

EIN NEUER CONDYLRARTHRE UND EIN TILLODONTIER
(MAMMALIA) AUS DEM MITTELEOZÄN DES GEISELTALES

von

Jens Lorenz FRANZEN* und Hartmut HAUBOLD**

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
Kurzfassung, Résumé, Abstract	36
Einleitung	36
Taxonomie	37
Phenacodontidae COPE, 1881	37
<i>Hallensia matthesi</i> n.g. n.sp.	37
Esthonychidae COPE, 1883	48
<i>Esthonyx tardus</i> n.sp.	48
Stratigraphie	50
Paläoökologie	50
Paläobiogeographie	50
Ergebnisse	51
Schriftenverzeichnis	51
Tafel-Erklärungen	53

*Dr. J.L. Franzen, Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberganlage 25, D-6000 Frankfurt am Main 1, Bundesrepublik Deutschland.

**Dr. H. Haubold, Martin-Luther-Universität WB Geologische Wissenschaften und Geiseltalmuseum, Domstr. 5, DDR-4020 Halle/Saale, Deutsche Demokratische Republik.

Key-words : MAMMALIA, CONDYLRARTHRA, TILLODONTIA, EOCENE, EUROPE, TAXONOMY.

KURZFASSUNG

Im Zuge einer Revision der Equoidea aus den mitteleozänen Braunkohlen des Geiseltales wurden zahlreiche Gebissfragmente und grössere Teile eines Skelettes eines Phenacodonten entdeckt, die hier als *Hallensia matthesi* n. g. n. sp. beschrieben werden. Diese Art liegt sowohl aus der unteren und oberen Unterkohle (uUK, oUK) als auch aus der oberen Mittelkohle (oMK) vor. Zu ihr sind auch 2 Oberkieferfragmente zu rechnen, die von Matthes (1977) als *Propachynolophus gaudryi* beschrieben und abgebildet wurden. Damit entfällt das entscheidende Argument für die Einstufung der unteren Unterkohle des Geiselalprofils in das Untereozän. Wie *Hallensia* stellt *Esthonyx tardus* n. sp. aus der unteren Unterkohle eine ausgesprochene Reliktform dar. Das vorliegende Unterkieferfragment repräsentiert den jüngsten Tillodontier aus Europa. Gegenüber *E. munieri* aus dem europäischen Untereozän ist die neue Art aus dem unteren Mitteleozän des Geiseltales gebissmorphologisch progressiver.

RÉSUMÉ

Un nouveau Condylarthre et un Tillodonte (Mammalia) provenant de l'Eocène Moyen du Geiseltal.

A l'occasion d'une révision des Equoidea provenant des lignites de l'Eocène Moyen du Geiseltal on a découvert de nombreuses dentitions ainsi qu'un squelette partiel d'un Phénacodonte, qui est décrit ici comme *Hallensia matthesi* n. g. n. sp.. L'espèce est présente dans la « untere und obere Unterkohle » (uUK, oUK = les parties inférieures et supérieures du Charbon Inférieur) ainsi que dans la « obere Mittelkohle » (oMK = la partie supérieure du Charbon Moyen). Deux maxillaires fragmentaires décrits et figurés par Matthes (1977) sous la détermination *Propachynolophus gaudryi* appartient aussi à *Hallensia matthesi*. C'est pourquoi il faut abandonner l'argument décisif pour placer la « Unterkohle » dans l'Eocène Inférieur.

Une autre forme retardée dans la faune de l'Eocène Moyen du Geiseltal est *Esthonyx tardus* n. sp., documentée par une mandibule provenant de la partie inférieure de la « Unterkohle ». La nouvelle espèce représente le dernier Tillodonte de l'Europe. La dentition d'*E. tardus* est plus évoluée que celle d'*E. munieri* de l'Eocène Inférieur européen.

ABSTRACT

A New Condylarth and a Tillodont (Mammalia) From the Middle Eocene of the Geiseltal Locality.

In the course of a revision of the Equoidea numerous dentitions as well as a partial skeleton of a Phenacodont were discovered from the Middle Eocene lignite beds of the Geiseltal locality. These fossils are recognized as a new genus and species of Phenacodontidae: *Hallensia matthesi* n. g. n. sp.. The species is present in the « untere und obere Unterkohle » (uUK, oUK = the lower and upper part of the Lower Coal Seam) as well as in the « obere Mittelkohle » (oMK = the upper part of the Middle Coal Seam). Two fragmentary upper jaws described and figured by Matthes (1977) as *Propachynolophus gaudryi* are also belonging to *Hallensia matthesi*. Thus the decisive argument for classifying the « Unterkohle » of the Geiseltal section as Lower Eocene has to be dropped.

Another relict form of the Geiseltal is *Esthonyx tardus* n. sp. documented by a fragmentary mandible coming from the « untere Unterkohle ». This is the latest Tillodont from Europe. Contrasting to *E. munieri* from the European Lower Eocene the dentition of *E. tardus* is morphologically more progressive.

EINLEITUNG

Im Zuge einer Revision der Equoidea aus den mitteleozänen Braunkohlen des Geiseltales (Franzen & Haubold 1986b), entdeckten wir unter den zahlreichen Fundstücken einige Gebissreste, die ihrer Morphologie nach offenbar nicht zu dem übrigen Material passten. Zwei Oberkieferfragmente davon sind von Matthes (1977: 22, Taf. 71, Fig. 1-2) als *Propachynolophus gaudryi* (LEMOINE, 1878) beschrieben und abgebildet worden. Diese Gattung und Art ist in ihrem Vorkommen bislang auf das Untereozän beschränkt (Savage *et al.* 1965: 16, 90-91; Savage & Russell 1983: 74). Matthes (1977: 22) vermutete deshalb: « Vielleicht gehört die Fundstelle XIV wenigstens z.T. schon zum Untereozän. » Studien, die einer der beiden Verfasser (J.L.F.) vorher an nordamerikanischen Condylarthra durchgeführt hatte, führten schliesslich auf die richtige Spur. Neben einigen Funden aus Spanien (Crusafont Pairo 1956, 1958; Crusafont Pairo & Villalta 1954, 1955), handelt es sich hierbei um den Nachweis eines weiteren Phenacodonten aus dem europäischen Mittel-

eoazän. Inzwischen liegt eine ganze Reihe von Belegen vor, darunter Teile eines Skelettes, welche die Entwicklung dieses Phenacodonten durch das mitteleozäne Profil des Geiseltales verfolgen lässt. Allerdings fehlen noch Belege aus der unteren Mittelkohle. Die bei weitem überwiegende Zahl der Funde stammt aus der unteren Unterkohle (uUK), dem unteren Mitteleozän oder unteren Geiseltalium im Sinne von Franzen & Haubold (1985, 1986a).

Ebenfalls aus der unteren Unterkohle kommt ein Unterkieferfragment mit Backenzähnen, das auch nicht zu den Equoidea gerechnet werden kann. Es handelt sich vielmehr um den ersten Esthonychiden aus dem europäischen Mitteleozän, und damit um den jüngsten Vertreter der Tillodontia überhaupt aus Europa. Einen entsprechenden Hinweis verdanken wir Philip Gingerich (Ann Arbor).

Die vorliegende Arbeit bildet einen weiteren Teil der Revision und Neubearbeitung der Geiseltalfauna. Der erstgenannte Autor (J.L.F.) wurde dabei durch eine Reisebeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt (Fr 396/5-1).

TAXONOMIE

Ordnung CONDYLARTHRA COPE, 1881

Familie PHENACODONTIDAE COPE, 1881

HALLENSIA n.g.

Diagnose : Mittelgrosser Phenacodontide (Schädelbasislänge um 175 mm) mit brachyodontem bunolophodontem Gebiss. Zahnformel 3.1.4.3/3.1.4.3 Incisura nasalis reicht distad nur bis in Höhe des Hinterrandes der Alveole von I3/. Obere Molaren ohne Mesostyl und ohne Postprotocrista. M3/ mit kräftigem Hypoconus. Im Ober- und Unterkiefer M3 grösser als M2. Untere Backenzähne ohne Paraconid. M/3 mit relativ grossem Hypoconulid.

Hallensia matthesi n.g. n. sp.

(Abb. 1-2; Taf. 1; Taf. 2, Fig. 2a-b; Taf. 3)

Synonymie :

- v 1977 *Propachynolophus gaudryi* (LEMOINE 1878). -- Matthes, Equiden : 21-22; Taf. 71, Fig. 1 (XIV/212), Fig. 2 (XIV/3106); Geiseltal, untere Unterkohle.
- v 1983 *Propachynolophus gaudryi* (LEMOINE). -- Krumbiegel, Rüffle & Haubold, Das eoazäne Geiseltal : 113, 177, 179-180, 201-202; Abb. 151 a (S. 180); Geiseltal, untere Unterkohle.

Diagnose : Entspricht der Gattungsdiagnose.

Holotypus : Teilskelett aus vollständigem Schädel, M3/ - C sup. s. et d. und M/3 - P/2, Alveole von P/1, Alveole und Wurzelresten von C inf. s. et d., Scapula s., Femur s., Tibia + Fibula s., Calcaneus s., Pelvis, ? Os sacrum sowie ca. 19 Rippenfragmenten; aufbewahrt im Geiseltalmuseum Halle, Inv. Nr. XXXVI/285. -Abb. : Taf. 1; Taf. 2, Fig. 2 a-b.

Locus typicus : Geiseltal, 25 km SSW Halle/Saale (DDR), Tagebau Neumark-Süd, Fundstelle Ns XXXVI, 1962.

