

Über den Leitwert der Suidae im europäischen Neogen

Autor(en): **Hünemann, Karl Alban**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Eclogae Geologicae Helvetiae**

Band (Jahr): **62 (1969)**

Heft 2

PDF erstellt am: **22.05.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-163721>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Über den Leitwert der Suidae im europäischen Neogen

VON KARL ALBAN HÜNERMANN¹⁾

ZUSAMMENFASSUNG

In einer summarischen Übersicht wurde die zeitliche Abfolge der Suidengattungen im europäischen Neogen zusammengestellt. Anschliessend ist versuchsweise ein Bestimmungsschlüssel für die Gattungen anhand der Backenzähne aufgestellt worden. Dabei wird auf die verschiedene Fundhäufigkeit der einzelnen Zahntypen eingegangen. Aufgrund der Herkunft und Verbreitung von *Microstonyx* können stratigraphische und ökologische Schlüsse vor allem im Hinblick auf die europäische Hipparionfauna gezogen werden.

SUMMARY

A synoptic list demonstrates the stratigraphical distribution of the suid genera during the european neogene. The diagnostic features of cheek dentition are tentatively summarised, and variable frequencies of the several types of teeth are discussed. Origin and distribution of *Microstonyx* revealing stratigraphical and ecological inferences to european *Hipparion* faunas.

INHALT

1. Einleitung	715
2. Stratigraphische Verbreitung der Suidae	716
3. Differenzierung des Gebisses	717
4. <i>Microstonyx choeroides</i> (POMEL)	719
5. Verbreitung und Herkunft von <i>Microstonyx choeroides</i>	721
6. <i>Microstonyx</i> in der europäischen Hipparionfauna	725
7. Angeführte Schriften	729

1. Einleitung

In den Listen grösserer Säugetierfaunen des europäischen Neogens sind Suidae regelmässig vertreten. Es erscheint deshalb eigenartig, dass Vertreter dieser Paarhuferfamilie bisher nur selten zur Charakterisierung bestimmter Stufen des Neogens herangezogen wurden. Dies hat mehrere Gründe:

1. Die Anzahl der Reste von Suidae an den einzelnen Fundorten ist, verglichen mit der anderer Großsäugetiere, gering.

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Paläontologisches Institut der Universität, Künstlergasse 16, 8006 Zürich

2. Die Dokumente der Suidae bestehen meist nur aus einzelnen Backenzähnen, die spezifisch schwierig zu bestimmen sind. Ihre Variabilität im Detail ist ausserordentlich gross, während die Zahl der artgebundenen Merkmale sehr klein ist.

Das Gebiss der Suidae zeigt im Gegensatz beispielsweise zu dem der Equiden und Mastodonten während des Neogens nur geringfügige phylogenetische Umwandlungen. Doch reagieren die Vertreter der Suidae auf klimatische Veränderungen ihres Lebensraumes empfindlich. Ihr Wert als ökologische Leitformen für Wald- und Savannenbiotope ist daher unbestritten.

Gelegentlich ist man jedoch darauf angewiesen, beim Fehlen klassischer Leitfossilien, anhand von Suiden-Resten zu versuchen stratigraphische Schlüsse zu ziehen. Dass dies unter Umständen möglich ist und welche Kriterien dabei berücksichtigt werden müssen möchte ich im folgenden zeigen. Damit werden einige der Fragen angeschnitten, die während der vergangenen Jahre oft Gesprächsthemen mit Prof. Dr. E. KUHN-SCHNYDER, Direktor des Paläontologischen Institutes und Museums der Universität Zürich, waren. Dankbar für viele wertvolle Anregungen, widme ich daher diese Betrachtung meinem verehrten Lehrer zur Vollendung des 65. Lebensjahres.

2. Stratigraphische Verbreitung der Suidae

Die Stufenfolge des Neogens lässt sich mit den in Europa verbreiteten Gattungen der Suidae deutlich in drei Abschnitte gliedern (Fig. 1):

Astium/Piacentium
Burdigalium bis Pannonium
Aquitanium

STUFEN		SUIDAE										
		<i>Propalaeochoerus</i>	<i>Palaeochoerus</i>	<i>Hyoherium</i>	<i>Bunolistriodon</i>	<i>Sanitherium</i>	<i>Listriodon</i>	<i>Conohyus</i>	<i>Microstonyx</i>	<i>Potamochoerus</i>	<i>Schizochoerus</i>	<i>Sus</i>
Pliozän	Piacentinum/Astium									?		
	Pannonium											
Miozän	Sarmatium								?			
	Tortonium											
	Helvetium											
	Burdigalium											
	Aquitanium											

Fig. 1. Stratigraphische Verbreitung der Suidengattungen im europäischen Neogen.

