbildung der IPM, das Fehlen oder Vorhandensein von Übergangszonen, die Inklination der HSB sowie der Prismenquerschnitt. Die durchschnittliche Zahl der Prismenlagen pro HSB kann nur als zusätzliches, nicht jedoch als entscheidendes Merkmal gewichtet werden. Die absolute Prismenzahl einzelner Bänder ist fast ohne Aussagewert, da die Banddicke bei pauciserialen HSB sogar im selben Zahn stark schwankt und in Einzelfällen 6 und mehr Prismen erreichen kann. Eine beträchtliche Dickenzunahme der HSB wird auch an ihren Gabelungspunkten (Koenigswald & Pfretzschner 1987) beobachtet.

#### AUSSAGEFÄHIGKEIT DER EINZELANALYSEN

Wegen der großen Zahl der zu bearbeitenden Taxa konnten von jeder Art in der Regel nur ein bis zwei Zähne untersucht werden. Dies provoziert fast zwangsläufig den grundsätzlichen Einwand, ob die an Einzelindividuen gewonnenen Erkenntnisse überhaupt ohne weiteres auf die Art oder Gattung übertragen und verallgemeinert werden dürfen.

Bei den Schmelzstrukturen muß zwischen streng art- bzw. gattungskonstanten Merkmalen und solchen auf Artniveau oder gar individuell variablen unterschieden werden. Für die Schmelztypen und Schmelzmuster in Nagerinzisiven hat sich gezeigt, daß ein einziger Vertreter repräsentativ für die Art und meist auch Gattung, z.T. sogar für die gesamte Familie (zumindest in einer zeitlichen Ebene) ist. Die Artkonstanz der Schmelzmuster wurde von Wahlert (1968) bei seinen Reihenuntersuchungen an oberen und unteren Inzisiven von *Rattus norvegicus* (Muridae), *Paramys copei* (Paramyidae)

und *Knightomys depressus* (Sciuravidae) gezeigt. Bisher ist trotz der Vielzahl der untersuchten Taxa kein Fall bekannt geworden, in dem zwei Vertreter einer Art unterschiedliche Schmelzmuster oder Schmelztypen im gleichen Inzisiven aufwiesen (Unterschiede zwischen oberen und unteren I siehe Kap. "Unterschiede zwischen oberen und unteren Inzisiven" [S. 129]).

Soweit wie möglich wurde versucht, Inzisiven aus durch Backenzähne sicher bestimmbarer Kiefern oder Schädeln zu beschaffen. Dies war beim Rezentmaterial durchweg einzuhalten, bei dem z.T. sehr seltenen Fossilmaterial jedoch nicht immer (falls nicht anders angegeben, handelt es sich um isolierte Inzisiven). Einzelne Fehlbestimmungen auf Artniveau, die nicht völlig auszuschließen sind, können jedoch durchaus toleriert werden, da sie für die übergeordnete Fragestellung ohne Bedeutung sind. Für die Problematik der Evolution des Inzisivenschmelzes und die daraus abzuleitenden Verwandtschafts- und Abstammungsverhältnisse der Caviomorpha ist es in erster Linie wichtig, ob ein bestimmter Schmelztyp zu einer bestimmten Zeit in einer bestimmten Fauna vorhanden ist; der Name der Art ist dabei nur von nachgeordneter Bedeutung.

### Artkonstanz der Schmelztypen und Schmelzmuster

Nach der in Kap. "Zahnschmelz" [S. 22 ff] gegebenen Neudefinition sind die Schmelztypen und Schmelzmuster in ihren strukturellen Merkmalen artkonstant. Mit einer gewissen individuellen Variabilität ist bei der Dicke und Inklination der HSB, sowie dem Dickenverhältnis PI/PE und der Gesamtschmelzdicke zu rechnen (Kap. "Variabilität der Dicke von PI und PE" [S. 129] und "Variabilität der Schmelzbanddicke" [S. 129]), was bei der Neudefinition der Schmelztypen und -muster berücksichtigt ist. Als Beispiele für die Konstanz der Schmelztypen und Schmelzmuster auf dem Art- und Gattungs-, bis hin zum Familienniveau lassen sich die Echimyidae und Octodontidae anführen, von denen jeweils eine ganze Reihe von Gattungen untersucht werden konnte.

Alle 19 untersuchten postoligozänen Echimyiden-Gattungen besitzen multiserielle HSB mit plattiger IPM in der PI und Radialschmelz in der PE. Nach dem Schmelzmuster wäre es unmöglich, eine miozäne Echimyiden-Art von einer rezenten zu unterscheiden. Hier würde die Untersuchung des Schmelzes eines einzigen Individuums ausreichen, um das für die postoligozänen Echimyiden typische Schmelzmuster zu beschreiben. Dabei spielte es auch keine Rolle, ob etwa ein oberer oder unterer Inzisiv untersucht würde, da sich die Schmelzmuster oberer und unterer Inzisiven bis auf geringe Schwankungen im Dickenverhältnis der Portiones gleichen.

Dies gilt ebenso für die Octodontidae, von denen 7 Gattungen und Arten untersucht werden konnten.

Generell kann für die Schmelzmuster der untersuchten Nager festgestellt werden, daß innerhalb von Gattungen höchstens Unterschiede auf dem Niveau von Subtypen multiserialer HSB auftreten. So wurden beispielsweise bei *Hystrix* multiserielle HSB mit spitzwinklig-anastomosierender und mit begleitender IPM beobachtet. Wie bereits in Kap. "Neudefinition multiserialer HSB" [S. 26 ff] dargelegt, kann der Winkel zwischen Prismen und Faserrichtung der IPM bei diesen beiden Subtypen leicht schwanken, so daß hier auch Übergänge im selben Zahn auftreten können.

## Unterschiede zwischen oberen und unteren Inzisiven

Wie in Kap. "Artkonstanz der Schmelztypen und Schmelzmuster" [S. 128] kurz angesprochen, konnten bei den hier untersuchten Nagern zwischen oberen und unteren Inzisiven keine strukturellen Unterschiede in den Schmelztypen oder Schmelzmustern festgestellt werden, wie sie z.B. Wahlert & Koenigswald (1985) bei Eomyiden beobachteten. Lediglich bei einigen Formen mit multiseriellen HSB treten geringe Unterschiede auf den Niveau der Schmelz-Subtypen auf. So wurden in unteren Inzisiven von *Steiromys* und *Lagidium* multiseriale HSB mit spitzwinklig-anastomosierender IPM und in oberen Inzisiven multiseriale HSB mit begleitender IPM beobachtet. Da sich die Unterschiede jedoch ausschließlich auf der Ebene der Schmelz-Subtypen bewegen, ist es zur Feststellung von Schmelztyp oder Schmelzmuster unerheblich, ob ein oberer oder unterer Inzisiv untersucht wird. Gewisse Unterschiede können auch die Inklination der HSB betreffen, denn in unteren Inzisiven sind sie meist etwas steiler inkliniert als in oberen. In die Neudefinition der Schmelztypen (Kap. "Zahnschmelz" [S. 22 ff]) sind deshalb keine absoluten Inklinationsmeßwerte einbezogen.

## Variabilität der Dicke von PI und PE

Wie bereits in Kap. "Schmelzbeschreibung und Messungen" [S. 11 f] erwähnt, unterliegen die Anteile von Portio interna und externa an der Gesamtdicke des Schmelzbandes erheblichen Schwankungen. Wahlert (1968) stellte an den Inzisiven von 48 Individuen von *Rattus norvegicus* eine Variationsbreite des Prozentanteils der PE am Schmelzband von 20-39% (I sup., n = 96) bzw. von 14-27% (I inf., n = 93) fest. Daraus geht hervor, daß Dickenmessungen der Portiones an Einzelzähnen nur grobe Anhaltspunkte für die Verhältnisse bei der betreffenden Gattung oder Art darstellen. Sie wurden deshalb bei der Neudefinition der Schmelzmuster nicht berücksichtigt. Allerdings können die Dickenverhältnisse von PI und PE im Überblick der einzelnen Familien durchaus einen Aussagewert besitzen; beim Vergleich der schematisierten Schmelzdiagramme wird die allgemeine Tendenz innerhalb einer Familie sofort deutlich.

## Variabilität der Schmelzbanddicke

Ähnliches gilt auch für die absolute Dicke des Schmelzbandes. Wahlert (1968) beobachtete bei den oberen I von *Rattus norvegicus* eine Schwankungsbreite zwischen 80 und 126  $\mu\text{m}$  und bei den unteren I zwischen 100 und 155  $\mu\text{m}$ . Noch weiter streuen die Messungen bei *Paramys copei* (I sup. [n = 16] 88-115  $\mu\text{m}$  und I inf. [n = 24] 65-104  $\mu\text{m}$ ) und *Knightomys depressus* (I sup. [n = 13] 103-150  $\mu\text{m}$  und I inf. [n = 6] 53-95  $\mu\text{m}$ ). Auffallend ist die meist geringere Schmelzbanddicke der unteren Inzisiven, die durch die eigenen Untersuchungen bestätigt wird. Obwohl die Meßwerte auch hier stark schwanken und weite Überlappungsbereiche zwischen den verschiedenen Taxa bestehen, wird doch auch durch Einzelmessungen klar, in welcher Größenordnung die Schmelzbanddicke der betreffenden Art liegt. Deshalb sind die absoluten Dickenmaße den Einzelbeschreibungen beigelegt.

## DICKENVERHÄLTNIS PI/PE BEI ZAHNGRABENDEN NAGERN

Nach Korvenkontio (1934: 185 f) zeichnen sich die von ihm untersuchten Bathyergidae (*Bathyergus*, *Georychus* und *Cryptomys*) gegenüber den anderen "Hystricomorphen" durch eine ungewöhnlich dicke PE aus, was er auf die Benutzung der Zähne als Grabwerkzeuge zurückführt. Nach meinen Beobachtungen trifft das nur für die unteren Inzisiven von *Bathyergus suillus* zu, bei denen der Anteil der PE an dem von mir untersuchten Exemplar bei ca. 50% (oberer I ca. 30%; Abb. 43, 44) liegt. Bei den übrigen Bathyergidae —obwohl allesamt Zahngräber (Thenius 1989)— erreicht die PE nur 10-25% (Abb. 45-52, 57; Taf. 9, Fig. 5 und 7); bei *Heterocephalus jaegeri* fehlt sie sogar völlig (Abb. 56; Taf. 9, Fig. 3). Der rezente *Heterocephalus glaber* besitzt zwar eine PE mit Radialschmelz; sie ist mit ca. 20% Schmelzbandanteil allerdings ziemlich dünn. Die Beobachtungen Korvenkontios (1934) lassen sich damit erklären, daß die HSB bereits im äußeren Drittel ihre Inklination verringern und der Übergang PI/PE fließend ist; dadurch ist eine Abgrenzung der beiden Portiones unter dem Lichtmikroskop im Dünnschliff schwierig (z.B. Korvenkontio 1934: Taf. 25, Abb. 1), so daß Korvenkontio möglicherweise Teile der PI als zur PE gehörig interpretierte. Somit ist nach meinen Beobachtungen bei den Bathyergiden keine Korrelation zwischen einer besonders dicken PE und einer Benutzung der Zähne als Grabwerkzeuge feststellbar. Die erhöhte Dicke der PE von *Bathyergus suillus* steht sogar für das Gegenteil, denn nach Woods (1984) benutzen die Arten dieser Gattung als einzige Bathyergiden nicht die Zähne, sondern die vergrößerten Vorderextremitäten zum Graben.

## HSB-ENTWICKLUNG IN DEN INZISIVEN DER UNTERSUCHTEN NAGER

(Tab. 1, Abb. 178)

### Paramyidae

(Abb. 9-14; Taf. 5, Fig. 1-3)

Alle untersuchten Vertreter der Paramyidae, einschließlich *Acritoparamys atavus*, des ältesten bekannten Nagetiers aus dem obersten Paläozän (Tiffanian) von Montana, haben pauciseriale HSB in den Inzisiven. Nach Wahlert (1968: 14) hat der jüngste auf seine Schmelzstruktur untersuchte Vertreter der Paramyidae, *Manitsha* sp. aus dem frühen Oligozän, ebenfalls pauciseriale HSB. Eine Tendenz zur Entwicklung eines multiseriellen Schmelzmusters ist nirgends zu beobachten. *Acritoparamys* nimmt mit einer auffallend geringen, sonst nur bei den Bathyergomorpha auftretenden, Inklination der Prismen in der PE eine Sonderstellung ein. Hierbei scheint es sich nicht um ein Primitivmerkmal zu handeln, da bereits bei den Eurymyriden mit zweischichtigem Schmelzmuster die Prismen in der PE mit ca. 45° inkliniert sind (z.B. *Heomys orientalis*) (Li & Ting 1985: Taf. 1, Abb. 3).

### Sciuravidae

(Abb. 15-17; Taf. 6, Fig. 1)

Wie die Paramyidae haben auch die Sciuravidae durchweg pauciseriale HSB in den Inzisiven. Besonders interessant ist hier das Schmelzmuster von *Prolapsus*

Familie/Gattung	pauciserial	uniserial	multis., spitzw.	multis., plattig
Myocastoridae				•
Capromyidae				•
Echimyidae				•
Abrocomidae				•
Octodontidae				•
Ctenomyidae				•
Agoutidae			•	
Dasyproctidae			•	
Hydrochaeridae			•	
Caviidae			•	
Heptaxodontidae			•	
Dinomyidae			•	
Eocardiidae			•	
Chinchillidae			•	
Erethizontidae			•	
Thryonomyidae				•
Petromuridae				•
Diamantomyidae			•	
Phiomyidae			•	•
Hystricidae			•	
Bathyergidae				•
Tsaganomyidae			•	
Ctenodactylidae			• 3	• 4
<i>Protophiomys</i>			•	
<i>Pedetes</i>				•
Chapattimyidae	• 1		• 2	
<i>Cocomys</i>	•			
<i>Protoptychus</i>	•			
Cylindrodontidae	•	•		
Ischyromyidae ( <i>sensu</i> WOOD)		•		
Sciuravidae	•			
Paramyidae	•			

Tab. 1.— Die HSB-Typen und -Subtypen bei den untersuchten Nagerfamilien bzw. -gattungen. pauciserial = pauciserielle HSB, uniserial = uniserielle HSB, multis., spitzw. = multiserielle HSB mit spitzwinkliger bzw. begleitender IPM, multis., plattig = multiserielle HSB mit rechtwinklig-plattiger IPM. 1: Eozän; 2: Baluchimyinae, Miozän; 3: Oligozän; 4: ab Miozän.

*sibilatoris* aus dem Eozän (Uintan) von Texas, der nach Wood (1972, 1973) das früheste Nagetier mit einem voll hystricognathen Unterkiefer ist und den er deshalb als Angehörigen der "Franimorpha" ansieht (Wood 1975), die er als die Stammgruppe der Caviomorpha betrachtet. *Prolapsus* selbst sei aber schon zu weit spezialisiert, um als direkter Vorfahr der Caviomorpha in Frage zu kommen. *Prolapsus* hat eindeutig pauciserielle HSB, die keinerlei Tendenz einer Entwicklung multiserialer HSB, wie etwa

stärkere Inklination der HSB oder Winkelung der IPM, aufweisen (Taf. 6, Fig. 1). Nach der Schmelzstruktur besteht daher kein Anlaß, *Prolapsus* in die Verwandtschaft der Caviomorpha zu stellen. Nach Korth (1984: 7) kann *Prolapsus* nicht als hystricognath gelten und sollte zu den Sciuravidae gestellt werden.

### Ischyromyidae

(Abb. 18)

*Titanotheriomys* (untersucht von Korvenkontio 1934) und *Ischyromys* haben beide uniseriale HSB; die uniserialen HSB der Sciuromorpha und damit auch der Ischyromyidae (z.B. *Ischyromys*) unterscheiden sich von denen der Myomorpha durch die begleitend-umhüllende IPM. Die uniserialen HSB mit begleitend-umhüllender IPM stellen gegenüber den uniserialen HSB mit rechtwinkliger IPM der Myomorpha den primitiveren Zustand dar. Sie lassen sich direkt von pauciserialen HSB ableiten.

### Cylindrodontidae

(Abb. 20-22; Taf. 4, Fig. 1 und 2; Taf. 6, Fig. 4 und 5)

Die untersuchten eozänen Cylindrodontidae *Dawsonomys* und *Mysops* haben pauciserielle HSB ohne irgendwelche Anzeichen einer Tendenz zur Entwicklung multiserialer HSB. Die pauciserialen HSB von *Mysops* zeigen zwar bis zu 15° Inklination, doch stellen sie deshalb keinen Übergangszustand zu multiserialen HSB dar, da dieser Wert durchaus innerhalb der Schwankungsbreite für die Inklination pauciserialer HSB liegt. Die uniserialen HSB von *Cylindrodon fontis* aus dem frühen Oligozän Nordamerikas und von *Ardynomys* sp. aus der Mongolei lassen sich von pauciserialen HSB ableiten, denn sie zeigen noch begleitend-umhüllende IPM. Die PE ist mit steilstehenden Prismen und flachovalem bis lanzettförmigem Prismenquerschnitt fortschrittlich. Möglicherweise hat im Oligozän bei den Cylindrodontidae ein genereller Übergang zu uniserialen HSB stattgefunden; allerdings sind die Schmelzstrukturen weiterer oligozäner Formen (z.B. *Sespemys*, *Pseudocylindrodon*) bisher nicht bekannt.

### Protoptychidae

(Abb. 23; Taf. 6, Fig. 2 und 3)

*Protoptychus*, die einzige bekannte Gattung der Protoptychidae, hat ein vergrößertes, hystricomorphes Infraorbitalforamen und wird von Wahlert (1973) als Seitenast möglicher nordamerikanischer Vorläufer der Caviomorpha angesehen; eine direkte Vorfahrenschaft zu den Caviomorpha scheidet nach Wahlert (1973) allerdings aus, da *Protoptychus* hinsichtlich des molarisierten, vierjochigen P<sup>4</sup> stärker abgeleitet als *Platypittamys* ist. Die Beobachtung von Wahlert (1973), daß *Protoptychus* pauciserialen Inzisivenschmelz besitzt, kann hier voll bestätigt werden, da alle wichtigen Kriterien für ein pauciseriales Schmelzmuster (streng begleitende IPM in der PI, fehlende Übergangszonen, unregelmäßig-rundlicher Prismenquerschnitt in der PI, dicke IPM in der PE) erfüllt sind. Eine Inklination der HSB bis ca. 20° ist für pauciserielle

HSB nicht außergewöhnlich, und flachovale Prismenquerschnitte in der PE treten auch schon bei frühen Chapattimyiden mit eindeutig pauciserialen HSB auf. Aufgrund seines Schmelzmusters kann *Protoptychus* nicht in die nähere Verwandtschaft der Cavio-morpha gestellt werden.

## Ctenodactyloidea

Die Verwandtschaftsverhältnisse der frühen Ctenodactyloidea sind unklar und werden unterschiedlich beurteilt. Flynn *et al.* (1986) unterscheiden innerhalb der Ctenodactyloidea drei Familien, die Ctenodactylidae, Yuomyidae und Chapattimyidae, die alle hystricomorph sind. *Cocomys* wird nicht zu den Ctenodactyloidea gerechnet, da sie kein vergrößertes Infraorbitalforamen besitzt, also nicht hystricomorph ist. Die Ctenodactylidae werden als die Schwestergruppe der Yuomyidae und Chapattimyidae angesehen, wonach sich die Gruppen bereits im (frühen) Eozän getrennt haben müßten. Folglich stellen Flynn *et al.* (1986) verschiedene eozäne Formen wie z.B. *Tamquammys* zu den Ctenodactylidae. Die Trennung von Chapattimyidae und Yuomyidae wird in das mittlere Eozän gelegt.

Dawson *et al.* (1984) hingegen stellen die früheozäne *Cocomys* zu den Ctenodactyloidea und fassen sie mit den eozänen Gattungen *Tamquammys* und *Tsinlingomys* zur Familie Cocomyidae zusammen. Zu den Ctenodactylidae werden ausschließlich oligozäne und jüngere Ctenodactyloidea gezählt, von denen alle bisher auf ihre Schmelzstruktur untersuchten Vertreter multiserielle HSB besitzen. Die Ctenodactylidae werden als mutmaßliche Abkömmlinge der Cocomyidae angesehen, mit denen sie die nicht molarisierten P4 gemein haben, während die Yuomyidae wohl mit dem Ende des Eozän ohne Nachfahren verschwinden.

Hartenberger (1982) weist die Aufstellung der Familie Chapattimyidae zurück und betrachtet die eozänen Gattungen *Birbalomys*, *Chapattimys* und *Gumbatomys* als primitive Vertreter der Ctenodactylidae.

Unabhängig von der Familiengliederung gilt für alle Ctenodactyloidea, daß ihre eozänen Vertreter alle ein pauciseriales Schmelzmuster besitzen. Die einzige Ausnahme wäre cf. *Protoptomys algeriensis* (Taf. 10, Fig. 1 und 2; Kap. "Thryonomyoidea" [S. 136 f]), wenn man sie wie Flynn *et al.* (1986) als Ctenodactyloiden (Chapattimyiden) interpretierte. Auch die bei Hussain *et al.* (1978: Taf. 7, Fig. 1-4) und Bruijn *et al.* (1982) abgebildeten und als multiserial bzw. "intermediate between pauciserial and multiserial" bezeichneten Inzisivenlängsschnitte eozäner Ctenodactyloidea zeigen zweifelsfrei pauciserielle HSB. Darauf weist bereits Sahni (1980) hin, der sich bei der Interpretation auf die bei Wahlert (1968) angeführten Merkmale bezieht. Der gleichen Auffassung sind Hartenberger (1982) und Flynn *et al.* (1987). Multiseriale HSB sind bei den Ctenodactyloidea bisher erst seit dem Ober-Oligozän (Bohlin 1946) bekannt. Auch die Baluchimyinae, fortschrittliche Chapattimyidae des Miozäns, haben ein multiseriales Schmelzmuster (Abb. 27; Taf. 1, Fig. 2; Taf. 7, Fig. 3). Ob man innerhalb der Ctenodactyloidea eine ein- oder zweimalige Entstehung des multiserialen Schmelzmusters voraussetzen muß, hängt von der Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse nach der Gesamtheit aller verfügbaren Merkmale ab.

Folgt man dem von Flynn *et al.* (1984: Abb. 4) vorgestellten Kladogramm, in dem die Ctenodactylidae als Schwestergruppe der Yuomyidae und Chapattimyidae erscheinen, muß für die Ctenodactyloidea mindestens ein zweimaliges Entstehen multiserieller HSB angenommen werden; denn das multiseriale Schmelzmuster ist bei den Ctenodactylidae vorhanden, tritt innerhalb der Schwestergruppe Chapattimyidae (nach derzeitigem Wissensstand) jedoch nur bei den Baluchimyinae auf.

Betrachtet man wie Hartenberger (1982) die innerhalb der Chapattimyidae vereinten Formen als primitive Vertreter der Ctenodactylidae, wäre theoretisch auch ein einmaliges Entstehen des multiseriellen Schmelzmusters bei den Ctenodactyloidea möglich.

Die oligozänen und jüngeren Ctenodactylidae geben wichtige Hinweise für die Lesrichtung der Entwicklung der IPM in multiseriellen HSB. Eine große und eine kleine Form der Gattung *Leptotataromys* aus dem oberen Oligozän der Mongolei haben primitive multiseriale HSB mit spitzwinkliger, anastomosierender IPM (Abb. 28, 29; Taf. 8, Fig. 1 und 2). Übergangsformen von pauciseriellen zu multiseriellen HSB konnten bisher nicht gefunden werden; interessant wären hier obereozäne bzw. früholigozäne Ctenodactyloidea (z.B. *Tsinlingomys*, *Advenimus*).

Mindestens seit dem Mittel-Miozän haben die Ctenodactylidae unabhängig von den Hystricognathi abgeleitete multiseriale HSB mit plattiger IPM entwickelt (*Sayimys sivalensis*, Abb. 30). Dieser HSB-Typ kennzeichnet auch alle bisher untersuchten jüngeren Arten wie *Sardomys dawsonae* (Abb. 31) aus dem Ober-Miozän, die pleistozäne sizilianische Riesenform *Pellegrinia panormensis* (Abb. 32; Taf. 8, Fig. 3 und 4), sowie die rezenten Gattungen *Ctenodactylus*, *Felovia* und *Massoutiera* (Abb. 33-35; Taf. 2, Fig. 2; Taf. 8, Fig. 5-7). Somit treten bei den Ctenodactyloidea mindestens seit dem Ober-Oligozän (vermutlich aber schon mit Beginn des Oligozäns) primitive multiseriale HSB mit spitzwinkliger, anastomosierender IPM und spätestens seit dem Mittel-Miozän abgeleitete multiseriale HSB mit plattiger IPM auf. Anhand dieser Entwicklungsreihe läßt sich die Lesrichtung der Entwicklung der multiseriellen HSB klar festlegen.

### Pedetidae

(Abb. 36; Taf. 8, Fig. 8)

Von den Ctenodactylidae leiten Flynn *et al.* (1986: 13, 47) die bisher isoliert im System stehenden Pedetidae ab, und führen dafür auch die multiseriellen HSB von *Pedetes* an. *Pedetes* hat plattige IPM, wie sie bei den Ctenodactylidae seit dem mittleren Miozän vorkommen. Damit erscheint mir die Annahme einer unabhängigen Entstehung der multiseriellen HSB bei *Pedetes*, wie sie Wood (1985: 480) vertritt, nicht als zwingend. Allerdings ist der Fossilbericht der Pedetidae bisher zu lückenhaft, um den Entwicklungsweg ihrer multiseriellen HSB nachzeichnen zu können.

### Tsaganomyidae

(Abb. 37-39; Taf. 9, Fig. 1, 2, 4)

Lavocat (1973) leitet die Bathyergidae mit *Bathyergoides* von frühen Thryono-

myidae ab und sieht in den Tsaganomyidae einen frühen Seitenast der Bathyergidae, der Asien im frühen Oligozän von Afrika her erreichte. Wood (1985) dagegen leitet die Tsaganomyidae von den Cylirodontidae ab und betrachtet die Bathyergidae als Abkömmlinge der Tsaganomyidae.

*Tsaganomys* und *Cyclomytus* haben typische multiseriale HSB mit spitzwinkliger IPM, die nach meinen Beobachtungen keine Übergangsstadien von pauciserialen zu multiserialen HSB darstellen (Taf. 9, Fig. 1, 2, 4), wie von Wood (1985: 502, 505) gedeutet, denn es lassen sich keine greifbaren Unterschiede zur spitzwinkliger-anastomosierenden IPM anderer Nager feststellen. Andererseits sind die HSB von *Mysops* (Cylirodontidae) trotz einer gewissen Inklinatlon nach der in Kap. "Zahnschmelz" [S. 22 ff] getroffenen Definition zweifelsfrei als pauciserial anzusehen (Taf. 6, Fig. 4 und 5) und unterscheiden sich durch den unregelmäßig-rundlichen Prismenquerschnitt, die deutlich hervortretende Prismenscheide und die dicke, begleitend-umhüllende IPM klar von den multiserialen HSB bei *Cyclomytus*, die von Wahlert (*in litt.* zitiert in Patterson & Wood 1982: 516) als pauciserial interpretiert werden: "*Cyclomytus* has pauciserial enamel that looks a lot like (that of) *Mysops* but is thicker".

*Tsaganomys* zeigt in der PE ein auffallendes Merkmal. Dort biegen die Prismen in die Horizontale (Inklinatlon  $0^\circ$ ), anstatt, wie sonst bei den Nagern üblich, steil inkliniert zu sein (Taf. 9, Fig. 1); bei *Cyclomytus* ist dieses Merkmal nicht so deutlich ausgeprägt, aber immerhin läßt sich auch hier eine leichte Abnahme der Inklinatlon erkennen (Taf. 9, Fig. 4). Dieses auffällige Merkmal ist auch bei den meisten untersuchten Bathyergidae deutlich ausgeprägt; da es sonst bei keinem anderen Nager (außer der paläozänen *Acritoparamys*) angetroffen wurde, kann es als weiterer Hinweis auf eine engere verwandtschaftliche Beziehung der Tsaganomyidae und Bathyergidae gewertet werden. Eine endgültige Entscheidung, ob die Tsaganomyidae ihre multiserialen HSB aus den pauciserialen der Cylirodontidae entwickelt, oder von frühen Bathyergidae (die sie ihrerseits von frühen Thryonomyoidea erbten) übernommen haben, könnte nur an bisher ausstehenden Fossilfunden oligozäner Bathyergiden getroffen werden. Die erstgenannte Version würde allerdings eine von den Thryonomyoidea unabhängige Neuentstehung multiserialer HSB erfordern. Die Inklinatlon der Prismen in der PE wurde möglicherweise in Zusammenhang mit der Benutzung der Inzisiven als Grabwerkzeuge reduziert.

## Bathyergidae

(Abb. 43-52; 56, 57; Taf. 2, Fig. 5 und 7; Taf. 9, Fig. 3-8)

Alle sieben untersuchten Arten der Bathyergidae haben abgeleitete multiseriale HSB mit plattiger IPM. Die HSB sind mit durchschnittlich (obere und untere I) 6-7 Prismen relativ dick. Die Bathyergiden zeigen in der PE eine auffallende Übereinstimmung mit den Tsaganomyiden: In der PE verringern die Prismen ihre Inklinatlon bis auf  $0^\circ$  und verlaufen senkrecht zur EDJ (Kap. "Tsaganomyidae" [S. 53 ff und 134 f]). Die antapikale Biegung der Prismen kündigt sich schon im äußeren Drittel der PI an. Dieses Merkmal ist bis auf *Bathyergus suillus* bei allen untersuchten Bathyergidae deutlich ausgeprägt; bei *B. suillus* ist es immerhin angedeutet, denn die Prismen

verringern ihre Inklination in der äußeren PE vor ihrem Aufgehen in der PLEX ganz deutlich. Bei allen Bathyergidae schwenkt die IPM bereits im äußeren Bereich der PI in die Horizontale, so daß sie hier spitzwinklig zu den Prismen verläuft. Dies gilt auch für *Heterocephalus jaegeri* (Abb. 56), obwohl bei dem untersuchten oberen Inzisiven die PE vollständig reduziert ist. Die Angehörigen der Gattung *Heterocephalus* benutzen, wie für alle Bathyergidae typisch (Thenius 1989), ihre Zähne zum Graben; daher spricht das Fehlen der PE bei *H. jaegeri* einmal mehr gegen die Ansicht, mit den Zähnen grabende Nager besäßen eine besonders dicke PE (Kap. "Dickenverhältnis PI/PE bei zahngrabenden Nagern" [S. 130]).

