

Jens Lorenz Franzen
Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main

***Lophiotherium sondaari* n.sp. (Mammalia, Perissodactyla, Equidae) aus der oberen Unterkohle des Geiseltales bei Halle (Saale)**

Franzen, J.L., 1999 - *Lophiotherium sondaari* n.sp. (Mammalia, Perissodactyla, Equidae) aus der oberen Unterkohle des Geiseltales bei Halle (Saale) - in: Reumer, J.W.F. & De Vos, J. (eds.) - ELEPHANTS HAVE A SNORKE! PAPERS IN HONOUR OF PAUL Y. SONDAAR - DEINSEA 7: 187-194 [ISSN 0923-9308]. Published 10 December 1999

Anhand eines Gaumenfragmentes mit Bezahlung wird eine neue Equiden-Art aus der oberen Unterkohle des Geiseltales (= unteres Mittel-Eozän = unteres Geiseltalium = oberes MP 11) beschrieben: *Lophiotherium sondaari* n.sp. Dabei handelt es sich um das stratigraphisch bislang älteste Vorkommen dieser Gattung, die sich aufgrund der morphologischen und stratigraphischen Übergangsposition der neuen Art von *Hyracotherium* ableiten lässt. *Lophiotherium sondaari* und *Propalaeotherium parvulum* scheinen einander paläökologisch zu vertreten.

Based on a palatal fragment with dentition a new species of equids is described from the upper part of the lower coal seam of the Geiseltal ('Obere Unterkohle' = early Middle Eocene = early Geiseltalian = upper MP 11): *Lophiotherium sondaari* n.sp. This is stratigraphically the earliest record of the genus. The morphologically and stratigraphically transitional position of the new species suggests to derive *Lophiotherium* from *Hyracotherium*. Palaeoecologically, *Lophiotherium sondaari* and *Propalaeotherium parvulum* seem to substitute each other.

Une nouvelle espèce des Equidae éocènes européennes est décrite sur la base d'un fragment palinal avec dentition: *Lophiotherium sondaari* n.sp. La nouvelle espèce provient de la 'obere Unterkohle' du Geiseltal (= début de l'Eocene moyen = Geiseltalien inférieur = MP 11 supérieur). C'est la première apparition stratigraphique de ce genre. La morphologie ainsi que la position stratigraphique de la nouvelle espèce permettent de dériver *Lophiotherium* du *Hyracotherium*. Du point de vue paléoécologique *Lophiotherium sondaari* et *Propalaeotherium parvulum* semblent de substituer l'un à l'autre.

Anschrift des Verfassers: Dr. Jens Lorenz Franzen, Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenbergsanlage 25, D-60325 Frankfurt am Main, Deutschland; e-mail:jfranzen@sng.uni-frankfurt.de

Keywords: *Hyracotherium*, *Lophiotherium*, *Propalaeotherium*, Equidae, horses, Eocene, paleoecology

EINLEITUNG

Unter den eozänen Equidae s.str., d.h. Deszendenten von *Hyracotherium* (Franzen 1995), gab es bis vor kurzem zwei Gattungen, die offenbar erst zusammen mit den Palaeotheriidae s.str. gegen Ende des Geiseltaliums in Europa erschienen: *Anchilophus* und *Lophiotherium* (Stehlin 1905; Savage *et al.* 1965; Franzen 1968: 160,

1987: 25; Franzen & Haubold 1987: 96). Im Zuge einer Revision der Equiden konnten Franzen & Haubold (1986: 26-27) die Gattung *Lophiotherium* GERVERAIS, 1849 erstmalig aus dem Geiseltal, und zwar aus der oberen Mittelkohle (oMK) und dem oberen Hauptmittel (oHM), d.h. aus MP 13 - 13/14, nachweisen. Dabei handelt es sich um den bislang ältesten Vertreter von *Lophiotherium*

pygmaeum (DEPERET, 1901), einer Art, die bis dahin nur aus dem säugetierstratigraphischen Niveau von Egerkingen (im wesentlichen α und β , aber auch aberrante Fazies) und Lissieu (beide MP 14) bekannt geworden war (Stehlin 1905: 472-489, Savage *et al.* 1965: 75-79). Frühere Meldungen der Gattung aus dem Geiseltal (Matthes 1977) erwiesen sich als Fehlbestimmungen, basierend auf Milch- und Wechselgebissen von *Propalaeotherium voigti* beziehungsweise *Propalaeotherium hassiacum* (Franzen & Haubold 1986: 10, 16).

