

Hipparion-Funde der Steiermark.

Von Maria Mottl.

Die mit der vorliegenden Studie verbundenen Vorarbeiten, Vergleichsforschungen in außersteirischen Museen sowie Terrainbegehungen wurden durch eine Subvention der Österreichischen Akademie der Wissenschaften Wien ermöglicht, wofür ich an dieser Stelle meinen innigsten Dank ausspreche. Gleichzeitig soll darauf hingewiesen werden, daß diese Studie den Beginn einer Veröffentlichungsreihe darstellt, die beabsichtigt, interessante Bearbeitungsergebnisse, gewonnen am so reichen steirischen jungtertiären Material, nacheinander bekanntzugeben.

Fundorte, Historisches.

Hipparionreste gehörten noch vor wenigen Jahren zu den größten Seltenheiten in der Steiermark. Den ältesten Hinweis in der Literatur finden wir in Aufnahmeberichten von J. D r e g e r (1894), der aus pannonischen eisenschüssigen Sanden in der Nähe von Kaag bei Wiesmannsdorf (bei Friedau, einstige Untersteiermark) eine juvenile *Tibia dext.* erwähnt, die angeblich zusammen mit dem Unterkieferrest von *Dicerorhinus schleiermacheri* gefunden wurde. Diesen Hipparionrest erwähnt auch F. B a c h (1908) in seinem Säugetierkatalog und bemerkt, daß das Schienbein sich wahrscheinlich in der Sammlung der Geologischen Reichsanstalt in Wien befindet.

Im P i a - S i c k e n b e r g - Säugetierkatalog scheint dieser Fund nicht auf, wohl aber ein fraglicher Lendenwirbel aus pannonischen Schichten von Obertiefenbach bei Fehring, Oststeiermark, als Sammlungsstück des Geologischen Institutes der Universität Graz.

Im Jahre 1894 gelangten als Ankauf drei Hipparionzähne in die Sammlung der Geol.-Paläontolog. Abteilung (heute Museum für Bergbau, Geologie und Technik) am Joanneum, die den pannonischen Ablagerungen, Kleinschotter-Sanden, von Tautendorf bei Fehring, richtiger Söchau (Ritscheinbachtal), Oststeiermark, entstammen. Diese drei Zähne führt auch F. B a c h (1908) an und 1921 wird auch von M. S c h l o s s e r auf diese Funde hingewiesen. Sie wurden jedoch weder beschrieben, noch abgebildet.

Der oststeirischen Fundgruppe gehört auch noch ein Oberschenkelbruchstück aus den pannonischen Feinkiesen von Ebersdorf bei Söchau (Ankauf 1914) an.

Gegenüber der oststeirischen Fundgruppe kann die aus der östlichen Umgebung von Graz, um Nestelbach gelegen, als reichhaltiger bezeichnet werden. Hierher gehören verschiedene Skelettreste (Metapodien, Schienbein-, Oberschenkel- und Beckenfragment) aus der Schottergrube Adler

in Brunn bei Nestelbach, die teils im pannonischen grauen Grobsand, teils im durch Eisenlösungen verkitteten Kleinschotter lagen. Einen deformierten Schädelrest mit beiderseitigen, leider aber unvollständigen Zahnreihen lieferte eine Brunnengrabung am Schemerlrücken, am Grundbesitz Fl. Samer, Dornegg 59 bei Nestelbach, die durchwegs in einer tonig-tegeligen Schichtserie verlief. Der Schädelrest befand sich in 17 m Tiefe im blaugrauen pannonischen Tegel. Alle diese Funde wurden im Jahre 1949 erworben.

1952 bis 1954 kamen dank der systematischen Begehungen der Schottergruben in der Umgebung Nestelbach-Laßnitzhöhe weitere Hipparionfunde in den Besitz des Museums für Bergbau, Geologie und Technik am Joanneum. Aus der Sandgrube Erkoschlößl, Brunn bei Nestelbach, konnten ein gut erhaltener, aber beschädigter Oberschenkelknochen sowie ein Metarsale IV sin. geborgen werden, und zwar ebenfalls aus einem verkitteten, grauen, stark kalkhaltigen Grobsand, der schon in der Schottergrube Adler die Hipparionenreste geliefert hat. Weitere Funde kamen aus der Schottergrube Grießl, Laßnitzhöhe, hinter der Pension Annenheim, zum Vorschein, und zwar teils Zähne (aus 10 m Tiefe, aus grauem, teils verkittetem Feinsand mit Tegellagen), teils mehrere Extremitätenreste (6 m tief aus stark kalkhaltigem Feinkies mit Sandlagen).

Beschreibend-vergleichender Teil.

I. Schädel- und Zahnreste.

1. Der aus der Brunnengrabung Dornegg bei Nestelbach stammende Schädel (Inv. Nr. 54.501—4) ist stark deformiert worden, zeigt jedoch keine Abrollungsspuren. Der Gehirnschädel und Teile des rechtsseitigen Gesichtsschädels sind verhältnismäßig gut erhalten geblieben mit entwickelter Crista sagittalis, kräftig ausgeprägten Parietal- und Occipitalflächen, erlauben daher darauf schließen zu können, daß es sich um ein Tier mit kräftigem, jedoch schlankem Schädelbau handelt. Dasselbe zeigt auch der gesondert aufgefundene Schnauzenteil, der links gerade noch einen Teil der Caninalveole zeigt. Vom Gebiß sind folgende Zähne vorhanden: P⁴—M³ sin. et dext. (Tafel I, Abb. 1) sowie I¹⁻³ dext. und I¹⁻² sin. (Tafel I, Abb. 2). Die Zähne sind ziemlich stark abgekaut und tadellos erhalten. Falls es gestattet ist, die auf Grund des Abkauungsgrades der Schneidezähne gewonnene Altersbestimmung für rezente Pferde auf Hipparionen überhaupt übertragen zu dürfen, so gehörte der vorliegende Schädelrest einem etwa neun bis zehn Jahre alten Hengst an¹. Die Kunden an den Schneidezähnen sind zwar noch von länglichem Querschnitt, die Zähne selbst jedoch schon von bedeutend komprimierter Gestalt, ihr Schmelz außen gefurcht.

Ein sehr fortgeschrittenes Abnutzungsstadium zeigen auch die übrigen Zähne, indem P⁴ und M¹ lingual bis auf 9 mm, labial bis auf 16 bis 17 mm abgekaut sind. Dementsprechend hat auch der Protocon einen bereits etwas gerundet elliptischen Umriß. Das Kaufächenbild der

¹ Für die liebenswürdige Hilfe des Herrn Direktors Dr. med.vet. R. Pirckmayr, Leiter des Landes-Tierspitals Graz, sei herzlichst gedankt.

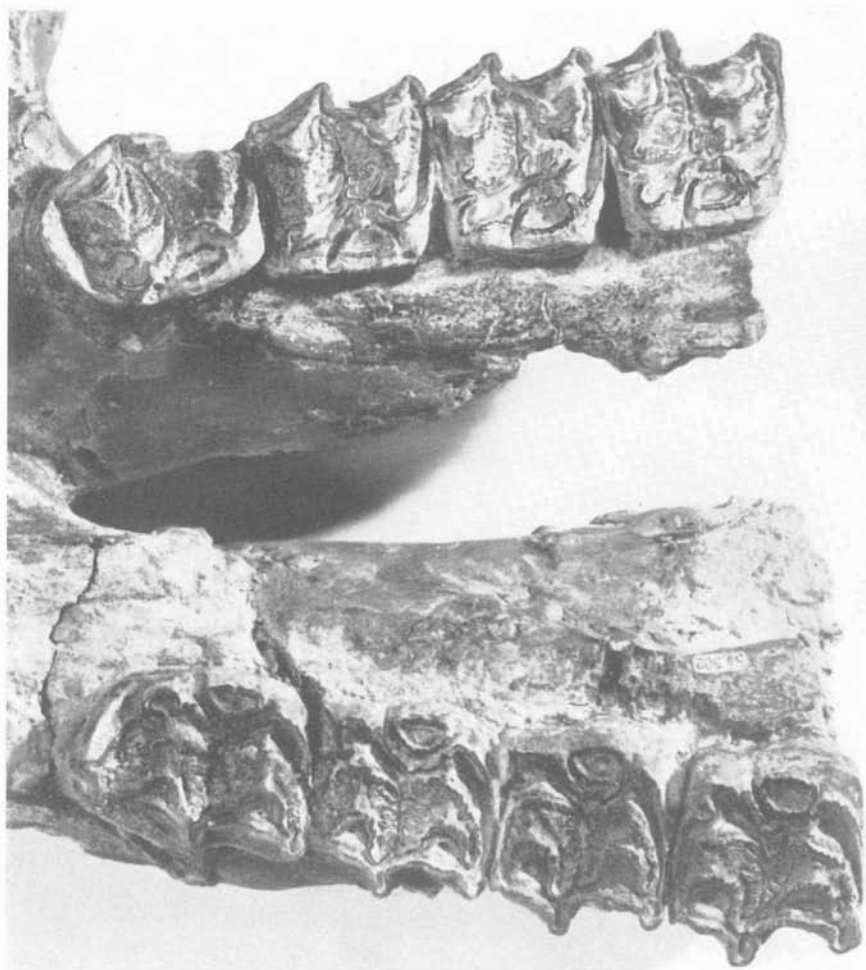


Abb. 1: *Hipparion gracile* Kaup. P⁴-M³ sin. et dext. Nat. Gr. Dornegg b. Nestelbach b. Graz.



Abb. 2: *Hipparion gracile* Kaup. Schnauzenteil mit I¹⁻³ dext. et I¹⁻² sin. Nat. Gr. Von ebendort.

Backenzähne ist quadratisch. Die Schmelzfältelung der Zähne ist sehr kompliziert, äußerst reichlich, auch eine sekundäre „Körnelung“ der Schmelzränder ist deutlich zu erkennen. Besonders stark ist der Schmelz an der Vorderwand der Hintermarken und an der Hinterwand der Vordermarken gefältelt, wie das den Normalverhältnissen am Hipparionzahn im allgemeinen entspricht. Die „Caballinfalte“ ist nur an den P⁴ zweiteilig, im allgemeinen schwach entwickelt.

Die komplizierte Schmelzstruktur, die intensive Fältelung des Schmelzes bei so fortgeschrittener Abkautung ist um so beachtenswerter, weil nach mehreren Autoren, so nach Teriaeff (1936), Dietrich (1942), Wehrli (1941) und Schlosser (1903, 1907) die schon an und für sich individuell sehr schwankende Stärke der Schmelzfältelung mit der fortschreitenden Abnützung der Zähne ständigen Änderungen unterworfen wird und allmählich abnimmt.

Die Maße der Zähne sind:

P⁴ Länge = 26.2, Breite = 27 (Breite Mesostyl-Protocon, d. h. ohne den inneren Zementbelag: 25 mm)

M¹ Länge = 23, Breite = 26 (Breite Mesostyl-Protocon: 24.5 mm)

M² Länge = 24.2, Breite = 25 (Breite Mesostyl-Protocon: 24 mm)

M³ Länge = 30, Breite = 24 (Breite Mesostyl-Protocon: 22 mm)

Länge M¹⁻³ = 77.2 mm.

Der komplizierten Schmelzstruktur, der Form des Protocons und der Marken sowie den Zahnmaßen nach stimmt das Dornegg-Nestelbacher Hipparion gut mit den fast durchwegs großen Individuen von Eppelsheim, mit den Funden aus den schwäbischen Bohnerzen, aber auch mit denen von Höwenegg, aus den unterpannonischen Ablagerungen vom Gaiselberg bei Zistersdorf (N.-Ö.) und aus dem Mittelpannon von Brunn-Vösendorf (N.-Ö.), ferner mit den oberpannonischen Hipparionen von Baltavár, Polgárdi, Rudabánya und teils auch mit denen von Csákvár in Ungarn überein, kann daher entsprechend der trinominalen Benennung von Thénius (1948, 1950, 1954) als die Buschwaldform *Hipparion gracile gracile* bezeichnet werden.

Bemerkenswert ist, daß der Protocon am P⁴ und M¹ sin. und am M¹ dext. mit dem Protoconulus schmal verbunden ist, eine Erscheinung, die an stark abgekauten Zähnen, besonders an den vorderen Prämolaren, auch innerhalb der gracile-Gruppe, gelegentlich festzustellen ist. (Eppelsheim, Veles, Wien-Altmanndorf, Baltavár usw.).

2. Die hellgetönten Zähne aus der Schottergrube Grießl, Laßnitzhöhe, gehören demselben Typus wie der Nestelbacher Schädel an. Es liegen vor: ein P⁴ sin. (Inv. Nr. 57.025), ein M² dext. (Inv. Nr. 57.027) und ein P² sin. (Inv. Nr. 57.026). Die Zähne zeigen nur geringe Abrollung, doch fehlt ihre Zementsubstanz fast gänzlich, was wahrscheinlich durch chemische Lösungsvorgänge verursacht wurde. Die Längsriefung des freigelegten Schmelzes ist an der Innenseite der Zähne recht ausgeprägt, wie das zum Beispiel für die Hipparionzähne aus dem Hausruckdeckschotter (Thénius 1952) ebenfalls bezeichnend ist. Der Protocon des P⁴ ist ausgesprochen elliptisch, der Hypocon gut entwickelt, die in die Vallis interna hin-

einragende „Caballinfalte“ dreiteilig, die Seitenwände der Marken reich gefaltet (Tafel II, Abb. 1). Der Zahn gehörte einem noch verhältnismäßig jungen Tier an, ist nur mäßig abgenutzt, der Hyposinus noch tief eingebuchtet. Die Kronenhöhe beträgt 40 mm (außen gemessen), der Zahnkörper ist etwas nach innen gekrümmt. Der Zahn ist 25 mm lang und ebenso breit.

