

Hallensia (Mammalia, Perissodactyla) aus Messel und dem Pariser Becken sowie Nachträge aus dem Geiseltal.

von Jens Lorenz FRANZEN

Kurzfassung

Hallensia matthesi FRANZEN & HAUBOLD 1986, bislang nur aus den mitteleozänen Braunkohlen des Geiseltales bei Halle bekannt, wird erstmalig aus der Grube Messel bei Darmstadt (Deutschland) nachgewiesen. Das fast vollständig erhaltene Skelett wurde vom "Königlichen Institut für Naturwissenschaften von Belgien" ausgegraben. Es gibt zu erkennen, daß es sich bei dieser Gattung nicht, wie ursprünglich angenommen, um einen Condylarthren, sondern um einen Perissodactylen handelt. Eine Zuordnung von *Hallensia* zu einer der Familien dieser Säugetierordnung ist jedoch zur Zeit nicht möglich. Zwei Oberkieferfragmente mit Bezahnung belegen die Gattung auch aus dem oberen Untereozän des Pariser Beckens (*Hallensia parisiensis* n.sp.). Ein Schädel und ein Astragalus von *Hallensia matthesi* werden aus dem Geiseltal nachgetragen. Biostratigraphie und Paläobiologie von *Hallensia* werden ebenso diskutiert wie die Taphonomie des Messeler Skelettfundes. **Schlüsselworte:** Perissodactyla, Eozän, Europa, Paläobiologie, Biostratigraphie, Taphonomie

Abstract

An almost completely preserved skeleton of *Hallensia matthesi* FRANZEN & HAUBOLD, 1986 has been recovered by the Royal Institute of Natural Sciences of Belgium from the Messel quarry, near Darmstadt, Germany. The skeleton reveals that *Hallensia* does not belong to the Condylarthra, as hitherto supposed, but to the Perissodactyla, although its familial affiliation within this order cannot yet be determined.

Prior to recovery of the Messel specimen, *H. matthesi* was known only from skeletal remains and dentitions found in middle Eocene lignites at Geiseltal, near Halle. Discovery of a new skull and astragalus now add to the record of the species from that locality. More significant biostratigraphically, however, insofar as it indicates that *Hallensia* had evolved before middle Eocene time, is the recovery of two teeth-bearing, upper-jaw fragments of a new species, *H. parisiensis*, from upper beds of the lower Eocene sequence in the Paris Basin.

The biostratigraphy, palaeobiology, and palaeoecology of *Hallensia* are discussed, as well as the taphonomy of the skeleton from Messel. **Key words:** Perissodactyla, Eocene, Europe, Palaeobiology, Biostratigraphy, Taphonomy

Résumé

Un squelette presque complet d'*Hallensia matthesi* FRANZEN & HAUBOLD, 1986 a été découvert au cours de fouilles organisées par l'Institut

Royal des Sciences Naturelles de Belgique à la carrière de Messel près de Darmstadt (Allemagne).

L'étude du squelette révèle qu'*Hallensia* ne fait pas partie des Condylarthres comme supposé antérieurement, mais des Perissodactyles. On ne peut cependant pas encore les ranger dans une famille de cet ordre. Avant la découverte du spécimen de Messel, *H. matthesi* n'était connu que sur base de restes de squelette et de dentures trouvés dans les lignites de l'Eocène moyen du Geiseltal, près de Halle. Un crâne et un astragale se sont ajoutés maintenant au matériel provenant de cette localité.

Plus importante au point de vue biostratigraphique est la découverte de deux fragments de maxillaires supérieures avec dents, appartenant à une espèce nouvelle, *H. parisiensis*, dans les couches supérieures de l'Eocène inférieur du Bassin parisien. Cela indique qu'*Hallensia* existait avant l'Eocène moyen. La biostratigraphie, la paléobiologie et la paléoécologie de *Hallensia* sont discutées ainsi que la taphonomie du squelette de Messel.

Mots clefs: Perissodactyla, Eocène, Europe, Biostratigraphie, Paléobiologie, Taphonomie

Einleitung

FRANZEN und HAUBOLD haben 1986 aus den mitteleozänen Braunkohlen des Geiseltales bei Halle/Saale eine neue Gattung und Art fossiler Säugetiere beschrieben, der sie den Namen *Hallensia matthesi* gaben. Vor allem auf Grund von Gebißmerkmalen glaubten sie, das neue Taxon als späten europäischen Vertreter der Phenacodontidae COPE, 1881 den Condylarthra COPE, 1881 zuordnen zu müssen. Im September 1986 konnte nun von der Grabungsmannschaft des Brüsseler "Königlichen Instituts für Naturwissenschaften von Belgien" in der Grube Messel bei Darmstadt ein fast vollständiges artikuliertes Skelett ergraben werden. Es fehlt lediglich der vordere Abschnitt des Schädels, leider mit dem größten Teil der Bezahnung. Kronen von M¹⁻² s. und M² d., die vor dem Eingießen in Kunstharz isoliert werden konnten, geben jedoch eindeutig zu erkennen, daß es sich bei dem Skelett um *Hallensia matthesi* handelt. Damit ist diese Art zum ersten Mal auch aus Messel nachgewiesen.

Der Fund stammt von der 6. Sohle der Grube aus Schichten, die offensichtlich Faziestyp 3 der Messeler Süßwasserpelitte verkörpern (vgl. FRANZEN *et al.*, 1982: 93). Die bakteriographische Weichkörpererhaltung ist dementsprechend gut. Ein dunkelbrauner Schatten umgibt das

gesamte Skelett (Taf. 1). Hinzu kommt im Bereich des Hinterleibes Inhalt des Verdauungstraktes (s.u.). Dagegen ist die Erhaltung der Knochen relativ schlecht. Sie sind stark deformiert und porös. Dies könnte einerseits mit dem relativ jugendlichen Alter des Tieres, andererseits aber auch mit ursprünglich im Knochen enthaltenen, später zersetzten Pyritkonkretionen zusammenhängen. Nach Auskunft der Ausgräber war die Erhaltung der an dieser Stelle gefundenen Wirbeltiere insgesamt

von ähnlich schlechter Qualität. Der die Fossilien einhüllende Siderit sei sehr hart und stellenweise (durch Pyrit-einlagerung?, Verf.) metallisch glänzend gewesen. Die heutige Schauseite (Oberseite), das heißt die rechte Seite des Skelettes, entspricht nach Auskunft der Ausgräber (C. BEHNKE) der Unterseite in Fundsituation. Die gesamte Körperhaltung des Skelettes wirkt entspannt. Die Extremitäten befinden sich in Mittelstellung. Der Schädel ist geradeaus nach vorn gerichtet. Die Rumpf-

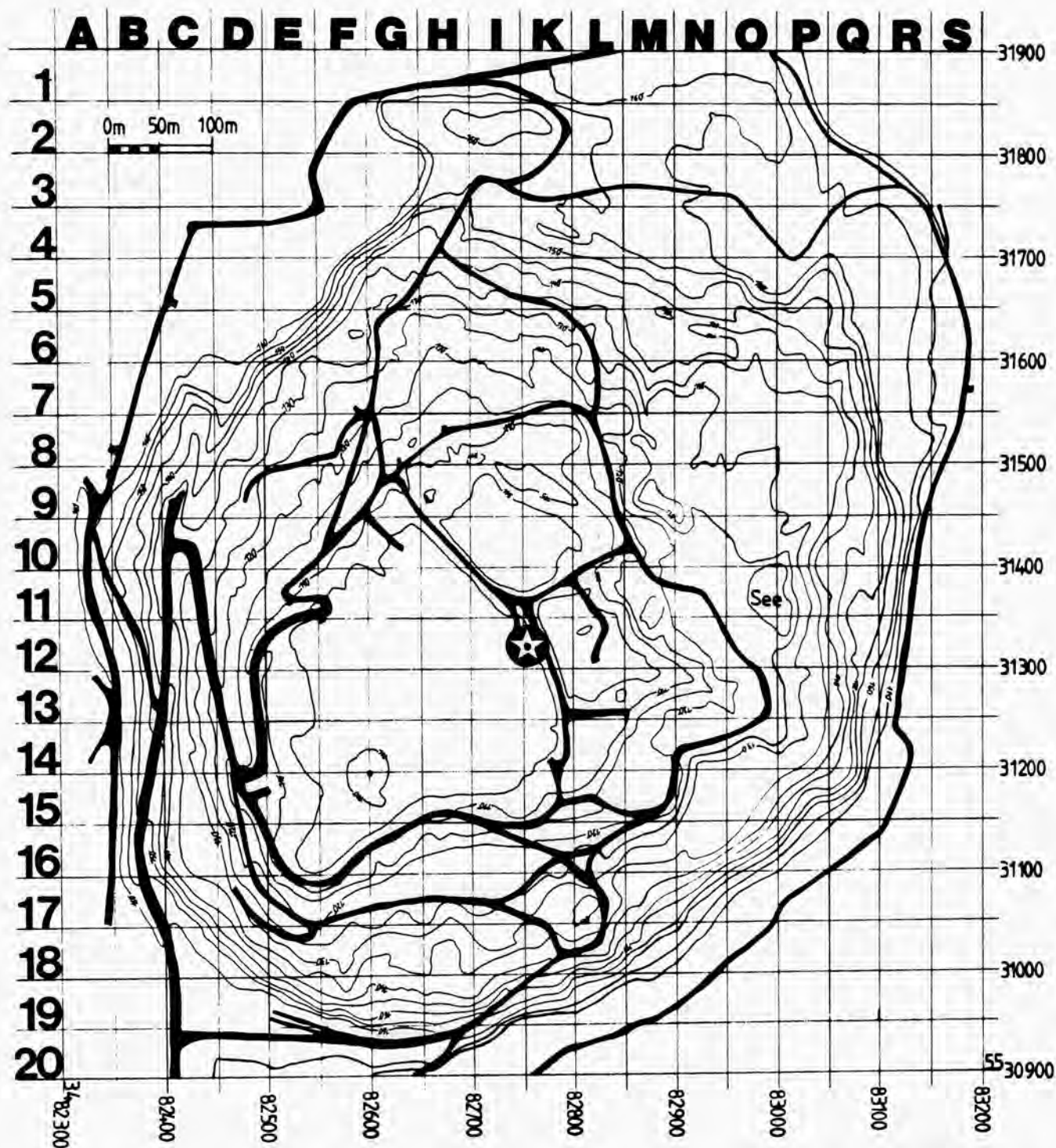


Abb. 1. – Grube Messel bei Darmstadt: Fundstelle des Skelettes von *Hallensia matthesi* (Stern). – Grubenplan: M. Möller.

wirbelsäule ist dorsal konvex gebogen, ähnlich wie bei den meisten Funden von *Propalaeotherium* von Messel. Die Lage der Fundstelle geht aus Abb. 1 hervor. Die Fundschicht lag ca. 3-4 m oberhalb des M-Horizontes (mündl. Mitt. SCHAAL; vgl. SCHAAL *et al.*, 1987; SCHAAL, 1988: 20). Damit handelt es sich um einen der lokalstratigraphisch jüngsten Messeler Fossilfunde überhaupt.

Das Skelett stammt von einem noch recht jungen Tier. M^1 zeigt noch keinerlei Abkautungsspuren. Die Wachstumsfugen von *Scapula*, *Pelvis*, *Stylo-* und *Zeugopodium* sind noch nicht geschlossen. Gemessen am Gebiß heutiger Huftiere vergleichbarer Größe (*Sus*, *Ovis*, *Capra*, *Capreolus*) dürfte das individuelle Alter des Tieres weniger als ein halbes Jahr (etwa 3-4 Monate) betragen haben, während das entsprechende Zahnalter beim heutigen Pferd gut das Doppelte beträgt (vgl. DUERST, 1928: 180, 195-207).

Der Bau des Beckens und der Autopodien, insbesondere die distale Gelenkfläche des *Astragalus*, unterscheiden den Fund eindeutig von Phenacodonten und Condylarthren insgesamt. Dies gibt Anlaß, die bisherige systematische Zuordnung von *Hallensia* zu revidieren. Dazu fanden sich nachträglich ein Schädel und ein *Astragalus* von *Hallensia matthesi* in den Sammlungen des Geiseltalmuseums Halle. Außerdem konnte bei vergleichenden Studien im Pariser Nationalmuseum sowie im Naturhistorischen Museum der Stadt Basel eine ältere Art dieser Gattung aus den untereoänen Teredinasanden der Umgebung von Epernay (bei Reims, Frankreich) entdeckt werden.

Hallensia matthesi aus Messel

Den Beleg bildet ein fast vollständiges artikuliertes Skelett, das sich unter der Typusnr. IRSNB M 1465 im "Königlich Belgischen Institut für Naturwissenschaften" in Brüssel befindet.

BESCHREIBUNG

a) Schädel und Gebiß (Abb. 2b-d; Taf. 1):

Der Schädel ist von seiner rechten Seite zu sehen (Taf. 1). Sein oral gelegener Abschnitt ist längs einer schräg vom caudalen Ende der Naseninzisur bis zur *Incisura vasorum* am Beginn des *Angulus mandibulae* verlaufenden Linie abgetrennt. Er konnte leider nicht geborgen werden. Damit fehlt der größte Teil des Gebisses. Der verbleibende Rest ähnelt der entsprechenden Schädelpartie von *Propalaeotherium*, wirkt jedoch in seinem postorbitalen Abschnitt etwas langgestreckter. Die *Incisura nasomaxillaris* ist ebensowenig erhalten wie das *Foramen infraorbitale*. Der Naseneinschnitt kann demnach nur klein gewesen sein. Die *Orbita* beginnt oral etwa in Höhe des M^1 . Sie ist, wie gewöhnlich bei paläogenen Perissodactylen, caudal weit geöffnet. Über die Lage der Orbitalforamina lassen sich wegen des schlechten Erhaltungszustandes keine Angaben machen. Nur das *Foramen lacrimale* ist orodorsal in der *Orbita* deutlich zu erkennen. Die *Cristae frontales* beider Seiten treffen sich caudalwärts erst kurz vor ihrem Übergang in die *Crista nuchalis*. Der scharfe Oberrand des Jochbogens geht caudad kontinuierlich in die ebenfalls scharfrandige *Linea temporalis* über, die sich ihrerseits oberhalb des *Processus jugularis* mit der *Crista nuchalis* vereinigt. Der *Processus jugalis* des *Frontale* ist im Vergleich zu *Propalaeotherium* relativ schwach. Ein *Processus frontalis* des *Jugale* fehlt wie dort völlig. Der *Processus retroglenoides* ist kräftig. Caudal von der tief eingesenkten Ohröffnung tritt ein etwa ebenso kräftiger *Processus mastoideus* auf, der sich caudad eng an den etwa gleich starken *Processus jugularis* anschmiegt. Im caudodorsalen Bereich der Hirnkapsel fallen wie bei *Propalaeotherium* und *Hyrachyus* mehrere kleine *Foramina parietalia* auf. Der dorsocaudale Abschnitt der *Crista nuchalis* ist offenbar abgebrochen. Der *Angulus mandibulae* ist abgerundet und springt nicht in dem Maße caudad vor, wie dies bei *Propalaeotherium* der Fall ist. Der *Processus coronoides* ist schlank und caudodorsad gewendet. Er ist nur wenig (ca. 2 cm) über den *Processus articularis* erhoben, der seinerseits die Okklusalebene der Oberkieferbackenzähne um schätzungsweise 1,5 cm überragt. Vom Gebiß sind lediglich M^1 s. sowie M^2 s. et d. überliefert. Sie wurden vor dem Eingießen entnommen und einzeln für sich konserviert.

M^1 (Abb. 2b; Taf. 4, Fig. 8): Das vordere Außeneck mit Parastyl und *Paraconulus* ist abgebrochen. Der Zahn war jedoch offenbar hexatuberkulär und von subquadratischem horizontalem Umriß. Die Höcker sind noch nicht angekaut. Die äußerste Spitze des *Metaconus* ist offensichtlich abgebrochen, ebenso die drei ursprünglich vorhandenen Wurzeln, wobei von der distolingual gelegenen der größte Teil erhalten ist. Auf ihrer hinteren Außenseite ist eine Kontaktfacette zu erkennen, die nur von der Krone des nachrückenden M^2 verursacht sein kann. Demnach handelt es sich bei dem M^1 trotz fehlender Kaufacetten nicht um einen Zahnkeim. Offenbar befand sich der Zahn gerade im Durchbruch. *Ecto-* und *Postcingulum* laufen weitgehend scharfrandig durch. Das *Ectocingulum* entsendet in der Mitte der Außenwand einen Sporn in Richtung des Einschnittes zwischen *Para-* und *Metaconus*, einen *Mesostyl in statu nascendi*. Das *Ectocingulum* ist distal unterhalb des *Paraconus* in eine Reihe einzelner, neben- und untereinander stehender Tuberkeln aufgelöst. Das *Entocingulum* entspringt als scharfkantiger Grat von der Spitze des *Hypoconus*. Es verläuft von dort mesiad schräg abwärts. Dabei riegelt es das *Medivallum* lingual ab, um sodann scharfrandig in Richtung auf die Spitze des *Protoconus* wieder aufwärts zu biegen und dort zu verstreichen. Unterhalb der beiden Innenhöcker ist es unterbrochen. Das *Präcingulum* ist mesiolingual scharfrandig. In seinem weiteren Verlauf ist es buccalwärts der Beschädigung des Zahnes zum Opfer gefallen.