Im Aquitanium kommen nur die Stammformen der Suidae – *Propalaeochoerus* und *Palaeochoerus* – an zahlreichen Fundorten vor (STEHLIN, 1899, S. 32–44). Vom Burdigalium bis zum Pannonium treten mit jeder Stufe neue, spezialisiertere Gattungen auf. Am Ende des Pannonium erkennt man eine einschneidende Verarmung an Suiden-Formen.

Dem gesamten mittleren Abschnitt prägt die Gattung *Hyotherium* ihren Stempel auf. Sie ist vom Burdigalium (THENIUS, 1956, S. 373) bis zum Pannonium (HÜNERMANN, 1968, S. 62) durchgehend nachgewiesen. Zeitlich folgt ihr zunächst *Bunolistriodon* im jüngeren Burdigalium (THENIUS, 1956, S. 375) bis in das mittlere Sarmatium (R. DEHM, 1955, S. 84). *Sanitherium*, dessen systematische Stellung innerhalb der Suoidea noch nicht eindeutig geklärt ist, kommt in Europa vermutlich vom oberen Helvetium bis zum mittleren Sarmatium vor (THENIUS, 1956, S. 377). *Listriodon* und *Conohyus* sind bisher aus präortonischen Ablagerungen nicht bekannt geworden (THENIUS, 1956, S. 375). Sie sind zusammen mit *Hyotherium* die häufigsten Suidae des Tortonium und Sarmatium. Mit Beginn des Pliozäns werden sie seltener und erlöschen am Ende des Pannonium (HÜNERMANN, 1968, S. 62). Von der Gattung *Microstonyx* sind die Riesenformen (*M. antiquus* und *M. major* = *erymanthius*) im Pannonium leitend (HÜNERMANN, 1968, S. 62) und sehr häufig, während *Potamochoerus* (THENIUS, 1950) und *Schizochorus* (CRUSAFONT & R. LAVOCAT, 1954) in dieser Stufe seltener vorkommen.

Der dritte und jüngste Abschnitt – Astium/Piacentinum – ist durch den Auftritt der Gattung *Sus* gekennzeichnet (AZZAROLI, 1954, S. 58). Alle aus dem Miozän bekannten Gattungen fehlen von dieser Stufe ab in Europa.

Zur Unterscheidung dieser Gattungen voneinander ist es notwendig das systematische Gewicht der morphologischen Merkmale des Gebisses zu prüfen.

3. Differenzierung des Gebisses

Mit Hilfe eines vollständigen Suidengebisses ist die Gattung immer bestimmbar. Oft genügt schon die Hälfte des Ober- oder Unterkiefers mit vollständiger Zahnreihe für eine Bestimmung. Solche Funde sind im Neogen Europas jedoch ausserordentlich selten. In den meisten Fällen liegen nur Einzelzähne oder Kieferfragmente mit wenigen Zähnen vor.

Für die systematische Zuordnung und zur Beurteilung der phylogenetischen Stellung eines Gebisses werden seit STEHLIN (1899, S. 227 ff.) die Eckzähne, insbesondere die männlichen Eckzähne des Oberkiefers, erfolgreich verwendet. Die Schneidezähne sind nur zur Unterscheidung der Listriodonten von den übrigen Suidae brauchbar. Die Prämolaren sind einzig bei *Conohyus* und *Sanitherium* besonders charakteristisch. Weitere Merkmalsunterschiede an den Backenzähnen sind wenig augenfällig.

Nun werden jedoch Backenzähne weitaus häufiger und Eckzähne viel seltener gefunden als es aufgrund der Zahnformel zu erwarten wäre. - Das Gebiss der meisten Suidae setzt sich zusammen aus drei Schneidezähnen (I), einem Eckzahn (C), vier Prämolaren (P) und drei Molaren (M). - Das Zahlenverhältnis I:C:P:M = 3:1:4:3 fällt jedoch bei den Resten fossiler Suidae für die Eckzähne viel ungünstiger aus, wie folgendes Beispiel zeigt:

Von *Hyotherium palaeochoerus* (KAUP 1833) aus den pontischen Dinotheriensanden Rheinhessens (HÜNNERMANN 1968, S. 17 ff.) liegen 353 Zähne vor. Davon sind 33 Schneidezähne, 7 Eckzähne (darunter zwei männliche obere C), 55 Prämolaren und 258 Molaren. Daraus ergibt sich ein Verhältnis I:C:P:M von ungefähr 5:1:8:37. Berücksichtigt man in dieser Berechnung nur die männlichen oberen Eckzähne, so fällt das Ergebnis noch weit ungünstiger aus, nämlich wie 16:1:27:129. Eine derartige Verteilung der Funde fossiler Suidenzähne ist kein Einzelfall.

