

EURODEXEINAE, EINE NEUE UNTERFAMILIE DER ARTIODACTYLA (MAMMALIA) AUS DEM UNTER- UND MITTELEOZÄN EUROPAS

von

Jörg ERFURT * & Jean SUDRE **

INHALT

	Seite
Abstract, Résumé, Zusammenfassung	372
Einleitung	374
Material	374
Systematischer Teil	375
Gattung <i>Diacodexis</i> COPE, 1882	376
Gattung <i>Protodichobune</i> LEMOINE, 1878	377
Gattung <i>Eurodexis</i> n. gen.	378
Gattung <i>Parahexacodus</i> n. gen.	380
Differentialdiagnose	382
Diskussion	385
Danksagung	387
Literatur	387
Tafel-Erklärungen	390

* Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Institut für Geologische Wissenschaften und Geiseltal-museum, Domstraße 5, D-06108 Halle, Allemagne.

** Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, Ecole Pratique des Hautes Etudes, UMR 5554 du CNRS, Université Montpellier II, Place E. Bataillon 34095 Montpellier Cedex 5, France.

Schlüsselwörter: Evolution, Artiodactylen, Neue Unterfamilie, Neue Gattung, Lutetium, Eozän, Deutschland.

Key-words: Evolution, Artiodactyls, New subfamily, New genus, Lutetian, Eocene, Germany.

Mots-clés: Mammifères, Artiodactyles, Nouvelle sous-famille, Nouveau genre, Lutétien, Eocène, Allemagne.

ABSTRACT

Dichobunoid artiodactyls are described in this paper from the middle Eocene Geiseltal lignite deposits near Halle (Sachsen-Anhalt, Germany). The genera *Eurodexis* and *Parahexacodus* are established based on odontological studies. The type-species are *E. ceciliensis* (FRANZEN & KRUMBIEGEL, 1981) and *P. germanicus* n. sp. from the "obere Mittelkohle" (see text), MP 13. The genera are referred to the new subfamily Eurodexeinae (Dichobunidae, Artiodactyla, Mammalia), which also contains the monospecific genus *Eygalayodon* SUDRE & MARANDAT, 1993. These new genera show many features similar to North American homacodontids and antiacodontids. They exemplify a high degree of diversity in European dichobunids. Moreover, the family Dichobunidae includes the Dichobuninae and the Hyperdichobuninae. The connection of the posthypocristid with the postentocristid, the shift of a medial to a lingual position of the hypoconulid on the lower molars and the development of a large, caniniform P_1 are regarded as the principal tendencies of the eurodexeines. The entoconid is larger and more mesially situated compared to that of *Diacodexis*. The hypoconulid has a lingual position on a broad postcingulid. The elongation of the premolars and the presence of diastemata are considered associated with extension of the muzzle. This and the acute tubercles of the molars could indicate a limited degree of insectivory. *Protodichobune* cf. *oweni* and *Diacodexis* cf. *varleti*, first reported here from the "untere Unterkohle" (MP 11) of the Geiseltal, demonstrate the existence of forms in the basal part of the middle Eocene, that are direct descendants of lower Eocene ones. *Eurodexis russelli* n. sp. from MP 10 of Prémontré is the most primitive representative of *Eurodexis*. A further part of this lineage could be *Messelobunodon* sp. from MP 11 of Messel (Germany). Another form from Prémontré, referred to Eurodexeinae indet., represents the origin of the lineage to *Parahexacodus germanicus* n. sp. from the Geiseltal (MP 13). The identification of several lineages in MP 10 is evidence of an adaptive radiation during this time. Unfortunately the history of the earlier species of *Diacodexis* is not known well enough to exclude earlier diversifications. Our study shows the independent development of artiodactyls at the end of the lower Eocene in Europe, North America (and maybe in Asia) with much convergence. The question of the geographic origin of the genus *Diacodexis* is still open.

RESUME

Les artiodactyles dichobunoïdés des lignites du Geiseltal (Eocène moyen) près Halle (Sachsen-Anhalt, Allemagne) sont étudiés dans ce travail. Une comparaison odontologique permet de définir les nouveaux genres *Eurodexis* et *Parahexacodus*. Ces genres définis respectivement d'après les espèces *Eurodexis ceciliensis* (FRANZEN & KRUMBIEGEL, 1981) et *Parahexacodus germanicus* n. sp. de niveaux de l'obere Mittelkohle (MP 13) sont attribués à la nouvelle sous-famille des Eurodexeinae (Dichobunidae, Artiodactyla, Mammalia). Le genre monospécifique *Eygalayodon* SUDRE & MARANDAT, 1993 est également inclus dans la sous-famille. Ces nouvelles formes qui partagent de nombreux caractères avec les Homacodontidae et les Antiacodontidae nord-américains témoignent de la diversité de la famille des Dichobunidae d'Europe, qui, outre les Eurodexeinae, inclut également les Hyperdichobuninae et les Dichobuninae. Les principales tendances observées sur les molaires inférieures des eurodexeinés sont la liaison entre la posthypocristide et la postentocristide, une position plus linguale de l'hypoconulide, et dans certains cas, le développement d'une P_1 caniniforme. L'entoconide, et surtout le postcingulide, sont plus développés que chez *Diacodexis*. L'extension des prémolaires, la présence de diastèmes, sans doute en relation avec un allongement du museau, ainsi que l'acuité des tubercules des molaires, pourraient indiquer un mode de nutrition particulier (insectivore) au moins pour les formes tardives. *Protodichobune* cf. *oweni* et *Diacodexis* cf. *varleti* identifiés pour la première fois dans les niveaux de l'untere Unterkohle (MP 11) attestent que certaines lignées de l'Eocène inférieur ont eu des prolongements directs dans l'Eocène moyen basal. Comme ces deux dernières formes les eurodexeinés du Geiseltal sont probablement représentés dès l'Eocène inférieur. *Eurodexis russelli* n. sp. du gisement de

Prémontré (Aisne, France; MP 10) est en effet interprété comme le plus ancien témoin de la lignée d'*Eurodexis*, lignée qui pourrait inclure le "*Messelobunodon*" sp. de Messel. La lignée du *Parahexacodus germanicus* pourrait trouver son origine auprès d'une autre forme du gisement de Prémontré — imparfaitement documentée encore — et dénommée pour l'instant Eurodexeinae indet. L'identification de nombreuses lignées directement apparentées à *Diacodexis* dans le MP 10 peut laisser supposer que la partie élevée de l'Eocène inférieur correspond à une époque de radiation adaptative, mais l'histoire des lignées de *Diacodexis* n'est peut-être pas assez bien connue pour assurer que toutes ces lignées se sont bien différenciées au cours de cette période, certaines ayant une origine peut-être plus ancienne. Notre étude montre qu'à partir de l'Eocène inférieur élevé les différents groupes d'artiodactyles évoluent indépendamment en Europe et en Amérique du Nord (peut-être aussi en Asie) et développent de nombreuses convergences. La question de l'origine de *Diacodexis* reste posée.

ZUSAMMENFASSUNG

In der Arbeit werden die dichobunoiden Artiodactylen aus den mitteleozänen Braunkohlenvorkommen des Geiseltales bei Halle untersucht und auf Grundlage odontologischer Vergleiche die Gattungen *Eurodexis* und *Parahexacodus* beschrieben. Ihre Definition basiert auf den Arten *E. ceciliensis* (FRANZEN & KRUMBIEGEL, 1980) bzw. *P. germanicus* n. sp. aus der oberen Mittelkohle (MP 13). Sie werden den Eurodexeinae n. subf. (Dichobunidae, Artiodactyla, Mammalia) zugeordnet, zu der weiterhin die monospezifische Gattung *Eygalayodon* SUDRE & MARANDAT, 1993 gehört. Die neuen Genera zeigen viele Gemeinsamkeiten mit nordamerikanischen Homacodontidae und Antiacodontidae. Sie unterstreichen die Diversität der Dichobunidae in Europa, die außer den Eurodexeinae noch die Hyperdichobuninae und Dichobuninae umfassen. Zu den Entwicklungstendenzen, die als typisch für die Eurodexeinae angesehen werden, zählt an den unteren Molaren die Verbindung von Posthypocristid mit dem Postentocristid, die Verlagerung des Hypoconulides von einer buccalen zu einer lingualen Position sowie die Ausbildung eines caniniformen P₁. Das Entoconid und besonders das Postcingulid werden in Relation zu *Diacodexis* stärker entwickelt. Des weiteren erfolgt eine Verlängerung der Prämolaren und eine Einfügung von Diastemata in die Zahnreihe. Die zuletzt genannten Merkmale gehen mit einer Streckung des Visceralcraniums einher und deuten in Zusammenhang mit den spitzen Höckern der Zähne eine spezielle, eventuell auf Insekten oder Mollusken beruhende Ernährungsweise an. *Protodichobune* cf. *oweni* und *Diacodexis* cf. *varleti*, die erstmalig aus der unteren Unterkohle (MP 11) des Geiseltales bekannt werden, belegen, daß verschiedene Gattungen des unteren Eozäns direkte Nachfahren im basalen mittleren Eozän aufweisen. Als primitivster Vertreter von *Eurodexis* wird *E. russelli* n. sp. aus Prémontré (MP 10) angesehen. Innerhalb MP 11 ließe sich *Messelobunodon* sp. aus Messel anschließen. Aus einer weiteren — bisher wenig belegten — Form aus Prémontré (Eurodexeinae indet.) kann *Parahexacodus germanicus* aus der oberen Mittelkohle des Geiseltales (MP 13) abgeleitet werden. Das Auftreten verschiedener, mit *Diacodexis* verwandter Linien in MP 10 weist auf eine Phase adaptiver Radiation während dieser Zeit. Allerdings sind die ältesten Vertreter von *Diacodexis* zu wenig bekannt, um eine noch ältere Differenzierung auszuschließen. Unsere Studie belegt, daß sich im oberen Untereozän unabhängig voneinander eigenständige Taxa mit z.T. konvergenten Merkmalen in Europa und Nordamerika (sowie in Asien?) entwickelten. Offen bleibt die Frage des geographischen Ursprunges von *Diacodexis*.