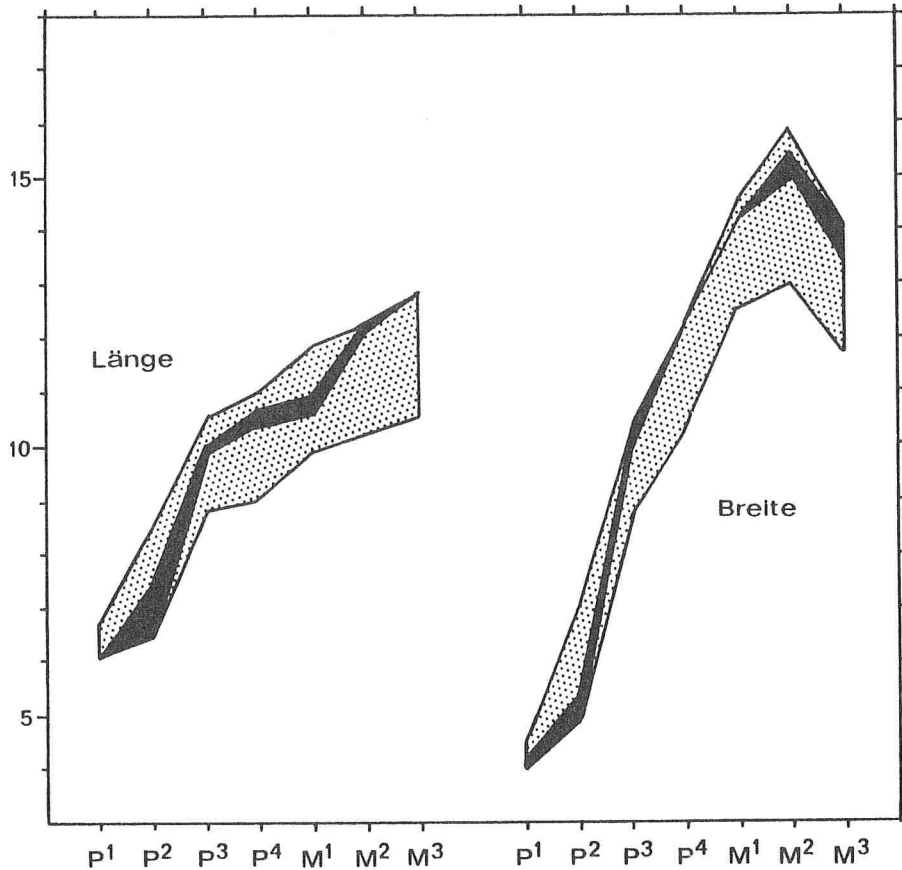


Abb. 1. Variation der maximalen Längen und Breiten bei den Oberkieferbackenzähnen von *Hallensia matthesi* n.g. n.sp. Schwarz bezeichnet die Werte des Holotypus (Geiseltalmuseum Halle XXXVII/285). Zeichnungen Abb. 1 - 2 : Elke Pantak.

Stratum typicum: Obere Mittelkohle (oMK) = oberes Mitteleozän = oberes Geiseltalium = Säugetierstratigraphisches Niveau von Bouxwiller (Franzen & Haubold 1985, 1986a).

Derivatio nominis: Benannt nach Halle sowie zu Ehren von Prof. Dr. Horst-Werner Matthes, dem langjährigen Direktor des Geologisch-Paläontologischen Instituts mit Geiseltalmuseum der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg und Leiter der Ausgrabungsarbeiten im Geiseltal von 1953-1977.

Weitere Belege aus dem Geiseltal (Typuserie):

Untere Unterkohle (uUK)

- | | |
|-----------|--|
| XIV/212 A | — Max.s. mit M3/ - P3/; Abb.: Matthes 1977, Taf. 71, Fig. 1. |
| XIV/225 | — Mand. ? mit M/3-2 |
| XIV/249 | — Max.d. mit M2/ - P3/ |
| XIV/292 | — Mand.d. mit M/2 - P/4, Alv. P/3 |
| XIV/424 | — Mand.s. mit M/3-1 |

XIV/439	— Max.d. mit M3/ - P2/
XIV/515 A	— Mand. mit M/3 - P/3 s. et M/3 - P/2 d.
XIV/533 A	— Mand.d. mit M/3 - P/4, Alv. P/3
XIV/1014	— Mand.d. mit M/3 - P/3
XIV/1286	— Max.d. mit M3/ - P3/
XIV/1300	— Mand.d. mit M/3 - P/4, Alv. P/3-2, P/1, C
XIV/1731	— Mand. mit M/3 - P/3, Wurzeln P/2, P/1-C s. et C d.
XIV/2001 A	— Mand.s. mit M/3 - P/3, Wurzeln P/2, Alv. P/1
XIV/2015	— Mand.s. mit M/3, Alv. M/2
XIV/2025 A	— Max.d. mit M3-2/, P4/
XIV/2055	— Max.d. mit M3-2/
XIV/2148	— Max.d. mit M3-2/, (M1/), P4-3/
XIV/2227 A	— Mand. mit M/2 - P/4, Alv. P/2-C s. et Alv. P/1-C d.
XIV/2310	— Max.d. mit M3/ - P3/, (P2/)
XIV/2345	— Max.d. mit M2/ - P4/, Wurzeln P3-2/, P1/
XIV/2501	— Mand. mit M/3 - P/4, Alv. P/3 d. et M/2 - P/2, Alv. P/1 s.
XIV/2564	— Max.s. mit M3/ - P3/
XIV/3016	— Mand.d. mit Keim M/3, M/2-1, D/4-3
XIV/3084	— Max.s. mit M3/ - P3/ (sehr tief abgekaut)
XIV/3106	— Max.s. mit M3/ - P3/; Abb. : Matthes 1977, Taf. 71, Fig. 2
XIV/3131	— Max.s. mit M2/ - P3/, Alv. P2/, P1/, Alv. C
XIV/3679	— Mand. mit M/1 - P/3, Alv. P/2-1, Wurzeln C d. et Alv. P/2-1, C, Alv. I/3-2 s.
XIV/3963	— Mand. s. mit Keim M/3, M/2-1, D/4, Alv. D/3
XIV/4182	— Mand. mit P/4-2, Alv. P/1, C, Alv. I/3-2 s. et Alv. P/2-1, C, Alv. I/3, Wurzel I/2 d.
XIV/4465	— Mand.d. mit (M/2), M/1, D/4-3
XIV/4659	— Schädelfragm. mit Max.s. mit M1/ - D4/
XIV/4719	— Mand.s. mit M/3 - P/4, Alv. P/1 - I/2, I/1 et Wurzel P/2, Alv. P/1, C, Alv. I/2, I/1 d.
XIV/5067	— Mand. mit D/3, Alv. D/2, D/1, dC s. et dC d.
XIV/5069	— Mand. s. mit D/3, Alv. D/2, D/1 s.
XIV/8227	— Mand.s. mit M/1 - D/4, Alv. D/3-2
XIV/ohne Nr.	— Mand. mit M/3 - P/2, Alv. P/1, C, I/3-1 s. et Alv. P/2, P/1, C, I/3-1 d.

Obere Unterkohle (oUK)

XVIII/782-786	— Mand.s. mit M/3-1
XVIII/3454	— Mand. mit P/4-3, Wurzeln P/2, Alv. P/1, C d. et P/4, Alv. P/3-1, C s.

Obere Mittelkohle (oMK)

XXII/ohne Nr.	— Mand.d. mit M/3-1
XXXVII/144	— Mand. mit M/3, Wurzeln M/2 - P/4 d. et M/3-2, (M/1) s.

Beschreibung

a) Schädel

Im Vergleich zu den Equoidea wie auch zu *Hyrachyus* ist die *Incisura nasalis* kurz und reicht distad nur bis in Höhe des Hinterrandes der Alveole von I3/. Die *Nasalia* zeigen dorsoventral eine abgerundet dreieckige Umrissform. Das Foramen infraorbitale ist gross und verhältnismässig tief (ca. 7-17,5 mm) oberhalb der Mitte des P3/ (Holotypus) bzw. von P4/ — P3/ (XIV/2310) gelegen. Bei XIV/2310 tritt ausserdem distoventral davon ein zusätzliches, wesentlich kleineres Foramen auf. Der Vorderrand der Orbita, die distad weit zur Schläfen-grube geöffnet ist, befindet sich oberhalb von M2/ — M1/, etwa in der Schädelmitte. Die Jochbögen sind schlank und weisen hinter der relativ kleinen Orbita oberhalb des Hinterrandes von M3/ einen deutlichen *Processus frontalis* auf. Ventral gesehen, sind sie nur schwach ausgewinkelt. Eine *Crista sagittalis* ist deutlich ausgeprägt, wie vermutlich auch die *Crista nuchalis*, die jedoch abgebrochen ist.

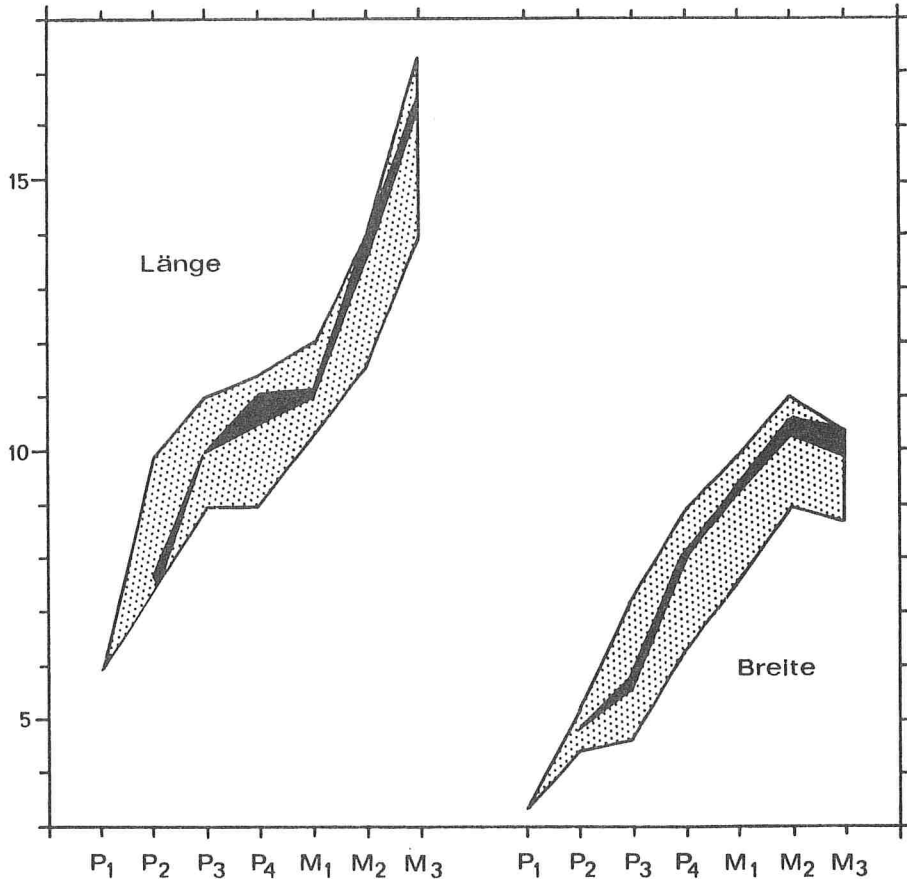


Abb. 2. Variation der maximalen Längen und Breiten bei den Unterkieferbackenzähnen von *Hallensia matthesi* n.g. n.sp. Schwarz bezeichnet die Werte des Holotypus (Geiseltalmuseum Halle XXXVI/285).