### Hystricidae

(Abb. 58-62; Taf. 3, Fig. 3 und 4)

Die untersuchten Hystricidae haben relativ dicke primitive multiseriale HSB, entweder mit begleitender (*Hystrix cristata* und *Atherurus africanus*; Taf. 3, Fig. 3 und 4) oder spitzwinklig-anastomosierender IPM (*Hystrix sivalensis*). Auffallend hierbei ist, daß die miozäne *Hystrix sivalensis* offensichtlich weiter evolvierte HSB als die beiden rezenten Arten hat. Allerdings ist einerseits der Winkel zwischen IPM und Prismen bei *H. sivalensis* nicht sehr groß und andererseits läßt sich bei einem Exemplar von *Hystrix* aus dem Pleistozän von Rhodos (SSLG Nr. 629) zumindest stellenweise eine geringe Winkeldifferenz beobachten. Demnach ist hier mit einer gewissen Variabilität zu rechnen, so daß sich spitzwinklige IPM mit geringem Winkel und begleitende IPM nicht immer scharf trennen lassen. Entsprechend der Zahngröße ist die Schmelzaufgabe bei *Hystrix cristata* mit ca. 360 µm ziemlich dick. Die durchweg primitiven multiseriellen HSB der Hystricidae können als Hinweis auf eine frühe Abspaltung der Gruppe von den übrigen altweltlichen Hystricognathi gewertet werden.

### Thryonomyoidea

(Abb. 63-65; 69-75; Taf. 10)

Bei den frühholozänen Phiomyidae des Fayum sind bereits beide Typen von multiseriellen HSB vorhanden; so zeigt beispielsweise *Phiomys andrewsi* spitzwinklige, anastomosierende IPM und *Metaphiomys* (Taf. 10, Fig. 5 und 6) plattige IPM. Dies bedeutet, daß die Phiomyidae des Fayum nicht unmittelbar am Übergang von pauciseriellen zu multiseriellen HSB stehen können, sondern daß bereits eine gewisse Differenzierungsphase vorausgesetzt werden muß. Tatsächlich treten die geologisch ältesten multiseriellen HSB in Nord-Afrika auf (Taf. 10, Fig. 1 und 2), und zwar in isolierten Inzisiven aus dem Ober-Eozän von Algerien (Coiffait *et al.* 1984: Taf. 1, Abb. 3). Zusammen mit den auf ihre Schmelzstruktur untersuchten Inzisiven wurden Backenzähne gefunden, nach denen Jaeger *et al.* (1985) —unter weiteren noch unbeschriebenen— die neue Gattung und Art *Protophiomys algeriensis* aufstellten und als Phiomyiden interpretierten. Flynn *et al.* (1986) sehen in *Protophiomys algeriensis* zwar einen Vertreter der Chapattimyidae, stimmen mit Jaeger *et al.* (1985) jedoch darin überein, daß *P. algeriensis* zur Stammgruppe der Thryonomyoidea gehört. Dies würde bedeuten, daß multiseriale HSB ein erstes Mal vermutlich im oberen Eozän bei den

Chapattimyidae entstanden sind, die im Mittel-Eozän noch pauciserialen HSB besaßen (Kap. "Der Inzisivenschmelz der untersuchten Sciurognathi" [S. 34 ff]). Wie auf den Abbildungen von Coiffait *et al.* (1984) und Dauphin *et al.* (1988) erkennbar, verläuft die IPM in den HSB der obereozänen algerischen ?Chapattimyiden/Phiomysiden spitzwinklig und nicht rechtwinklig-plattig. Dies konnte nach Abschluß des Manuskriptes durch eigene Untersuchungen an mehreren Inzisiven von derselben Fundstelle (Bir el Ater, Algerien) bestätigt werden. Die Thryonomyoidea haben demnach die multiseriellen HSB von ihrer Stammgruppe übernommen und durch die Entwicklung plattiger IPM ausdifferenziert.

*Phiomys*, *Metaphiomys* und *Paraphiomys* sind eng miteinander verwandt, wobei *Phiomys* die primitivste Form ist; *Gaudeamus* steht weiter abseits (Wood 1968: 79). Die Schmelzstrukturen dieser Gattungen stehen damit durchaus in Einklang: *Phiomys* als die primitivste Form hat eine spitzwinklig-anastomosierende IPM, während *Metaphiomys* (Oligozän) und *Paraphiomys* (Miozän) rechtwinklig-plattige IPM besitzen; *Gaudeamus* zeigt wie *Phiomys* den primitiveren Zustand mit spitzwinklig-anastomosierender IPM.

Die multiseriellen HSB mit begleitender IPM von *Diamantomys* werfen Probleme auf und werden momentan noch nicht verstanden. Denn der rezente *Petromus* mit rechtwinklig-plattiger IPM wird über die miozänen *Diamantomys* und *Pomomys* von der oligozänen *Metaphiomys* abgeleitet (Wood 1968: Abb. 17), die bereits rechtwinklig-plattige IPM besitzt; dies würde bedeuten, daß das miozäne Zwischenglied eine primitivere Schmelzstruktur als die oligozäne Ausgangsform besäße. Zur Klärung dieses Problems ist eine umfassende Aufnahme der Schmelzmuster oligozäner und vor allem miozäner Phiomorpha erforderlich, die zu einem späteren Zeitpunkt erfolgen soll.

Die Thryonomyoidea mit begleitender oder spitzwinkliger IPM sind alle ausgestorben, denn die Schmelzstruktur der rezenten Thryonomyoidea (*Thryonomys* und *Petromus*; Taf. 10, Fig. 8) gleicht der fossiler Formen mit plattiger IPM. Allerdings sind die HSB von *Thryonomys swinderianus*, der einzigen rezenten Art der Thryonomyidae, entsprechend der Zahngröße und der erheblichen Schmelzdicke mehr als doppelt so breit (I sup. 8-11 Prismen/HSB; I inf. 7-8 Prismen/HSB) als bei *Petromus*, dem einzigen rezenten Vertreter der Petromuridae. Dies ist ein weiteres Beispiel dafür, daß die Banddicke bei multiseriellen HSB von der Schmelzdicke und damit Größe des Inzisiven abhängen kann und sich nur bedingt zur Definition des HSB-Typs eignet.

## Theridomyidae

Stichprobenartige Schmelzuntersuchungen an Theridomyiden zeigten in unteren Inzisiven von *Archaeomys laurillardi* ca. 45° inklinierte HSB von bis zu 3 Prismenlagen Dicke mit häufigen Prismenübertritten und begleitender IPM. Möglicherweise läßt sich innerhalb der Gruppe ein Übergang von pauciserialen zu multiseriellen HSB nachweisen. Bereits Korvenkontio (1934: 210 ff) fand den Schmelz der Theridomyiden *Theridomys* und *Protechimys* dem "hystricodonten" (= multiseriellen) Typus sehr ähnlich, beobachtete an oberen Inzisiven von *Archaeomys* allerdings uniseriale HSB. Für eine Ableitung der multiseriellen HSB der Phiomorpha und Caviomorpha kommt

*Archaeomys* schon allein wegen des stratigraphischen Alters (höheres Oligozän) nicht in Frage. Zur Klärung der Schmelzentwicklung innerhalb der Theridomyidae ist eine umfassende Untersuchung der Gruppe erforderlich, die zu einem späteren Zeitpunkt erfolgen soll; deshalb wird hier auch auf eine Diskussion der systematischen Stellung der Theridomyidae verzichtet.

### Erethizontidae

(Abb. 76-78; 81)

Die Erethizontidae sind durch primitive multiseriale HSB gekennzeichnet, in denen die IPM entweder begleitend oder in sehr geringem Winkel zu den Prismen verläuft. Voll entwickelte spitzwinklig-anastomosierende oder gar plattige IPM habe ich nicht beobachtet. Damit weist auch die Schmelzstruktur auf eine frühe Abspaltung der Erethizontidae von den übrigen Caviomorpha und eine lange Eigenentwicklung der Gruppe hin, was mit den anderen anatomischen Befunden übereinstimmt (z.B. Thenius 1979).

### Chinchilloidea

(Abb. 82-89; Taf. 3, Fig. 6; Taf. 11, Fig. 1 und 2)

Bei den Chinchilloidea (Fam. Chinchillidae) kommen wie bei den Caviioidea multiseriale HSB mit spitzwinklig-anastomosierender IPM (z.B. *Scotamys*, Deseadense [Taf. 11, Fig. 1 und 2] und *Lagidium*, rezent) oder begleitender IPM (z.B. *Perimys*, oberes Miozän und *Chinchilla*, rezent) vor. Die für die Octodontoidea typische plattige IPM wurde bei keinem Vertreter der Gruppe angetroffen. So sind die zu den ältesten Vertretern der Caviomorpha zählenden *Scotamys* und *Platypittamys* (Octodontidae, plattige IPM; Taf. 11, Fig. 7 und 8) der Schmelzstruktur nach bereits klar unterschieden. Die Chinchilloidea stehen demnach den Caviioidea näher als den Octodontoidea, was die von Woods (1984) geforderte Ableitung der beiden erstgenannten Gruppen von gemeinsamen Vorfahren bestätigt.

### Caviioidea

(Abb. 90; 93-102; 104-123; 127; Taf. 1, Fig. 7; Taf. 3, Fig. 5; Taf. 11, Fig. 3 und 4; Taf. 12, Fig. 1-4)

Die Eocardiidae, Dinomyidae, Heptaxodontidae, Caviidae, Hydrochaeridae, Dasyproctidae und Agoutidae werden zur Überfamilie Caviioidea zusammengefaßt (Patterson & Wood 1982, Carleton 1984). Sie stehen in der Schmelzstruktur mit einer (seltener) begleitenden bis (meist) spitzwinklig-anastomosierenden IPM den Chinchilloidea nahe und unterscheiden sich deutlich von den Octodontoidea mit rechtwinklig-plattiger IPM. Damit widersprechen die Schmelzbefunde einer Klassifikation der Heptaxodontidae als Octodontoidea, wie sie von Woods (1982) vertreten wird.

Bei den Dinomyidae ist die Schmelzaufgabe der Inzisiven entsprechend ihrer Größe sehr dick (bei *Eumegamys* bis ca. 500 µm), jedoch ohne besondere Erhöhung der Zahl der Prismenlagen in den multiserialen HSB. Die IPM verläuft bei den untersuchten

Formen spitzwinklig zu den Prismen, wobei der Winkel z.T. sehr klein werden kann.

Die untersuchten Hydrochaeridae (*Cardiatherium*, *Nechoerus*, *Hydrochaeris*; Taf. 12, Fig. 1 und 2) haben multiseriale HSB mit begleitender IPM. Trotz großer Schmelzdicke (z.B. *Cardiatherium* mit über 400 µm) sind auch bei ihnen die HSB nicht besonders verdickt (5-6 Prismen/HSB).

Die Dasyproctidae sind mit *Cephalomys* und *Incamys* bereits im Deseadense von Patagonien bzw. Bolivien vertreten. *Cephalomys* hat primitive multiseriale HSB mit begleitender IPM; bei *Incamys* ist die IPM spitzwinklig (Taf. 12, Fig. 3 und 4). Die jüngeren Vertreter der Familie zeigen begleitende bis spitzwinklige (z.B. *Neoreomys*, *Dasyprocta*) oder spitzwinklige IPM (z.B. *Myoprocta*).

*Agouti* als einziger Vertreter der Agoutidae hat relativ dünne multiseriale HSB (3-4 Prismen pro Band) und begleitende IPM.

### Octodontoidea

(Abb. 128-136; 140-159; 163-172; Taf. 1, Fig. 1, 4-6; Taf. 2, Fig. 1, 3 und 4; Taf. 3, Fig. 7 und 8; Taf. 10, Fig. 4; Taf. 11, Fig. 5-8; Taf. 12, Fig. 5-8)

Die Octodontoidea unterscheiden sich von allen anderen Caviomorpha durch die plattige IPM, deren Faserrichtung rechtwinklig zu den Prismen verläuft. Auffallend sind die geringe Zahl der Prismen pro HSB und die dünne (um 10% der Schmelzbanddicke) PE vieler Familien, wobei es sich offensichtlich um einen abgeleiteten Zustand handelt. Zu dem gleichen Resultat, daß die Caviomorpha in zwei große Gruppen, die Octodontoidea und die restlichen Caviomorpha zerfallen, kommen Sarich & Cronin (1981) und Woods (1982) nach Blutserum-Untersuchungen.

*Ctenomys* hat auffallend dünne multiseriale HSB (nur 2-3 Prismen/Band, Taf. 12, Fig. 5), während die PE mit 20 % relativ mächtig ist.

Die für alle Octodontoidea typische plattige IPM ist bei *Platypittamys brachyodon* bereits weitgehend entwickelt, anastomosiert allerdings etwas stärker als bei den späteren Formen (Taf. 10, Fig. 4; Taf. 11, Fig. 7 und 8).

*Abrocoma bennetti* hat mit nur 2-3 Prismen pro Band auffallend dünne HSB (Taf. 2, Fig. 1).

*Sallamys* (Echimyidae) aus dem Deseadense von Bolivien besitzt noch eine spitzwinklig-anastomosierende IPM, die mit einer relativ großen Winkeldifferenz und weitmaschigem Anastomosieren jedoch eine deutliche Tendenz zu plattiger IPM zeigt; außerdem ist sie sehr dünn, was sie ebenfalls in die Nähe plattiger IPM rückt (Taf. 11, Fig. 5 und 6). Alle jüngeren untersuchten Echimyidae zeigen das typische Octodontoiden-Schmelzmuster mit plattiger IPM; zwischen den untersuchten miozänen und den pleistozänen bzw. rezenten Formen lassen sich keine Unterschiede im Schmelzbau feststellen. Die PE ist bei vielen Arten bis auf knapp 10% ausgedünnt.

Die Capromyidae kommen nur auf den Antillen vor und sind fossil erst seit dem Pleistozän bekannt; es wird jedoch angenommen, daß es sich um eine alte Gruppe handelt, welche die Antillen schon seit dem Tertiär bewohnt (Woods 1984). Im Schmelzmuster lassen sich gegenüber den Octodontoiden des Festlandes keine

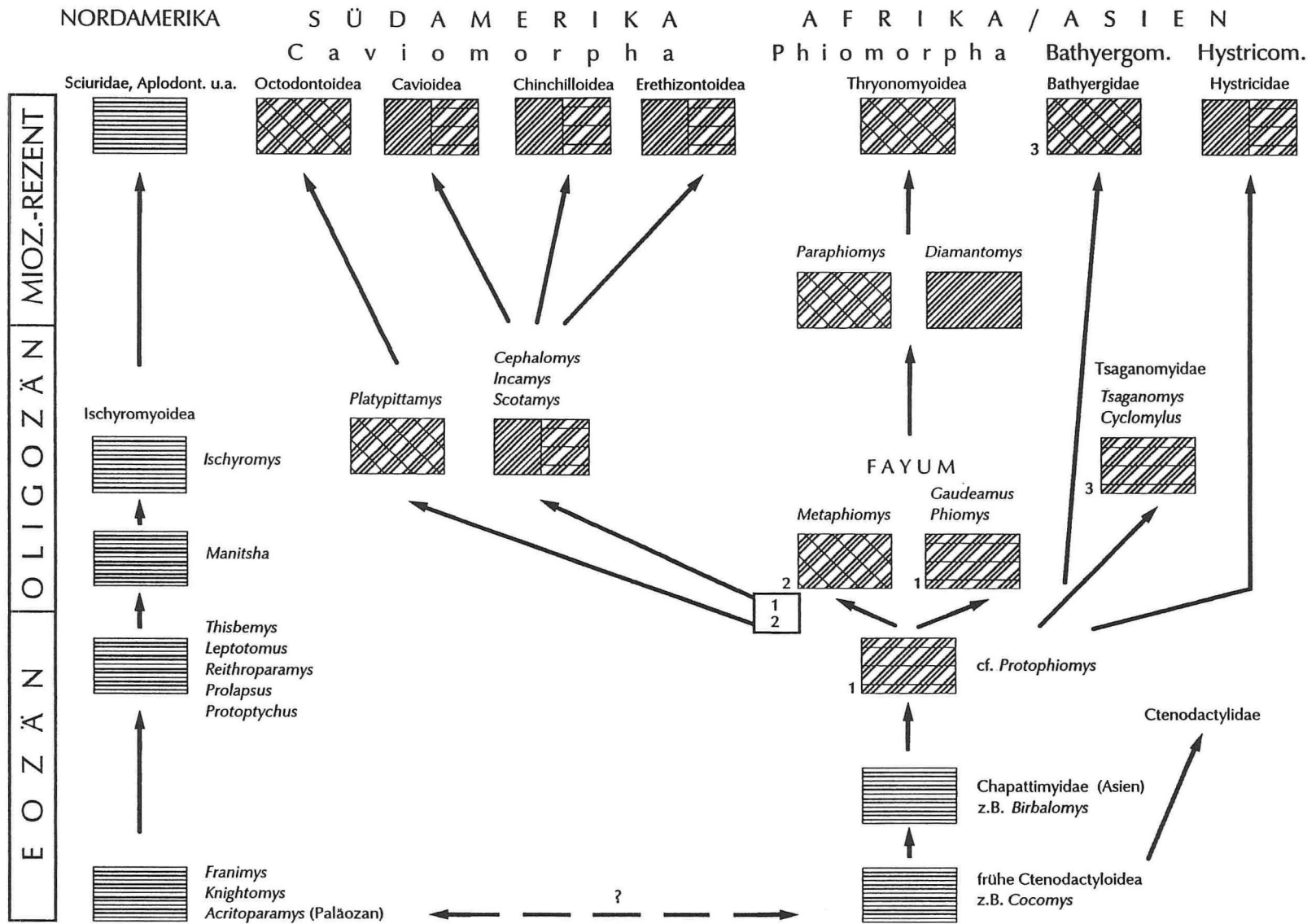


Abb. 178.— Entwicklung der multiseriellen HSB bei den Hystricognathi. *Protophiomys* aus dem Ober-Eozän von Algerien, bei der es sich nach Flynn *et al.* (1986) um einen Chapattimyiden handelt, ist das älteste bekannte Nagetier mit multiseriellen HSB. Der Übergang von pauciseriellen zu multiseriellen HSB muß vor dem Ober-Eozän stattgefunden haben. Von den multiseriellen HSB mit spitzwinkliger IPM bei cf. *Protophiomys* lassen sich die multiseriellen HSB der Phiomorpha aus dem Fayum (Unter-Oligozän) ableiten. *Protophiomys* und die nordafrikanischen Phiomorphen des Ober-Eozän bis Unter-Oligozän werden als die Ursprungsgruppe der übrigen Hystricognathi angesehen. Die frühesten Caviomorpha des Deseadense, durch multiserielle HSB mit begleitender bis spitzwinklig-anastomosierender und rechtwinklig-plattiger IPM gekennzeichnet, lassen sich zwanglos von Vertretern dieser Wurzelgruppe ableiten, da nur bei ihr multiserielle HSB (spitzwinklig-anastomosierende und rechtwinklig-plattige IPM) vor dem Deseadense vorhanden sind. Bei den nordamerikanischen Nagern hingegen verläuft die Entwicklungsrichtung von pauciseriellen HSB zu uniseriellen HSB mit begleitender IPM (Myomorpha mit rechtwinkliger IPM ausgeklammert). Eine Tendenz zur Entwicklung multiserieller HSB läßt sich hier nicht erkennen; noch im unteren Oligozän treten pauciserielle HSB (*Manitsha*) auf. *Ischyromys* aus dem Mittel-Oligozän zeigt uniserielle HSB mit begleitender IPM, die auch für die Sciuridae und Aplodontidae kennzeichnend sind.

141



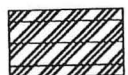
pauciserielle HSB



uniserielle HSB mit begleitender IPM



multiserielle HSB mit begleitender IPM



multiserielle HSB mit spitzwinklig-anastomosierender IPM



multiserielle HSB mit spitzwinklig-anastomosierender bzw. begleitender IPM



multiserielle HSB mit rechtwinklig-plattiger IPM

Das Auftreten multiserieller HSB mit begleitender IPM bei der miozänen *Diamantomys* ist momentan noch problematisch, da bei den oligozänen Thryonomyoidea bisher nur (stärker abgeleitete) multiserielle HSB mit spitzwinklig-anastomosierender und rechtwinklig-plattiger IPM angetroffen wurden. Möglicherweise sind die multiseriellen HSB mit begleitender IPM nur eine Variante der multiseriellen HSB mit spitzwinklig-anastomosierender IPM, da die Unterschiede zwischen beiden Schmelz-Subtypen mitunter fließend sind (Kap. "Neudefinition multiserieller HSB" [S. 26 ff] und "Unterschiede zwischen oberen und unteren Inzisiven" [S. 129]). Im Gegensatz dazu lassen sich die multiseriellen HSB mit rechtwinklig-plattiger IPM durchweg eindeutig abgrenzen.

Die Darstellung ist nicht als Kladogramm zu verstehen, sondern soll die zeitliche und räumliche Entwicklung der verschiedenen HSB- (Sub-)typen verdeutlichen. Die angegebenen Gattungsnamen stehen als Beispiele für Vertreter der einzelnen Schmelztypen und sollen keine direkten Deszendenzverhältnisse anzeigen.

- 1: multiserielle HSB mit spitzwinkliger bzw. begleitender IPM.
- 2: multiserielle HSB mit rechtwinklig-plattiger IPM.
- 3: Prismenverlauf in der PE horizontal (Inklination 0°).

Unterschiede feststellen; die PE ist bei den untersuchten Formen sehr dünn (knapp 10%).

*Spaniomys* (Myocastoridae; Miozän; Taf. 12, Fig. 8) zeigt bereits wie die rezente *Nutria* (*Myocastor*; Taf. 3, Fig. 7 und 8) das typische Octodontoiden-Schmelzmuster.

#### KONVERGENZEN

Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß multiseriale HSB mehr als einmal aus pauciserialen HSB hervorgegangen sind, denn Konvergenzen sind bei der Evolution des Zahnschmelzes keine Seltenheit (Koenigswald & Pascual 1990). Möglicherweise sind multiseriale HSB innerhalb der Ctenodactyloidea bei den Ctenodactylidae und Baluchimyinae (Chapattimyidae) parallel entstanden (wenn die Ctenodactylidae nicht von —bisher unbekanntem— multiserialen eozänen Baluchimyinae abzuleiten sind) und auch bei den Pedetidae und Tsaganomyidae läßt sich eine von den übrigen Formen mit multiserialen HSB unabhängige Entwicklung nicht ausschließen. Diese Fragen sind nur durch neue Fossilfunde zu klären. Auf dem Niveau der Subtypen multiserialer HSB kam es mehrfach zu Parallelentwicklungen; so ist z.B. plattige IPM von den Ctenodactylidae und den Thryonomyoidea entwickelt worden.

Damit sind die für eine Ableitung der Caviomorpha von afrikanischen Phiomorpha-Vorfahren sprechenden Argumente jedoch keineswegs entkräftet. Eine intensive Überprüfung der Schmelzstrukturen aller verfügbaren in Frage kommenden Vorfahren der südamerikanischen Caviomorpha ergab vielmehr, daß eine konvergente Entwicklung multiserialer HSB bei den Caviomorpha und Phiomorpha äußerst unwahrscheinlich ist, zumal bei den Phiomorpha zwei Subtypen multiserialer HSB unterscheidbar sind, die auch bei den frühesten Caviomorpha vorkommen. Dies wird durch die Vielzahl von Synapomorphien beider Gruppen aus dem Bereich der Hart- und Weichteil-anatomie sowie die Parasitologie eindrucksvoll bestätigt (Kap. "Die in der Diskussion stehenden Abstammungshypothesen" [S. 147 ff]).

#### DIE ENTWICKLUNGSGESCHICHTLICHE STELLUNG DER PAUCISERIALEN ZU DEN MULTISERIALEN HSB

(Abb. 178, 179)

Wie in Kap. "HSB-Entwicklung in den Inzisiven der untersuchten Nager" [S. 130 ff] beschrieben, haben die stratigraphisch ältesten Nagetiere, Paramyiden aus dem obersten Paläozän (Tiffanian) und Eozän von Nordamerika (Wilson 1980, Korth 1984) sowie Ctenodactyloiden aus dem Eozän von Asien (Sahni & Srivastava 1976, Hussain *et al.* 1978, Bruijn *et al.* 1982, Dawson *et al.* 1984) pauciserialer Hunter-Schreger-Bänder in den Inzisiven. Multiseriale und uniseriale HSB treten im Fossilbericht erst im obersten Eozän bzw. im Oligozän auf (Abb. 178). Die uniserialen HSB können ohne Schwierigkeiten von den pauciserialen abgeleitet werden (Abb. 179). Korvenkontio (1934: 224 ff) führt die Pseudosciuriden als Beispiel für eine Gruppe an, in der ein Übergang von pauciserialen zu uniserialen HSB beobachtbar ist. Als weiteres Beispiel können die Ischyromyioidea Nordamerikas genannt werden: ihre eozänen Vertreter

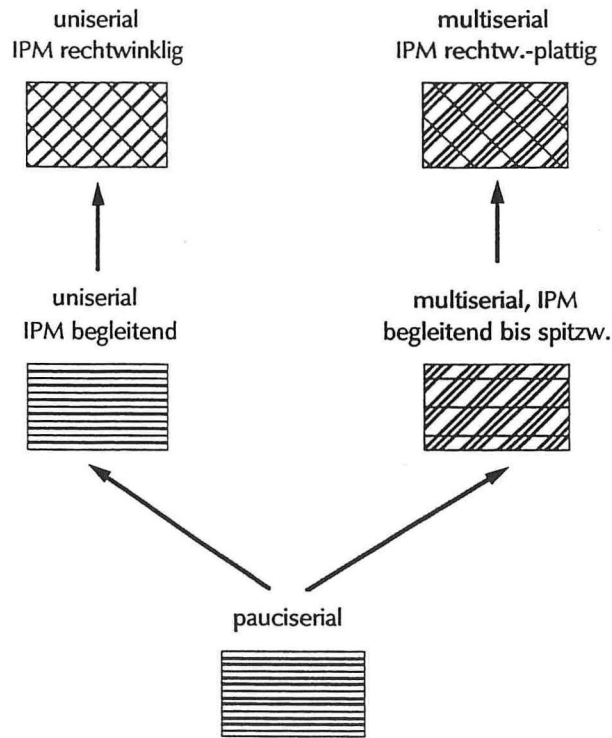
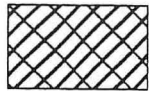


Abb. 179.— Entwicklungsschema der HSB in Nagerinzisiven. Primitiv sind pauciseriale HSB, die Ursprung für zwei Entwicklungsrichtungen geben: multiseriale und uniseriale HSB. Bei beiden Entwicklungslinien tritt zunächst begleitende (multiseriale und uniseriale HSB) bzw. spitzwinklig-anastomosierende IPM (multiseriale HSB) auf. Eine rechtwinklig zu den Prismen verlaufende IPM ist bei beiden HSB-Typen nach ihrem stratigraphisch späteren Erscheinen und biomechanischen Überlegungen als abgeleitet anzusehen.



uniserial HSB mit  
rechtwinkliger IPM

Übrige Symbole siehe Abb. 178 [S. 141].

haben pauciseriale HSB, während der mitteloligozäne *Prosciurus relictus* bereits uniseriale HSB besitzt (Wahlert 1968).

### Bisherige Untersuchungen

Die entwicklungsgeschichtliche Stellung der multiserialen zu den pauciserialen HSB wird dagegen kontrovers diskutiert. Korvenkontio (1934: 231) leitet den "hystricodonten Schmelz" (= multiseriale HSB) vom pauciserialen Schmelz der Theriodomyiden ab, der dem multiserialen Schmelz sehr ähnlich sei, jedoch in Stärke, Gestalt und Orientierung der Lamellen (= HSB) mehr schwanke. Nach Korvenkontio (1934) ist der multiseriale "Typus" "auf einer niedrigeren Differenzierungsstufe als der uniseriale stehengeblieben" und "gleichet mehr dem allgemeinen komplizierten Schmelzbau mit alternierenden Zonien, wie er bei anderen Säugetieren auftritt". Wahlert (1968) kommt

bei seiner Vergleichsstudie ebenfalls zu dem Ergebnis, die multiseriellen HSB seien von pauciseriellen abzuleiten, da alle damals untersuchten präoligozänen Nagetiere pauciserielle HSB besitzen und multiserielle HSB nach damaligem Kenntnisstand erst im Oligozän auftraten. Koenigswald (1980: 25 f, 1985: 415) widerspricht dieser Auffassung. Er betrachtet die multiseriellen HSB als primitiv und leitet die pauciseriellen HSB von ihnen ab. Dafür sprächen biomechanische Argumente und die bereits von Korvenkontio (1934) gemachte Beobachtung, daß die multiseriellen HSB der Nagerinzisiven denen der übrigen Säugetiere sehr ähnlich seien. Da multiserielle HSB bei Säugetieren weit verbreitet seien, sollten sie bei Säugern im allgemeinen und Nagern im speziellen als ursprünglich angesehen werden. Die biomechanische Argumentation stützt sich ausschließlich auf die Dicke der HSB, d.h. die Zahl der sie aufbauenden Prismenlagen. Der Schutz gegen das Vordringen von Haarrissen im Schmelz sollte umso größer sein, je öfter sich die Richtung der Prismen ändert, d.h. je öfter sie sich überkreuzen. Da dies eine Ausdünnung der HSB bedingt, müßte die Lesrichtung der HSB-Entwicklung bei alleiniger Berücksichtigung der Banddicke multiseriell-pauciseriell-uniseriell lauten. Das Fehlen entsprechend alter Fossilfunde mit multiseriellen HSB wird durch Fundlücken erklärt. Wahlert (1983, 1984) revidiert daraufhin seine Meinung und schließt sich der Auffassung Koenigswalds an, multiserielle HSB seien ursprünglich und damit die Hystricomorphen der älteste Zweig der Nagetiere. Sahni (1984, 1985, 1989) vertritt dagegen die frühere Auffassung Wahlerts, daß multiserielle HSB von pauciseriellen abzuleiten seien. Er argumentiert, daß auch die in den letzten Jahren aus dem Eozän Asiens, wo tatsächlich große Fundlücken bestanden, bekannt gewordenen Ctenodactyloidea (Sahni & Srivastava 1976, Hussain *et al.* 1978, Bruijn *et al.* 1982) sämtlich pauciserielle HSB besäßen und daß innerhalb der Ctenodactyloidea ein Wechsel von pauciseriellen zu multiseriellen HSB beobachtet werden könne.

Aufgrund von Schmelzuntersuchungen an Murmeltieren (*Marmota* und Verwandte) modifiziert Koenigswald (1990) seine aus biomechanischen Überlegungen hervorgegangene Hypothese zur alleinigen Ausdünnung der HSB (Koenigswald 1980, 1985). Er hebt nun einerseits die Bedeutung der Ausrichtung der IPM zur Festigung des Schmelzes hervor; andererseits zeige eine Konfluenz der uniseriellen HSB im äußeren Bereich der PI bei der pleistozänen und holozänen *Marmota*, daß die Ausdünnung der HSB nicht irreversibel ist.