EINLEITUNG

Die vorliegende zahnmorphologische Untersuchung primitiver Artiodactyla aus der mitteleozänen Fauna des Geiseltales bei Halle/S. (Sachsen-Anhalt, Deutschland) knüpft unmittelbar an die Beschreibung der untereoziänen Funde von Prémontzé (Aisne, Frankreich) von Sudre & Erfurt (1996) an. Der Vergleich der untereoziänen mit den mitteleozänen Formen erlaubt, Lücken in der Kenntnis der Entwicklung bestimmter Zahnmerkmale zu schließen. Die Arbeit beabsichtigt, die Differenzierung der Dichobunoidea des mittleren Eozäns Europas gegenüber nordamerikanischen und asiatischen Taxa zu skizzieren und die durch Erfurt & Haubold (1989) provisorisch beschriebenen Funde konkreter zu determinieren. Die Untersuchung gliedert sich damit in die Teilbearbeitungen der Fossilien des mitteleozänen Geiseltales ein und schafft neue Anknüpfungspunkte zu den Fundstellen des Pariser Beckens sowie zu Messel. Eine zusammenfassende Betrachtung der Differenzierung der bisher aus dem europäischen Eozän bekannten Artiodactylen ist in Vorbereitung.

MATERIAL

Grundlage der vorliegenden Studie ist eine Überarbeitung der Fossilien des Geiseltales und eine qualitative sowie quantitative Analyse morphologischer Merkmale primitiver Artiodactyla aus folgenden Sammlungen:

Sammlung American Museum of Natural History; New York	AMNH
Sammlung Muséum d'Histoire naturelle; Bâle	Al, Bchs
Sammlung British Museum of Natural History; London	BMNH
Sammlung Carnegie of Natural History; Pittsburgh	CM
Sammlung Field Museum of Natural History; Chicago	FMNH
Sammlung Geiseltalmuseum, Martin-Luther Universität Halle-Wittenberg; Halle	GMH
Sammlung Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés EPHE; Montpellier	PRE
Sammlung Institut Paleontològic Dr. M. Crusafont; Sabadell	IPS
Sammlung Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft; Frankfurt/Main	SMF
Sammlung United States Geological Survey; Denver	USGS
Sammlung United States National Museum; Washington D.C.	USNM
Sammlung Yale University; New Haven	Y

Das Geiseltalmaterial wird mit den Anfangsbuchstaben der jeweiligen Fundstelle (z.B. Ce für die Grube "Cecilie") oder mit einer römischen Fundstellen-Nummer und einer weiteren Stück-Nummer gekennzeichnet, Erläuterungen siehe Haubold und Thomae (1990). Die in den odontologischen Beschreibungen genutzten Termini sind Abbildung 1 zu entnehmen. Sie charakterisieren nicht in jedem Fall homologe Strukturen, sondern dienen zur topographischen Orientierung. Die Zahnmessungen sind in Millimetern, auf 0,05 mm gerundet.

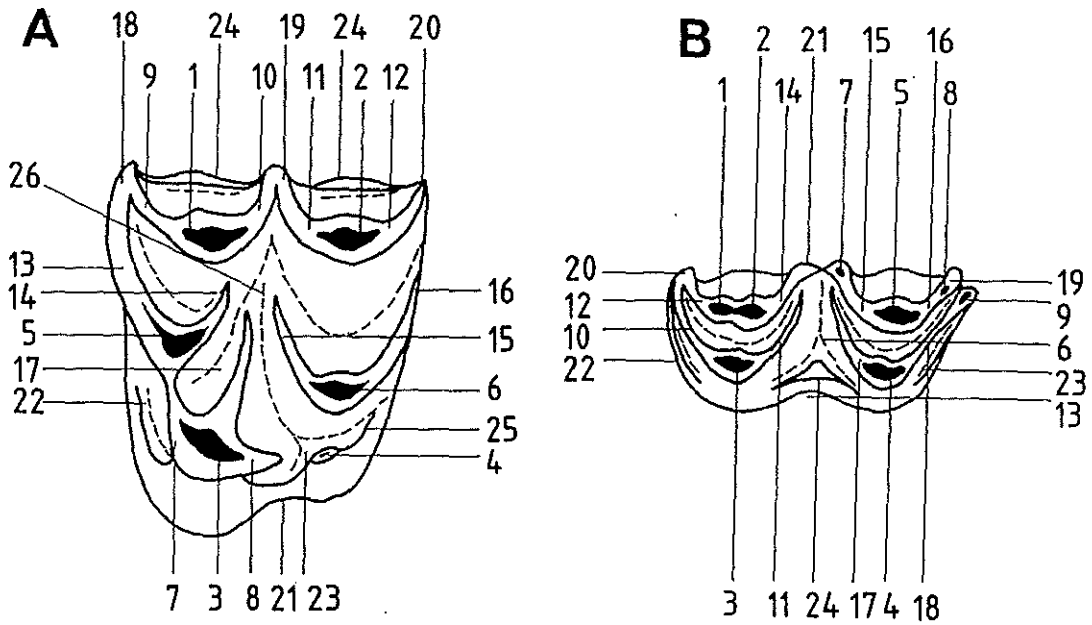


Abbildung 1.— Terminologie der Kauflächenstrukturen an den oberen (A) und unteren Molaren (B) von Artiodactylen (geändert nach Erfurt & Haubold 1989: Abb. 1 und Hooker 1986: Abb. 54)

Teilabbildung A: M2 sup. s.

1 Paraconus	14 Postparaconulocrista
2 Metaconus	15 Prämetaconulocrista
3 Protoconus	16 Postmetaconulocrista
4 Hypoconus	17 Protoloph
5 Paraconulus	18 Parastyl
6 Metaconulus	19 Mesostyl
7 Präprotocrista	20 Metastyl
8 Postprotocrista	21 Entoflex
9 Präparacrista	22 Präcingulum
10 Postparacrista	23 Postprotocingulum
11 Prämetacrista	24 Ectocingulum
12 Postmetacrista	25 Postcingulum
13 Präparaconulocrista	26 Medivallum

Teilabbildung B: M2 inf. s.

1 Paraconid	14 Postmetacristid
2 Metaconid	15 Präentocristid
3 Protoconid	16 Postentocristid
4 Hypoconid	17 Prähypocristid
5 Entoconid	18 Posthypocristid
6 Medivallum	19 Ectostylid
7 Präentoconulid	20 Parastylid
8 Postentoconulid	21 Metastylid
9 Hypoconulid	22 Präcingulid
10 Präprotocristid	23 Postcingulid
11 Postprotocristid	24 Ectocingulid
12 Paracristid	
13 Entoflex	

SYSTEMATISCHER TEIL

Ordnung ARTIODACTYLA OWEN, 1848
 Überfamilie DICHOBUNOIDEA GILL, 1872
 Familie DIACODEXEIDAE GAZIN, 1955
 Unterfamilie DIACODEXEINAE GAZIN, 1955

Typusgattung der Unterfamilie: *Diacodexis* COPE, 1882.

Eingeschlossene Gattungen: *Neodiacodexis* ATKINS, 1970; *Simpsonodus* KRISHTALKA & STUCKY, 1987; *Protodichobune* LEMOINE, 1891; *Aumelasia* SUDRE,

1980; *Buxobune* SUDRE, 1978; *Lutzia* FRANZEN, 1994; ?*Chorlakkia* GINGERICH *et al.*, 1979; ?*Pakibune* THEWISSEN *et al.*, 1987; ?*Aksyiria* GABUNIA, 1973.

Vorkommen: MP 7-MP 11, Untereozän bis basales Mitteleozän; Asien, Europa, Nordamerika.

Diskussion

Die Unterfamilie Diacodexeinae wird in dieser Arbeit in einem sehr breitem Sinne verstanden. Die Autoren vereinigen in diesem Taxon primitive heterogene Gattungen Asiens, Europas und Nordamerikas, die vermutlich auf *Diacodexis* zurückzuführen sind. Ihre Dentition ist mehr oder minder bunodont, und die Zahnreihen sind geschlossen. Die oberen Molaren zeigen einen tribosphenischen Grundaufbau. Vereinzelt ist die Ausbildung eines Hypoconus angedeutet. Der M^3 ist kleiner und triangulärer als der M^2 . An den unteren Molaren hat das Hypoconulid —soweit selbst deutlich entwickelt— Kontakt zu Cristiden des Hypoconides und Entoconides. Am P_4 fehlt bei primitiven Gattungen ein Metaconid.

Zur Schreibweise Diacodexidae und Eurodexeinae siehe Krishtalka & Stucky 1985: 420 sowie Internationale Regeln der Zoologischen Nomenklatur, 1970: Anhang D, Abschnitt VII, Tab. 2B Nr. 19.

Gattung *DIACODEXIS* COPE, 1882

Diacodexis cf. *varleti* SUDRE *et al.*, 1980

(Taf. 1, Fig. 1, 2)

.v 1988: *Gervachoerus* indet. Erfurt: Anlage 3.

Holotypus: CB 973 Coll. Mus. nat. Hist. nat., Paris, Frankreich; M_2 d.

Typuslokalität: Condé-en-Brie (Pariser Becken, Frankreich).

Stratigraphie: MP 10, oberes Untereozän; Sande mit *Cyrena gravesi*.

Geiseltalmaterial: XIV-626: P_4 - M_3 mit P_4 4,7 x 2,3; M_1 4,2 x 2,8; M_2 4,3 x 3,2; M_3 4,9 x 3,1.