Aus diesen Gründen gilt es, Merkmale für die Bestimmung einzelner Backenzähne zu finden. Die Zusammenstellung in Tabelle 1 ist ein Versuch, Backenzähne aufgrund weniger Merkmale generisch zu kennzeichnen. Dabei wurden Grössenunterschiede zunächst ausser acht gelassen und die beiden vorderen Prämolaren (P1 und P2) nicht berücksichtigt, weil diese Zähne selten und wenig charakteristisch sind.

Die Grössenunterschiede zwischen den Vertretern der einzelnen Gattungen liefern gelegentlich zusätzliche Kriterien. Bei den kleinwüchsigen Gattungen *Propalaeochoerus*, *Palaeochoerus* und *Sanitherium* sind die M_3 im allgemeinen kürzer als 20 mm. Bei den grossen Arten von *Microstonyx* (*M. antiquus* und *M. major* = *erymanthus*) sind die M_3 durchweg länger als 40 mm. Die Längen der M_3 der übrigen Gattungen liegen zwi-

Tab. 1. Bestimmungsschlüssel anhand der Backenzähne: $P^{3/3}$ – $M^{3/3}$

	Merkmal	Gattung
1.	Molaren lophodont	<i>Listriodon</i>
2.	Molaren lophobunodont	<i>Schizochocerus</i>
3.	Molaren bunodont	
3.10.	P^4 und P_4 molarisiert	<i>Sanitherium</i>
3.20.	Backenzähne mit Schmelzfaltung an den Seitenwänden	
3.21.	Molaren mit hohen, scharfkantigen Höckern	<i>Bunolistriodon</i>
3.22.	Molaren klein, gedrungen, extrem brachyodont, $P^{3/3}$ und P_4 sehr gross. P^4 mit nur einem Aussenhöcker	<i>Conohyus</i>
3.30.	Backenzähne mit glattem Schmelz	
3.31.	P_4 mit flacher Schneide	
3.31.10.	Haupthöcker in zwei hintereinanderstehende Spitzen gespalten	<i>Sus</i>
3.31.20.	Spitzen des Haupthöckers stehen mehr nebeneinander als hintereinander	<i>Microstonyx</i>
3.32.	P_4 mit steil zum Haupthöcker ansteigender Schneide	
3.32.10.	Haupthöcker nur wenig gespalten	<i>Potamochoerus</i>
3.32.20.	Haupthöcker deutlich in vordere Aussenspitze und hintere Innenspitze gespalten	
3.32.21.	$M^{3/3}$ mit grossem, gegliedertem Talon beziehungsweise Talonid	<i>Hyotherium</i>
3.32.22.	$M^{3/3}$ mit kleinem, einfachem Talon beziehungsweise Talonid	
3.32.22.1.	Wurzeln der Molaren getrennt	<i>Palaeochoerus</i>
3.32.22.2.	Innenwurzeln der oberen Molaren sowie vordere und hintere Wurzelpaare der unteren Molaren verschmolzen	<i>Propalaeochoerus</i>

schen diesen beiden Extremen. In dieser mittelgrossen Gruppe fallen die Listriodonten abgesehen vom Bau ihrer Molaren durch aussergewöhnlich grosse Schneide- und Eckzähne auf.

Anhand der genannten Merkmale sind die meisten Kieferfragmente mit mehreren Zähnen sowie zahlreiche Einzelzähne europäischer Vertreter der Suidae bestimmbar. Dennoch bereitet die Unterscheidung bunodonter Molaren mittelgrosser und morphologisch sehr ähnlicher Gattungen oft grosse Schwierigkeiten. Dies soll am Beispiel von *Microstonyx choeroides* aus den Ligniten der Provinz Grosseto gezeigt werden.

4. *Microstonyx choeroides* (POMEL)

Die kleinste Art der Gattung *Microstonyx* PILGRIM 1926 ist *Microstonyx choeroides* (POMEL 1848). *Microstonyx choeroides* ist durch Gebissreste aus älteren Aufsammlungen von Monte Bamboli und neues Material aus dem Becken von Baccinello und Cana gut belegt. Aus den Sammlungen von Basel, Bologna, Florenz, Pisa, Siena und Turin²⁾ ist mir insgesamt folgendes Gebissmaterial bekannt geworden: 51 Schneidezähne, 5 Eckzähne, 137 Prämolaren, 240 Molaren und ausserdem zahlreiche kleine Fragmente, die nicht näher bestimmt werden konnten. Daraus ergibt sich für I:C:P:M ein Zahlenverhältnis von 10:1:28:48. Dabei sind unter den Prämolaren die P₄, unter den Molaren die M₃ am häufigsten. Für die Bestimmung von *Microstonyx choeroides* ist der kleine, schlanke Eckzahn des Unterkiefers ausschlaggebend (Fig. 2). Sein Querschnitt ist verrucos und die Hinterwand längs gekerbt (vgl. auch STEHLIN, 1899, Taf. 7, Fig. 36). Es ist der selbe Typ des Eckzahnes wie bei den übrigen Arten von *Microstonyx*. Daher gab er Anlass, *Microstonyx choeroides* in die Gattung *Microstonyx* zu stellen (PILGRIM 1926, Taf. 1; HÜNERMANN, 1963, S. 342). Sexualdimorphismus konnte bisher an den Eckzähnen von *Microstonyx choeroides* nicht nachgewiesen werden.