Allerdings sind diese sekundär verdickten HSB nicht multiseriell im Sinne der neuen Definition, da sie in ihrem Verlauf in Richtung PE stark in der Dicke schwanken und auch keine Übergangszonen besitzen. Nachdem gezeigt werden konnte, daß pauciserielle und multiserielle HSB unterschiedliche Entwicklungsstufen darstellen und die neue Definition pauciserieller und multiserieller HSB auf einer Wertung der Merkmale als ursprüngliche und abgeleitete basiert, können aus uniseriellen HSB mit umhüllend-begleitender IPM durch Konfluenz keine pauciseriellen und schließlich multiseriellen HSB hervorgehen. Denn multiserielle HSB sind in ihrem Merkmalsbestand gegenüber pauciseriellen abgeleitet und können daher nicht durch Addition (= Konfluenz) aus ihnen entstehen. Es wird daher vorgeschlagen, derartige durch Konfluenz entstandene HSB zur Vermeidung von Mißverständnissen als "sekundär verdickte HSB" zu bezeichnen.

## Stratigraphische Aspekte

Stratigraphische Argumente, die für die Ursprünglichkeit der pauciserialen HSB sprechen, haben besonders durch die vermehrten Funde paläogener Ctenodactyloidea in Asien eine starke Stützung erfahren, weil nach der in Kap. "Zahnschmelz" [S. 22 ff] gegebenen Definition deren frühe Vertreter pauciserialer HSB besitzen. Ferner konnten bei den Ischyromyoidea aus dem Paläozän und Eozän Nordamerikas ausschließlich pauciserialer HSB beobachtet werden. Multiserialer HSB treten im Fossilbericht erst im unteren Oligozän des Fayum auf; einzige Ausnahme sind die von Jaeger *et al.* (1984) als *Phiomyidae* gen. et sp. indet. aus dem oberen Eozän von Algerien abgebildeten Inzisiven. Nach Abschluß des Manuskriptes konnten die multiserialen HSB der obereozänen *Phiomyiden* von Bir el Ater (Nementcha, Algerien) durch eigene Untersuchungen an je 4 oberen und unteren Inzisiven verschiedener Größenklassen bestätigt werden.

Bei den Ctenodactyloidea läßt sich die Entwicklungsrichtung der HSB direkt ablesen: Die frühen Vertreter (z.B. *Chapattimyidae*; Taf. 7, Fig. 4-6; *Birbalomys*) aus dem Eozän von Pakistan und Indien besitzen pauciserialer HSB; im Ober-Oligozän haben die Ctenodactyloidea bereits multiserialer HSB mit spitzwinklig-anastomosierender IPM entwickelt (z.B. *Leptotataromys* sp. indet. aus der Mongolei; Taf. 8, Fig. 1 und 2), die sich auch noch bei den *Baluchimyinae* aus dem frühen Miozän von Pakistan finden. Seit dem Mittel-Miozän tritt rechtwinklig orientierte, plattenartige IPM auf (z.B. *Sayimys sivalensis*, Mittel-Miozän [Martin 1990b]; *Sardomys dawsonae*, Ober-Miozän; *Pellegrinia panormensis*, Pleistozän; Taf. 8, Fig. 3 und 4), die sich auch bei den untersuchten rezenten Gattungen findet (*Ctenodactylus*, *Massoutiera*, *Felovia*; Taf. 2, Fig. 2; Taf. 8, Fig. 5-7).

## Biomechanische Aspekte

Wie bereits erwähnt, bezog sich die ursprüngliche biomechanische Argumentation Koenigswalds (1985) ausschließlich auf die Dicke der HSB, d.h. die Zahl der Prismenlagen pro HSB. In diesem Falle ginge eine Verstärkung der Resistenz gegen Rißausbreitung tatsächlich direkt mit einer Ausdünnung der HSB einher. Die IPM ist jedoch auch maßgeblich am Schmelzaufbau beteiligt (Koenigswald 1990). Je nach Orientierung ihrer Kristallite ist sie bei der Verstärkung des Schmelzes in der dritten Raumrichtung unterschiedlich wirksam. Bei pauciserialen HSB ist die IPM immer begleitend-umhüllend, d.h. ihre Kristallite verlaufen parallel zu den Prismen (z.B. Taf. 3, Fig. 1 und 2). In diesem Fall ist keine zusätzliche Verstärkungsfunktion in der dritten Raumrichtung zu erwarten. Bei multiserialen HSB schwenkt die IPM jedoch meistens in einen spitzen oder sogar rechten Winkel zu den Prismen; damit wird die dritte Raumrichtung im Schmelz von der IPM verstärkt (z.B. Taf. 3, Fig. 5-8), was die Widerstandsfähigkeit gegen Rißausbreitung und die mechanische Belastbarkeit deutlich erhöhen dürfte. Dadurch sollte eine mögliche Schwächung der Rißbeständigkeit infolge der meist geringfügigen HSB-Verdickung mehr als ausgeglichen werden. Zusätzliche Stabilisierung wird durch das Überwechseln der Prismen von einem Band in das nächsthöhere erreicht (Übergangszonen). In vielen Fällen (z.B. bei den *Echimyidae*, *Octodon-*

tidae, Abrocomidae, Ctenomyidae, Capromyidae und Ctenodactylidae) ist die Dicke der multiseriellen HSB gegenüber den pauciserialen ohnehin kaum erhöht, was ja nach der herkömmlichen Definition der HSB immer wieder zu Abgrenzungsschwierigkeiten gegenüber pauciserialen HSB führte. Somit kann die größere Dicke der multiseriellen HSB kein Argument für einen Primitivzustand sein.

### Außengruppenvergleich mit den Mixodontia

Auch der Außengruppenvergleich spricht für den Primitivzustand pauciserialer HSB. Die ältesten bekannten HSB, die bei Arctocyoniden aus dem Paläozän auftreten (Koenigswald, Rensberger & Pfretzschner 1987) zeigen, obwohl sie deutlich dicker sind, alle wichtigen, für pauciserielle HSB typischen Merkmale: Die IPM umhüllt die Prismen allseitig, wobei eine deutliche Prismenscheide ausgebildet ist; die Faserichtung der IPM verläuft parallel zu den Prismen; der Prismenquerschnitt ist rundlich. Eine verblüffende Übereinstimmung mit den pauciserialen HSB primitiver Nager zeigt der Schmelz der Eurymylidae (Mixodontia) *Heomys* (mittleres bis oberes Paläozän) und *Eurymylus* (oberstes Paläozän bis unterstes Eozän). *Heomys* wird von Li (1977) und Li & Ting (1985) mit den frühen Nagern in Verbindung gebracht, womit zahlreiche andere Autoren übereinstimmen (Gingerich & Gunnell 1979, Chaline & Mein 1979, Hartenberger 1980, Dawson *et al.* 1984); dagegen sprechen Patterson & Wood (1982) den Eurymyliden eine engere Verwandtschaft mit den Rodentia ab und stellen sie in die Nähe der Lagomorpha. Dem mitteleozänen *Rhombomylus* fehlt zwar wie den Lagomorpha die PE (Taf. 5, Fig. 4 und 5); doch ist dieser Zustand nicht zwangsläufig als ursprünglich anzusehen, da *Heomys* und *Eurymylus* zweischichtige Schmelzmuster mit wohlausgebildeter PE besitzen (Li & Ting 1985). Nach Flynn, Russell & Dashzeveg (1987) besitzen die frühen Mixodontia einschichtige Schmelzmuster; sie bezeichnen diesen Zustand als primitiv und sehen in der aus Radialschmelz bestehenden PE der Rodentia eine Neuerwerbung. Der Radialschmelz stellt für Säugetiere jedoch den Primitivzustand dar (Koenigswald 1980, 1985), weshalb es sich bei den Mixodontia mit einschichtigen Schmelzmuster sicher um eine Reduktion handelt.

Auch bei Nagetieren kann die IPM reduziert werden; bei *Pellegrinia panormensis* (Taf. 8, Fig. 3) z.B. ist sie auf wenige  $\mu\text{m}$  ausgedünnt und bei *Heterocephalus jaegeri* (Taf. 9, Fig. 3) fehlt sie völlig. Der von Li & Ting (1985: Taf. 1, Fig. 3) abgebildete Schmelz-Längsschnitt eines Inzisiven von *Heomys* zeigt senkrecht auf der EDJ stehende HSB (Inklination  $0^\circ$ ); die IPM hebt sich auf der Abbildung nicht von den Prismen ab, was dafür spricht, daß sie parallel zu ihnen verläuft. Der einzige unbedeutende Unterschied zu pauciserialer Nager-Schmelz sind die etwas dickeren HSB.

Das frühe stratigraphische Auftreten der pauciserialen HSB, der Wechsel von pauciserialen zu multiseriellen HSB innerhalb der Ctenodactyloidea, die biomechanische Funktion der IPM und die den pauciserialen HSB weitgehend gleichenden HSB der Eurymyliden können nur mit dem Primitivzustand pauciserialer HSB erklärt werden.

## DIE ABLEITUNG DER CAVIOMORPHA

Es ist eine auffällige Eigentümlichkeit der tertiären Säugetierfauna Südamerikas, daß sie aus drei Gruppen besteht, die den Kontinent zu verschiedenen Zeiten erreichten (Simpson 1940, 1950, 1980). Die älteste Gruppe taucht im Fossilbericht im Paläozän auf, ohne daß man sicher weiß, ob sie (teilweise) autochthon ist oder den Kontinent (durch "island hopping") von Mittelamerika erreichte. Es handelt sich um recht ursprüngliche Säugergruppen wie Beuteltiere, Xenarthra (Zahnarme), Condylarthra (Urhuftiere) und Notoungulata, wobei sich die letztgenannte Gruppe parallel zu den Huftieren der anderen Kontinente entwickelte.

Die jüngste Gruppe mit Paar- und Unpaarhufern, Rüsseltieren, plazentalen Raubtieren, Hasenartigen und myomorphen Nagetieren wanderte im oberen Pliozän oder unteren Pleistozän über die aufgetauchte Panama-Landbrücke aus Nord- und Mittelamerika ein und verdrängte einen Großteil der alteingesessenen Faunenelemente (Thenius 1980).

Bei der mittleren Gruppe handelt es sich um die caviomorphen Nagetiere (z.B. *Platypittamys*, *Deseadomys*, *Scotamys*, *Sallamys*) und platyrrhinen Primaten (z.B. *Branisella*), die per Drift auf Bauminseln irgendwann zwischen dem Mustersense (ungefähr Mittel-Eozän) und dem Deseadense (Oligozän-Miozän) nach Südamerika gelangten. Die Problematik der Ableitung beider Gruppen ist eng miteinander verknüpft. Für beide wurde entweder eine Herkunft aus Mittelamerika — analog der plio/pleistozänen Einwanderungswelle — oder Afrika vorgeschlagen. Rodentier und Primaten kommen — ebenfalls gleichzeitig — mit morphologisch sehr ähnlichen Formen im unteren Oligozän des Fayum in Afrika vor, sind nach Wood (1981) dort aber bereits zu spezialisiert, um als direkte Vorfahren der südamerikanischen Vertreter in Frage zu kommen. Allerdings sind die Vorfahren der Platyrrhini unter den Anthropoidea und nicht unter den Prosimiae zu suchen, was für eine afrikanische Abkunft spricht; denn die einzigen unzweifelhaften oligozänen Anthropoidea stammen aus dem Fayum (Fleagle 1988: 352 f). Im gut erforschten Tertiär Nordamerikas sind bisher weder Nachweise von Anthropoidea noch von Nagern gelungen, die mit einiger Sicherheit als Vorfahren der Caviomorpha gelten können.

### Die in der Diskussion stehenden Abstammungshypothesen

Zur Zeit werden im wesentlichen 3 Hypothesen für die Ableitung der caviomorphen Nagetiere diskutiert:

— Nach der ersten Hypothese beruhen die anatomischen Ähnlichkeiten zwischen Caviomorpha und altweltlichen Hystricognathi auf Parallelismen, wie von Wood (1950: 93-94) und Wood & Patterson (1959: 419) seit den fünfziger Jahren postuliert. In moderner Form wurde die Hypothese von Wood & Patterson im Jahr 1970 entworfen und später (Wood 1972, 1973, 1974, 1975, 1977, 1980, 1981, 1985 und Patterson & Wood 1982) weiterentwickelt. Danach sind die Hystricognathi im späten Paläozän in Nordamerika aus "franimorphen" Reithroparamyiden entstanden. Die Caviomorpha werden von nord- bzw. mittelamerikanischen "Franimorpha" abgeleitet, die Südamerika

kurz nach dem Mustersense (entspricht etwa dem Mittel-Eozän) entweder über Zentral-Amerika oder das Nicaragua-Plateau, die Großen Antillen und den Aves-Rücken bzw. die kleinen Antillen erreichten (Wood 1985). Hauptargumente gegen eine Ableitung der Caviomorpha von altweltlichen Hystricognathi sind die unterschiedliche Diversität der Nagerfaunen des Fayum und Deseadense, Unterschiede im Zahnwechsel bei primitiven Phiomoridae (P4 wird nicht gewechselt) und Caviomorpha sowie die Hystricognathie der eozänen "Framimorpha", die jedoch von verschiedenen Autoren bestritten wird (Dawson 1977, Korth 1984).

— Die klassische Gegenhypothese wurde in moderner Form von Lavocat (1969) begründet. Die Untersuchung guterhaltener Phiomorphen-Schädel aus dem Miozän von Ostafrika ergab derartig weitgehende Übereinstimmungen mit den Caviomorpha (z.B. Bau des Mittelohrs), daß eine Parallelentwicklung äußerst unwahrscheinlich erschien. Lavocat (1969) nahm in seiner grundlegenden Arbeit auch Bezug auf das damals neu

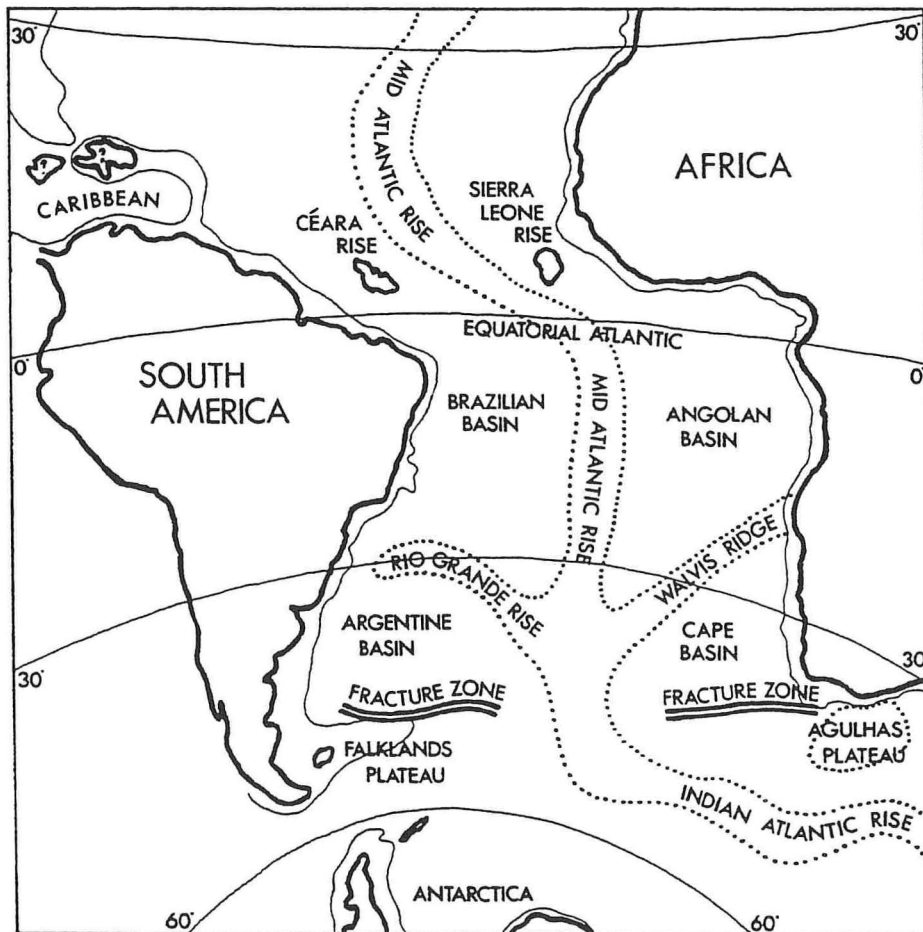


Abb. 180.— Der Südatlantik während des Oligozäns. Vermutlich lagen Teile des Mittelozeanischen Rückens sowie der Rio Grande-Erhebung und des Walfischrückens zumindest zeitweise über dem Meeresspiegel. Aus Fleagle (1988) (nach Tarling 1982, verändert).

diskutierte und erweiterte Modell der Plattentektonik, wonach der Südatlantik im Alttertiär nicht mehr als unüberwindliches Hindernis zwischen Afrika und Südamerika erschien. Zusätzliche Stützung erfuhr die Hypothese durch den Nachweis pentalophodonter Caviomorpha im Deseadense von Bolivien (Hoffstetter & Lavocat 1970). In der Diskussion mit A.E. Wood wurde die Hypothese weiter ausgebaut (Lavocat 1971, 1973: 254-258, 1974a, b, 1976: 74-84, 1981 und Hoffstetter 1971, 1972, 1975).

Die Caviomorpha werden mit den afrikanischen paläogenen Thryonomyoidea (= Phiomorpha) von einer gemeinsamen Stammgruppe abgeleitet, deren Vertreter Südamerika auf Bauminseln per Drift über den Südatlantik knapp vor dem Deseadense erreichten. Obwohl Südamerika und Afrika im Paläogen etwa dieselbe Position wie heute einnahmen, wird für Perioden niedrigen Meeresspiegels, in denen die Schelfgebiete Afrikas trockenfielen, mit wesentlich schmaleren ozeanischen Tiefwasserbereichen als heute gerechnet; zeitweise existieren auch Inselketten (Tarling 1982; Abb. 180).

Für diese Hypothese spricht die große Zahl von Synapomorphien bei Thryonomyoidea und Caviomorpha, die neben dem Skelett auch die Weichteil Anatomie betreffen (Mossman & Lockett 1968, Gorgas 1967, Bugge 1971, Woods 1972, Woods & Howland 1977, Woods & Hermanson 1985); es kommen sogar die gleichen Entoparasiten vor (Quentin 1973).

— Flynn *et al.* (1986) sehen in den Chapattimyidae die Stammgruppe der Hystricognathi. Nach ihrer Hypothese sind die Hystricognathi in Asien aus den Chapattimyidae hervorgegangen und gelangten von dort in zwei Wellen einerseits nach Afrika und andererseits über Nordasien und Nordamerika nach Südamerika. In Afrika bildeten sie den Ursprung der Thryonomyoidea und in Südamerika der Caviomorpha. Bei diesem bereits von Wood (1950) diskutierten Einwanderungsweg wird das Problem der Atlantiküberquerung umgangen und der biogeographische Aspekt der von Wood favorisierten Hypothese unterstützt; andererseits wird einer Ableitung der Caviomorpha von den "Framomorpha" widersprochen. Schwachpunkt dieser Hypothese ist das bisherige völlige Fehlen eozäner Chapattimyiden-ähnlicher Nager im gut erforschten Eozän Nordamerikas.

#### Argumente aus dem Zahnschmelz zur Ableitung der Caviomorpha

Die ältesten Caviomorpha des Deseadense zeigen bereits multiseriale HSB mit spitzwinkliger (*Scotamys*, *Sallamys*; Taf. 11, Fig. 1, 2, 5, 6) und plattiger IPM (*Platypittamys*; Taf. 10, Fig. 4; Taf. 11, Fig. 7 und 8; Martin 1990a,b). Deshalb muß von der Schmelzstruktur her eine gewisse Entwicklungsphase vorausgesetzt werden, d.h. die Caviomorpha des Deseadense können nicht unmittelbar am Übergang pauciserialer zu multiserialen HSB stehen. Wood (z.B. 1973) stützt seine Argumentation einer Ableitung der Caviomorpha von den "Framomorpha" im wesentlichen auf das Vorhandensein (seiner Meinung nach) hystricognather Nagetiere im Eozän Nord- bzw. Mittelamerikas. Die Schmelzuntersuchungen bei *Prolapsus* und *Protoptychus* haben aber gezeigt, daß diese Nager pauciserialer HSB ohne irgendwelche Anzeichen einer

Entwicklung multiserieller HSB besitzen (Taf. 6, Fig. 1-3). Sie kommen damit als unmittelbare Verwandte der Caviomorpha nicht in Frage. Nach Wood (1973: 27) zeigen die HSB der oberen Inzisiven bei *Prolapsus* eine Inklination von 15° und die der unteren von 19°. Daraus wird geschlossen (Wood in Patterson & Wood 1982: 504): "... the enamel of *Prolapsus* was in the process of making the transition from pauciserial to multiserial". Die HSB in den von mir untersuchten Inzisiven von *Prolapsus sibilatoris* zeigen eine wesentlich geringere Inklination von 5-8° (sup.) bzw. 0° (inf.), und selbst die von Wood (1973) gemessenen Werte liegen durchaus noch im Schwankungsbereich normaler pauciserialer HSB (Kap. "Neudefinition pauciserialer HSB" [S. 25 f]). Hieraus auf einen beginnenden Übergangszustand von pauciserial zu multiserial zu schließen, besteht also kein Anlaß. Es ließ sich vielmehr zeigen, daß bei keinem der bisher untersuchten potentiellen neuweltlichen Vorfahren der Caviomorpha eine Tendenz zur Entwicklung multiserieller HSB besteht.

Dagegen sind bei den früholigozänen Phiomyidae des Fayum bereits beide Typen von multiserialen HSB präsent (*Gaudeamus* [Taf. 10, Fig. 3] und *Phiomys* mit spitzwinklig-anastomosierender IPM, *Metaphiomys* [Taf. 10, Fig. 5 und 6] mit plattiger IPM). Damit besaßen sie als einzige eo-/oligozäne Nager das Potential für Gründerpopulationen der südamerikanischen Caviomorpha mit ihren multiserialen HSB. Das Argument, die Thryonomyoidea erschienen in Afrika zu spät, um als Vorfahren der Caviomorpha in Frage zu kommen, wird durch die obereozäne *Protophiomys* (Coiffait *et al.* 1984, Jaeger *et al.* 1985) und weitere, bisher unbeschriebene Formen entkräftet, die ja entweder Phiomyiden oder dieser Gruppe nahestehende Chapattimyiden (Flynn *et al.* 1986) darstellen (falls es sich tatsächlich um Chapattimyiden handeln sollte, wären die asiatischen Ctenodactyloidea als Stammgruppe der Hystricognathi anzusehen). Ein weiteres Gegenargument ist die Anhebung des Deseadense ins Oligo-Miozän (MacFadden *et al.* 1985).

Die multiserialen HSB der Phiomorpha und Caviomorpha zeigen neben dem IPM-Verlauf derart weitgehende Übereinstimmungen (steile Inklination, geringe Dicke der HSB von oft nur 2-3 Prismen usw.), daß eine konvergente Entwicklung äußerst unwahrscheinlich erscheint. Dabei ist mit mindestens zwei oder drei Gründerpopulationen mit unterschiedlich weit evolviertem Inzisivenschmelz zu rechnen, denn im Deseadense sind ja drei Subtypen multiserieller HSB präsent, nämlich *Cephalomys* mit begleitender, *Scotamys* mit spitzwinklig-anastomosierender und *Platypittamys* mit plattiger IPM, von denen bisher die beiden letztgenannten Subtypen multiserieller HSB aus dem Unter-Oligozän des Fayum nachgewiesen sind (Abb. 178). Begleitende IPM war mit Sicherheit auch vorhanden, zumal kaum eine klare Abgrenzung zu spitzwinkliger IPM mit kleinem Winkel besteht. Natürlich unterlagen die von den afrikanischen Gründerpopulationen mitgebrachten Schmelzstrukturen in Südamerika weiteren evolutiven Veränderungen, so daß innerhalb der Caviomorpha nach dem Deseadense mit Parallelentwicklungen (auf dem Schmelz-Subtypen-Niveau) gerechnet werden muß.

Obwohl häufig als Gegenargument angeführt, sprechen paläogeographische Gegebenheiten keineswegs gegen eine Einwanderung der Gründerpopulationen der Caviomorphen aus Afrika. Eine Überquerung des Südatlantiks erscheint für kleine Tiere —etwa auf driftenden Bauminseln— nicht unwahrscheinlich (Thenius 1980,

MacFadden 1985), da im Eozän-Oligozän die ozeanischen Tiefwasserbereiche zwischen den aufgetauchten ozeanischen Rücken 200-300 km Breite kaum überschritten haben dürften (Abb. 180). Hierbei darf man nicht außer acht lassen, daß auch zum Nordamerikanischen Kontinent keine Landverbindung bestand und die Paläo-Meereströmungen offensichtlich günstiger für eine Drift von Afrika als von Nordamerika nach Südamerika waren (Tarling 1982).

Das bisherige völlige Fehlen entsprechender Fossilfunde im gut erforschten Paläogen Nordamerikas ist ein weiteres Argument gegen den von Flynn *et al.* (1986) postulierten Einwanderungsweg der Vorfahren der Caviomorpha über Nordostasien und Nordamerika nach Südamerika. Andererseits erscheint eine Ableitung der Hystricognathi von asiatischen Ctenodactyloidea (Chapattimyidae), wie sie von Flynn *et al.* (1986) vertreten wird, durchaus plausibel.

Die Hypothese, wonach die Gründerpopulationen der Caviomorpha von eozänen afrikanischen Thryonomyoidea bzw. deren unmittelbaren Vorfahren abstammen, findet

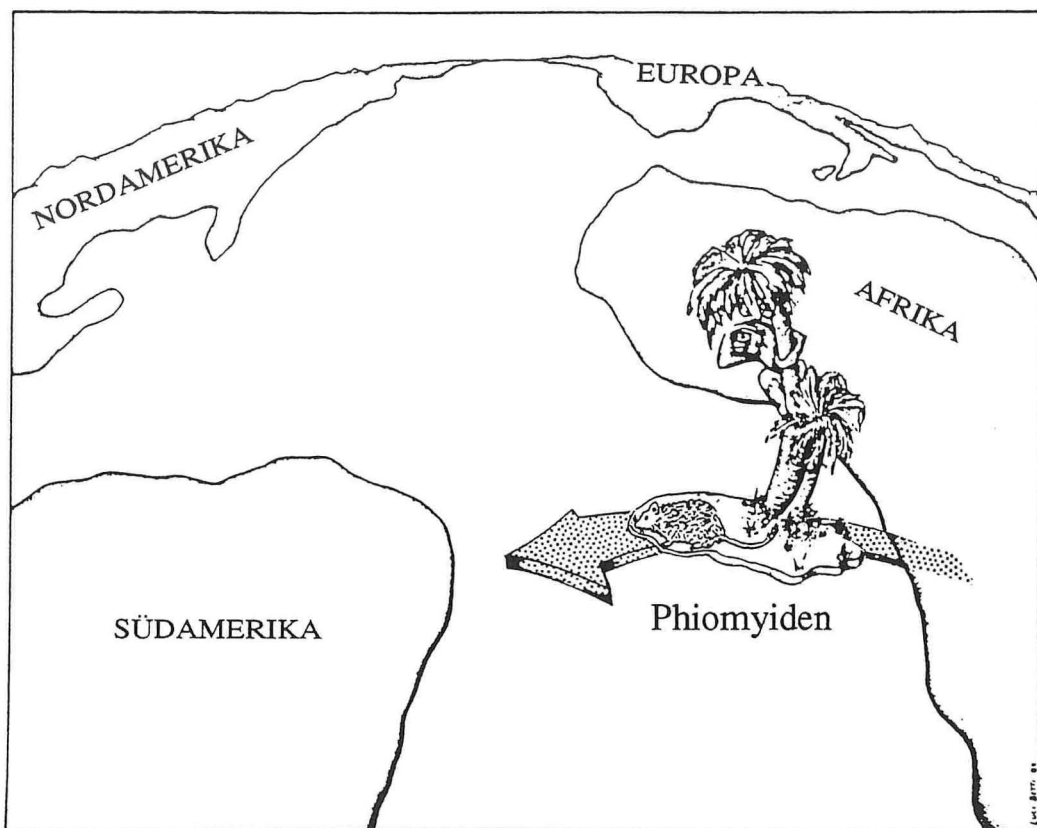


Abb. 181.— Die Übereinstimmungen im Inzisiven-Schmelz zwischen den ober-eozänen bzw. unter-oligozänen Phiomorphen Nordafrikas und den Caviomorphen des Deseadense sprechen für eine afrikanische Herkunft der Gründerpopulationen der caviomorphen Nager Südamerikas. Damit wird indirekt auch die Ableitung der platyrrhinen Primaten von afrikanischen Anthroproidea gestützt. Nach Fleagle (1988), verändert.

also in den frappierenden Übereinstimmungen der Inzisiven-Schmelzstruktur zusammen mit den zahlreichen paläontologischen, plattentektonischen, paläoozeanographischen und vergleichend-anatomischen Befunden eine starke Stütze (Abb. 181).

## ZUSAMMENFASSUNG

Mit der Untersuchung des Inzisiven-Schmelzmusters von mehr als 110 fossilen und rezenten Arten hystricognather und sciurognather Nagetiere konnte gezeigt werden, daß das pauciseriale und das multiseriale Schmelzmuster gut unterscheidbare evolutive Niveaus darstellen. Die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale sind Ausrichtung und Ausbildung der IPM, das Fehlen oder Vorhandensein von Übergangszonen, die Inklination der HSB sowie der Prismenquerschnitt. Die durchschnittliche Zahl der Prismenlagen pro HSB kann nur als zusätzliches, nicht jedoch als entscheidendes Merkmal gewertet werden, da hinsichtlich der HSB-Dicke bei pauciserialen und multiserialen HSB ein weiter Überlappungsbereich besteht.

Das pauciseriale Schmelzmuster ist durch folgende Merkmale charakterisiert: eine begleitend-umhüllende IPM in der PI, fehlende Übergangszonen, deutliche Prismenscheide, größere Dicke der IPM als im multiserialen Schmelzmuster, unregelmäßig-rundliche Prismenquerschnitte in der PI, fehlende oder schwache Inklination der HSB, schwache Inklination der Prismen in der PE, unruhig-welliger Verlauf der HSB in der Transversal-Ebene, starkes Schwanken der HSB-Dicke und meist geringe Schmelzbanddicke (60-100 µm).

In multiserialen Schmelzmuster ist die IPM in der PI fast immer zu den Prismen gewinkelt und dünner als im pauciserialen, zwischen den HSB liegen Übergangszonen, die HSB sind stärker inkliniert, die Prismen haben in der PI einen ovalen und in der PE einen lanzettförmigen Querschnitt und steigen in der PE sehr steil zur Zahnschmelzspitze hin an. Es können drei Subtypen multiserialer HSB mit begleitender, spitzwinklig-anastomosierender und rechtwinklig-plattiger IPM unterschieden werden.