Diskussion

Trotz des relativ starken Abkauungsgrades läßt das mit spitzen Höckern versehene und über das Talonid erhobene Trigonid einen sehr primitiven phylogenetischen Status erkennen. Ein lingual nicht abgeschlossenes Talonidbecken mit kleinem, nach distal verschobenem Entoconid entspricht dem Grundmuster der *Diacodexis*-Arten. Hinzu kommt eine Verbindung des Posthypocristides zu einem nur kleinen, auf der distalen Zahnwand befindlichen Hypoconulid. In den Dimensionen der Zähne schließt sich die Form aus dem Geiseltal an *D. cf. varleti* aus Prémontré an und ist kleiner als *Eurodexis russelli*. Entscheidende Gründe für eine spezifische Abtrennung sind auf Basis des vorliegenden Einzelstückes nicht erkennbar. Somit liegen die jüngsten Nachweise von *Diacodexis* in MP 11.

Gattung *PROTODICHOBUNE* LEMOINE, 1878

Protodichobune cf. *oweni* LEMOINE, 1878

.v 1988: *Messelobunodon* aff. *schaeferi* Erfurt: 39ff., Taf. 3a, b.

.v 1989: *Messelobunodon schaeferi* Erfurt & Haubold: 141f.

.v 1993: *Messelobunodon schaeferi* Erfurt: 133ff., Abb. 2c.

Holotypus: Al 5232 Mandibula mit P₄-M₃, MNHN Paris.

Typuslokalität: vermutlich nahe Epernay (Pariser Becken, Frankreich).

Stratigraphie: MP 10, oberes Untereozän; *Teredina*-Sande.

Geiseltalmaterial: XIV-1763: Fragment Maxilla d mit Al P³, Al P⁴, M¹⁻³ mit M¹ 5,4 x 6,6; M² 5,8 x 7,8; M³ 5,65 x 7,7 (vgl. Erfurt 1993: Abb. 2c).

Diskussion

Die Eingrenzung von *Protodichobune* durch Sudre & Erfurt (1996) auf bunodonte Formen und die an gleicher Stelle aufgezeigten Entwicklungslinien untereozäner Taxa in das Mitteleozän hinein machen es notwendig, die Beziehung der Artiodactylen der unteren Unterkohle des Geiseltales zu den Funden aus Messel nochmals zu verifizieren. Die große morphologische Übereinstimmung des bisher aufgrund ähnlicher Dimensionen mit *Messelobunodon schaeferi* in Verbindung gebrachten Stückes XIV-1763 mit *Protodichobune oweni* deutet auf einen engen phylogenetischen Zusammenhang innerhalb dieser Gattung hin. Da sich jedoch der Messeler Fund nach Franzen (1981: 316) u.a. aufgrund der Prämolarenstruktur signifikant von *Protodichobune* unterscheidet, erscheint eine Synonymisierung beider Taxa nicht gerechtfertigt. Leider bestehen durch die starke Abkautung des Messeler Stückes keine Möglichkeiten einer detaillierteren Gegenüberstellung. Die Bestimmung von XIV-1763 als *Protodichobune* cf. *oweni* wird deshalb bevorzugt. Die Zahnmaße der Geiseltalform liegen mit ca. 20% über den Dimensionen der Funde aus Mas de Gimel und belegen eine Größenzunahme vom MP 10 zum MP 11.

Familie *DICHOBUNIDAE* GILL, 1872
Unterfamilie *EURODEXEINAE* n. subf.

Typusgattung der Unterfamilie: *Eurodaxis* n. gen.

Eingeschlossene Gattungen: *Parahexacodus* n. gen.; *Eygalayodon* SUDRE, 1993.

Diagnose: Grazile Dichobunidae mit der Tendenz zur Streckung des Visceralcraniums, die an eine Verlängerung der Prämolaren und Einschaltung von Diastemata im antemolaren Gebiß gekoppelt ist. Am Unterkiefer wird bei höher differenzierten Arten der P₁ caniniform und überragt die Zahnreihe deutlich. Die Höcker der Molaren sind hoch und spitz, das Trigonid überragt das Talonid durch die starke Ausbildung eines Metaconides auffällig. Am Talonidbecken existiert die Tendenz zu einer Verbindung des Posthypocristides mit dem Postentocristid (vgl. Abb. 2). Ein Hypoconulid ist deutlich und befindet sich auf einem breiten Postcingulid. Die oberen Molaren wirken

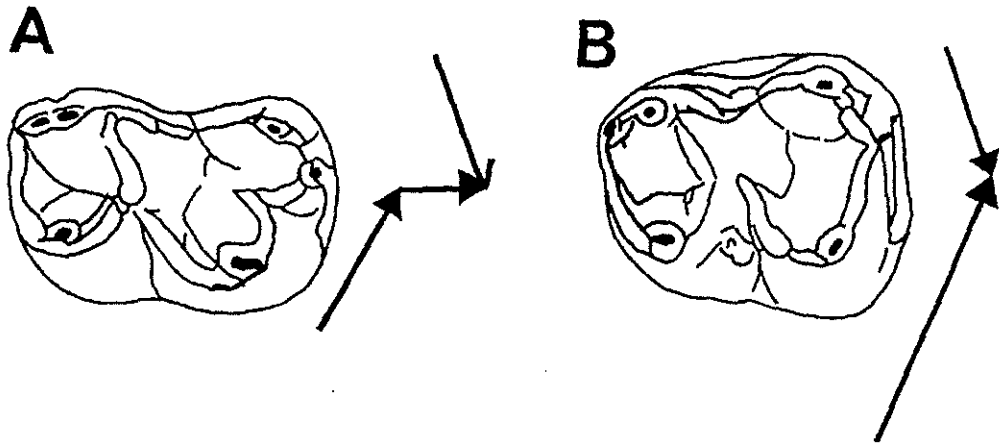


Abbildung 2.— Verschmelzung des Posthypocristides mit dem Postentocristid an den unteren Molaren der Eurodexinae. Dargestellt ist jeweils der M_2 s von *Eurodexis* (A) und *Parahexacodus* n. gen. (B). Die Länge der Pfeile symbolisiert die Länge der Cristide auf dem Talonid.

durch einen tribosphenischen Grundaufbau primitiv, ein Hypoconus tritt häufig auf.

Vorkommen: MP 10-MP 13, oberes Untereozän bis oberes Mitteleozän; Europa.

Gattung *EURODEXIS* n. gen.

Derivatio nominis: Die Begriffskombination soll auf die europäischen Fundorte der Gattung und den nahen morphologischen Bezug zu *Diacodexis* hinweisen.

Typusart: *Eurodexis ceciliensis* (FRANZEN & KRUMBIEGEL, 1978).

Eingeschlossene Arten: *E. russelli* SUDRE & ERFURT, 1996, Prémontré, Frankreich; *Messelobunodon* sp. von Messel, Deutschland, nach Franzen (1983).

Diagnose: Bau der oberen Molaren mit annähernd gleich großem und gleichseitig triangulär angeordneten Protoconus, Para- und Metaconus primitiv. Der Umriß des M^1 und M^2 ist subtriangulär, der des M^3 gleichseitig triangulär. Ein Hypoconus entwickelt sich am M^{1-2} und ist ab Formen des MP 11 stets vorhanden. Mesostyle fehlen. M^3 kleiner als M^2 , ohne Hypoconus. Die P^1/P_1 sind durch Diastemata von den C^1/C_1 und den unicuspiden P^2/P_2 getrennt. Die Canini sind klein, der C^1 prämolariform und der C_1 incisiviform. Der P_1 ist prämolariform. An den unteren Molaren überragt das Trigonid das Talonid auffällig. Das Paraconid und das Metaconid sind durch eine kleine Eindellung voneinander getrennt und bilden die höchste Erhebung. Das Talonidbecken ist gut ausgeformt und lingual durch ein Präentocristid abgeschlossen. Ein Hypoconulid ist auf einem kurzen Postcingulid vorhanden. Das Posthypocristid tendiert zu einer Verbindung zum Postentocristid.

Vorkommen: MP 10-MP 13, oberes Untereozän bis oberes Mitteleozän; Europa.

Eurodexis ceciliensis (FRANZEN & KRUMBIEGEL, 1978)

(Taf. 1, Fig. 4 und Taf. 2, Fig. 6)

- .v* 1980: *Messelobunodon ceciliensis* Franzen & Krumbiegel: 1553ff., Abb. 1-3.
- .v 1983: *Messelobunodon ceciliensis* Krumbiegel et al.: Abb. 144.
- .v 1984: *Messelobunodon ceciliensis* Haubold & Krumbiegel: 54.
- .v 1988: *Messelobunodon? ceciliensis* Erfurt: 40ff., Taf. 3/c, d.
- .v 1988: *Cebochoeridae* indet. Erfurt: Anlage 1.
- .v 1989: *Messelobunodon? ceciliensis* Erfurt & Haubold: 141ff., Abb. 3, 4a.
- .v 1993: *Messelobunodon? ceciliensis* Erfurt: 133ff., Abb. 2 a-c.

Holotypus: GMH Ce IV-305 (Geiseltalmuseum, Martin-Luther Universität Halle-Wittenberg), Fragment eines zerdrückten Schädels ohne Unterkiefer.

Typuslokalität: Fundstelle Cecilie IV im Geiseltal bei Halle/S. (Sachsen-Anhalt, Deutschland).

Stratigraphie: mittleres Lutetium, MP 13; obere Mittelkohle.

Diagnose: Bisher größte Art der Gattung. Außenhöcker der oberen Molaren mit Centrocrista. Hypoconus am M^1 und M^2 deutlich auf Postcingulum ausgebildet. Ectocingulum umfaßt Metaconus, und streicht am Paraconus aus. Untere Molaren mit Postentocristid, das im abgewinkelten Verlauf zum Hypoconulid gerichtet ist (vgl. Abb. 2 und Tafel 2, Fig. 6). Am P_4 existiert ein Metaconid.