Ein Gaumenfragment mit Backenzähnen belegt die Gattung *Lophiotherium* nunmehr definitiv aus dem Geiseltal, und zwar bereits aus der oberen Unterkohle, d.h. aus dem unteren Mitteleozän (= unteres Geiseltalium = oberes MP 11). Dabei handelt sich um eine neue Art, welche morphologisch und stratigraphisch zwischen *Hyracotherium* OWEN, 1841 und *Lophiotherium pygmaeum* aus dem oberen Mitteleozän (MP 13-14) vermittelt. Nicht belegt ist die Gattung bislang aus den Niveaus der unteren Mittelkohle (= mittleres Geiseltalium = MP 12) und der unteren Unterkohle des Geiseltales (uUK = unteres MP 11) sowie aus MP 10. Wenn auch noch morphologische und zeitliche Lücken zwischen *Hyracotherium* und der neuen Art als erstem Vertreter der Gattung *Lophiotherium* existieren, so deutet der Neunachweis dennoch auf eine autochthone Entwicklung von *Lophiotherium* aus *Hyracotherium* hin. Die Zahl der im unteren Mitteleozän von Mitteleuropa nebeneinander lebenden Equidenarten erhöht sich damit auf sechs (vgl. Franzen 1995: 32). Bis auf eine (*Pachynolophus boixedatensis*) kommen alle im Geiseltal vor, haben aber wohl kaum im gleichen Biotop gelebt.

Bei der Beschreibung wird die zahnmorphologische Terminologie von Coombs & Coombs (1977) zugrunde gelegt. Die Zahnmaße wurden mittels einer Schiebelehre mit Nonius entsprechend Franzen (1968) genommen.

TAXONOMIE

Perissodactyla OWEN, 1848
 Equidae GRAY, 1821
Hyracotheriinae COPE, 1881
Lophiotherium GERVAIS, 1849
Lophiotherium sondaari n. sp. (Abbildung 1-2)

Diagnose: Unterscheidet sich von *Hyracotherium* durch deutliche bis kräftige Mesostyle an den oberen Molaren und einen ausgeprägten Protoconus an P2. Von jüngeren *Lophiotherium*-Arten sowie *Propachynolophus* und *Propalaeotherium* unterschieden durch geringere Größe und schwächere Parastyle an den oberen Molaren sowie ein bunodonteres Kauflächenmuster. Gegenüber *Pachynolophus* und *Anchilophus* relativ brachyo- und bunodonter, mit deutlichem Mesostyl an den oberen Molaren. Metastyl schwach bis fehlend. Obere Prämolaren noch nicht molarisiert, Metaconulus und distolinguales Cingulum schwach. Kein Diastem zwischen P2 und P1 (D1).

Holotypus: Bilateral zusammengedrücktes Gaumenfragment mit (M3), M2-P4, Wurzeln von P3 und P2 dex und einem isolierten, offenbar zugehörigen P1 (D1) dex sowie (M2), M1-P2 sin; aufbewahrt unter der Inventarnummer XVIII/2223 im Geiseltalmuseum des Geologisch-Paläontologischen Institutes der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg. (Abbildung 1-2; Tabelle 1). Die neue Art ist monotypisch. Weitere Belege sind bislang nicht bekannt.

Locus typicus: Geiseltal, ca. 25 km SSW Halle/Saale, Deutschland. Tagebau Neumark-Süd, Fundstelle XVIII, 1959.

Stratum typicum: Obere Unterkohle (oUK) = unteres Mitteleozän = unteres Geiseltalium = oberes MP 11 (Franzen & Haubold 1986, 1987; Haubold & Thomae 1990).