Ventral gesehen, reichen die Fossae praemaxillares distad bis in Höhe des Hinterrandes der Alveole von I₃/, die Fossae palatinae dagegen mesiad bis in Höhe von M₃ — M₂/. Die Fossae glenoidales sind flach-konkav und distal von deutlichen Processi postglenoidales begrenzt. Distal vom Porus acusticus (kein Meatus externus!) tritt jeweils ein ausgeprägter Mastoidfortsatz auf. Offenbar waren distomedial von den Processi mastoidei auch Processi jugulares vorhanden. Sie sind jedoch abgebrochen. Die Bullae tympanicae sind klein, aber verknöchert. Die Foramina innerhalb der Orbitae und im Bereich der Schädelbasis sind wegen vielfacher Brüche, Überschiebungen und Deformationen nicht mit genügender Sicherheit zu identifizieren, zumal die Suturen des einzigen Schädels (Holotypus) wegen des hohen individuellen Alters des Tieres (tiefe Abkautung des Backenzähne!) bereits weitgehend verwachsen sind.

Der Unterkiefer zeichnet sich gegenüber *Propalaeotherium* durch eine im sagittalen Profil auffällig flachgestreckte, transversal tief eingesenkte Symphysenpartie aus. Sie reicht distad bis in Höhe des P/2. Der Processus angularis ist abgerundet. Der transversal walzenförmige Processus articularis liegt ungefähr 2 cm oberhalb der Kauebene, so dass eine leicht scherende Kaubewegung möglich war (vgl. Storch 1968). Der Vorderrand des Ramus

ascendens verläuft mehr oder minder vertikal und ist bei manchen Exemplaren (z.B. XIV/1300 u. 2001) sogar vornüber geneigt. Dabei stellt der Processus coronoideus nur einen kurzen, dorsodistad gerichteten Haken dar, welcher den Processus articularis um ca. 2 cm überragt. Ein Foramen mentale befindet sich unterhalb des Protoconids von P/4, weitere kleinere Foramina unterhalb von M/1 — P/4 sowie von P/2 und P/1. Die Schnauzenspitze ist dorsoventral gesehen im Ober- und Unterkiefer relativ schmal geformt und mesiad spitz vorspringend.

b) *Gebiss*

Backenzähne brachyodont mit bunolophodonter Kaufläche.

- **Oberkiefer, Dauergebiss** : Schneidezähne bislang unbekannt. Caninen kräftig und dolchförmig vorspringend, mesial und distal mit steilen breiten Abkauungsfacetten (für den unteren Caninus sowie P/1), ohne Cingulum. Diastema zwischen den zentralen Incisiven, längeres Diastem zwischen C sup. und P1/, kurzes Diastem zwischen P1/ und P2/. In einem Fall (XIV/3131) fehlen postcanine Diastemata im Oberkiefer überhaupt. Molaren hexatuberculär, Metaconulus in der Regel jedoch schwach. Horizontaler Umriss in der Molarenreihe distad zunehmend trapezförmig. P4/ pentatuberculär, ohne jegliche Andeutung eines Hypoconus. Para- und Metaconus etwa gleich stark. Para- und Metaconulus durch die Prä- und Postprotocrista V-förmig mit dem kräftigen Protoconus verbunden. An P3/ ist der Metaconulus sehr stark abgeschwächt, sonst wie P4/ gebaut. P2/ ist unicuspid mit breitem distolingualen Cingulumschelf, biradiculär. P1/ ist ebenfalls unicuspid und biradiculär, aber kürzer, schmaler und spitzer. Der horizontale Umriss von P4-3/ ist ausgesprochen subquadratisch mit abgerundeter Innenwand. P2/ ist subtriangulär, P1/ oval. Sämtlichen Backenzähnen fehlt ein Mesostyl, jedoch tritt bei manchen Stücken (z.B. XIV/2310) an seiner Stelle eine schwache Cingulumspitze auf. Auch der Parastyl ist schwach, aber die Aussengewandrippen sind kräftig. Das Aussencingulum ist an M3/-P3/ geriefelt durchlaufend, an P2/ stark abgeschwächt und an P1/ fehlend. Das Innencingulum beschränkt sich an den Molaren auf den Ausgang des Medivallum, an P4-3/ auf den Bereich distal vom Protoconus. An P2-1/ geht es wulstartig durch, wobei es sich an P2/ distolingual schelfartig verbreitert.

- **Unterkiefer, Dauergebiss** : Das postcanine Diastem ist nur sehr kurz bis fehlend. Dafür tritt ein relativ weites Diastem zwischen P/1 und P/2 auf. Von den Schneidezähnen sind nur I/1 bekannt. Sie sind schaufelförmig ; die Schneide ist gerade abgekaut. Die unteren Caninen sind im Prinzip ähnlich wie die oberen gebaut, aber etwas kleiner und vor allem schmaler. Sie tragen in der Regel eine breite distale Abkauungsfacette (für den oberen Caninus) und eine schmale mesiale (für den I3/). Die unteren Molaren sind in der Reihe distad zunehmend langgestreckt und von subrektangulärem horizontalem Umriss. M/1-2 weisen vier Haupthöcker auf — Proto-, Meta-, Hypo- und Entoconid — und ein kleines Hypoconulid distal in der Längsachse. An M/3 ist das Hypoconulid relativ gross und vor allem lingual von einem oder mehreren kleinen Nebenhöckern begleitet (XIV/533 A, 1300 ; XXII/ ohne Nr.). Allen Unterkieferbackenzähnen fehlt ein Paraconid. Proto- und Metaconid sowie Hypo- und Entoconid sind jeweils durch Quergrate verbunden, von denen der mesiale etwas höher ist als der distale. Das Prähypocristid ist nicht auf das Metaconid, sondern auf das Postprotocristid orientiert. Ein Aussencingulum ist an den unteren Molaren vor allem mesial am Protoconid und im Bereich des Medivallum sowie distobuccal vom Hypoconid entwickelt. Unterhalb der Haupthöcker ist es zumeist unterbrochen. Ein Innencingulum

tritt überhaupt nicht auf. Der horizontale Umriss von P/4 ist subrektangulär, mesiad etwas zugespitzt. Trigonid und Talonid sind deutlich differenziert, Para- und Hypoconid fehlen jedoch. Dagegen ist ein Entoconid mehr (XIV/4182) oder minder deutlich (XIV/533) vorhanden. Proto- und Metaconid sind etwa gleich hoch und durch ein tiefes Tal getrennt. Wie bei den unteren Molaren verläuft das Prähypocristid in Richtung auf das Postprotocristid. Das Talonid ist deutlich niedriger als das Trigonid. Das Aussencingulum ist auf das Medivallum und den Bereich mesiobuccad vom Protoconid beschränkt. Ein Innencingulum fehlt wiederum. Der horizontale Umriss von P/3 ist subtriangulär langgestreckt. Im Bereich des Talonid ist nur noch ein niedriges Hypoconid vorhanden, an das sich linguad ein vom Innencingulum gebildeter breiter Schelf anschliesst. Innerhalb des Trigonids ist das Protoconid buccomesiad vor das deutlich reduzierte Metaconid gerückt. Wie an P/4 vereinigen sich Aussen- und Innencingulum mesial in einer schwachen Spitze. Im übrigen ist das Aussencingulum auf das Medivallum beschränkt. P/2 ist unicuspid und biradiculär ; sein horizontaler Umriss ist langgestreckt oval. An P/2 ist das Metaconid völlig und das Hypoconid weitgehend reduziert. Aussen- und Innencingulum treten jeweils mesial und distal vom Haupthöcker auf ; dabei ist der distolinguale Schelf im Vergleich zu P/3 stark rückgebildet. Im Gegensatz zu den Equoidea ist P/1 von P/2 durch ein mehr oder minder weites Diastem getrennt, während das postcanine Diastem nur sehr kurz ist. Vom P/1 sind nur leere Alveolen überliefert. Demnach handelt es sich um den einzigen einwurzeligen Backenzahn von *Hal-lensia*. Er dürfte unicuspid gewesen sein.

- Milchgebiss : Alle Milchbackenzähne sind relativ niederkronig und weisen nur einen dünnen Schmelz auf. D4/ sowie D/4-3 sind nachweislich molarisiert ; D3/ ist nicht bekannt. D4/ ist im Prinzip wie M1/ gebaut, nur kleiner und etwas niederkroniger. Aussen- und Innencingulum sind durchgehend und zeigen eine schwache Spitze jeweils mesial vom Meta- beziehungsweise vom Hypoconus. Anstelle eines Parastyls tritt eine Spitze des Aussencingulums auf. Auch D/4 ist wie M/1 gebaut, nur schmaler und etwas niederkroniger. D/3 ähnelt hingegen P/3, ist jedoch länger und mit einem kräftigen Entoconid versehen, während Paraconid und Hypoconulid nur schwach entwickelt sind. D/1 ist zweiwurzelig und daher nicht identisch mit P/1 !

c) *Postcraniales Skelett*

- Scapula : Der Umriss ist längs-oval mit ziemlich gerader mesialer und distaler Kante. Die Fossae supraspinam und infraspinam sind etwa gleich gross. Offenbar war ein ausgeprägter Processus coracoides vorhanden. Er ist jedoch abgebrochen, so dass die Frage nach dem Vorhandensein einer Gelenkfacette für eine Clavicula offen bleiben muss.