Weiteres Material: Leo I-3875 Frag. Mandibula s mit (Al I₁-Al P₁), Al P₂, (dP₃), dP₄-M₃; dP₄ 5,9 x 2,4; M₁ 4,6 x 3,1; M₂ 5,1 x 3,4; M₃ 5,6 x 3,0; Leo I-4369 isolierter M² s und M₃ s; Ce IV-3982 Frag. Mandibula d mit (Al I₂-Al C₁), (P₁), P₂, WP₃, P₄, (Al M₁), M₂₋₃; P₂ 3,6 x 1,1; P₄ 5,0 x 2,2; M₂ 5,2 x 3,3; M₃ 6,0 x 3,2.

Beschreibung Holotypus Ce IV-305

(Abb. siehe Krumbiegel & Franzen, 1980 sowie Erfurt, 1993: 2a)

Es handelt sich um einen auf Lackfilm präparierten Schädel, der im Jahre 1934 gefunden wurde. Unterkiefer sind nicht erhalten. Die Länge des zerdrückten Fragmentes beträgt ca. 75 mm, gemessen von der Vorderkante des Os nasale zum Os occipitale. Die reale Schädelgröße ist nach dem vorliegenden Erhaltungszustand nicht meßbar. Sie wird mit ca. 100 mm geschätzt. Das Neurocranium ist von der rechten, lateralen Seite zu sehen und wurde stark komprimiert. Das Os occipitale ist mit den Ossa parietalia verpreßt. Das Planum nuchae war konkav und weist im vorliegendem Erhaltungszustand nach lateral. Die Maxilla zeigt je zwei eng zusammen liegende Foramina palatina. Das Palatinum endet distal des M^3 mit einer Verdickung. Die Orbita wird nicht vollständig vom Arcus zygomaticus umschlossen. Sie weist einen Durchmesser um 10 mm aus. Ein Foramen lacrymale befindet sich oberhalb des M^2 . Von der Dentition sind links (I^{1-3}), (dP³⁻⁴), (M₁), M^{2-3} sowie rechts P¹, (P²), (dP³), M^{1-3} erhalten.

• (I^{1-3}) s: dislozierte, stiftförmige Zähne; Form zylindrisch und leicht distal gebogen, Durchmesser 0,6-0,9 mm, entsprechend Alveolen jeweils durch Diastemata ca. 2 mm getrennt; Länge der Krone ca. 1 mm.

• (P¹) d: disloziert; einspitzig rechteckig prämolarenform; zwei divergierende Wurzeln;

Diastema zu C^1 ca. 4 mm, zu P^2 ca. 6 mm; ein leicht gekielter Haupthöcker, ohne Nebenhöcker; Länge 3,0 mm.

- (P^2) d: disloziert; Form analog P^1 ; Länge 3,6 mm.

- (dP^3) d/s: d linguale Hälfte abgebrochen, s nur distales Viertel der Krone erhalten; dreihöckrig mit gestreckt triangulärem Umriss; Paraconus basal schwach gekielt, höher als Protoconus; Talon differenziert, Einzelheiten nicht erkennbar; Parastyl stark, die Dimensionen eines Nebenhöckers erreichend; Ectocingulum umschließt Metaconus nur buccal; Länge ca. 5,0 mm.

- (dP^4) s: abgekaut; zerdrückt und mit Schmelzdefekten; fünfhöckrig subrectangulär; Para- und Metaconus fast gleich groß; Protoconus niedriger, mit breiter Basis; Para- und Metaconulus halb so groß wie Haupthöcker und an Prä- und Postprotocrista anschließend; Prämetaconulocrista zum Metaconus gerichtet; Postparaconulocrista fehlt; Hypoconus kleiner als o.g. Zwischenhöcker, auf Postcingulum befindlich; Centrocrista schwach; Präcingulum deutlich; Länge nicht meßbar.

- M^{1-2} d/s: tribosphenischer Bau analog dP^4 , subrectangulär; Prä- Meta- und Parastyl klein; Ectocingulum nur peripher des Metaconus ausgebildet; Postmetacrista vor Ectocingulum endend; Medivallum geschlossen; Prämetaconulocrista am M^2 das Medivallum distal abriegelnd; M^1 Länge 5,3 mm; M^2 Größe 5,6 x 6,0 mm.

- M^3 d/s: Umriss gleichseitig triangulär; Anordnung der Haupthöcker gleichschenkelig dreieckig; Nebenhöcker angedeutet, wobei der Paraconulus stärker ist als der Metaconulus; ohne Hypoconus; Prä- und Postcingulum vorhanden, Postcingulum den Protoconus nicht umfassend; Größe 5,4 x 5,6 mm.

Weiterhin sind folgende postcraniale Fragmente erhalten, die mit dem beschriebenen Schädel in Verbindung gebracht werden könnten: Das distale Ende einer Diaphyse (Radius?) mit einer Breite von 5,5 mm sowie ein Stück einer Rippe mit ca. 2 mm Durchmesser und einer Länge von 13 mm.

Gattung *PARAHEXACODUS* n. gen.

Derivatio nominis: Die Begriffskombination weist auf die Ähnlichkeit mit der nordamerikanischen Gattung *Hexacodus* hin.

Typusart: *Parahexacodus germanicus* n. sp.

Eingeschlossene Arten: aff. *Parahexacodus* aus Prémontré vgl. Sudre & Erfurt (1996).

Diagnose: Im Verhältnis zu *Eurodexis* kleinere Eurodexeinae. Am Unterkiefer sind die P_1 caniniform ausgebildet und überragen die Zahnreihe deutlich. Paraconid und Metaconid sind getrennt. Das Talonid ist durch eine Verbindung des Posthypocristides mit dem Postentocristid gekennzeichnet. Ein Hypoconulid befindet sich lingual auf einem breiten Postcingulid. Am M_3 wirkt der Lobus des Hypoconulids gestaucht. Der prämolariforme C_1 ist wesentlich kleiner als der P_1 , aber größer als die Incisivi und nach mesial orientiert. Die oberen Molaren zeigen die Tendenz zur verstärkten Ausbildung einer Prämetaconulo- und Postparaconulocrista sowie eine Reduktion der Präparaconulocrista.

Vorkommen: MP 10-MP 13, oberes Ypresium bis mittleres Lutetium, Europa.

***Parahexacodus germanicus* n. sp.**

(Taf. 1, Fig. 3 und Taf. 2, Fig. 1-5)

.v* 1988: *Acotherulum* aff. *pumilum* Erfurt: 47ff., Taf. 5/a-d.

.v 1989: *Acotherulum* aff. *pumilum* Erfurt & Haubold: 143ff., Abb. 4b.

.v 1993: *Homacodon?* sp. Erfurt: 132ff., Abb. 1a-c, 2d.

Holotypus: GMH XXXVII-198 (Geiseltalmuseum, Martin-Luther Universität Halle/W.), Fragment einer Mandibula s mit (Al I₁₋₃), Al C₁, P₁, Al P₂₋₄, M₁₋₃.

Typuslokalität: Fundstelle XXXVII im Geiseltal bei Halle/S. (Sachsen-Anhalt, Deutschland).

Stratigraphie: oberes Lutetium, MP 13; obere Mittelkohle.

Diagnose: Bisher größte Art der Gattung. Am M₂ Paraconid noch vom Metaconid getrennt erkennbar, aber nicht mehr durch eine Kerbe der Höckerspitzen unterbrochen.

Weiteres Material: XXXV-427 Frag. Mandibula s mit (Al I₁-Al P₁), Al P₂-Al M₁, M₂₋₃: M₂ 4,3 × 3,6; M₃ 5,9 × 3,2; XXXVII-15 Frag. Mandibula s mit (P₄), M₁₋₃: M₁ 4,2 × 3,0; M₂ 4,3 × 3,6; M₃ 5,4 × 3,1; XXXV-88b Frag. Mand. d mit (Al P₁), Al P₂-Al M₁, M₂₋₃: M₂ 5,6 × 4,0, M₃ 7,2 × 3,8; XXVI-99 Frag. Mandibula s mit (Al P₂), P₃, (P₄), M₁₋₃: P₂ 4,1 × 1,5; P₃ 5,4 × 1,5; M₁ 4,3 × 2,4; M₂ 4,5 × 3,3; M₃ 5,5 × 3,0; XXVI-110 Frag. Mandibula s mit P₂, P₄?, (M₁₋₂), M₃ 4,5 × 5,2.

Beschreibung Holotypus XXXVII-198

(Abb. siehe Erfurt & Haubold 1989: Abb. 4b sowie Erfurt 1993: Abb. 1a-c, 2d)

Es handelt sich um ein isoliertes Fragment einer linken Mandibula, deren Ramus ascendens fehlt. Im Bereich des P₁ und P₂ ist die Compacta aufgebrochen. Vom I₃ bis M₃ beträgt die größte Länge 45 mm. Die Höhe des konkav gebogenen Corpus mandibulae nimmt von 4,5 mm im Bereich der Alveole des C₁ bis auf 7,8 mm unterhalb des M₃ zu. Die Symphyse erstreckt sich bis zur Mitte der Diastema zwischen P₁ und P₂. Ein großes Foramen mentale befindet sich distal der Wurzel des P₃, ein weiteres kleineres Foramen existiert in halber Höhe zwischen P₁ und P₂.

- (Al I₁₋₃) s: Al z.T. aufgebrochen und eng aufeinanderfolgend; Verlauf schräg mesial orientiert; Durchmesser auf ca. 0,7 mm am I₃ ansteigend; nicht durch Diastemata getrennt.
- Al C₁ s: lateral aufgebrochen, Orientierung analog der Incisivi; ohne Diastema zum I₃; Durchmesser ca. 1,0 mm.
- P₁ s: dolchartig caniniform mit einer Höhe von 4,8 mm und Durchmesser ca. 2,6 × 1,6 mm; einwurzelig, Diastema zu C₁ von 3,5 mm.
- Al P₂ s: zwei divergierende Wurzeln; Abstand der Alveolenränder ca. 4 mm; Diastema zu P₁ 5,5 mm.
- Al P₃ s: zwei divergierende Wurzeln; Abstand der Alveolenränder ca. 3,8 mm; Diastema zu P₂ ca. 2 mm.