Die Prämolaren von *Microstonyx choeroides* haben die Dimensionen wie bei mittelgrossen Vertretern von *Sus scrofa*. Der P₄ vermittelt morphologisch zwischen *Microstonyx* und *Sus*. Der ebenfalls diagnostisch wichtige P⁴ entspricht dem trapezförmigen Kronentyp von *Hyotherium palaeochoerus* (HÜNERMANN, 1968, S. 25) nahezu vollständig.

Die Kronen der Molaren von *Microstonyx choeroides* stimmen morphologisch mit denjenigen des im Pannonium Europas verbreiteten *Hyotherium palaeochoerus* so gut überein, dass STEHLIN (1899, S. 55) beide Arten provisorisch in einer «*Sus palaeochoerus-choeroides*-Gruppe» zusammenfasste. Dabei deutete er jedoch an, dass es sich wohl um zwei verschiedene, gebissmorphologisch schwer zu trennende Formen handelt. Diese Übereinstimmung kommt auch in der statistischen Auswertung zum Ausdruck (Fig. 3–6; Zahlengrundlage vgl. HÜNERMANN, 1968, Abb. 63–65 und Tab. 19). Aus den Diagrammen geht hervor, dass die Grösse der Backenzähne von vorn nach hinten bei *Microstonyx choeroides* etwas mehr zunimmt als bei *Hyotherium palaeochoerus*. Die letzten Molaren beider Arten sind durchweg gleich gross. Doch auch die Prämolaren und die vorderen Molaren überschneiden sich in der Grössenvariation so weitgehend, dass sie allein durch Massangaben kaum zu unterscheiden sind.

²⁾ Den Vorständen der genannten Sammlungen bin ich für ihr freundliches Entgegenkommen sehr dankbar.