M² und P² sind vollkommen intakte Zähne, unabgenutzt, die gerade im Durchbruch waren. Das distale Endstück der Krone des M² ist abgebrochen, doch dürfte der Zahn eine Kronenhöhe etwas über 6 cm besessen haben, gehörte daher, was die feststellbare Kionodontie im Rahmen der europäischen unterpliozänen Hipparionen betrifft — im Durchschnitt etwa 5 bis 5.5 cm — einem diesbezüglich fortschrittlichen Individuum an. Dietrich (1942) wäre dafür, die Höhe der Zahnsäulen als ein phyletisches Merkmal zu werten, da sie bei den Arten der miozänen Ahnengattung *Merychippus* nur etwa 4 bis 4.5 cm, bei den unterpliozänen Hipparionen jedoch 6 bis 6.5 cm erreichte, während das ältestquartäre phyletisch sehr fortgeschrittene Hypsohipparion Ostafrikas bis zu 9 cm hohe Oberkiefermolaren besaß.

3. Zu sehr interessanten Feststellungen führte die Untersuchung der drei Zähne von Tautendorf bei Söchau aus der Oststeiermark. Es handelt sich um folgende Zähne des Dauergebisses: P⁴ sin. (Inv. Nr. 1402), M¹ sin. (Inv. Nr. 1401), ferner P₄ sin. (Inv. Nr. 1403) (Tafel II, 2—4 und 12 a—b). Von den Zähnen zeigen P₄ und P⁴ distal stärkere Abrollung. Der Zement fehlt allen Zähnen fast gänzlich, nur in den Tälern und Furchen ist er noch vorhanden. Die Wurzelpartie aller drei Zähne ist größtenteils zerstört worden, die Vorderwand des P⁴ zeigt ebenfalls stärkere Abrollungsspuren. Die Kauflächen aller Zähne haben tadellosen Erhaltungszustand, in den Vertiefungen klebt noch mitunter eisenschüssiger Sand. Die Längsriefung des Schmelzes ist an der Innenseite der Oberkieferzähne und an der Außenseite des Unterkieferzahnes stark. In der Seitenansicht sind die Zähne nach innen ziemlich gekrümmt, wie das die Abb. 5 gut darstellt. Bemerkenswert ist auch die Verjüngung der Zahnkörper der Basis zu (Abb. 4). Die Farbe der Zähne ist im Gegensatz zu jener der vorher behandelten Funde dunkel-bräunlich-grün, mitunter ganz schwarz, widerspiegelt daher wahrscheinlich Einwirkungen von Manganlösungen.

Die Zähne sind mäßig abgekaut. Die Kronenhöhe des M¹ beträgt 4.5 cm. Der Protocon der beiden Oberkieferzähne ist schmal elliptisch, der des P⁴ an seiner Innenwand etwas eingedellt. Die Schmelzfalten der Marken sind zwar kräftig, doch die Faltenzahl im Gegensatz zu den so reichlich gefalteten Typen von Nestelbach-Laßnitzhöhe-Brunn-Vösendorf-Inzersdorf bedeutend geringer. Besonders auffallend ist die einfache Schmelzstruktur der Vorderwand der Hintermarken. Auf die einfachere Schmelzfältelung der Tautendorfer Zähne hat bereits Schlosser (1921) kurz hingewiesen. Die „Caballinfalte“ ist an beiden Oberkieferzähnen zweiteilig. Die Maße der beiden Zähne betragen:

Länge und Breite (Protocon-Mesostyl) des P⁴: 25.7×24 mm,

Länge und Breite (Protocon-Mesostyl) des M¹: 24.4×23 mm.

In der Form der Marken und in der geringeren Faltenzahl zeigen die vorliegenden Zähne eine größere Übereinstimmung mit dem Hipparion

von Veles in Mazedonien, aber auch mit den großen Hemhipparionen von Samos.

Zähne mit geringerer Schmelzfältelung, aber rundem oder rundlichem Protocon, also etwa Vertreter der mediterraneum-Gruppe, können beim Vergleich der vorliegenden Funde mit anderen Arten nicht herangezogen werden.

Wie erwähnt, ist die Wurzelpartie des P⁴ teils zerstört und dann abgerollt worden. Dadurch wurde von der Natur ein „seniles“ Kauflächenbild erzeugt, das ein hochgradiges Verwachsen des Protocons mit dem Protoconulus freigelegt hat (Abb. 6). Diese Feststellung spornte mich an, mit einer feinen Stahlsäge auch den M¹ durchsägen zu lassen, und zwar 9 mm (Innenhöhe) über der Kronenbasis, da nach den Kauflächenbildern des Dornegg-Nestelbacher Schädelfundes zu urteilen, die Angliederung des Protocons bei jenem Exemplar gerade in dieser Zahnhöhe stattgefunden hat. Das dadurch gewonnene künstliche Kauflächenbild zeigte jedoch am Tautendorfer M¹ eine schon gerade so hochgradige Verschmelzung des Protocons mit dem übrigen Zahnkörper, wie das auch am abgerollten Ende des P⁴ festzustellen war (Abb. 7). Beide Querschnittsbilder haben eine frappante Übereinstimmung mit Altersstadien der Gattung Merychippus, etwa mit denen der *sejunctus-primus*-Gruppe (siehe Abel 1926 und Osborn 1918), nicht aber mit Abnützungsstadien von Pliohippus oder gar Equus. Vorder- und Hinterwand der Zähne verlaufen nicht gerade, sie sind deutlich geknickt. Der Protocon hat einen gerundet-ovalen Umriß bekommen, die Marken sind von verzerrter Form und auffallend ist die Längenabnahme der Zähne, da ihre Längen statt 25.7 und 24.4 mm nur mehr 21.6 bzw. 20.2 mm betragen, demgegenüber sich am M¹ eine geringfügige Breitenzunahme (24.2 mm) andeutet. Aus den in der Längsrichtung gestreckten Zähnen wurden solche in der Breite gestreckte.

Auf Grund der beiden Querschnittsbilder kann gesagt werden, daß diese Längenabnahme auf keiner Alterserscheinung beruht, sondern durch die Form der Zähne, durch ihre Verjüngung der Kronenbasis zu, an und für sich gegeben ist.

Nun interessierte mich, auf welche Art und Weise und in welcher Zahnhöhe die Angliederung des Protocons bei den Tautendorfer Molaren erfolgt.

Schon Tobien (1939) wies darauf hin, wie wünschenswert es wäre, durch Anfertigung von Querschnitten die Stelle aufzusuchen, an welcher die Angliederung des Protocons mit dem übrigen Kronenteil stattfindet, betont jedoch die damit verbundenen technischen Schwierigkeiten und den damit einhergehenden eventuellen Materialverlust.

In Anbetracht der verhältnismäßig geringen Zahl an Gebißresten von Hipparion in der Steiermark führte ich die Zerlegung des Zahnkörpers des P⁴ in möglichst schonender Weise durch und es gelang auch, die Zahnkrone größtenteils zu retten. Verloren ging nur die Substanz eines etwa 9 mm betragenden Zwischenstückes, infolge des ständigen Schleifens, ich gewann jedoch eine aufschlußreiche Schliiffserie, welche schon Wehrli (1941), bezüglich des Hipparion-Materials von Samos, zu wichtigen Feststellungen verholfen hat.



Abb. 1



Abb. 2



Abb. 3

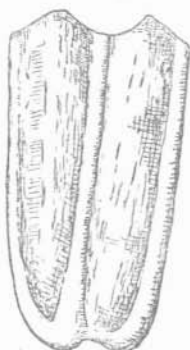


Abb. 4

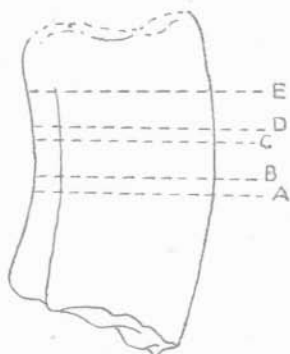


Abb. 5



Abb. 6



Abb. 7



Abb. 8



Abb. 9



Abb. 10



Abb. 11

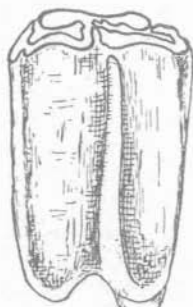


Abb. 12a



Abb. 12b



Abb. 13



Abb. 14

- Abb. 1: *Hipparion gracile* Kaup. P⁴ sin. Nat. Gr. Schottergrube Griesßl, Laßnitzhöhe b. Graz.
- Abb. 2: *Hipparion* sp. P⁴ sin. Nat. Gr. Tautendorf b. Söchau, Oststeiermark.
- Abb. 3: *Hipparion* sp. M¹ sin. Nat. Gr. Tautendorf b. Söchau, Oststeiermark.
- Abb. 4: *Hipparion* sp. M¹ sin. von außen. Nat. Gr. Von ebendort.
- Abb. 5: *Hipparion* sp. P⁴ sin. Seitenansicht mit eingezeichneten Querschnitten bzw. Schliften. Nat. Gr. Von ebendort.
- Abb. 6: *Hipparion* sp. P⁴ sin. Nat. Gr. Schliff E, 9 mm über der Zahnbasis. Von ebendort.
- Abb. 7: *Hipparion* sp. M¹ sin. Schliff E, 9 mm über der Zahnbasis. Nat. Gr. Von ebendort.
- Abb. 8: *Hipparion* sp. P⁴ sin. Schliff A, 22 mm über der Zahnbasis. Nat. Gr. Von ebendort.
- Abb. 9: *Hipparion* sp. P⁴ sin. Schliff B, 20 mm über der Zahnbasis. Nat. Gr. Von ebendort.
- Abb. 10: *Hipparion* sp. P⁴ sin. Schliff C, 15 mm über der Zahnbasis. Nat. Gr. Von ebendort.
- Abb. 11: *Hipparion* sp. P⁴ sin. Schliff D, 13 mm über der Zahnbasis. Nat. Gr. Von ebendort.
- Abb. 12a u. 12b: *Hipparion* sp. P⁴ sin. a= von außen, b= von oben. Nat. Gr. Von ebendort.
- Abb. 13: *Hipparion gracile* Kaup. Mt IV sin. $\frac{1}{2}$ d. nat. Gr. Schottergrube Erkoschlößl, Brunn b. Nestelbach b. Graz.
- Abb. 14: *Hipparion gracile* Kaup. Mc III sin. $\frac{1}{2}$ d. nat. Gr. Schottergrube Adler, Brunn b. Nestelbach.

Etwa 22 mm über der Zahnbasis wurde der erste Querschnitt angefertigt (Abb. 8). Das Querschnittsbild zeigte eine bereits merkliche Einengung der lingualen Kauflächenhälfte und ein damit verbundenes Zusammenrücken der Zahnelemente. Protoconul und Hypocon wurden dementsprechend lingualwärts geschoben, sie erscheinen wie ausgequetscht, der ursprünglich leicht bogige Rand des Protoconul ist abgerundet dreieckig geworden und rückt eng an den etwas breiter gewordenen Protocon heran. Der Zahnzement ist spärlicher, die Caballinfalte weitgehend rückgebildet.

Nach weiterem Schleifen, etwa 20 mm über der Zahnbasis (Abb. 9), erschien im Querschnittsbild B plötzlich ein der Caballinfalte entsprechendes kräftiges Schmelzzäpfchen, das bis an die Wand des Protocons herabreichte und die Vallis interna in der Mitte zweiteilte. Eine Feststellung, die um so interessanter ist, da im vorangehenden Querschnittsbild die der normalen Kaufläche angehörende „Caballinfalte“ bereits weitgehend rückgebildet war. Die Länge und die Lage des Protocons sind weiterhin unverändert, seine Breitenzunahme jedoch fortschreitend. In anteroposteriorer Richtung ist eine weitere Einengung der Zahnfläche, Längenabnahme zu bemerken, ein verstärktes Zusammenrücken der Zahnelemente, wobei der Protoconul eine nicht nur lingualwärts, sondern auch der Vallis interna zu zugespitzte, eckige Gestalt aufnimmt. Bemerkenswert ist die Breitenzunahme Parastyl-Protoconul von 17 mm auf 21 mm im Schliff A und auf 22 mm im Schliff B, ebenso die Breitenzunahme Metastyl-Hypostyl von 10.5 mm auf 13.7 mm im Schliff A, auf 15 mm im Schliff B.

In etwa 15 mm Zahnhöhe ergab sich ein Kauflächenbild (Abb. 10), das die Art und Weise der Protoconangliederung bzw. die des Abgliederungsvorganges schon deutlich ankündigt.

Der Protoconul ist ganz dicht an den Protocon gedrückt, seine Gestalt ist noch ausgeprägter eckig-gezipfelt. Sein caudaler Zipfel begrenzt als eine Art Spornansatz in Richtung Protocon die Vallis interna, während die im Querschnitt B so kräftig entwickelte „Caballinfalte II“ bereits im Verschwinden ist. Der Protocon besitzt die gleiche Lage, Länge und Breite wie im Bild B, doch wird auch sein Umriß gezipfelt, conoid.