- Al P₄ s: zwei divergierende Wurzeln; Abstand der Alveolenränder ca. 3,5 mm; keine Diastema zum P₃.
- M₁ s: subrectangulär mit nach distal zum Talonid geöffnetem, erhöhtem Trigonid; Paraconid vom Metaconid getrennt, an dessen mesiale Flanke angesetzt, insgesamt niedriger; kein Prämetacristid ausgebildet, sondern Absatz zum Paraconid vorhanden; mesiale Abgrenzung des Trigonides durch Präparacristid und Präprotocristid; linguale Zahnwand zur Hälfte vom Metaconid gebildet; Präcingulid vorhanden; Abfall der distalen Wand des dominierenden Metaconides abrupt; Entoconid mit bulböser Basis vis à vis des Hypoconides, Präentocristid riegelt Talonidbecken nach lingual ab und beinhaltet einen kleinen Präentoconulid; Postentocristid trifft auf das Posthypocristid; Prähypocristid erreicht lateral der Zahnmitte die Trigonidwand; Hypoconulid befindet sich als kleine Anschwellung in linguale Position auf einem breiten Postcingulid; Größe 4,5 x 3,2 mm.
- M₂ s: Aufbau wie M₁; Abstand vom Para- zum Metaconid weniger auffällig; Größe 4,6 x 3,6 mm.
- M₃ s: Aufbau ähnlich M₁, jedoch Posthypocristid im Bogen zum Hypoconulid verlaufend; das Hypoconulid befindet sich auf einem relativ kurzen Lobus, der sich zentral der Zahnlängsachse befindet; kein Postcingulid mit Postentoconulid; Größe 5,7 x 3,3 mm.

DIFFERENTIALDIAGNOSE

Alle Vertreter der Ancodonta, Tylopoda und Ruminantia scheiden aufgrund ihrer ausgeprägteren Bunodontie bzw. Selenodontie aus. Analog können Cebochoeridae, Mixtotheriidae und Leptochoeridae ausgeklammert werden. Die asiatischen Raoellidae tendieren zu bilophodonten oberen Molaren, denen eine Postprotocrista fehlt. Ihre Höcker sind meist bulböser und ihr Umriß rectangulär. An den unteren Molaren ist kein Paraconid zu erkennen, das jedoch bei *Eurodexis* deutlich ist. Helohyidae und Antiacodontidae (*Antiacodon*, *Auxontodon*) unterscheiden sich prinzipiell durch größere Zahnmaße und eine kompliziertere Höckerstruktur. Bei dem in den Dimensionen vergleichbaren *Antiacodon pygmaeus* ist der P₄ stärker differenziert (Typus AMNH 5006). Auf den Praecingula der oberen Molaren befinden sich akzessorische Tuberculi und der Umriß des M₃ ist subtriangulär mit verbreiteter mesialer Kante (AMNH 12043).

Unter den Diacodexidae bestehen nähere Anknüpfungspunkte hinsichtlich der relativ geringen Größe und der gekielten Haupthöcker der oberen Molaren zu *Diacodexis*, *Protodichobone* und *Messelobunodon*. Die Gattungen *Bunophorus*, *Wasatchia*, *Simpsonodus*, *Aumelasia*, *Buxobone* sowie *Aksyiria*, *Chorlakkia* und *Pakibone* sind größer bzw. wesentlich bunodonter. Außerdem fehlt, soweit bisher bekannt, allen Diacodexidae ein caniniformer P₁ und ein Metaconid am P₄. Auf Unterschiede gegenüber *Messelobunodon* wurde bereits an anderer Stelle hingewiesen (Erfurt 1993: 133). Mit der Abtrennung von *Eurodexis ceciliensis* von *Messelobunodon* entfallen Argumente für deren Einordnung in die Dichobunidae, wie das Vorhandensein eines Hypoconus (vgl. Franzen 1981: 317). Deshalb wird in der

vorliegenden Arbeit die nunmehr monospezifische Gattung aus Messel im Zusammenhang mit den Diacodexidae betrachtet. Im Unterschied zu *Diacodexis* treten bei *Eurodexis* und *Parahexacodus* größere Diastemata im Bereich der vorderen Prämolaren auf. Am Unterkiefer existieren Differenzen in der Talonidstruktur der Molaren von *Parahexacodus* und (in abgeschwächterem Maße) von *Eurodexis* durch die nach mesial verschobene Position des Entoconides und dessen bulbösen Charakter. Bei *Diacodexis* verläuft direkt vom Hypoconid ein Cristid geradlinig zum Hypoconulid, welches bei *Eurodexis* einen in Richtung Entoconid abgewinkelten Verlauf nimmt. *Neodiacodexis* ist größer und zeigt schwache Mesostyle. Bei *Protodichobune* nach Sudre und Erfurt (gleicher Band) fehlt der Hypoconus. Diese Gattung ist größer und erscheint, wie auch *Neodiacodexis*, bunodonter. Insbesondere an den unteren Molaren (Typusexemplar Al 5232) ist das Entoconid deutlich abgerundet.

Innerhalb der Homacodontidae sind aufgrund des Vorhandenseins eines Mesostyls an den oberen Molaren, eines höher differenzierten P_4 und stärkerer Lophodontie die Gattungen *Mytonomeryx*, *Bunomeryx* (vgl. AMNH 2066a), *Pentacemylus*, *Hylomeryx* sowie *Apriculus*, *Mesomeryx* und *Tapochoerus* auszugliedern. Morphologisch näher stehen *Eygalayodon* und die nordamerikanischen Genera *Microsus*, *Hexacodus* und *Homacodon*. Das aus dem basalen Obereozän Frankreichs (MP 14) stammende *Eygalayodon* ist trotz der geringen Zahndimensionen durch das stark entwickelte Entoconid und ein eigenständiges Hypoconulid auf dem Postcingulid höher differenziert. Unter den nordamerikanischen Gattungen ist bisher kein caniniformer P_1 bekannt geworden. Bei *Homacodon* fehlt nach West (1984: 28) am P_4 ein Metaconid, und an den unteren Molaren ist gegenüber *Parahexacodus* ein Paraconid nur leicht angedeutet, vgl. *H. vagans* AMNH 12139 sowie AMNH 12138. Durch den transversalen Verlauf des Posthypocristides und den Zusammenschluß mit dem Postentocristid entsteht mesial des Hypoconulides ein geschlossener und fast geradliniger Kamm, der *Eurodexis* fehlt, vgl. Abb. 2. Der M_3 ist ungleichseitig triangulär, mit breiter mesialer Kante, und weist entsprechende Dimensionen wie der M_2 auf. Anders zeigt *Eurodexis* einen deutlich primitiveren und in Relation zum M_2 kleineren, gleichseitig triangulären M_3 . *Hexacodus* (s. Typus USNM 19215 von *H. pelodes* und *H. uintensis* mit PU 16175 sowie PU 17327) kann in Hinblick auf *Eurodexis* ausgeschlossen werden, da der P_4 ein Hypoconid aufweist und das Hypoconulid der unteren Molaren selbständiger auf dem Postcingulum steht. Des weiteren ist das Entoconid bulböser. Bei *H. uintensis* wird zusätzlich das Entoconid durch ein mesial gelegenes Tuberculum verlängert. Eine Abgrenzung zu *Parahexacodus* ergibt sich aus dem bulböseren Charakter des Entoconides bei *Hexacodus*. Das in den Dimensionen analoge *Microsus* kennzeichnet, wie am Typus USNM 1178 von *M. cuspidatus* ersichtlich, ein rechteckiger Umriß der oberen Molaren in Gegenüberstellung zu *Eurodexis*. Der Protoconus ist mesial verschoben, wodurch ein höheres Entwicklungsniveau in Bezug auf *Parahexacodus* dokumentiert wird. Die im Verlauf des Posthypocristides mit *Eurodexis* ähnlichen unteren Molaren zeigen bei *Microsus* durch ein stärker ausgebildetes Entoconid ein progressiveres Niveau.

Unter den Dichobunidae begründen die kleineren Dimensionen eine Differenzierung gegenüber *Meniscodon* und die dreieckige Anordnung der Haupthöcker die Abtrennung von *Mouillacitherium*, *Metriotherium* sowie *Synaphodus* und *Lantianus*. Bei *Dichobune* ist die Mandibula kräftiger gebaut und die Zähne