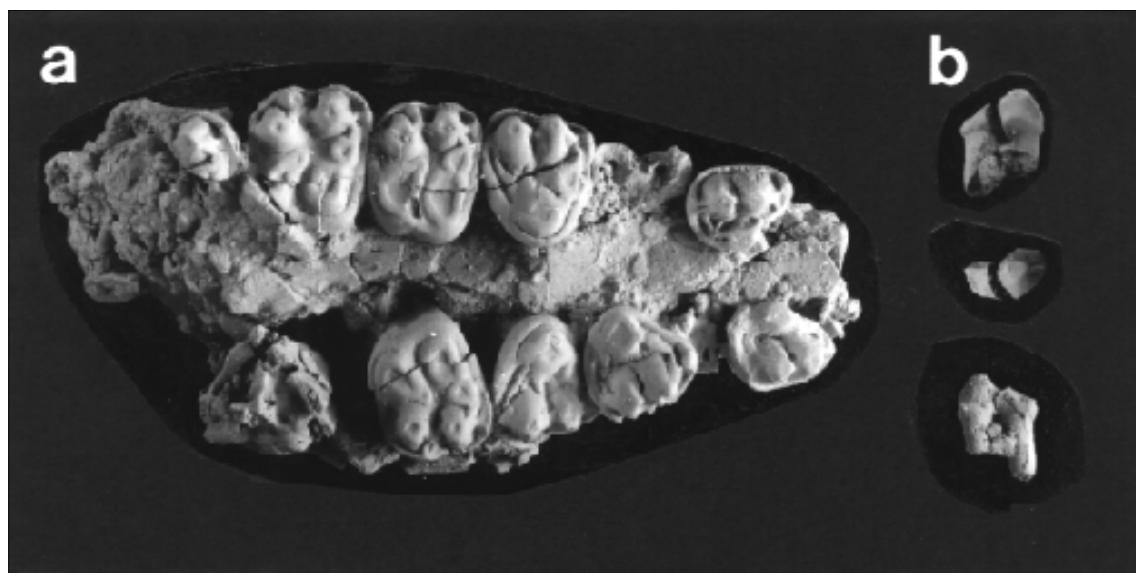


Abbildung 1 *Lophiotherium sondaari* n.sp., Holotypus, Geiseltalmuseum, Inventar-Nr. XVIII/2223. **a** Gaumenfragment mit (M3), M2-P4, Wurzeln von P3 und P2 dex sowie (M2), M1-P2 sin. **b** isolierter, offensichtlich zugehöriger P1 (D1) dex von oben: buccal, occlusal und lingual. Beide Objekte mit Ammoniumchlorid bedampft, Maßstab siehe Abbildung 2. [Fotos: Elke Pantak-Wein]