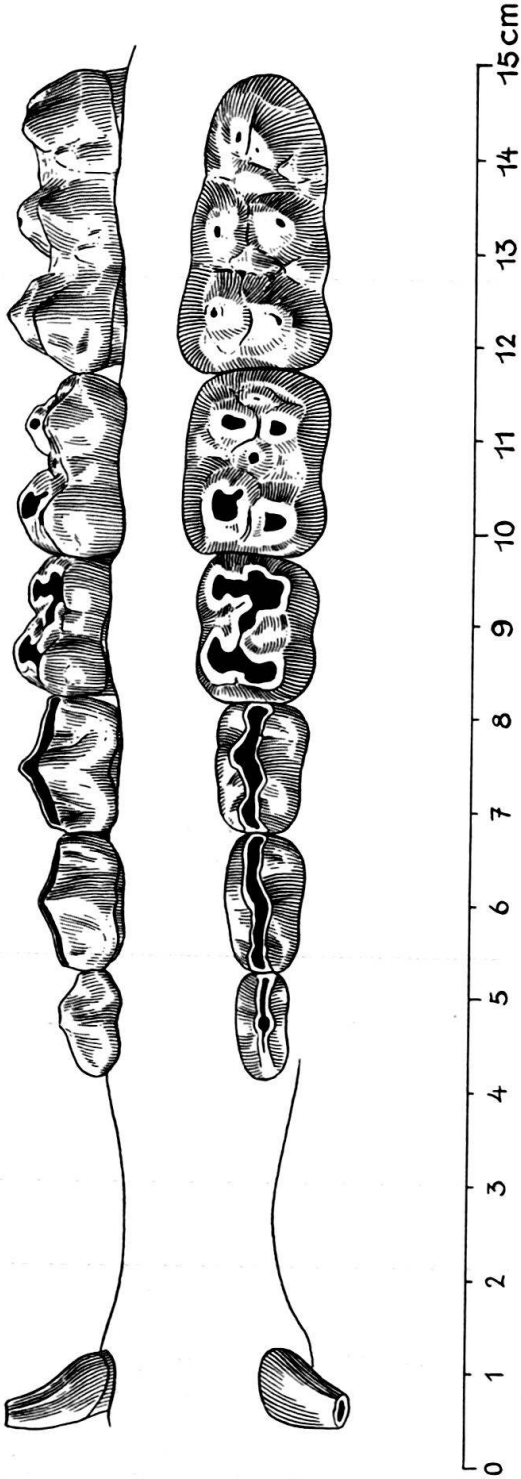


Fig. 2. *Microstonyx choeroides* (POMEL), Monte Bamboli, Provinz Grosseto, Toscana. Eckzahn und Backenzähne des rechten Unterkiefers (spiegelbildlich), zusammengestellt nach Originalen im Istituto di Geologia dell'Università di Pisa, $\times 1$. Die Molaren sind der Beleg zu STEHLIN 1899, S. 56, Taf. 2, Fig. 6.

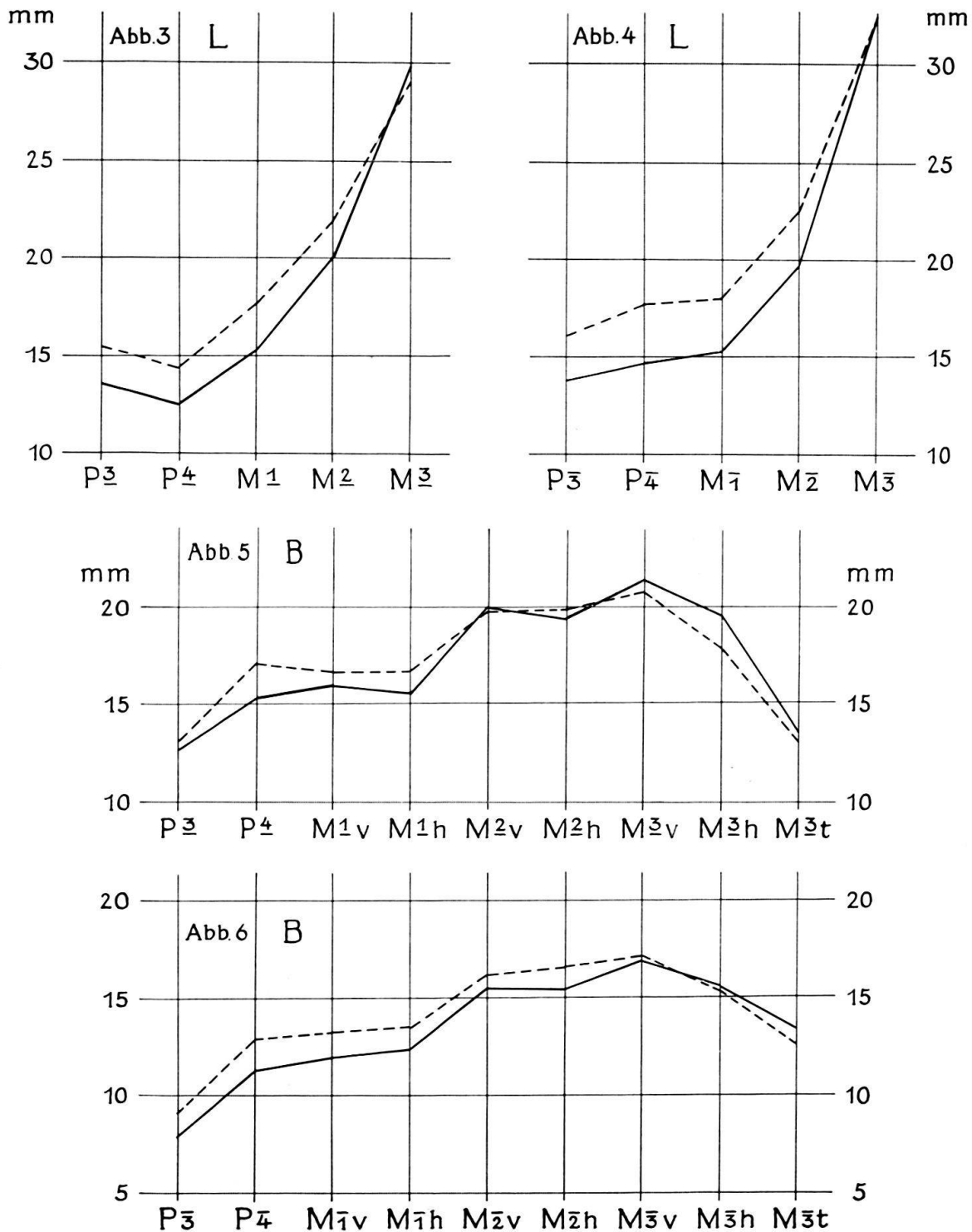


Fig. 3–6. Mittelwerte der Längen und Breiten der Backenzähne P_{3/3}–M_{3/3} in Millimetern, berechnet aus den Massen der Einzelzähne von *Microstonyx choeroides* (durchgezogene Linie) und *Hyotherium palaeochoerus* (gestrichelt).