Die Zahnhöcker sind auffällig bulbös ausgebildet. Das Kauflächenmuster wirkt mehr bunio- als lophodont. Die

Die Zahnhöcker sind auffällig bulbös ausgebildet. Das Kauflächenmuster wirkt mehr bunio- als lophodont. Die

Die Zahnhöcker sind auffällig bulbös ausgebildet. Das Kauflächenmuster wirkt mehr bunio- als lophodont. Die

Außenhöcker sind etwas höher als die Innenhöcker, aber sonst etwa gleich stark. *Proto-* und *Hypoconus* sind durch ein tiefes *Medivallum* durchgehend getrennt. Von der Spitze des *Hypoconus* verläuft eine schwache *Posthypocrista* zur Mitte des *Postcingulum*s, das an dieser Stelle beschädigt ist. Der *Metaconulus* ist als einfacher Höcker innerhalb des Metalophs deutlich abgrenzbar. Von ihm

wendet sich eine spornartige *Prämetaconulocrista* distobuccad zum *Metaconus*. Mesiodistad verläuft über die Außenhöcker eine scharfgratige *Ectocrista*, die zwischen *Para-* und *Metaconus* tief eingesenkt ist. Mesialwärts von der *Paraconus*spitze gabelt sie sich in zwei annähernd parallel verlaufende Grate, von denen der buccal gelegene wie beim M^2 mit dem Parastyl und der

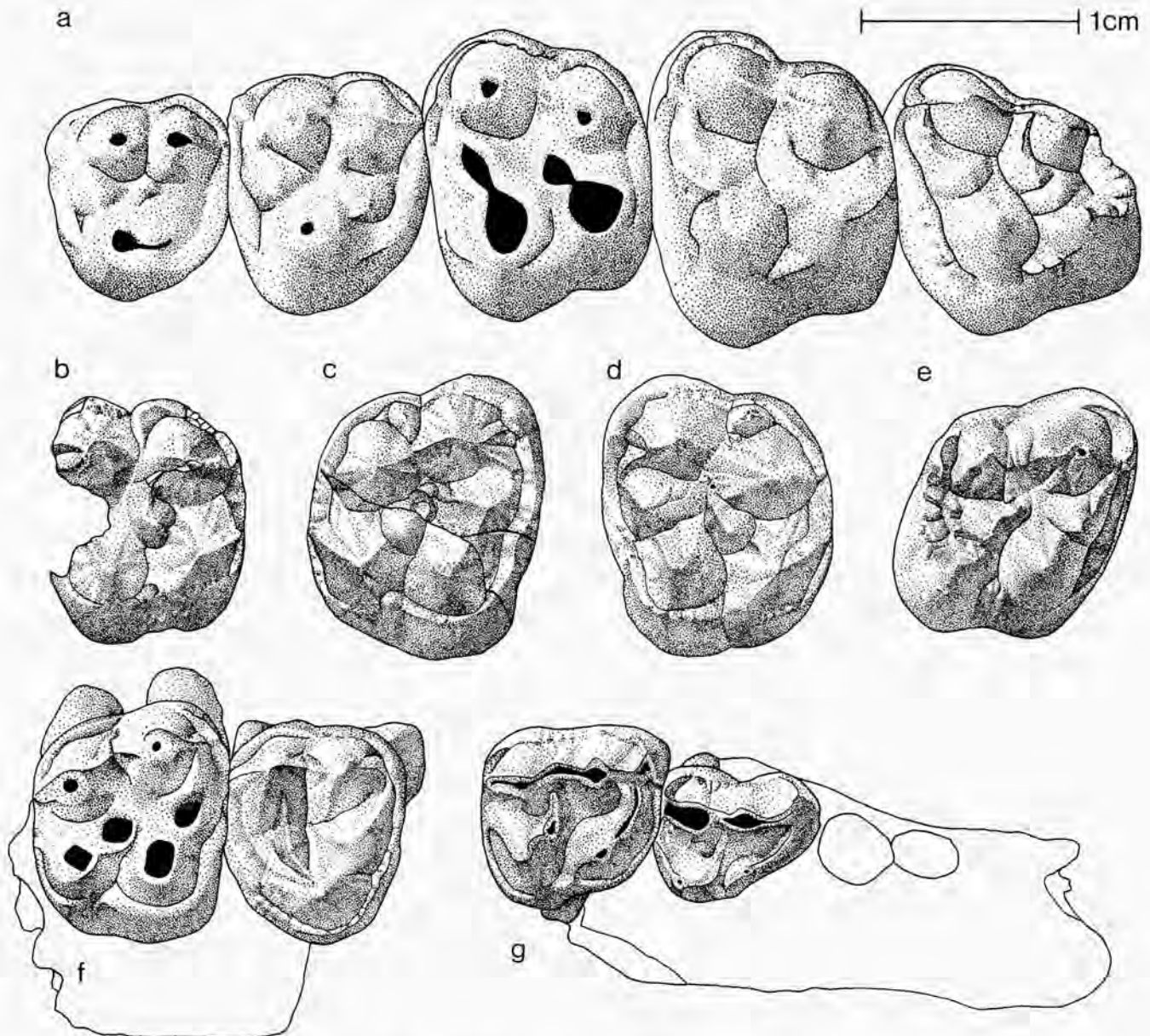


Abb. 2. – a-e) *Hallensia matthesi* FRANZEN & HAUBOLD 1986.

a) P^3 - M^3 s., okklusal, Geiseltal: Untere Unterkohle, unteres Mittelozän (unteres Geiseltalium = MP 11) (Geiseltalmuseum Halle Nr. XIV/3106). – b) M^1 s., okklusal, Grube Messel (MP 11) (IRSNB Brüssel Nr. M 1465a). – c) M^2 d., okklusal, Grube Messel (MP 11) (IRSNB Brüssel Nr. M 1465b). – d) M^2 s., okklusal, Grube Messel (MP 11) (IRSNB Brüssel Nr. M 1465c). – e) M^3 d., okklusal, Geiseltal: Untere Mittelkohle n. HAUBOLD 1989 (mittleres Geiseltalium = MP 12), (Geiseltalmuseum Halle XXII/ohne Nr.).

f-g) *Hallensia parisiensis* n.sp., oberes Untereozän, Grauvium (MP 10), *Teredinasande* bei Monthelon (Frankreich, Dépt. Marne).

f) Holotypus: Rechtes Oberkieferfragment mit P^4 - M^1 (NMB Nr. TS-631), okklusal. – g) Paratypus: Rechtes Oberkieferfragment mit D^{2-3} und den Alveolen eines D^1 , okklusal (NMB Nr. TS-367). – Maßstab angegeben. – Zeichnungen: Christine Hemm. – (IRSNB = "Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique"; NMB = Naturhistorisches Museum Basel).

linguale mit dem Protoloph in Verbindung getreten sein müßten. Dieser Bereich ist jedoch wie der des *Paraconulus* der Beschädigung zum Opfer gefallen.

M^2 (Abb. 2c-d; Taf. 4, Fig. 7, 9): Die Wurzeln der beiden M^2 sind noch nicht ausgebildet. Es handelt sich demnach um noch völlig unangekaute Zahnkeime. Abgesehen von ihren etwas größeren Dimensionen entsprechen sie morphologisch fast vollkommen dem beschriebenen M^1 . Ein Parastyl ist nur als niedrige Spitze am Punkt des Zusammentreffens von *Prä-* und *Ectocingulum* entwickelt. Ein Metastyl fehlt ebenso wie beim M^1 . Das *Präcingulum* ist scharfrandig durchgehend. Der mesiolingual gerichtete Sporn der *Präparacrista* vereinigt sich mit der *Präparaconulocrista*, ohne mit dem Parastyl oder dem *Präcingulum* in Kontakt zu treten. Der buccale Sporn der *Präparacrista* verläuft hingegen in Richtung auf den schwach entwickelten Parastyl. Der *Paraconulus* ist fast so kräftig ausgebildet wie der *Protoconus*, von dem er durch eine tiefe Kerbe isoliert ist. Auch der *Metaconulus* ist kräftig entwickelt, obgleich schwächer als der *Hypoconus*, von dem auch er durch eine tiefe Kerbe abgesetzt ist. Im Gegensatz zum M^1 ist der *Metaconulus* mesio Buccal mit einer kleinen Nebenspitze versehen. Unterhalb des *Hypoconus* deutet sich ganz schwach ein *Entocingulum* in Gestalt einzelner Wärzchen an. Die *Posthypocrista* vereinigt sich mit dem *Postcingulum* in einer leichten Erhebung. Das *Präcingulum* bildet hingegen eine kleine Spitze in Höhe der Trennfurche zwischen *Protoconus* und *Paraconulus*. Im Gegensatz zum M^1 ist an beiden M^2 ein Mesostyl vorhanden. Er bildet zwischen *Ectocingulum* und Außenwand eine eigene, wenn auch schwache Spitze, etwas distal von der Kerbe zwischen *Para-* und *Metaconus*. Insgesamt ist bei der Bezaehlung im Vergleich zu *Propalaeotherium* festzustellen, daß Para-, Meso- und Metastyl wesentlich schwächer ausgebildet sind, während das *Entocingulum* kräftiger und unterhalb des *Protoconus* nicht wie bei *Propalaeotherium* unterbrochen ist. Dagegen stimmen die erhaltenen oberen Molaren strukturell und metrisch so gut mit *Hallensia matthesi* überein (Abb. 2a-d, 3; Tab. 2), daß an der spezifischen Übereinstimmung kein Zweifel besteht. Von *Propachynolophus* unterscheiden sie sich durch

- ihre wesentlich stärker ausgeprägte Bunodontie;
- die bedeutend kräftigeren, bulböseren Zwischenhöcker (von allem dem *Metaconulus*);
- ihre scharfkantig entwickelte *Posthypocrista* (die *Propachynolophus maldani* das dort durchlaufende *Entocingulum* kontinuierlich in das *Postcingulum* übergeht);
- ihren stärker transversal gedehnten horizontalen Umriß;
- den sehr schwachen Parastyl (vor allem im Vergleich zu *Propachynolophus gaudryi*) und
- den nur als Cingulumspitze aber nicht als Falte der Außenwand entwickelten Mesostyl.

Die ausgeprägte Krenulierung der Messeler *Hallensia* - Zähne scheint dagegen eine eher individuelle Variation darzustellen. Vergleiche mit dem Geiseltal zeigen, daß auch dort dieses Merkmal gelegentlich auftritt, allerdings

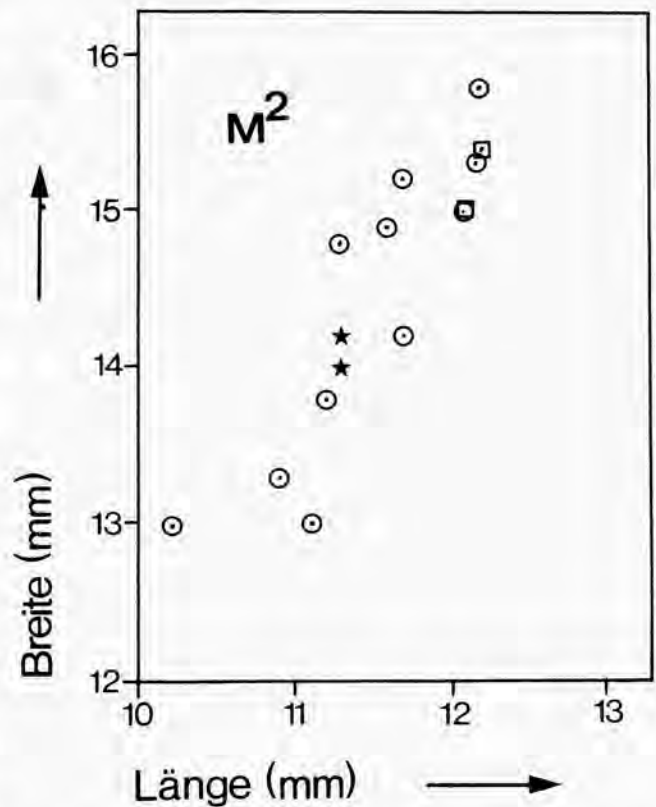


Abb. 3. - Maße der *Hallensia* - M^2 aus Messel (Sterne) im Vergleich zu denen aus der unteren Unterkohle (Quadrate) und der unteren bis oberen Mittelkohle (offene Kreise) des Geiseltales. - Zeichnung: Christine Hemm.

nur im Niveau der unteren Unterkohle. TOBIAS (1986) hat darauf hingewiesen, daß derartige Krenulationen ("crenulations") bei Hominidenzähnen im Gegensatz zu üblichen Runzelungen ("wrinkling") möglicherweise auf Unterentwicklung des Schmelzes ("hypoplasia") infolge ontogenetischer Entwicklungsstörungen zurückgeführt werden könnten.

Die Schwäche von Para- und Metastyl sowie die ausgeprägte *Posthypocrista* läßt *Hallensia* sogar plesiomorpher als die *Hyracotherium* - Arten *leporinum* und *vulpiceps* erscheinen. Der phylogenetische Eigenweg von *Hallensia* dürfte demnach noch weiter als diese Arten zurückgehen (vgl. S. 198).

b) Postcraniales Skelett (Taf. 1; Taf. 4, Fig. 10; Tab. 1): Auf Grund der eingangs erwähnten schlechten Erhaltung sind nur wenige osteologische Details am postcranialen Skelett feststellbar. Insgesamt betrachtet, fallen im Vergleich zum etwa gleich großen adulten *Propalaeotherium parvulum* die gedrungenen, geradezu plump wirkenden Proportionen auf. Darin ähnelt das Skelett demjenigen eines juvenilen *Propalaeotherium hassiacum* (vgl. FRANZEN, 1980, dort als *Propalaeotherium isselanum* bezeichnet). Die Dimensionen sind bei jenem (Original im Naturkundemuseum Dortmund, Inventarnr. 78 B 102) allerdings durchweg etwas geringer. Nur *Ulna* und *Tibia*

Tabelle 1.

Maße am postcranialen Skelett von *Hallensia matthesi* aus Messel (IRSNB Brüssel Nr. M 1465). Alle Maße direkt und in mm gemessen (nur Schätzwerte). Meßstrecken möglichst nach den Definitionen von DRIESCH (1976) am Pferdeskelett; r. = rechts, l. = links.

a) <i>Atlas</i> :	Größte Flügelbreite = ca. 41.
b) <i>Scapula</i> :	Höhe ("Länge") längs <i>Spina</i> , l. = ca. 110. Größte Länge ("Breite"), r. = ca. 59. Kleinste "Breite" am Collum, r. = ca. 19.
c) <i>Humerus</i> :	Größte Länge, r. = ca. 109.
d) <i>Ulna</i> :	Größte Länge, r. = ca. 122.
e) <i>Radius</i> :	Größte Länge, r. = ca. 86.
f) <i>Metacarpalia</i> :	Größte Länge. McIII, r. = ca. 52,5. McIV, r. = ca. 44. McV, r. = ca. 28,5.
g) <i>Pelvis</i> :	Größte Länge, l. = ca. 148,5.
h) <i>Femur</i> :	Größte Länge, r. = ca. 147.
i) <i>Tibia</i> :	Größte Länge, r. = ca. 127,5.
j) <i>Fibula</i> :	Größte Länge, r. = ca. 110.
k) <i>Astragalus</i> :	Größte Höhe "Länge", l. medial = ca. 26,5.
l) <i>Calcaneus</i> :	Größte Länge, r. und l. = ca. 53.
m) <i>Metatarsalia</i> :	Größte Länge. MtII l. = ca. 52. MtIII r. = ca. 56. Mt. IV r. und l. = ca. 51.

sind absolut und relativ länger als bei dem Brüsseler *Hallensia* - Skelett, während der *Calcaneus* wesentlich kürzer ist.

Wirbelsäule und Brustkorb (Taf. 1):

Die Wirbelsäule zeigt die auch für Messeler Urpferdchen typische Doppelkrümmung, wobei die Rumpfpartie, ähnlich wie bei Ducker-Antilopen, dorsal betont konvex, und die Halswirbelsäule stark konkav gebogen ist. Im Vergleich zu heutigen Pferden ist die Halswirbelsäule außerordentlich kurz. Ihre Länge beträgt nur etwa 46% derjenigen der Brustwirbelsäule. Dies entspricht den Verhältnissen bei *Propalaeotherium*, wo dieser Wert 40-50% beträgt. Dagegen liegt er bei heutigen Pferden bei fast 80%, während er bei Palaeotherien sogar 100% überschreiten kann (FRANZEN, 1980: 89; 1989: 104).

Neben den 7 Halswirbeln setzt sich die Wirbelsäule bei *Hallensia* aus 19 Brust- und 5 Lendenwirbeln zusammen. Dieses Zahlenverhältnis kommt auch beim heutigen Pferd vor, bildet jedoch die Ausnahme. Normalerweise besitzt *Equus caballus* 18 Brust- und 6 Lendenwirbel (NICKEL *et al.*, 1961: 50). Entsprechendes gilt auch für das eoäne Urpferd *Propalaeotherium*, bei dem die Zahl

der Lendenwirbel allerdings auch mal 7 betragen kann (FRANZEN, 1980: 89). Der diaphragmatische oder antikline Wirbel ist nur im Röntgenbild zu erkennen. Es ist der zweitletzte oder 18. Brustwirbel. Auch bei *Propalaeotherium* ist dies gewöhnlich der zweitletzte, dort jedoch 17. Brustwirbel. Beim heutigen Pferd ist es der 16. von gewöhnlich 18 Brustwirbeln. Cranial davon sind die Spinalfortsätze caudalwärts, caudal davon cranialwärts geneigt. Abgesehen vom *Epistropheus* treten langgestreckte und caudad geneigte *Processus spinosi* nur am letzten Halswirbel sowie den 5 vorderen Brustwirbeln auf. Dabei wirken die Spinalfortsätze etwas niedriger aber massiver als bei *Propalaeotherium parvulum*.

Im Kreuzbein sind vermutlich 5 Wirbelkörper verschmolzen. Caudal davon waren vor dem Eingießen von der linken Seite des Skelettes her noch 4 relativ kleine Schwanzwirbel festzustellen. Wahrscheinlich gab es deren ursprünglich mehr, jedoch war der Schwanz mit Sicherheit nur kurz.

Entsprechend der Zahl der Brustwirbel sind beidseits 19 Rippen vorhanden, davon 10 sternale und 9 asternale. Bei *Propalaeotherium* beträgt dieses Verhältnis 8:10 (vgl. FRANZEN, 1980: 89). Im Gegensatz zu *Propalaeotherium parvulum* sind die Rippen ähnlich wie bei *Propalaeotherium hassiacum* recht massiv ausgebildet. Eine Längsfurche auf der Außenseite fehlt. Vom Brustbein sind nur schattenhafte Relikte überliefert. Möglicherweise war das *Sternum* noch nicht genügend verknöchert.