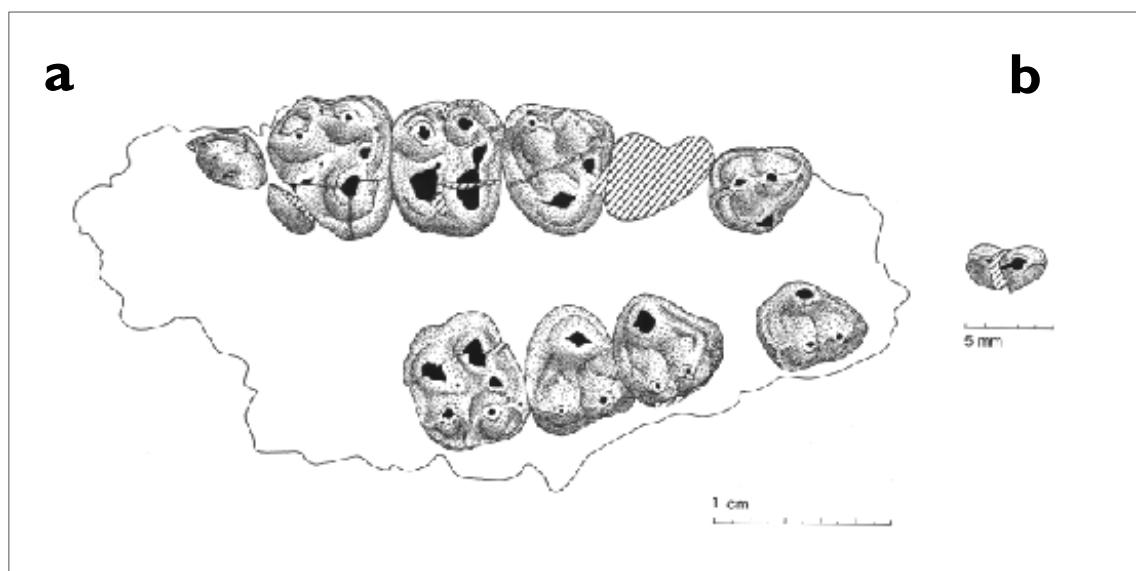


Abbildung 2 *Lophiotherium sondaari* n.sp., Holotypus, Geiseltalmuseum, Inventar-Nr. XVIII/2223. **a** Gaumenfragment mit (M3), M2-P4, Wurzeln von P3 und P2 dex sowie (M2), M1-P2 sin. **b** isolierter, offensichtlich zugehöriger P1 (D1) dex von occlusal. Maßstab angegeben. [Zeichnungen: Christine Hemm]

Tabelle 1 *Lophiotherium sondaari* n.sp., Holotypus, Geiseltalmuseum: Inventar-Nr. XVIII/2223. Zahnmaße (in mm). Jeweils hinter einem Schrägstrich (/) die entsprechenden Maße von *Lophiotherium pygmaeum* aus der oberen Mittelkohle des Geiseltales (oMK; Geiseltalmuseum Nr. Ce III/3880).

Pos.	s/d	L (aw)	B (v)	d1	d2
M ²	d	7,7 / (9,7)	8,9 / (9,8)	(9,5) / (10,5)	9,1 / (11,4)
M ¹	s	6,8	8,6	8,6	8,7
M ¹	d	6,9 / 7,7	8,5 / (9,5)	8,4 / 9,7	8,6 / 9,6
P ⁴	s	7,2	7,9	7,7	7,7
P ⁴	d	6,9 / 6,3	8,2 / (8,7)	8,0 / 7,8	8,7 / (8,8)
P ³	s / d	6,7 / 6,5	6,7 / 7,1	6,7 / (7,5)	7,0 / (7,9)
P ²	s	6,5	5,3	7,0	5,3
P ²	d	6,5 / 6,1	5,4 / (6,0)	6,6 / (6,0)	5,8 / 5,2
P ¹ (D ¹)	d	5,0 / 5,0	2,9 / 2,6	--- / ---	--- / ---

Derivatio nominis: Mit herzlichen Glückwünschen Paul Sondaar zum 65. Geburtstag gewidmet!

Beschreibung: Das Gaumenfragment ist bilateral so stark zusammengedrückt und zertrümmert, daß sich genauere Angaben über Schädelmerkmale nicht mehr machen lassen. Offensichtlich stammt das Stück von einem voll adulten Tier; die Prämolaren und M2 sind leicht bis mittelmäßig, M1 schon stärker abgekaut. Die Paraconusspitze von M3 dex ist bis auf das Dentin durchgekaut. Größenmäßig sind die Zähne etwas kleiner als bei *Hyracotherium leporinum*. *Propachynolophus maldani* aus dem Grauvium (MP 10) und *Propalaeotherium parvulum* aus der unteren Unterkohle (unt. MP 11) sind wesentlich größer; auch *Lophiotherium pygmaeum* aus der oberen Mittelkohle (MP 13) gibt vor allem im Molarenbereich einen deutlichen Größenzuwachs zu erkennen (Tabelle 1).

Die Beschreibung im einzelnen:

Von M3 dex ist nur das vordere Außeneck mit vollständigem Paraconus und halbem Protoconulus überliefert. Prae- und Postparacrista sowie der Parastyl sind nur schwach entwickelt, das Cingulum in diesem Bereich breit durchlaufend. Die Praeprotoconulocrista trifft auf das vordere Ende der Praeparacrista.