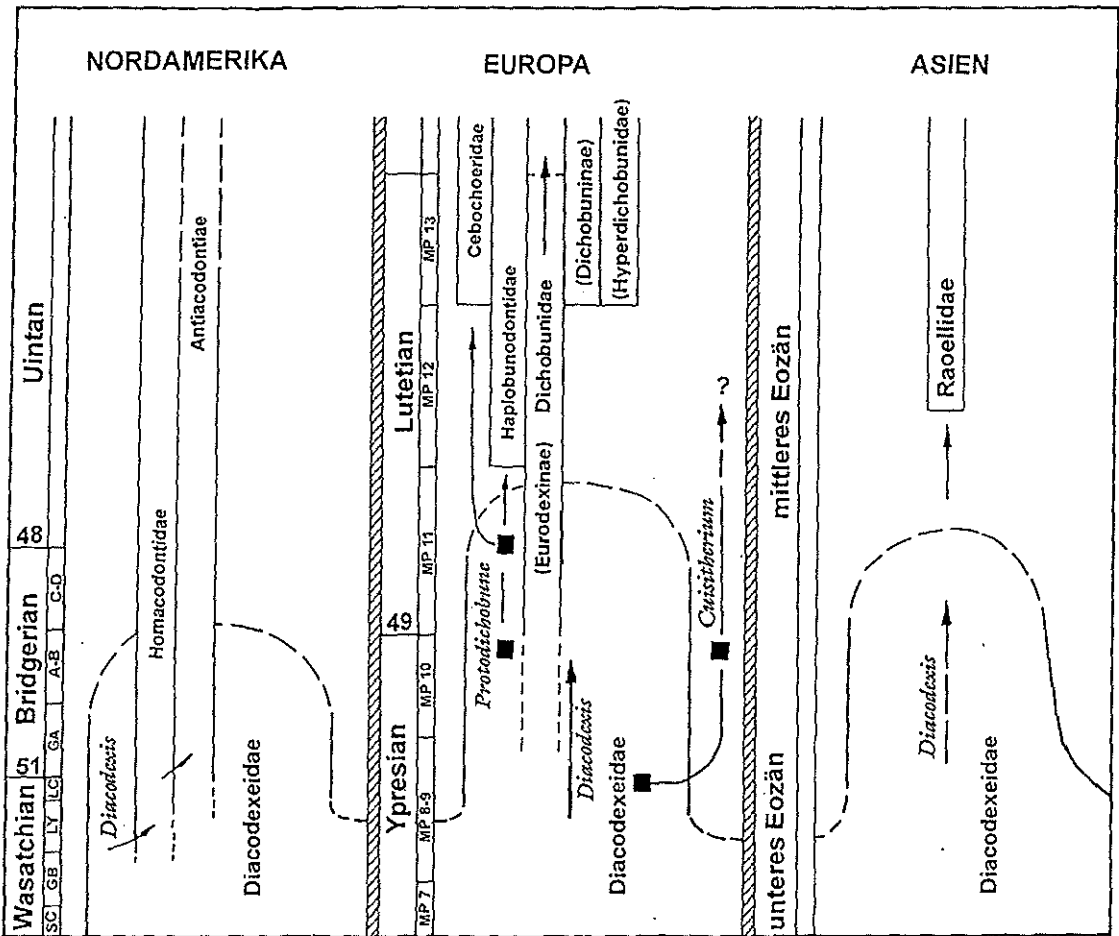


Abbildung 3.— Phylogenetische Entwicklung der unter- und mitteleozänen Dichobunoidea Europas. Abkürzungen: SC, Sandcouleean; GB, Graybullian; LY, Lysitean; LC, Lostcabinian; GA, Gardnerbuttean; A-B, Bridger A und B; C-D, Bridger C und D. (Biochronologische Korrelation kombiniert nach Cande & Kent 1992, Hooker 1991, Woodburne 1987, Krishtalka & Stucky 1985).

wirken bunodonter. Die M^{1-2} sind rechteckiger als bei *Eurodexis* und der Protoconus befindet sich in einer dezentralen Stellung. Analog läßt bei *Hyperdichobune* (s. Typus von *H. hammeli*, Bchs. 570) der bunodontere Charakter der unteren Molaren nähere Beziehungen nicht zu. Das Entoconid erreicht fast die Höhe des Metaconides, und das Hypoconulid ist im Kontrast zu *Eurodexis* wie auch *Parahexacodus* sehr klein. An den oberen Molaren (Bchs. 398) sind die Haupthöcker subquadratisch angeordnet.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die vorliegenden Formen von Prémontzé und dem Geiseltal zu keiner der bekannten europäischen Gattungen gehören und Bezugspunkte zu nordamerikanischen Genera zu schwach für eine eindeutige generische Zuordnung sind. Es bietet sich an, die europäischen Gattungen in einem eigenständigen Taxon zusammenzufassen, das durch eine Reihe konvergenter Merkmale an nordamerikanische Homacodontidae erinnert.

DISKUSSION

Grundlage der Taxonomie der neu beschriebenen Gattungen ist die Korrelation des Schädelfragmentes Ce IV-305, Holotypus von "*Messelobunodon*" *ceciliensis* von Franzen und Krumbiegel (1980), mit mehreren grazilen Unterkieferfragmenten. Sie stammen sämtlich aus Fundstellen der oberen Mittelkohle des Geiseltales: Cecilie IV, Leonhard I, XXVI, XXXV sowie XXXVII. Hinsichtlich der Dimensionen und Talonidstruktur der Molaren lassen sie sich in zwei Typen unterteilen. Die Zuordnung von Ce IV-305 zu einem der Unterkiefer-Typen erfolgte auf Basis der besten Occlusion und übereinstimmendsten Zahndimensionen. Hierbei wurde davon ausgegangen, daß die Verbindung von Entoconid und Hypoconid durch Cristide auf den Taloniden der M_{1-2} mit einer betonten Ausprägung der Postmetaconulocrista an den oberen Molaren korreliert. Danach gehört Ce IV-305 zu einem im Verhältnis zu *Parahexacodus* kleineren und primitiveren Typ, dem der Unterkiefer Leo I-3875 gerecht wird.

Aufgrund dieses Entwicklungsniveaus der Zahnmorphologie ist *Eurodexis* nur mit den ältesten europäischen und nordamerikanischen Diacodexidae vergleichbar. Die Zähne der asiatischen Funde sind bunodonter. *Diacodexis ilicis*, beschrieben von Gingerich (1989) aus dem Wasatchian Wa 0 des nordwestlichen Big Horn- und Clarks Fork Basins, scheidet durch seine Kleinheit, die weit nach distal verschobene Position und geringe Ausprägung des Entoconides für eine direkte Ableitung aus *E. russelli* aus Prémontré steht morphometrisch *D. secans primus* (vgl. Krishtalka & Stucky 1985: Tab. 2) des Sandcouleean bzw. Graybullian näher. Ab den Formen des Lysitean (*D. s. kelleyi*) treten, abgesehen von größeren Zahndimensionen, am P_4 eine deutliche Differenzierung des Haupthöckers und des Talonides durch die Anlage eines Postmeta- bzw. Postprotocristides ein. Keine Anknüpfungspunkte gibt es zu den von den genannten Autoren als intermediär zwischen Diacodexidae und Homacodontidae bzw. Antiacodontidae angesehenen Formen *Artiodactyla* sp. A und *Artiodactyla* sp. B des San Juan Basins und des Piceance Basins. Im Gegensatz zu *Eurodexis*, *Parahexacodus* und *Diacodexis* fehlt ihnen ein Postmetacristid an den unteren Molaren und der P_3 ist kürzer als der P_4 . Bessere Anknüpfungspunkte bestehen zu den europäischen Diacodexiden, deren ältere Arten relativ spitze Höcker der Molaren zeigen. In der Größe lassen sich die Vertreter aus Prémontré an *D. varleti* (s. Sudre & Erfurt 1996) anschließen. Von dieser Art läßt sich eine Entwicklungslinie über *D. gazini* (vgl. Sudre *et al.* 1983) aus MP 8–9 zu *D. antunesi* (vgl. Estravís & Russell 1989) aus MP 7 rekonstruieren. Der Höhenunterschied zwischen Trigonid und Talonid ist bei jenen Vertretern von *Diacodexis* stärker, das Hypoconulid wird durch Posthypo- und Postentocristid eingeklammert, und das Entoconid befindet sich distal.

Parahexacodus könnte sich ebenfalls über Funde aus Prémontré auf neu entdeckte Diacodexiden aus Las Moreras (Spanien) zurückführen lassen. Eine Untersuchung dieser untereoänen Fauna ist durch Moya-Sola, Institut Paleontològic "Dr. M. Crusafont", Sabadell, in Vorbereitung. Die vorläufig als Eurodexeinae indet. bezeichneten oberen Molaren zeigen bereits Andeutungen eines Hypoconus und entwickelte Postparaconulo- sowie Prämetaconulocristae.

Durch die genannten Sympleiomorphien wird eine Ableitung von *Eurodexis* und *Parahexacodus* im oberen Untereozän (MP 10) wahrscheinlich. Da jedoch aus älteren

Niveaus nur vereinzelte Nachweise von *Diacodexis* vorliegen und die Variabilität jener Formen schwer einzuschätzen ist, muß eine noch frühere Derivation der Eurodexeinae bzw. eine parallele Entwicklung der Diacodexidae und Dichobunidae aus einem bisher nicht näher zu definierenden Pool primitiver Diacodexidae im basalen Untereozän (vgl. Abb. 3) in Betracht gezogen werden. Den sich in Südwesteuropa häufenden untereozänen Funden kommt damit für die Klärung der Differenzierung der höheren Mammalier-Taxa eine große Bedeutung zu.

Die vorliegende Untersuchung ergänzt das Bild der durch *Anthracobunodon* hauptsächlich aus dem Geiseltal bekannt gewordenen Artiodactylenfauna. Zu den unter Einbeziehung aller Mammalier des Geiseltales (z.B. *Lophiodon*) als mittelgroß einzugruppierenden, bunodonten Haplobunodontiden kommt ein grazilerer Morphotyp hinzu, vgl. Taf. 1, Fig. 3, 4. Er ist durch die Streckung der Schnauzenpartie und spitzhöckrige Molaren gekennzeichnet. Außerhalb des Geiseltales wird dieser Typ nur durch *Eygalayodon* (Drôme, Frankreich) aus MP 14 in Europa repräsentiert. Nach den bisherigen Vorstellungen über den Kauapparat der frühen Artiodactylen, die u.a. auf den nordamerikanischen Funden von *Diacodexis* basieren, ist dieses Konstruktionsprinzip ungewöhnlich. Von anderen Diacodexidae oder Dichobunidae bekannte Unterkiefer zeigen einen massiveren Corpus mandibulae. In Korrelation mit stärker bulbös ausgebildeten Zähnen entsprechen diese Formen dem Bild herbivorer Mammalier. Der verlängerte P₁, Molaren mit Schneidekanten und die anhand der Diastemata belegte, lange Schnauzenpartie sprechen für tierische Kost. In Frage kämen z.B. Insekten oder Mollusken, die mit Hilfe der verlängerten Schnauze im lockeren Oberboden gesucht werden. Leider ist der Ramus ascendens von *Eurodexis* und *Parahexacodus* unbekannt. Somit sind weitere morphologische Details, wie die Größe der Insertionsflächen der Muskulatur oder die Höhe des Unterkiefer-Gelenkes im Verhältnis zur Kauebene nicht bestimmbar und eine Präzisierung der Kenntnisse zur Ernährungsweise auf diesem Wege nicht möglich.