Schulter und Beckengürtel (Taf. 1):

Die *Scapula* wirkt lateral gesehen relativ breiter als bei *Propalaeotherium*. Ihr cranialer Rand, die *Margo cervicalis*, verläuft im Vergleich zu *Propalaeotherium* und im Gegensatz zu ursprünglichen Feststellungen am allerdings sehr schlecht erhaltenen Typusskelett von *Hallensia matthesi* mehr halbkreisförmig statt gerade gestreckt. Dadurch erscheint die *Fossa supra spinam* relativ größer und die *Incisura scapulae* weiter als bei *Propalaeotherium*. Ausbildung und Verlauf der *Spina* entsprechen im übrigen *Propalaeotherium*, jedoch ist das *Acromion* nicht so scharf hakenförmig entwickelt wie dort.

Auch die Umrissformen des Beckens wirken abgerundeter als bei *Propalaeotherium*, jedoch mag dies zumindest teilweise mit dem juvenilen Alter des Individuums zusammenhängen. Darauf deutet auch ein Vergleich mit dem juvenilen Dortmunder Urpferdchen der Art *Propalaeotherium hassiacum* hin. Auf jeden Fall springt das *Tuber sacrale* nicht so betont mediodorsal vor, wie dies bei *Propalaeotherium* der Fall ist, während das craniolateral gelegene *Tuber coxae* rundlich umgrenzt (dies ist vor allem am linken Darmbeinflügel gut zu sehen) und nicht wie bei *Propalaeotherium* und den Equiden allgemein als langgestreckter Kamm entwickelt ist (FRANZEN, 1989: 104). Besonders interessant ist die Tatsache, daß im Gegensatz zu den Feststellungen am Teilskelett des Holotyps von *Hallensia matthesi* aus dem Geiseltal (FRANZEN & HAUBOLD, 1986: 42, 46) die *Crista ilica* nicht konvex geformt, sondern leicht konkav eingesenkt ist. Die *Foramina obturata* sind verdeckt.



TAFEL I

Hallensia matthesi FRANZEN & HAUBOLD 1986

Fig. 1. – Artikuliertes Skelett mit nahezu geschlossenen Weichkörperkonturen aus der Grube Messel bei Darmstadt. Fund des “Königlichen Institutes für Naturwissenschaften von Belgien” aus dem Jahr 1986 (IRSNB Brüssel Nr. M 1465). – Maßstab angegeben. – Foto: Senckenberg-Museum, E. Haupt.

Vorderextremität (Taf. 1):

Infolge des schlechten Erhaltungszustandes sind am *Humerus* kaum Einzelheiten festzustellen. Offenbar überragte das *Tuberculum majus* das *Caput humeri* deutlich (um ca. 12 mm).

Im Bereich des *Zeugopodium* ist die *Ulna* offenbar wesentlich kräftiger als der *Radius*. Wie bei *Propalaeotherium* ist die distale Hälfte bei beiden caudad gebogen. Das *Olecranon* ist langgestreckt.

An den *Carpalia* lassen sich keine wesentlichen Details feststellen.

Bei den *Metacarpalia* ist das McV im Verhältnis zum McIV deutlich stärker reduziert, als dies bei *Propalaeotherium* der Fall ist. Von einem McI fehlt jegliche Spur.

Hinterextremität (Taf. 1; Taf. 4, Fig. 10a-b):

Am *Femur* fällt der kräftige, etwas rundlich umgrenzte *Trochanter tertius* auf, der lateral etwa am distalen Ende des proximalen Drittels des Knochens auftritt.

Die *Patella* ist nur im Längsschnitt zu sehen. Sie war offenbar recht kurz.

Die *Tibia* wirkt im Verhältnis zur *Fibula* wesentlich massiver als bei *Propalaeotherium*. Am distalen Ende befinden sich beide in sehr engem Kontakt, ohne anscheinend miteinander verwachsen zu sein.

Besonders interessant sind die Verhältnisse im Bereich des Autopodiums. Der *Calcaneus* ist absolut und relativ, beispielsweise im Verhältnis zu den *Metatarsalia*, wesentlich langgestreckter als bei *Propalaeotherium*. Dies gilt vor allem für seinen distal vom *Processus coracoideus* gelegenen Abschnitt. Dieser ist fast ebenso lang wie das *Tuber calcanei*. Dementsprechend ist auch das *Collum* des *Astragalus* wesentlich länger gestreckt als bei *Propalaeotherium*. Im Gegensatz zu den Condylarthra ist die Furche der *Trochlea* sehr tief eingesenkt und besonders lateral von scharfen Rändern begrenzt. Vor allem aber besitzt das *Caput tali* eindeutig eine sattelförmig und nicht halbkugelförmig geformte Gelenkfacette für das *Naviculare*. Damit handelt es sich bei *Hallensia* unzweifelhaft nicht um einen Condylarthren, sondern um einen Perissodactylen! Dem entspricht auch die Tatsache, daß die Seitenstrahlen des Fußskelettes, *Metatarsale* I und V mit zugehörigen Phalangen, bereits vollständig reduziert sind. Lediglich vom *Metatarsale* I findet sich ähnlich wie bei *Propalaeotherium* ein Relikt, das offenbar mit dem *Cuneiforme* I verschmolzen ist und sich proximoplatar zwischen das *Cuneiforme* II und das *Metatarsale* II einschleibt. Auf diese Weise wird ein ausgedehnter, plantar vortretender Ansatzhöcker gebildet, wahrscheinlich für den *Musculus interosseus*. Von einem rudimentären *Metatarsale* V ist dagegen nichts zu bemerken. An den Endphalangen ist die in der Mitte dorsodistal gelegene Tragrandkerbe im Vergleich zu *Propalaeotherium* kaum angedeutet.

Im übrigen geben die Proportionen und die Gelenkflächen der Autopodien der Vorder- und der Hinterextremität zu erkennen, daß *Hallensia* im Gegensatz zu den Condylarthra nicht mehr planti- bis digitigrad, sondern bereits subunguli- bis unguligrad war.

Taphonomie des Skelettfundes

Der Fund stammt aus dem höchsten lokalstratigraphischen Niveau, das derzeit in der Grube aufgeschlossen ist (vgl. S. 99). Es liegt etwa 55 m unter Geländeoberkante. Demnach müssen sich ursprünglich darüber noch rund 40-50 m bituminöser Süßwasserpelitte befunden haben. Faziell entspricht die Fundschicht Typ 3 nach FRANZEN *et al.* (1982). Diese Fazies ist für ihre besonders gute bakteriographische Weichkörperüberlieferung bekannt (WUTTKE, 1988c). Untersuchungen an den Anuren haben gezeigt, daß zur Zeit der Bildung dieser Fazies der Einfluß von Bodenströmungen im eozänen Messelsee offenbar nur gering war (WUTTKE, 1988a: 262).

Diesem Bild entspricht auch der Erhaltungszustand des vorliegenden Fundes von *Hallensia*. Die Fundstelle liegt relativ weit von den rekonstruierten Zuflüssen entfernt, mehr oder minder im Zentrum des ehemaligen Sees (vgl. Abb. 1 mit FRANZEN *et al.*, 1982: Abb. 36, S. 39). Das Skelett liegt vollständig artikuliert in völlig entspannter Haltung da, wobei die Extremitäten beider Seiten parallel zueinander in Mittelstellung locker vom Rumpf weggestreckt sind (Taf. 1). Der beginnende Zerfall beschränkt sich auf die noch offenen Wachstumsfugen von Schulterblatt, Becken und Extremitäten. Damit entsprechen die Verhältnisse exakt Erhaltungszustand I nach WUTTKE (1988a: 260). Dies wiederum bedeutet, daß die Driftzeit des Kadavers weniger als 4-6 Stunden betragen hätte, das Tier bei den für Messel anzunehmenden geringen Wasserströmungen also aus einem Umkreis von höchstens 3 km um den See gestammt haben kann (WUTTKE, 1988c: 256, 260).

Selbst für Messeler Verhältnisse ungewöhnlich ist das Ausmaß der sogenannten Weichkörperüberlieferung. Bis auf die Autopodien ist das gesamte Skelett von einem relativ dicken, schwarzbraunen "Weichkörperschatten" umgeben. Dieser scheint exakt die ehemaligen Körperumrisse nachzuzeichnen. Leider ist von den Ohren und dem Schwanz nichts zu bemerken. Entweder waren sie primär klein oder bereits abgefault, oder sie lagen dem Kadaver so eng an, daß sie sich im Umriß nicht abheben. Bemerkenswert ist darüber hinaus, daß meines Wissens erstmalig bei einem Messeler Säugetierfund dieser Größe der Inhalt des Verdauungstraktes nicht undeutlich verlaufen, sondern scharf umgrenzt und deutlich abgesetzt vom übrigen Weichkörperumriß auftritt (Abb. 4a; Taf. 3, Fig. 3). Dies deutet darauf hin, daß die Eingeweide im Moment der Einbettung des Kadavers am Seeboden noch nicht völlig zersetzt waren, die Fossilisierung also sehr schnell erfolgt sein muß!

Paläobiologie von *Hallensia*

In ihrem Habitus entspricht *Hallensia* weitgehend *Propalaeotherium*. Das Skelett ist lediglich etwas plumper gebaut. Inhalt des Verdauungstraktes ist in reichem Maße überliefert und tritt unmittelbar caudoventral von den asternalen Rippen auf (Abb. 4a; Taf. 3, Fig. 3). Er ist noch nicht abschließend untersucht. Sicher ist nur, daß es sich um Pflanzenreste handelt, daß Blätter selten sind,

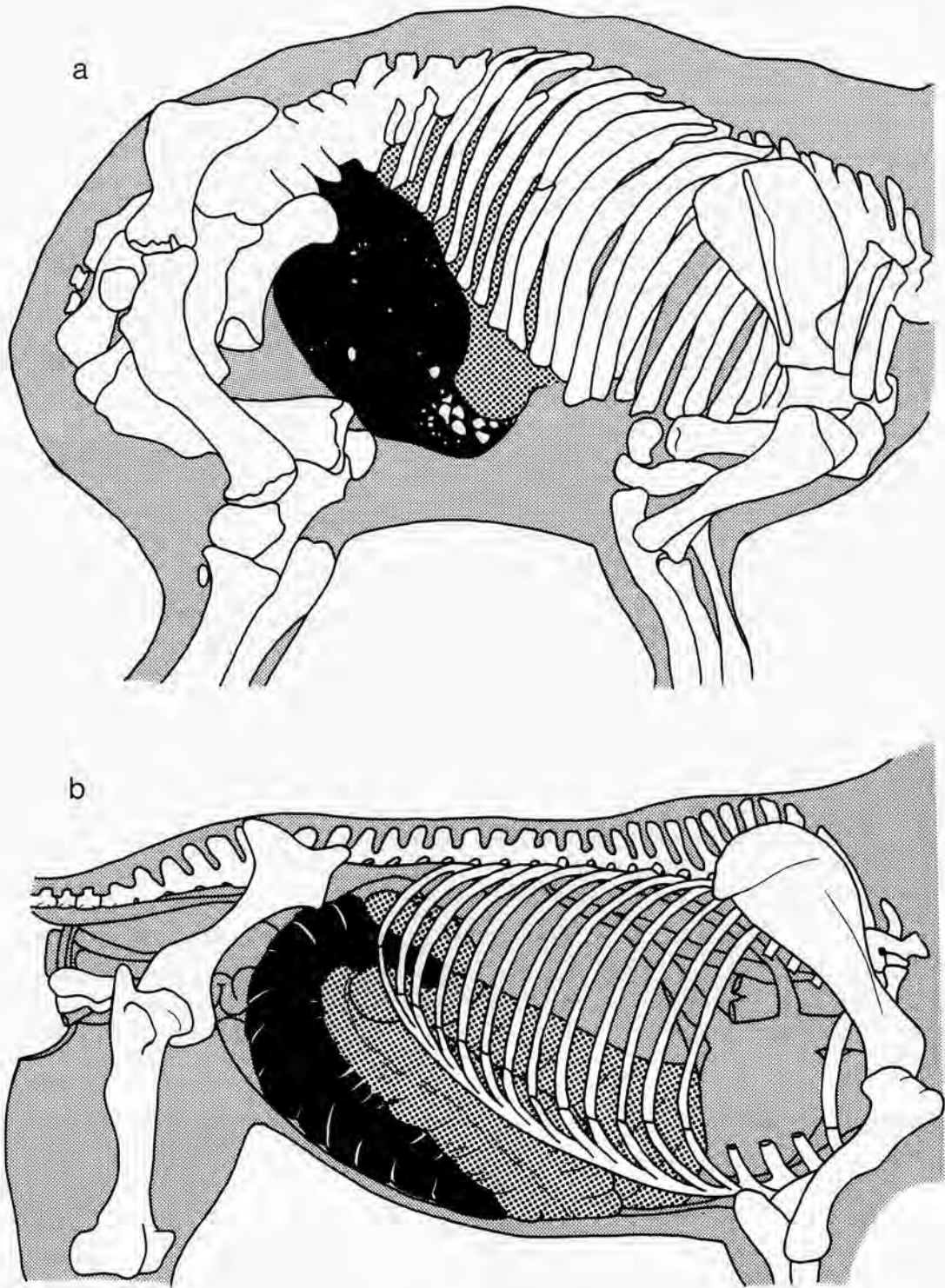


Abb. 4. – a) *Hallensia matthesi* FRANZEN & HAUBOLD 1986 aus der Grube Messel (IRSNB Brüssel Nr. M 1465). Lage und Umgrenzung des überlieferten Darminhaltes. *Caecum* = schwarz (Steine = weiß), *Colon* = dick punktiert, Weichkörperschatten = grau, Knochen = weiß. – b) Lage der entsprechenden Organe beim heutigen Pferd (n. ELLENBERGER und BAUM 1977: 427, Abb. 751-752). – Zeichnungen: Christine Hemm. – (IRSNB = "Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique").

dafür aber auffällig viel Stengelmaterial auftritt (mündl. Mitt. G. RICHTER). Außerdem ist bereits makroskopisch viel klastisches Material festzustellen. Dabei handelt es sich vor allem um fein verteilten Sand.

Umriss und Lage der Verdauungsreste entsprechen in erstaunlichem Maße *Caecum* und *Colon* heutiger Pferde (Abb. 4a-b). Nur die Größe ist etwas geringer. Der Magen ist bei heutigen Pferden viel kleiner und liegt deutlich weiter oral, gefüllt etwa zwischen dem 9. und dem 15. Intercostalraum (ELLENBERGER & BAUM, 1977: 418-420, 427). Auf keinen Fall kann es sich daher bei vorliegendem Fund um Magenfüllung handeln. Vielmehr war *Hallensia* wie *Propalaeotherium* ein Darmfermentierer (vgl. SCHMITZ-MÜNKER & FRANZEN, 1989: 142)!

Wenn aber bei dem *Hallensia*-Fund aus Messel anatomisch nachweisbar Darm- und speziell Blinddarminhalt überliefert ist, so besteht in diesem Falle die Möglichkeit zu prüfen, ob Bakterien tatsächlich, wie dies SCHMITZ-MÜNKER & FRANZEN (1988: 142) postuliert haben, bei fossilen Perissodactylen als Anzeiger für Darminhalt dienen können. Wenn diese Hypothese stimmt, dann müßten auch und gerade im Darminhalt von *Hallensia* aus Messel Mikroben zu finden sein.

Tatsächlich treten in reichem Maße wieder die typischen Bakterienkolonien auf, wie sie bereits von *Propalaeotherium hassiacum* bekannt sind (Abb. 5a-b). Allerdings ergaben Edax-Analysen diesmal keinerlei Anzeichen für phosphatische Erhaltung. Das ändert aber an dem positiven Nachweis einer Mikrobenflora aus dem Darminhalt von *Hallensia* nichts.

An einer Stelle, und zwar genau an der ventralen Blinddarmspitze, tritt eine Ansammlung gröberer Materials auf, darunter einige kleine Gerölle bis ca. 8 mm Durchmesser (Abb. 4a; Taf. 3, Fig. 3). Dies könnte auf einen bodenäsenden Pflanzenfresser hindeuten, der Sand und Gerölle als Beimengung der Nahrung aufgenommen hätte. Schädel und Halswirbelsäule sind zusammen etwa 25 cm lang. Damit müßte das Tier den Boden gut erreicht haben können.

Eine zufällige Überlagerung durch gröberklastisches Material, wie es hier und da fleckenweise im Sediment auftritt, ist in diesem Falle sehr unwahrscheinlich: Zum einen fanden sich die Gerölle offensichtlich innerhalb der Sideritkruste, welche das Fossil ursprünglich umgab. Zum anderen sind Sand und kleinere Gerölle auch im übrigen Darminhalt weithin verbreitet.

Die Möglichkeit, daß das klastische Material im Totenkampf heruntergewürgt wurde, läßt sich ebenfalls mit einiger Sicherheit ausschließen. Denn um das Material auf diese Weise bis in die Blinddarmspitze gelangen zu lassen, hätte die Zeit bis zum Tode des Tieres wohl kaum ausgereicht. Es handelt sich also mit größter Wahrscheinlichkeit um zufällig mit der Nahrung aufgenommenes Material, das sich ventralwärts auf gravitativem Wege im *Caecum* angereichert hat.

Interessant ist in diesem Zusammenhang, daß LANGER (1979) im Gastralbereich eines nordamerikanischen Halsbandpekari (*Tayassu tajacu*) einen distad und ventrad zunehmenden Sandgehalt festgestellt hat, der bis zu 25% des Trockenmaterials erreichen kann. Diese Tiere wittern ihre Nahrung im Boden bis in acht Zentimeter Tiefe, um sie dann mit ihrer Rüsselscheibe herauszuwühlen (SCHMIDT, 1988: 51). Auch heutige Pferde nehmen gelegentlich mit ihrer Nahrung vermehrt Sand auf, wobei in schweren Fällen Koliken auftreten können (MEYER, 1986: 177). Auf jeden Fall hätte *Hallensia* demnach zumindest einen Teil ihrer Nahrung vom Boden aufgesen. Es ist zu hoffen, daß die weitere Analyse des Pflanzenmaterials aus dem Verdauungstrakt zusätzliche Informationen über die Lebens- und Ernährungsweise von *Hallensia* ergibt.