Das pauciseriale Schmelzmuster ist primitiv, das multiseriale abgeleitet. Dies geht aus dem früheren stratigraphischen Auftreten des pauciserialen Schmelzmusters hervor, das nur von paläogenen Nagern bekannt ist. Alle untersuchten paläozänen bis alt-oligozänen Ischyromyoidea und frühen Ctenodactyloidea haben ein pauciseriales Schmelzmuster. Bei den Ctenodactyloidea läßt sich die Entwicklungsrichtung der HSB direkt ablesen. Die Chapattimyidae (z.B. *Birbalomys*) aus dem Eozän besitzen pauciseriale HSB. Im Ober-Oligozän zeigen die Ctenodactylidae bereits multiseriale HSB mit spitzwinklig-anastomosierender IPM (z.B. *Leptotataromys*), die auch noch die Baluchimyinae des frühen Miozän kennzeichnen. Seit dem Mittel-Miozän tritt bei den Ctenodactylidae rechtwinklig-plattige IPM auf (z.B. *Sayimys*), die auch die rezenten Gattungen charakterisiert.

Auch der Außengruppenvergleich mit den Mixodontia, der vermutlichen Schwesterguppe der Rodentia, spricht für den Primitivzustand pauciserialer HSB. Die HSB der paläozänen bis eozänen Mixodontia *Heomys*, *Eurymylus* und *Rhombomylus* gleichen strukturell den pauciserialen HSB der frühen Nager.

Schließlich sprechen biomechanische Aspekte für den abgeleiteten Zustand multiserialer HSB. Denn die für die multiserialen HSB typischen Übergangszonen bewirken eine zusätzliche Verschränkung der HSB, wie auch die Winkelung der IPM den Schmelz in der dritten Raumrichtung festigt. Damit dürfte ein verbesserter Schutz gegen das Vordringen von Rissen im Schmelz gegeben sein.

Die an Einzelzähnen gemachten Beobachtungen zur Schmelzstruktur können bedenkenlos verallgemeinert werden, da gezeigt werden konnte, daß die Schmelzmuster streng artkonstant sind. Innerartlich wurden höchstens Unterschiede auf dem Niveau von Schmelz-Subtypen festgestellt. Bei den

untersuchten Nagergruppen traten auch zwischen oberen und unteren Inzisiven eines Individuums nur geringe Unterschiede auf dem Niveau der Schmelz-Subtypen auf. Schmelzbanddicke und die Prozentanteile von PI und PE unterliegen stärkeren Schwankungen.

Ein pauciseriales Schmelzmuster wurde bei den untersuchten Paramyidae, Sciuravidae incl. *Prolapsus*, eozänen Cylindrodontidae, bei *Protoptychus* und den eozänen Ctenodactyloidea beobachtet. Ein multiseriales Schmelzmuster haben die oligozänen und jüngeren Ctenodactylidae, *Pedetes* und die Hystricognathi (Tsaganomyidae, Bathyergidae, Hystricidae, Thryonomyoidea, Erethizontidae, Chinchilloidea, Cavoidea und Octodontoidea). Innerhalb der Caviomorpha sind die Octodontoidea durch eine rechtwinklig-plattige IPM in den HSB als natürliche Gruppe gekennzeichnet.

Bei den Tsaganomyidae und Bathyergidae sind die Prismen in der PE nur schwach inkliniert bzw. verlaufen horizontal, was eine Synapomorphie innerhalb der Hystricognathi darstellt und auf eine engere Verwandtschaft beider Familien hindeutet.

Das weltweit erste multiserial Schmelzmuster wurde bei ober-eozänen Phiomorpha (cf. *Protophiomys*) aus Algerien beobachtet. Bei den unter-oligozänen Phiomorpha des Fayum treten multiserial Schmelzmuster mit spitzwinklig-begleitender (z.B. *Phiomys*) und rechtwinklig-plattiger IPM (z.B. *Metaphiomys*) in der PI auf. Diese beiden Schmelzmuster sind auch bereits bei den frühesten Caviomorpha des Deseadense präsent (z.B. spitzwinklig-anastomosierende IPM bei *Scotamys* und rechtwinklig-plattige IPM bei *Platypittamys*). Das Vorhandensein dieser abgeleiteten Schmelzmuster zeigt, daß die frühen Caviomorpha nicht direkt am Übergang vom pauciserialen zum multiserialen Schmelzmuster stehen können, sondern daß eine gewisse Entwicklungsphase vorausgesetzt werden muß. Die weitangelegte Überprüfung potentieller Vorfahren der Caviomorpha aus Nordamerika lieferte ausschließlich pauciserial Schmelzmuster; daher kann eine konvergente Entstehung des multiserialen Schmelzmusters bei Phiomorpha und Caviomorpha mit größter Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden. In der nordamerikanischen Nagerfauna wurde ein multiserial Schmelzmuster offenbar niemals entwickelt. Andererseits machen die Synapomorphien in den Schmelzmustern von südamerikanischen Caviomorpha und afrikanischen Thryonomyoidea einen altweltlichen Ursprung der Caviomorpha sehr wahrscheinlich. Dafür sprechen auch die vielen gemeinsamen Merkmale aus der Skelett- und Weichteil-Anatomie zwischen Caviomorpha und Thryonomyoidea.

## SUMMARY

Through the investigation of the incisor enamel microstructure of more than 110 fossil and Recent species of hystricognath and sciurognath rodents it could be shown that the pauciserial and the multiserial schmelzmuster are clearly distinguished evolutionary stages. The most important differentiating characters are the orientation and structure of the IPM, the presence or absence of transition zones, the HSB inclination, and the prism cross sections. The average number of prism layers in the HSB is only a weakly distinguishing character since a wide overlap between pauciserial and multiserial HSB exists.

The pauciserial schmelzmuster is characterized by the following features:

Portio interna:

1. The crystallites of the IPM run always parallel to the prisms, the IPM is remarkably thick and surrounds the prisms; a clear prism sheath is present.
2. The prisms have the same inclination as the HSB and switch only rarely to the overlying HSB; therefore transition zones are lacking.
3. The HSB are not or only slightly inclined.
4. The prism cross sections are irregularly rounded.

5. The HSB are irregularly wavy bended in the transverse plane (visible in tangential section).
6. The number of prisms per HSB can be highly variable in the same incisor.
7. The average number of prisms per HSB is approximately 3.

Portio externa:

8. The inclination of prisms is less (25-55°) than in most multiserial schmelzmuster.
9. The IPM is very thick and forms a larger part of the enamel than the prisms.
10. The prism cross sections are only slightly flattened (oval rounded).

Enamel layer:

11. The enamel layer is very thin (60-100 µm) in most cases.

On the other hand, the multiserial schmelzmuster is characterized by the following features:

Portio interna:

1. The crystallites of the IPM run in most cases at an acute angle or rectangular to the prisms. If the IPM crystallites run parallel to the prisms, the IPM is much thinner than in pauciserial HSB and the prism sheaths are not well developed.
2. In longitudinal section, transition zones between the HSB are visible, caused by switching of prisms to the overlying HSB.
3. The HSB are always apically inclined; in most cases the inclination is between 25 and 50°.
4. The prisms are laterally flattened (oval cross sections)
5. The average number of prisms is between 3 and 7.

Portio externa:

6. The prisms are very steeply inclined (up to 80° and more, exception: Baythyergoidea, see p. 53 ff, 55 ff, plate 9).
7. The IPM is much thinner than in the pauciserial schmelzmuster.
8. The prisms are very flattened laterally (lancet-shaped cross section).

Enamel layer:

9. In most cases, the enamel is much thicker than in rodents with a pauciserial schmelzmuster (mostly more than 100 µm, maximum observed thickness 840 µm).

The pauciserial schmelzmuster is primitive and the multiserial one derived which is evident from the earlier stratigraphic appearance of pauciserial HSB. All investigated Paleocene to early Oligocene Ischyromyoidea and Eocene Ctenodactyloidea have a pauciserial schmelzmuster. In the Ctenodactyloidea, the HSB evolution can be observed directly. The Eocene Chapattimyidae (e.g. *Birbalomys*) have pauciserial HSB. In the late Oligocene, the Ctenodactylidae have already evolved multiserial HSB with acute angular IPM (e.g. *Leptotataromys*) which are also typical for early Miocene Baluchimyinae. From the middle Miocene onwards, multiserial HSB with rectangular IPM are present in the Ctenodactylidae (e.g. *Sayimys*), which also characterize the extant genera.

In addition, the outgroup comparison with the Mixodontia, the probable sister group of the Rodentia, confirms the primitive status of pauciserial HSB. The HSB of the Paleocene to Eocene Mixodontia *Heomys*, *Eurymylus*, and *Rhombomylus* are structurally similar to the pauciserial HSB of early rodents.

Finally, biomechanical considerations indicate the derived status of multiserial HSB. The transition zones typical for multiserial HSB generate a better cohesion of HSB, and the angled IPM strengthens the enamel in the third direction. This improves resistance of the enamel to crack propagation and failure.

These observations, made on single specimens, can be generalized without problems, since it could be

shown that schmelzmuster are strictly species-constant. Intraspecific variation is only found at the level of enamel subtypes. In the rodent groups investigated, also only minor differences at the enamel subtype level could be found between upper and lower incisors.

Enamel thickness and proportion of PI to PE are more variable.

A pauciserial schmelzmuster is present in the Paramyidae, Sciuravidae incl. of *Prolapsus*, the Eocene Cylindrodontidae, *Protoptychus*, and the Eocene Ctenodactyloidea. A multiserial schmelzmuster is present in the Oligocene and younger Ctenodactylidae, *Pedetes*, and the Hystricognathi (Tsaganomyidae, Bathyergidae, Hystricidae, Thryonomyoidea, Erethizontidae, Chinchilloidea, Caviioidea, and Octodontoidea). Among the Caviomorpha, rectangular IPM in the HSB indicates the Octodontoidea to be a natural group.

In the Tsaganomyidae and especially the Bathyergidae, the prisms are only slightly inclined and in the PE may even run horizontally. This is a derived character in the Hystricognathi and may well indicate a close relationship of both families.

The oldest multiserial schmelzmuster worldwide was observed in late Eocene Phiomorpha (cf. *Protophiomys*) from Algeria. The early Oligocene Phiomorpha of the Fayum have a multiserial schmelzmuster with acute angular (e.g. *Phiomys*) and rectangular IPM (e.g. *Metaphiomys*) in the HSB. These two schmelzmuster are also present in the earliest Caviomorpha from the Desadean (e.g. acute angular anastomosing IPM in *Scotamys* and rectangular IPM in *Platypittamys*). These derived schmelzmuster prove that the early Caviomorpha cannot be positioned close to the transition from pauciserial to multiserial schmelzmuster, but require a certain previous history. A large survey of North American rodents potentially ancestral to the Caviomorpha yielded only pauciserial schmelzmuster. A multiserial schmelzmuster was apparently never evolved in the North American rodent fauna. On the other hand, the synapomorphies in the schmelzmuster of South American Caviomorpha and African Thryonomyoidea make an Old World origin of the Caviomorpha very probable. This is also supported by the many shared derived characters in skeletal and soft part anatomy.

#### DANK

Die Anregung zu vorliegender Studie, angefertigt als Dissertation am Institut für Paläontologie der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn, gab mein Lehrer Prof. Dr. W. v. Koenigswald. Er führte mich an das Forschungsgebiet "Zahnschmelz" heran und war während des Fortgangs der Arbeit jederzeit bereit, Ergebnisse und Probleme kritisch zu diskutieren. Für dieses Interesse und für die vielen wertvollen Ratschläge danke ich ihm hier besonders. Herrn Dr. H.U. Pfretzschner, Bonn, danke ich für die zahlreichen kollegialen Diskussionen zum Zahnschmelz sowie seine Unterstützung bei der Anfertigung der Computergrafiken. Herr Dr. G. Martin, Darmstadt, übernahm die formelle Durchsicht des Typoskriptes und Frau M. Friedmann und Prof. Dr. B. Krebs, beide Berlin, übersetzten das Résumé. Herrn G. Oleschinski, Bonn, danke ich für die Sorgfalt bei der Herstellung der Abzüge für den Tafelteil sowie die Einweisung in die Bedienung des REM. Für ihre Diskussionsbereitschaft danke ich ferner folgenden Damen und Herren: Dr. M.R. Dawson, Pittsburgh, PA; Dr. L.J. Flynn, Cambridge, MA; Dr. J.H. Wahlert, New York, NY; Dr. A.H. Walton, Dallas, TX; Prof. Dr. A.E. Wood, Cape May Court House, NJ. Der DAAD gewährte ein großzügiges dreimonatiges Reisestipendium zum Besuch der großen Instituts- und Museumssammlungen in den USA und die Studienstiftung des deutschen Volkes ein zweieinhalbjähriges Dissertationsstipendium. Allen, die mir auf der USA-Reise großzügige Gastfreundschaft gewährten, sei auch an dieser Stelle gedankt. Nicht zuletzt danke ich meinen Eltern und Geschwistern für die ideelle und materielle Unterstützung während meiner Studien- und Doktorandenzeit.

Bei Schmelzuntersuchungen ist man hinsichtlich der Materialbeschaffung in hohem Maße auf kollegiale Hilfsbereitschaft angewiesen, da das Material bei der Präparation teilweise zerstört wird und

damit für Sammlungszwecke verloren geht. Deshalb danke ich folgenden Damen und Herren für die großzügige Bereitstellung von Untersuchungsmaterial ganz besonders:

Prof. Dr. H. de Bruijn, Utrecht	Dr. M.D. Carleton, Washington, D.C.
Dr. W.A. Clemens, Berkeley, CA	Dr. M.C. Coombs, Amherst, MA
Dr. M.R. Dawson, Pittsburgh, PA	Dr. Ch. Denys, Paris
Dipl.-Biol. S. Esswein, Tübingen	Dr. J. Flynn, Chicago, IL
Dr. L.J. Flynn, Cambridge, MA	Dr. Ph.D. Gingerich, Ann Arbor, MI
Dr. D. Goujet, Paris	Dr. J.H. Hutchison, Berkeley, CA
Dr. R. Hutterer, Bonn	Prof. Dr. J.-J. Jaeger, Montpellier
Prof. Dr. C.-K. Li, Peking	Dr. L.D. Martin, Lawrence, KS
Prof. Dr. H. Moeller, Heidelberg	Dr. G.G. Musser, New York, NY
Dr. P. Myers, Ann Arbor, MI	Dr. M.J. Novacek, New York, NY
Dr. J.H. Ostrom, New Haven, CT	Dr. B.D. Patterson, Chicago, IL
Dr. J.L. Patton, Berkeley, CA	Dr. F. Petter, Paris
Dr. D. Reise, Valdivia	Dr. K. Rosenlund, Kopenhagen
Prof. Dr. A. Sahni, Chandigarh	Herrn C.R. Schaff, Cambridge, MA
Prof. Dr. N. Schmidt-Kittler, Mainz	Dr. F. Schrenk, Darmstadt
Dr. G. Storch, Frankfurt/M.	Dr. R. Timm, Lawrence, KS
Dr. G. Vucetich, La Plata	Dr. A.H. Walton, Dallas, TX
Prof. Dr. F. Westphal, Tübingen	Dr. J.A. Wilson, Austin, TX

## LITERATUR

- ADROVER, R. & HUGUENEY, M., 1975. — Des Rongeurs (Mammalia) africains dans une faune de l'Oligocène élevé de Majorque (Baléares, Espagne). *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat.*, Lyon, 13 (suppl.): 11-13.
- ADROVER, R., HUGUENEY, M. & MEIN, P., 1977. — Fauna Africana Oligocena y nuevas formas endémicas entre los micromamíferos de Mallorca (Nota preliminar). *Bolletí de la Societat d'història natural de les Balears*, Palma de Mallorca, 22: 137-149.
- BLACK, C.C., 1972. — Review of fossil rodents from the Neogene Siwalik beds of India and Pakistan. *Palaeontology*, London, 15, 2: 238-266, 11 Abb.
- BOHLIN, B., 1946. — The fossil mammals from the Tertiary deposit of Taben-Buluk, Western Kansu, 2: Simplicidentata, Carnivora, Artiodactyla, Perissodactyla, and Primates. *Pal. Sinica*, Peking, C 8b: 1-259, 9 Taf.
- BOYDE, A., 1964. — The structure and development of mammalian enamel. Unpublizierte Ph.D. thesis, Universität London, 1-297.
- BOYDE, A., 1965. — The structure of developing mammalian dental enamel. In: M.G. STARK & R.W. FEARNHEAD (Eds.), *Tooth enamel*. Bristol, 163-194, 4 Abb.
- BOYDE, A., 1969. — Correlation of ameloblast size with enamel prism pattern: Use of scanning electron microscope to make surface area measurements. *Z. Zellforsch.*, Berlin, 93: 583-593, 10 Abb.
- BOYDE, A., 1978. — Development of the structure of the enamel of the incisor teeth in the three classical subordinal groups of the Rodentia. In: P.M. BUTLER & K.A. JOSEY (Eds.), *Development, function and evolution of teeth*. London, New York, San Francisco, 43-58, 8 Abb., 1 Tab.
- BRANDT, J.F., 1855. — Untersuchungen über die craniologischen Entwicklungsstufen und die davon herzuleitenden Verwandtschaften und Classification der Nager der Jetztwelt. *Mém. Acad. Imp. St.*

- Pétersbourg*, St. Petersburg, 6,7: 127-336.
- BRUIJN, H. de, 1986. — Is the presence of the African family Thryonomyidae in the Miocene deposits of Pakistan evidence for fauna exchange? *Proc. Konink. Nederl. Akad. Wetensch.*, Amsterdam, B 89, 2: 125-134, 4 Taf.
- BRUIJN, H. de & HUSSAIN, S. T., 1985. — Thryonomyidae from the Lower Manchar Formation of Sind, Pakistan. *Proc. Konink. Nederl. Akad. Wetensch.*, Amsterdam, B 88, 2: 155-166, 2 Abb., 2 Taf.
- BRUIJN, H. de, HUSSAIN, S.T. & LEINDERS, J.J.M., 1982. — On some Early Eocene rodent remains from Barbara Banda, Kohat, Pakistan, and the early history of the order Rodentia. *Proc. Konink. Nederl. Akad. Wetensch.*, Amsterdam, B 85(3): 249-258, 9 Abb.
- BUGGE, J., 1971. — The cephalic arterial system of New and Old World hystricomorphs, and in bathyergoids, with special reference to the systematic classification of rodents. *Acta anat.*, Basel, NY, 80: 516-536, 6 Abb., 3 Tab.
- BURKE, J.J., 1935. — *Pseudocylindrodon*, an new rodent genus from Pipestone Springs Oligocene of Montana. *Ann. Carnegie Mus.*, Pittsburgh, PA, 25: 1-4.
- CARLETON, M.D., 1984. — Introduction to rodents. In: S. ANDERSON & J.K. JONES (Eds.), Orders and families of Recent mammals of the World. New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore (Wiley), 255-265, 1 Tab.
- CHALINE, J. & MEIN, P., 1979. — Les rongeurs et l'évolution. Paris (Doin Éditeurs), 235 S., 74 Abb.
- COIFFAIT, Ph.-E., COIFFAIT, B., JAEGER, J.-J. & MAHBOUBI, M., 1984. — Un nouveau gisement à mammifères fossiles d'âge Éocène supérieur sur le versant sud des Nementcha (Algérie orientale): découverte des plus anciens rongeurs d'Afrique. *C. R. Acad. Sci., Paris*, II 299(13): 893-898, 1 Taf.
- DAUPHIN, Y., DENIS, A. & DENYS, Ch., 1988. — Les différents types d'émail chez les Rongeurs (Mammalia): conséquences d'un réexamen de leurs caractéristiques et de leurs définitions. *C. R. Acad. Sci., Paris*, II 306: 93-98, 2 Taf.
- DAWSON, M.R., 1977. — Late Eocene rodent radiation: North America, Europe and Asia. *Géobios*, Lyon, Mém. spec. 1: 195-209.
- DAWSON, M.R. & KRISHTALKA, L., 1984. — Fossil history of the families of Recent mammals. In: S. ANDERSON & J.K. JONES (Eds.), Orders and families of Recent mammals of the World. New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore (Wiley), 11-57, 1 Abb.
- DAWSON, M.R., LI, C-K. & QI, T., 1984. — Eocene ctenodactyloid rodents (Mammalia) of Eastern and Central Asia. *Spec. Publ. Carnegie Mus. Nat. Hist.*, Pittsburgh, PA, 9: 138-150, 3 Abb., 2 Tab.
- DENYS, Ch., 1990. — A new species of bathyergid rodent from Olduvai Bed I (Tanzania, Lower Pleistocene). *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.*, Stuttgart, 1989,5: 257-264, 2 Abb., 2 Tab.
- ELLERMANN, J. R., 1940; Reprint 1966. — The families and genera of living rodents. London (British Museum (Natural History)), 1: 698 S., 189 Abb.
- FERRUSQUIA-VILLAGRANCA, I., 1989. — A new rodent genus from Central Mexico and its bearing on the origin of the Caviomorpha. In: C.C. BLACK & M. DAWSON (Eds.), Papers on fossil rodents in honor of Albert Elmer Wood. *Science Series*, Los Angeles (County Museum), 33: 91-117, 11 Abb., 4 Tab.
- FIELDS, R.W., 1957. — Hystricomorph rodents from the Late Miocene of Colombia, South America. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.*, Berkeley und Los Angeles (Univ. California Press), 32,5: 273-404, 35 Abb., 1 Taf.
- FLEAGLE, J.G., 1988. — Primate adaptation and evolution. San Diego, London (Academic Press), 486 S.
- FLYNN, L.J., JACOBS, L.L. & CHEEMA, I.U., 1986. — Baluchimyinae, a new ctenodactyloid rodent subfamily from the Miocene of Baluchistan. *Amer. Mus. Nov.*, New York, 2841: 1-58, 25 Abb.

- FLYNN, L.J., RUSSEL, D.E. & DASHZEVEG, D., 1987. — New Glires (Mammalia) from Early Eocene of the People's Republic of Mongolia. Part 2: Incisor morphology and enamel microstructure. *Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch.*, Amsterdam, B 90: 143-154, 2 Abb.; Amsterdam.
- FLYNN, L.J. & WAHLERT, J.H., 1978. — SEM study of rodent incisors: Preparation and viewing. *Curator*, New York, 21, 4: 303-310, 4 Abb.
- GEORGE, W. & WEIR, B.J., 1972. — The chromosomes of some octodontids with special reference to *Octodontomys* (Rodentia, Hystricomorpha). *Chromosoma*, Berlin, Heidelberg (Springer), 37: 53-62.
- GINGERICH, Ph.D. & GUNNELL, G.F., 1979. — Systematics and evolution of the genus *Esthonyx* (Mammalia, Tillodontia) in the Early Eocene of North America. *Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Mich.*, Ann Arbor, 25, 7: 125-153, 3Abb., 3 Taf.
- GORGAS, M., 1967. — Vergleichend-anatomische Untersuchungen am Magen-Darm-Kanal der Sciuromorpha, Hystricomorpha und Caviomorpha (Rodentia). Eine Studie über den Einfluß von Phylogenie, Spezialisierung und funktioneller Adaptation auf den Säugetierdarm. *Z. wiss. Zool.*, Leipzig, A 175: 237-404.
- GRZIMEK, B. (Ed.), 1975. — Grzimeks Tierleben. München (DTV), 11 (Säugetiere 2): 1-608.
- HARTENBERGER, J.-L., 1982. — A review of the Eocene rodents of Pakistan. *Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Mich.*, Ann Arbor, 26(2): 19-35, 1 Abb., 2 Taf.
- HELMCKE, J.G., 1967. — Ultrastructure of enamel. In: A.E.W. MILES (Ed.), *Structural and chemical organisation of teeth*, New York, 2: 135-163.
- HINTON, M.A.C., 1933. — Diagnoses of new genera and species of rodents from the Indian Tertiary deposits. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, London, (10)12: 620-622.
- HOFFSTETTER, R., 1971. — Le peuplement mammalien de l'Amérique du Sud. Rôle des continents austraux comme centres d'origine, de diversification et de dispersion pour certains groupes mammaliens. *An. Acad. Bras. Cienc.*, Rio de Janeiro, 43 (suppl.): 125-144, 1 Abb.
- HOFFSTETTER, R., 1972. — Origine et dispersion des rongeurs hystricognathes. *C. R. Acad. Sci., Paris*, D 274: 2867-2870, 1 Abb.
- HOFFSTETTER, R., 1975. — El origen de los Caviomorpha y el problema de los Hystricognathi (Rodentia). *Actas Primer. Congr. Argent. Paleontol. Bioestrat.*, Tucumán, Argent., 2: 505-528, 3 Abb.
- HOFFSTETTER, R. & LAVOCAT, R., 1970. — Découverte dans le Déséadien de Bolivie de genres pentalophodontes appuyant les affinités africaines des rongeurs caviomorphes. *C.R. Acad. Sci., Paris*, D 271: 172-175, 1 Abb.
- HONACKI, J.H., KINMAN, K.F. & KOEPL, J.W., 1982. — *Mammal species of the world*. Lawrence, KS (Allen Press), 694 S.
- HUNTER, J., 1780. — *Natürliche Geschichte der Zähne und Beschreibung ihrer Krankheiten*. Leipzig.
- HUSSAIN, S.T., BRUJIN, H. de & LEINDERS, J.M., 1978. — Middle Eocene rodents from the Kala Chitta Range (Punjab, Pakistan). *Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch.*, Amsterdam, B 81, 1: 74-112, 10 Abb., 7 Taf.
- JACOBS, L.L., 1984. — Rodentia. Extraordinary diversification of a morphologically distinctive and stereotyped order. In: T.W. BROADHEAD (Ed.), *Mammals: notes for a short course organized by P.D. GINGERICH and C.E. BADGLEY*. *Univ. Texas, Dept. Geol. Sci., Studies in Geol.*, Dallas, TX., 8: 155-166, 6 Abb.
- JAEGER, J.-J., 1988. — Rodent phylogeny: New data and old problems. In: M.J. BENTON (Ed.), *The phylogeny and classification of the tetrapods*, Vol. 2: Mammals. Oxford (Clarendon Press), Syst. Ass. Spec. Vol. 35B: 178-199, 4 Abb.
- JAEGER, J.-J., DENYS, Ch. & COIFFAIT, B., 1985. — New Phiomorpha and Anomaluridae from the

- late Eocene of North-West Africa: Phylogenetic implications. In: W.P. LUCKETT & J.-L. HARTENBERGER (Eds.), Evolutionary relationships among rodents. A multidisciplinary analysis. NATO ASI Series. New York und London (Plenum Press), A 92: 567-588, 16 Abb., 2 Tab.
- KAWAI, N., 1955. — Comparative anatomy of bands of Schreger. *Okajimas Folia anat. Jap.*, Tokio, 27: 115-131, 1 Tab., 7 Taf.
- KOENIGSWALD, W.v., 1977. — *Miomys* cf. *reidi* aus der villafranchischen Spaltenfüllung Schambach bei Treuchtlingen. *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.*, München, 17: 197-212, 40 Abb.
- KOENIGSWALD, W.v., 1980. — Schmelzmuster und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia). *Abh. Senckenb. naturf. Ges.*, Frankfurt a. M., 539: 1-129, 136 Abb.
- KOENIGSWALD, W.v., 1982. — Enamel structure in molars of Arvicolidae (Rodentia, Mammalia), a key to functional morphology and phylogeny. In: B. KURTÉN (Ed.), Teeth: form, function and evolution. New York (Columbia Univ. Press), 109-122, 7 Abb.
- KOENIGSWALD, W.v., 1985. — Evolutionary trends in the enamel of rodent incisors. In: W.P. LUCKETT & J.-L. HARTENBERGER (Eds.), Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis. NATO ASI series. New York (Plenum Press), A 92: 403-422, 7 Abb.
- KOENIGSWALD, W.v., 1990. — Ein ungewöhnliches Schmelzmuster in den Schneidezähnen von *Marmota* (Rodentia, Mammalia). *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, Stuttgart, 180, 1: 53-73, 14 Abb.
- KOENIGSWALD, W.v., 1992. — Tooth enamel of the cave bear (*Ursus spelaeus*) and the relationship between diet and enamel structures. In: A. FORSTEN & M. FORTELIUS (Eds.), memorial volume for BJÖRN KURTÉN. *Ann. Zool. Fennici*, Helsinki, 28: 217-227, 13 Abb.
- KOENIGSWALD, W. v. & CLEMENS, W.A., 1992. — Levels of complexity in the microstructure of mammalian enamel and their application in studies of systematics. *Scanning Microscopy*, Chicago, 6, 1: 195-218, 29 Abb.
- KOENIGSWALD, W. v., MARTIN, Th. & PFRETZSCHNER, H.U., im Druck. — Phylogenetic interpretation of enamel structures in mammalian teeth - possibilities and problems. In: F.S. SZALAY, M.J. NOVACEK & M.C. McKENNA (Eds.), Mammal Phylogeny. New York (Springer), 8 Abb.
- KOENIGSWALD, W. v. & PASCUAL, R., 1990. — The Schmelzmuster of the Paleogene South American rodentlike marsupials *Groeberia* and *Patagonia* compared to rodents and other Marsupialia. *Paläont. Z.*, Stuttgart, 64, 3/4: 345-358, 11 Abb.
- KOENIGSWALD, W.v. & PFRETZSCHNER, H.U., 1991. — Biomechanics in the enamel of mammalian teeth. In: N. SCHMIDT-KITTLER & K. VOGEL (Eds.), Constructional morphology and biomechanics. Berlin-Heidelberg (Springer), 113-125, 14 Abb.
- KOENIGSWALD, W.v., RENSBERGER, J.M., & PFRETZSCHNER, H.U., 1987. — Changes in the tooth enamel of early Paleocene mammals allowing increased diet diversity. *Nature*, London, 328: 150-152, 4 Abb.
- KORTH, W.W., 1984. — Earliest Tertiary evolution and radiation of rodents in North America. *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.*, Pittsburgh, PA, 24: 1-71, 33 Abb., 14 Tab.
- KORVENKONTIO, V.A., 1934. — Mikroskopische Untersuchungen an Nagerincisiven unter Hinweis auf die Schmelzstruktur der Backenzähne. *Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fennicae Vanamo*, Helsinki, 2: 1-274, 15 Abb., 47 Taf., 1 Tab.
- LANDRY, S.O., 1957. — The interrelationships of the New and Old World hystricomorph rodents. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, Berkeley, Calif., 56,1: 1-118, 37 Abb., 5 Taf.
- LAVOCAT, R., 1969. — La systématique des rongeurs hystricomorphes et la dérive des continents. *C. R. Acad. Sci., Paris*, D 269: 1496-1497.