3. Zahn­längen des Oberkiefers 5. Zahn­breiten des Oberkiefers

4. Zahn­längen des Unterkiefers 6. Zahn­breiten des Unterkiefers

(Zahlenwerte und Messmethode in: HÜNERMANN 1968, S. 14–16, Tab. 19)

Erläuterungen der Abkürzungen: L = Länge, B = Breite, v = Breite des vorderen Hügelpaares, h = Breite des hinteren Hügelpaares, t = Breite des Talon bzw. Talonid.

Da jedoch von beiden Arten am häufigsten isolierte Molaren vertreten sind und ausserdem LORENZ (1968, S. 214) beide Arten im Becken von Baccinello und Cana nachweisen konnte, stellt sich erneut die Frage nach Merkmalen zur Unterscheidung der Molaren von *Microstonyx choeroides* und *Hyotherium palaeochoerus*.

Die Molaren typischer Vertreter des *Microstonyx choeroides* sind etwas brachydonter und haben kräftigere Basalwarzen als die von *Hyotherium palaeochoerus*. Ausserdem sind die ersten Molaren bei *Microstonyx choeroides* durchweg etwas kleiner als bei *Hyotherium palaeochoerus*. Infolgedessen fällt der Grössenunterschied zwischen M1 und M2 vor allem in der Breite bei *Microstonyx choeroides* mehr auf als bei *Hyotherium palaeochoerus*, was MOTT (1966, S. 88) im Rahmen der Untersuchung eines Schädels von *Hyotherium palaeochoerus* bestätigt.

Obwohl die dritten Molaren reicher gegliederte Kronen aufweisen als die beiden vorderen, bereitet ihre spezifische Bestimmung grosse Schwierigkeiten. Die M³ sind bei *Microstonyx choeroides* oft etwas breiter als bei *Hyotherium palaeochoerus*. Das beruht wohl vorwiegend darauf, dass bei *Microstonyx choeroides* der vordere Innenhügel und der hintere Aussenhügel etwas kräftiger ausgebildet sein können. An den M₃ verdient vor allem die Talonidregion Beachtung. Wie bereits früher angedeutet (HÜNNERMANN, 1963, S. 345), ist hinter den Haupthügeln der M₃ im Talonid lingual neben dem Verbindungshügel und dem Schlusshügel ein dritter Hügel angelegt. Dieser dritte Hügel ist bei *Hyotherium palaeochoerus* immer kleiner als die beiden anderen. Bei *Microstonyx choeroides* kann er jedoch genauso stark wie der Schlusshügel entwickelt sein. In diesem Falle verdrängt er den Schlusshügel labialwärts. Diese Talonidform, die bei den grossen Arten von *Microstonyx* noch häufiger vorkommt als bei *Microstonyx choeroides*, dient als zusätzliches Argument für die Zuordnung von *Microstonyx choeroides* zur Gattung *Microstonyx*.

Mit diesen Merkmalen sind die Molaren von *Microstonyx choeroides* und *Hyotherium palaeochoerus* meist voneinander zu unterscheiden. Dennoch dürften bei atypischen, isolierten Molaren Fehlbestimmungen gelegentlich unvermeidbar sein.

5. Verbreitung und Herkunft von *Microstonyx choeroides*

Microstonyx choeroides konnte bisher nur aus der Toscana nachgewiesen werden. Den auf *Microstonyx choeroides* bezogenen Suiden aus den Belvedereschottern bei Wien (STHLIN, 1899, S. 56, 151, 253, Taf. 2, Fig. 20–21, Taf. 5, Fig. 19) stellte THENIUS (PAPP & THENIUS, 1954, S. 67) bereits zu *Hyotherium palaeochoerus*. Alle weiteren Fundangaben zu *Microstonyx choeroides* wurden schon von STEHLIN (1899, S. 56–57) angezweifelt. Sie beziehen sich auf andere Suidenarten.

Die meisten Belege zu *Microstonyx choeroides* entstammen alten Aufsammlungen aus dem Lignit von Monte Bamboli, Casteani, Montemassi und Ribolla in der Provinz Grosseto. Neuerdings ist dieser Suide auch aus dem Becken von Baccinello und Cana bekannt geworden (GILLET, LORENZ & WOLTERS DORF, 1965, S. 32–33). LORENZ (1968, S. 155ff.) erwähnt aus drei Horizonten des dortigen Profils Säugerfaunen: im unteren Horizont (Lignitflöz, V1, Schicht 5) sind keine Suiden gefunden worden. Der mittlere Horizont (mergeliger Silt, V2, Schicht 11) erbrachte *Microstonyx choeroides* und der obere Horizont (Sandstein, V3, Schicht 17) *Hyotherium palaeochoerus*.