Weiteres Material von *Hallensia* aus dem Geiseltal

Zwei Belege für *Hallensia matthesi* fanden sich nachträglich unter den Funden aus dem Geiseltal:

a) Schädel mit Unterkiefer (Geiseltalmuseum Halle XXII/ohne Nr.)

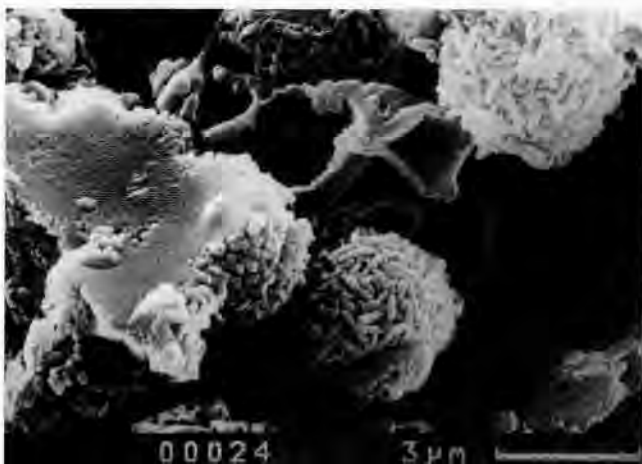


Abb. 5. – Bakterienkolonien aus dem Blinddarminhalt von *Hallensia matthesi* aus Messel (IRSNB Brüssel Nr. M 1465). Links: Gruppe von Kolonien, neben denen ein Nahrungspartikel von Bakterien umgesetzt und aufgelöst wird. Rechts: Einzelkolonie. – REM: J.L. Franzen, M.-L. Tritz.

Dabei handelt es sich um einen weitgehend unverdrückt erhaltenen Oberschädel mit anhaftendem Unterkiefer (Taf. 2, Fig. 2a-c). Der Fund stammt aus der unteren Mittelkohle (HAUBOLD, 1989; HAUBOLD & THOMAE, 1990). Leider befinden sich die Zähne in Okklusion. Nur auf der rechten Seite ist der Ramus horizontalis des Unterkiefers so zerbrochen und medioventrad umgeknickt, daß ein wenig von der Kaufläche der M_{2-1} zum Vorschein kommt. Außerdem konnte der Keim eines rechten M^3 okklusal freipräpariert werden (Abb. 2e; Taf. 4, Fig. 6). Der linke Unterkieferast ist laterodorsad verkippt, so daß von den Backenzahnreihen jener Seite kaum etwas zu sehen ist (Taf. 2, Fig. 2b).

Der Oberschädel ist weitgehend von einer Gipskonkretion ausgefüllt und deshalb nahezu unverdrückt überliefert. Offenbar war das Tier noch recht jung, denn die Schädelnähte sind noch nicht obliteriert, und M^3 ist noch nicht angekauft. Insgesamt ist der Erhaltungszustand so gut, daß der Schädel über denjenigen des Holotypus hinaus eine ganze Reihe zusätzlicher Informationen über *Hallensia* bietet.

Die Ähnlichkeit mit *Propalaeotherium* wirkt zunächst verblüffend. Bei genauerem Hinsehen entdeckt man aber wesentliche Unterschiede. So ist das postcanine Diastem im Ober- und Unterkiefer für *Propalaeotherium* viel zu kurz. Es entspricht vielmehr Verhältnissen wie bei *Hallensia* und auch *Phenacodus*. Ob dagegen zwischen den I^1 des Oberkiefers ein Diastem auftritt, wie dies beim Holotypus von *Hallensia matthesi* und auch bei *Phenacodus primaevus* der Fall ist, läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden. Von der Bezahnung selbst ist nicht viel zu sehen. Dennoch gibt es auch hier charakteristische Unterschiede gegenüber *Propalaeotherium*: Das Kauflächenmuster von M^3 und M_2 ist wesentlich bunodonter. Der Keim des rechten M^3 entspricht morphologisch so gut *Hallensia matthesi*, daß an der spezifischen Übereinstimmung kein Zweifel bestehen kann (vgl. Abb. 2a u. e). M_2 fehlt ein Hypolophid. Kennzeichnend für *Hallensia* gegenüber *Phenacodus* ist auch der außerordentlich kurze Naseneinschnitt, der caudad nicht über die Position des I^3 hinausreicht. Die *Incisura nasomaxillaris* ist noch kürzer als bei *Propalaeotherium*, wo sie caudad immerhin bis über die distale Schneide des Oberkieferrecks reicht. Im Gegensatz zu *Propalaeotherium* verjüngt sich im übrigen die Symphysenpartie der *Mandibula* mesialwärts nur wenig. Das gilt sowohl in ventraler als auch in lateraler Sicht. Dagegen nimmt der *Ramus horizontalis* wie bei *Hallensia* caudad deutlich an Höhe zu. Auch der Angularbereich des Unterkiefers entspricht *Hallensia*. Er ist ausgedehnt, springt aber nicht in dem Maße caudalwärts vor wie bei *Propalaeotherium*. Schließlich ist im Vergleich zu *Propalaeotherium* die postorbitale Schädelpartie relativ langgestreckt, so daß die *Orbita* etwa in der Mitte der seitlichen Schädelansicht zu liegen kommt (Taf. 2).

Sämtliche Maße liegen erstaunlicherweise unterhalb der bisher von *Hallensia matthesi* aus dem Geiseltal bekannten Variabilität (vgl. Tab. 2-3 mit FRANZEN & HAUBOLD, 1986: 43-45). Läßt sich dies für die Schädelmaße zwanglos

Tabelle 2.

Schädelmaße von *Hallensia matthesi*. Alle Maße direkt und in mm gemessen. Meßstrecken möglichst nach den Definitionen von DRIESCH (1976) am Pferdeschädel (DR1 bedeutet Meßstrecke 1 n. DRIESCH). GMH = Geiseltalmuseum Halle XXII/ohne Nr.; IRSNB = "Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique", Brüssel Nr. M 1465; l. = links, r = rechts.

a) Oberschädel		
Meßstrecke/Objekt:	Geiseltal (GMH)	Messel (IRSNB)
Totallänge (DR1)	169,9	—
Basallänge (DR3)	ca. 135	—
Länge, präorbital (DR13)	l. 71,9 r. 73,0	—
Länge, postorbital (Proc. jugalis-Opisthocranion)	l. 80,6 r. 80,6	— 67,7
Hirnschädelbreite (DR38)	45,2	—
Breite, maximal (DR41)	78,3	—
Größe der Orbita (DR31/32)	ca. 25 × 20	ca. 20 × —
Basionhöhe (DR50)	ca. 51	—
b) Unterkiefer		
Länge, maximal (DR1)	ca. 136,5	—
Aborale Asthöhe (DR19)	—	44,1
Höhe vor P_2 (DR22c)	21,1	—

Tabelle 3.

Zahnmaße (Länge × Breite in mm; d. = rechts, s. = links).

a) bei *Hallensia matthesi*

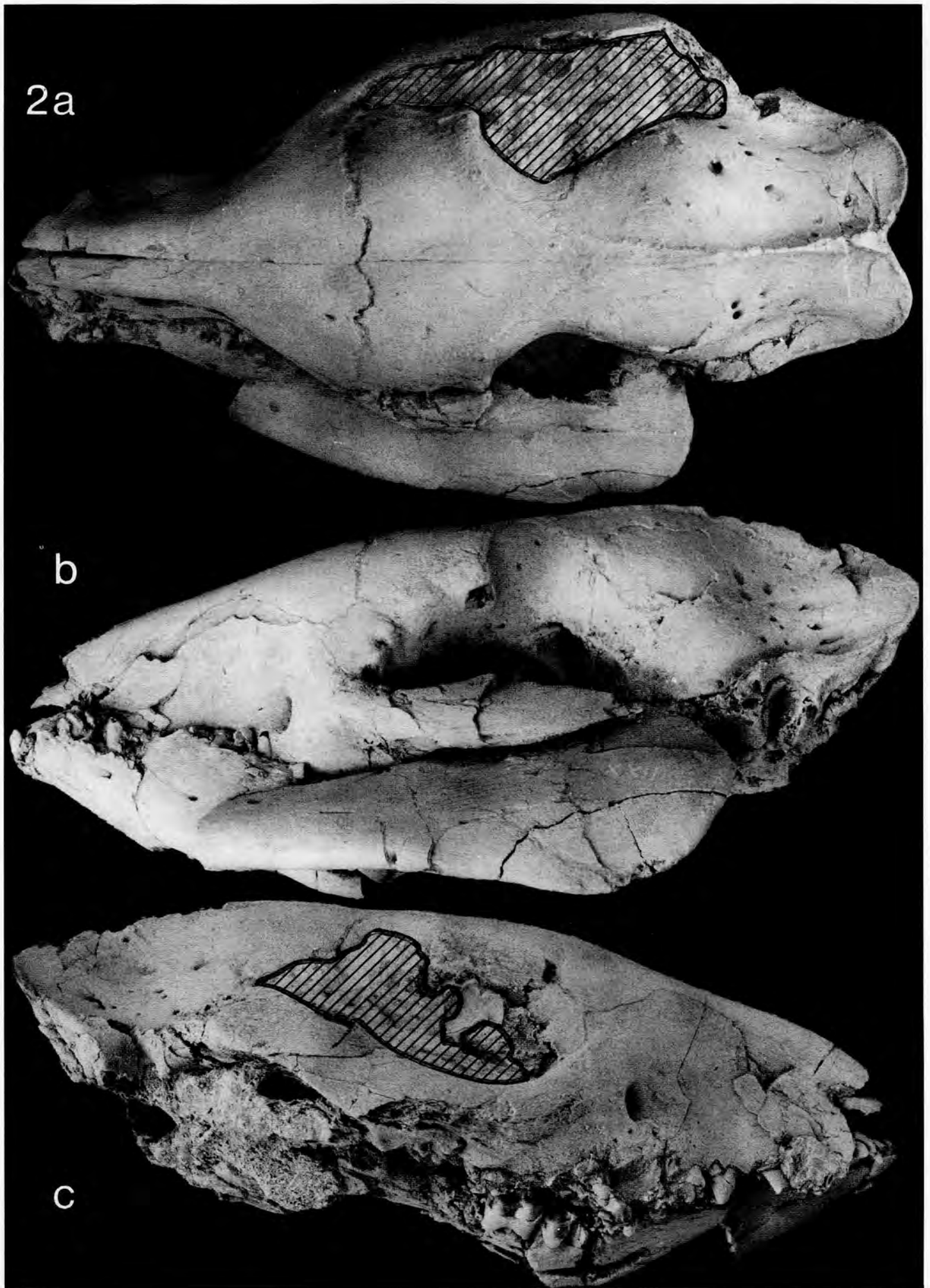
GMH = Geiseltalmuseum Halle XXII/ohne Nr., IRSNB = "Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique" Brüssel Nr. M 1465.

M^3 d. (GMH)	M^2 d. (IRSNB)	M^2 s. (IRSNB)	M^1 s. (IRSNB)	M_2 d. (GMH)
10,3 × 11,6	11,3 × 14,2	11,3 × 14,0	ca. 9,9 × 11,9	11,2 × —

b) bei *Hallensia parisiensis* n.sp.

Alle Objekte im Naturhistorischen Museum Basel, Nr. TS - 631 (Holotypus: $M^1 - P^4$ d.) bzw. 367 (Paratypus: D^{3-2} d.).

M^1 d.	P^4 d.	D^3 d.	D^2 d.
9,4 × 11,9	8,5 × 10,2	8,8 × 9,0	7,6 × 6,9



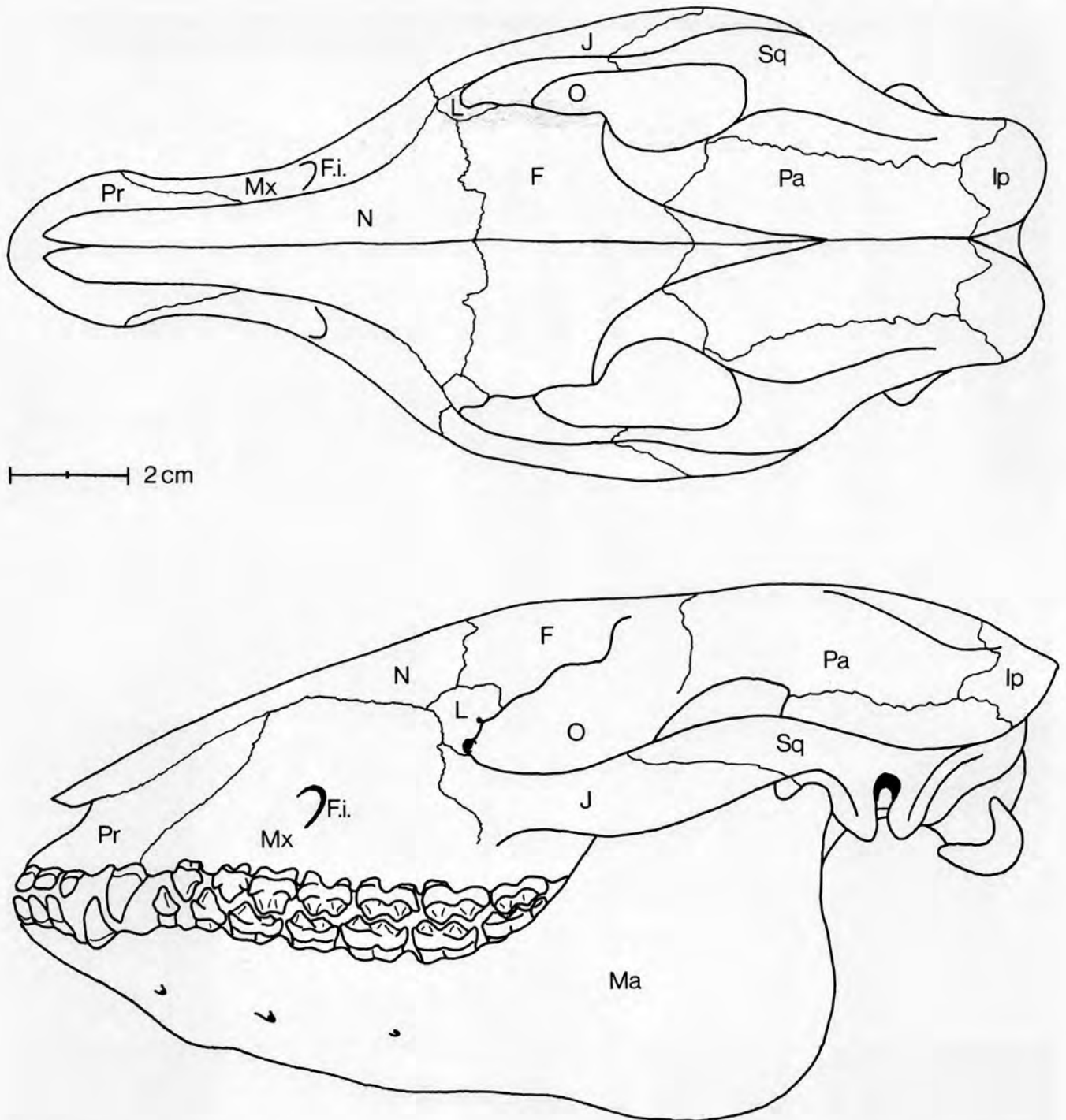


Abb. 6 – Rekonstruktionen des Schädels von *Hallensia* – Oben: dorsale Ansicht. – Unten: linke Seitenansicht. – F = Frontale, F.i. = Foramen infraorbitale, Ip = Interparietale, J = Jugale, L = Lacrimale, Ma = Mandibulare, Mx = Maxillare, N = Nasale, O = Orbita, Pa = Parietale, Pr = Prämaxillare, Sq = Squamosum. Maßstab angegeben. – Rekonstruktionen: Verfasser; Zeichnungen: Christine Hemm.

TAFEL 2

Hallensia matthesi FRANZEN & HAUBOLD 1986

Fig. 2. – Weitgehend unverdrückt erhaltener Oberschädel mit Unterkieferrest aus der unteren Mittelkohle des Geiseltales (Geiseltalmuseum Halle XXII/ohne Nr.). Natürliche Größe, bedampft mit Ammoniumchlorid (NH_4Cl), Gips-Bedeckung in der rechten Orbita und Schläfengrube schraffiert.
a) dorsal b) lateral sin. c) lateral dext. – Fotos: Senckenberg-Museum, E. Pantak-Wein.



durch das jüngere individuelle Alter des Schädels erklären, so gilt dies nicht für die Zahnmaße, die sich ausschließlich auf Zähne des Dauergebisses beziehen. Allerdings liegen die Zahnmaße durchweg sehr nahe an der bisherigen Untergrenze der Variationsbreite von *Hallensia matthesi*, so daß es sich bei dem neuen Schädel wohl nur um eine besonders kleine Varietät, nicht aber um eine andere Art handeln dürfte.

Insgesamt läßt sich der Schädel von *Hallensia* wie folgt beschreiben (Abb. 6-7; Taf. 2, Fig. 2a-c): Der Oberschädel ist, dorsal gesehen, relativ langgestreckt und schmal. Sehr schmal ist vor allem der präorbitale Bereich oral vom Ansatz der Jochbögen. Er ist noch schmäler als bei *Phenacodus primaevus*, aber auch *Pachynolophus livinierensis* (vgl. SAVAGE, RUSSELL & LOUIS, 1965: 45, Abb. 21). Hinter der *Orbita* ist der Schädel stark eingeschnürt, um sich weiter caudalwärts zu einer kleinen Gehirnkapsel aufzublähen. Die *Cristae frontales* sind relativ schwach. Sie vereinigen sich erst verhältnismäßig weit caudal zu einer prominenten *Crista sagittalis*. Im Nackenbereich krägt die Schädeloberseite beidseits flügelartig caudad über. Entsprechend scharfgratig sind die *Cristae nuchales* ausgebildet. Sie konvergieren dorsomedial in der *Crista sagittalis*, wobei sie zwischen sich eine oral gerichtete Einbuchtung der Schädelhinterkante einschließen.