- Pelvis : Wie für einen Condylarthren üblich, ist die Crista ilica der relativ schlanken und langgestreckten Darmbeine konvex geformt, und nicht wie bei den Equidae zwischen dem Tuber sacrale und dem Tuber coxae konkav eingesenkt. Das Becken ist im übrigen stark zerbrochen, so dass keine weiteren Details feststellbar sind.

- Femur : Der Oberschenkelknochen weist lateral zwischen dem oberen und mittleren Drittel seiner Diaphyse einen kräftigen Trochanter tertius auf. Der Trochanter major überragt das Caput femoris leicht an Höhe.

- Tibia und Fibula sind deutlich voneinander getrennt. Die Tibia ist im Vergleich zum Femur recht kurz und untersetzt gebaut.

● Der Calcaneus ist rundlich und ziemlich plump und zeigt einen Ansatz für ein Ligamentum trochleare des Astragalus.

Masse (in mm) :

a) *Schädel*

Holotypus : Basislänge = 175,2 ; max. Breite = ca. 95 ; max. Länge des Unterkiefers (Interdentale - Angulare) = ca. 162,5 ; Höhe des Ramus ascendens = ca. 82,5 (dext.) ; Höhe des Proc. articularis = ca. 71
 XIV/4465 : Höhe des Ramus ascendens = 79
 XIV/2001 : Höhe des Ramus ascendens = ca. 86

Weitere Masse am Unterkiefer :

	XIV								XVIII		XXXVII	
	2001A	1300	o. Nr.	4465	292	4182	5069	515A	515A	533A	782-786	144
Höhe hinter M/3	34,2	33,0	35,8	—	—	—	—	d. :37,7 s. :39,9	34,5	43,1	d. :32,8 ; s. :32,1	
Höhe bei M/1/P/4	26,1	27,0	27,3	25,2	28,8	—	—	—	24,6	—	—	
Höhe vor P/2	21,3	20,8	22,7	—	—	19,2	17,5	—	—	—	—	

b) *Postcraniales Skelett (Holotypus)*

Scapula : Länge x Breite = ca. 140 x 66,5
 Femur : Max. Länge = ca. 170 ; Abstand des Trochanter tertius distal vom Tr. majus = 54 - 74 ; Höhe des Trochanter majus oberhalb des Caput femoris = ca. 10
 Calcaneus : Länge x Breite = ca. 48,5 x 20,5 (50 x 21)
 Tibia : Max. Länge = ca. 132

c) *Gebiss (Holotypus)*

Zahnreihen, max. Längen : M3/ - P1/ d. = 69,3 ; s. = 67,5
 M3/ - P2/ d. = 60,8 ; s. = 60,0
 M3-1/ d. = 36,6 ; s. = 37,1
 P4-1/ d. = 34,2 ; s. = 33,1
 P4-2/ d. = 26,2 ; s. = 25,9
 M/3 - P/2 d. = 67,3 ; s. = 68,2
 M/3-1 d. = 40,8 ; s. = 41,4
 P/4-2 d. = 27,7 ; s. = 26,7

Diastemata : P1/ - C sup. s. = 2,5 ; P2/ - P1/ s. = 1,0
 P1/ - C inf. d. = 2,5 ; P2/ - P1/ s. = 5,5

Einzelzähne, Oberkiefer, L x B (d./s.) : M3/ = 12,8 x 13,4 / 12,8 x 14,0 ; M2/ = 12,1 x 15,0 / 12,2 x 15,4 ; M1/ = 10,6 x — / 10,9 x 14,2 ; P4/ = 10,4 x 12,2 / 10,7 x 12,2 ; P3/ = 10,0 x 9,9 / 9,9 x 10,3 ; P2/ = 6,5 x 4,9 / 7,5 x 5,4 ; P1/ = 6,0 x 4,0 / 6,0 x 4,1 ; C sup. = (9,0) x 7,2 / 9,7 x 7,5.

Einzelzähne, Unterkiefer, L x B1 x B2 x B3 (d./s.) : M/3 = 16,3 x 9,9 x 9,2 x 8,0 / 16,6 x 10,4 x 9,4 x 7,9 ; M/2 = 13,9 x 10,3 x — / 13,5 x 10,6 x — ; M/1 = 11,0 x 9,4 x 9,6 / 11,1 x 9,2 x 9,4 ; P/4 = 11,0 x 8,0 x 8,5 / 10,5 x 8,1 x 8,6 ; P/3 = 10,0 x 6,8 / 10,0 x 6,7 ; P/2 = 7,5 x 4,8 / 7,6 x 4,8.

d) *Gebiss (Paratypen)*

Zahnreihen, max. Längen :

M3/ - P2/ : XIV/439 = 59,7 ;

M3-1/ : XIV/212A = 33,7 ; XIV/439 = 32,7 ; XIV/1286 = 32,8 ; XIV/2148 = 33,4 ; XIV/2310 = 30,8 ; XIV/3084 = 32,0 ;

P4-2/ : XIV/439 = 26,9 ;

M/3 - P/2 : XIV/ohne Nr. = 63,9 ; XIV/515A s. = 68,3 ;

M/3-1 : XIV/ohne Nr. = 36,5 ; XIV/424 = 38,9 ; XIV/515 d. = 38,9 ; XIV/515A s. = 39,1 ; XIV/533A = 37,9 ; XIV/1300 = 35,8 ; XIV/1731 = 39,0 ; XIV/2001 = 37,3 ; XVIII/782-786 = 40,9 ; XXII/ohne Nr. = 42,5 ;

P/4-2 : XIV/ohne Nr. = 27,5 ; XIV/515A d. = 29,8.

Diastemata (d./s.):	P/1—C inf.	P/2 — P/1
XIV/ohne Nr.	3,3	9,0
/1300	—	7,5
/1731	1,8	6,0
/4182	1,0	2,9
XVIII/3454	3,8/3,3	8,3/8,0

Einzelzähne, Oberkiefer, L x B (d./s.):

	M3/	M2/	M1/	P4/	P3/	P2/	P1/
XIV/212A	11,4 x 13,3	11,7 x 14,2	10,7 x 13,3	10,1 x 11,1	9,7 x 10,0	—	—
/249	—	11,1 x 13,0	11,3 x 12,5	9,9 x 10,9	9,9 x 9,3	—	—
/439	11,7 x 12,6	11,3 x —	10,3 x —	9,7 x 11,1	9,0 x 9,8	8,5 x 7,1	—
/1286	11,0 x 13,4	11,6 x 14,9	11,1 x 13,6	9,6 x 11,2	8,8 x 9,7	—	—
/2025A	11,5 x 12,2	10,9 x 13,3	—	10,0 x 11,3	—	—	—
/2055	11,1 x 13,4	11,7 x 15,2	—	—	—	—	—
/2310	10,5 x 12,8	10,2 x 13,0	10,2 x 12,7	9,2 x 10,3	9,3 x (9,0)	—	—
/2345	—	12,2 x 15,8	11,8 x 14,4	10,9 x 11,4	—	—	6,7 x 4,2
/2564	—	12,1 x 15,0	10,6 x 13,9	10,5 x 11,6	9,4 x 9,9	—	—
/3084	10,7 x 11,7	11,2 x 13,8	9,9 x 13,0	9,0 x 10,3	8,8 x (8,7)	—	—
/3106	11,1 x 13,3	11,3 x 14,8	10,3 x 13,6	9,2 x 11,3	8,8 x 9,6	—	—
/3131	—	12,2 x 15,3	11,8 x 14,5	11,0 x 11,8	10,5 x 10,1	—	—
/4659	—	—	11,3 x 13,9	10,3 x 12,4 (D4?)	—	—	—

Einzelzähne, Unterkiefer, L x B1 x B2 x B3:

	M/3	M/2	M/1	P/4	P/3	P/2	P/1	C inf.
XIV/225	14,8 x 9,7 x 8,8 x 6,3	12,4 x 10,3 x 10,7	—	—	—	—	—	—
/392	—	12,2 x 10,2 x 10,5	10,7 x 9,1 x 9,0	10,0 x 7,5 x 7,5	—	—	—	—
/424	15,8 x 9,8 x 8,4 x 6,6	11,5 x 10,1 x 9,5	11,4 x 8,9 x 8,8	—	—	—	—	—
/515Ad.	16,6 x 10,0 x 8,7 x 7,8	12,7 x 10,9 x 10,4	10,3 x 9,0 x 8,9	10,5 x 7,7 x 8,1	10,4 x 6,2 x 6,8	9,9 x 5,2	—	—
/515As.	16,4 x 10,0 x 10,3 x 8,0	12,6 x 10,8 x 10,3	10,8 x 9,3 x 9,2	10,3 x 7,7 x 8,1	10,2 x 6,4 x 6,7	—	—	—
/533A	15,3 x 9,1 x 8,0 x 6,9	12,2 x 9,8 x 10,2	10,8 x 8,5 x 9,4	9,6 x 7,3 x 8,0	—	—	—	—
/1014	15,7 x 9,4 x 8,5 x 6,2	12,2 x 9,6 x 9,7	11,1 x 8,4 x 8,9	10,7 x 6,8 x 7,4	10,4 x 5,2 x 6,0	—	—	—
/1300	14,0 x 8,7 x 7,9 x 6,9	11,6 x 9,4 x 9,7	10,7 x 8,6 x 8,7	9,0 x 7,0 x 6,9	—	—	—	—
/1731	15,4 x 9,3 x 8,6 x 6,2	12,6 x 9,7 x 9,5	11,4 x 8,4 x 8,6	10,4 x 7,0 x 7,4	10,4 x 5,1 x 5,8	—	5,9 x 3,2	6,8 x 4,8 (s.!)
/2001A	15,2 x 9,6 x 8,8 x 6,9	12,2 x 10,3 x 10,9	10,8 x 9,3 x 9,4	10,9 x 8,9 x 8,3	11,0 x 6,9 x 7,2	—	—	—
/2501d.	— x 9,3 x 8,1 x —	11,6 x 9,0 x 9,0	11,8 x 8,2 x 8,4	10,9 x 6,8 x 7,6	—	—	—	—
/2501s.	—	11,9 x 9,1 x 8,4	10,7 x 6,7 x 7,6	10,5 x 5,3 x 6,3	8,0 x 4,4 x 4,6	—	—	—
/3010	—	12,7 x 10,1 x 10,0	(11,6) x 9,3 x 9,3	11,3 x 7,5 x 8,4 (D/4!)	11,2 x 5,7 x 6,8 (D/3!)	—	—	—
/3679	—	—	11,9 x 9,4 x 9,8	10,9 x 7,3 x 7,8	10,7 x 5,9 x 6,1	9,1 x 4,4	—	6,9 x 6,1 (s.!)
/4182	—	—	—	10,6 x 7,4 x 8,0	10,7 x 5,9 x 6,1	—	—	6,6 x 6,0 (s.!)
/4465	—	—	11,5 x 8,6 x 8,3	11,4 x 7,3 x 7,9 (D/4!)	11,8 x 5,7 x 6,4 (D/3!)	—	—	—
/4719	—	12,4 x 10,2 x 10,3	10,6 x 9,1 x 9,3	9,7 x 7,2 x 7,9	—	7,8 x 3,3 (D/2!)	—	—
/5069	—	—	—	— x 5,9 x — (D/4!)	—	—	—	—
/8227	—	—	11,4 x 9,1 x 9,3	11,0 x 7,9 x 8,4 (D/4!)	—	8,5 x 4,7	—	—
XIV/ohne Nr.	14,3 x 9,8 x 8,4 x 7,8	12,2 x 10,1 x 10,1	10,6 x 8,9 x 9,0	9,9 x 7,3 x 7,8	10,0 x 5,6 x 6,4	—	—	6,4 x 5,6 (d.!)
XXVIII/782-786	16,2 x — x 9,2 x 8,0	13,0 x 10,7 x 10,9	12,0 x 9,4 x 9,9	—	—	—	—	—
/3454	—	—	—	10,2 x 7,3 x —	10,4 x 6,1 x 6,0	—	—	6,9 x 5,7 (d.!)
XXIII/ohne Nr.	17,3 x 9,8 x 10,1 x 8,9	13,7 x 11,0 x 10,9	12,0 x 9,5 x 9,9	11,4 x 7,6 x 8,7	—	—	—	—
XXXXVII/144 d.	14,8 x 9,9 x 8,4 x 6,9	—	—	—	—	—	—	—
/144 s.	14,7 x 9,9 x 8,4 x 7,0	11,6 x 10,0 x 9,6	—	—	—	—	—	—

Diskussion :

Matthes (1977 : 21-22) gibt im einzelnen keine Begründung dafür, warum er die beiden Oberkieferfragmente XIV/212 und XIV/3106 als *Propachynolophus gaudryi* bestimmt hat. Da ihm offensichtlich auch bei den zahlreichen übrigen Phenacodontenresten die Unterschiede gegenüber Equiden nicht aufgefallen sind, dürfte für ihn das Fehlen von Mesostylen bei der Bestimmung ausschlaggebend gewesen sein (vgl. Matthes 1977 : 6). Eine ganze Reihe von Merkmalen gibt jedoch zu erkennen, dass sich die hier als neue Gattung und Art der Phenacodonten beschriebenen Materialien grundsätzlich von den Perissodactylen und speziell den Equiden unterscheiden. Derartige Unterschiede gegenüber Perissodactylen sind

1. die sehr kurze Incisura nasalis,
 2. ein relativ weites Diastem zwischen den I1/,
 3. der unicuspid P2/,
 4. die Orientierung des Prähypocristids auf das Postprotocristid (und nicht auf das Metaconid) und
 5. das indirekt nachgewiesene Foramen trochleare am Astragalus.
- Von Equiden ist *Hallensia* darüber hinaus unterschieden durch
6. das kurze bis fehlende postcanine Diastem im Unterkiefer (vgl. Franzen 1972),
 7. das relativ weite Diastem zwischen P/1 und P/2,
 8. die breite Symphysenpartie des Unterkiefers, die dorsoventral gesehen keine Einschnürung zeigt und dorsotransversal tief konkav eingesenkt ist,
 9. die konvexe Crista ilica der Darmbeinschaukeln.

Dagegen stimmt *Hallensia* in all diesen Merkmalen mit Phenacodonten, in Merkmalen Nr. 1, 4 und 5 allerdings nur mit ursprünglichen Taxa dieser Familie, wie *Tetraclaenodon*, überein.

Andererseits unterscheidet sich *Hallensia* unter den Phenacodonten von *Desmatoclaenus* GAZIN, 1941 durch

- wesentlich grössere Dimensionen,
- die Existenz von Zwischenhöckern an P3-4/,
- einen zwar schwachen, aber in das Ectoloph intergrierten Parastyl von P3-4/,
- das wohlentwickelte Metaloph der oberen Molaren, bestehend aus einem kräftigen Hypoconus und einem deutlichen Metaconulus,
- den voll ausgebildeten, relativ viel grösseren M3/,
- das deutlich isolierte, kräftige Metaconid an P/4,
- das fehlende Paraconid an allen unteren Backenzähnen, und
- den grossen, langgestreckten M/3, mit
- grossem Hypoconulid, das einen eigenen 3. Lobus bildet.

von *Tetraclaenodon* SCOTT, 1892 durch

- wesentlich grössere Dimensionen,
- stärker molarisierte P3-4/,
- die Grösse von M3/3,
- das Vorhandensein eines kräftigen Hypoconus an M/3,
- das grosse Hypoconulid an M/3 und
- ein relativ weites Diastem zwischen P/1 und P/2.

von *Prosthecion* PATTERSON & WEST, 1973 sowie *Ectocion* COPE, 1882 durch

- die weniger lopho- als vielmehr ausgeprägt bunodonten Backenzähne,
- das Fehlen eines Paraconids an P/3-4,

- die viel grösseren M3/3, insbesondere
- die Existenz eines 3. Lobus an M/3 in Gestalt eines kräftig entwickelten Hypoconulids.

Die grösste Ähnlichkeit weist *Hallensia* mit der Gattung *Phenacodus* COPE, 1873 auf. Dennoch gibt es auch hier klare Unterschiede. Und zwar ist bei *Phenacodus*

- ein mehr oder minder kräftiger Mesostyl an den oberen Molaren vorhanden,
- die Postprotocrista der oberen Molaren auf den Metaconus bzw. den Metaconulus gerichtet, wohingegen bei *Hallensia* eine Postprotocrista fehlt.
- M3/ kleiner als M2/ und
- M/3 kleiner als M/2, wobei
- das Hypoconulid an M/3 keinen 3. Lobus bildet, sondern im Talonid integriert ist.
- das Prähypocristid auf das Metaconid bzw. das Postmetacristid gerichtet,
- die Incisura nasalis tiefer und caudal bis in Höhe des P1/ reichend.

Auch von der einzigen rein europäischen Gattung der Phenacodontidae — *Almogaver* CRUSAFONT & VILLALTA, 1954 aus dem oberen Miozän Spaniens — unterscheidet sich *Hallensia* abgesehen von etwas grösseren Dimensionen deutlich durch

- ihren gegenüber M2/ stark verlängerten M3/3, und
- speziell dessen kräftig entwickeltes Hypoconulid sowie
- die im Verhältnis zum P/4 wesentlich langgestreckteren P/3 und P/2.

Aus diesen Vergleichen ergibt sich, dass *Hallensia* innerhalb der Phenacodontidae eine selbständige Gattung verkörpert.

PHYLOGENESE

Hallensia zeichnet sich im Vergleich zu den übrigen Phenacodontidae durch einige Besonderheiten aus, welche die eigenständige Entwicklung dieser Gattung belegen. Diese Autapomorphien im Sinne von Hennig (1966) bestehen

- in der starken Vergrösserung der letzten Molaren im Ober- und Unterkiefer in Relation zu den vorletzten, insbesondere
- in der Bildung eines Hypoconus an M3/, der sich mit dem Metaconulus zu einem selbständigen Metaloph verbindet sowie
- in der Entwicklung des Hypoconulids von M/3 zu einem dritten Lobus.

Als Autapomorphie und damit als Reduktion kann auch das Fehlen eines Paraconids an den unteren Backenzähnen betrachtet werden. Es tritt sonst bei allen Phenacodonten auf. Demgegenüber handelt es sich bei dem schwachen bis fehlenden Mesostyl der oberen Molaren offenbar um eine Plesiomorphie, die bis auf die kleinen *Phenacodus*-Arten *matthewi* SIMPSON, 1935 beziehungsweise *bisonensis* GAZIN, 1956 aus dem nordamerikanischen Oberpaleozän zurückgeführt werden kann (vgl. West 1976). Denn die späteren Phenacodonten aus dem Unter- und Miozän Nordamerikas verfügen alle bereits über einen kräftig entwickelten Mesostyl. Für eine frühe Ableitung von *Hallensia* vom Stamm der nordamerikanischen Phenacodonten würden im übrigen auch die im Vergleich zum untereozyänen *Phenacodus primaevus* COPE, 1873 erst wenig tiefe Incisura nasalis und das allerdings nur indirekt nachgewiesene Foramen trochleare am Astragalus von *Hallensia* sprechen (s. 42).