Die Streckung des Visceralcraniums erscheint, ausgehend von dem Modell einer geschlossen Zahnreihe bei *Diacodexis pakistanensis* (Thewissen *et al.* 1983), für die Artiodactyla des Mitteleozäns als progressives Merkmal. Hierin liegt der Ansatz, die Gattungen *Eygalayodon*, *Eurodexis* und *Parahexacodus* in einer eigenständigen Unterfamilie der Eurodexeinae zu vereinigen. Später als diese Dichobunidae schlägt die nordamerikanische Familie Antiacodontidae mit *Auxontodon pattersoni* im Uinta C siehe Gazin (1958) als konvergente Erscheinung eine solche Entwicklungsrichtung ein. In der weiteren Evolution der Artiodactyla treten z.T. gegenläufige Tendenzen mit einer Verkürzung des Unterkiefers (Cebochoeridae) und erneuten Streckung (Ruminantia) ein. Als weiterer Morphotyp müssen die noch kleineren Hyperdichobuninae berücksichtigt werden, deren relativ bulböse Zahnhöcker dem bisher angenommenen omnivoren bzw. herbivoren Schema entsprechen.

Offen bleibt die Frage des geographischen Ausgangspunktes der Diacodexidae des Untereozäns. Die prinzipiell bunodontere Dentition der Taxa aus Asien mit der Tendenz zur Bilophodontie läßt vermuten, daß diese eher eine eigenständige Entwicklung erfahren haben als die nordamerikanischen und europäischen. Die asiatischen Gruppen könnten ihre Ausgangspunkte in *Diacodexis*-Formen gehabt haben, die jenen ähnelten, die später in Europa zu *Protodichobune* überleiten. Dieser

“*Protodichobune*-Pool” wäre darüber hinaus für die Ableitung der Haplobunodontidae und Cebochoeridae in Erwägung zu ziehen (vgl. Abb. 3). Leider ist das Fundmaterial aus Asien zu gering, um genauere Aussagen zu treffen. Für Europa ergibt sich nach der bisherigen Verteilung der Artiodactylen-Fundstellen eine Zunahme der Primitivität der Zahnmerkmale von Nord nach Süd. Allerdings ist beachten, daß die Überlieferungs- und Bearbeitungsintensität sehr unterschiedlich ist und für die Ableitung eventueller Einwanderungswege weitere Untersuchungen an anderen Taxa nötig sind.

Die Zahnmerkmale, die, im Komplex betrachtet, die morphologische Abgrenzung von *Eurodexis* und *Parahexacodus* begründen, treten bei *Diacodexis* des Untereozäns bereits sporadisch einzeln auf. Dies gilt beispielsweise bei Material aus Prémontré für jene Zähne, die einen transversalen Verlauf des Posthypocristides aufweisen und andere, die den Ansatz eines Hypoconus zeigen. Das Material von Las Moreras enthält vergleichbare Formen. Weiterhin gibt es Stücke von Mas de Gimel, die als Kriterium der Gattung *Aumelasia* ein kleines Mesostyl an den oberen Molaren zeigen, vgl. MGL 7 bei Sudre *et al.* (1983: Fig. 10h). Bei den frühen Formen von *Diacodexis* sind somit in Anfängen Schlüsselmerkmale verschiedener Taxa zu beobachten, die sich zu Ende des Untereozäns in einem Mosaik manifestieren (MP10) und deren systematische Position bestimmen.

DANKSAGUNG

Folgenden Kollegen sei herzlich dafür gedankt, daß sie uns den Zugang zu den o.g. Sammlungen ermöglichten und regen Anteil an der Diskussion der Arbeit genommen haben: M.R. Dawson, CM Pittsburgh; J. Agustí, IPS Sabadell; Th. Bown, USGS Boulder; M. Brett-Surman; Smithsonian Inst. Washington; H. Haubold und M. Schudack, GMH; J.J. Hooker, BMNH London; J.L. Franzen, SMF Frankfurt; M. Godinot, USTL Montpellier; K. Heissig, Bayer. Staatssammlung München; J.J. Jaeger, USTL Montpellier; D. Polly, Museum of Paleontology Ann Arbor; S. Moya-Sola, IPS Sabadell; J. Ostrom, Yale Univ. New Haven; J.F. Flynn, FMNH Chicago; K.D. Rose, J. Hopkins Univ. Baltimore; J. Wahlert, AMNH New York.

Die Arbeiten des Erstautors in Frankreich (1992, 1994), Großbritannien (1994), Spanien (1994) und den USA (1992) wurden durch Beihilfen der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Nr. Er 197/1-1 und Er 197/2-1) unterstützt. Beitrag ISEM Nr. 95-029.

LITERATUR

- ARCHIBALD, J.D., GINGERICH, P.D., LINDSAY, E.H., CLEMENS, W.A., KRAUSE, D.W. & ROSE, K.D., 1987. — First North American Land Mammal Ages of the Cenozoic Era. In: WOODBURNE, M.O. (Ed.), *Cenozoic Mammals of North America*. University of California Press, California, 24-76.
- BLACK, C.C., 1978. — Palaeontology and geology of the Badwater Creek Area, Central Wyoming. Part 14. The Artiodactyls. *Ann. Carn. Mus.*, 4 (10): 223-259.
- CANDE, S.C. & KENT, D.V., 1992. — A new geomagnetic polarity time scale for the Late Cretaceous and Cenozoic. *J. Geophys. Research*, 97 (B10): 13917-13951.
- ERFURT, J., 1988. — Systematik, Paläoökologie und stratigraphische Bedeutung der Artiodactyla des

- Geiseltales. Unveröff. Diss. Martin-Luther Universität Halle/Wittenberg, Halle/S, 132 p.
- ERFURT, J. & HAUBOLD, H., 1989. — Artiodactyla aus den eozänen Braunkohlen des Geiseltales bei Halle (DDR). *Palaeovertebrata*, 19 (3): 131-160.
- ESTRAVÍS, C. & RUSSELL, D.E., 1989. — Découverte d'un nouveau *Diacodexis* (Mammalia, Artiodactyla) dans l'Eocène inférieur de Silveirhina (Portugal). *Palaeovertebrata*, 19 (1): 29-44.
- FRANZEN, J.L., 1981. — Das erste Skelett eines Dichobuniden (Mammalia, Artiodactyla), geborgen aus mitteleozänen Ölschiefen der "Grube Messel" bei Darmstadt (Deutschland, S-Hessen). *Senckenbergiana lethaea*, 61 (3/6): 299-353.
- FRANZEN, J.L., 1983. — Ein zweites Skelett von *Messelobunodon* (Mammalia, Artiodactyla, Dichobunidae) aus der "Grube Messel" bei Darmstadt (Deutschland, S-Hessen). *Senckenbergiana lethaea*, 64 (5/6): 403-445.
- FRANZEN, J.L., 1994. — Neue Säugerfunde aus dem Eozän des Eckfelder Maares bei Manderscheid (Eifel). *Mainzer naturwiss. Archiv, Beih.*, 16: 186-211.
- FRANZEN, J.L. & KRUMBIEGEL, G., 1980. — *Messelobunodon ceciliensis* n. sp. (Mammalia, Artiodactyla) - ein neuer Dichobunide aus der mitteleozänen Fauna des Geiseltales bei Halle (DDR). *Z. Geol. Wiss.*, 8 (12): 1553-1560.
- GAZIN, C.L., 1952. — The lower Eocene Knight formation of western Wyoming and its mammalian faunas. *Smithsonian Miscellaneous collections*, 117 (18): 1-82.
- GAZIN, C.L., 1955. — A review of the Upper Eocene artiodactyla of North America. *Smithsonian Miscellaneous collections*, 128 (8): 1-96.
- GAZIN, C.L., 1958. — A new dichobunid artiodactyl from the Uinta Eocene. *Brevoria*, (96): 1-6.
- GENTRY, A.W. & HOOKER, J.J., 1988. — The phylogeny of the artiodactyla. In: BENTON, M.J. (Ed.), *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods: Mammals*, vol. 2, Clarendon Press, Oxford, 235-272.
- GINGERICH, P.D., RUSSELL, D.E., SIGOGNEAU-RUSSELL, D. & HARTENBERGER, J.L., 1979. — *Chorlakkia hassani*, a new middle Eocene dichobunid (Mammalia, Artiodactyla) from the Kuldana Formation of Kohat (Pakistan). *Contr. Mus. Paleo. Univ. Michigan*, 25 (6): 117-124.
- GINGERICH, P.D., 1989. — New earliest Wasatchian mammalian fauna from the Eocene of North-western Wyoming: composition and diversity in a rarely sampled high-flood plain assemblage. *Univ. Michigan Papers Pal.* 28: 1-97.
- GODINOT, M., 1981. — Les mammifères de Rians (Eocène inférieur, Provence). *Palaeovertebrata*, 10 (2): 105-111.
- 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. *Hall. Jb. f. Geowiss.*, 15: 3-20.
- HOOKER, J., 1986. — Mammals from the Bartonian (Middle/Late Eocene) of the Hampshire Basin. *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geol.*, 39 (4): 191-478.
- HOOKER, J., 1991. — The sequence of mammals in the Thanetian and Ypresian of the London and Belgian Basins. Location of the Palaeocene-Eocene boundary. *Newsl. Stratgr.*, 25 (2): 75-90.
- Internationale Regeln für die Zoologische Nomenklatur, 1970. — Waldemar Kramer, Frankfurt/M, 92 p.
- KRISHTALKA, L. & STUCKY, R.K., 1985. — Revision of the Wind River Faunas, Early Eocene of Central Wyoming. Part 7. Revision of *Diacodexis* (Mammalia, Artiodactyla). *Ann. Carn. Mus.*, 54: 413-486.
- KRISHTALKA, L. & STUCKY, R.K., 1986. — Early Eocene artiodactyls from the San Juan Basin, New Mexico, and the Piceance Basin, Colorado. *Contr. Geology, Univ. Wyoming, Special Paper*, (3): 183-