Die Art des Vorkommens von *Microstonyx choeroides* im Becken von Baccinello und Cana ist vor allem aus zwei Gründen bemerkenswert. Vor der Entdeckung dieser neuen Funde war anzunehmen, dass *Microstonyx choeroides* ein typisches Element der Lignitfauna sei. Die Lignitfazies wurde petrographisch, chemisch, floristisch und pollenanalytisch untersucht (LORENZ, 1968, S. 193). Die Ergebnisse lassen darauf schließen, dass der ehemalige Lebensraum eine Moorlandschaft war. Auf das sumpfige Ablagerungsmilieu des Grosseto-Lignites wies auch schon HÜRZELER (1958, S. 5) hin. Diese Beobachtung liess die Annahme zu, dass es sich bei *Microstonyx choeroides* um eine typische Sumpfwaldform handelt. Demgegenüber zeigen die Funde von *Microstonyx choeroides* im mittleren (V2) und *Hyotherium palaeochoerus* im oberen (V3) Horizont des Profils von Baccinello, dass *Microstonyx choeroides* auch unter den gleichen faziellen Bedingungen auftreten kann wie *Hyotherium palaeochoerus*. Als kennzeichnende Elemente von Waldbiotopen ohne Sumpfwaldcharakter waren Hyotherien im europäischen Neogen verbreitet.

Ausserdem zeigt die Verteilung der Suidenfunde im Profil von Baccinello, dass *Microstonyx choeroides* (in V2) früher als *Hyotherium palaeochoerus* (in V3) aufgetreten ist. Diese Beobachtung wird durch die zeitliche Parallelisierung des Lignites von Baccinello mit dem von Monte Bamboli gestützt (LORENZ, 1968, S. 214). Die stratigraphischen Zusammenhänge waren mir jedoch noch nicht bekannt als ich die Suiden von Baccinello bestimmte (LORENZ 1968, S. 214). Der Grund, für *Microstonyx choeroides* ein höheres Alter anzunehmen als für die übrigen Arten von *Microstonyx* sowie für *Hyotherium palaeochoerus*, beruhte indessen auf Überlegungen im Zusammenhang mit der Herkunft von *Microstonyx*.

Untersuchungen zur Frage nach der Abstammung von *Microstonyx choeroides* sind deshalb besonders interessant und zugleich schwierig, weil diese Suidenform bisher ausschliesslich in dem eng umgrenzten Fundgebiet der Provinz Grosseto nachgewiesen ist. Dort ist sie allerdings für einen Suiden ungewöhnlich häufig (433 Zähne). Wie bereits früher ausgeführt werden konnte (HÜNERMANN, 1968, S. 49, 56, 59, 60) wird *Microstonyx* gebissmorphologisch aus dem indischen *Dicoryphochoerus* (PILGRIM, 1926) abgeleitet, welches in den Siwalik-Schichten von der Chinji- bis zur Pinjor-Stufe vorkommt. Für den Nachweis der phylogenetischen Zusammenhänge eignen sich besonders die kleinwüchsigen und gebissmorphologisch noch weniger spezialisierten Arten beider Gattungen. Es sind dies *Microstonyx choeroides* einerseits sowie *Dicoryphochoerus chisholmi* und *Dicoryphochoerus haydeni* aus der Chinji-Stufe der unteren Siwalik-Serie andererseits. Die Chinji-Stufe entspricht zeitlich dem europäischen Obermiozän (DEHM, zu OETTINGEN-SPIELBERG & VIDAL, 1963, S. 23, Abb. 2 und S. 26) bzw. dem oberen Vindobonium im weiteren Sinne (THENIUS, 1959, S. 293, Tab. 31). Daher wird angenommen, dass die Abspaltung von *Microstonyx* aus *Dicoryphochoerus* frühestens im Tortonium und spätestens im Sarmatium erfolgt sein muss.

Wenn *Microstonyx choeroides* bisher noch in keinem anderen Fundgebiet Eurasiens als in der Toscana nachgewiesen wurde, so kann man diese Tatsache nach den Neufunden im mittleren Horizont des Profils von Baccinello nicht mehr auf fazielle Bedingungen und paläogeographische Isolation zurückführen. Wahrscheinlicher ist der Grund für das Fehlen weiterer Fundstellen mit *Microstonyx choeroides* darin zu

suchen, dass bisher allgemein nur sehr spärliche Kenntnis über Säugetierfaunen des jüngsten Sarmatium zu gewinnen war. Diese Gründe gaben Anlass, *Microstonyx choeroides* stratigraphisch früher einzustufen als die grossen Arten von *Microstonyx* und *Hyotherium palaeochoerus*.