Dieses Querschnittsbild hat große Ähnlichkeit mit Abnützungstadien teils mittelmiozäner (*M. sejunctus* Cope.), teils unterpliozäner (*M. republicanus* Osb., *M. patruus* Osb.) Merychippus Formen (Osborn 1918), aber auch die Dauergebisse der Hemihipparionen von Samos und der M^2 sin. und P^4 dext. des Dornegg-Nestelbacher Schädels zeigen diesen Entwicklungsmodus. Bemerkenswert ist, daß nach Osborn die conoide, gezipfelte Protoconform auch nordamerikanische primitive Hippariontypen bezeichnet. Unwillkürlich taucht der Gedanke auf, die Ausgangsformen von Hipparion in Merychippus-Typen zu suchen, deren Zähne mehr-minder gut entwickelte Caballinfalten besaßen und einen ähnlichen Entfaltungsprozess mitgemacht haben.

Im Querschnittsbild D, in etwa 13 mm Höhe über der Kronenbasis, ist der Protocon mit dem Protoconulus bereits schmal verbunden, die beiden kleinen Schmelzvorsprünge miteinander vereinigt (Abb. 11). Auch meine Schlißserie spricht also dafür, daß der Hipparion-Zahn aus zwei, genetisch verschieden aufzufassenden Teilen, aufgebaut ist. An den Ober-

kieferzähnen von Tautendorf reicht der „hipparionide“ Zahnbau bis etwa 14 mm über der Kronenbasis hinunter, während die „merychippoide“ Struktur mit der keilförmigen Kommissur, die den Protocon an den Protoconul anschließt, von unten bis zu dieser Kronenhöhe hinaufragt. Alsbald am P¹ von Tautendorf das proximale Ende der Kommissur angeschliffen wurde, erschien der bereits verwachsene Protocon unvermittelt im Bilde. In Anbetracht der im Querschnitt B erscheinenden kräftigen „Caballinfalte II“ könnte jedoch darauf geschlossen werden, daß dieses Element genetisch bereits dem „merychippoiden Teil“ des Zahnes angehört, somit das eigentlich „Merychippoide“ dieses Zahnes bereits mit dem Querschnitt B angeschliffen wurde, daß also der Hipparionzahn, auf höherer Entwicklungsbasis, eigentlich das ganze Merychippus-Stadium wiederholt.

Gegenüber dem Dornegg-Nestelbacher Schädel weisen also die Zähne von Tautendorf eine frühzeitigere Protoconangliederung auf.

Durch obige Untersuchungen wurde es experimentell, fast Millimeter für Millimeter, nun wieder bewiesen, daß die Angliederung des Protocons durch seine Verschmelzung mit dem Protoconulus, wie das u. a. von Stehlin (1929), Tobien (1938, 1939), Dietrich (1942, 1950), Wehrli (1941) und der Verfasserin selbst (1939) angenommen wurde und nicht durch irgendeine Pli caballin-Kommissur (Abel 1928 usw.) geschieht. Es zeigte sich auch, daß der verwachsene Protocon-Anteil am P¹ annähernd gleich so hoch wie am M¹ ist, was für die Richtigkeit der Auffassung von Tobien spricht.

Die innerhalb der Gattung Hipparion zu beobachtende verschieden-gradige Protoconangliederung, dieser so interessante Fragenkomplex der Pferdeggeschichte, beschäftigte ja bekanntlich eine ganze Anzahl von Paläontologen.

Äußerst treffend schildert Dietrich (1942) den nicht allzu erfreulichen Stand unserer Hipparion-Forschung, gekennzeichnet durch eine systematische und phylogenetische Unsicherheit, durch die so schwankende Beurteilung gerade der Protocon-An- und -Abgliederung usw., kurz, das dauernde „Auf-den-Kopfstellen“ der Dinge, im Rahmen der Pferdeggeschichte.

Es ist bekannt, daß innerhalb der gracile-Gruppe eine Verschmelzung des Protocons mit dem übrigen Zahnkörper im allgemeinen erst in späten Usurstadien erfolgt, daß also der Innenpfeiler wenigstens zu gut $\frac{3}{4}$ der Kronenhöhe freibleibt. Demgegenüber tritt der verwachsene Protocon z. B. bei den Hemihipparion-Arten schon bedeutend früher in Erscheinung, indem P²-M² im allgemeinen schon ab etwa 13 mm Kronenhöhe oder noch früher einen breit verwachsenen Protocon haben. Nach Stehlin (1929) und Wehrli (1941) sind die Hemihipparionen von Samos „unfertige“ Hipparionen mit direkten genetischen Beziehungen zur Gattung Merychippus (gemeinsame Stammform verschiedener Entwicklungsreihen), nicht aber zu Equus. „Zwischenformen, die von Merychippus zu Hipparion überleiten.“

In diesem Sinne stellt die Angliederung des Protocons kontra der Auffassung von Abel und Antonius (1919) kein neu erworbenes, in Richtung Equus weisendes Merkmal, sondern einen Ahnenzustand, ein konservatives Element, dar.

Der Ansicht von Stehlin, einer neueren Bestätigung und erweiterten Begründung der Richtigkeit der so klaren Gedankengänge Weit-hofers (1888), schloß ich mich selbst an (1939).

Bald darauf befaßte sich Tobien (1939) eingehender mit diesen Problemen und bezeichnete den Entwicklungsablauf des frühontogenetisch frei angelegten, in späten Entwicklungsphasen jedoch mit dem Protoconulus verschmolzenen Protocons als eine proterogenetische Merkmalsausprägung im Sinne von Schindewolf. Diese Auffassung vertritt auch Wehrli (1941).

Dietrich ging in seinen beiden bereits erwähnten Arbeiten (1942, 1950) noch weiter in dieser Richtung, indem er auf Grund seiner Untersuchungen zum Ergebnis kam, daß der ganze Entfaltungsprozeß der Zähne, mit inbegriffen die Höhen- und Größenzunahme, nach den Gesetzen der Proterogenese seinen Ablauf nimmt.

Dem Wesen der Proterogenese nach (Schindewolf 1936, 1950) werden innerhalb einer Entwicklungslinie, die bei einer Ausgangsform in mehr-weniger frühen ontogenetischen Phasen, Jugendstadien unvermittelt angelegten neuen Merkmale, die bei den Vorfahren nicht vorhanden waren, nicht bis zum Endzustand beibehalten, sondern vorerst noch einmal rückgängig gemacht, d. h. im Alter von einem Rückschlag auf das Altersgepräge der Vorfahren abgelöst. Geologisch-stratigraphisch betrachtet werden also zunächst Mischformen herausgestaltet, die in der Jugend das Neue, im Alter dagegen das Ahnengepräge zeigen, welche Altersstadien gleichzeitig auch den Weg weisen, der den neu angebahnten Typus mit seinen Vorformen verbindet. Bei den Deszendenten greift dann der neue Merkmalkomplex von den Jugendstadien allmählich und orthogenetisch auf die Reife- und Altersstadien über, der Ahnenrest wird immer mehr verdrängt, bis schließlich bei den Endgliedern der Entwicklungsreihe das Neue auch die Altersstadien erfaßt, d. h. den Ahnenrest zum Verschwinden bringt.

Meine eigenen Untersuchungen können die Ansicht von Tobien und Dietrich nur bekräftigen. Die angefertigten Querschnittsbilder C, D, E der Oberkieferzähne von Tautendorf haben, wie erwähnt, eine auffallende Ähnlichkeit mit Altersstadien der Gattung Merychippus und verschiedenen Studien (Dietrich, Tobien, Simpson, Stirton, Matthew, Osborn, Schindewolf) ist klar zu entnehmen, daß gerade Merychippus eine sprunghafte Umprägung des Bauplanes zeigt (beginnende Kionodontie, Ablagerung von Zement, Herausbildung der Marken, Abgliederung des Protocons usw.) mit anschließender Aufspaltung in zahlreiche Entwicklungslinien, mit dem Erschließen verschiedener Evolutionsbahnen. Das Merychippus-Stadium entspricht also recht gut einer typogenetischen Phase der Stammesentwicklung, am Anfang eines Entwicklungszyklus, hervorgerufen durch entwicklungsgeschichtlich zeitlich bedingte Vorgänge im Organismus selbst, und gerade während solcher Stammesphasen begegnen wir nach Schindewolf der Proterogenese.

Nach Schindewolf (1950) betrifft die Proterogenese immer nur Einzelmerkmale — und der Entfaltungsprozeß des Protocons stellt ja nur eine Merkmalsausprägung untergeordneteren Grades, nur ein Teilgeschehen dar, das die Entwicklung der übergeordneteren Merkmale

zwar nicht berührt, aber als eine im Erbgut mitgebrachte Entwicklungsmöglichkeit doch zum Gesamtgeschehen gehört, es sozusagen ergänzt.

Der deutlich abgeschnürte Innenpfeiler tritt mit der Gattung *Merychippus* in Erscheinung, obzwar diese Tendenz sich eigentlich schon bei einigen *Parahippus*-Formen bemerkbar macht. Die Herausgestaltung der Gattung *Merychippus* erfolgte nach *Simpson* (1945) aus mehr als einer *Parahippus*-Art. Der Übergang zwischen beiden Typen ist sprunghaft, unvermittelt, ohne Zwischenformen. Erstes Auftreten von *Merychippus* nach *Stirton* (1948) in der sogenannten Marslandfauna, bereits mit einem, etwa mit dem europäischen älteren *Burdigalien* zu parallelisierbaren Horizont.

Merychippus ist eine Mischform im Sinne der Proterogenese: ihre Jugendstadien zeigen das Neuangelegte, ihre Reife- bis Altersstadien das fortentwickelte Ahnengepräge. Die phyletische Reihenfolge der einzelnen Arten der so formenreichen Gattung *Merychippus* ist im allgemeinen noch unklar. *Matthew* (1913) nahm innerhalb der Gattung etwa sechs Entwicklungslinien, *Stirton* (1934) zwei Subgenera an.

Im großen und ganzen machen sich zwei Entwicklungstendenzen geltend, es werden zwei von Grund aus verschiedene Gestaltungswege eingeschlagen: der sogenannte „proto-pliohippoid“ und der „hipparionide“ der einschlägigen Literatur (*Weithofer*, *Stehlin*, *Tobien*).

In der „hipparioniden“ Reihe erfährt das Neue, die Abschnürung des Protocons eine progressive, sich von den Jugendstadien auf die Reife-, ja sogar auf die Altersstadien ausdehnende, d. h. wurzelwärts immer tiefer greifende, den Ahnenrest stets einengende Entwicklung, während in der anderen, zu *Equus* führenden Reihe das Neue rasch abklingt und palinogenetisch das Ursprüngliche fortentwickelt wird. Besonders gut stellen diesen Vorgang die durch die Zerlegung eines P¹ von *Pliohippus leidyanus* Osb. (Unt. Pliozän) gewonnenen Querschnittsbilder (im oberen und unteren Drittel des Zahnes angefertigt) dar, die im Alter keinen Rückschlag auf ein Ahnenstadium, d. h. ein durchwegs „pliohippoides“ Gepräge zeigen und daher im starken Gegensatz zum Wandel meiner Querschnittsbilder stehen. (*Osborn* 1918, Pl. 30.) Der Entwicklungsablauf ist in den einzelnen phyletischen Linien verschiedenartig und verschieden schnell. Während beim unterpliozänen *Protohippus* der Innenpfeiler stets mit dem *Protoconulus* verschmolzen erscheint, kann an geologisch gleichaltrigen *Pliohippus*-Arten selten ein in Jugendstadien getrennter *Protocon* beobachtet werden.

Innerhalb der „hipparioniden“ *Merychippus*-Gruppe tritt der ungefestigte Charakter des neuen Merkmals noch besser in Erscheinung. Wir kennen Typen mit rund bis flachovalem-conoidem, mit teils schon ab Reifestadien verwachsenem, teils aber bis zum hohen Alter freibleibendem *Protocon*.

Bei *Hipparion* wird der in der „hipparioniden“ Reihe der Gattung *Merychippus* eingeschlagene Gestaltungsweg weiterhin fortgesetzt mit einer zunehmenden Festigung des neuen Gepräges. Es ist teils eine Wiederholung des Geschehens auf höherer Entwicklungsbasis.

Sowohl *Proto-Pliohippus* als auch *Hipparion* sind Formen typostatischer Stammesphasen, als deren bezeichnender Entwicklungsmodus

nach Schindewolf die Orthogenese zu betrachten ist, der auch der weitere Entwicklungsverlauf proterogenetischer Merkmalsausprägungen unterliegt. Dementsprechend läßt sich in den bereits zahlreichen Untergruppen der Unterfamilie Hippariinae (Dietrich 1950) eine orthogenetisch fortschreitende, sich vom Hauptstamm der Equidae abseits vollziehende Entfaltung beobachten, mit durch die Differenzierung, Spezialisierung der Untertypen jeweils eingengteren Gestaltungsmöglichkeiten.

Während die nordamerikanischen Hipparionen nach dem Umriss des Protocons gegliedert wurden (Hipparion, Neohipparion, Nannippus), hat man der Form des Innenpfeilers bei den altweltlichen Hipparionen weniger Bedeutung beigemessen und diese nur zu einer artlichen Trennung der Typen verwendet. Mit der Aufstellung der Gattung „Hemihipparion“ versuchte Wehrli (1941) neue Wege zu gehen, indem er dem Grad der Protocon-Verschmelzung einen Gattungswert beimaß.