- LAVOCAT, R., 1971. — Affinités systématiques des caviomorphes et des phiomorphes et origine africaine des caviomorphes. *An. Acad. Bras. Cienc.*, Rio de Janeiro, 43 (suppl.): 515-522.
- LAVOCAT, R., 1973. — Les rongeurs du Miocène d'Afrique orientale, 1. Miocène inférieur. *Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier*, 1: 1-284, 20 Abb., 44 Taf.
- LAVOCAT, R., 1974a. — What is an hystricomorph? *Symp. zool. Soc. London*, 34: 7-20, 2 Abb.
- LAVOCAT, R., 1974b. — The interrelationships between the African and South American rodents and their bearing on the problem of the origin of South American monkeys. *J. Human Evol.*, London, 3: 323-326
- LAVOCAT, R., 1976. — Rongeurs caviomorphes de l'Oligocène de Bolivie. II. Rongeurs du bassin déséadien de Salla-Luribay. *Palaeovertebrata*, Montpellier, 7: 15-90, 4 Abb.
- LAVOCAT, R., 1981. — The implications of rodent paleontology and biogeography to the geographical sources and origin of platyrrhine primates. In: R.L. CIOCHON & A.B. CHIARELLI (Eds.), *Evolutionary biology of the New World monkeys and continental drift*. New York (Plenum Press), 93-102.
- LEHNER, J. & PLENK, H., 1936. — Die Zähne. In: W.v. MÖLLENDORFF, *Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen*, Berlin, 5/3: 447-708.
- LI, C.-K., 1977. — Paleocene eurymyloids (Anagalida, Mammalia) of Qianshan, Anhui. *Vert. Palasiatica*, Peking, 15(2): 103-118, 3 Abb., 1 Tab., 2 Taf.
- LI, C.-K. & TING, S.-Y., 1985. — Possible phylogenetic relationships of Asiatic eurymylids and rodents, with comments on mimontonids. In: W.P. LUCKETT & J.-L. HARTENBERGER (Eds.), *Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis*. NATO ASI series. New York (Plenum Press) A 92: 35-58, 8 Abb., 2 Taf., 5 Tab.
- LUCKETT, W.P., 1981. — Monophyletic or diphyletic origins of Anthropeidea and Hystricognathi. Evidence of the fetal membranes. In: R.L. CIOCHON & A.B. CHIARELLI (Eds.), *Evolutionary biology of the New World monkeys and continental drift*. New York (Plenum Press), 347-368.
- LUCKETT, W.P. & HARTENBERGER, J.-L. (Eds.), 1985. — *Evolutionary relationships among rodents. A multidisciplinary analysis*. NATO ASI series. New York (Plenum Press), A 92: 1-721.
- MacFADDEN, B.J., 1985. — Drifting continents, mammals, and time scales: current developments in South America (essay review). *J. Vert. Paleontol.*, San Diego, CA, 5(2): 169-175, 1 Abb.
- MacFADDEN, B.J., CAMPBELL, K.E., Jr., CIFELLI, R.L., SILES, O., JOHNSON, N., NAESER, C.W. & ZEITLER, P.K., 1985. — Magnetic polarity stratigraphy and mammalian biostratigraphy of the Deseadan (Late Oligocene-Early Miocene) Salla beds of northern Bolivia. *J. Geology*, Chicago, 93: 223-250.
- MacINNES, D.G., 1957. — A new Miocene rodent from East Africa. *Fossil Mammals of Africa*, Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, 12: 1-38, 16 Abb., 1 Taf.
- MAIER, W. & SCHRENK, F., 1987. — The hystricomorphy of the Bathyergidae, as determined from ontogenetic evidence. *Z. Säugetierkunde*, Hamburg, 52 (3): 156-164, 4 Abb., 1 Tab.
- MARTIN, Th., 1990a. — Herkunft der caviomorphen Nagetiere Südamerikas: Hinweise aus dem Inzisiven-Schmelz. *Nachr. Dt. Geol. Ges.*, Hannover, 43: 61-62.
- MARTIN, Th., 1990b. — Origin of the caviomorphs: evidence from incisor enamel. *J. Vert. Paleontol.*, Norman, Oklahoma, 10, 3 (suppl.), Abstract No. 126.
- MATTHEW, W.D. & GRANGER, W., 1923. — New Bathyergidae from the Oligocene of Mongolia. *Amer. Mus. Nov.*, New York, 101: 1-5, 4 Abb.
- MONES, A., 1974. — Estudios sobre la familia Hydrochoeridae (Rodentia), III. Osteologia comparanda de la region auditiva de *Hydrochoerus* BRISSON con formas afines. *Ameghiniana*, Buenos Aires, 11 (1): 39-57, 28 Abb.

- MONES, A., 1986. — Palaeovertebrata Sudamericana. Catálogo sistemático de los vertebrados fósiles de America del sur. Parte I. Lista preliminar y bibliografía. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, Frankfurt a. M., 82: 1-625.
- MOSSMANN, H.W. & LUCKETT, W.P., 1968. — Phylogenetic relationships of the African mole rat, *Bathyergus janetta*, as indicated by the fetal membranes. *Amer. Zool.*, Utaicah, 8: 806.
- OSBORN, H.F., 1908. — New fossil mammals from the Fayum Oligocene, Egypt. *Amer. Mus. Nat. Hist. Bull.*, New York, 24: 265-272, 6 Abb.
- PATTERSON, B. & WOOD, A., 1982. — Rodents from the Deseadan Oligocene of Bolivia and the relationships of the Caviomorpha. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, Cambridge, Mass., 149(7): 371-543, 31 Abb., 15 Taf.
- PFRETZSCHNER, H.U., 1986. — Zur Biomechanik des mikroskopischen Schmelzbaues von Säugetierzähnen. Unveröffentlichte Diplomarbeit, Universität Kaiserslautern, 103 S., 54 Abb.
- PFRETZSCHNER, H.U., 1988. — Structural reinforcement and crack propagation in enamel. In: D.E. RUSSELL, J.P. SANTORO & D. SIGOGNEAU-RUSSELL (Eds.), Proceedings of the seventh international symposium on dental morphology. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, C 53: 133-143, 13 Abb.
- PFRETZSCHNER, H.U., im Druck. — Biomechanik der Schmelzmikrostruktur in den Backenzähnen von Großsäugern. *Palaeontographica*, A, Bonn.
- QUENTIN, J.C., 1973. — Affinités entre les oxyures parasites de rongeurs Hystricidés, Eréthizontidés et Dinomyidés. Intérêt paléobiologique. *C. R. Acad. Sci., Paris*, (D) 276: 2015-2017.
- REIF, W.-E., 1974. — REM-Beobachtung am Schmelz eines rezenten und eines fossilen Caniden. *Biominalisation*, Mainz, 7: 56-68, 16 Abb.
- ROWLANDS, I.W. & WEIR, B.J. (Eds.), 1974. — The biology of hystricomorph rodents. New York (Academic Press), 482 S.
- SAHNI, A., 1980. — SEM studies of Eocene and Siwalik rodent enamels. *Geoscience Journal*, Lucknow (Indien), 1/2: 21-30, 2 Taf.
- SAHNI, A., 1984. — The evolution of mammalian enamels: evidence from Multituberculata (Allotheria, extinct); primitive whales (archeocete Cetacea) and early rodents. In: R.W. FEARNHEAD & S. SUGA (Eds.), Tooth enamel IV. Proc. Elsevier Sci. Publ. B.V., Amsterdam, 457-461, 3 Abb.
- SAHNI, A., 1985. — Enamel structure of early mammals and its role in evaluating relationships among rodents. In: W.P. LUCKETT & J.-L. HARTENBERGER (Eds.), Evolutionary relationships among rodents. NATO ASI Series. New York und London (Plenum Press), A 92: 133-150, 4 Abb., 2 Tab.
- SAHNI, A., 1989. — Eocene rodents of South Asia: Origins, dispersals, and paleocology. In: C.C. BLACK & M. DAWSON (Eds.), Papers on fossil rodents in honor of Albert Elmer Wood. *Science Series*, Los Angeles (Natural History Museum of Los Angeles County), 33: 147-156, 4 Abb.
- SAHNI, A. & SRIVASTAVA, V.C., 1976. — Eocene rodents and associated reptiles from the Subathu Formation of northwestern India. *J. Paleontol.*, Tulsa, Oklahoma, 50(5): 922-928, 2 Abb., 1 Taf.
- SARICH, V.M. & CRONIN, J.E., 1981. — South American mammal molecular systematics, evolutionary clocks, and continental drift. In: R.L. CIOCHON & A.B. CHIARELLI (Eds.), Evolutionary biology of the New World monkeys and continental drift. New York (Plenum Press): 347-368.
- SCHREGER, D., 1800. — Beitrag zur Geschichte der Zähne. *Beitr. Zergliederkunst*, Leipzig, 1: 1-7, Taf. 1.
- SCHROEDER, H.E., 1987. — Orale Strukturbiologie. Stuttgart, New York (Thieme). 3. Aufl.; 421 S., 132 Abb., 26 Tab.
- SEN, S., 1977. — *Megapedetes aegaeus* n. sp. (Pedetidae) et à propos d'autres "rongeurs africains" dans

- le Miocène d'Anatolie. *Géobios*, Lyon, 10,6: 983-986, 3 Abb.
- SHOBUSAWA, M., 1952. — Vergleichende Untersuchungen über die Form der Schmelzprismen der Säugetiere. *Okajimas Folia anat. Jap.*, Tokio, 24: 371-392, 26 Abb.
- SIMPSON, G.G., 1940. — Review of the mammal-bearing Tertiary of South America. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, Philadelphia, 83: 649-709, 4 Abb.
- SIMPSON, G.G., 1950. — History of the fauna of Latin America. *Amer. Sci.*, New Haven, CT, 38: 361-389, 10 Abb., 3 Tab.
- SIMPSON, G.G., 1980. — Splendid isolation; the curious history of South American mammals. New Haven, CT (Yale University Press), 266 S.
- STORCH, G., 1988. — Nagetiere (Einleitung). In: B. GRZIMEK (Ed.), *Grzimeks Enzyklopädie Säugetiere*. München (Kindler), 3: 4-13, 15 Abb.
- STROMER, E., 1926. — Reste Land- und Süßwasser-bewohnender Wirbeltiere aus den Diamantenfeldern Deutsch-Südwestafrikas. In: E. KAISER, *Die Diamantenwüste Südwestafrikas*. Berlin (D. Reimer), 2: 107-153, Fig. 17-22, Taf. 40-42.
- TARLING, D.H., 1982. — Land bridges and plate tectonics. *Géobios*, Lyon, Mém. Spéc. "Phylogénie et Paléobiogéographie" 6: 361-374, 3 Abb.
- THENIUS, E., 1979. — Die Evolution der Säugetiere. Stuttgart-New York (Fischer), 294 S., 88 Abb., 2 Tab.
- THENIUS, E., 1980. — Grundzüge der Faunen und Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Stuttgart (Fischer), 2. Aufl., 375 S., 112 Abb., 5 Tab.
- THENIUS, E., 1989. — Zähne und Gebiß der Säugetiere. *Handbuch Zoologie*. Berlin-New York (de Gruyter), 8: 513 S., 830 Abb., 51 Taf.
- TOBIEN, H., 1968. — Paläontologische Ausgrabungen nach jungtertiären Wirbeltieren auf der Insel Chios (Griechenland) und bei Maragheh (NW Iran). *Jahrb. Verein "Freunde der Universität Mainz"*, 1968: 51-58, 7 Abb.
- TOMES, J., 1850. — On the structure of the dental tissues of the order Rodentia. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, London, 1850: 529-567.
- TULLBERG, T., 1899. — Ueber das System der Nagethiere: Eine phylogenetische Studie. *Nov. Acta Reg. Soc. Scient.*, Upsala, 3 (18): 1-514, 57 Taf.
- TURNBULL, W.D., 1991. — *Protoptychus hatcheri* Scott, 1895. The mammalian faunas of the Washakie Formation, Eocene age, of Southern Wyoming. Part II. The Adobetown Member, middle division (=Washakie B), Twka/2 (in part). *Fieldiana*, Geology, Chicago (Field Museum of Natural History), n.s. 21: 1-33, 12 Abb., 5 Tab.
- VINOGRADOV, B.C. & GAMBARIAN, P.P., 1952. — Oligocene cylindrodonts from Mongolia and Kazakhstan (Cylindrodontidae, Glires, Mammalia). *Akad. Nauk SSSR, Trudi Paleontol. Inst.*, Moskau, 41: 13-42 (in russisch).
- WAHLERT, J.H., 1968. — Variability of rodent incisor enamel as viewed in thin section, and the microstructure of the enamel in fossil and Recent rodent groups. *Brev. Mus. Comp. Zool.*, Cambridge, Mass., 309: 1-18, 3 Abb., 5 Tab.
- WAHLERT, J.H., 1973. — *Protoptychus*, a hystricomorphous rodent from the Late Eocene of North America. *Brev. Mus. Comp. Zool.*, Cambridge, Mass., 419: 1-14, 2 Abb.
- WAHLERT, J.H., 1984. — Hystricomorphs, the oldest branch of the Rodentia. *Ann. New York Acad. Sci.*, New York, 435: 356-357, 1 Abb.
- WAHLERT, J.H., 1989. — The three types of incisor enamel in rodents. In: C.C. BLACK & M. DAWSON (Eds.), *Papers on fossil rodents in honour of Albert Elmer Wood. Science Series*, Los Angeles County Museum, 33: 7-16, 15 Abb.

- WAHLERT, J.H. & KOENIGSWALD, W.v., 1985. — Specialized enamel in incisors of eomyid rodents. *Nov. Amer. Mus. Nat. Hist.*, New York, 2832: 1-12, 11 Abb.
- WALKER, E.P., 1975. — Mammals of the World. Baltimore (John Hopkins Univ. Press), 1+2, 3. Aufl.
- WALTON, A.H., 1990. — Rodents of the La Venta Fauna, Miocene, Columbia. Biostratigraphy and paleoenvironmental implications. Unveröffentliche Ph.D. thesis, Southern Methodist University, Dallas, TX, 1-153, 33 Abb., 20 Tab.
- WILSON, R.W., 1980. — The stratigraphic sequence of North American rodent faunas. *Palaeovertebrata*, Montpellier, Mém. Jubil. R. Lavocat: 273-283.
- WOOD, A.E., 1937. — Part II. Rodentia. In: W.B. SCOTT & G.L. JEPSEN (Eds.), The mammalian fauna of the White River Oligocene. *Trans. Amer. Phil. Soc.*, Philadelphia, n. s., 28: 155-269, Fig. 8-70, Pl. 23-33.
- WOOD, A.E., 1949. — A new Oligocene rodent genus from Patagonia. *Nov. Amer. Mus. Nat. Hist.*, New York, 1435: 1-54, 8 Abb., 5 Tab.
- WOOD, A.E., 1950. — Porcupines, Paleogeography and Parallelism. *Evolution*, Lawrence, KS, 4: 87-98, 2 Abb.
- WOOD, A.E., 1962. — The Early Tertiary rodents of the family Paramyidae. *Trans. Amer. Phil. Soc.*, Philadelphia, n. s., 52,1: 1-261, 91 Abb., 69 Tab.
- WOOD, A.E., 1968. — Early Cenozoic mammalian faunas Fayum Province, Egypt. Part II. The African Oligocene Rodentia. *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.*, New Haven, CT, 28: 23-105, 17 Abb., 11 Tab.
- WOOD, A.E., 1972. — An Eocene hystricognathous rodent from Texas: its significance in interpretations of continental drift. *Science*, Washington, 175: 1250-1251, 1 Abb.
- WOOD, A.E., 1973. — Eocene rodents, Pruett Formation, southwest Texas; their pertinence to the origin of the South American Caviomorpha. *Tex. Mem. Mus., Pearce-Sellards Ser.*, Austin, TX, 20: 1-40, 8 Abb., 9 Tab.
- WOOD, A.E., 1974. — The evolution of the Old World and New World hystricomorphs. *Symp. Zool. Soc. London*, 34: 21-60, 6 Abb., 2 Tab.
- WOOD, A.E., 1975. — The problem of the hystricognathous rodents. In: G.R. SMITH & N.E. FRIEDLAND (Eds.), Studies on Cenozoic paleontology and stratigraphy in honour of Claude W. Hibbard. *Univ. Mich. Pap. Paleontol.*, Ann Arbor, 3,12: 75-80, 1 Abb.
- WOOD, A.E., 1976. — The Oligocene rodents *Ischyromys* and *Titanotheriomys* and the content of the family Ischyromyidae. In: C.S. CHURCHER (Ed.), Athlon. Essays in Paleontology in Honour of Loris Shano Russel. *Roy. Ontario Mus. Life. Sci. Misc. Publ.*, Toronto, 244-277, 9 Abb.
- WOOD, A.E., 1977. — The Rodentia as clues to Cenozoic migrations between the Americas and Europe and Africa. In: R.M. WEST (Ed.), Paleontology and Plate Tectonics. *Mus. Spec. Publ. Biol. Geol.*, Milwaukee, 2: 95-109.
- WOOD, A.E., 1980. — The Oligocene rodents of North America. *Trans. Amer. Phil. Soc.*, Philadelphia, 70: 1-68.
- WOOD, A.E., 1981. — The origin of the caviomorph rodents from a source in middle America: A clue to the area of origin of the platyrrhine primates. In: R.L. CIOCHON & A.B. CHIARELLI (Eds.), Evolutionary Biology of the New World monkeys and continental drift. New York (Plenum Press), 79-91, 2 Abb.
- WOOD, A.E., 1985. — The relationships, origin and dispersal of the hystricognathous rodents. In: W.P. LUCKETT & J.-L. HARTENBERGER (Eds.), Evolutionary relationships among rodents. NATO ASI Series. New York und London (Plenum Press), A 92: 475-513, 2 Abb.
- WOOD, A.E. & PATTERSON, B., 1959. — The rodents of the Deseadan Oligocene of Patagonia and the beginnings of South American rodent evolution. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, Cambridge, Mass., 120(3):

- 282-428, 35 Abb., 13 Tab.
- WOOD, A.E. & PATTERSON, B., 1970. — Relationships among hystricognathous and hystricomorphous rodents. *Mammalia*, Paris, 34, 4: 628-639.
- WOODS, Ch.A., 1972. — Comparative myology of jaw, hyoid, and pectoral appendicular regions of New and Old World hystricomorph rodents. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, New York, 147(3): 115-198, 17 Abb.
- WOODS, Ch.A., 1982. — The history and classification of South American hystricognath rodents - reflections on the far away and long ago. In: M.A. MARES & H.H. GENOWAYS (Eds.), *Mammalian biology in South America. Spec. Publ. Pymatuning Lab. Ecol. Univ. Pittsburgh*, 6: 377-392.
- WOODS, Ch.A., 1984. — Hystricognath rodents. In: S. ANDERSON & J.K. JONES (Eds.): *Orders and families of Recent mammals of the World*. New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore (Wiley), 389-446, 9 Abb.
- WOODS, Ch.A. & HERMANSON, J.W., 1985. — Myology of hystricognath rodents: An analysis of form, function, and phylogeny. In: W.P. LUCKETT & J.-L. HARTENBERGER (Eds.), *Evolutionary relationships among rodents. A multidisciplinary analysis*. NATO ASI Series. New York und London (Plenum Press), A 92: 515-548, 6 Abb., 1 Tab.
- WOODS, Ch.A. & HOWLAND, E.B., 1977. — The skin musculature of hystricognath and other selected rodents. *Zbl. Vet. Med. C. Anat. Hist. Embryol.*, Hamburg-Berlin, 6: 240-264, 11 Abb.

## TIERNAMENREGISTER

Aufgeführt sind alle im Text und den Illustrationen genannten taxonomischen Namen bis auf Gattungsniveau.

Die Seitenzahlen in Normaldruck verweisen auf Erwähnung im Text (halbfett, wenn besonders ausführlich). Hinweise auf Abbildungen erscheinen kursiv, Tafelhinweise sind in römischen Ziffern angegeben.

### A

*Abrocoma* 107, 107, 108, 139, **II**  
*Abrocomidae* 107, 108, 131, 146  
*Acarechimys* 108, **109**  
*Aconaemys* 101, 102, **104**  
*Acritoparamys* 23, 29, 30, 32, 34, 35, **36**, 130, 135, 140, **V**  
*Adelphomys* 108, **110, XII**  
*Advenimus* 134  
*Agouti* 98, **99**, 102, 139  
*Agoutidae* **98**, 102, 138, 139, 140  
*Amblyrhiza* 33, **84, 85**  
*Anomaluridae* 20, 21, 53  
*Anthropoidea* 147, **151**  
*Aplodontidae* 140  
*Archaeomys* 137, 138  
*Arctocyonidae* 30, 146  
*Ardynomys* 42, **43**, 53, 132, **IV**  
*Arvicolidae* 30, 126  
*Atherurus* 62, 64, **65**, 136, **III**

### B

*Baluchimyinae* 42, 45, **46**, 64, 66, 131, 133, 134, 142, 145, **I, VII**  
*Bathyergidae* 18, 20, 21, 27, 28, 30, 53, **55**, 56, 57, 60, 62, 130, 131, 134, **135**, 136, 140, **IX**  
*Bathyergoidea* 22, 33, **II, IX**  
*Bathyergoides* 134  
*Bathyergomorpha* 19, 29, 53, 130, 140  
*Bathyergus* 20, 55, 56, **57**, 60, 130, 135, **II**

*Birbalomys* 42, 45, **46**, 133, 140, 145  
*Boromys* 108, 109, **111**  
*Branisella* 147  
*Brotomys* 108, 109, **112**

### C

*Capromyidae* 123, 124, 125, 131, 139, 146  
*Capromys* 124, **125**  
*Cardiatherium* 88, **89**, 92, 139  
*Cardiomyinae* 86  
*Cardiomys* **86, 84**  
*Carterodon* 108, **111**  
*Cavia* 27, **87**, 88, 92  
*Caviidae* 84, **86**, 89, 91, 92, 131, 138  
*Caviinae* 86  
*Cavioidea* 77, **138**, 140  
*Caviomorpha* 17, 17, 18, 19, 21, 22, 28, 36, 43, 73, 75, 77, 101, 109, 128, 131, 132, 133, 137, 138, 139, 140, 142, 147, 148, 149, 150, 151, 151, **X, XI, XII**  
*Cephalomys* 77, **91**, 92, 139, 140, 150  
*Chapattimyidae* 18, 42, **45**, 66, 127, 131, 133, 134, 136, 137, 140, 142, 145, 149, 150, 151, **VII**  
*Chapattimyinae* 45  
*Chapattimys* 45, 133  
*Chinchilla* 76, **79**, 79, 138  
*Chinchillidae* 76, **77**, 98, 131, 138  
*Chinchilloidea* 77, **138**, 140  
*Clyomys* **113**, 114  
*Cocomyidae* 42, **44**, 133  
*Cocomys* 42, **44**, 131, 133, 140, **VII**

*Coendou* 72, 74, 75  
*Condylarthra* 147  
*Cryptomys* 27, 56, 58, 60, 130, **II, IX**  
 Ctenodactylidae 8, 15, 19, 21, 27, 28, 42, 45, 46, 48, 53, 131, 133, 134, 140, 142, 146, **VIII**  
 Ctenodactyloidea 32, 34, 44, 45, 46, 66, 133, 134, 142, 144, 145, 146, 150, 151  
*Ctenodactylus* 30, 48, 50, 51, 134, 145, **VIII**  
 Ctenomyidae 99, 102, 131, 146  
*Ctenomys* 99, 100, 102, 139, **XII**  
*Cuniculus* 99  
*Cyclomytus* 48, 53, 55, 135, 140, **IX**  
*Cylindrodon* 21, 132  
 Cylindrodontidae 18, 20, 29, 34, 41, 42, 53, 131, 132, 135

## D

*Dactylomys* 114, 115, **I**  
*Dasyprocta* 91, 94, 96, 97, 139  
 Dasyproctidae 77, 91, 92, 94, 98, 131, 138, 139  
*Dawsonomys* 41, 42, 132  
*Deseadomys* 109, 147  
 Diamantomyidae 66, 70, 70, 131  
*Diamantomys* 70, 72, 137, 140  
*Dicrostonyx* **IV**  
 Dinomyidae 81, 84, 131, 138  
*Dinomys* 81, 82, 83, 84  
*Diplomys* 114, 115  
 Dipodidae 43  
 Dipodoidea 20, 21  
 Dolichotinae 86  
*Dolichotis* 87, 92

## E

Echimyidae 107, 108, 109, 114, 119, 120, 124, 125, 128, 131, 139, 145, **XII**  
*Echimys* 114, 116  
*Elasmodontomys* 84, 85  
*Eocardia* 76, 80, 81, 84, **XII**  
 Eocardiidae 76, 80, 84, 131, 138  
 Eomyidae 31, 126, 129  
*Erethizon* 19, 74, 75, 76

Erethizontidae 19, 72, 73, 75, 76, 81, 131, 138  
 Erethizontoidea 140  
*Eumegamys* 33, 81, 84, 138  
 Eurymylidae 130, 146  
*Eurymylus* 146

## F

*Fallomys* 45  
*Felovia* 30, 48, 51, 134, 145, **II**  
 Franimorpha 18, 20, 22, 36, 131, 147, 148, 149  
*Franimys* 21, 36, 35, 140

## G

*Galea* 27, 88, 92  
*Gaudeamus* 62, 67, 137, 140, 150, **X**  
*Georychus* 20, 56, 59, 130, **IX**  
 Gliridae 31  
*Guanajuatomys* 36  
*Gumbatomys* 45, 133

## H

*Heliophobius* 56, 61  
*Heomys* 130, 146  
 Heptaxodontidae 84, 85, 131, 138  
*Heterocephalus* 31, 33, 60, 62, 63, 130, 136, 146, **IX**  
*Hoplomys* 114, 117, **I**  
 Hydrochaeridae 88, 89, 92, 138, 131, 139  
*Hydrochaeris* 88, 90, 90, 92, 139, **XII**  
 Hystricidae 21, 62, 63, 64, 73, 131, 136, 140  
 Hystricognathi 15, 17, 18, 19, 19, 22, 29, 53, 55, 86, 132, 134, 136, 140, 147, 148, 149, 150, 151, **II**  
 Hystricomorpha 8, 19, 20, 130, 140, 144  
*Hystrix* 62, 64, 65, 75, 128, 136

## I

*Incamys* 91, 94, 139, 140, **XI**  
 Ischyromyidae 20, 34, 35, 40, 131, 132  
 Ischyromyoidea 22, 29, 34, 140, 142, 145  
*Ischyromys* 35, 40, 132, 140

*Isolobodon* 123, 124  
*Isothrix* 114, 117, 120

## K

*Kannabateomys* 118, 119, 120, I, II  
Kenyamyidae 66  
*Knightomys* 35, 39, 128, 129, 140, III, V

## L

*Lagidium* 76, 80, 129, 138  
Lagomorpha 31, 146  
*Lagostomopsis* 76, 78, III  
*Leptotataromys* 42, 47, 134, 145, VIII  
*Leptotomus* 30, 35, 37, 140  
*Loncheres* 108, 112

## M

*Makalata* 33, 118, 119, 120  
*Manitsha* 130, 140  
*Marmota* 19, 144  
*Massoutiera* 27, 48, 51, 134, 145, VIII  
*Megapedetes* 52  
*Mesomys* 120, 121  
*Metaphiomys* 62, 67, 136, 137, 140, 150, X  
*Metkamys* 45  
*Miohystrix* 64  
Mixodontia 146, V  
Muridae 20, 127  
*Myocastor* 123, 124, 126, 142, III  
Myocastoridae 124, 125, 131, 142  
Myomorpha 8, 28, 126, 132, 140, 147, IV  
Myophiomysidae 66  
*Myoprocta* 91, 94, 97, 139  
*Myospalax* X  
*Mysops* 25, 41, 42, 43, 132, 135, VI

## N

*Nelomys* 113, 114  
*Nechoerus* 89, 92, 139, I

*Neoreomys* 93, 94, 139  
Notoungulata 147

## O

*Octodon* 27, 102, 105  
Octodontidae 27, 99, 101, 102, 107, 108, 109, 128, 131, 138, 145, X  
Octodontoidea 25, 28, 102, 107, 108, 114, 120, 124, 125, 138, 139, 140  
*Octodontomys* 99, 102, 105  
"Olenopsis" 93, 94, 95  
*Ondatra* 31

## P

Paramyidae 17, 18, 29, 34, 35, 43, 127, 130, 131, 142, V  
*Paramys* 127, 129  
*Paraphiomys* 68, 72, 137, 140, X  
*Pedetes* 28, 48, 52, 52, 53, 131, 134, VIII  
Pedetidae 15, 19, 20, 21, 48, 52, 134, 142  
*Pellegrinia* 27, 31, 33, 47, 48, 50, 134, 145, 146, VIII  
*Perimys* 76, 77, 138  
*Petrokoslovia* 45  
Petromuridae 66, 71, 72, 131, 137  
*Petromus* 66, 69, 71, 72, 137, II, X  
Phiomorpha 17, 17, 18, 66, 137, 140, 142, 149, 150, 151, X  
Phiomyidae 62, 66, 72, 131, 136, 137, 145, 148, 150, 151, X  
*Phiomys* 62, 68, 72, 136, 137, 140, 150  
*Platypittamys* 27, 33, 101, 102, 103, 132, 138, 139, 140, 147, 149, 150, X, XI  
Platyrrhini 147  
*Pomomys* 137  
*Prodolichotis* 84, 86  
*Proechimys* 119, 120, 122  
*Prolapsus* 21, 32, 35, 36, 38, 40, 130, 131, 132, 140, 149, 150, VI  
*Prosciurus* 143  
Prosimiae 147  
*Prospaniomys* 125  
*Protacaremys* 101, 102

*Protechimys* 137  
*Protophiomys* 66, 131, 133, 136, 140, 150, **X**  
Protoptychidae 34, 36, 42, **43**, 132  
*Protoptychus* 20, 21, 29, 42, **43**, 131, 132, 133, 140,  
149, **VI**  
*Pseudocylindrodon* 132  
Pseudosciuridae 142

## R

*Rattus* 127, 129  
Reithroparamyidae 20, 34, 147  
*Reithroparamys* 21, 32, 35, **37**, 140  
*Rhombomylus* 146, **V**  
Rodentia 18, 31, 146, 147

## S

*Sallamys* 108, **109**, 139, 147, 149, **XI**  
*Sardomys* 47, 48, **49**, 134, 145  
*Sayimys* 48, **49**, 134, 145  
*Saykanomys* 45  
*Sciamys* 27, 102, **103**  
Sciuravidae 34, 35, **39**, 128, **130**, 131, 132  
Sciuridae 19, 20, 140  
Sciurognathi 22, 34  
"Scleromys" 93, 94, **95**, **III**, **XII**  
*Scotamys* 76, **77**, 138, 140, 147, 149, 150, **XI**  
*Sespemys* 132  
*Sivacanthion* 64  
*Spalacopus* 101, **106**, 106, 108

*Spaniomys* 124, **125**, 142, **XII**  
*Steiromys* 72, **73**, 74, 129  
*Stichomys* 108, **110**, **II**, **XII**

## T

*Tamquammys* 44, 133  
*Tetrastylus* **82**, 84  
Theridomyidae 29, **137**, 138, 143  
Theridomyoidea 18, 20, 21  
*Theridomys* 137  
*Thisbemys* 25, 35, **38**, 140, **I**, **III**, **V**  
*Thrichomys* **122**, 120, 124, **I**  
Thryonomyidae 66, **70**, 72, 131, 134, 137  
Thryonomyoidea 18, 64, 66, 69, 72, 133, 135, **136**,  
137, 140, 142, 149, 150, 151, **X**  
*Thryonomys* 30, 66, 69, **70**, 72, 137  
*Titanotheriomys* 132  
Tsaganomyidae 18, 30, 48, **53**, 131, **134**, 135, 140,  
142  
*Tsaganomys* 21, 48, 53, **54**, 54, **55**, 135, 140, **IX**  
*Tsinlingomys* 44, 133, 134

## X

Xenarthra 147

## Y

Yuomyidae 133, 134

## TAFELN

Vorbe merkung : Falls nicht anders angegeben, sind die Bilder so orientiert, daß bei Longitudinalschnitten die Apikalseite oben und die EDJ links liegt. Bei Transversalschnitten liegt die EDJ unten und bei Tangentialschnitten die Apikalseite oben; invers: Bild ist seitenverkehrt wiedergegeben.