Die *Nasalia* sind, dorsal gesehen, oralwärts schmal und langgestreckt und an ihrem Vorderende schräg abgestutzt. Ihre caudale Hälfte verbreitert sich caudalwärts erheblich, um etwa in Höhe des Vorderrandes der *Orbita* stumpf auf die *Frontalia* zu stoßen. Dies entspricht *Propalaeotherium* und steht ganz im Gegensatz zu *Phenacodus primaevus*, bei dem die Nasofrontalsutur caudalwärts tief ausgebuchtet ist und fast bis in Höhe des *Processus jugalis* des *Frontale* reicht. *Foramina supraorbitalia* treten nicht auf.

Die *Frontalia* werden lateral von den *Orbitae* und den *Lacrimalia* begrenzt. Caudal treffen sie wie bei *Phenacodus primaevus* in einer doppelten Zickzacklinie auf die *Parietalia*, wobei sich median eine flache Spitze caudalwärts richtet.

Die *Parietalia* umschließen beidseits zusammen mit den ventral von ihnen gelegenen *Squamosa* die Gehirnkapsel.

Ihre caudale Hälfte wird im vorderen Abschnitt wie bei *Phenacodus primaevus*, *Propalaeotherium* und dem *Hallensia*-Skelett aus Messel von zahlreichen *Foramina parietalia* durchlöchert (links 11, rechts 9). Zwischen den *Parietalia* und der *Crista nuchalis* schiebt sich ein *Interparietale* ein.

Die Seitenansicht ähnelt derjenigen von *Propalaeotherium*, jedoch liegt die *Orbita* relativ weiter oralwärts. Sie ist kleiner als bei *Phenacodus primaevus*, längs-oval und etwa so groß wie bei *Propalaeotherium*. Caudal öffnet sie sich weit zur ausgedehnten Schläfengrube. Dabei ist der *Processus jugalis* des *Frontale* kräftiger als bei *Phenacodus primaevus*, aber nicht so scharf und spitz wie bei *Propalaeotherium*.

Die *Nasalia* reichen in Übereinstimmung mit *Propalaeotherium* und ganz im Gegensatz zu *Phenacodus primaevus* weit oroventrad, fast bis zur Schnauzenspitze. Der Bereich der Prämaxillomaxillarsutur ist beidseits stark zerstört. Jedoch war das *Maxillare* von der Umrahmung des Naseneingangs mit Sicherheit ausgeschlossen. Das *Maxillare* ist langgestreckt und hoch, jedoch vor allem oralwärts bei weitem nicht so hoch wie bei *Phenacodus primaevus*. Es stößt dorsal in einem konvexen Bogen an das *Nasale*. Caudal reicht es bis kurz vor die *Orbita*, wo es dorsocaudal vom *Lacrimale* und am Ansatz des Jochbogens vom *Jugale* begrenzt wird. Der weitere Verlauf läßt sich ventralwärts auf Grund von Zerstörung (rechts) beziehungsweise Verdeckung durch den darüber geklappten Unterkiefer (links) nicht verfolgen. Ein recht großes *Foramen infraorbitale* findet sich in Höhe des Jochbogens, 15 mm vor der *Orbita*, ungefähr oberhalb von P³/P⁴ (rechts). Das *Foramen infraorbitale* ist bei *Phenacodus primaevus* wesentlich größer und weiter caudal, etwa in Höhe von P⁴/M¹ gelegen. Bei *Propalaeotherium* befindet es sich dagegen weiter oral, etwa über P²/P³. Außerdem ist es kleiner als bei *Hallensia*.

Die *Orbita* der linken Seite liegt fast vollständig frei, während Augenhöhle und Schläfengrube der rechten Seite von der bereits erwähnten Gipskonkretion ausgefüllt sind. Größenmäßig und morphologisch entspricht sie weitgehend derjenigen von *Propalaeotherium*. Einzelheiten des Knochenbaus und der Lage der *Foramina* sind jedoch bei den Messeler Uppferdschädeln auf Grund

TAFEL 3

Hallensia matthesi FRANZEN & HAUBOLD 1986

Fig. 3. – Hinterleibspartie des Skelettes aus der Grube Messel (IRSNB Brüssel Nr. M 1465), ca. $\times 0,75$. Innerhalb des dunklen Weichkörperschattens ist der Inhalt des Verdauungstraktes deutlich umgrenzt. Vergleiche Abb. 4a!

Fig. 4. – *Hallensia parisiensis* n.sp., oberes Untereozän (Grauvium = MP 10), *Teredinasande* bei Monthelon (Frankreich, Dépt. Marne). Holotypus: Rechtes Oberkieferfragment mit P⁴-M¹ (Naturhistorisches Museum Basel Nr. TS-631), okklusal, ca. $\times 3$. Bedampft mit Ammoniumchlorid (NH₄Cl).

Fig. 5. – *Hallensia parisiensis* n.sp., oberes Untereozän (Grauvium = MP 10), *Teredinasande* bei Monthelon (Frankreich, Dépt. Marne). Paratypus: Rechtes Oberkieferfragment mit D²⁻³ und den Alveolen eines D¹ (Naturhistorisches Museum Basel Nr. TS-367), okklusal, ca. $\times 3$. – Bedampft mit Ammoniumchlorid (NH₄Cl).

Fotos: Senckenberg-Museum, E. Pantak-Wein.

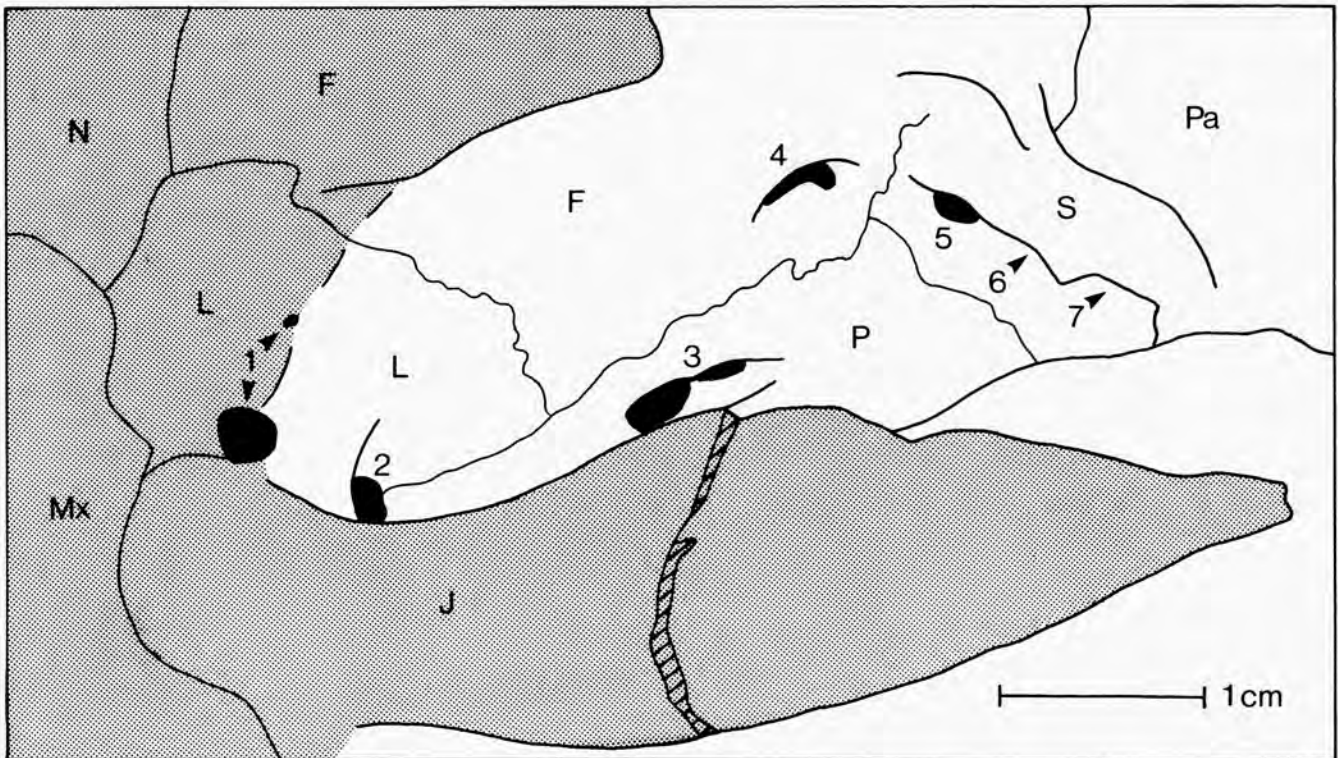


Abb. 7 – *Hallensia matthesi* FRANZEN & HAUBOLD, 1986: Schädel aus der unteren Mittelkohle des Geiseltales (Geiseltalmuseum Halle XXII/ohne Nr.), linke Orbita im Detail. Maßstab angegeben. – Oben: Foto, Objekt bedampft mit Ammoniumchlorid (NH_4Cl). – Unten: Anatomische Interpretation. Grau = Umrahmung der Orbita, F = Frontale, J = Jugale, L = Lacrimale, Mx = Maxillare, N = Nasale, P = Palatinum, Pa = Parietale, S = Sphenoid. 1 = Foramina lacrimalia, 2 = Foramen maxillare, 3 = Foramen sphenopalatinum, 4 = Foramen ethmoideum, 5 = Foramen opticum, 6 = Foramen alare orale, 7 = Foramen rotundum (?). – Foto: Elke Pantak-Wein, Zeichnung: Christine Hemm.

der stattgehabten Deformationen nicht mehr mit genügender Sicherheit zu beurteilen.

Bei dem vorliegenden *Hallensia* – Schädel aus dem Geiseltal macht sich orodorsal ein *Processus lacrimalis* deutlich bemerkbar, ohne indessen die Stärke desjenigen von *Phenacodus primaevus* zu erreichen. Ventral davon befindet sich innen am Rand der *Orbita* ein größeres, mediodorsal davon ein sehr kleines *Foramen lacrimale*. Das *Lacrimale* ist wie bei *Phenacodus* und *Propalaeotherium* recht ausgedehnt und reicht orodorsad weit über die *Orbita* hinaus.

Die Rückwand der *Orbita* (Abb. 7a-b) wird wie beim heutigen Pferd oral vom *Lacrimale* gebildet, an das sich dorsocaudal die *Pars orbitalis* des *Frontale* anschließt. In der ventrocaudalen Ecke des *Lacrimale* ist eine kleine, aber wohlausgeprägte *Fossa muscularis* zu bemerken. Caudal stößt das *Frontale* an den Temporalflügel des Sphenoids. Unmittelbar oral von der Frontalosphenoisutur tritt im unteren Drittel des *Frontale* ein einfaches *Foramen ethmoideum* auf. Ventral von *Lacrimale* and *Frontale*, abgegrenzt durch eine nahezu horizontal verlaufende Sutur, bildet das *Palatinum* den unteren Teil der Rückwand der *Orbita*. Darauf folgt caudal das Sphenoid, das bereits caudad über die *Orbita* hinausragt und zusammen mit dem caudoventral davon gelegenen *Squamosum* den Boden der Schläfengrube bildet. Innerhalb des Sphenoids treten in der *Fissura orbitalis*, unmittelbar ventrocaudad aufeinander folgend, das *Foramen opticum*, das *Foramen alare orale* und das *Foramen rotundum* (?) auf. Das caudoventral davon zu erwartende *Foramen ovale* wird hingegen offenbar vom *Processus coronoideus* des Unterkiefers verdeckt. Auf jeden Fall stimmt die *Orbita* von *Hallensia* in ihrem Aufbau und der Lage ihrer *Foramina* ganz mit den Verhältnissen bei den übrigen Equoidea überein (MACFADDEN, 1976; FRANZEN, 1989).

Der Jochbogen ist relativ schlank. Er beginnt oral etwa in Höhe des M^1 und geht, dorsal gesehen, laterocaudal kontinuierlich aus dem *Maxillare* hervor. Ober- und Unterrand sind scharfkantig. Ein *Processus frontalis* fehlt. Die Jochbögen beider Seiten sind caudalwärts beschädigt, jedoch ging ihr Oberrand offenbar wie bei dem Skelett aus Messel caudad kontinuierlich in die *Crista temporalis* über. Diese vereinigt sich ihrerseits im weiteren Verlauf mit der *Crista nuchalis*. Ventral von der *Crista temporalis* ist der *Porus acusticus* tief eingesenkt. Oral davon bildet ein kräftiger *Processus retroglenoideus*, caudal ein etwa gleich starker Mastoidfortsatz die Umrahmung der Ohröffnung. Die *Crista nuchalis* entsteht aus der laterocaudalen Umgrenzung des *Processus mastoideus*, an den sich von caudal her ein etwa gleich starker *Processus jugularis* eng anschmiegt. Zwischen beiden findet sich eine tief eingesenkte Rinne, in der die *Arteria meningica caudalis* verlaufen sein dürfte.

In der Vorderansicht ähnelt der Schädel von *Hallensia* demjenigen von *Phenacodus primaevus*. Wie bereits bemerkt, ist jedoch die Nasenpartie bei *Hallensia* wesentlich schmaler und der Naseneinschnitt kleiner. Die *Nasalia* sind entsprechend weiter oralwärts gestreckt. Die

Jochbögen sind schlanker und weniger stark ausgewinkelt. Außerdem sind die *Foramina infraorbitalia* kleiner. In der Hinterhauptsansicht ist das *Planum nuchale* unter der caudad weit überbordenden *Crista nuchalis* tief konkav eingesenkt. Median wird es von einer flachen, ventralwärts von der *Protuberantia occipitalis* ausgehenden *Crista occipitalis externa* in zwei Hälften geteilt. Der untere Bereich des Hinterhauptes mit den *Condyli* und der übrigen Umgebung des *Foramen magnum* ist weggebrochen. Die gesamte Schädelunterseite wird von dem darüber geklappten linken Unterkieferast verdeckt.

Hinsichtlich des Unterkiefers sind den bereits oben getroffenen Feststellungen folgende hinzuzufügen: Die Symphyse setzt oralwärts etwa in Höhe von P_1 ein. Das am weitesten oral gelegene *Foramen mentale* befindet sich etwa in halber Höhe des *Ramus horizontalis* ungefähr unterhalb der Hinterkante des Unterkiefereckzahnes. Ein weiteres folgt etwa in Höhe von $P_{2/1}$, ein drittes unterhalb von P^3 und ein viertes schließlich in Höhe des unteren Drittels des Unterkieferastes, unterhalb von $M^{1/2}$. Die *Foramina mentalia* von *Hallensia matthesi* entsprechen in Zahl, Größe und Lage etwa den Verhältnissen bei *Propalaeotherium*. Es sind mehr, aber dafür kleinere *Foramina* als bei *Phenacodus primaevus*. Medial tritt, wie üblich caudal von der Backenzahnreihe, ein großes *Foramen mandibulae* auf.

Insgesamt sind weder gegenüber dem Schädel des Holotypus noch im Vergleich zum Schädelfragment des Messeler Skelettfundes von *Hallensia matthesi* irgendwelche bemerkenswerten Unterschiede festzustellen.

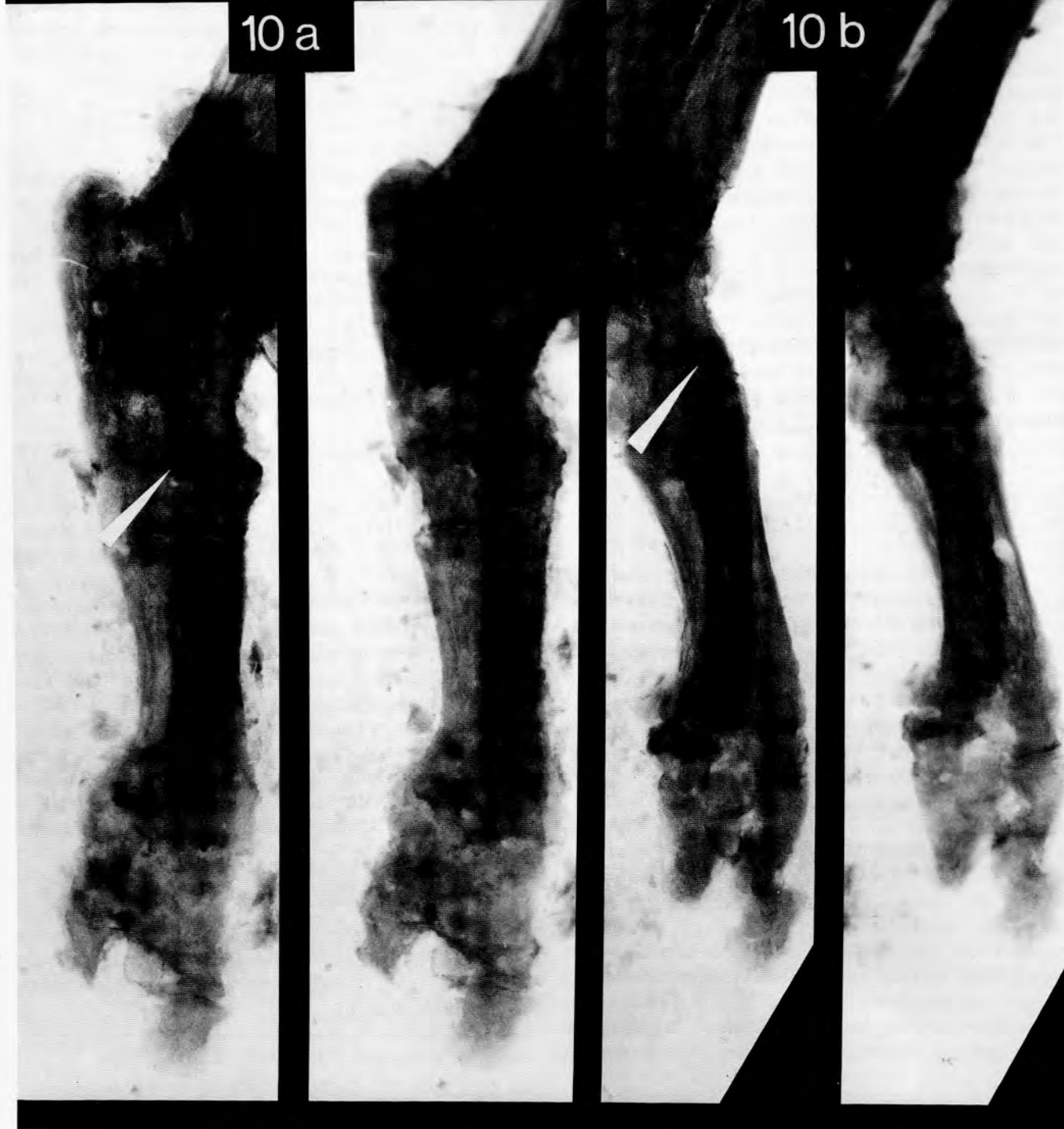
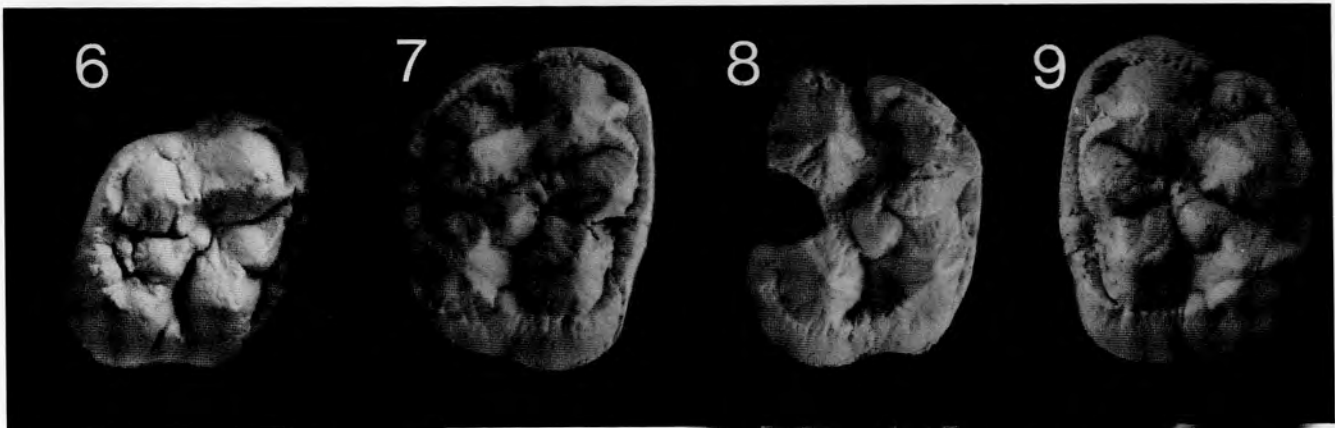
b) Ein linker *Astragalus* (Geiseltalmuseum Halle Leo III – 3902):