Bei der Deutung von Hemihipparion als eine „Zwischenform“ wirkt äußerst störend das geologische Alter gerade der Fauna von Samos, da diese vom Großteil der Paläontologen als oberpannonisch, s. str. Pont, betrachtet wird, man aber eine solche „Zwischenform“ eher aus unterpannonischen oder, wenn sie tatsächlich existierte, aus sarmatischen Ablagerungen erwarten würde.

Wehrli (1941) wirft selbst die Frage auf, ob Hemihipparion als eine Übergangsform den stratigraphischen Anforderungen entspricht — ob also die Faunen mit Hemihipparionen älter als die mit nur Hipparionen sind —, doch läßt er die Frage, mangels an einer Feinstratigraphie und einer entsprechenden Parallelisierung der eurasiatischen unterpliozänen Faunen, offen.

Im Jahre 1944 habe ich das so reiche Hipparion-Material Ungarns diesbezüglich einer genaueren Untersuchung unterzogen. Habe mehrere hundert Zähne überprüft, das Verschmelzen des Protocons mit dem Protoconulus jedoch nur an drei senilen Exemplaren von Baltavár und an einigen ebenso weitgehend abgenützten Stücken von der Fundstätte Csákvár beobachtet.

Von den westungarischen Hipparion-Fundstellen sind Baltavár und Polgárdi oberpannonischen Alters, Baltavár etwas jünger als Polgárdi, oberstpannonisch: Horizont mit *Unio wetzleri*, *U. atavus*, *Theodoxus radmanesti*, *Melanopsis entzi* (Kormos 1911, 1913, Lóczy, Schlesinger, Kretzoi). Etwa Horizont H der neuen österreichischen Pannon-Einteilung nach Papp, Winkler-Hermaden, Janoschek. Ihre Hipparion-Form wurde der gracile-Gruppe zugereicht, mit starker Kräuselung des Zahnschmelzes und mit zumeist elliptischem Protocon. Die Fauna von Csákvár (ebenfalls Westungarn) stammt ebenso wie die von Polgárdi aus Höhlenablagerungen, besitzt jedoch ein urtümlicheres Gepräge mit stärkerem Anteil an Nachkommen von Miozänformen, und sie wird von Kretzoi (1926, 1941, 1952) nach wie vor mit dem russischen Cherson (Faunotyp Sebastopol) parallelisiert. Schon im Jahre 1939 (l. c.) wies ich darauf hin, daß unter diesem, im osteuropäischen Sinne gemeinten Obersarmat eigentlich unterpannonische Horizonte im Sinne der mittel- und westeuropäischen Pannon-Einteilung zu verstehen sind und das bestätigt sich auch aus der letzten Faunabearbeitung Kretzois (1952), indem er dem Faunahorizont Csákvár-Sebasto-

pol im Wiener Becken die Fauna von Gaiselberg bei Zistersdorf (!) gleichstellt. Während B o g s c h (1928) die Hipparion-Reste von Csákvár auf Grund seiner Metapodien-Untersuchungen dem gracile-Formenkreis zugereicht hat, neigte K r e t z o i dazu, hinsichtlich der beträchtlich schwankenden Schmelzstruktur der Zähne, im reichen Material neben dem gracile- auch den mediterraneum-Typ zu unterscheiden. In seiner letzten Veröffentlichung über die Fauna von Csákvár (1952) trennt K r e t z o i das Hipparion von Csákvár auf Grund der rel. kurzsäuligen Kronen (Kronenhöhen bis 49 mm) als Hipparion primigenium csákvárense ab, gegenüber Hipparion gracile von Baltavár mit Zahnsäulen bis 60 mm.

Obwohl uns entsprechende Angaben über die Dauer der einzelnen Pannon-Abschnitte fehlen (auf Grund der Angaben von S c h w i n n e r 1944 und S c h w a r z b a c h 1950 dürfte es sich bestimmt um jeweils gut einige Hunderttausende von Jahren handeln mit entsprechender Generationenzahl!), so liegen stratigraphisch die Faunen von Baltavár und Csákvár doch entschieden auseinander. Um so interessanter, daß ich im umfangreichen Hipparion-Material von Csákvár, obwohl ich mehrere hundert Zähne überprüft habe, eine Verschmelzung des Innenpfeilers mit dem Zahnkörper, wie erwähnt, ebenfalls nur in einigen Fällen nachweisen konnte. Zähne mit 1 cm Kronenhöhe besaßen noch immer einen isolierten Protocon, die Angliederung erfolgte erst an Exemplaren mit 4 bis 6 mm Kronenhöhe. Die Hipparionen von Baltavár und Csákvár sind diesbezüglich also fortschrittliche Formen, die sich diesbezüglich wie die Hipparionen von Veles und Pikermi (mit erst nahe der Zahnbasis angegliedertem Protocon) verhalten. Um so interessanter die Spezialisationskreuzung an den Zähnen des Hipparion von Csákvár, die neben dem bis zu hohem Alter freibleibenden Protocon noch verhältnismäßig kurze Zahnsäulen haben.

Im Hipparion-Material von Baltavár wurde von K o r m o s (1913) auch eine kleine Form, Hipparion microdon Korm., abgesondert. Da es sich jedoch nur um einen Unterkieferrest mit verhältnismäßig kleinen Zähnen und einige kleindimensionierte Extremitätenknochen handelt, kann auf die Identität dieser kleinen Form mit Hemhipparion m a t t h e w i A b e l. vorderhand nicht geschlossen werden. In dem von K r e t z o i (1952) unlängst veröffentlichten Faunaverzeichnis wird das kleine Hipparion von Baltavár auf Grund der schon von K o r m o s erwähnten Verschiedenheiten weiterhin als H. microdon angeführt. Würde es sich herausstellen, daß diese Reste doch noch in die Variationsbreite der kleinen Art von Samos gehören, wie das W e h r l i annimmt, so würden wir zu einem neuerlichen Beweis der Tatsache gelangen, daß in einer oberstpannonischen (oberes Pontien, Pont im eng. S.) Fauna Hemhipparion nachzuweisen wäre, in einer unterpannonischen Säugetiergesellschaft desselben geographischen Bezirkes jedoch nicht.

Bezüglich der steirischen Hipparion-Reste sind die am umfangreichen Hipparion-Material Ungarns gewonnenen Ergebnisse deshalb interessant, weil sie bezeugen, daß innerhalb der ungarischen gracile-Gruppe bereits ein hochgradig, d. h. bis zu senilen Abnutzungsstadien der Zähne gefestigtes Hipparion-Gepräge festzustellen ist. Die Typen von Baltavár würden also fast schon Endgliedern einer proterogenetischen Entwicklungslinie entsprechen.

Hipparion gracile gracile von Dornegg-Nestelbach verhält sich bezüglich der Protoconangliederung wie Vertreter der gracile-Gruppe etwa von Eppelsheim. Daß durch den Zufall gerade ein Schädel uns überliefert wurde, von dessen Zähnen P^1 und M^1 einen schmal angegliederten Protocon zeigen, besagt noch gar nicht, daß sämtliche Vertreter dieser Art und desselben Pannonhorizontes der Steiermark denselben Entwicklungsgrad vertreten haben.

Die beiden *Hipparion*-Oberkieferzähne von Tautendorf zeigen bezüglich der Angliederung des Protocons wie erwähnt ein primitiveres Gepräge. Ich würde sie aber dennoch nicht als Hemihipparion, sondern (u. a. der ausgesprochen elliptischen Protoconform nach sowie mangels an Ectostylid-Pfeilern an UK-Zähnen von Hemihipparion) vorderhand als *Hipparion* sp. bezeichnen. Meine Beobachtungen beruhen ja bloß auf zwei Zähnen, und die Auswertung des Angliederungsvorganges erfolgte auf Grund künstlich erzeugter Kauflächenbilder, wobei wir es nicht wissen, ob während der natürlichen Abkautung nicht irgendwelche innere Vorgänge sich geltend machen, die das Kauflächenbild doch noch beeinflussen, d. h. die Angliederung des Protocons eventuell um etwas verzögern. Auch sind wir über die Schwankungsbreite dieses Merkmals bei den einzelnen *Hipparion*-Arten nur sehr mangelhaft unterrichtet und nach Stehlin und Gaudry (1870, 1873) kommen auch innerhalb der gracile-mediterraneum-Gruppe Backenzähne mit einer hochgradigen Verwachsung des Protocons, an manchen P^2 und P^3 sogar schon bei mäßiger Abnutzung vor. Einen schmal angegliederten Protocon bei 9 mm Kronenhöhe zeigen auch Zähne des Dornegg-Nestelbacher Schädels, obwohl sie sonst gutes gracile-Gepräge besitzen. Stellt außerdem der Grad der Protocon-Angliederung ein phyletisches Merkmal dar, so müssen auch primitive Vertreter der gracile-Gruppe einen relativ früher angegliederten Protocon gehabt haben.

Meine Untersuchungen an den *Hipparion*-Zähnen von Tautendorf zeigen auch, daß die Angliederung des Protocons kein Senilitätsmerkmal darstellt, worauf schon von Tobien (1939) hingewiesen wurde. Das sind Bauplanmotive, die schon vor dem Abschluß der Gebißentwicklung angelegt werden. Mit dem Absinken der Kaufläche werden lediglich Formverhältnisse gegeben, die denen des Ahnenzustandes nahekommen, bzw. es werden mit der fortschreitenden Abkautung lediglich die bereits viel früher angelegten Merkmale freigelegt.

Aus Obigem kann auch gefolgert werden, daß die Benennung Hemihipparion, besonders für oberpannonische Formen, keine glücklich gewählte war. Halten wir am s. str. pontischen Alter der *Hipparion*fauna von Samos weiterhin fest, so sehen wir, daß zur gleichen Zeit *Hipparion*en lebten, die ein bereits hochgradig gefestigtes „*Hipparion*“-Gepräge besaßen. Wenn wir andererseits annehmen, daß einige ostasiatische *Hipparion*-Formen mit frühzeitigerer Protoconverschmelzung älteren Pannonhorizonten angehören oder vielleicht doch sarmatischen Alters sind*, so würde das bedeuten, daß Hemihipparion lange Zeiträume hindurch,

* Nach C. C. Young (1948) sind die *Hipparion*-beds Chinas pontischen (s. l.), nach R. A. Stirton (1948) teils sarmatischen Alters.

bis Ende des Unterpliozäns, eine „Zwischenform“ blieb. Ebenso kommen im Unterpliozän Nordamerikas Hipparionen mit fast bis zur Zahnbasis isoliertem Innenfeiler und solche mit bereits frühzeitig verwachsenem Protocon vor. (Osborn, Matthew, Gidley.) Auf die unterschiedliche Höhe der Protocon-Angliederung schon bei mittelmiozänen Merychippus-Arten sei ebenfalls hingewiesen.

Aus diesen Tatsachen ersehe ich vielmehr, daß wir es bezüglich des Protoconentfaltungsprozesses mit mehreren Entwicklungslinien, Entwicklungstypen zu tun haben, daß das proterogenetische Durchdringen, Verwirklichen des neuen Gepräges in den einzelnen phyletischen Linien ein verschiedengradiges, von gewissen, den Individuen, den Arten innewohnenden Potenzen, von ihrer Stärke zur Neugestaltung abhängig, ja dieser entsprechend sozusagen ab ovo vorgezeichnet ist.

Die gracile-Gruppe scheint diesbezüglich einer dynamischeren-fortschrittlicheren, Hemihipparion einer schwächeren-konservativeren Entwicklungslinie anzugehören, aber als eine „Zwischenform“ kann m. E. letztere nicht bezeichnet werden. Dagegen spricht u. a. auch die bedeutende Kronenhöhe der Zähne (UK-Zähne 63 bis 64 mm hoch!).

Dem gelegentlichen Erscheinen eines isolierten Protocons an manchen jungen Zebra- (Antonius 1919) und Caballus-Zähnen (Pavlov 1925) sollte man, glaube ich, keine allzu große Bedeutung, u. a. den Grad eines eventuellen Wiederholens des Abgliederungsprozesses (Tobien 1939) beimessen, da es sich in diesen Fällen vielmehr um mitgebrachte Möglichkeiten eines gemeinsamen Erbgutes handelt, die als Abnormalitäten hin und wieder in Erscheinung treten können.

Unter den Endformen des Hipparion-Stammes begegnen wir hochgradig spezialisierte Typen mit großen, bis zu 9 cm Kronenhöhe erreichenden Backenzähnen (Hypsohipparion-Serengeti), mit sehr verschmälerten Seitenmetapodien (Hipparion-Perrier). Sie sind Gestalten der Plio-Pleistozänwende mit starken Formannäherungen an Equus, und sie könnten vielleicht als Vorpostenformen bzw. als Zeitformenbildungen im Sinne von Schindewolf (1950) bzw. von Daqué (1930) aufgefaßt werden. Es spricht manches dafür, daß auch das vielumstrittene Hipparion Nordamerikas, Hipparion princeps, der ursprünglichen Deutung Gidleys (1907) entsprechend (Endglied der Neohipparion-Gruppe), als eine solche Zeitformbildung betrachtet werden könnte mit einem Equus-artigen, frühzeitigen Verschmelzungstyp des Innenfeilers, mit einer Vortäuschung genetischer Zusammenhänge zwischen Hipparion und Equus. Ein Hipparion princeps-artiger Typ ließe sich, im Gegensatz zum ostafrikanischen Hypsohipparion mit fast bis zum Zahngrund freien Protocon, auch als Endglied einer „Hemihipparion“-Reihe gut vorstellen, da es anzunehmen ist, daß die Potenzen, die Kräfte zur Neugestaltung sowohl gegen Ende der ontogenetischen Entwicklung als auch gegen Ende der Art- bzw. Stammesentwicklung (Typolyse) nachlassen, erlahmen, was sich dann besonders in weniger dynamischen phyletischen Linien auswirkt.