- KRISHTALKA, L., WEST, R.M., BLACK, C.C., DAWSON, M.R., FLYNN, J.J., TURNBULL, W.D., STUCKY, R.K., MCKENNA, M.C., BROWN, T.M., GOLZ, D.J. & LILLEGRAVEN, J.A., 1987. — Eocene (Wasatchian through Duchesnean) biochronology of North America. In: WOODBURNE, M.O. (Ed.), *Cenozoic Mammals of North America*, Univ. California Press, Berkeley, 77-117.
- KUMAR, K. & JOLLY, A., 1986. — Earliest artiodactyl (*Diacodexis*, Dichobunidae: Mammalia) from the Eocene of Kalakot, North-Western Himalaya, India. *I. S. G. Bull.*, 2: 20-30.
- KUMAR, K. & SAHNI, A., 1985. — Eocene mammals from the Upper Subathu Group, Kashmir Himalaya, India. *J. Vert. Pal.*, 5 (2): 153-168.
- MARSH, O.C., 1872. — Preliminary description of new Tertiary mammals. *Amer. J. Sci. and arts*, 4: 122-504.
- MCKENNA, M.C., 1959. — *Tapochoerus* a Uintan dichobunid artiodactyl from the Sespe Formation of California. *Bulletin Southern California Academy of Sciences*, 58: 125-132.
- ROSE, K.D., 1982. — Skeleton of *Diacodexis*, oldest known artiodactyl. *Science*, 216: 621-623.
- SCHMIDT-KITTLER, N. (Ed.), 1987. — International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogene - Mainz, February 18th-21th 1987. *Münch. Geowiss. Abh.*, (A), 10: 1-312.
- STUCKY, R.K. & KRISHTALKA, L., 1990. — Revision of the Wind River Faunas, Early Eocene of central Wyoming. Part. 10. *Bunophorus* (Mammalia, Artiodactyla). *Ann. Carn. Mus.*, 59 (2): 149-171.
- SUDRE, J., 1980. — *Aumelasia gabineaudi* n. g. n. sp. nouveau Dichobunidae (Artiodactyla, Mammalia) du gisement d'Aumelas (Hérault) d'âge Lutétien terminal. *Palaeovertebrata*, Mém. Jubil. R. Lavocat: 197-211.
- SUDRE, J. & ERFURT, J., 1996. — Les artiodactyles du gisement yprésien terminal de Prémontré (Aisne, France). *Palaeovertebrata*, Montpellier, Vol. jubil. D.E. Russell (M. Godinot & P.D. Gingerich Eds.), 25 (2-4): 391-414.
- SUDRE, J. & MARANDAT, B., 1993. — First discovery of an Homacodontinae (Artiodactyla, Dichobunidae) in the Middle Eocene of Western Europe: *Eygalayodon montenati* new genus, new species. Considerations on the Evolution of primitive artiodactyls. *Kaupia*, Darmstadt, 1 (3): 157-164.
- SUDRE, J., RUSSELL, D.E., LOUIS, P. & SAVAGE, D.E., 1983. — Les Artiodactyles de l'Éocène inférieur d'Europe. *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, 5 (3): 281-339, 5 (4): 339-365.
- THEWISSEN, J.G.M., GINGERICH, P.D. & RUSSELL, D.E., 1987. — Artiodactyla and perissodactyla (Mammalia) from the early-middle Eocene Kuldana Formation of Kohat (Pakistan). *Contr. Mus. Paleo. Univ. Michigan*, 27: 247-274.
- THEWISSEN, J.G.M., RUSSELL, D.E., GINGERICH, P.D. & HUSSAIN, S.T., 1983. — A new dichobunid artiodactyl (Mammalia) from the Eocene of Northwest Pakistan. Part I: Dentition and classification. *Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch., Proc. B*, 86 (2): 153-180.
- WEST, R.M., 1984. — Palaeontology and geology of the Bridger Formation, South-western Wyoming. Part 7. Survey of Bridgerian Artiodactyla, including description of a skull and partial skeleton of *Antiacodon pygmaeus*. *Contr. Biol. Geol. Milwaukee Pub. Mus.*, (56): 1-47.

TAFEL-ERKLÄRUNGEN

TAFEL 1

(Material des Institutes für Geologische Wissenschaften und Geiseltalmuseum der Martin-Luther-Universität Halle/Wittenberg)

Fig. 1.— *Diacodexis* cf. *varleti*; Fragment Mandibula d XIV-626, Gesamtansicht, lateral.

Fig. 2.— *Diacodexis* cf. *varleti*; Fragment Mandibula d XIV-626, Detailansicht P₄-M₃, occlusal.

Fig. 3.— *Parahexacodus germanicus* n. gen. n. sp.; Fragment Mandibula s XXXVII-198, Holotypus, Gesamtansicht, lateral.

Fig. 4.— *Eurodexis ceciliensis*; Fragment Mandibula s Leo I-3875, Gesamtansicht, lateral.

TAFEL 2

(Material des Institutes für Geologische Wissenschaften und Geiseltalmuseum der Martin-Luther-Universität Halle/Wittenberg. Der Maßstab auf allen Teilfiguren entspricht 5 mm)

Fig. 1.— *Parahexacodus germanicus* n. sp.; Fragment Mandibula s XXXVII-198, Holotypus, Detailansicht M₁ bis M₃, occlusal.

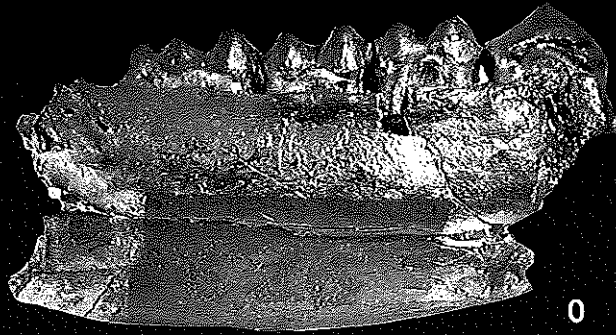
Fig. 2.— *Parahexacodus germanicus* n. sp.; Fragment Mandibula s XXXV-427, Detailansicht M₂ bis M₃, occlusal.

Fig. 3.— *Parahexacodus germanicus* n. sp.; Fragment Mandibula d XXXV-88b, Detailansicht M₂ bis M₃, occlusal.

Fig. 4.— *Parahexacodus germanicus* n. sp.; Fragment Mandibula s XXVI-110, Detailansicht (M₂) bis M₃, occlusal.

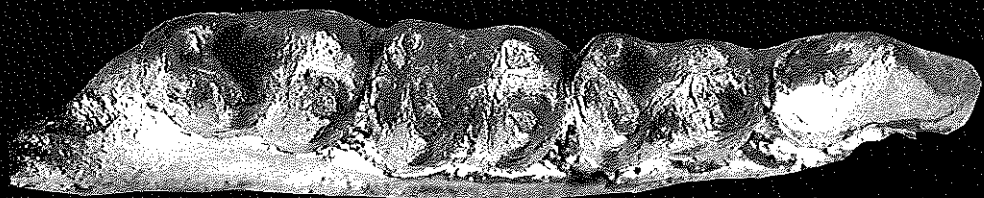
Fig. 5.— *Parahexacodus germanicus* n. sp.; Fragment Mandibula d Ce IV-3982, Detailansicht P₄, M₂ bis M₃, occlusal.

Fig. 6.— *Eurodexis ceciliensis*; Fragment Mandibula s Leo I-3875, Detailansicht dP₄ bis M₃, occlusal.



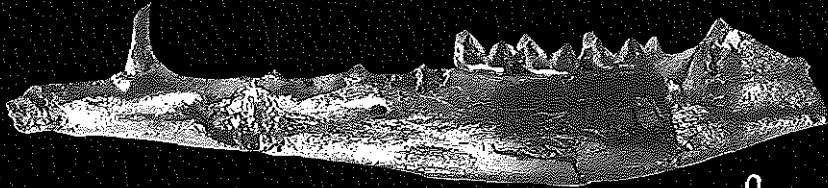
0 10 mm

1



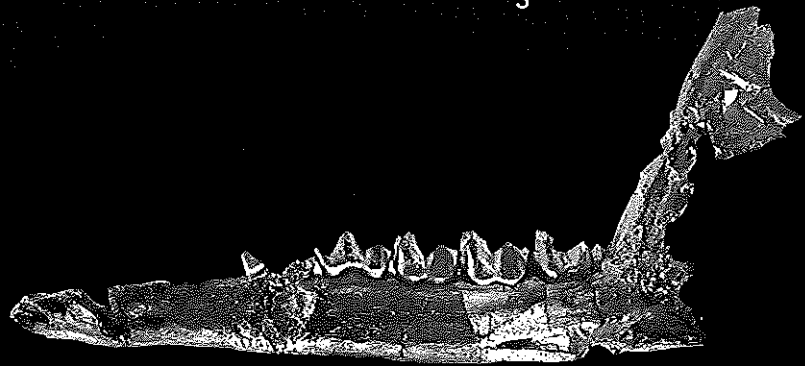
0 5 mm

2



0 10 mm

3



0 10 mm

4