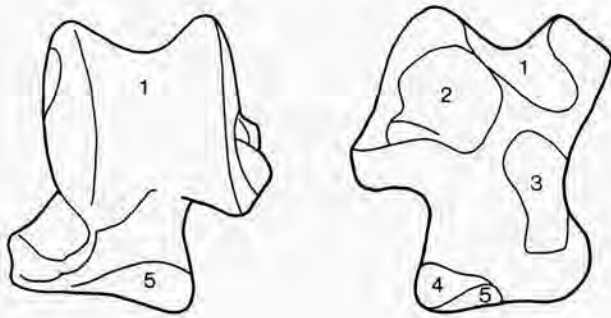
Der Fund (Abb. 8c-d; Tab. 4) stammt aus der oberen Mittelkohle (HAUBOLD, 1989: 84-85). Obwohl isoliert für sich gefunden, dürfte er ebenfalls auf *Hallensia matthesi* zu beziehen sein. Zwar wirkt der *Astragalus* aus dem Geiseltal bei fast gleicher Länge bedeutend schmaler als sein Gegenstück am Messeler Skelett. Jedoch könnte dies mit einer entsprechenden Deformation des Messeler Fundes zusammenhängen. Dabei wird das schlanke Erscheinungsbild des Geiseltal-*Astragalus* noch dadurch betont, daß die medioplantare Partie der *Trochlea* abgebrochen ist. Morphologisch besteht im übrigen vollkommene Übereinstimmung mit dem Skelettfund aus der Grube Messel. Dies gilt insbesondere für das außerordentlich langgestreckte *Collum* und die tiefe Furche der

Tabelle 4.

Maße am *Astragalus* von *Hallensia matthesi* aus der oberen Mittelkohle des Geiseltales (Geiseltalmuseum Halle Nr. Leo III/3902). Maße in mm (soweit möglich nach DRIESCH 1976).

- a) Größte Höhe (= "Länge"), medial = 22,8.
- b) Breite der *Facies articularis distalis* = 14,0.
- c) Kleinste Breite am *Collum* = 9,0.





Trochlea. Das *Collum* ist bedeutend länger als bei *Propalaeotherium* (Abb. 8). Ein *Foramen trochleare*, wie es bei *Phenacodus* auftritt und ursprünglich auch für *Hallensia matthesi* vermutet worden war (FRANZEN & HAUBOLD, 1986: 43, 46), fehlt hingegen. Vor allem aber bestätigt der Einzelfund aus dem Geiseltal den bereits durch Röntgen-Schichtaufnahmen des Messeler *Tarsus* gewonnenen Eindruck, daß die Navicularfacette sattelförmig ist (Abb. 8; Taf. 4; Fig. 10).

Hallensia aus dem Pariser Becken

Hallensia parisiensis n.sp.

Abb. 2f-g, 9a-b; Taf. 3, Fig. 4-5.

v partim 1965 *Propachynolophus gaudryi* (Lemoine, 1978). – SAVAGE, RUSSELL & LOUIS, p. 16, 19, 21, Fig. 7g (nur TS-367; TS-631 wird in der Arbeit nicht erwähnt).

Diagnose: Etwas kleiner als *Hallensia matthesi* (Abb. 9a-b). P^4 vor allem lingual schmaler; horizontaler Umriß tendiert von subquadratisch zu mehr U-förmig bis subtriangulär. *Metaconulus* von P^4 mit dem *Protoconus* verbunden. *Entocingulum* an P^4 und M^1 kräftiger. Außenwandrippen schärfer.

Holotypus: Rechtes Oberkieferfragment mit P^4 - M^1 ; aufbewahrt im Naturhistorischen Museum Basel unter der Inventarnr. TS-631. – Abb. 2f; Taf. 3, Fig. 4.

Locus typicus: Monthelon bei Epernay (Dépt. Marne, Frankreich).

Stratum typicum: Fluviale Sande mit *Teredina* und *Unio*; oberes Untereozän. Säugetieralter: Grauvium (MP 10).

Paratypus: Rechtes Oberkieferfragment mit D^{2-3} und den Alveolen eines D^1 ; ebenfalls von Monthelon. Original im Naturhistorischen Museum Basel, Inventarnr. TS-367. – Abb. 2g; Taf. 3, Fig. 5.

Abgüsse des *Holo*- und des *Paratypus* fanden sich unter der Bestimmung "*Propachynolophus gaudryi*" in den

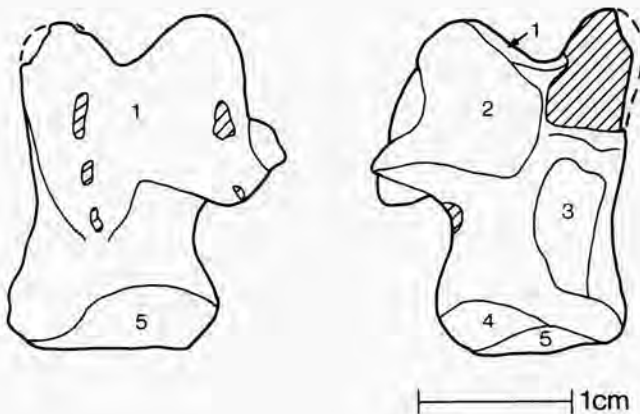


Abb. 8. – Vergleich der Astragalen von *Propalaeotherium parvulum* und *Hallensia matthesi*. – Oben: *Astragalus* s. von *Propalaeotherium parvulum* aus dem Geiseltal, untere Unterkohle (Geiseltalmuseum Halle Nr. XIV/412). – links: dorsal rechts: plantar. – Unten: *Astragalus* s. von *Hallensia matthesi* aus dem Geiseltal, obere Mittelkohle (Geiseltalmuseum Halle Nr. Leo III – 3902). – links: dorsal rechts: plantar. – 1 = *Tibia*-Facette, 2 = Facette für den *Processus coracoides* des *Calcaneus*, 3 = Facette für das *Sustentaculum tali* des *Calcaneus*, 4 = *Calcaneus*facette, 5 = *Cuboid*facette. – Maßstab angegeben. – Zeichnungen: Christine Hemm.

TAFEL 4

Hallensia matthesi FRANZEN & HAUBOLD 1986

Fig. 6. – M^3 d. aus dem Geiseltal-Schädel (Geiseltalmuseum Halle XXII/ohne Nr.).

Fig. 7. – M^2 d. aus dem Messel-Skelett (IRSNB Brüssel Nr. M 1465b).

Fig. 8. – M^1 s. aus dem Messel-Skelett (IRSNB Brüssel Nr. M 1465a).

Fig. 9. – M^2 s. aus dem Messel-Skelett (IRSNB Brüssel Nr. M 1465c).

Alle okklusal, ca. $\times 3$, bedampft mit Ammoniumchlorid (NH_4Cl). – Fotos: Senckenberg-Museum, E. Pantak-Wein.

Fig. 10. – Skelett aus der Grube Messel bei Darmstadt (IRSNB Brüssel Nr. M 1465 – Stereo-Röntgenaufnahmen des rechten Autopodiums (a) und des linken Autopodiums (b), ca. $\times 1.0$. Deutlich erkennbar (Pfeile!), besitzt der *Astragalus* keine halb-kugelförmige Navicularfacette, wie dies bei den Condylarthra der Fall ist. Außerdem treten nur drei *Metatarsalia* auf. – Röntgenaufnahmen: S. Tuengerthal, Thoraxklinik Heidelberg.

Sammlungen des "Muséum National d'Histoire Naturelle" in Paris.

Derivatio nominis: Nach dem Vorkommen im Pariser Becken.

BESCHREIBUNG:

a) *Holotypus* (Abb. 2f; Taf. 3, Fig. 4; Tab. 3):

M¹ ist nur leicht bis mittelmäßig, P⁴ noch kaum angekauft. Beide Zähne entsprechen in ihrer ausgeprägten Bunodontie *Hallensia matthesi* aus dem europäischen Mitteleozän. Sie unterscheiden sich dadurch deutlich von *Propalaeotherium*, *Propachynolophus* oder anderen Equiden. Die Zwischenhöcker bilden isolierte, eigene Höcker für sich. P⁴ fehlt ein *Hypoconus* vollkommen. Der horizontale Umriss von M¹ ist leicht trapezförmig bis subquadratisch, derjenige von P⁴ U-förmig bis subtriangulär. Über die deutlich isolierten Außenhöcker verläuft eine scharfgratige *Ectocrista*, die sich zwischen *Para-* und *Metaconus* tief einsenkt. Unterhalb eines jeden Außenhöckers tritt eine sehr scharf abgegrenzte kräftige Außenwandrippe auf. An M¹ findet sich unabhängig vom *Cingulum* die schwache Spitze eines Mesostyls, der an P⁴ vollkommen fehlt. Das *Ectocingulum* ist unterhalb des *Paraconus* von P⁴ abgeschwächt, von M¹ unterbrochen, sonst scharfrandig durchlaufend. Mesioapical geht es in einen scharf ausgeprägten, aber niedrigen Parastyl über. Ein *Metastyl* fehlt hingegen beiden Zähnen. Die *Ectocrista* zieht hier ganz tief bis auf das *Ecto-* und *Postcingulum* hinab. Das deutlich entwickelte *Präcingulum* geht lingu-

odistad in ein scharfgratiges *Entocingulum* über. Dieses trifft an P⁴ distal vom *Protoconus* in einer kleinen Spitze auf die *Postprotocrista*, während es unterhalb des *Hypoconus* von M¹ unterbrochen ist. Dort zieht die *Posthypocrista* bis zum *Postcingulum* hinab. Der Grat des *Metaconus* ist an M¹ auf den *Hypoconus*, an P⁴ hingegen auf den *Protoconus* orientiert. Auf der buccalen Seite des P⁴ trifft er basal auf einen von der Spitze des *Metaconus* hinabziehenden scharfen Grat. Das Kauflächenmuster von P⁴, insbesondere die buccale Flanke des *Protoconus* ist auffällig gerunzelt, wie dies auch bei *Hallensia matthesi* aus Messel und einzelnen Exemplaren aus der unteren Unterkohle des Geiseltales festzustellen ist.

b) *Paratypus* (Abb. 2g; Taf. 3, Fig. 5; Tab. 3):

Ebenfalls zu *Hallensia parisiensis* (möglicherweise sogar zum selben Individuum wie der *Holotypus*) dürfte ein weiteres Oberkieferfragment von Monthelon gehören, das D²⁻³ und die beiden Alveolen eines zweiwurzeligen D¹ enthält. Außer der Größe und den Umrissverhältnissen geht die spezifische Zugehörigkeit insbesondere aus der ausgeprägten Bunodontie hervor. Der relativ schmale Umriss, die Brachyodontie und die weitgehende Molariisierung von D³ mit deutlich abgesetztem Metaloph und einem *Hypoconus*, der kräftiger ist als der *Protoconus*, sprechen dafür, daß wir es mit einem Milchzahn zu tun haben. Entsprechend dürfte es sich bei dem mesial davor gelegenen Zahn um einen D² handeln. Der *Ectoloph* von D² ist im Prinzip unicuspid mit einem buccal nur schwach

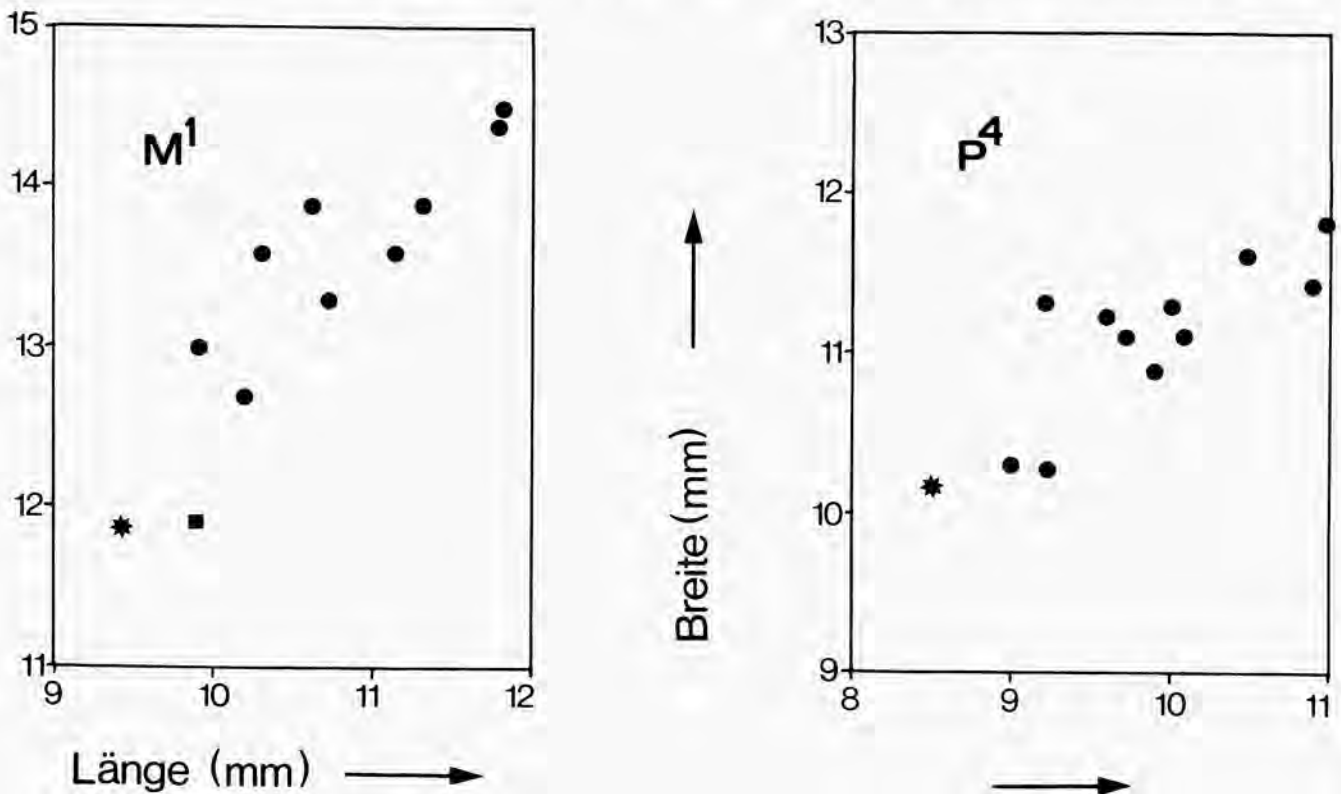


Abb. 9. – Vergleich der Längen- und Breitenmaße von M¹ und P⁴ von *Hallensia matthesi* aus dem Mitteleozän (Geiseltalium) des Geiseltales (Punkte) beziehungsweise von Messel (M¹, Quadrat) und von *Hallensia parisiensis* (Sterne) aus dem oberen Untereozän (Grauvium) des Pariser Beckens. – Zeichnung: C. Hemm.

angedeuteten *Metaconus*. Lingual ist an dieser Stelle des Ectolophs hingegen eine deutliche Abkaffungsfacetten entwickelt. Auf der Außenwand findet sich unterhalb des *Paraconus*, aber (ganz klein!) auch unterhalb des *Metaconus*, eine deutliche Außenwandrippe. Das scharfrandige *Ectocingulum* ist unterhalb des *Paraconus* jeweils unterbrochen. Wie bei dem M^1 und P^4 geht es mesioapical in einen scharfgratigen, aber niedrigen Parastyl über, der bei D^3 kräftiger und etwas höher ist als bei D^2 . Ein Metastyl fehlt beiden Zähnen. Im Vergleich zum M^1 des Holotypus wirkt das Kauflächenmuster des D^3 etwas lophodonte, weil der *Para-* und der *Metaconulus* nicht so isoliert sind, sondern mehr gratartig quergedehnt im Proto- beziehungsweise Metaloph aufgehen. *Proto-* und *Hypoconus* sind an D^3 durch ein tiefes *Medivallum* voneinander getrennt. Das scharfrandige *Entocingulum* ist lediglich vorn am *Hypoconus* auf kurzer Strecke unterbrochen.