Vorpostenformen weisen morphologisch bereits Merkmale eines neuen Stammes auf, hängen mit ihm aber ahnenmäßig doch nicht zusammen — wie auch der Wandel zu Equus nicht über Hipparion, sondern

über *Pliohippus*-Schläge (*Plesippus* bzw. *Astrohippus* der neuen amerikanischen Literatur) erfolgte.

Von Tautendorf liegt auch noch ein unterer Backenzahn (P_4 sin.) vor. (Abb. 12.) Er ist, wie auch die Oberkieferzähne, nur mäßig abgekaut, seine Kronenhöhe beträgt 34 mm (Außenhöhe) bzw. 38 mm (Innenhöhe). Länge des Zahnes 24 mm, größte Breite 13 mm. Der Kronenhöhe nach gehören der Prämolare wie auch die Oberkieferzähne nicht zu den allzu hypsodonten Typen innerhalb der unterpliozänen Hipparionen.

Wie an den Oberkieferzähnen finden wir auch am P_4 nur mehr die Reste der Zementumhüllung, und die Wurzelpartie des Zahnes zeigt stärkere Abrollungsspuren. Solche befinden sich auch auf der Vorderseite des Prämolars. Die Längsriefung des Zahnschmelzes ist deutlich. Das Schmelzblech ist wie an den Oberkieferzähnen nicht sehr dick und mäßig gefältelt. Die vordere Innenmarke ist breit, mit gekräuseltem Vorderrand und eingedelltem Hinterrand. Die hintere Innenmarke ist langgestreckt, wie das die Hipparion-Prämolare bezeichnet, während das mit einer Sekundärfalte versehene Außental verhältnismäßig weit nach innen reicht. Die Innenbucht ist seicht V-förmig, Metaconid und Metastylid von rundlicher Form, das Entoconid oval mützenförmig zugespitzt, die Außenwände von Proto- und Hypoconid gut gewölbt. Im allgemeinen Strukturverhältnisse, die sich bei der gracile-Gruppe wiederfinden.

Bemerkenswert ist das Vorhandensein eines gut entwickelten Mittelpfeilers (Ectostylid) dicht beim Außenvorderrand des Hypoconids, ferner das einer deutlichen vorderen Außenfalte (Protostylid). Der Mittelpfeiler ist 32 mm hoch und basal 3,5 mm breit. Über das Vorkommen und über die Schwankungsbreite dieser Schmelzbildungen im Dauergebiß der altweltlichen Hipparion-Arten sind wir nur sehr mangelhaft berichtet, obwohl diese vom Milchgebiß schon seit langem bekannt sind. (K a u p, G e r v a i s, G a u d r y). Diese Pfeilerbildungen können nämlich nur an entrindeten Zähnen besser studiert werden, da sie normalerweise von der Zementhülle verdeckt werden und erst in Erscheinung treten, wenn sie die fortschreitende Abkautung erreicht. Dann fallen sie als runde Schmelzinsel sogleich auf.

Die Milchgebisse der gracile-mediterraneum-Gruppe zeigen gut ausgeprägte Mittelpfeiler, während diese an Zähnen des Dauergebisses, z. B. des Hipparion gracile gracile von Eppelsheim, nur geringfügig entwickelt zu sein scheinen (K a u p 1862). Neuere Angaben fehlen uns diesbezüglich. W e i t h o f e r (1888) behandelt ausführlicher das gelegentliche Vorkommen des Vorder- und des Mittelsäulchens auch an Dauergebissen des umfangreichen Hipparion-Materials von Pikermi. Zumeist haben Prämolare diese Schmelzpfeilerbildungen, wie das die auf Tafel XIV, Fig. 8, abgebildete, stark abgekauten Zahnreihe recht gut darstellt. Doch erreicht an den Hipparion-Zähnen von Pikermi der Mittelpfeiler, obzwar er besser entwickelt als beim Hipparion von Eppelsheim erscheint, nur eine Höhe von 16 mm. Interessant sind die Hypolophid - A u s f a l t u n g e n mancher Pm. Prämolare der mediterraneum-Gruppe von Maragha in Persien sollen nach W e i t h o f e r bis zu 20 mm hohe und basal 4 mm breite Ectostylidpfeiler besitzen.

Über Außenpfeilerbildungen berichtet auch *Theni*us (1952) an gracile Molaren bzw. Prämolaren aus dem Hausruckdeckschotter (Oberösterreich, jüngeres Pannon) bzw. aus der dortigen Kohlentonserie (älteres Pannon). Ihre Höhe gibt er am Pm. aus Wolfsegg mit 16 bzw. 22 mm an.

Das gelegentliche Vorkommen dieser Schmelzbildungen an adulten Zähnen des ungarischen Hipparion-gracile-Materials wurde keiner näheren Untersuchung unterzogen.

An Hipparion-Zähnen aus China konnte zumeist nur ein Vorderaußenpfeilerchen beobachtet werden (*Koken*, *Sefve*, *Dietrich*); Hipparion richthofeni (nach *Wehrli* Hemihipparion) zeigt jedoch im Dauergebiß auch kurze Ectostylidpfeilerchen.

Zähne nordamerikanischer Hipparion-Neohipparion-Arten sind oft mit gut ausgeprägten Protostylidfalten ausgestattet, während Ectostylide seltener und auch dann nur in Form einer kräftigen Falte und nicht als Schmelzpfeilerchen vorkommen (Hipparion eurystyle der Clarendon-Formation).

Die Hemihipparionen zeigen, wie die Hipparionen, starke Mittelpfeiler im Milchgebiß, jedoch keine im Dauergebiß, obwohl *H. proboscideum* Stud. öfters Protostylidfalten oder -pfeilerchen besitzt, während das mittelplozäne Hipparion crassum Europas weder im Milch- noch im Dauergebiß solche entwickelt und auch die Protostylide nur schwach entfaltet sind (*Depéret* 1890). Demgegenüber treten an manchen Prämolaren dieser fortschrittlichen Hipparion-Art Hypolophidausfaltungen auf, wie sie auch bei *Pikermi*-Exemplaren und bei den großen Hemihipparionen vorkommen.

Eine sehr kräftige Ausbildung erfahren die Mittelpfeiler im Dauergebiß der ältestpleistozänen afrikanischen Stylo-Libyhipparion-Gruppe (Höhe der Zahnsäulen 70 bis 80 mm), u. zw. werden sämtliche Zähne davon erfaßt (*Dietrich* 1941—1942). Demgegenüber entwickeln die Unterkiefer-Milchzähne des Stylohipparion nicht immer einen Mittelpfeiler, wogegen manchmal neben dem Ectostylid auch eine Hypolophidausfaltung bestehen kann. Etwas schwächere und nicht an allen Zähnen vorhandene (P_4-M_2) Außenpfeiler besitzt das ebenfalls afrikanische, geologisch jedoch ältere (Pliozän) und nicht so hypsodonte (Zahnsäulen nur etwa 50 mm hoch) Notohipparion mamaquense, das nach *Dietrich* (1942) als eine Vorläuferform von Stylohipparion gelten könnte.

Was den Hauptstamm der Equiden betrifft, so zeigen Milchdentitionen von Protohippus nur deutliche Protostylidpfeiler, während im Dauergebiß, soweit das aus der mir bekannten Literatur ersichtlich ist, entweder überhaupt keine Pfeilerbildung oder selten eine schwache Protostylidfalte festzustellen ist. Bei Pliohippus scheinen beide Dentitionen frei von solchen Schmelzbildungen zu sein. Von Plesippus wurden, wie bei Protohippus, nur Protostylide beschrieben. Dasselbe gilt auch für die Quartärpferde Nordamerikas.

Mittelpfeiler sind auch der altweltlichen Caballusgruppe fremd. Demgegenüber besitzen Unterkiefer-Milchgebisse miozäner Merychippus-Arten, wie bei Hipparion, auch kräftig entwickelte Ectostylidpfeiler, während in ihrem Dauergebiß, entgegen Hipparion, nur schwache Protostylidfalten aufscheinen.

Schon Weithofer (1888) versuchte die Pfeilerbildungen des Dauergebisses dadurch zu klären, indem er annahm, daß es sich um Zahnelemente handelt, die vom Milchgebiß allmählich auf das Dauergebiß, von frühontogenetischen auf spätere Stadien übertragen worden sind. Derselben Ansicht ist auch Dietrich (1942), der in diesem Entfaltungsprozeß, entgegen der negativen Deutung von Hopwood, eine phyletisch progressive Merkmalausbildung sieht. Eine solche Klärung der Angelegenheit würden auch die Dentitionen von Merychippus bekräftigen.

Während aber dieser Entwicklungsvorgang bei der Ahnengattung Merychippus nur die Protostylide betrifft, erfaßt er bei den geologisch jüngeren Hipparionen auch die Ectostylide, und zwar vorerst die der Prämolaren, dann aber auch die der Molaren.

Der im UK-Dauergebiß der Hipparionen erscheinende Mittelpfeiler kann demnach ebenfalls als ein, mit der Gattung Merychippus verbindendes, von Equus trennendes Merkmal gewertet werden.

II. Gliedmaßenreste.

Außer den oben beschriebenen Schädel- und Gebißresten liegen aus der Steiermark auch mehrere Extremitätenreste vor.

Die Gesamtlänge eines fast vollständig erhaltenen Mc III sin. aus der Schottergrube Adler, Brunn bei Nestelbach, beträgt 220 mm, seine Proximalbreite 35.5 mm (medio-lateral, 27 mm antero-posterior), die Breite in der Mitte gemessen: 28 (bzw. 21) mm, die medio-laterale Distalbreite: 33 mm (Abb. 14). Verglichen mit den Metacarpalia III von *H. mediterraneum*, *H. gracile* und *H. brachypus*, gehörte das vorliegende Laufbein einem kräftigen, aber schlanken Tiere an. Die Diaphysenbreite liegt jedoch über den entsprechenden Werten des *H. mediterraneum* (21 bis 26 mm), es handelt sich also um einen schlankeren Vertreter der gracile-Gruppe, wofür auch die allgemeinen Proportionen sprechen. Dasselbe bekräftigt auch die proximale Gelenkflächengestaltung.

Ein gut erhaltener Mt III sin. von ebendort stammt von einem jungen Tier mit noch nicht verwachsener distalen Epiphyse. Proximal und caudal zeigt der Knochen geringfügige Abrollung. Er ist 238 mm lang, proximal 34 mm, in der Mitte gemessen 24 mm, distal 33 mm breit, bringt daher den jugendlich-schlanken Bau gut zum Ausdruck. Die proximale cuboide Gelenkfacette ist etwas abgerollt, die Gelenkfläche für das Cuneiforme 2 stark reduziert, wie das auch bei Pikermi-Exemplaren vorkommt, aber auch von Borissiak erwähnt wird.

Die geringeren Breitemaße können in diesem Falle nicht als der Ausdruck eines Artmerkmals aufgefaßt werden, sondern sie bezeichnen den Jugendcharakter der Hipparion-Extremitäten, welcher schlanker Bau mit schmaler Epiphysenbildung auch bei anderen jugendlichen Hipparion-Gliedmaßenknochen auffällt.

Den schlank-kräftigen Bau zeigt auch ein Mt IV sin. aus der Schottergrube Erkoschlöbl (Brunn bei Nestelbach), dessen unteres Ende leider abgebrochen ist (Abb. 13). Sein Proximalende ist gut entwickelt, da sein antero-posteriorer Durchmesser 25.3 mm, sein medio-lateraler 19 mm beträgt, entsprechen also den am Hipparion-Material von Pikermi gewonnenen mittleren Werten (Weithofer 1888). An seiner, dem Mt III zu-

gewendeten Seite sind zwei gut ausgeprägte, eine vordere größere-längliche und eine hintere kleinere-rundliche Gelenkfacette vorhanden, während die cuboidale Gelenkfläche infolge Korrosionsvorgänge nicht so deutlich umrissen ist. Der Mittelfußknochen verschmächtigt sich rasch nach unten, indem bei 150 mm Länge sein antero-posteriorer Durchmesser nur mehr 9 mm beträgt. Verglichen mit den Seitenmetapodien der einzelnen Hipparion-Arten weicht unser Fund von denen der schwerfüßigen Pikermi-Form (*H. brachypus*) stark ab, erreicht jedoch nicht den fast gleichmäßig gracilen Bau des schlankfüßigen *H. mediterraneum* oder den Verschmächigungsgrad des *Hipparion gracile* var. *sebastopolitanum*. Für das Mt IV gilt demnach das oben für das Mc III Geäußerte: es gehörte einem schlankeren und diesbezüglich fortschrittlicheren Individuum der *gracile*-Gruppe an.

Die Metapodien des *H. gracile gracile* aus Brunn-Vösendorf (Niederösterreich) sind demgegenüber relativ stark (Th en i u s 1954), Mt II von Gaiselberg bei Zistersdorf sollen in ihrer Stärke sogar Pikermi-Exemplare übertreffen (Z a p f e 1948).