Eine Übergangsstellung zwischen frühen *Phenacodus*-Arten aus dem nordamerikanischen Oberpaleozän und *Hallensia* nimmt möglicherweise *Phenacodus teilhardi* (SIMPSON,

1929) aus dem Sparnacium von Orsmael (Dormaal) und Epernay ein. Zwar tritt hier an den oberen Molaren (noch) ein Mesostyl auf (vgl. Teilhard de Chardin 1927 : Taf. 5, Fig. 16-17), jedoch ist dieser schwach und könnte in der um diese Zeit bei einem Vorläufer von *Hallensia* zu erwartenden Variabilität liegen. Während sich der Mesostyl anschliessend auf dem nordamerikanischen Zweig der Evolution verstärkte, kam es in der Entwicklung zu *Hallensia* zu einer zunehmenden Reduktion dieses Merkmals. Entsprechendes trifft auf das Paraconid und das gesamte Paralophid der unteren Backenzähne zu. Sie sind allerdings im Gegensatz zum Mesostyl bei allen anderen Phenacodonten deutlich entwickelt und werden nur in Richtung auf *Hallensia* bis zum fast völligen Verschwinden reduziert. In dieser Hinsicht nimmt der M/1 oder M/2 von *Phenacodus teilhardi* eine vermittelnde Stellung ein, wohingegen sich diese Art mit einer Länge des M/1 oder M/2 von ca. 8 mm grössenmässig eng an *Phenacodus matthewi* aus dem oberpaleozänen nordamerikanischen Tiffanian anschliesst (vgl. Teilhard de Chardin 1927 : 21 ; Taf. 15, Fig 18 sowie West 1976). Andererseits sind zumindest bei einem der beiden oberen Molaren Protoconus und Metaconulus im Gegensatz zu den nordamerikanischen Phenacodonten wie auch im Gegensatz zur Beschreibung von Teilhard de Chardin (1927 : 21 ; Taf. 5, Fig. 16-17) bereits wie bei *Hallensia* durch das Medivallum getrennt. Der andere M sup. ist zu tief abgekaut, um ihn in dieser Hinsicht beurteilen zu können. Leider fehlen bislang Phenacodonten aus dem Grauvium, die zwischen *Phenacodus teilhardi* und *Hallensia* vermitteln würden.

Inwieweit die Phenacodonten aus dem Mitteleozän Spaniens, *Almogaver condali* (CRUSAFONT & VILLALTA, 1954) und *Phenacodus villaltae* CRUSAFONT, 1956 auf die gleiche stammesgeschichtliche Wurzel wie *Hallensia* zurückgehen, muss vorerst offen bleiben. Auf jeden Fall besteht keine direkte Beziehung zu *Hallensia*. Dies zeigen schon die geringe Grösse von M/3-P/3 bei *Almogaver* und das deutlich ausgeprägte Paraconid an M/1-P/3 von *Phenacodus villaltae*. Vor allem aber fehlt *Almogaver* die für *Hallensia* charakteristische starke Entfaltung des M/3, insbesondere dessen Hypoconulids.

Funktionsmorphologisch lässt sich die phylogenetische Entwicklung des Gebisses von *Hallensia* im Sinne des Ökonomieprinzips von Peters & Gutmann (1971) als Erweiterung der Kaufläche begründen. Unklar bleiben allerdings die Gründe für die Reduktion von Paraconid und Paralophid an den unteren und des Mesostyls an den oberen Molaren.

Ordnung TILLODONTIA MARSH, 1875
Familie ESTHONYCHIDAE COPE, 1883

ESTHONYX COPE, 1874

Esthonyx tardus n.sp.
(Taf. 2, Fig. 1 a-c)

Diagnose : Grösste Art der Gattung mit ausgesprochen hochkronigen Zähnen und einem hohen Abkauungsgradienten von M/3 zu M/1. Entspricht in den Zahnängen *Esthonyx grangeri* SIMPSON, 1937, jedoch sind P/4-M/2 breiter. M/3 mit Langgestrecktem schmalen Talonid.

Holotypus : Linkes Unterkieferfragment mit M/3-P/4 ; aufbewahrt im Geiseltalmuseum Halle, Inv. Nr. XIV/271. - Abb. : Taf. 2, Fig. 1 a-c.

Locus typicus : Geiseltal, 25 km SSW Halle/Saale (DDR), Tagebau Neumark-West, Fundstelle XIV, 1956.

Stratum typicum: Untere Unterkohle (uUK) = unteres Mitteleozän = unteres Geiseltalium = Säugetierstratigraphisches Niveau von Messel (vgl. Franzen & Haubold 1985, 1986a).

Derivatio nominis: nach lat. *tardus* = spät

Die Art ist monotypisch. Weitere Belege sind nicht bekannt.

Masse (in mm): Länge von M/1-3 = 34,8.

Höhe des Unterkiefers hinter M/3 = ca. 31.

P/4 = 11,0 x 9,4 x 8,3; M/1 = 10,5 x 10,0 x (9,6);

M/2 = 11,0 x 9,6 x 8,6; M/3 = 14,1 x 8,3 x 7,8.

Diskussion: *Esthonyx tardus* stammt aus dem unteren Mitteleozän. Die Art stellt damit den jüngsten Vertreter der Tillodontier aus Europa dar. Von der einzigen anderen europäischen Art dieser Gattung, *E. munieri* (LEMOINE, 1891) aus dem Untereozän (Sparnacium oder Cuisium, vgl. Gingerich & Gunnell 1979: 147), unterscheidet sich *E. tardus* durch bedeutend grössere Dimensionen (Länge von M/3 z.B. 14,1 gegenüber 9,6 bei *E. munieri*) sowie einen relativ schmalen M/3 mit langgestrecktem Talonid.

Unter den nordamerikanischen Tillodontia entspricht die Art aus dem Geiseltal grössenmässig und morphologisch am besten *E. grangeri* aus dem unteren Untereozän (vgl. Gazin 1953; Gingerich & Gunnell 1979). Jedoch ist bei *E. tardus* P/4 im Verhältnis zu M/1 grösser (Längenrelation P/4 : M/1 = 1,05 anstatt 0,87-0,92 bei *E. grangeri*) und M/3 relativ zum M/2 kleiner (Längenrelation M/3 : M/2 = 1,28 im Vergleich zu 1,38-1,48 bei *E. grangeri*)! Ausserdem unterscheidet sich *E. tardus* von *E. grangeri* durch das längere und schmalere Talonid seines M/3 sowie die geringere Höhe seines horizontalen Unterkieferastes (hinter M/3).

Im Vergleich zu den übrigen nordamerikanischen Gattungen der Tillodontia unterscheidet sich *E. tardus* von *Megalesthonyx* ROSE, 1972 aus dem Untereozän sowie von *Trogosus* LEIDY, 1871, *Tillodon* GAZIN, 1953 und *Anchippodus* LEIDY, 1868 aus dem Mitteleozän (*Anchippodus*?) durch erheblich geringere Grösse und ein weniger ausgeprägtes Aussental zwischen Trigonid und Talonid an M/1-2. *Tillodon* weist darüber hinaus an M/3 einen deutlich separierten dritten Lobus auf.

Auch von den chinesischen Tillodontiern *Kuanchuanianus* CHOW, 1963 und *Adapidium* YOUNG, 1937 hebt sich *E. tardus* durch ein flacheres Aussental an M/1-2 ab. *Kuanchuanianus* ist auch bedeutend grösser. Dagegen sind *Lofochaius* CHOW, CHANG, WANG & TING, 1973 aus dem Paleozän von Kwantung und *Meiostylodon* WANG, 1975 aus dem Paleozän von Hunan kleiner und plesiomorpher (Gingerich & Gunnell 1979: 150).

PHYLOGENETISCHE STELLUNG

Esthonyx tardus lässt sich zeitlich und morphologisch ohne Schwierigkeiten von *Esthonyx munieri* aus dem Untereozän des Pariser Beckens ableiten. Wie in Nordamerika hätte auch in Europa die Grösse im Laufe der Entwicklung erheblich zugenommen (vgl. Gingerich & Gunnell 1979: 149). Innerhalb der Backenzahnreihe hätte sich die Kaufläche auf der europäischen Linie der Entwicklung jedoch vor allem im Bereich des P/4, auf der Linie *E. xenicus* → *grangeri* in Nordamerika hingegen stärker im Bereich des M/3 erweitert.

STRATIGRAPHIE

Hallensia ist in ihrem Auftreten auf das Geiseltalium beschränkt. Damit stellt die Gattung für diesen Zeitabschnitt ein weiteres Leitfossil dar (vgl. Franzen & Haubold 1986a). Zwar zeichnen sich die wenigen Funde aus der oberen Mittelkohle gegenüber der Mehrzahl der Belege aus der unteren und oberen Unterkohle durch etwas grössere Zahnmasse aus. Jedoch reichen die Unterschiede nicht aus, um darauf verschiedene Arten zu begründen.

Esthonyx tardus liegt nur aus der unteren Unterkohle vor. Da das einzige Belegstück keinerlei Abrollungsspuren aufweist, handelt es sich offenbar nicht um eine Umlagerung aus älteren Schichten. Morphologische Unterschiede gegenüber *Esthonyx munieri* aus dem Untereozän Europas verleihen der Art *E. tardus* zudem biostratigraphischen Wert für das europäische untere Mitteleozän (= unteres Geiseltalium sensu Franzen & Haubold 1985, 1986a). Offenbar ist die Art jedoch sehr selten und bisher nur im Geiseltal belegt.

PALÄOÖKOLOGIE

Weder *Hallensia* noch *Esthonyx* sind in der heutigen Fauna durch näher verwandte Formen vertreten. Die ökologischen Ansprüche dieser Taxa sind daher kaum einzuschätzen. In beiden Fällen handelt es sich jedoch um überraschende Reliktorkommen, die ihre Erklärung möglicherweise im sumpfig-moorigen Biotop des eozänen Geiseltales finden (vgl. Krumbiegel, Ruffe & Haubold 1983 : 35-37). Knoll (1985) beispielsweise interpretiert den konservativen Charakter der Pflanzenwelt von Sumpfgeländen geradezu im Sinne von « Museen », welche diese Biotope im Vergleich zu den « evolutionären Wiegen » darstellen würden, die ausserhalb davon gestanden hätten. Es wäre gut vorstellbar, dass die hier beschriebenen, für ihre Zeit bereits urtümlichen Säugetiergattungen in einem konservativen und relativ unzugänglichen Biotop länger überdauert hätten als unter den Konkurrenzbedingungen ausserhalb davon.