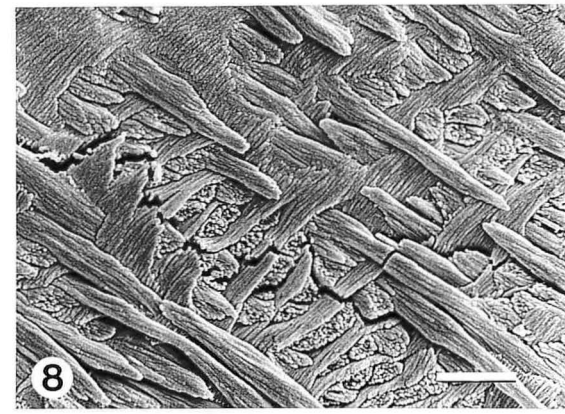
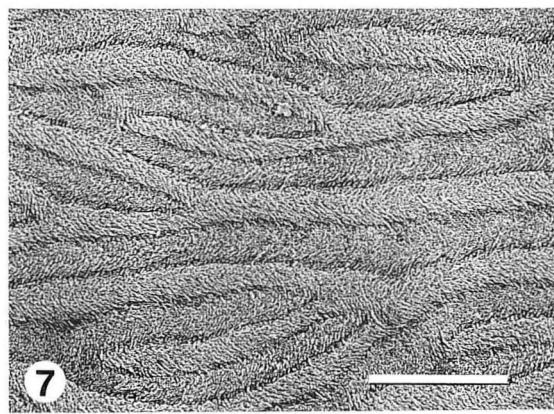
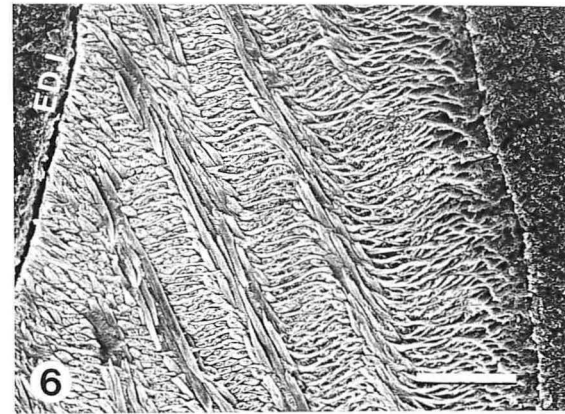
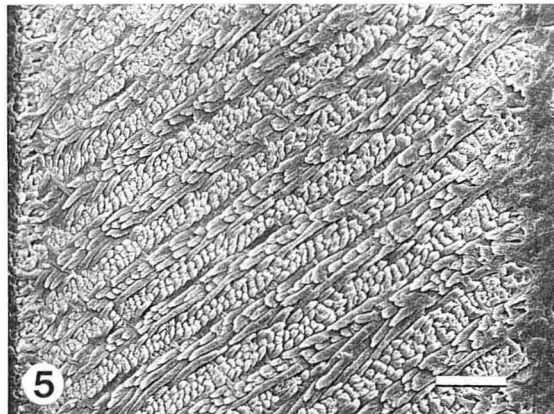
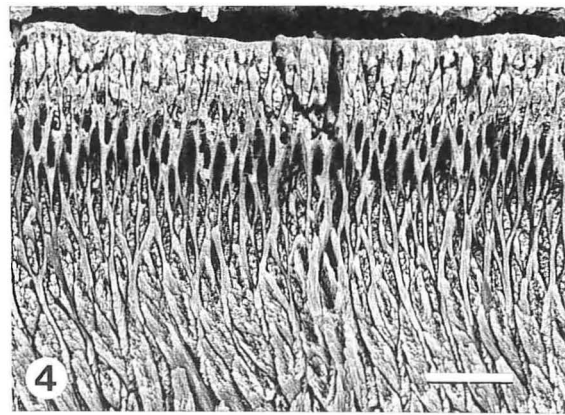
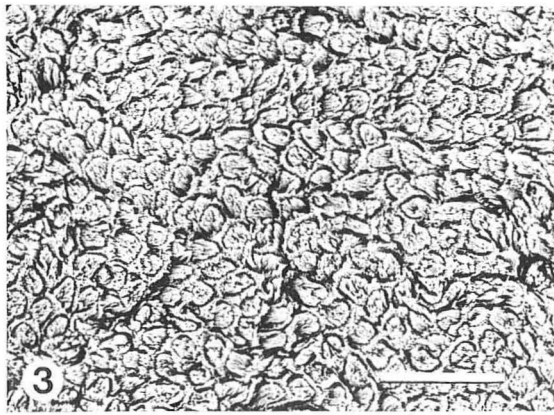
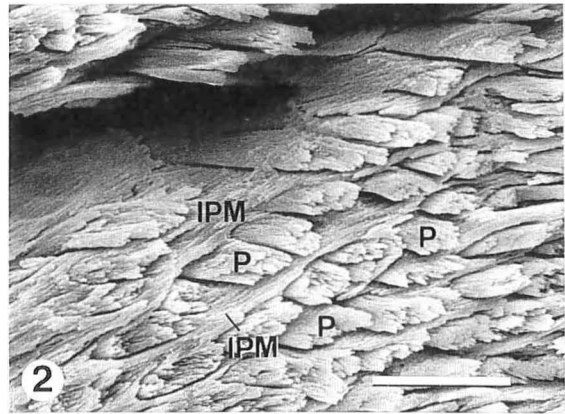
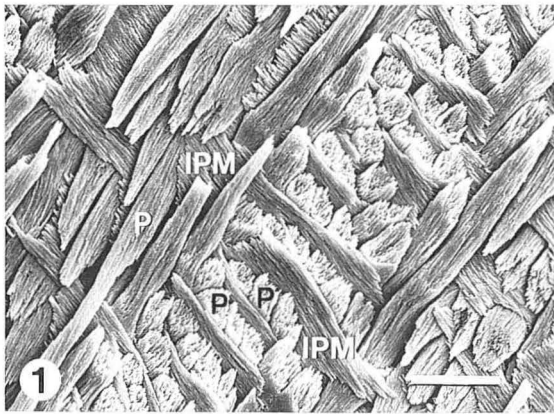
### TAFEL 1

Prismen und Hunter-Schreger-Bänder

TAFEL 1

Prismen und Hunter-Schreger-Bänder

- Fig. 1.— Der Zahnschmelz wird aus Prismen (P) und Interprismatischer Matrix (IPM) aufgebaut, die beim abgebildeten Beispiel plattenartig zwischen den Prismen verläuft. *Kannabateomys amblyonyx*, I inf., longitudinal, Ausschnitt der PI; rezent, Brasilien; SSLG Nr. 798. Maßstab 10  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 2.— Ein durch das Schleifen induzierter Riß läßt den dreidimensionalen Verbund von Prismen und IPM erkennen. Die IPM anastomosiert zwischen den Prismen, die flachovale Querschnitte zeigen. *Baluchimyinae*, gen. et. sp. indet., I inf., transversal, Ausschnitt der PI; Unter-Miozän, Beluchistan; SSLG Nr. 915. Maßstab 10  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 3.— Unregelmäßig-rundliche Prismenquerschnitte bei pauciserialen HSB. Die IPM umhüllt die Prismen allseitig und ist durch wohlausgebildete Prismenscheiden (meist vollständig geschlossen) von ihnen getrennt. *Thisbemys corrugatus*, I inf., tangential, Ausschnitt der PI; Mittel-Eozän, Wyoming; SSLG Nr. 839. Maßstab 20  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 4.— In der Portio externa zeigen die Prismen meist flachovale bis lanzettförmige Querschnitte. Die IPM erscheint netzartig zwischen den quergetroffenen Prismen. Beim abgebildeten Präparat sind die Prismen z.T. sehr stark ausgeätzt, während die IPM stegartig stehengeblieben ist. *Kannabateomys amblyonyx*, I sup., transversal, äußere PI und PE; rezent, Brasilien; SSLG Nr. 798. Maßstab 10  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 5.— Hunter-Schreger-Bänder (HSB). Die Prismen liegen in Lagen übereinander; innerhalb ihrer Lagen verlaufen sie parallel, in angrenzenden Lagen kreuzen sie sich unter etwa 90°. Diese Lagen erscheinen im Längsschnitt als Bänder (HSB), die beim abgebildeten Beispiel mit etwa 35° nach apikal ansteigen. *Hoplomys gymnurus*, I inf., longitudinal, PI; rezent, Costa Rica; SSLG Nr. 810. Maßstab 30  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 6.— Hunter-Schreger-Bänder im Querschnitt. Die HSB stehen sehr steil. In den längsgetroffenen HSB verlaufen die Prismen nahezu in der Bildebene und lassen sich über längere Strecken verfolgen. *Thrichomys apereoides*, I sup., transversal, Medialseite des Zahns, EDJ links; rezent, Paraguay; SSLG Nr. 784. Maßstab 30  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 7.— Im Tangentialschliff läßt sich ein Aufgabeln der HSB beobachten. Die Bänder gabeln abwechselnd nur nach links oder rechts auf. *Nechoerus* sp. indet., I inf., tangential, Ausschnitt der PI; Pleistozän, Arizona; SSLG Nr. 856. Maßstab 100  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 8.— Die HSB wirken als Rißfangmechanismus. Durch die unterschiedliche Orientierung der Prismen benachbarter Bänder und die zusätzliche Vernetzung mit der IPM werden vordringende Risse aufgespleißt und so gestoppt. *Dactylomys dactylinus*, I inf., longitudinal, Ausschnitt der PI; rezent, Peru; SSLG Nr. 791. Maßstab 10  $\mu\text{m}$ .





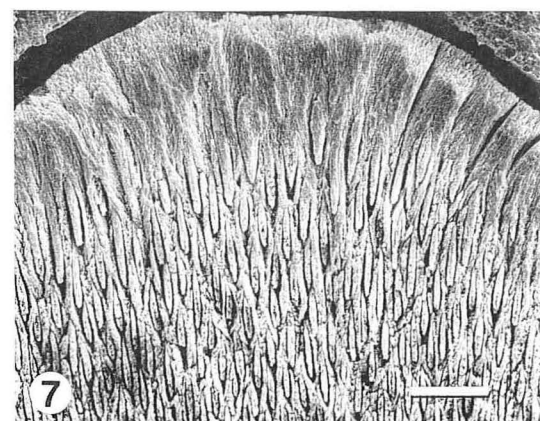
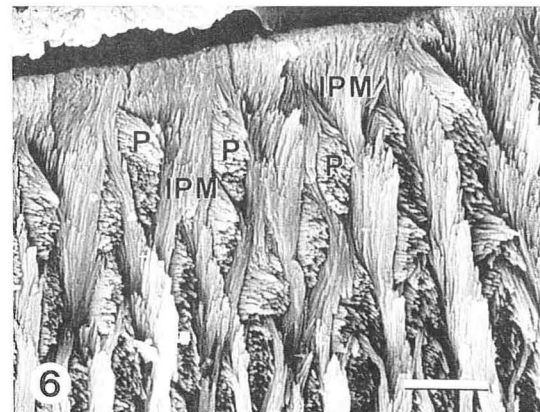
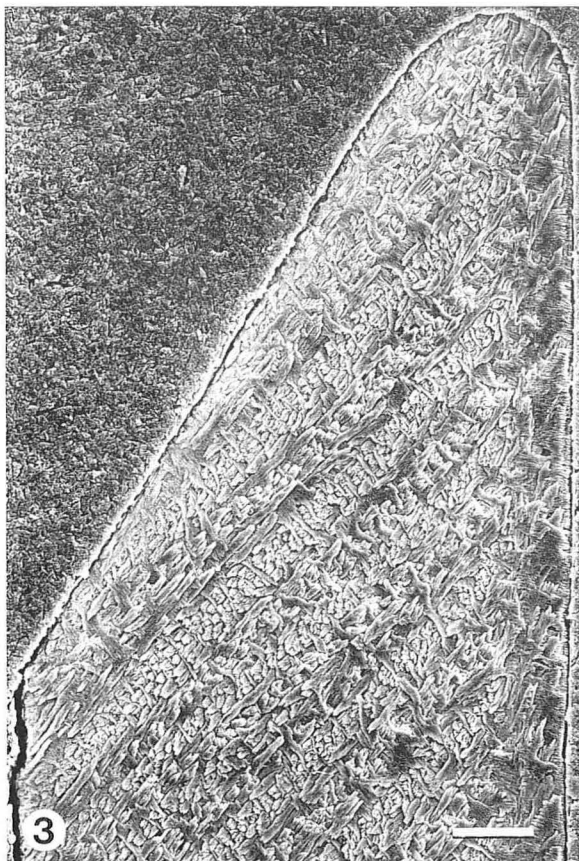
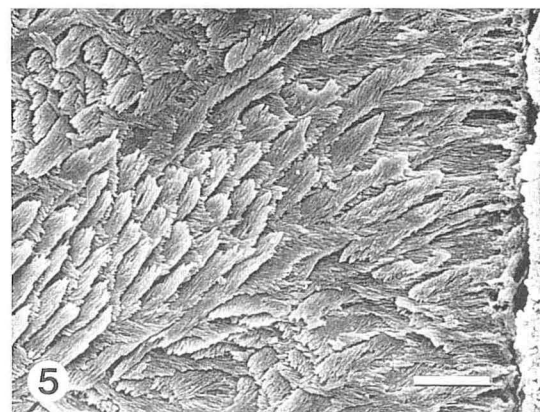
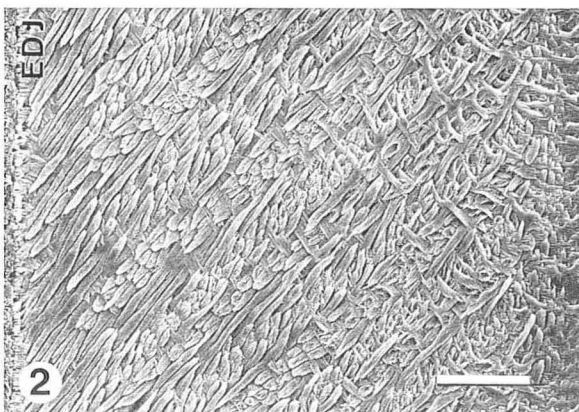
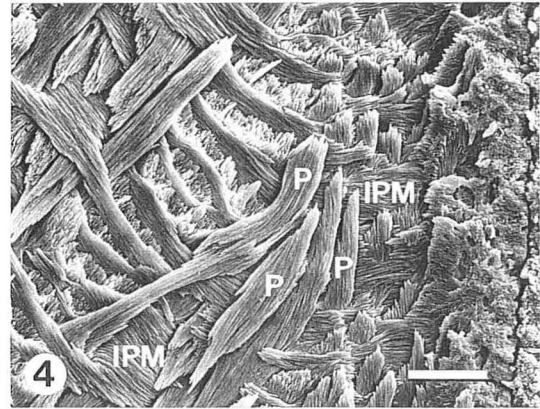
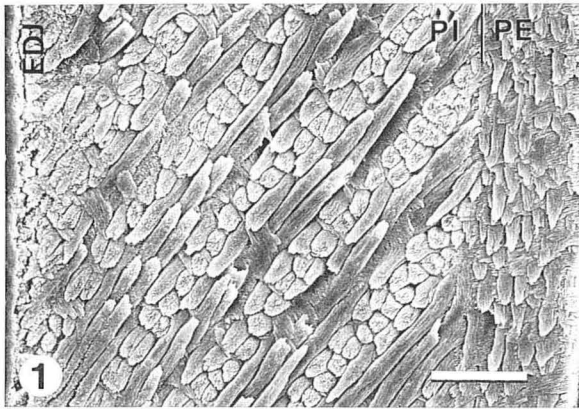
TAFEL 2

Schmelztypen und Schmelzmuster

## TAFEL 2

### Schmelztypen und Schmelzmuster

- Fig. 1.— Das Inzisiven-Schmelzmuster der Nager besteht bis auf wenige Ausnahmen aus zwei Schichten, einer Portio interna (PI) mit HSB und einer Portio externa (PE) mit Radialschmelz. *Abrocoma bennetti*, I inf., longitudinal, Übersicht; rezent, Zentralchile; SSLG Nr. 619. Maßstab 20  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 2.— Unmittelbar an der EDJ kann eine Zone mit parallelen Prismen vorkommen (innere Startzone, "innerer radialer Schmelz"); sie überschreitet 20  $\mu\text{m}$  Dicke im allgemeinen nicht. *Felovia vae*, I inf., longitudinal, Übersicht, invers; rezent, Mauretanien; SSLG Nr. 982. Maßstab 30  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 3.— Die HSB verlaufen spitzwinklig zur Usurfläche des Inzisiven. *Stichomys regularis*, I inf., longitudinal, Übersicht der Zahnspitze; Miozän, Patagonien; SSLG Nr. 826. Maßstab 30  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 4.— Bei den meisten Nagern sind die Prismen im Radialschmelz der PE steiler als die HSB inkliniert (80-90°). *Kannabateomys amblyonyx*, I inf., longitudinal, Ausschnitt der äußeren PI mit PE; rezent, Brasilien; SSLG Nr. 798. Maßstab 10  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 5.— Die Bathyergoidea zeigen im Radialschmelz der PE eine Autapomorphie innerhalb der Hystricognathi: Die Prismen verringern ihre Inklination und verlaufen bei mehreren Arten sogar horizontal (Inklination = 0°). *Cryptomys hottentotus*, I sup., longitudinal, Ausschnitt der äußeren PI mit PE, invers; rezent, Südafrika. Maßstab 10  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 6.— Die Prismen ziehen nicht ganz bis zur Schmelzaußenfläche durch, sondern verlieren sich kurz vorher. Sind die Prismen in der PE steil inkliniert (d.h. zur IPM gewinkelt), beteiligen sie sich nicht am Aufbau der PLEX; diese wird von Kristalliten der IPM gebildet, die seitlich an den Prismen vorbeitreten und zur PLEX zusammen fließen. *Petromus typicus*, I sup., transversal, Ausschnitt der PE; rezent, Südafrika. Maßstab 5  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 7.— Verlaufen die Prismen in der PE horizontal (d.h. parallel zur IPM), fließen ihre Kristallite offensichtlich in die PLEX mit ein. *Bathyergus suillus*, I sup., transversal, Ausschnitt der äußeren PI und PE; rezent, Südafrika. Maßstab 10  $\mu\text{m}$ .



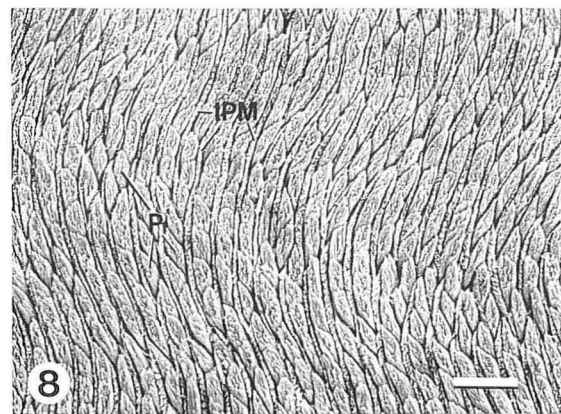
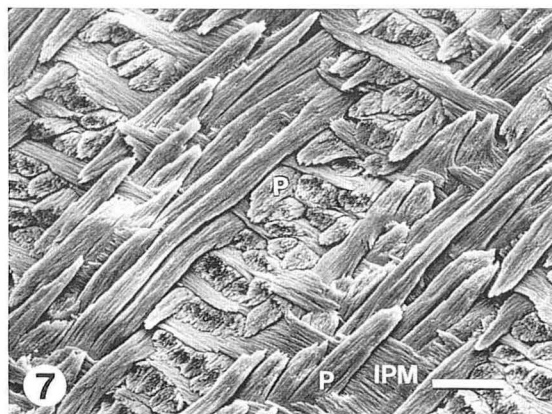
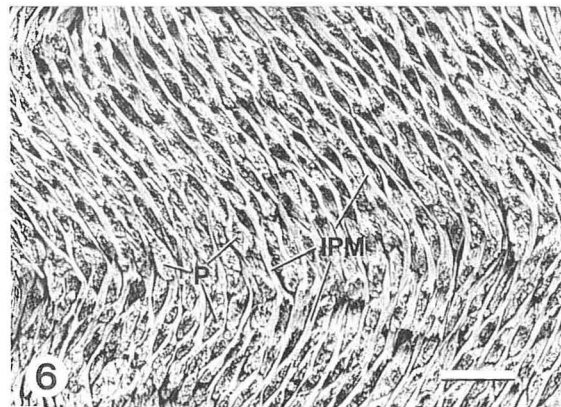
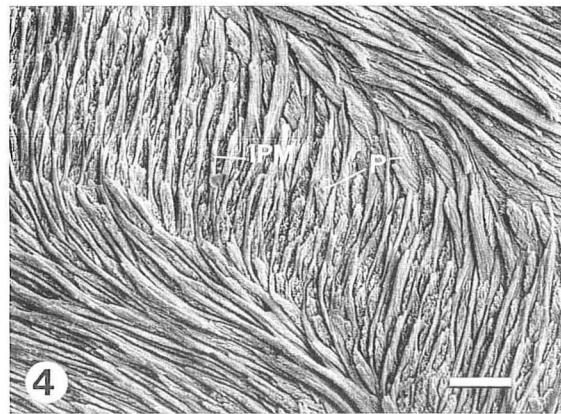
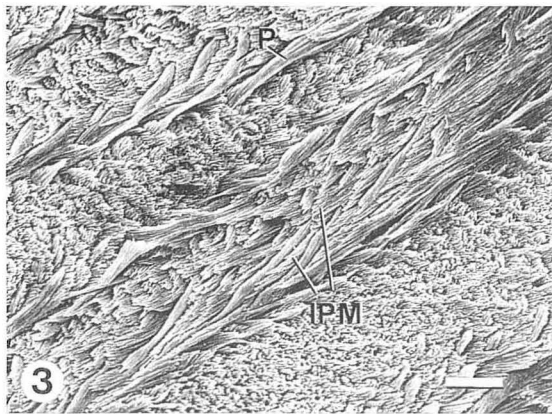
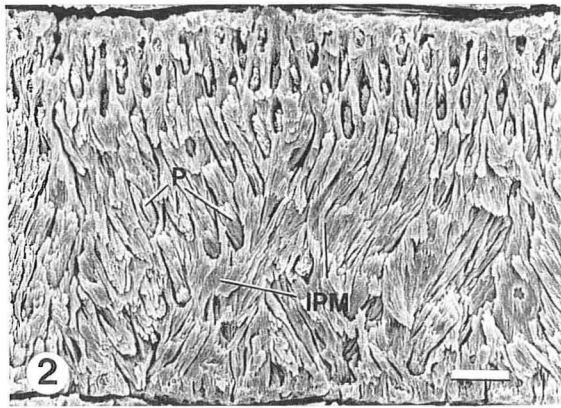
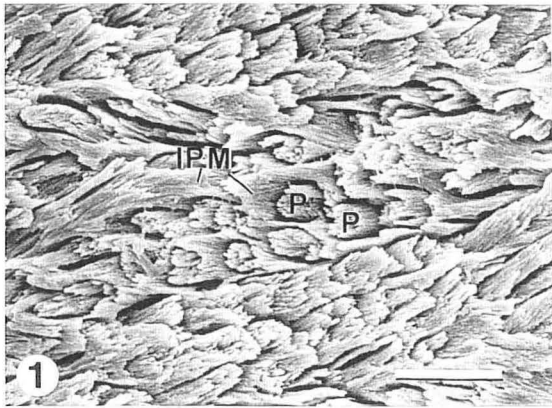


TAFEL 3

Pauciseriale und multiseriale HSB

## Pauciserielle und multiserielle HSB

- Fig. 1.— Pauciserielle HSB im Longitudinalschnitt. Kennzeichen pauciserialer HSB sind die dicke, allseitig umhüllende IPM, deutliche Prismenscheiden, geringe Inklination der HSB und das Fehlen von Übergangszonen; der Prismenquerschnitt ist unregelmäßig-rundlich. *Knightomys depressus*, I inf., Ausschnitt der PI; frühes Eozän, Wyoming; SSLG Nr. 816. Maßstab 10 µm.
- Fig. 2.— Pauciseriales Schmelzmuster im Transversalschnitt. Wegen der geringen Inklination der HSB lassen sich einzelne Prismen in der PI über längere Strecken verfolgen. Die PE zeigt die für das pauciserielle Schmelzmuster typischen seitlich wenig abgeflachten Prismen, die weitständig in einer dicken IPM stehen. *Thisbemys corrugatus*, I inf., Übersicht; Mittel-Eozän, Wyoming; SSLG Nr. 839. Maßstab 10 µm.
- Fig. 3.— Multiserielle HSB mit begleitender IPM im Longitudinalschnitt. Im Gegensatz zu pauciserialen HSB zeigen die Bänder Übergangszonen und sind stärker inkliniert. Die IPM ist dünner, die Prismenscheiden sind nur undeutlich entwickelt. *Atherurus africanus*, I inf., Ausschnitt der PI; rezent, ohne Daten; SSLG Nr. 626. Maßstab 10 µm.
- Fig. 4.— Multiserielle HSB mit begleitender IPM im Transversalschnitt. Die Prismen sind seitlich stärker abgeflacht als bei pauciserialen HSB und die IPM ist wesentlich dünner. *Atherurus africanus*, I inf., Ausschnitt der PI; rezent, ohne Daten; SSLG Nr. 626. Maßstab 10 µm.
- Fig. 5.— Multiserielle HSB mit spitzwinklig-anastomosierender IPM im Longitudinalschnitt. Die IPM bildet mit den Prismen einen deutlichen Winkel, der beim abgebildeten Beispiel etwa 45° beträgt. "*Scleromys*" *colombianus*, I inf., Ausschnitt der PI; Miozän, Kolumbien; SSLG Nr. 770. Maßstab 10 µm.
- Fig. 6.— Multiserielle HSB mit spitzwinklig-anastomosierender IPM im Transversalschnitt. Im Querschnitt läßt sich das Anastomosieren der IPM besonders gut erkennen; sie wirkt wie ein Netz, in dessen Maschen die quergetroffenen Prismen stecken. *Lagostomopsis* sp. indet., I inf., Ausschnitt der PI; Ober-Pliozän, Argentinien; SSLG Nr. 775. Maßstab 10 µm.
- Fig. 7.— Multiserielle HSB mit rechtwinklig-plattiger IPM im Longitudinalschnitt. Durch die streng rechtwinklige Anordnung der IPM-Platten, die nur selten anastomosieren, wirkt dieser Schmelztyp besonders geordnet. *Myocastor coypus*, I inf., Ausschnitt der PI; rezent, Pelztierzucht; SSLG Nr. 242. Maßstab 10 µm.
- Fig. 8.— Multiserielle HSB mit rechtwinklig-plattiger IPM im Transversalschnitt. Die dünnen IPM-Platten stehen fast ohne zu anastomosieren zwischen den Prismenreihen. *Myocastor coypus*, I inf., Ausschnitt der PI; rezent, Pelztierzucht; SSLG Nr. 242. Maßstab 10 µm.