Kräftigere Metapodien besaßen auch die Hipparionen von Veles und teils von Baltavár, während unter den Resten von Höwenegg, Eppelsheim und Csákvár auch sehr schlanke Typen vorkommen. Die Seitenmetapodien des *H. gracile* von Eppelsheim sind in ihrer Mitte, wie unsere Form, verschmächtigt.

Das relativ kleine Hipparion von Sebastopol (*H. gracile* var. *sebastopolitanum*) hatte nach B o r i s s i a k (1914) sehr verschmächtigte Seitenmetapodien und auch im allgemeinen spezialisierte Extremitäten.

Eine mehr schwerfüßige Form war das mittelplozäne *H. crassum*, doch mit bereits mehr rückgebildeten Seitenzehen.

Nach M a t t h e w (l. c.) waren die Seitenzehen der europäischen Hipparionen im allgemeinen stärker als die der nordamerikanischen Hipparionen, weshalb er eine sekundäre Verstärkung der Seitenzehen für die europäischen Formen annahm. Doch glaube ich, daß unsere erweiterten Kenntnisse diese Annahme überflüssig machen.

Sehr interessant verhalten sich diesbezüglich die Endglieder der europäischen und afrikanischen Hipparion-Reihe. Das Hipparion von Perrier besaß nach S t e h l i n (1929), besonders im Vergleich mit *H. brachypus*, schon sehr verschmächtigte Seitenmetapodien, während diese beim ebenfalls ältestpleistozänen Hypso-Stylohipparion Ostafrikas nach D i e t r i c h (1942) noch fast so stark entwickelt wie bei der unterplozänen *gracile-mediterraneum*-Gruppe waren.

Diese auffallenden Unterschiede weisen gleichfalls darauf hin, daß man auch die Reduktion der Seitenzehen innerhalb der Gattung Hipparion nicht als einen, von den geologisch ältesten bis zu den jüngsten Formen gleichmäßig fortschreitenden Entwicklungsvorgang, sozusagen nach einem Muster, betrachten darf, sondern daß wir es auch diesbezüglich mit mehreren Bautypen zu tun haben.

Auch in diesem Fall spricht das zur Verfügung stehende Material für mehr-minder nebeneinander herlaufende Entwicklungslinien, gekennzeichnet durch eine verschiedengradige Entfaltung der einzelnen Merkmale, wobei sich progressive und konservative Tendenzen kreuzen können.

Das Hipparion-Seitenmetapod von Perrier stellt einen terminal entwickelten Reduktionstyp einer fortschrittlichen phyletischen Reihe dar, während das ostafrikanische Hypso-Stylohipparion diesbezüglich auf einer primitiveren Entwicklungsstufe stehen blieb.

Das Hipparion von Perrier zeigt entschieden stärkere Annäherungstendenzen an Equus, als das bei den anderen Hipparionen der Fall ist, erreicht aber dessen Reduktionsstufe, die morphologische Monodactylie, bei weitem nicht. Es bleibt, im Grunde genommen, noch im Rahmen der Tridactylie, während geologisch bedeutend ältere, unterpliozäne Pliohippus-Arten bereits den zu Equus führenden Weg, d. h. den Übergang zur funktionellen Monodactylie, eingeschlagen haben. (Osborn, Cope, Troxell, Simpson, Abel, Stehlin usw.)

Abweichende Gestaltungstendenzen im Fußbau machen sich schon innerhalb des Genus Merychippus geltend (Osborn, Abel, Stirton, Matthew, Tobien usw.). Tobien (1952) bezeichnet diese in seiner sehr interessanten Abhandlung als „pliohippoid-equine“ bzw. „hipparionide“ Züge, wie diese schon im Zahnbau dieser Gattung festgestellt werden konnten (Stehlin 1929).

Vertreter der „pliohippoiden“ Reihe mit stark verkürzten Seitenzehen (z. B. *M. eoplacidus*) könnten nach Tobien den Übergang zur funktionellen Monodactylie andeuten.

Das Streben von der Fünfzehigkeit nach Einzigkeit beherrscht, als Gestaltungsprinzip, bekanntlich die ganze Entwicklungsgeschichte der Pferde. Die Verwirklichung dieser Idee erfolgt auf verschiedenen Entwicklungswegen, auch in zahlreichen Nebenreihen, nach Schindewolf (1950) durch eine orthogenetische Umbildungsfolge, die im lamarkistischen Sinne nicht geklärt werden kann. Während die Gattungen Anchitherium, Merychippus und Hipparion in ihrem Fußbau nicht über die morphologisch-funktionelle Tridactylie hinauskommen, wird die Entfaltung über Pliohippus erfolgreich weitergeführt und bei Equus das Ziel erreicht. Hipparion ist auch seinem Fußbau nach nur als eine Abgliederung, als ein Nebenast des Equiden-Hauptstammes, aufzufassen.

Der Fußbau der Equiden stellt demnach ein übergeordnetes Merkmal gegenüber dem Zahnbau dar, weshalb die Wichtigkeit der entsprechenden Merkmalauswertungen auch innerhalb der Gattung Hipparion immer mehr in den Vordergrund tritt.

In der Sandgrube Erkoschlößl (Brunn bei Nestelbach) wurde auch ein beschädigtes Hipparion-Femur geborgen. Der Oberschenkelknochen gehörte einem noch jungen Tier an. Caput femoris und der Trochanter major waren mit dem Corpus femoris noch nicht verwachsen, der große Trochanter löste sich deshalb vom Knochen los. Das Femur ist 350 mm lang (Caput-Condyluslänge), proximal dürfte es 82 mm, distal 78 mm breit gewesen sein. Die Diaphysenbreite beträgt 31 mm. Auch an diesem Extremitätenknochen fällt der schlank-kräftige Bau auf. Besonders der proximale Teil des Knochens zeichnet sich durch seine relative Schmalheit gegenüber dem volladulten Exemplar aus.

Abgesehen von den jugendlichen Merkmalen bringt also auch dieser Oberschenkelknochen den schlank-kräftigen Extremitätenbau der Hipparion-Art von Nestelbach, gut zum Ausdruck. Schlank-kräftig gebaut ist

auch der Oberschenkelknochen eines erwachsenen Tieres aus der Schottergrube Grießl, Laßnitzhöhe bei Graz. Seine Proximalbreite habe ich mit 90 mm, die Breite in der Mitte mit 32 mm gemessen.

Als schlank und gestreckt beschreibt K a u p (1862) auch den Oberschenkelknochen des *H. gracile* von Eppelsheim.

Ein distales Femur-Bruchstück liegt auch aus der Schottergrube Adler, Brunn bei Nestelbach, vor.

Ein proximales Oberschenkelbruchstück stammt aus feinkiesigen, eisenschüssigen Lagen von Ebersdorf bei Söchau (Oststeiermark). Es ist stärker gebaut als das Femur von Brunn bei Nestelbach, es gehörte auch einem älteren Tier an. Seine Proximalbreite beträgt 95 mm.

Ein rechtes Schienbeinbruchstück fand man in der Schottergrube Adler (Brunn bei Nestelbach), ebenfalls im verkitteten Grobsand der Fundstelle. Der Knochen trägt Abrollungsspuren, ist aber auch ziemlich korrodiert. Sein oberes Ende fehlt. Seine Corpusbreite beträgt 42 mm, die mediolaterale Distalbreite habe ich mit 58 mm gemessen. Die Gesamtlänge der Tibia dürfte etwa 310—320 mm betragen haben. Die gut ausgeprägten Muskelansatzstellen sprechen für ein kräftiges, adultes Exemplar. Den Maßen nach paßt der Fund gut in die Variationsbreite des *H. gracile gracile*, auch die zur Gelenkung mit der Trochlea tali dienenden Gelenkflächen sind wie bei dieser Art gestaltet.

Die Schottergrube Adler in Brunn bei Nestelbach lieferte auch noch ein Pelvis-Bruchstück, wogegen aus der Schottergrube Grießl in Laßnitzhöhe ein Scapula-Bruchstück, drei Humerus-Fragmente und ein Epistropheusbruchstück zum Vorschein gekommen sind.

Die Breite der Cavitas glenoidalis beträgt am Schulterblattfragment 42 mm, entspricht also den entsprechenden Werten der *H. gracile*-Gruppe, auch ist die Incisura synovialis an diesem linken Schulterblattstück gut ausgeprägt.

Zwei Humerus-Bruchstücke besitzen distal eine Breite von 63 bzw. 66 mm und eine in der Mitte gut eingeschnürte Trochlea humeri. Die Corpusbreite zweier Fragmente ergab Werte von 30—31 mm.

Sämtliche Maße bewegen sich innerhalb der Variationsbreite des *H. gracile* Kaup. (Kaup, Schlosser, Weithofer, Gaudry, Mottl.)

Auf Grund meiner Untersuchungen am steirischen Hipparion-Material ergibt sich somit ein schlank-kräftig gebautes, in vielen seiner Merkmale fortschrittliches Hipparion *gracile* für die Umgebung Graz und ein teils primitiveres Hipparion für die südöstliche Steiermark.

Fundorte, Stratigraphisches.

Versucht man, diese Ergebnisse auch stratigraphisch auszuwerten, so ergibt sich folgendes:

Die eisenschüssigen Sande und Kleinschotter von Tautendorf bei Söchau (im Ritscheinbachtal) liegen über dem „Kapfensteiner Schotterhorizont“ der Oststeiermark, welches Schotterniveau von Winkler-Hermaden (1949, 1951) als Äquivalent des Horizonts der *Congeria partschi* des Wiener Beckens aufgefaßt wurde. Diesem Horizont gehört nach ihm auch ein wesentlicher Teil der Hangendfolge des Kapfensteiner

Schotters an. Von A. Papp (1951) und F. Sauerzopf (1950, 1952) wird der „Kapfensteiner Schotter“ in die Zone C des Wiener Beckens eingestuft, während Winkler-Hermaden diesen Schotterhorizont eher an die Basis der Zone D Papps stellen würde.

Dementsprechend zählte er die mit etwa 50—60 m über dem Kapfensteiner Schotter gelegenen Kleinschotter von Tautendorf, zusammen mit den Schottervorkommen von Obertiefenbach, als Äquivalente, dem nächsthöheren steirischen Schotterhorizont, dem „Karnberger-Schotter“, und zwar dessen unterem Niveau, zu (1949), welches letzteres Niveau er noch als einen älteren-mittleren Horizont der Zone D des Wiener Beckens betrachten würde, während Papp (1951) und Sauerzopf (1952, 1953) die „Karnberger-Phase“ der Wende Unter-Mittelpannon bzw. der Basis der Zone E gleichsetzen.

Östlich von Graz befinden sich in der Umgebung von Nestelbach-Laßnitzhöhe mehrere Schotter- und Sandgruben, aus denen im Laufe der Schottergewinnung zahlreiche Säugetierreste, darunter auch Hipparionen, zutage gefördert worden sind. Von diesen Schottergruben sind die uns interessierende Schottergrube Adler (Brunn bei Nestelbach) und die Sandgrube Erkoschlößl (Brunn bei Nestelbach) um 500 m gelegen und ihre Profile, soweit sie aufgeschlossen sind, zeigen an der Basis mittlere Schotter. zumeist Quarze, aber auch Kalk- und Andesitgeröll sowie graue Grobsande, die mitunter mit Eisenlösungen verkittet und teils verfärbt sind. Darüber liegen Kiese und Feinsande, deren Hangendes Tegel bilden. Sämtliche Knochenreste lagen im Grobsand. Außer Hipparion konnten von diesen Fundstellen noch *Mastodon longirostris* Kaup., *Dinotherium giganteum* Kaup., *Aceratherium incisivum* Kaup., *Dorcatherium naui* Kaup., ein Tragocerine und cfr. *Anchitherium aurelianense* Cuv. nachgewiesen werden.

Die Brunnengrabung am Besitz des Herrn Fl. Samer (Dornegg bei Nestelbach, Schemerlrücken) durchstieß eine etwa 20 m mächtige tonig-tegelige Schichtserie, deren Basis feste gelbbraune Tone, die Hangendschichten blaugraue Tegel (16—18 m) mit dem Hipparion-Schädel, ferner Tone und gelbbraune Tegel in Wechsellagerung mit Feinsanden bildeten. Als Abschluß bedeckten etwa 1.5 m mächtige rostrot gefärbte Kleinschotter die feinkörnigen Ablagerungen.

Die Schottergrube Grießl in Laßnitzhöhe bei Graz, hinter der Pension Annenheim, gehört zu einem höheren Schotterniveau um 540 m gelegen. Es wurden bisher etwa 12 m Sedimente abgetragen. Die Basis bzw. die unteren 6 m des Profils bilden graue, mittlere Schotter (zumeist Quarze aber auch viel Kalkgeröllmaterial, auch Sand- und Hornsteine). Grob- bis feinsandige und blaugraue tegelige Bänder sind häufig dazwischengelagert und in diesen, mitunter verkitteten, eisenschüssigen Lagen fand man die oben beschriebenen drei Hipparionzähne. In etwa 8 m Tiefe traf man auf einen etwa 5—6 m langen, völlig zerfallenen Baumstamm (mit etwa 20 cm Durchmesser) im Schotter, der leider nicht mehr gerettet werden konnte. Die oberen 6 m nehmen im Profil eisenschüssige Feinkiese und Sande ein, die teils kreuzgeschichtet sind. Fast sämtliche aus dieser Schottergrube bisher stammenden Säugetierreste wurden hier in etwa 6 m Tiefe geborgen: ein schöner Unterkieferfund von *Dinotherium giganteum* Kaup., beiderseitige Zahnreihen von *Aceratherium incisivum* Kaup.,

Hipparion gracile Kaup. (Extremitätenreste), *Miotragocerus pannoniae* Kretz., ferner ein Mc III-Bruchstück, das wahrscheinlich zu *Anchitherium* zu stellen sein wird. In der Nähe der Schottergrube wurden anlässlich einer Brunnengrabung in 20 m Tiefe Kohlenschmitze angefahren.