PALÄOBIOGEOGRAPHIE

Während sich *Hallensia* über *Phenacodus teilhardi* sicherlich auf Phenacodonten aus dem nordamerikanischen Paleozän zurückführen lässt, kommt für *Esthonyx* eine ursprüngliche Herkunft aus China in Frage (Gingerich & Gunnell 1979 : 150-151). In diesem Falle wäre die Einwanderung im Untereozän nach Europa über Nordamerika oder aber direkt aus dem Osten denkbar. Zugunsten der zweiten Hypothese würde vor allem das Auftreten von *Basalina basalensis* DEHM & ÖTTINGEN-SPIELBERG, 1958 aus dem Mitteleozän von Pakistan sprechen, falls es sich dabei tatsächlich um einen Tillodontier handeln sollte, wie Gingerich & Gunnell (1979 : 150) es annehmen. Jedoch zeigt *Basalina* morphologisch keine engeren Beziehungen zu *Esthonyx*. Insbesondere ist das Talonid an M/1 merklich kürzer als das Trigonid (Dehm & Öttingen-Spielberg 1958 : 9), während bei *Esthonyx* das Verhältnis gerade umgekehrt ist. Daher handelt es sich bei *Basalina* eher um eine spezielle südasiatische Entwicklung als um ein Brückenglied zu europäischen Tillodontiern. Ausserdem ist die Gattung als Beleg für eine Direktverbindung zwischen Ostasien und Europa im Untereozän stratigraphisch zu jung.

ERGEBNISSE

1. Bei den von Matthes (1977) als *Propachynolophus gaudryi* beschriebenen und abgebildeten 2 Oberkieferfragmenten handelt es sich um eine neue Gattung und Art der Phenacodontidae: *Hallensia matthesi* n.g. n.sp.
2. Damit entfällt das entscheidende Argument für die Einstufung der unteren Unterkohle (uUK) des Geiseltalprofils in das Untereozän.
3. *Hallensia matthesi* kann in zahlreichen Ober- und Unterkieferfragmenten sowie einem Teilskelett (= Holotypus) von der unteren Unterkohle (uUK) bis in die obere Mittelkohle (oMK) nachgewiesen werden. Allerdings fehlen noch Belege aus der unteren Mittelkohle (uMK).
4. Phylogenetisch und paläobiogeographisch kann *Hallensia matthesi* über *Phenacodus teilhardi* aus dem europäischen Untereozän auf paleozäne nordamerikanische Phenacodonten zurückgeführt werden.
5. Biostratigraphisch ist *Hallensia matthesi* auf das terrestrische Mitteleozän Europas beschränkt (= Geiseltalium *sensu* Franzen & Haubold 1985, 1986a).
6. Aus der unteren Unterkohle (uUK), d.h. dem unteren Mitteleozän, kann mit *Esthonyx tardus* n. sp. der bislang jüngste Tillodontier aus Europa nachgewiesen werden.
7. Phylogenetisch und paläobiogeographisch lässt sich *E. tardus* über *E. munieri* aus dem Untereozän des Pariser Beckens auf Esthonychiden aus dem nordamerikanischen Paleozän zurückführen.
8. Paläoökologisch handelt es sich sowohl bei *Hallensia matthesi* als auch bei *Esthonyx tardus* um Superstiten, die ihr Überleben möglicherweise dem sumpfig-moorigen Biotop des eozänen Geiseltales verdanken.

SCHRIFTENVERZEICHNIS

- CHOW M., 1963. — Tillodont Materials from Eocene of Shantung and Honan. *Vertebrata Palasiatica*, 7 (1) : 97-104, 2 Abb., 1 Taf.; Peking. (chines. u. engl.)
- CHOW M., CHANG Y., WANG B. & TING S., 1973. — New Mammalian Genera and Species From the Paleocene of Nanshiung, N. Kwantung. *Vertebrata Palasiatica*, 11 (1) : 31-35, Taf. 2; Peking. (chines. m. engl. Zus.fassg.)
- CRUSAFONT PAIRO M., 1956. — Otro nuevo condilartro del Luteciense Pirenaico. *Boll.Soc. Geol. Ital.*, 75 : 3-8, 1 Abb.; Roma.
- CRUSAFONT PAIRO M., 1958. — Los mamíferos del Luteciense superior de Capella (Huesca). *Not.Comun.Inst.Geol.Min. Espana*, Nr.50 : 26 S., 2 Abb., 3 Taf.; Madrid.
- CRUSAFONT PAIRO M. & VILLALTA COMELLA J.F., de, 1954. — « Almogaver », un nuevo primate del Eoceno pirenaico. *Estud.Geol.*, Nr. 22 : 165-176, Taf. 13-14; Madrid.
- CRUSAFONT PAIRO M. & VILLALTA COMELLA J.F., de, 1955. — Sobre la verdadera situacion sistematica del genero *Almogaver*. *Estud.Geol.*, Nr. 26 : 223-229; Madrid.
- DEHM R. & OETTINGEN-SPIELBERG T., ZU., 1958. — Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan. 2. Die mitteleocänen Säugetiere von Ganda Kas bei Basal in Nordwest-Pakistan. *Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss.Kl.*, (N.F.) H. 9 : 54 S., 9 Abb., 3 Taf.; München.

- 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, 3 Abb., 2 Tab. ; Frankfurt a.M.
- FRANZEN J.L. & HAUBOLD H., 1985. — The European Middle Eocene of Mammalian Stratigraphy. *Terra cognita*, 5 (2-3) : 134 ; Strasbourg.
- FRANZEN J.L. & HAUBOLD H., 1986a. — The Middle Eocene of European Mammalian Stratigraphy. Definition of the Geiseltalian. *Modern Geology*, 9 ; Reading.
- FRANZEN J.L. & HAUBOLD H., 1986b. — Revision der Equoidea aus den eozänen Braunkohlen des Geiseltales bei Halle (DDR). *Palaeovertebrata*, 16 (1) ; Montpellier.
- GAZIN C.L., 1953. — The Tillodontia : An Early Tertiary Order of Mammals. *Smithsonian Miscell. Coll.*, 121 (10) : 1-110, 38 Abb., 16 Taf. ; Washington.
- GINGERICH P.D. & GUNNELL G.F., 1979. — Systematics and Evolution of the Genus *Esthonyx* (Mammalia, Tillodontia) in the Early Eocene of North America. *Contrib.Mus.Paleontology Univ. Michigan*, 25 (7) : 125-153, 3 Abb., 3 Taf. ; Ann Arbor.
- HENNIG W., 1966. — Phylogenetic Systematics. 263 S., 68 Abb. ; Chicago, London, Urbana.
- KNOLL A.H., 1985. — Exceptional preservation of photosynthetic organisms in silicified carbonates and silicified peats. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, (B) 311 : 111-122, 2 Taf., 1 Tab. ; London.
- KRUMBIEGEL G., RÜFFLE L. & HAUBOLD H., 1983. — Das eozäne Geiseltal. *Die neue Brehm-Bücherei*, 237 : 227 S., 175 Abb., 8 Tab. ; Wittenberg Lutherstadt (A. Ziemsen).
- MATTHES H.W., 1977. — Die Equiden aus dem Eozän des Geiseltales. In : Matthes H.W. & Thaler B. : *Eozäne Wirbeltiere des Geiseltales*, *Wiss.Beitr.* 1977/2 (P5), Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg : 5-39, 2 Abb., Taf. 1-159, 176 ; Halle/Saale.
- PETERS D.S. & GUTMANN W.F., 1971. — Über die Lesrichtung von Merkmals- und Konstruktionsreihen. *Z. zool.Syst. Evolutionsforsch.*, 9 : 237-263 ; Hamburg.
- ROSE K.D., 1972. — A New Tillodont From the Eocene Upper Willwood Formation of Wyoming. *Postilla Yale Peabody Mus.*, Nr. 155 : 13 S., 3 Abb., 2 Tab. ; New Haven.
- SAVAGE D.E. & RUSSELL D.E., 1983. — Mammalian Paleofaunas of the World. 432 S., 140 Abb. ; London, Amsterdam, Donn Mills/Ontario, Sydney, Tokyo (Addison-Wesley Publ.Co.).
- SAVAGE D.E., RUSSELL D.E. & LOUIS P., 1965. — European Eocene Equidae (Perissodactyla). *Univ.Calif.Publ. Geol.Sci.*, 56 : 1-94, 42 Abb., Taf. 1 ; Berkeley and Los Angeles (Univ.Calif.Press).
- SIMPSON G.G., 1929. — Paleocene and Lower Eocene Mammals of Europe. *Amer.Mus.Novitates*, Nr. 354 : 17 S. ; New York.
- STORCH G., 1968. — Funktionstypen des Kiefergelenks bei Säugetieren. *Natur u. Museum*, 98 (2) : 41-46, 2 Abb. ; Frankfurt a.M.
- TEILHARD DE CHARDIN P., 1922. — Les Mammifères de l'Eocène inférieur français et leurs gisements. *Ann.Paléont.*, 11 : 9-116, 42 Abb., Taf. 1-8 ; Paris.
- TEILHARD DE CHARDIN P., 1927. — Les Mammifères de l'Eocène inférieur de la Belgique. *Mém.Mus.Roy.Hist.Natur. Belgique*, 36 : 1-33, 29 Abb., Taf. 1-6 ; Bruxelles.
- WANG B., 1975. — Paleocene mammals of Chaling Basin, Hunan. *Vertebrata Palasiatica*, 13 (3) : 154-162, 2 Abb. ; Peking. (chines.).
- WEST R.M., 1976. — The North American Phenacodontidae (Mammalia, Condylarthra). *Contrib.Biol.Geol.Milwaukee Publ.Mus.*, Nr.6 : 1-78, 40 Abb., 23 Tab. ; Milwaukee.

TAFEL-ERKLÄRUNGEN

TAFEL 1

Hallensia matthesi n.g. n.sp., Holotypus : Teilskelett aus der oberen Mittelkohle des Geiseltales (oMK) ; Geiseltalmuseum Halle XXXVI/285.

- a = Oberschädel mit M3/-C s. et d., palatinal.
- b = Unterkiefer mit M/3 - P/2 s. et d., lateral s.
- c = Scapula s., medial
- d = Femur s., craniolateral
- e = Tibia + Fibula s., cranial
- f = Calcaneus s., dorsal
- g = ? Femur, proximales Fragment, caudal
- h = Pelvis, dorsal
- i = ? Os sacrum.

Massstab = 10 cm.

TAFEL 2

Fig. 1 a-c *Esthonyx tardus* n. sp., Holotypus : Mand. s. mit M/3 - P/4 aus der unteren Unterkohle des Geiseltales (uUK) ; Geiseltalmuseum Halle XIV/271 ; ca. x 1. a) buccal b) occlusal c) lingual. Fotos : Elke Pantak.