M2 liegt von der rechten Seite vor. Der horizontale Umriß ist subquadratisch bis leicht trapezförmig mit kürzerer Hinterkante. Para- und Metaconus bilden nahezu isolierte, spitzkegelförmige Einzelhöcker. Der Parastyl ist schwach. Vom Metastyl fehlt jegliche Spur. Dagegen bildet der Mesostyl eine kräftige eigenständige Spitze, die aus dem Ectocingulum emporwächst und sich von buccal an die relativ deutliche Centrocrista anlehnt. Praepara- und Postmetacrista sind nur schwach entwickelt. Das Cingulum ist rundum kräftig und wulstartig ausgebildet. Es

ist nur im Bereich des Mesostyls sowie lingual am Hypoconus unterbrochen. Der Protoconulus ist wesentlich deutlicher als der Metaconulus. Die Praeparacrista gabelt sich mesiad an ihrer Basis in zwei Grade, von denen einer auf den Parastyl orientiert ist, während der andere mit der Praeprotocrista in Verbindung tritt. Diese entsendet ihrerseits mesiobuccad einen Grat in Richtung auf den Parastyl.

Die Morphologie des **M1** entspricht weitgehend derjenigen von M2. Jedoch ist der Mesostyl hier nur knospenartig entwickelt, so daß an seiner Basis das Ectocingulum, wenn auch abgeschwächt, durchläuft. Anscheinend ist das Entocingulum am Protoconus unterbrochen oder durch Abkauung weggeschliffen.

P4 zeigt einen dreieckigen horizontalen Umriß, dessen abgerundete Spitze linguad gerichtet ist. Wie an den Molaren sind Para- und Metaconus etwa gleich stark. Der Protoconulus ist innerhalb des Protolophs als eigene Spitze deutlich isoliert. Ein Hypoconus fehlt dagegen. Anstelle des Metaconulus tritt ein doppelter Verbindungsgrat, der posterobuccal divergierend vom Protoconus ausgeht und in einem mesialen und einem distalen Ast an die Basis des Metaconus führt. Meso- und Metastyl fehlen. Dagegen ist der Parastyl relativ deutlich. Eine Centrocrista verbindet Para- und Metaconus. Praepara- und Postmetacrista sind nur schwach ausgebildet. Das Cingulum läuft rundum durch und ist nur am Para- und Protoconus abgeschwächt.

Abgesehen von seiner geringeren Größe und etwas langgestreckteren Umrißproportionen entspricht **P3** weitgehend P4. Jedoch ist der Metaconulus nur durch einen einfachen Grat vertreten, der distal die Basis von Proto- und Metaconus miteinander verbindet. Das Entocingulum ist am Protoconus unterbrochen.

P2 ist relativ langgestreckter, beziehungsweise schmäler als P3. Seine dreieckige horizontale Umrißform ist linguodistal etwas ausgebaucht und zeigt mit der Spitze mesialwärts. Während die beiden Außenhöcker wie bei den anderen Backenzähnen etwa gleich stark und spitzkegelförmig sind (der Paraconus ist geringfügig voluminöser), ist der Protoconulus ganz in der Praeprotocrista aufgegangen. Der Metaconulus ist wie bei P4 durch zwei buccad divergierende Quergrade vertreten. Wie bei P3 ist das Entocingulum an der Basis des Protoconus unterbrochen. Im Gegensatz zu den dreiwurzeligen übrigen Backenzähnen (je zwei Außenwurzeln und eine Innenwurzel) sind hier nur eine schwächere mesiale und eine kräftigere distale Wurzel vorhanden. Außer dem Parastyl ist auch ein schwacher Metastyl entwickelt. Wie bei den Molaren gabelt sich die Praeparacrista mesiad an ihrer Basis in zwei kleine Grade, von denen der buccale mit dem Parastyl, der linguale hingegen mit der Praeprotocrista beziehungsweise mit der Praeprotocrista in Verbindung tritt.