Der horizontale Umriß von D^3 ist subquadratisch mit einer mesio Buccal etwas abgeschrägten Vorderkante, derjenige von D^2 subtriangulär, dabei mesiodistal langgestreckt. Während D^{3-2} offenbar triradiculär sind, war D^1 nur zweiwurzlig mit etwas kräftigerer distaler Wurzel. An D^2 zieht ein schmaler Grat vom Parastyl distolingual zur Innenwand. Dabei könnte es sich um den Protoloph handeln, denn mesial davon ist ein *Präcingulum* schwach wulstartig abgesetzt. Deutlich von dem vermutlichen Protoloph durch eine Einkerbung getrennt, erhebt sich ein kleiner Höcker, von dem aus ein nur ganz schwach entwickelter Grat zum Haupthöcker der Außenwand verläuft. Dabei könnte es sich um den *Hypoconus* und den nur schwach entwickelten Metaloph handeln. Ein *Entocingulum* ist an D^2 nicht festzustellen. Von der Spitze des Innenhöckers zieht distad ein feiner Grat abwärts (sozusagen eine *Posthypocrista*), um sich sodann buccal zu wenden und kontinuierlich in das *Postcingulum* überzugehen. Zwischen D^1 und D^2 ist kein Diastem vorhanden. Ein zumindest kurzes postcanines Diastem deutet sich jedoch an.

Emendierte Gattungsdiagnose von *Hallensia*.

Relativ kleiner Equoide (Schädelbasislänge um 175 mm) mit niederkronigem bunolophodontem Gebiß, Zahnformel oben und unten 3.1.4.3. Postcanine Diastemata im Ober- und Unterkiefer kurz bis fehlend. Relativ weites Diastem zwischen den zentralen Incisiven des Oberkiefers, gelegentlich auch zwischen P_1 und P_2 . Obere Molaren ohne *Postprotocrista*. Para-, Meso- und Metastyl an allen Oberkieferbackenzähnen sehr schwach bis fehlend. Untere Molaren ohne Hypolophid. *Incisura nasalis* caudad nur bis in Höhe von I^3 . Symphysenpartie des Unterkiefers breit, transversal nicht eingeschnürt aber dorsotransversal tief konkav eingesenkt. *Crista ilica* nur leicht konkav. *Tuber coxae* rundlich. *Metacarpale V* im Vergleich zu *Propalaeotherium* stärker reduziert. *Calcaneus* und *Collum tali* lang. Tragrandkerbe an den mittleren Endphalangen nur sehr schwach.

Neue Artdiagnose von *Hallensia Matthesi*

Etwas größer als *Hallensia parisiensis* (Abb. 9). *Entocingulum* an den oberen Molaren schwächer, am *Protoconus* gewöhnlich unterbrochen. P^4 von mehr subquadratischem Umriß. *Metaconulus* von P^4 tritt nicht mit dem *Protoconus* in Verbindung. Außenwandrippen an den Oberkiefer-Backenzähnen schwächer.

Phylogenetisch-systematische Position von *Hallensia*

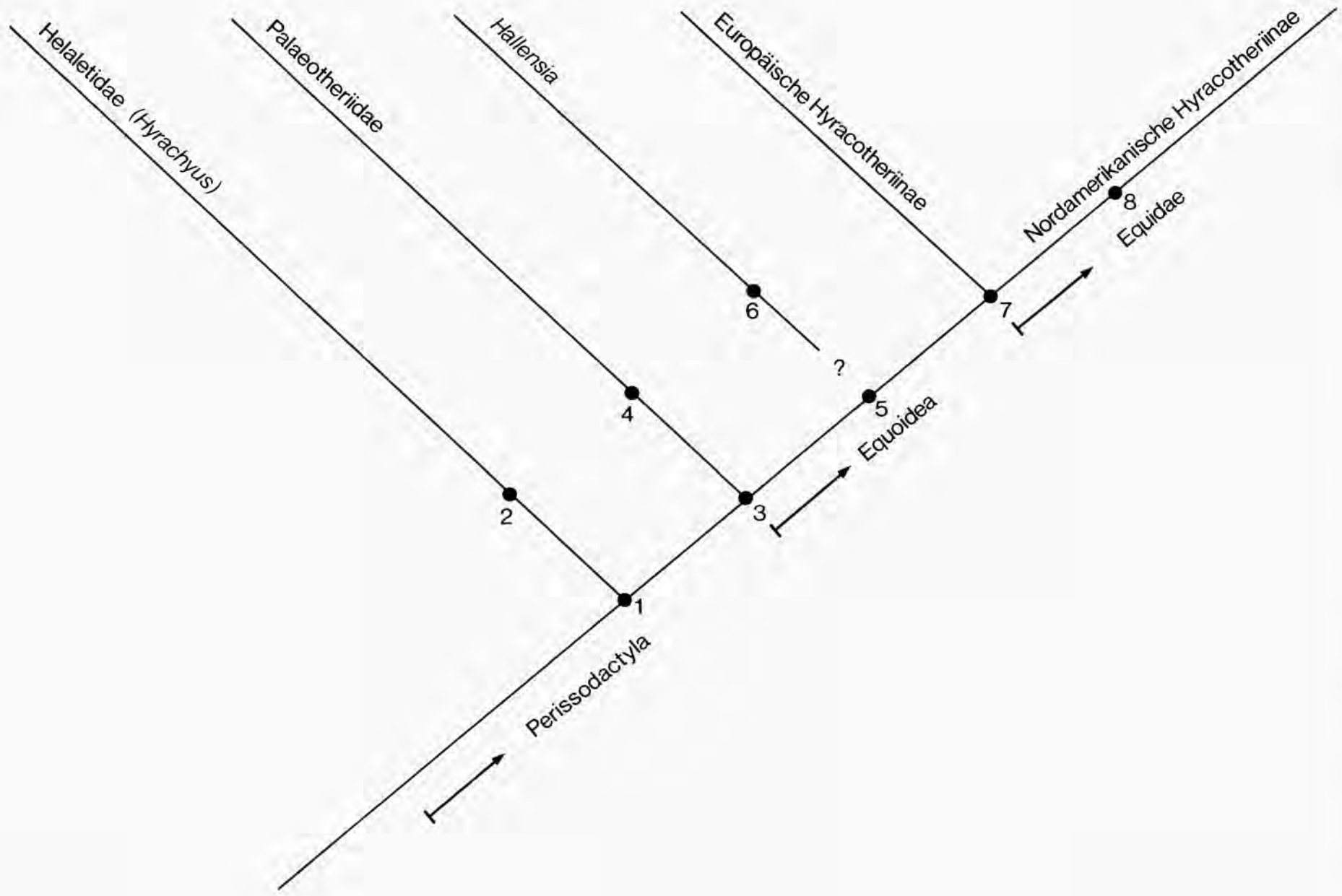
Erstmalig für *Hallensia* läßt sich an dem Messeler Skelettfund einwandfrei feststellen, daß die distale Gelenkfacette des *Astragalus* für das *Naviculare* sattelförmig eingesenkt ist. Dies bestätigt sich an dem isoliert gefundenen *Astragalus* aus dem Geiseltal. Damit gehört diese Gattung eindeutig zu den Perissodactylen und nicht, wie ursprünglich angenommen (FRANZEN & HAUBOLD, 1986), zu den Condylartha. Für diese Zuordnung sprechen auch das vollständig reduzierte *Metacarpale I* (MATTHEW, 1912 *contra* MARSH, 1876) und der nur dreistrahlige *Metatarsus*.

Die Eingliederung bei einer der bekannten Familien dieser Ordnung bereitet indessen Schwierigkeiten. In einem Kladogramm (Abb. 10) ist der Versuch unternommen, die entscheidenden Argumente für die phylogenetisch-systematische Position von *Hallensia* zum Ausdruck zu bringen. Evolutionsmorphologisch läßt sich die zugrundeliegende Entwicklung wie folgt rekonstruieren:

Die Perissodactylen stellen ursprünglich ausgesprochene Lauftiere dar. Um diese Art der Fortbewegung zu ökonomisieren, werden im Verlaufe der Evolution die mit kursorialer Fortbewegung verbundenen Pendelbewegungen der Extremitäten auf Parasagittalebene eingeschränkt. Das heißt, Bewegungen, die nicht in Fortbewegungsrichtung liegen, werden nach Möglichkeit verhindert oder zumindest reduziert. Dies geschieht vor allem durch eine straffere Führung der Gelenke (MATTHEW, 1926: 173). An die Stelle des namengebenden rundlichen Gelenkkopfes (*Condylus*) des *Caput tali* der Condylartha tritt eine sattelförmige Gelenkverbindung. Diese ist für alle Perissodactylen charakteristisch. Hinzu kommt eine zunehmende Eintiefung der *Trochlea tali*. Auch die *Carpalia* werden durch alternierende Stellung enger miteinander verkeilt. Die strafferen Verbindungen innerhalb des Carpal- und des Tarsalgelenkes ermöglichen den Übergang von der für Condylartha typischen Planti- bis Digitigradie zur Subunguli- bis Unguligradie der Perissodactylen sowie eine unterschiedlich weit gehende Reduktion der seitlichen Metapodien und Phalangen.

Unabhängig vom Lokomotionsapparat entwickelt sich im Bereich des Gebisses ein langgestrecktes Hypoconulid an M_3 . Dadurch vergrößert sich die Kaufläche (RADINSKY, 1966: 409-410).

Aus dieser ancestralen Situation aller Perissodactylen kommt es phylogenetisch rasch zu einer weitverzweigten Radiation (vgl. PROTHERO & SCHOCH, 1989). Ich



◁ Abb. 10. – Kladogramm, um die phylogenetisch-systematische Position von *Hallensia* zu veranschaulichen.

- 1 = Perissodactyla
 Synapomorphien:
 Funktionssystem Lokomotionsapparat:
 a) Navicularfacette des *Caput tali* sattelförmig
 b) *Metacarpale* I vollständig reduziert (MATTHEW, 1912 contra MARSH, 1876!)
 c) *Metatarsalia* I und V bis auf Rudimente reduziert
 d) Subunguli- bis Unguligradie (konvergent zu den Artiodactyla)
 Funktionssystem Gebiß:
 e) Langgestrecktes Hypoconulid an M₃
- 2 = Helaletidae (*Hyrachyus*)
 Synapomorphien:
 Funktionssystem Gebiß:
 a) Rippe im Vorderfeld der Außenwand der oberen Molaren sehr kräftig bei fehlendem Mesostyl
 b) Hypoconulid an M₃ sekundär reduziert
- 3 = Equoidea
 Synapomorphien:
 Funktionssystem Schädel:
 a) *Foramen opticum* deutlich vom *Foramen ethmoideum* abgesetzt unmittelbar neben dem *Foramen alare orale* (MACFADDEN, 1976)
 b) *Foramen ovale* und *Foramen lacerum* fusioniert (MACFADDEN, 1976)
- 4 = Palaeotheriidae (*sensu* FRANZEN, 1989)
 Synapomorphien:
 Funktionssystem Lokomotionsapparat:
 a) *Metacarpale* V vollständig reduziert (konvergent zu den späteren Equidae ab *Mesohippus*)
 b) *Metacarpalia* länger als *Metatarsalia* (Autapomorphie innerhalb der Equoidea; innerhalb der Perissodactyla konvergent zu Baluchitherien, Brontotherien und Chalicotherien)
 c) *Caput tali* verkürzt (konvergent zu den Helaletidae und späteren Equidae ab *Merychippus*).
 Funktionssystem Wirbelsäule:
 d) Halswirbelsäule lang relativ zur Brustwirbelsäule (konvergent zu den Indricotherien und Chalicotherien sowie den späteren Equiden ab *Merychippus*)
 Funktionssystem Gebiß:
 e) Diastem zwischen I¹ geschlossen (konvergent zu den Helaletidae und Equidae)
 f) Mesostyl an den oberen Molaren (konvergent zu den späteren Equidae ab *Propachynolophus* bzw. *Orohippus*)
 g) Zunehmende Molarisierung der Prämolaren (innerhalb der Equoidea konvergent zu den späteren Equidae ab *Anchilophus* bzw. *Orohippus*)
- 5 = *Hallensia* + Equidae
 Synapomorphien:
 Funktionssystem Lokomotionsapparat:
 a) *Crista ilica* konkav (konvergent zu den Helaletidae)
- 6 = *Hallensia*
 Synapomorphien:
 Es fehlen Autapomorphien, aber auch sämtliche Synapomorphien der Helaletidae, Palaeotheriidae und Equidae.
- 7 = Equidae
 Synapomorphien:
 Funktionssystem Gebiß:
 a) Sehr langes postcanines Diastem, verbunden mit einer deutlichen Einschnürung der Symphysenpartie des Unterkiefers (FRANZEN, 1972)
 b) Präorbitaler Schädel verlängert sich phylogenetisch zunehmend im Verhältnis zum postorbitalen Abschnitt
 c) Zunehmend kräftige Para-, Meta- und Mesostyle (beginnend mit *Orohippus* bzw. *Propalaeotherium*; konvergent zu den Palaeotheriidae)
 Funktionssystem Lokomotionsapparat:
 d) *Crista ilica* tief konkav eingesenkt (konvergent mit den Helaletidae)
 e) *Tuber coxae* des *Pelvis* kammartig langgestreckt (konvergent mit den Helaletidae)
 f) Zunehmende Verlängerung der distalen Extremitätenabschnitte
- 8 = Nordamerikanische Hyracotheriinae
 Synapomorphien:
 Funktionssystem Lokomotionsapparat:
 a) Starke relative Verlängerung der distalen Extremitätenabschnitte, insbesondere der Autopodien (konvergent zu manchen Tapiroidea, wie z.B. *Colodon* und *Grangeria*)
 b) Zunehmende Reduktion des *Metacarpale* V, später auch der Metapodien II und IV

beschränke mich in der weiteren Diskussion auf die hier allein interessierende Überfamilie der Equoidea (sensu RADINSKY, 1964; vgl. SCHOCH, 1989). Diese unterscheidet sich von allen anderen Perissodactylen durch die posteroventralwärtige Verlagerung des *Foramen opticum* unmittelbar neben das *Foramen alare orale* und die Fusion des *Foramen ovale* mit dem *Foramen lacerum* (MACFADDEN, 1976).

Dabei halte ich die Abtrennung einer eigenen Überfamilie der Pachynolophoidea, wie sie neuerdings von HOOKER (1989) vorgenommen wird, weder für zwingend notwendig noch für nützlich. Denn der Verlauf der *Prämetaculocrista* ist plesiomorph, während die in diesem Zusammenhang angeführte einzige Synapomorphie der ansonsten sehr heterogenen Gruppe, die zunehmende Lophodontie dieses Merkmals (zusammen mit der *Posthypocrista* der oberen und des *Postcristids* der unteren Molaren), eine innerhalb der Perissodactylen ausgesprochen häufige und deshalb wohl auch in diesem Falle parallele Entwicklung darstellt. Für die Equoidea als Schwestergruppe seiner Pachynolophoidea aber vermag HOOKER (1989: Abb. 6.5, S. 93) überhaupt keine Synapomorphie anzugeben. So ist es einmal mehr der Kladismus, der formal die Einführung eines neuen Taxons erzwingt! Innerhalb der Equoidea nehmen die Palaeotheriidae insofern eine Sonderstellung ein, als sie offenbar schon sehr früh einen eigenen Weg in ihrer Entwicklung eingeschlagen haben. Dafür spricht die bei ihnen anzutreffende Kombination aus sehr ursprünglichen und abgeleiteten Merkmalen.

Zur ersten Merkmalsgruppe zählen vor allem ein relativ kurzes postcanines Diastem sowie eine konvexe *Crista ilica* mit einem einfachen *Tuber coxae* (FRANZEN, 1989), zur zweiten die vollständige Reduktion des *Metacarpale V*, das verkürzte *Caput tali* und der kräftige Mesostyl an den oberen Molaren.

Die Equiden entwickeln demgegenüber schon frühzeitig, beginnend mit *Hyracotherium*, ein ausgesprochen langgestrecktes postcanines Diastem. Seine funktionelle Bedeutung im Rahmen der Konstruktion des Gebißapparates liegt in einer möglichst weiten räumlichen Trennung der Frontzähne (Incisiven und Caninen) von den Backenzähnen (Prämolaren und Molaren), wie es den unterschiedlichen Funktionen dieser Gebißpartien entspricht (FRANZEN, 1972). Spätestens mit *Orohippus* beziehungsweise *Propalaeotherium* bilden sich an den oberen Molaren auch zunehmend kräftige Para-, Meta- und Mesostyle.

Auch im Rahmen des Lokomotionsapparates entwickeln die Equiden schon frühzeitig, beginnend mit *Hyracotherium*, ausgesprochene Spezialisierungen, und zwar hinsichtlich ihrer kursorialen Fähigkeiten. In diesem Zusammenhang ist die zunehmende Verlängerung insbesondere der distalen Abschnitte der Extremitäten ebenso zu sehen, wie die konkave Einsenkung der *Crista ilica* und das kammartig langgestreckte *Tuber coxae*.

Während durch die konkav eingesenkte *Crista ilica* der *Musculus longissimus dorsi* direkt in die Gluteusmuskulatur einstrahlt, bietet das kammartig verlängerte *Tuber*

coxae eine vergrößerte Ansatzfläche für den *Musculus tensor fasciae latae*. Beides verbessert die Streck- beziehungsweise Beugefunktion dieser Muskeln im Bereich des Hüftgelenkes und damit den Antrieb bei vierbeiniger Fortbewegung (NICKEL *et al.*, 1961: 300, 413; STARCK, 1979: 524). Zusätzlich wird diese Art der Fortbewegung durch die Verlängerung der distalen Extremitätenabschnitte ökonomischer (MATTHEW, 1926).