Mit der Einstufung dieser Schotterzüge östlich von Graz befaßten sich A. Winkler-Hermaden (1951) und K. Kollmann in den letzten Jahren eingehender. Auf Grund der neuen geologischen Aufnahmen von Dr. K. Kollmann (Wien) ist im Raum von Nestelbach mit einer Vertretung des basalen Oberpannons, wie das 1952 seinerseits vermutet wurde, nicht zu rechnen. Die tieferen Schotterzüge im Kamm von Nestelbach gehören nach ihm noch dem höheren Unterpannon an, während die genauere Einstufung der höheren Schotterniveaus, gekennzeichnet durch eine andere Geröllführung (viel Kalkmaterial), mangels an einer brauchbaren Mollusken- oder Ostrakodenfauna noch Schwierigkeiten bereitet¹.

Nach Winkler-Hermaden² sind die Schotter-Kiese und Hangendtegel von Dornegg und Brunn bei Nestelbach, um 500 m gelegen, als Äquivalente des höheren Niveaus des Karnerberg-Schotters aufzufassen und würden einem späten Horizont der Zone D des Wiener Beckens entsprechen. Da nach ihm gesicherte Äquivalente der Zone E des Mittelpannons nur weiter im O, SO und im Burgenland vorkommen, erscheint es wahrscheinlich, daß sogar die Schotter und Sande der Schottergrube Griesl in Laßnitzhöhe, die dem höheren Schotterzug in diesem Raum angehören, noch der Wende Unter-Mittelpannon zuzuordnen sind, wenn gleich ein mittelpannonisches Alter (Zone E) nicht völlig auszuschließen ist.

Ein streng schematisches Einstufen der einzelnen Schotterhorizonte ist natürlich unmöglich, und es würde auch seinen Zweck nicht erfüllen, doch geht aus obigen Darstellungen hervor, daß die Kiese-Sande von Tautendorf bei Söchau einem „etwas“ älteren pannonischen Niveau als die Schotter-Sande von Nestelbach-Laßnitzhöhe angehören. Wieviel Jahrzehntausende oder Jahrhunderttausende hinter dem Wörtchen „etwas“ verborgen liegen — entzieht sich leider unserer Kenntnis, obwohl es zu wissen aus biologisch-entwicklungsgeschichtlichen Gründen sehr wichtig wäre.

Wie a. a. O. erwähnt, stehen uns bezüglich der Dauer der einzelnen Pannonabschnitte keine gesicherten Angaben zur Verfügung. Es sei jedoch gestattet, auf die Berechnungen des erst unlängst verstorbenen Grazer Geophysikers R. Schwiner (1944) hinzuweisen, die bereits von mehreren namhaften Wissenschaftlern des Auslandes, u. a. auch von M. Schwarzbach (1950), angewendet worden sind. In seiner „geologischen Zeittafel“ vergleicht Schwiner die Ergebnisse von Schuchert (1931), Kirsch (1931), Stille (1935), Bubnoff (1935), Holmes (1937) und Wahls (1943) und gibt für die Dauer des Pliozäns etwa 14 Millionen, für die des Miozäns 20 Millionen Jahre an. Wenn wir die Dauer des Pliozäns nur mit rund 10 Millionen Jahren ansetzen, so erhellt

¹ Für die freundliche briefliche Mitteilung (7. 11. 1954) Dr. K. Kollmanns sei an dieser Stelle herzlichst gedankt.

² Für die schriftliche Zusammenfassung seiner Beobachtungen (21. 11. 1954) spreche ich meinen verbindlichsten Dank aus.

sich auch bei einer ganz groben und nüchternen Berechnung aus diesen Zahlen, daß die einzelnen Pannonabschnitte gut einige Jahrhunderttausende umfaßt haben dürften. Dabei bedeuten diese „Jahrhunderttausende“ dem Paläontologen keine leeren Jahreszahlen, sondern eine bereits hohe Generationenzahl der einzelnen Tierformen.

Wenn wir hierbei auch noch berücksichtigen, daß die Generationsdauer beim kleinwüchsigeren Hipparion kürzer als bei *Equus* gewesen sein dürfte, ferner, daß im Verlaufe der für das Pleistozän von Milankowitsch berechneten 600.000 Jahre die, wenn auch klimatisch beschleunigte Umwandlung der noch subtropischen Villafranchien-Fauna in die Tundra-Fauna des Würm stattgefunden hat, so erscheint es berechtigt, die entwicklungsgeschichtliche Bedeutung einer Feinstratigraphie des Pannons (= Pontien s.l.) nicht zu unterschätzen und das nur „etwas“ höhere geologische Alter einer Fundstelle nicht zu bagatellisieren.

Österreich gehört zu jenen Staaten, die durch die zielstrebige Zusammenarbeit ihrer Paläontologen diesbezüglich bedeutende Fortschritte erzielt haben. Ich verweise nur auf die Tätigkeit von E. Thénius, A. Papp, R. Grill, H. Zapfe, W. Wenz und Ae. Edlauer in den letzten Jahren.

Deshalb ist auch die lebhafteste Diskussion verständlich, die um das Erscheinen von Hipparion in Europa entstanden ist, gehört doch Hipparion als Einwanderer zu den Leitformen der europäischen Pannonfauna.

Auf die Diskussion, ob Hipparion streng mit dem basalen Pannon in Eurasien erschien oder einzelne Fundschichten doch etwas höheren geologischen Alters sind, soll hier nicht näher eingegangen werden, da dies von mehreren Autoren, u. a. von Koenigswald (1931, 1939) und Thénius (1948, 1954 usw.) ausführlich erörtert worden ist und die Verfasserin die diesbezüglichen, teils nur nomenklatorischen, teils persönlich stark betonten „Grenzstreitigkeiten“ aus dem Blickfelde der Entwicklungsgeschichte etwas für müßig hält.

Entscheidend dabei ist meines Erachtens, ob aus Nordamerika „fertige“ oder „unfertige“ Hipparionen an Eurasien abgegeben worden sind bzw. die genaue Kenntnis des Erscheinens primitiver Hipparionformen in den verschiedenen Ländern.

Nach Stirton's neueren Untersuchungen (1948) kommt im älteren „Clarendonian“ Nordamerikas, in der sogenannten Orinda-Fauna, ein primitives Hipparion vor, das nur wenig entwickelter als die fortschrittlichen *Merychippus*-Arten ist. Dieses amerikanische Clarendonian stellt nach Stirton einen älteren Faunenhorizont als Eppelsheim, aber einen jüngeren als La Grive St. Alban dar und dürfte dem europäischen Sarmat entsprechen¹. Eine genauere Parallelisierung ist vorderhand nicht gestattet.

Derart primitive Hipparionformen wurden meines Wissens aus Eurasien bisher nicht bekannt. Die neueste ausführliche Arbeit V. Gromovas (1952)² über Hipparionen ist mir leider nicht zugänglich. Das

¹ Von R. v. Koenigswald (1939) wurde das Clarendon und die Chinji-Stufe Indiens in das Unterpliozän gestellt.

² V. Gromova: Le genre Hipparion. (Trav. Inst. Paléont. Acad. Sci. URSS, 36, 1952.)

kleine Hipparion von Sebastopol kann nach der Beschreibung von Borissiak (1914) nicht als eine primitive Form aufgefaßt werden, weshalb ich der Einstufung dieser „bessarabisch-chersonischen“ Fundstelle in das basale Unterpliozän, wie das u. a. von Thenius erst unlängst (1954) wieder geschah, selbst zustimmen würde.

Die Hipparionen der von Kretzoi als ebenfalls chersonisch bezeichneten Fundstelle Csákvár in Ungarn (siehe meine diesbezüglichen Ausführungen oben) können auch nur teils als primitiv bezeichnet werden.

Ein primitives Hipparion, *H. catalaunicum* Pirlot, wurde durch Crusafont Pairo (1948, 1954) und Pirlot (1948) aus Nordostspanien, aus dem basalen Pontien (Vallesense) gemeldet. Primitive Vertreter der gracile-Gruppe sind für Westeuropa schon von Stolley (1938) nachgewiesen worden. Es handelt sich also fast immer um Formen des basalen Pannons.

Das bisher zur Verfügung stehende Hipparion-Material würde demnach für die Richtigkeit der Auffassung Weithofers (1888) und von Koenigswalds (1939) sprechen, daß aus Nordamerika bereits „fertige“, wenn auch in manchen Zügen primitive Hipparionen nach Eurasien gelangten. Daß diese Einwanderung in mehreren Wellen erfolgte, ist anzunehmen. Eine „massenhafte“ Wanderung bestand jedoch nach Stirton (1948) zwischen Amerika und Europa niemals. Mit welchen amerikanischen Hipparion-Formen die eurasiatischen zu verbinden sind — ist eine Aufgabe weiterer Forschungen.

Im Lichte obiger Angaben erscheint die Deutung der Hemihipparionen von Samos als „unfertige“ Hipparionen eines bereits oberpannonischen Horizontes (Pont s. str.) noch unwahrscheinlicher.

Im Wiener und im steirischen Becken erscheinen die Hipparionen auf Grund der bisherigen Funde mit dem Unterpannon, mit den Zonen C — D Papps, welche Zonen auch bezüglich der Evertbratenfauna durch das Auftreten zahlreicher charakteristischer Arten und Unterarten gekennzeichnet sind. (Papp 1951). Um die Wende Unter-Mittelpannon dürfte Hipparion gracile in der östlichen Umgebung von Graz ziemlich verbreitet gewesen sein. Im Sarmat Österreichs konnten Hipparionen bisher nicht nachgewiesen werden.

Von Crusafont Pairo (1954) wird eine Angliederung des Pontien an das Miozän angeregt, wie das von der französischen Schule schon immer bevorzugt wurde, da seiner Auffassung nach das Pontien (Pannon) keinem Pliozän-Beginn, sondern eher einer Endphase des Miozäns entspricht, vertritt somit die Auffassung zahlreicher west- und südeuropäischer Geologen.

Stirton wies nun schon im Jahre 1948 darauf hin, daß, indem das Pontien noch dem Miozän, das Villafranchien schon dem Pleistozän angegliedert wird — vom Pliozän nicht viel, lediglich die Plaisancien-Astien-Stufe übrigbleibt.

Bei dieser Diskussion müssen meines Erachtens entwicklungs-geschichtliche Momente mehr als geologische zu Wort kommen. Und diese besagen, daß die Mio-Plio-Än-Grenze keine auffallende Ruptur in der Entwicklung der Säugetierfaunen widerspiegelt.

Gewiß können Einwanderer das Faunagepräge mitunter stark verändern, weshalb es voll berechtigt ist, erdgeschichtliche Stufen, wie z. B. das Burdigal oder das Pannon (= Pontien s. l.), mit dem Erscheinen solcher Einwandererformen beginnen zu lassen. (Thenius 1949, Matthew 1929, Hopwood 1948, 1951). Doch möchte ich aus entwicklungsgeschichtlichen Gründen Crusafont Pairo (1954) beistimmen, wenn er behauptet, daß das Auftreten von Hipparion keine Perioden-(Formation-)Grenze bedeuten kann. Hipparion stellt als eine Abspaltung vom großen Pferdestamm und als eine mit guten Gattungsmerkmalen ausgestattete, spezialisierte Gruppe zweifelsohne eine markante Leitform der eurasiatischen Pannon-(Pontien-)faunen dar, doch ist sie im Lichte der Entwicklungsgeschichte im Grunde genommen auch nur ein tridactyler Pferdetyt, der sich, mit engen Beziehungen zur Gattung Merychippus, ohne weiteres der langen Entwicklungskette der tridactylen Reihe, dem tertiären Entwicklungsrhythmus der Stammesentwicklung der Pferde angliedern läßt. Hipparion wirkt nur in Eurasien, wo es als Einwanderer erscheint und wo bisher keine Merychippus-Funde zum Vorschein gekommen sind, als eine völlig neuartige Form. In Nordamerika, wo zwischen den primitiven Hipparion-Arten und den entwickelten Merychippus-Typen nur ein geringer Unterschied besteht, verblaßt diese Neuartigkeit zu einer phylogenetischen Weiterentwicklung.

Eine Revision der Evertebraten- und Säugetierfaunen des Wiener Beckens durch E. Thenius und A. Papp (1949) ergab, daß zwischen Sarmat und Pannon eine Kontinuität in der Entwicklung auch im allgemeinen bestand, mit einem Persistieren von Foraminiferen und sarmatischen Cardien usw. einerseits, mit dem Fortleben miozäner Säugerarten und mit dem Vorhandensein zahlreicher evoluerter Nachkommen autochtoner Miozänformen andererseits im Pannon.