P1 (D1) dex liegt unter derselben Inventarnummer isoliert vor, gehört aber seiner Größe und Erhaltung nach offenbar zu dem Gaumenfragment. Aufgrund seiner relativ starken Abkauung und verhältnismäßig dünnen Schmelzschicht, dürfte es sich wie üblich um einen persistierenden D1 handeln. Eine schwache, teilweise verkrustete, distolingual gelegene Kontaktusur spricht dafür, daß sich zwischen ihm und dem P2 und/oder dem D2 im Gegensatz zu *Lophiotherium pygmaeum* offenbar kein Diastem befand. Sein horizontaler Umriß ist halbmondförmig langgestreckt mit abgeflachter Buccalseite. Trotz seiner geringen Größe ist der Zahn zweiwurzelig, wobei die Wurzeln annähernd gleich stark sind. Während die mesial gelegene Wurzel mehr oder minder vertikal ausgerichtet ist, ist die distale Wurzel radicodistal orientiert. Die einzige Spitze des Zahnes liegt mesiad verschoben über der vorderen Wurzel. Distal von diesem Höcker ist der Zahn erhal-

tungsmäßig transversal gespalten, so daß die beiden Fragmente gegeneinander versetzt fixiert sind. Von der Spitze verläuft ein vorderer Grat zum Cingulum, während distalwärts zwei divergierende Grate ausgehen, von denen der linguale ursprünglich offenbar eine kleine, aber völlig abgekaute Spitze am Punkt seines Zusammentreffens mit dem Cingulum bildete. Auch der buccal verlaufende Grat trifft in einer schwach knospenförmigen Anschwellung auf das Cingulum. Ein Parastyl fehlt. Das Cingulum ist buccal und lingual unterhalb der Zahnspitze jeweils auf längere Strecke unterbrochen.

DISKUSSION

Die neue Art bildet zeitlich und morphologisch einen Übergang zwischen *Hyracotherium* und *Lophiotherium pygmaeum* aus dem oberen Geiseltalium (MP 13). *Propachynolophus maldani* und *Lophiotherium pygmaeum* sind deutlich größer, lophodonter und hochkroniger. Morphologisch unterscheidet sich *Lophiotherium sondaari* von *Propachynolophus maldani* vor allem durch seine deutlicheren bis kräftigen Mesostyle an den oberen Molaren, während Para- und Metastyle schwächer sind. Mesostyle treten bei *Propachynolophus maldani* nur gelegentlich auf und sind dann vergleichsweise wesentlich schwächer (vgl. Savage *et al.* 1965: 15-30).

In der weiteren Entwicklung von *Lophiotherium sondaari* zu *Lophiotherium pygmaeum* werden die Backenzähne größer und lophodonter, vor allem die Prämolaren auch hochkroniger. Die Praeprotoconulocrista ist nur noch auf den Parastyl orientiert, der kräftiger buccad vorspringt. Die Molaren verändern ihren horizontalen Umriß von rundlich zu schärfer trapezförmig. Außerdem wird der Parastyl wesentlich kräftiger. Der Metaconulus verstärkt sich an P3-4. Zugleich verbreitert sich an diesen Zähnen das Cingulum distolingual vom Protoconus schelfartig. Dadurch verändert sich der horizontale

Umriß von mehr dreieckig zu mehr subquadratisch bei breiter, abgerundeter Innenwand. P3 und P4 werden annähernd homomorph. P2 zeigt einen erheblich kräftigeren Innenhöcker. Zwischen P2 und P1 (D1) schaltet sich ein Diastem ein. Auch an den Prämolaren verstärkt sich der Parastyl.

Phylogenetisch läßt sich *Lophiotherium sondaari* weder von *Hyracotherium leporinum* noch von *Pliolophus vulpiceps* ableiten. *Hyracotherium leporinum* (NHM London 16336) wirkt in mancherlei Hinsicht bereits progressiver. Die Art ist nicht nur größer, sondern weist an den Molaren auch schon kräftigere Mesostyle auf. Ebenso sind die Parastyle durchweg stärker. P3 und P4 zeigen bereits einen deutlicheren Metaconulus, auch wenn dieser an P3 in zwei Grate aufgespalten ist. P2 ist dagegen noch sehr ursprünglich und erinnert stark an den P1 (D1) von *Lophiotherium sondaari*. Diese Spezialisationskreuzung schließt auf jeden Fall eine direkte Herleitung von *Lophiotherium sondaari* aus *Hyracotherium leporinum* aus.