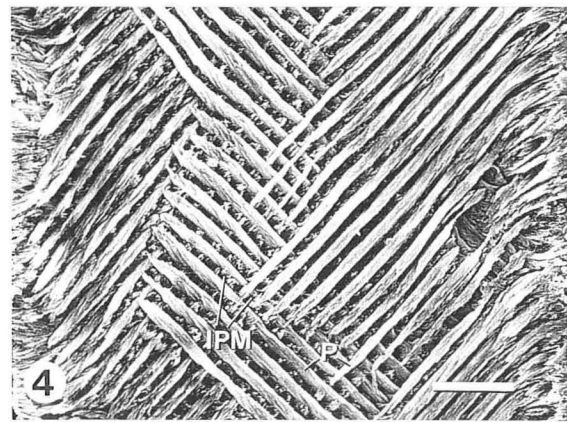
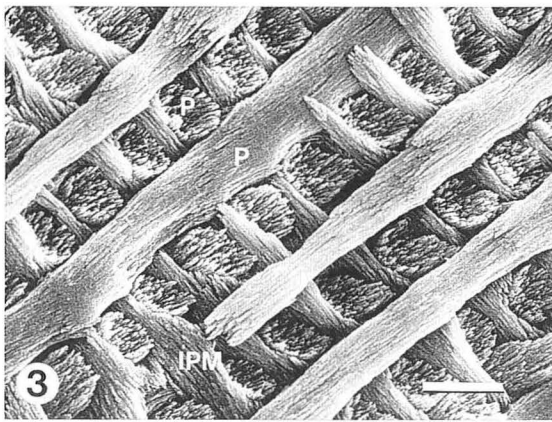
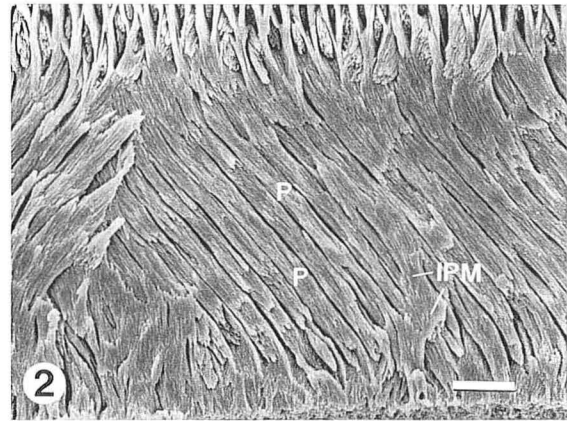
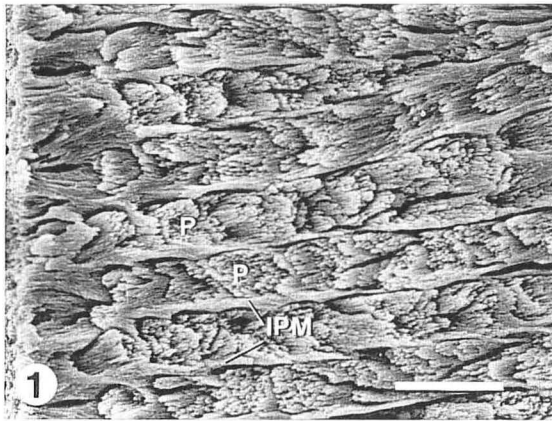
TAFEL 4

Uniseriale HSB

TAFEL 4

Uniseriale HSB

- Fig. 1.— Uniseriale HSB mit umhüllend-begleitender IPM im Longitudinalschnitt. Die HSB sind auf ein Prisma ausgedünnt. Die IPM umhüllt die Prismen allseitig, ist zwischen den Prismenlagen (=HSB) allerdings dicker als innerhalb der HSB. Die HSB sind kaum inkliniert. *Ardynomys* sp. indet., I inf., Ausschnitt der PI; Unter-Oligozän, Mongolei; SSLG Nr. 847. Maßstab 10  $\mu$ m.
- Fig. 2.— Uniseriale HSB mit umhüllend-begleitender IPM im Transversalschnitt. Wegen der geringen Inklination der HSB lassen sich die Prismen durch die gesamte PI verfolgen. Die relativ dünne umhüllend-begleitende IPM läßt sich nur schwer von den Prismen differenzieren. *Ardynomys* sp. indet., I inf., PI; Unter-Oligozän, Mongolei; SSLG Nr. 847. Maßstab 10  $\mu$ m.
- Fig. 3.— Uniseriale HSB mit rechtwinkliger IPM im Longitudinalschnitt. Sie sind durchweg stärker inkliniert als uniseriale HSB mit begleitender IPM. Die Prismen stehen rechtwinklig zueinander und die IPM verläuft senkrecht zu ihnen in der dritten Raumrichtung. Dieser Schmelztyp ist auf die Myomorphen beschränkt. *Dicrostonyx torquatus*, I inf., Ausschnitt der PI; rezent, Banks Island, Kanada; SSLG Nr. 1003. Maßstab 5  $\mu$ m. Bild: W. v. Koenigswald.
- Fig. 4.— Uniseriale HSB mit rechtwinkliger IPM im Transversalschnitt (EDJ links). In dieser Schnittebene lassen sich gut die rechtwinklig gekreuzten Prismen und die senkrecht zu ihnen verlaufende IPM (aus der Bildebene hervortretend) erkennen. *Myospalax psilurus*, I inf., PI; Alt-Pleistozän, Hebei, China; SSLG Nr. 1083. Maßstab 10  $\mu$ m. Bild: W. v. Koenigswald.



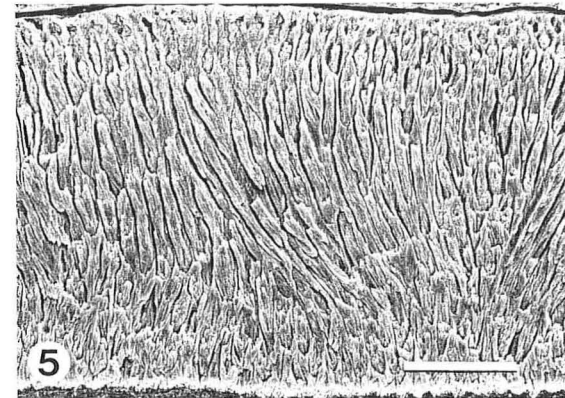
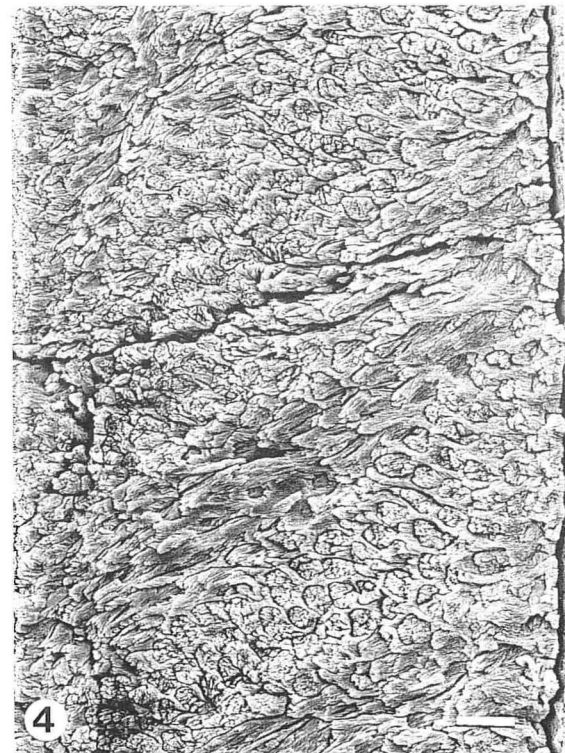
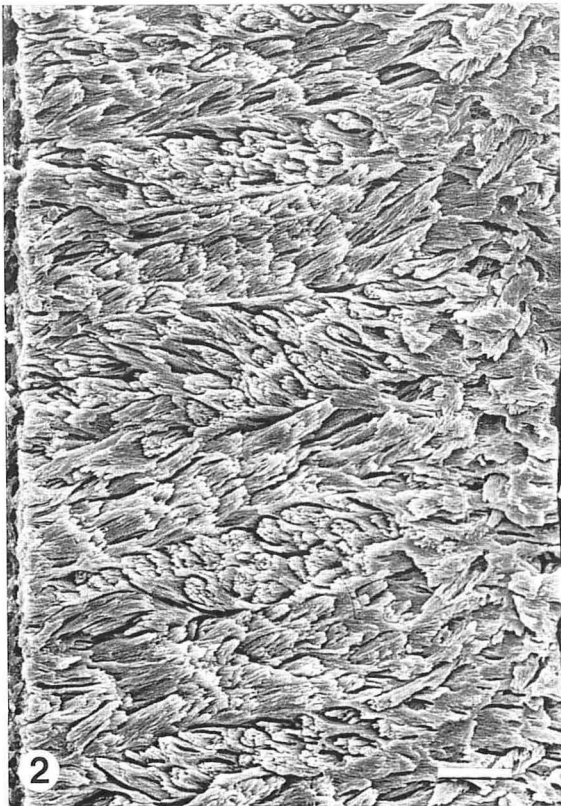
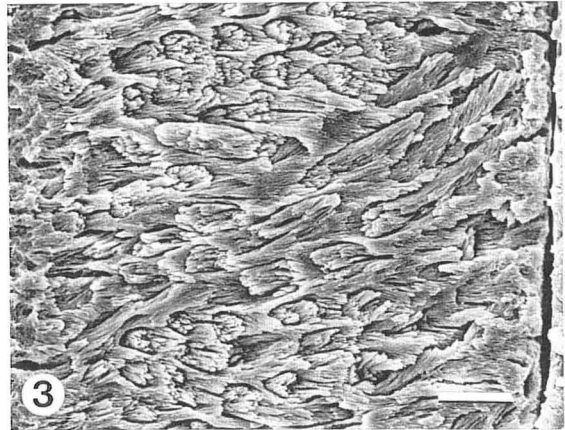


TAFEL 5

Paramyidae und *Rhombomylus*

Paramyidae und *Rhombomylus*

- Fig. 1.— *Acritoparamys atavus*, I inf., transversal, Übersicht; oberstes Paläozän, Montana; SSLG Nr. 812. Im pauciserialen Schmelzmuster von *Acritoparamys* verlaufen die Prismen in der PE horizontal (Inklination = 0°); die Kristallite sind hier leicht divergierend um deren Längsachse angeordnet. Nach außen gehen die Prismen in der PLEX auf. Maßstab 10 µm.
- Fig. 2.— *Knightomys depressus*, I inf., longitudinal, Übersicht; Unter-Eozän, Wyoming; SSLG Nr. 816. *Knightomys* zeigt das typische pauciserialle Schmelzmuster mit nahezu horizontalen HSB und begleitend-umhüllender IPM; Prismenübertritte sind nur ganz vereinzelt zu beobachten. Maßstab 10 µm.
- Fig. 3.— *Thisbomys corrugatus*, I inf., longitudinal, Übersicht; Mittel-Eozän, Wyoming; SSLG Nr. 839. *Thisbomys* besitzt ebenfalls ein typisches pauciserialles Schmelzmuster; in der PI treten die Prismenscheiden deutlich hervor. Maßstab 10 µm.
- Fig. 4.— *Rhombomylus* sp. indet. (Mixodontia), I, longitudinal, Übersicht; frühes Mittel-Eozän; Hubei-Provinz, China; IVPP Nr. V 5257; SSLG Nr. 387. Die pauciserialen HSB von *Rhombomylus* ähneln stark denen der frühen Nager, sind jedoch etwas dicker und stärker inkliniert; die PE ist reduziert. Maßstab 10 µm.
- Fig. 5.— *Rhombomylus* sp. indet. (Mixodontia), I, transversal, Übersicht; frühes Mittel-Eozän, China; SSLG Nr. 387. Im Querschnitt lassen sich die Prismenscheiden gut erkennen. Maßstab 30 µm.





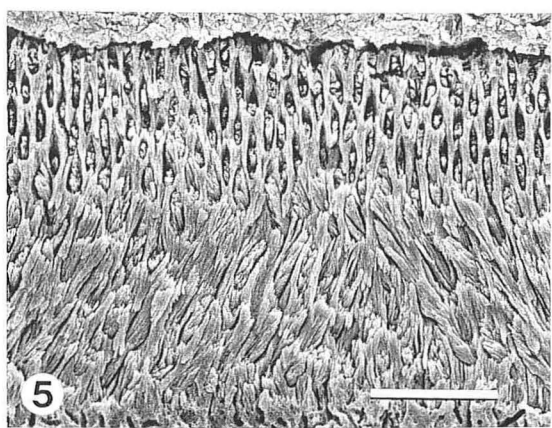
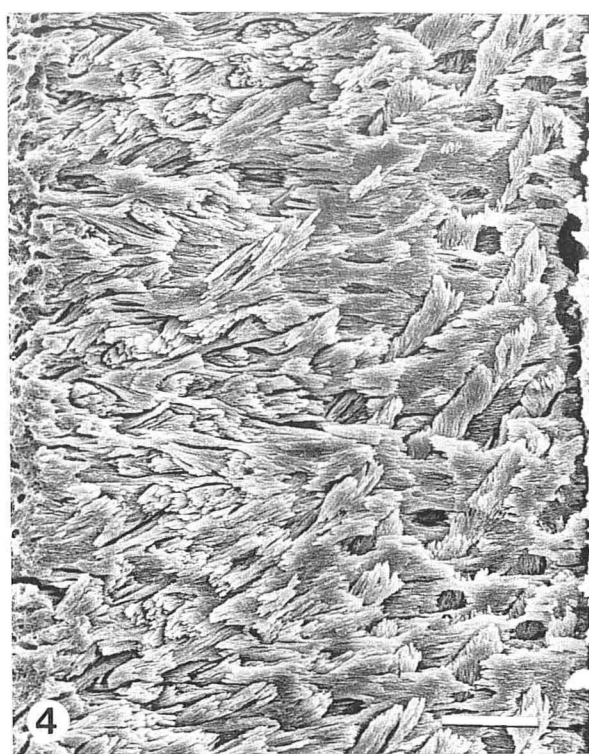
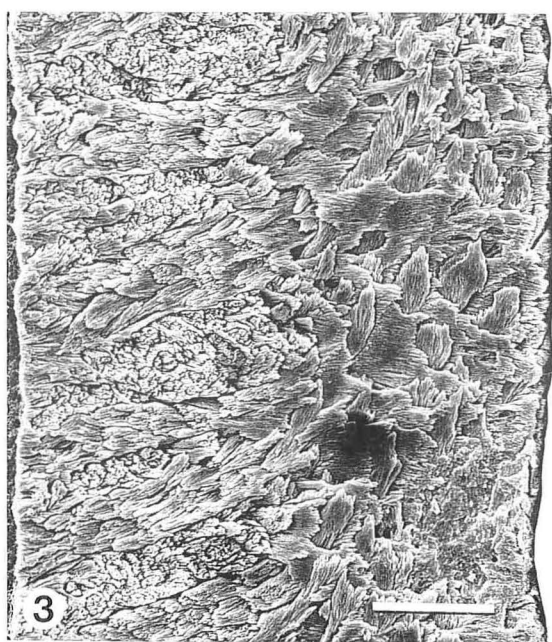
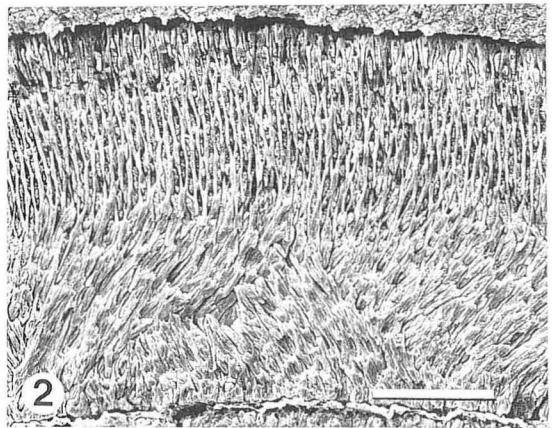
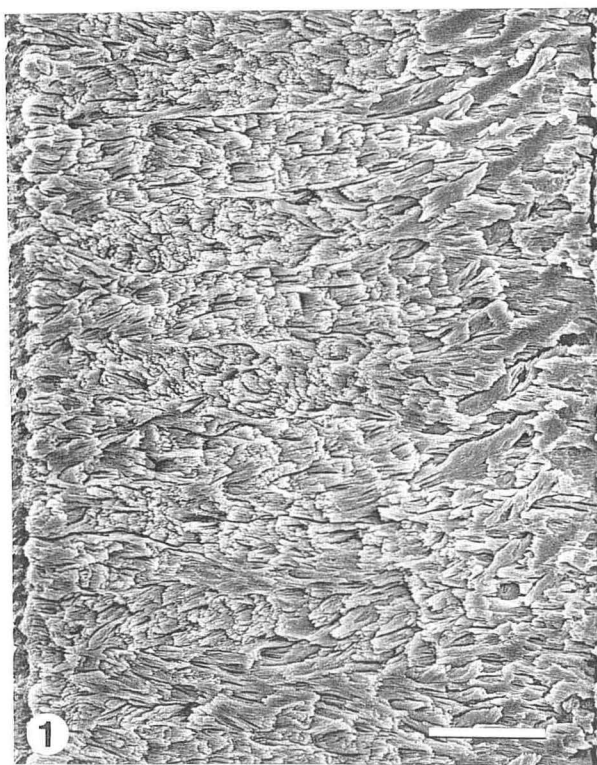
TAFEL 6

*Prolapsus, Protoptychus und Mysops*

TAFEL 6

*Prolapsus, Protoptychus und Mysops*

- Fig. 1.— *Prolapsus sibilatoris*, I inf., longitudinal, Übersicht, invers; Eozän, Texas; SSLG Nr. 761. *Prolapsus* besitzt typische pauciseriale HSB mit begleitend-umhüllender IPM und ohne Übergangszonen. Maßstab 20 µm.
- Fig. 2.— *Protoptychus hatcheri*, I inf., transversal, Übersicht; Eozän, Wyoming; SSLG Nr. 1053. Da die IPM bei pauciserialen HSB die Prismen in der PI begleitet und allseitig umhüllt, lassen sich beide Bauelemente im Querschliff schlecht auseinanderhalten; typisch für das pauciseriale Schmelzmuster ist die dicke IPM in der PE. Maßstab 30 µm.
- Fig. 3.— *Protoptychus hatcheri*, I inf., longitudinal, Übersicht; Eozän, Wyoming; SSLG Nr. 1053. *Protoptychus* zeigt typische pauciseriale HSB. Die PE ist mit etwa 50% Anteil am Schmelzband sehr dick. Ungewöhnlich ist die starke Abflachung der Prismen in der PE (siehe auch Querschliff). Maßstab 20 µm.
- Fig. 4.— *Mysops* sp. indet., I inf., longitudinal, Übersicht; Mittel-Eozän, Wyoming; SSLG Nr. 838. *Mysops* zeigt einen besonders unregelmäßigen Verlauf der pauciserialen HSB. Maßstab 10 µm.
- Fig. 5.— *Mysops* sp. indet., I inf., transversal, Übersicht; Mittel-Eozän, Wyoming; SSLG Nr. 838. Typisch für das pauciseriale Schmelzmuster sind die dicke IPM und die wenig abgeflachten Prismen in der PE. Maßstab 20 µm.





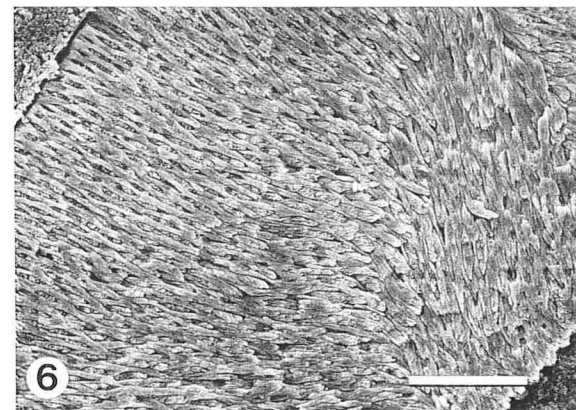
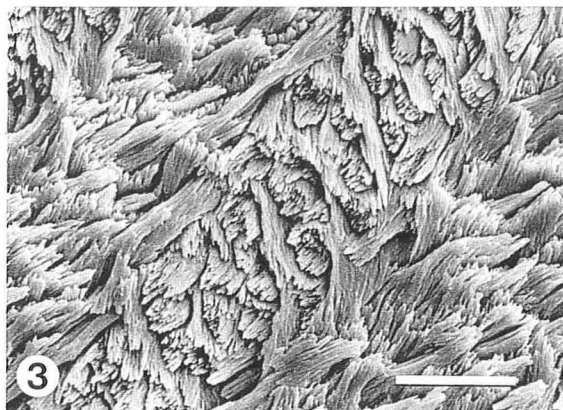
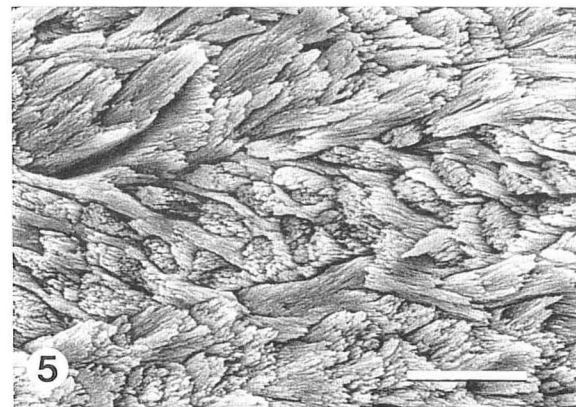
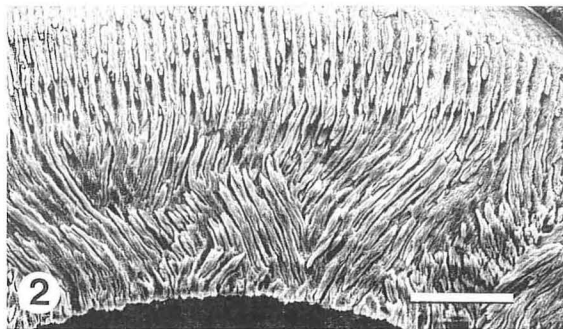
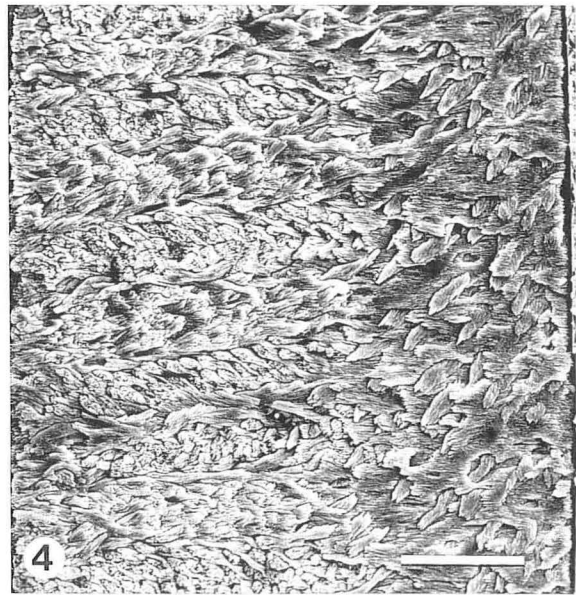
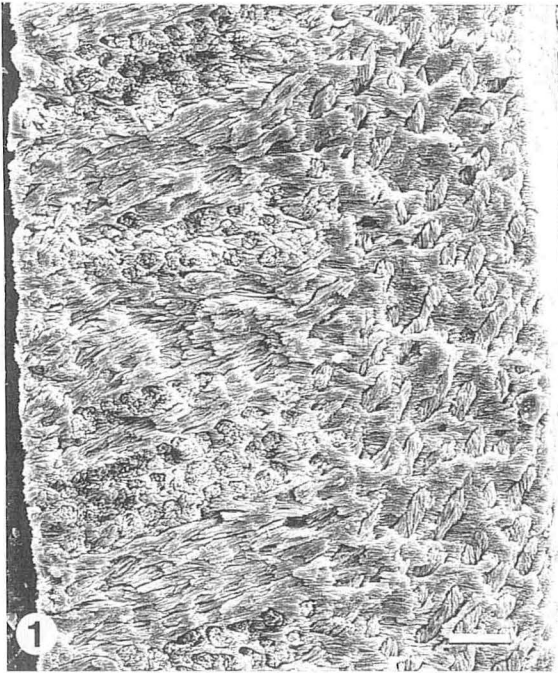
TAFEL 7

*Cocomys* und Chapattimyidae

TAFEL 7

*Cocomys* und Chapattimyidae

- Fig. 1.— *Cocomys lingchaensis*, I sup., longitudinal, Übersicht, invers; frühes Eozän, China; SSLG Nr. 1082. *Cocomys* zeigt typische pauciseriale HSB mit unregelmäßig-rundlichem Prismenquerschnitt; die einzelnen Bänder sind sehr unterschiedlich dick. Maßstab 10  $\mu$ m.
- Fig. 2.— *Cocomys lingchaensis*, I sup., transversal; PI und innere PE; frühes Eozän, China; SSLG Nr. 1082. Da die HSB nur schwach inkliniert sind, lassen sich einzelne Prismen im Transversalschnitt durch die ganze PI verfolgen. Maßstab 30  $\mu$ m.
- Fig. 3.— Baluchimyinae, gen. et sp. indet., I inf., longitudinal, Ausschnitt der PI; frühes Miozän, Pakistan; SSLG Nr. 915. Die Baluchimyinae besitzen multiseriale HSB mit spitzwinklig-anastomosierender IPM und häufigen Prismenübertritten. Maßstab 10  $\mu$ m.
- Fig. 4.— Chapattimyidae, gen. et sp. indet., I sup., longitudinal, Übersicht, invers; Mittel-Eozän, Pakistan; SSLG Nr. 631. Die eozänen Chapattimyiden zeigen pauciseriale HSB. Gegenüber *Cocomys* wirken die HSB gleichmäßiger, auch lassen sich einzelne Prismenübertritte erkennen; möglicherweise kündigt sich hier ein Übergang zu multiserialen HSB an. Maßstab 30  $\mu$ m.
- Fig. 5.— Chapattimyidae, gen. et sp. indet., I sup., longitudinal, Ausschnitt der PI, invers; Mittel-Eozän, Pakistan; SSLG Nr. 631. Auf diesem Bild lassen sich gut die unregelmäßig-rundlichen Prismenquerschnitte und die dicke, umhüllend-begleitende IPM erkennen. Maßstab 10  $\mu$ m.
- Fig. 6.— Chapattimyidae, gen. et sp. indet., I sup., transversal, Übersicht; Mittel-Eozän, Pakistan; SSLG Nr. 631. In Transversalschliff kann man die für das pauciseriale Schmelzmuster typische dicke IPM besonders gut sehen. Maßstab 30  $\mu$ m.



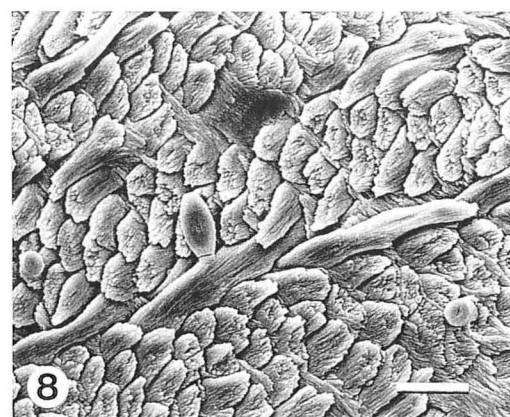
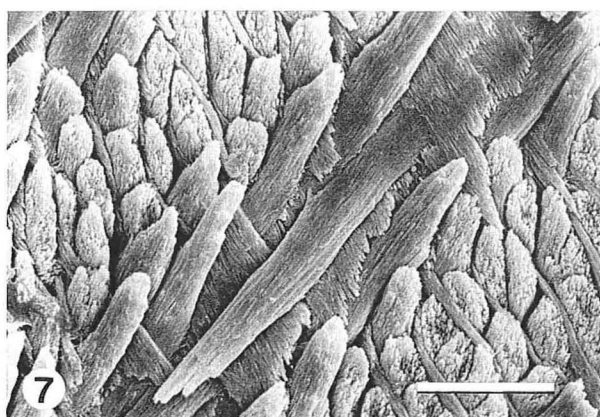
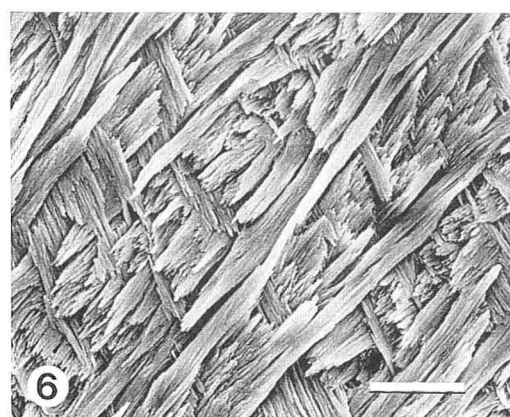
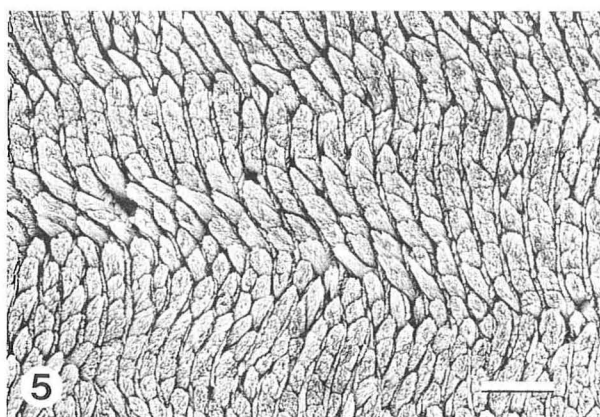
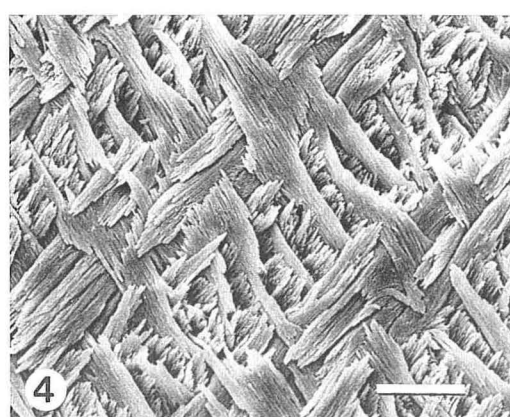
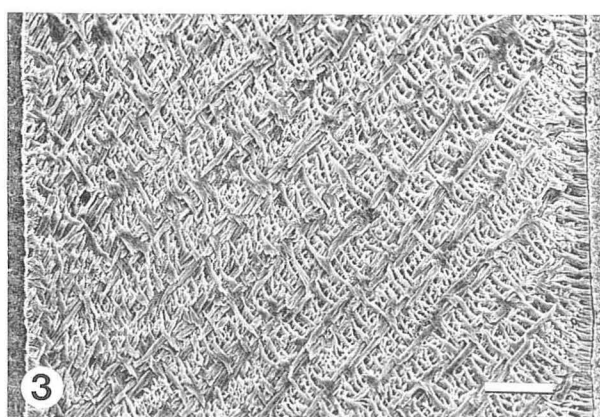
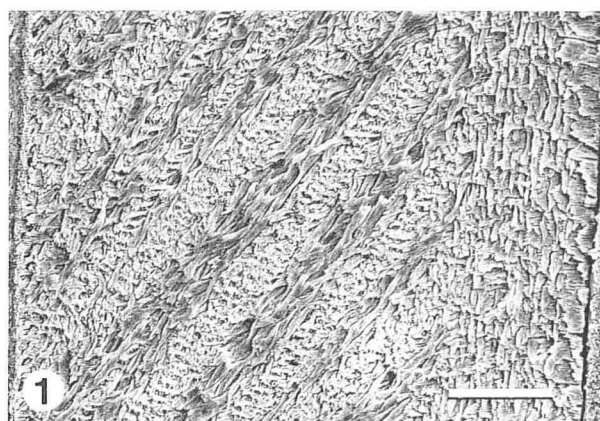


TAFEL 8

Ctenodactylidae und *Pedetes*

Ctenodactylidae und *Pedetes*

- Fig. 1.— *Leptotataromys* sp. indet., kleine Form, I inf., longitudinal, Übersicht; Ober-Oligozän, Mongolei; SSLG Nr. 892. Die multiseriellen HSB von *Leptotataromys* sind ziemlich steil inkliniert und zeigen häufige Prismenübertritte. Maßstab 30  $\mu$ m.
- Fig. 2.— *Leptotataromys* sp. indet., große Form, I inf., longitudinal, Ausschnitt der PI, invers; Ober-Oligozän, Mongolei; SSLG Nr. 893. Die Detailaufnahme läßt gut die spitzwinklig zu den Prismen verlaufende IPM erkennen. Maßstab 10  $\mu$ m.
- Fig. 3.— *Pellegrinia panormensis*, I inf., longitudinal, Übersicht, invers; Pleistozän, Sizilien; SSLG Nr. 634. *Pellegrinia* besitzt multiseriale HSB mit rechtwinklig-plattiger IPM. Die PE ist bis auf einen geringen Rest reduziert. Maßstab 30  $\mu$ m.
- Fig. 4.— *Pellegrinia panormensis*, I inf., longitudinal, Ausschnitt der PI, invers; Pleistozän, Sizilien; SSLG Nr. 634. Die rechtwinklig zu den Prismen ausgerichteten IPM-Platten verleihen dem Schmelz ein besonders geordnetes Aussehen. Maßstab 10  $\mu$ m.
- Fig. 5.— *Massoutiera mzabi*, I inf., transversal, Ausschnitt der PI; rezent, Algerien; SSLG Nr. 914. Im Transversalschnitt lassen sich die dünnen IPM-Platten zwischen den Prismenreihen gut erkennen. Maßstab 10  $\mu$ m.
- Fig. 6.— *Massoutiera mzabi*, I inf., longitudinal, Ausschnitt der PI; rezent, Algerien; SSLG Nr. 914. Bis auf geringe Unterschiede in der Inkliniation lassen sich die HSB der miozänen bis rezenten Ctenodactylidae nicht voneinander unterscheiden. Maßstab 10  $\mu$ m.
- Fig. 7.— *Ctenodactylus gundi*, I inf., longitudinal, Ausschnitt der PI, invers; rezent, Labortier; SSLG Nr. 519. Die IPM tritt gegenüber den Prismen stark in den Hintergrund. Maßstab 10  $\mu$ m.
- Fig. 8.— *Pedetes capensis*, I inf., longitudinal, Ausschnitt der PI, invers; rezent, Südafrika; SSLG Nr. 867. Die HSB von *Pedetes* besitzen ebenfalls rechtwinklig-plattige IPM und ähneln denen der Ctenodactylidae, sind jedoch schwächer inkliniert. Maßstab 10  $\mu$ m.