Die erwähnten neuen Veröffentlichungen von Crusafont Pairo und Pirlot bestätigen auch für Spanien die Fortdauer zahlreicher Vindobon-Elemente und eine autochtone Weiterentwicklung der einzelnen Säugergruppen im basalen Pontien (Vallesense), wie das für West- und Mitteleuropa bezeichnend ist.

Die Säugetierfauna des Mittelpliozäns (Astien) entspricht anderenteils auch nach Thenius einer verarmten Pannonfauna.

Thenius und Crusafont Pairo gelangten somit zu denselben Feststellungen, wie die von der Verfasserin auf Grund einer Revision der jungtertiären Säugerfauna Ungarns bereits im Jahre 1939 geäußert wurden, wie diese aber u. a. vom ungarischen Paläontologen T. Kormos schon im Jahre 1912 ausgesprochen worden sind.

Eine Angliederung der pontisch-pannonischen Stufe an das Miozän wäre demnach aus entwicklungsgeschichtlichen Gründen keineswegs unberechtigt, sie würde aber folgerichtig auch eine Angliederung des Mittelpliozäns, der Asti-Stufe an das Miozän nach sich ziehen.

Den biologisch-entwicklungsgeschichtlichen Forderungen entspricht das Pliozän als selbständige erdgeschichtliche Periode gewiß nicht, es ist keine so gut umrissene Periode wie das Miozän oder das Pleistozän. Es war nur natürlich, daß sich vorerst immer mehr Stimmen für eine Angliederung des Oberpliozäns an das Pleistozän erhoben haben (Fuchs,

Haug, Matthew, Hopwood, Colbert, Mottl, Movius, Dietrich, Papp-Thenius usw.) und daß man allmählich draufkommt, daß die Namen Miozän, Pliozän, Pleistozän langsam bedeutungslos werden, wenn mit diesen gleichzeitig nicht auch Entwicklungsrhythmen ausgedrückt werden.

Ich glaube, es würden sich viele Unstimmigkeiten und Schwierigkeiten aus dem Wege räumen lassen, wenn man das Pliozän als selbständige Periode auflassen und die pontisch-pannonische sowie die Asti-Stufe dem derart erweiterten Miozän angliedern würde. Ihre Säugerarten stellen ja nur weitere Glieder tertiärer, alter Evolutionsreihen dar.

Sowohl die Hipparionen des Ältestpleistozäns (Hypso-Stylohipparion Ostafrikas, das Hipparion von Perrier, das spezialisierte *H. crusafonti* des Villafranchiens Nordostspaniens, *Hipparion princeps* Nordamerikas) als auch die Anchitherien des Pannons sind als überlebende Formen älterer geologischer Zeitabschnitte zu betrachten, doch ist ihr Aussterben entwicklungs geschichtlich von verschiedener Bedeutung. Während nämlich mit den letzten Anchitherien lediglich das langlebige Genus *Anchitherium*, eine der zahlreichen Gattungen der tridactylen Pferde, verschwindet (in Nordamerika verschwinden zur gleichen Zeit die letzten *Merychippus*-Arten), erlöscht mit den Endformen der relativ kurzlebigen Gattung *Hipparion* die tridactyle Pferdereihe selbst.

Die stammesgeschichtliche Entfaltung der einzelnen Tierkategorien vollzieht sich nach Schindewolf (1950) in mehreren Stockwerken, sie zerfällt in mehrere Teilzyklen. Auch die Stammesgeschichte der Pferde veranschaulicht dieses großräumige Geschehen.

Hipparion gehört als tridactyle Form, aber auch seinem Zahnbau nach, zweifelsohne noch zum miozänen Entwicklungszyklus des Pferde stammes, sie schließt diesen zusammen mit *Pliohippus* als Parallellform sozusagen ab.

Der neue Entwicklungszyklus, der der monodactylen Pferde, nimmt mit *Equus* s. l. im Altpleistozän seinen Anfang, wobei zebrine Ausgangsformen schon in der Blancan-Stufe Nordamerikas (Stirton 1948) bzw. gegen Ende der Asti-Stufe Europas (Dietrich 1950) erscheinen.

Während also im Miozän und im Pleistozän jeweils etwas grundsätzlich Neues im Pferdestamm zur Entfaltung gebracht wird — gibt es einen „pliozänen“ Entwicklungszyklus in der Pferdeggeschichte eigentlich nicht.

L I T E R A T U R :

- O. Abel: Amerikafahrt. Jena, 1926.
- O. Abel: Ein Beitrag zur Stammesgeschichte der Pferde: Die phylogenetische Stellung von *Hipparion* und *Equus*. (Akad. Anz. Math. Naturw. Kl., 1928.)
- O. Antonius: Untersuchungen über den phylogenetischen Zusammenhang zwischen *Hipparion* und *Equus*. (Zeitschr. f. ind. Abstamm.- und Vererb. XX, 4, 1919.)
- F. Bach: Die tertiären Landsäugetiere der Steiermark. (Mitt. d. Naturwissenschaftlichen Vereines f. Stmk., 1908.)
- L. Bogsch: Die *Hipparionen* des Csákvärer Bäracháza. (Földtani Közlöny 28, 1928.)
- A. Borissiak: Mammifères fossiles de Sebastopol. (Mem. Com. Geol. N. S. Livr. 87, 1914, St. Petersburg.)

- M. Crusafont Pairo: El sistema mioceno en la depression española del Vallés-Penedés. (Proc. Internat. Geol. Congr. London, 1948, Part. XI.)
- M. Crusafont Pairo: El limite superior del mioceno en Europa. (Compt. Rend. Congr. Internat. Sect. XIII, Fasc. XIII, Alger, 1954.)
- E. Daqué: Die Erdzeitalter. Berlin, 1930.
- Ch. Depéret: Animaux pliocènes du Roussillon. (Mém. de la Soc. Geol. de France, 1890.)
- W. O. Dietrich: Stetigkeit und Unstetigkeit in der Pferdegeschichte. (Neues Jb. f. Miner. B. 91, 1950.)
- W. O. Dietrich: Ältestquartäre Säugetiere aus der südlichen Serengeti Deutsch-Ostafrikas. (Palaeontogr. 94, A, 1942.)
- J. Dreger: Geologische Beschreibung der Umgebung der Städte Pettau und Friedau und des östlichen Teiles des Kollosgebirges in Südsteiermark. (Verhandl. d. Geol. Reichsanstalt 1894, S. 70—71.)
- A. Gaudry: Animaux fossiles du Mont Léberon. Paris, 1873.
- R. Janoschek: Das Inneralpine Wiener Becken. (In Geologie von Österreich, Schaffer, 1951.)
- O. Kadic — M. Kretzoi: Vorläufiger Bericht über die Ausgrabungen in der Csákvärer Höhlung. (Barlangkutató 1926—1927, Budapest.)
- J. J. Kaup: Beiträge zur näheren Kenntnis der urweltlichen Säugetiere. Darmstadt, 1862.
- R. v. Koenigswald: Die Bedeutung der Equiden für die Altersstellung des rheinhessischen Dinotheriensandes. (Zentralbl. für Mineralogie usw., 1931, B.)
- R. v. Koenigswald: Hipparion und die Grenze zwischen Miozän und Pliozän. (Ebendort, Bd. 1939.)
- T. Kormos: Das abstammungsgeschichtliche Problem der ungarischen Präglacial-Fauna. Budapest, 1912.
- T. Kormos: Die Ergebnisse meiner Ausgrabungen im Jahre 1913. (Jahresber. d. Ungar. Kgl. Geol. Anstalt 1913.)
- M. Kretzoi: Betrachtungen über das Problem der Eiszeiten. (Annales Mus. Nat. Hung. 34, 1941.)
- M. Kretzoi: Die Raubtiere der Hipparionfauna von Polgárdi. (Jahrb. Ung. Geol. Anst. XL, 3, 1952.)
- M. Kretzoi: Befejező jelentés a Csákvári barlang öslénytani feltárásáról. (Jahresb. d. Ung. Geol. Anstalt, 1952.)
- M. Mottl: Die mittelpliozäne Säugetierfauna von Gödölö bei Budapest. (Jahrb. Ungar. Geol. Anst. XXXII, 3., 1939.)
- M. Mottl: Eiszeit und eiszeitliche Faunaentwicklung. (Zeitschr. f. Gletscherk. u. Glazialgeol. B. II, 1953.)
- H. J. Osborn: Equidae of the Oligocene, Miocene and Pliocene of North America. (Mem. Americ. Mus. Nat. Hist. N. S. Vol. II, 1918.)
- A. Papp — E. Thenius: Über die Grundlagen der Gliederung des Jungtertiärs und Quartärs in Niederösterreich. (Sitzungsber. d. Österr. Akad. d. Wissensch. Wien, Mathem.-Naturw. Kl. I, 158, H. 9—10, 1949.)
- A. Papp: Das Pannon des Wiener Beckens. (Mitt. Geol. Ges. Wien, Bd. 39—41, für die Jahre 1946—1948.)
- A. Papp — E. Thenius: Vösendorf — ein Lebensbild aus dem Pannon des Wiener Beckens. (Mitt. d. Geol. Ges. Wien, 46, 1953.)
- J. Pia — O. Sickenberg: Katalog der in den Österreichischen Sammlungen befindlichen Säugetierreste des Jungtertiärs Österreichs und der Randgebiete. (Leipzig-Wien, 1934.)
- P. Pirlot: The Hipparion-Beds on the North-Eastern Coast of Spain. (Proc. Internat. Geol. Congr. London, 1948, Part XI.)
- F. Sauerzopf: Fossile Säugetierreste aus dem Burgenland. (Burgenländische Heimatblätter, Jg. 15, 1953.)

- F. Sauerzopf: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des südburgenländischen Pannons. (Burgenländische Heimatblätter, 1952, 1.)
- O. Schindewolf: Grundfragen der Paläontologie. (Stuttgart, 1950.)
- O. Schindewolf: Der Zeitfaktor in Geologie und Paläontologie. (Stuttgart, 1950.)
- O. Schindewolf: Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik. (Berlin, 1936.)
- M. Schlosser: Über Säugetiere und Süßwassergastropoden aus Pliozänablagerungen Spaniens usw. (Neues Jb. f. Mineral. 78, 1907.)
- M. Schlosser: Die Hipparionfauna von Veles in Mazedonien. (Abh. d. Bayer. Akad. d. Wissensch. Math.-Phys. Kl. 29, 4, 1921.)
- M. Schlosser: Die fossilen Säugetiere Chinas. (Abh. d. kgl. Bayer. Akad. d. Wissensch., II. Kl., Bd. XXII, 1903.)
- H. G. Stehlin: Bemerkungen zu der Frage nach der unmittelbaren Ascendenz des Genus Equus. (Eclog. Geol. Helv. 22, 1929.)
- R. A. Stirton: Principles in correlation and their application to later cenozoic holarctic continental mammalian faunas. (Proc. Intern. Geol. Congr. London, 1949, XI.)
- M. Schwarzbach: Die Klimate der Vorzeit. (Stuttgart, 1950.)
- R. Schwinner: Die geologische Zeittafel. (Neues Jahrb. f. Mineralogie usw. Monatsh. B, 1944, H. 7—9.)
- V. A. Teriaeff: Le problem de la détermination de l'âge des vertébrés en paléontologie. (Probl. of Paléontol. 1, Moscou, 1936.)
- E. Thenius: Die Säugetierfauna aus den Congerienschichten von Brunnvösendorf bei Wien. (Verh. d. Geol. Bundesanst. 1948, Heft 7—9.)
- E. Thenius: Über den Nachweis von Anchitherium aurelianense im Pannon des Wiener Beckens. (Anzeiger d. Österr. Akad. d. Wissensch. Mathem.-Naturw. Kl. 87, 1950.)
- E. Thenius: Die Säugetierreste aus dem Jungtertiär des Hausrucks usw. (Jahrb. d. Geol. Bundesanstalt, Bd. XCV, 1952.)
- E. Thenius: Studien über fossile Vertebraten Griechenlands. II. Teratologische Erscheinungen an Hipparionzähnen. (Ann. Geol. Pays Helléniques. Athen, 1952.)
- H. Tobien: Über das Gebiß des Hipparion matthewi Ab. (Neues Jahrb. f. Min. Bbd. 80, 1939.)
- H. Tobien: Über Hipparion-Reste aus der obermiozänen Süßwasser-Molasse Südwestdeutschlands. (Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges. 90, 1938.)
- H. Tobien: Über die Funktion der Seitenzehen tridactyler Equiden. (Neues Jahrb. f. Geol. u. Paläont. 96, 1952.)
- H. Wehrli: Beitrag zur Kenntnis der „Hipparionen“ von Samos. (Palaeont. Zeitschr., Bd. 22, 1941.)
- A. Weithofer: Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Pikermi bei Athen. (Beiträge zur Palaeont. Österr. Ung. u. d. Or., VI, 1888.)
- A. Winkler-Hermaden: Die jungtertiären Ablagerungen an der Ostabdachung der Zentralalpen. (In Geologie von Österreich, Schaffer, 1951.)
- A. Winkler-Hermaden — W. Ritter: Erhebungen über artesische Wasserbohrungen im steirischen Becken. (Geologie und Bauwesen 17, H. 2—3, 1949.)
- C. C. Young: Main vertebrate horizons in China usw. (Proc. Internat. Geol. Congr. London, 1948, XI.)
- H. Zapfe: Die Säugetierfauna aus dem Unterpliozän von Gaiselberg bei Zistersdorf in Niederösterreich. (Jahrb. d. Geol. Bundesanstalt, H. 1—2, 1948.)