Dagegen liegen die Dimensionen von *Hyracotherium (Pliolophus) vulpiceps* (NHM London 44 115) in etwa der gleichen Größenordnung. Jedoch schließen auch hier einige progressive Merkmale, wie kräftige Parastyle und ein deutlicherer Metaconulus an P4 direkte phyletische Beziehungen zwischen den beiden Taxa aus. Einige Merkmale von *Hyracotherium (Pliolophus) vulpiceps* sind hingegen eindeutig plesiomorph. So fehlt den Molaren ein Mesostyl noch vollkommen, und an P3 ist der Metaconus noch deutlich schwächer als der Paraconus. Ebenso wie bei *Hyracotherium leporinum* ist P2 wesentlich einfacher als bei *Lophiotherium sondaari*. Die beiden Außenhöcker stehen gerade erst im Begriff, sich in einen Para- und einen Metaconus aufzuspalten. Auch P1 bzw. D1 ist noch sehr einfach, unicuspis, ohne irgendwelche Höcker oder Grate auf der Lingualseite, aber bereits biradical.

Insgesamt betrachtet, kann kein Zweifel daran bestehen, daß *Lophiotherium sondaari* letztlich auf einen noch sehr ursprünglich gebauten Vertreter der Gattung *Hyracotherium* s.l. zurückgeht, ohne daß dieser derzeit schon spezifisch bekannt oder festzulegen wäre. Gegenüber dem etwas älteren *Propalaeotherium parvulum* aus der unteren Unterkohle und aus Messel bleibt *Lophiotherium sondaari* größtmäßig weit zurück. Auch ist sein Kauflächenmuster bunodonter, während der Mesostyl an den Molaren wesentlich stärker und mehr säulenförmig ausgebildet ist. *Pachynolophus* und *Anchilophus* sind abgesehen von ihren Dimensionen relativ hypsodonter und zu lophodont, um für einen näheren Vergleich in Frage zu kommen. Außerdem unterscheiden sie sich von *Lophiotherium sondaari* durch ihre stärkeren Parastyle und ihre schwächeren bis fehlenden Mesostyle an den Molaren (vgl. Savage *et al.* 1965: 34-38, 85-89; Remy 1967, 1972, 1988; Hooker 1994: 50-51).

STRATIGRAPHIE

Biostratigraphisch stehen die dargestellten taxonomisch-phylogenetischen Beziehungen von *Lophiotherium sondaari* in Einklang mit der Einstufung der oberen Unterkohle in das untere Geiseltalium, genauer gesagt, in das obere MP 11 (Franzen & Haubold 1986: 3, 29-30; Haubold & Thomae 1990).

PALÄÖKOLOGIE

Paläökologisch ist bemerkenswert, daß *Lophiotherium sondaari* bislang nur aus der oberen Unterkohle des Geiseltales bekannt geworden ist. In dieser Schicht fehlt *Propalaeotherium parvulum*, während in der unteren Unterkohle und auch in Messel das Gegenteil der Fall ist. Möglicherweise kommen darin paläökologische Differenzen zum Ausdruck. Allerdings ist dabei zu berücksichtigen, daß *Lophiotherium sondaari* bislang nur durch ein einziges Fundstück dokumentiert ist. Aber auch in der oberen Mittelkohle, in der *Propalaeotherium parvulum* ausgesprochen häufig ist, tritt *Lophiotherium pygmaeum* als wahrscheinlicher stammesgeschichtlicher Nachfahr von *Lophiotherium sondaari* nur sehr selten auf. Es hat demnach den Anschein, als ob sich beide Taxa paläökologisch gegenseitig vertreten hätten.

eum als wahrscheinlicher stammesgeschichtlicher Nachfahr von *Lophiotherium sondaari* nur sehr selten auf. Es hat demnach den Anschein, als ob sich beide Taxa paläökologisch gegenseitig vertreten hätten.

PHYLOGENESE

Phylogenetisch ist wichtig, daß mit der neu entdeckten Art und dem Nachweis von *Lophiotherium pygmaeum* aus dem oberen Geiseltalium (Franzen & Haubold 1986) zeitlich und morphologisch eine autochthone Herleitung der Gattung *Lophiotherium* aus *Hyracotherium* möglich erscheint. Zuvor wurde die Gattung als Einwanderer angesehen, der West- und Mitteleuropa erst gegen Ende des Geiseltaliums erreicht hätte (Franzen & Haubold 1986, 1987).