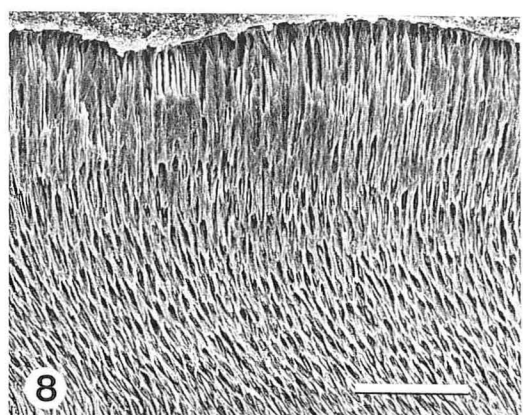
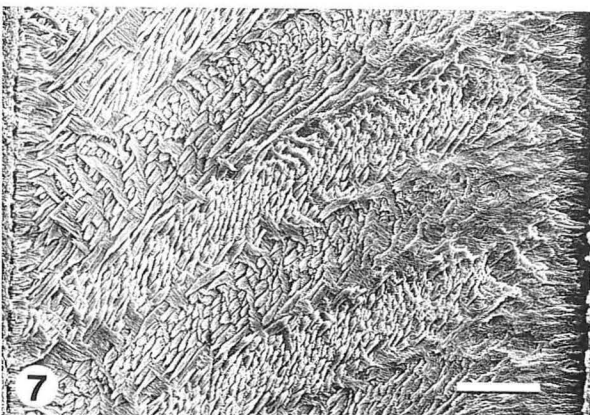
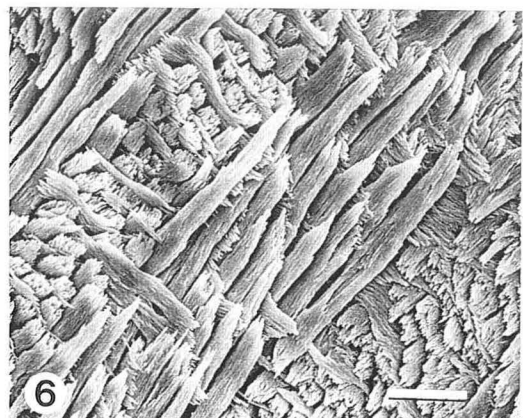
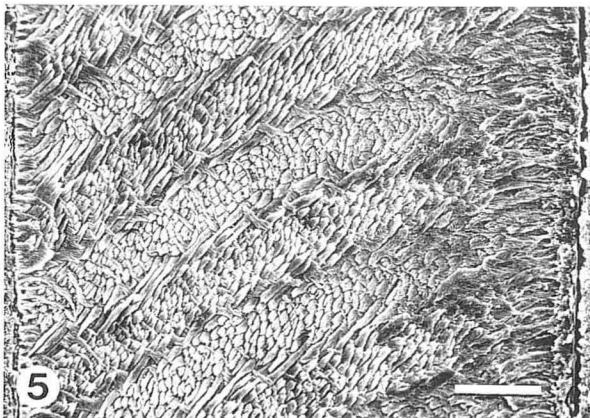
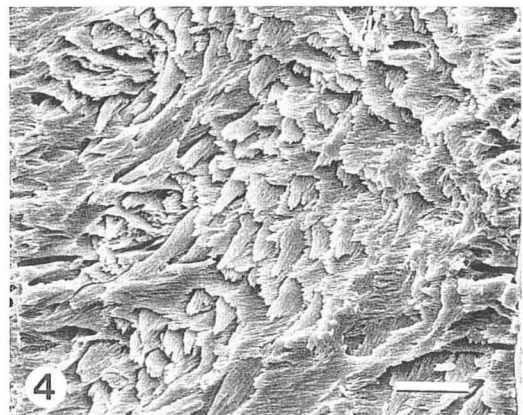
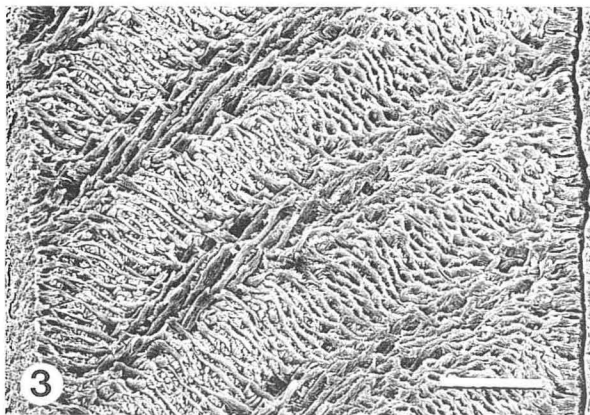
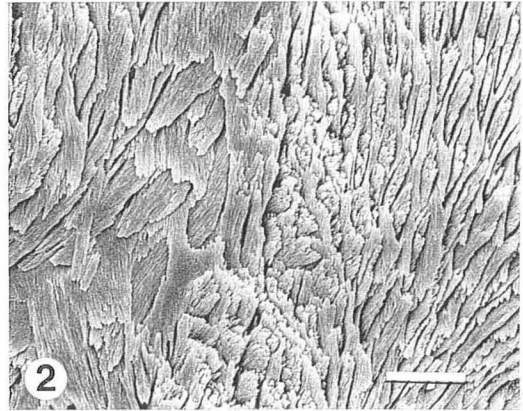
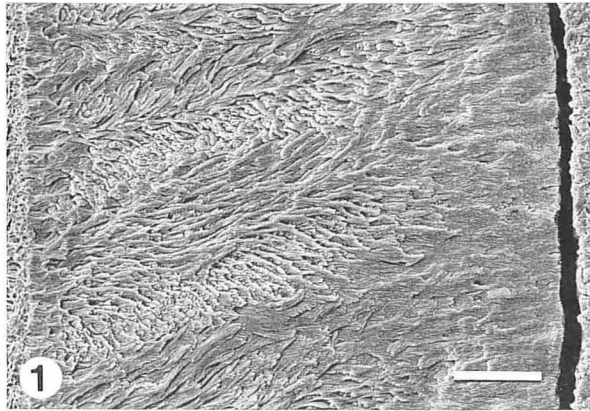


TAFEL 9

Bathyergoidea

## Bathyergoidea

- Fig. 1.— *Tsaganomys* sp. indet., I sup., longitudinal, Übersicht, invers; Unter- bis Mittel-Oligozän, äußere Mongolei; SSLG Nr. 853. *Tsaganomys* besitzt multiseriale HSB mit spitzwinklig-anastomosierender IPM. Wie bei den meisten Bathyergidae verlaufen die Prismen in der PE horizontal (Inklination  $0^\circ$ ) und lassen sich dort deshalb nur schlecht von der IPM differenzieren. Maßstab  $30\ \mu\text{m}$ .
- Fig. 2.— *Tsaganomys altaicus*, I inf., longitudinal, Ausschnitt der PI; Unter- bis Mittel-Oligozän, äußere Mongolei; SSLG Nr. 854. Die IPM verläuft in der PI etwa  $45^\circ$  zu den Prismen gewinkelt. Maßstab  $10\ \mu\text{m}$ .
- Fig. 3.— *Heterocephalus jaegeri*, I sup., longitudinal, Übersicht, invers; Altpleistozän, Kenia; SSLG Nr. 980. *Heterocephalus jaegeri* zeigt ziemlich dicke, leicht antapikal gebogene multiseriale HSB mit plattiger IPM. Die PE ist völlig reduziert, die Schmelzaußenseite wird von einer relativ mächtigen PLEX gebildet. Maßstab  $30\ \mu\text{m}$ .
- Fig. 4.— *Cyclomytus lohensis*, I sup., longitudinal, Übersicht; Mittel- bis Ober-Oligozän, äußere Mongolei; SSLG Nr. 848. *Cyclomytus* besitzt eindeutig multiseriale HSB, wie an der gewinkelten IPM, den Prismenüberritten und der HSB-Inklination erkennbar. In der äußeren PE verringern die Prismen ihre Inklination. Maßstab  $10\ \mu\text{m}$ .
- Fig. 5.— *Cryptomys hottentotus*, I sup., longitudinal, Übersicht, invers; rezent, Transvaal; SSLG Nr. 787. Wie für die Bathyergidae typisch, zeigt *Cryptomys* dicke multiseriale HSB mit plattiger IPM, die zur PE hin ihre Inklination leicht verringern. In der PE verlaufen die Prismen horizontal (Inklination  $0^\circ$ ). Maßstab  $30\ \mu\text{m}$ .
- Fig. 6.— *Cryptomys mechowi*, I inf., longitudinal, Ausschnitt der PI; rezent, Angola; SSLG Nr. 782. Auf diesem Bild sind die IPM-Platten zwischen den Prismen schön erkennbar. Maßstab  $10\ \mu\text{m}$ .
- Fig. 7.— *Georychus capensis*, I inf., longitudinal, Übersicht; rezent, Kapstadt; SSLG Nr. 869. Auch *Georychus* zeigt die Bathyergiden-typischen dicken multiserialen HSB mit plattiger IPM und die in der PE horizontal verlaufenden Prismen. Maßstab  $30\ \mu\text{m}$ .
- Fig. 8.— *Georychus capensis*, I sup., transversal, Ausschnitt der äußeren PI und PE; rezent, Kapstadt; SSLG Nr. 869. Im Transversalschliff werden die in der PE horizontal verlaufenden Prismen nahezu parallel angeschnitten; da Prismen und Faserrichtung der IPM gleichgerichtet verlaufen, lassen sie sich nur schwer auseinanderhalten. Maßstab  $30\ \mu\text{m}$ .



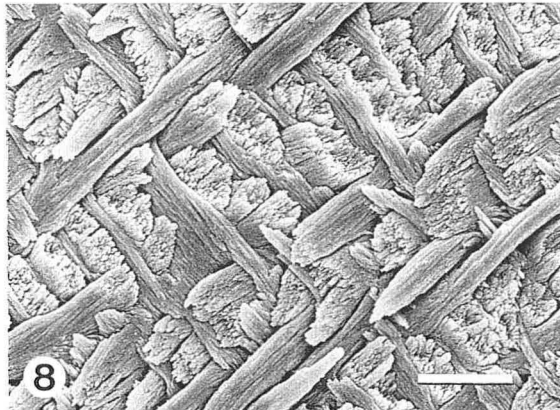
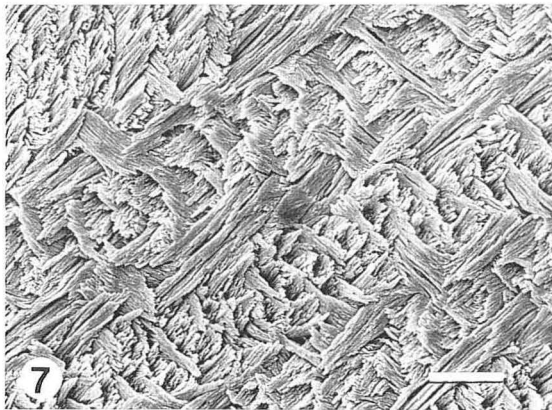
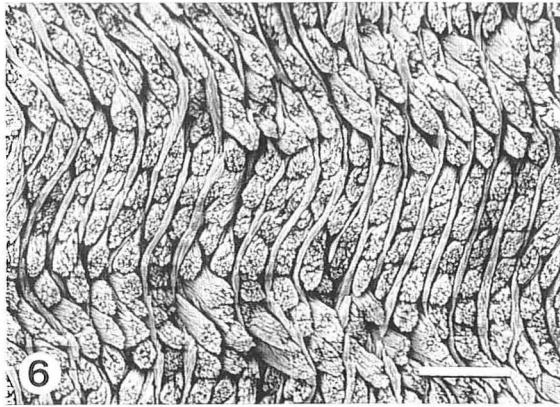
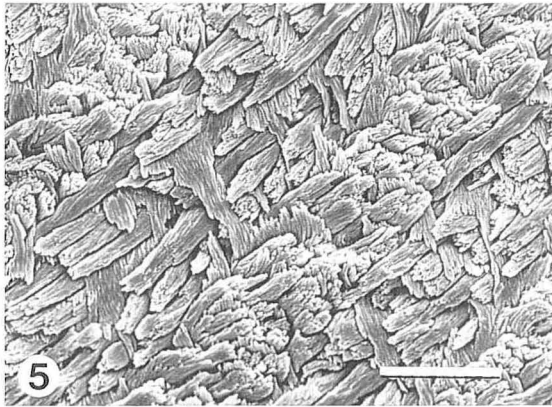
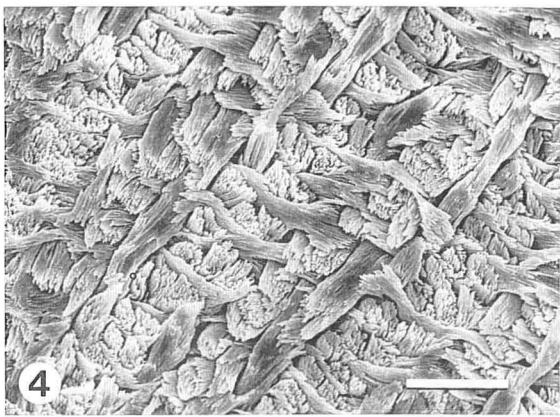
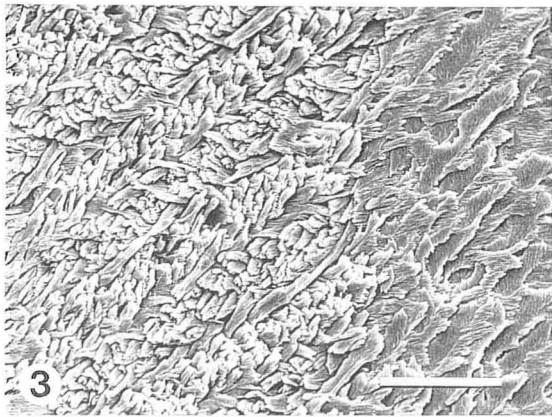
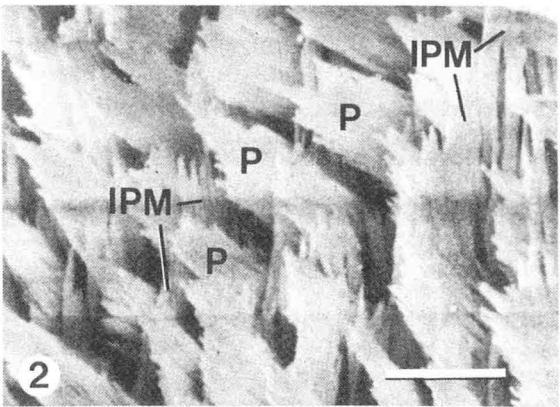
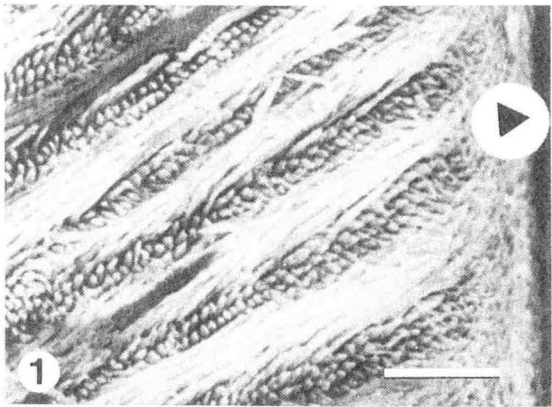


TAFEL 10

Thryonomyoidea

## Thryonomyoidea

- Fig. 1.— Phiomyidae indet. (?*Protophiomys*), I, longitudinal, Großteil der PI und PE; Ober-Eozän, Algerien. Den häufigen Prismenübertritten sowie der starken Inklination der HSB nach handelt es sich zweifelsfrei um multiseriale HSB; damit treten die weltweit ersten multiseriellen HSB in Nordafrika auf. Die Spitze des schwarzen Dreiecks markiert die Schmelzaußenfläche. Maßstab 30  $\mu\text{m}$ . Bild aus Dauphin *et al.* (1988: Taf. 2, Fig. A).
- Fig. 2.— Phiomyidae indet. (?*Protophiomys*), I, longitudinal, Ausschnitt der PI; Ober-Eozän, Algerien. Die IPM (im Bild senkrecht stehend) verläuft spitzwinklig zu den Prismen. Maßstab 5  $\mu\text{m}$ . Bild aus Dauphin *et al.* (1988: Taf. 2, Fig. C).
- Fig. 3.— *Gaudeamus aegypticus*, I inf., longitudinal, Übersicht, invers; Unter-Oligozän, Fayum; SSLG Nr. 837. *Gaudeamus aegypticus* besitzt multiseriale HSB mit spitzwinkliger IPM. Maßstab 30  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 4.— Zum Vergleich: *Platypittamys brachyodon* (Caviomorpha, Octodontidae), I inf., longitudinal, Ausschnitt der PI, invers; Deseadense, Patagonien; SSLG Nr. 850. Die multiseriellen HSB von *Platypittamys* gleichen denen der Fayum-Phiomorphen mit plattiger IPM weitgehend. Maßstab 10  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 5.— *Metaphiomys schaubi*, I inf., longitudinal, Ausschnitt der PI; Unter-Oligozän, Fayum; SSLG Nr. 836. Mit *Metaphiomys* treten multiseriale HSB mit plattiger IPM weltweit zuerst im Unter-Oligozän von Nordafrika auf. Maßstab 20  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 6.— *Metaphiomys schaubi*, I sup., transversal, Ausschnitt der PI; Unter-Oligozän, Fayum; SSLG Nr. 836. Im Querschnitt lassen sich schön die IPM-Platten erkennen, die zwischen den Prismenreihen stehen und kaum anastomosieren. Maßstab 10  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 7.— *Paraphiomys pigotti*, I inf., longitudinal, Ausschnitt der PI, invers; Miozän, Kenia; SSLG Nr. 817. *Paraphiomys* zeigt wie *Metaphiomys* in der PI eine rechtwinklig-plattige IPM. Maßstab 10  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 8.— *Petromus typicus*, I sup., longitudinal, Ausschnitt der PI; rezent, Kap Provinz; SSLG Nr. 779. Die dünnen multiseriellen HSB mit rechtwinklig-plattiger IPM von *Petromus* lassen sich strukturell nicht von denen von *Metaphiomys* oder *Paraphiomys* unterscheiden. Maßstab 10  $\mu\text{m}$ .



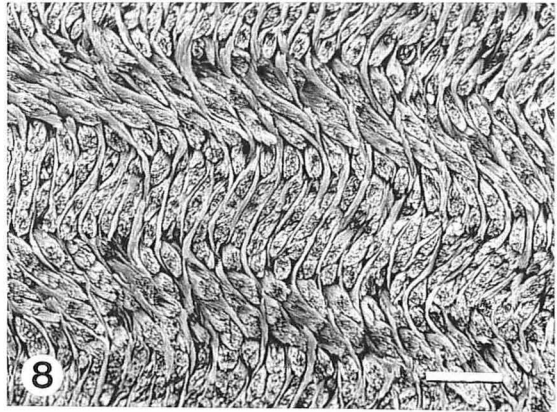
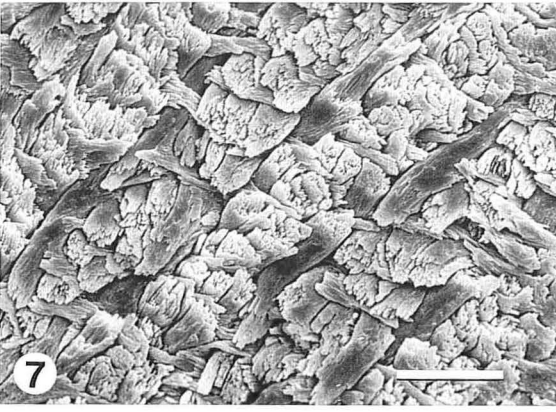
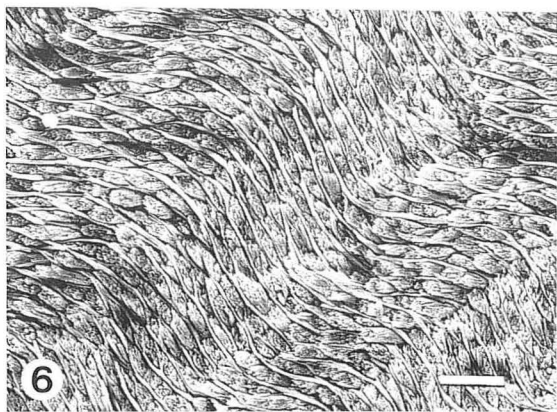
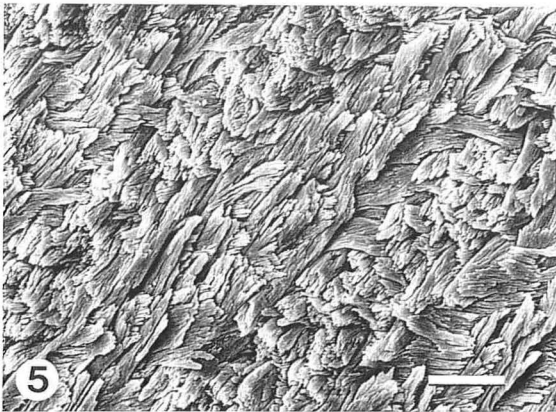
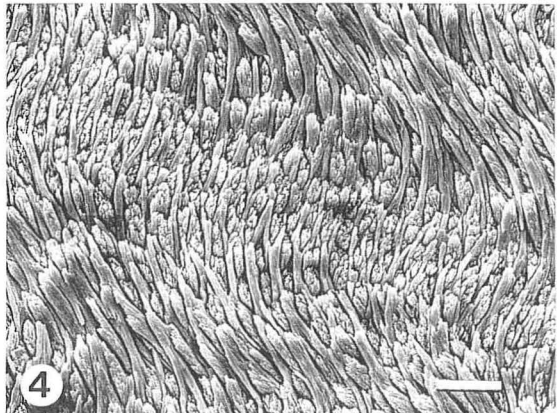
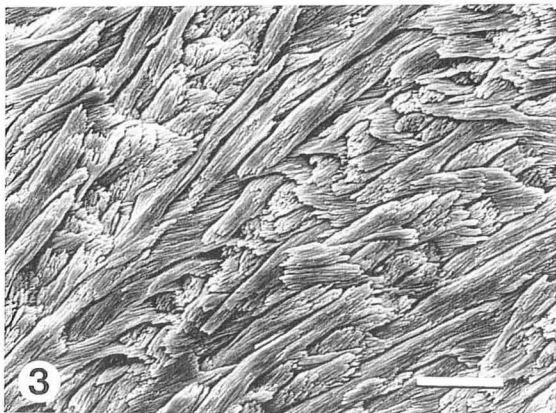
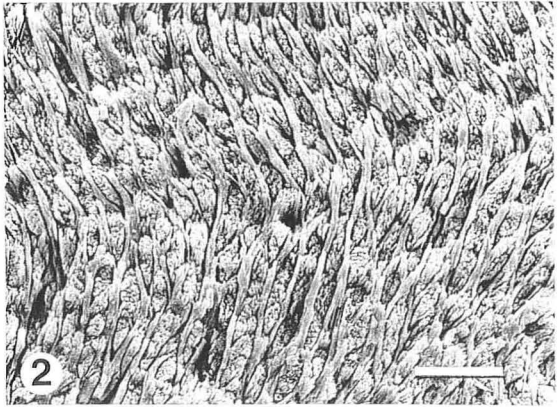


TAFEL 11

Caviomorpha des Deseadense

## Caviomorpha des Deseadense

- Fig. 1.— *Scotamys antiquus*, I inf., longitudinal, Ausschnitt der PI, invers; Deseadense, Argentinien; SSLG Nr. 978. *Scotamys* zeigt relativ dicke multiseriale HSB mit spitzwinkliger IPM; am linken Rand des mittleren HSB sind zwei Prismenübertritte zu sehen. Maßstab 10  $\mu$ m.
- Fig. 2.— *Scotamys antiquus*, I inf., transversal, Ausschnitt der PI; Deseadense, Argentinien; SSLG Nr. 978. Auf diesem Bild ist das Anastomosieren der IPM schön zu erkennen; es werden Einzelprismen und auch Gruppen von 3-4 Prismen von der IPM um flossen. Maßstab 10  $\mu$ m.
- Fig. 3.— *Incamys* sp. indet., I inf., longitudinal, Ausschnitt der PI; Deseadense, Bolivien; SSLG Nr. 832. Auch *Incamys* zeigt multiseriale HSB mit spitzwinklig-anastomosierender IPM; wie bei *Scotamys* beträgt der Winkel zwischen Prismen und IPM etwa 45°. Maßstab 10  $\mu$ m.
- Fig. 4.— *Incamys* sp. indet., I inf., transversal; Ausschnitt der PI; Deseadense, Bolivien; SSLG Nr. 832. Bei *Incamys* ist die IPM relativ dick und nahezu mit gleichem Anteil am Aufbau des Schmelzes beteiligt wie die Prismen; auch hier anastomosiert die IPM regelmäßig in geringen Abständen. Maßstab 10  $\mu$ m.
- Fig. 5.— *Sallamys* sp. indet., I inf., longitudinal, Ausschnitt der PI; Deseadense, Bolivien; SSLG Nr. 827. Bei *Sallamys* ist der Winkel zwischen Prismen und IPM größer als bei *Scotamys* und *Incamys* und liegt zwischen 45 und 90°. Maßstab 10  $\mu$ m.
- Fig. 6.— *Sallamys* sp. indet., I inf., transversal, Ausschnitt der PI; Deseadense, Bolivien; SSLG Nr. 827. Die IPM ist sehr dünn und anastomosiert nur in größeren Abständen. Damit können die HSB von *Sallamys* als Übergangszustand von multiseriale HSB mit spitzwinklig-anastomosierender zu rechtwinklig-plattiger IPM angesehen werden. Maßstab 10  $\mu$ m.
- Fig. 7.— *Platypittamys brachyodon*, I inf., longitudinal, Ausschnitt der PI, invers; Deseadense, Argentinien; SSLG Nr. 850. *Platypittamys* besitzt dünne multiseriale HSB mit rechtwinkliger IPM, die plattig zwischen den Prismen liegt. Damit ist rechtwinklig-plattige IPM bereits im Deseadense von Südamerika vertreten. Maßstab 10  $\mu$ m.
- Fig. 8.— *Platypittamys brachyodon*, I inf., transversal, Ausschnitt der PI; Deseadense, Argentinien; SSLG Nr. 850. Im Transversalschliff erkennt man gut die dünne IPM, die in Platten zwischen den Prismen liegt, aber hin und wieder anastomosiert. Maßstab 10  $\mu$ m.





TAFEL 12

Caviomorpha, Subtypen multiserieller HSB

## Caviomorpha, Subtypen multiserieller HSB

- Fig. 1.— *Hydrochaeris hydrochaeris*, I sup., longitudinal, Übersicht; rezent, Pantanal; SSLG Nr. 309. *Hydrochaeris* besitzt multiseriale HSB mit begleitender IPM. Im Gegensatz zu pauciserialen HSB finden häufig Prismenübertritte statt und sind die HSB mit über 20° inkliniert. Maßstab 30 µm.
- Fig. 2.— *Hydrochaeris hydrochaeris*, I sup., longitudinal, Ausschnitt der PI; rezent, Pantanal; SSLG Nr. 309. Bei stärkerer Vergrößerung erkennt man gut die begleitende IPM, die im Unterschied zu den pauciserialen HSB keine allseitig umgebende Hülle mit deutlicher Prismenscheide bildet. Maßstab 10 µm.
- Fig. 3.— *Eocardia perforata*, I inf., longitudinal, Ausschnitt der PI; Miozän, Patagonien; SSLG Nr. 855. *Eocardia* besitzt multiseriale HSB mit spitzwinkliger IPM; der Winkel zwischen Prismen und IPM liegt bei etwa 45°. Maßstab 10 µm.
- Fig. 4.— "*Scleromys*" *colombianus*, I inf., transversal, Ausschnitt der PI; Miozän, Kolumbien; SSLG Nr. 770. Typische multiseriale HSB mit spitzwinklig-anastomosierender IPM. Maßstab 10 µm.
- Fig. 5.— *Ctenomys* sp. indet., I sup., longitudinal, Ausschnitt der PI, invers; subrezent, Argentinien; SSLG Nr. 755. *Ctenomys* besitzt dünne (nur 2-3 Prismen/HSB) multiseriale HSB mit rechtwinklig-plattiger IPM. Maßstab 10 µm.
- Fig. 6.— *Adelphomys* sp. indet., I inf., longitudinal, Ausschnitt der PI, invers; SSLG Nr. 957. Wie alle Echimyidae besitzt *Adelphomys* dünne multiseriale HSB mit rechtwinklig-plattiger IPM. Maßstab 10 µm.
- Fig. 7.— *Stichomys regularis*, I inf., longitudinal, PI und innere PE; SSLG Nr. 826. Auf dieser Übersichtsaufnahme lassen sich zwischen den dünnen multiseriellen HSB mit plattiger IPM schön die Übergangszonen erkennen. Maßstab 30 µm.
- Fig. 8.— *Spaniomys riparius*, I inf., longitudinal, Ausschnitt der PI, invers; SSLG Nr. 615. Multiseriale HSB mit rechtwinklig zu den Prismen verlaufenden IPM-Platten. Maßstab 10 µm.