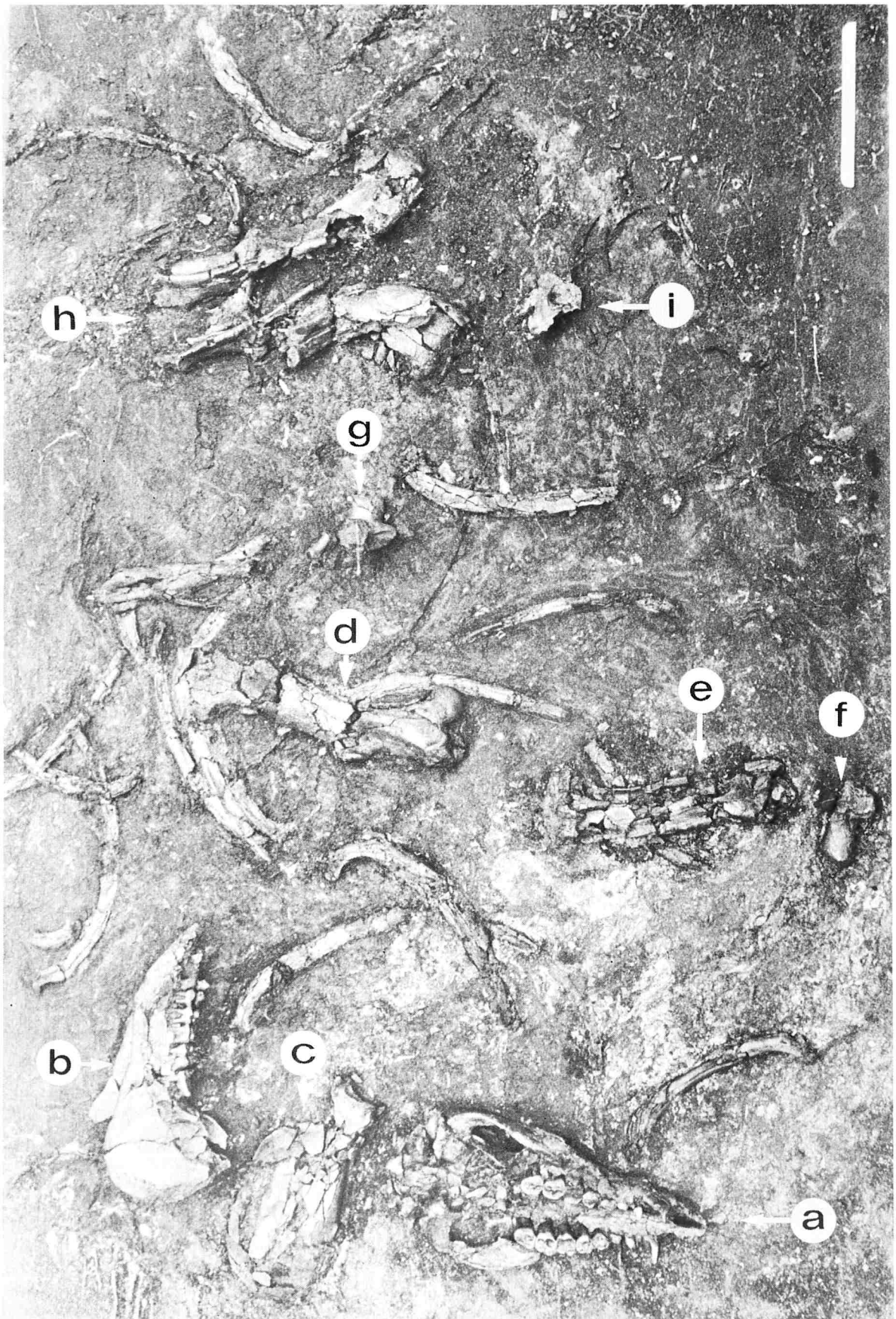
Fig. 2 a-b *Hallensia matthesi* n.g. n.sp., Holotypus, partim : Calvarium mit M3/-C s. et d. aus der oberen Mittelkohle des Geiseltales (oMK) ; Geiseltalmuseum Halle XXXVI/285 ; ca. x 0,8. a) dorsal b) palatinal. Fotos : Elke Pantak.

TAFEL 3

Fig. 1 *Hallensia matthesi* n.g. n.sp., Paratypus : M3/ - P3/ s. aus der unteren Unterkohle des Geiseltales (uUK), occlusal, ca. x 2. Geiseltalmuseum Halle XIV/3106. Foto : Elke Pantak.

Fig. 2 *Hallensia matthesi* n.g. n.sp., Paratypus : Max. d. mit M3/ - P3/, (P2/) aus der unteren Unterkohle des Geiseltales (uUK), occlusal, ca. x 2. Geiseltalmuseum Halle XIV/2310. Fotos Fig. 2 - 3 : Universitäts-Film- und Bildstelle der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg.

Fig. 3 *Hallensia matthesi* n.g. n.sp., Paratypus : Unterkiefer mit M/3 - P/3, (P/2), P/1 - C inf. s. et C inf. d. aus der unteren Unterkohle des Geiseltales (uUK) ; Geiseltalmuseum Halle XIV/1731. a) buccal, ca. x 1 b) Röntgenaufnahme, ca. x 1 c) lingual, ca. x 1 d) M/3 - P/3, (P/2) s., occlusal, ca. x 2.



1a



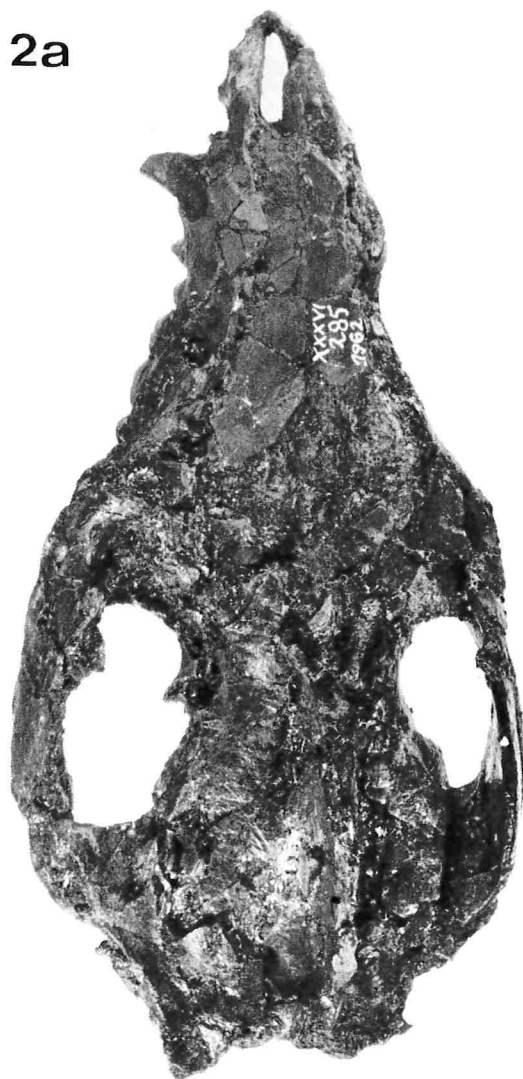
1b



1c



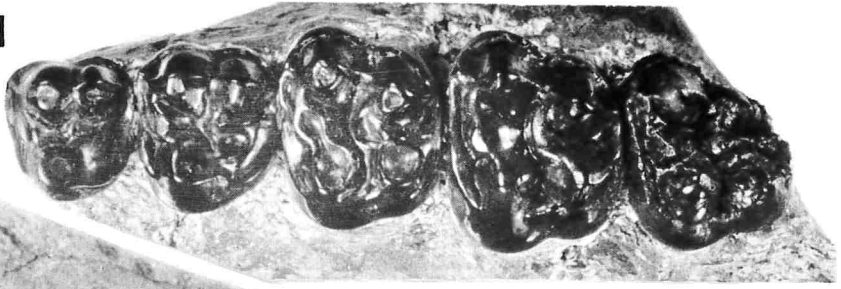
2a



2b



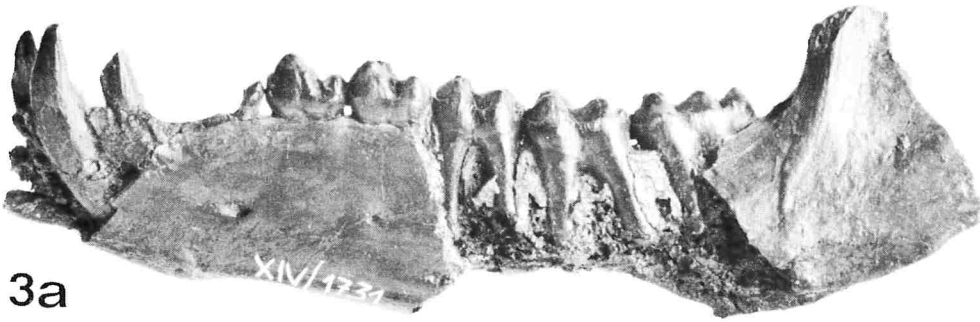
1



2



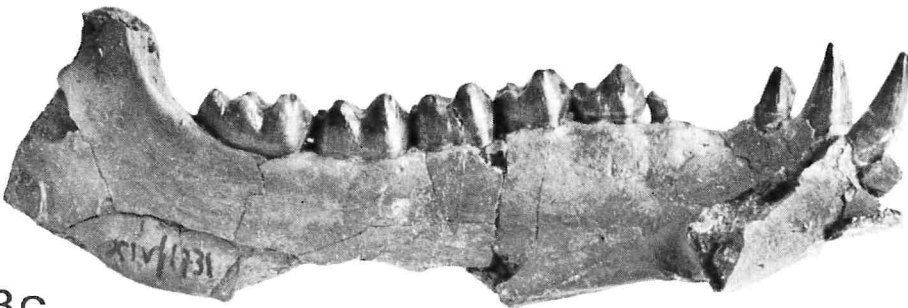
3a



3b



3c



3d