ERGEBNISSE

1. Es wird eine neue Art eozäner europäischer Equiden beschrieben: *Lophiotherium sondaari* n.sp.
2. Die neue Art nimmt morphologisch und stratigraphisch eine Übergangsposition zwischen *Hyracotherium* und *Lophiotherium pygmaeum* als bislang ältestem Vertreter der Gattung *Lophiotherium* ein.
3. Möglicherweise vertreten *Lophiotherium sondaari* und *Propalaeotherium parvulum* einander paläökologisch.

DANKSAGUNG

Ich danke Herrn Prof. Dr. Hartmut Haubold vom Geiseltalmuseum Halle für das großzügig zur Bearbeitung ausgeliehene Material.

BIBLIOGRAPHIE

- Coombs, M.C. & Coombs, W.P., 1977 - Dentition of *Gobiohyus* and a reevaluation of the Helohyidae (Artiodactyla) - *Journal of Mammalogy* 58 (3): 291-308
- Franzen, J.L., 1968 - Revision der Gattung *Palaeotherium* Cuvier 1804 (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia - Dissertation, Universität Freiburg i.Br., 2 Bände, 181 Pp.
- Franzen, J.L., 1987 - Mammalian reference levels MP

- 11-13 - in: Schmidt-Kittler, N. (Hrsg.) - International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleoecology of the European Paleogene, Mainz (1987) - Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen (A) 10: 24-25
- Franzen, J.L., 1995 - Die Equoidea des europäischen Mitteleozäns - Hallesches Jahrbuch Geowissenschaften B 17: 31-45
- Franzen, J.L. & Haubold, H., 1986 - Revision der Equoidea aus den eozänen Braunkohlen des Geiseltales bei Halle (DDR) - Palaeovertrebrata 16 (1): 1-34
- Franzen, J.L. & Haubold, H., 1987 - The biostratigraphic and palaeoecologic significance of the Middle Eocene locality Geiseltal near Halle (German Democratic Republic) - Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen (A) 10: 93-100
- Haubold, H. & Thomae, M., 1990 - Stratigraphische Revision der Wirbeltierfundstellen des Geiseltaleozäns - Hallesches Jahrbuch Geowissenschaften 15: 3-20
- Hooker, J.J., 1980 - The succession of *Hyracotherium* (Perissodactyla, Mammalia) in the English early Eocene - Bulletin British Museum (Natural History) geol. ser. 33 (2): 101-114
- Hooker, J.J., 1994 - The beginning of the equid radiaton - Zoological Journal Linnean Society 112: 29 - 63
- Matthes, H.W., 1977 - Die Equiden aus dem Eozän des Geiseltales - in: Matthes, H.W. & Thaler, B. (Hrsg.) - Eozäne Wirbeltiere des Geiseltales - Wissenschaftliche Beiträge 1977/2 (P5) Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg: 5-39
- Remy, J.A., 1967 - Les Palaeotheridae (Perissodactyla) de la faune de mammifères de Fons 1 (Eocène supérieur) - Palaeovertrebrata 1 (1): 1-46
- Remy, J.-A., 1972 - Etude du crâne de *Pachynolophus lavocati* n. sp. (Perissodactyla, Palaeotheriidae) des Phosphorites du Quercy - Palaeovertrebrata 5 (2): 45-78
- Remy, J.A., 1988 - Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de vertébrés de l'Eocène supérieur. VIII. Perissodactyles - Palaeontographica (A) 205 (1-6): 155-172
- Savage, D.E., Russell, D.E. & Louis, P., 1965 - European Eocene Equidae (Perissodactyla) - University of California Publications Geological Sciences 56: 1-94
- Stehlin, H.G., 1905 - Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens. Critischer Catalog der Materialien. Dritter Teil: *Lophiotherium*. *Anchilophus*. *Pachynolophus*. Nachträge. Schlussbetrachtungen über die Perissodactylen - Abhandlungen schweizerische paläontologische Gesellschaft 32: 447-595

received 5 February 1999