Die Palaeotheriidae (sensu FRANZEN, 1968, 1989) schlagen demgegenüber eine von den Equiden abweichende Entwicklungsrichtung ein. Wie der Bau ihres Beckens zeigt, ist diese offenbar nicht so sehr von schneller Fortbewegung bestimmt. Was auffällt, ist vielmehr die Tatsache, daß bei ihnen, umgekehrt wie bei den Equiden, der *Metacarpus* länger wird als der *Metatarsus*. Hinzu kommt eine beträchtliche Verlängerung der Halswirbelsäule, die bei *Palaeotherium magnum* mehr als 100% der Länge der Brustwirbelsäule erreicht (FRANZEN, 1989: 104). Zusammen mit der bei den Palaeotheriidae phylogenetisch früh auftretenden Körpergrößenzunahme bedeutet dies, daß diese beim Äsen höhere Blätterstockwerke erreichen konnten als die zur gleichen Zeit sehr viel kleineren Equiden. Möglicherweise war es die Körpergrößenzunahme, die zumindest bei *Palaeotherium* im Gegensatz zu *Plagiolophus* eine frühzeitige Molarisierung der Prämolaren zwecks Vergrößerung der Kaufläche zur Folge hatte. Infolgedessen wäre das postcanine Diastem kurz geblieben. Mit dieser Deutung stimmt überein, daß die relativ klein bleibenden Plagiolophen ihre Prämolaren kaum molarisiert und konvergent zu den Equiden im späteren Verlaufe ihrer Evolution auch recht lange postcanine Diastemata entwickelt haben (vgl. FRANZEN, 1972).

Wie ist nun vor diesem Hintergrund die phylogenetische und damit auch die systematische Position von *Hallensia* zu beurteilen?

Einerseits entspricht das relativ kurze postcanine Diastem einer plesiomorphen Situation. Dies gilt um so mehr, wenn man bedenkt, daß bei *Hallensia* die Prämolaren noch wenig molarisiert sind, und das kurze postcanine Diastem noch weitgehend demjenigen von *Phenacodus* gleicht (FRANZEN & HAUBOLD, 1986: 46). Für einen frühen Eigenweg in der Evolution von *Hallensia* spricht auch die ausgeprägte Bunodontie verbunden mit schwachen bis fehlenden Para-, Meso- und Metastylen. Eine Eingliederung von *Hallensia* bei irgendeiner anderen Überfamilie der Perissodactyla als den Equoidea ist jedoch auf Grund der Gebißmorphologie und der Lage des *Foramen opticum* ausgeschlossen.

Ein Zusammenhang mit den Palaeotheriidae auf Familienniveau kann ebenfalls ausgeschlossen werden. Denn die beginnende konkave Einsenkung der *Crista ilica* muß gegenüber den Palaeotherien als Apomorphie gewertet werden. Außerdem fehlt *Hallensia* die für jene Familie typische Verlängerung der *Metacarpalia* im Verhältnis zu den *Metatarsalia*.

Eine Einstufung bei den Equidae kommt andererseits auch nicht in Frage. Dafür fehlt jegliche Verlängerung des postcaninen Diastems wie auch die kammartige

Ausbildung des *Tuber coxae*. Außerdem ist die *Crista ilica* noch nicht in dem Maße konkav eingesenkt, wie es bereits bei *Hyracotherium* der Fall ist.

Am besten dürfte es daher sein, *Hallensia* weder bei den Palaeotheriidae noch bei den Equidae einzugliedern, sondern diese Gattung als Ergebnis einer eigenständigen Entwicklung innerhalb der frühen Radiation der Equoidea aufzufassen (*incertae sedis*).

Biostratigraphie und Paläoökologie

Bislang war *Hallensia* in Gestalt der Art *H. matthesi* nur aus dem Mitteleozän des Geiseltales bekannt. Dort ist diese Art nicht selten (FRANZEN & HAUBOLD, 1986). Offensichtlich ist jener Biotop paläoökologisch anders anzusprechen als die sumpfigen Randbereiche mit anschließendem Regenwald in der Umgebung des eozänen Messelsees (SCHAARSCHMIDT, 1988: 48; WILDE, 1989: 128-129). STORCH & SCHAARSCHMIDT (1988: 297) sowie WILDE (1989: 100) schreiben dem mitteleozänen Geiseltal eine torfbildende Moorvegetation zu, beeinflusst durch aufsteigende salzhaltige Wasser und karbonatreiche Zuflüsse. ERFURT & HAUBOLD (1989: 157) denken dagegen auf Grund funktionsmorphologischer Betrachtungen an Artiodactylen eher an trockenere Standorte mit weichen Sandböden. Jedenfalls war die Übereinstimmung zwischen den etwa gleichaltrigen Floren des Geiseltales und von Messel bemerkenswert gering (WILDE, 1989: 100). Dies dürfte sich auf die jeweilige Zusammensetzung der Fauna ausgewirkt haben. Darauf deutet auch das Beispiel der Urpferde hin, bei denen in Messel das kleine, relativ grazile *Propalaeotherium parvulum*, in der etwa gleichaltrigen unteren Unterkohle des Geiseltales hingegen das größere, plumper gebaute *Propalaeotherium hassiacum* zahlenmäßig weit überwiegt. Eine taxonomische Differenzierung von *Hallensia* innerhalb des Geiseltalprofils war bislang nicht möglich. Auf jeden Fall kommt der Art *H. matthesi* leitender Charak-

ter für das terrestrische Mitteleozän Europas zu (= Geiseltalium = MP 11-13; FRANZEN & HAUBOLD, 1986, 1987). Mit dem hier erbrachten Nachweis von *Hallensia parisiensis* als etwas ursprünglicher gebautes stammesgeschichtlichem Vorläufer aus dem oberen Untereozän (= Grauvium = MP 10; GODINOT, 1987) bietet diese Chronokline nunmehr eine weitere Möglichkeit, säugertierstratigraphische Kriterien für die Grenzziehung zwischen dem terrestrischen Unter- und Mitteleozän Europas heranzuziehen (vgl. FRANZEN, 1987).

Danksagung

Herzlich danke ich Herrn Paul Sartenaer, Königliches Institut für Naturwissenschaften von Belgien in Brüssel, für die freundliche Überlassung des Skelettfundes aus Messel zur Bearbeitung sowie meinen Kollegen Leonard Ginsburg, Donald E. Russell (beide "Muséum National d'Histoire Naturelle" in Paris) und Burkart Engesser (Naturhistorisches Museum Basel) für die Möglichkeit, vergleichende Studien an den in ihrer Obhut befindlichen Sammlungen durchzuführen. Hartmut Haubold stellte entgegenkommender Weise den Schädel aus dem Geiseltalmuseum der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg für die Untersuchung zur Verfügung. Herzlich danke ich meinen Technischen Assistentinnen Elke Pantak-Wein und Christine Hemm für die vorzüglichen Fotos beziehungsweise Zeichnungen sowie S. Tuengerthal (Thorax-Klinik Heidelberg) für die in seiner Freizeit hergestellten Röntgenaufnahmen. Weitere Röntgenaufnahmen verdanke ich Stephan Schaal und Michael Ackermann (Sektion Messel des F.I. Senckenberg). Der Keim eines rechten M³ wurde an dem Schädel aus dem Geiseltal mit viel Feingefühl und Geduld von Elke Pantak-Wein freipräpariert. Vom "American Museum of Natural History", New York, konnte zu Vergleichszwecken der Abguß eines Schädels von *Phenacodus primaevus* aus dem Bighorn Basin von Wyoming eingetauscht werden. Das hervorragend erhaltene Original stammt aus den Sammlungen der Princeton University (Inventarnr. PU 14 864) und befindet sich heute im "Yale Peabody Museum" in New Haven (Conn.). P. Langer (Universität Gießen) danke ich für die kritische Diskussion der überlieferten Darmanatomie. Frau Marie-Louise Tritz (F.I. Senckenberg) und Herrn J. Tochtenhagen (Geol.-Paläont. Institut d. Universität Frankfurt am Main) danke ich für technische Hilfestellung bei der Durchführung der REM- und Edax-Analysen.

Schriftenverzeichnis

- DRIESCH, A. VON DEN, 1976. Das Vermessen von Tierknochen aus vor- und frühgeschichtlichen Siedlungen. Institut für Paläoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin der Universität München, 114 pp.
- DUERST, J.U., 1930. Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Säugern. Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abteilung VII, Teil I. Urban & Schwarzenberg, Berlin, Wien, 405 pp.
- ELLENBERGER, W. & BAUM, H., 1977. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 18.A., Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1155 pp.
- ERFURT, J. & HAUBOLD, H., 1989. Artiodactyla aus den eozänen Braunkohlen des Geiseltales bei Halle (DDR). *Palaeovertebrata*, 19(3): 131-160.
- FRANZEN, J.L., 1968. Revision der Gattung *Palaeotherium* CUVIER 1804 (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia). Dissertation Universität Freiburg im Breisgau, 2 Bände, 181 pp.
- FRANZEN, J.L., 1972. Die taxonomische, phylogenetische, konstruktive und funktionelle Bedeutung der relativen Länge des postcaninen Diastems bei den Equoidea. *Senckenbergiana lethaea*, 53(5): 333-352.
- FRANZEN, J.L., 1980. Das Skelett eines juvenilen *Propalaeotherium isselanum* (Mammalia, Equidae) aus dem mitteleozänen Ölschiefer der Grube Messel bei Darmstadt. *Dortmunder Beiträge zur Landeskunde, Naturwissenschaftliche Mitteilungen*, 14: 85-102.
- FRANZEN, J.L., 1987. Mammalian Reference Levels MP 11-13. In: SCHMIDT-KITTLER, N. (Editor), International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogene - Mainz, February 18th - 21st 1987. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, A 10: 24-25.
- FRANZEN, J.L., 1989. Origin and systematic position of the

- Palaeotheriidae. In: PROTHERO, D.R. & SCHOCH, R.M. (Editors), *The Evolution of Perissodactyls*. Clarendon Press, Oxford Univ. Press, New York, Oxford, pp. 102-108.
- FRANZEN, J.L., 1991. The Eocene Lake Messel and Its Early Horses. *Palaeontology*; London (in press).
- FRANZEN, J.L. & HAUBOLD, H., 1986. Ein neuer Condylarthre und ein Tillodontier (Mammalia) aus dem Mitteleozän des Geiseltales. *Palaeovertebrata*, 16(1): 35-53.
- FRANZEN, J.L. & HAUBOLD, H., 1987. The biostratigraphic and palaeoecologic signification of the Middle Eocene locality Geiseltal near Halle (GDR). In: SCHMIDT-KITTLER, N. (Editor), *International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogene - Mainz, February 18th - 21st 1987. Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, (A) 10: 93-100.
- FRANZEN, J.L., WEBER, J. & WUTTKE, M., 1982. Senckenberg-Grabungen in der Grube Messel bei Darmstadt. 3. Ergebnisse 1979-1981. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 54: 1-118.
- GODINOT, M., 1987. Mammalian Reference Levels MP 1-10. In: SCHMIDT-KITTLER, N. (Editor), *International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogene - Mainz, February 18th - 21st 1987. Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, (A) 10: 21-23.
- HAUBOLD, H., 1989. Die Referenzfauna des Geiseltalium, MP Levels 11 bis 13 (Mitteleozän, Lutetium). *Palaeovertebrata*, 19(3): 81-93.
- HAUBOLD, H. & THOMAE, M., 1990. Stratigraphische Revision der Wirbeltierfundstellen des Geiseltaleozäns. *Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften*, 15: (im Druck).
- HOOVER, J.J., 1989. Character polarities in early perissodactyls and their significance for *Hyracotherium* and infraordinal relationships. In: PROTHERO, D.R. & SCHOCH, R.M. (Editors), *The Evolution of Perissodactyls*. Clarendon Press, Oxford Univ. Press, New York, Oxford, pp. 79-101.
- LANGER, P., 1979. Adaptational significance of the forestomach of the collared peccary, *Dicotyles tajacu* (L., 1758) (Mammalia: Artiodactyla). *Mammalia*, 43(2): 235-245.
- MACFADDEN, B.J., 1976. Cladistic Analysis of Primitive Equids, With Notes on Other Perissodactyls. *Systematic Zoology*, (1): 1-14.
- MARSH, O.C., 1876. Notice of new Tertiary mammals. *American Journal of Sciences*, (3)12: 401-404.
- MATTHEW, W.D., 1912. The new four-toed horse skeleton. *Journal of the American Museum of Natural History*, 12: 186.
- MATTHEW, W.D., 1926. The evolution of the horse. A record and its interpretation. *Quarterly Review of Biology*, 1(2): 139-185.
- MEYER, H., 1986. *Pferdefütterung*. Paul Parey, Berlin, Hamburg, 205 pp.
- NICKEL, R., SCHUMMER, A. & SEIFERLE, E., 1961. *Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. 1: Bewegungsapparat. 2.A.*, Paul Parey, Berlin, Hamburg, 502 pp.
- PROTHERO, D.R. & SCHOCH, R.M. (Editors), 1989. *The Evolution of Perissodactyls*. Clarendon Press, Oxford Univ. Press, New York, Oxford, 537 pp.
- RADINSKY, L.B., 1964. *Paleomoropus*, a New Early Eocene Chalicotheres (Mammalia, Perissodactyla), and a Revision of Eocene Chalicotheres. *American Museum Novitates*, 2179: 1-28.
- RADINSKY, L.B., 1966. The Adaptive Radiation of the phenacodontid Condylarths and the Origin of the Perissodactyla. *Evolution*, 20(3): 408-417.
- SAVAGE, D.E., RUSSELL, D.E. & LOUIS, P., 1965. European Eocene Equidae (Perissodactyla). *University of California Publications in Geological Sciences*, 56: 1-94.
- SCHAAL, S., 1988. Die Entstehungsgeschichte der Messeler Tonsteine. In: SCHAAL, S. & ZIEGLER, W. (Editoren), *Messel - Ein Schaufenster in die Geschichte der Erde und des Lebens*. Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt am Main, pp. 17-26.
- SCHAAL, S., SCHMITZ-MÜNCKER, M. & WOLF, H.-G., 1987. Neue Korrelationsmöglichkeiten von Grabungsstellen in der eozänen Fossilagerstätte Grube Messel. In: SCHAAL, S. (Editor), *Forschungsergebnisse zu Grabungen in der Grube Messel bei Darmstadt. Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 91: 203-211.
- SCHAARSCHMIDT, F., 1988. Der Wald, fossile Pflanzen als Zeugen eines warmen Klimas. In: SCHAAL, S. & ZIEGLER, W. (Editoren), *Messel - Ein Schaufenster in die Geschichte der Erde und des Lebens*. Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt am Main, pp. 27-52.
- SCHMIDT, C.R., 1988. Pekaris. In: *Grzimeks Enzyklopädie Säugetiere*, 5. Kindler-Verlag, München, pp. 48-55.
- SCHMITZ-MÜNCKER, M. & FRANZEN, J.L., 1989. Die Rolle von Bakterien im Verdauungstrakt mitteleozäner Vertebraten aus der Grube Messel bei Darmstadt und ihr Beitrag zur Fossildiagene und Evolution. In: FRANZEN, J.L. & MICHAELIS, W. (Editoren), *Der eozäne Messelsee - Eocene Lake Messel. Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 107: 129-146.
- SCHOCH, R.M., 1989. A brief historical review of perissodactyl classification. In: PROTHERO, D.R. & SCHOCH, R.M. (Editors), *The Evolution of Perissodactyls*. Clarendon Press, Oxford Univ. Press, New York, Oxford, pp. 13-23.
- STARCK, D., 1979. *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage. 2: Das Skeletsystem. Allgemeines, Skeletsubstanzen, Skelet der Wirbeltiere einschließlich Lokomotionstypen*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 776 pp.
- STORCH, G. & SCHAARSCHMIDT, F., 1988. Fauna und Flora von Messel - ein biogeographisches Puzzle. In: SCHAAL, S. & ZIEGLER, W. (Editoren), *Messel - Ein Schaufenster in die Geschichte der Erde und des Lebens*. Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt am Main, pp. 291-297.
- TOBIAS, P.V., 1986. Enamel Crenulations and Wrinkles on Hominid Molar Teeth: Are Crenulations an Expression of Enamel Hypoplasia? *Anthropos*, 23: 63-77.
- WILDE, V., 1989. Untersuchungen zur Systematik der Blattreste aus dem Mitteleozän der Grube Messel bei Darmstadt (Hessen, Bundesrepublik Deutschland). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 115: 1-213.
- WUTTKE, M., 1988a. Tod und Einbettung der Messeler Wirbeltiere. In: SCHAAL, S. & ZIEGLER, W. (Editoren), *Messel - Ein Schaufenster in die Geschichte der Erde und des Lebens*. Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt am Main, pp. 257-262.
- WUTTKE, M., 1988b. Erhaltung - Lösung - Umbau. Zum Verhalten biogener Stoffe bei der Fossilisation. In: SCHAAL, S. & ZIEGLER, W. (Editoren), *Messel - Ein Schaufenster in die*

Geschichte der Erde und des Lebens. Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt am Main, pp. 263-275.

WUTTKE, M., 1988c. Untersuchungen zur Morphologie, Paläobiologie und Biostratonomie der mitteleozänen Anuren von Messel. Mit einem Beitrag zur Aktuopaläontologie von Anuren und zur Weichteildiagenese der Wirbeltiere von Messel. Dissertation Universität Mainz, 378 pp. (unpublished).

Jens Lorenz FRANZEN,
Forschungsinstitut und
Naturmuseum Senckenberg,
Senckenberganlage 25,
D 6000 Frankfurt am Main 1,
Deutschland.

Manuskript bei der Schriftleitung eingegangen am 15. April 1990.

Korrigiertes Manuskript am 19. Juni 1990 eingegangen.