Aus den Übersichten von LORENZ (1968, S. 156, 176, 192 und 194) geht hervor, dass die Säugetierfaunen des unteren und mittleren Vertebratenhorizontes im Profil von Baccinello untereinander sowie mit der Fauna des Lignites von Monte Bamboli weitgehend übereinstimmen. Von denjenigen Elementen, die in diesen drei Faunen zugleich vertreten sind, wurden lediglich *Oreopithecus bambolii* GERVAIS (HÜRZELER, 1958) und *Paludotona etruria* DAWSON (DAWSON, 1959) in neuerer Zeit monographisch bearbeitet. Der Primate *Oreopithecus bambolii* lässt keine stratigraphische Einordnung zu. Bei der Einstufung des ochotoniden Lagomorphen *Paludotona etruria* hielt sich DAWSON (1959, S. 157) an die damals allgemein verbreitete Auffassung, dass der Grosseto-Lignit frühpontisch sei. Bezeichnenderweise trifft jedoch für die von DAWSON aufgestellte Gattung und Art die selbe Verbreitung zu wie für *Microstonyx choeroides*. *Paludotona etruria* kommt nämlich auch nur in der Toscana vor. Ausserdem zeigt der gebissmorphologische Vergleich mit anderen Lagomorphen (DAWSON, 1959, S. 164), dass *Paludotona etruria* die engsten Beziehungen aufweist zu *Lagopsis*, einer für das europäische Miozän bezeichnenden Gattung. Infolgedessen wäre obersarmatisches Alter für *Paludotona etruria* ebenfalls nicht auszuschliessen.

Die stratigraphische Einstufung anhand von *Microstonyx choeroides* findet eine weitere Stütze in der Fauna des oberen Vertebratenhorizontes (V3) im Profil von Baccinello. Diese hat ein völlig anderes Gepräge. Dort kommt nämlich *Hyotherium palaeochoerus* als Begleiter von *Hipparion gracile* vor.

Nun wird die Einwanderung des dreizehigen Equiden *Hipparion* in Europa heute allgemein mit dem Beginn des Pliozäns gleichgesetzt (THENIUS, 1959, S. 285). Daneben ist *Hyotherium palaeochoerus* im mittleren und westlichen Europa durchweg für den Waldtypus der Hipparionfauna kennzeichnend. Als endemisch entstandene Suidenart tritt *Hyotherium palaeochoerus* mancherorts jedoch schon etwas früher als *Hipparion* im oberen Sarmatium auf (DEHM, 1955, S. 83). *Microstonyx choeroides* hingegen ist bisher nur in tieferen Horizonten ohne *Hipparion* und *Hyotherium palaeochoerus* nachgewiesen. Infolgedessen sprechen alle derzeit erreichbaren Hinweise auf die Verbreitung und phylogenetische Herkunft für ein sarmatisches Alter von *Microstonyx choeroides*.

Ob andere Elemente der Säugetierfauna des unteren und mittleren Vertebratenhorizontes von Baccinello sowie des Lignites von Monte Bamboli, Casteani, Montemassi und Ribolla diese Einstufung rechtfertigen oder das Gewicht der stratigraphischen Aussage verlagern werden, bleibt bis zur eingehenden Vergleichsuntersuchung der Gesamtfaua abzuwarten.

Aus den genannten Gründen ist die früher von mir vertretene Ansicht, die Gattung *Microstonyx* sei insgesamt im Pontium leitend (HÜNNERMANN, 1963, S. 342 und 1968, S. 62), dahingehend zu korrigieren, dass *Microstonyx choeroides* als Leitform für das Pontium entfällt. Davon abgesehen kann im folgenden gezeigt werden, dass die spezialisierten Riesenformen von *Microstonyx* in den europäischen Hipparionfaunen eine stratigraphisch wie ökologisch bezeichnende Rolle spielen.

6. *Microstonyx* in der europäischen *Hipparion*fauna

Die Abgrenzung des Miozäns gegen das Pliozän auf biostratigraphischer Grundlage unterliegt grossen Schwankungen, weil die Ergebnisse mikropaläontologischer Untersuchungen mit den Befunden der Molluskenstratigraphie einerseits sowie der Abfolge der Säugetierfaunen andererseits bisher noch nicht exakt zu korrelieren sind (PAPP, 1959, S. 15). Der Vorschlag von STROMER (1928, S. 63), diese Grenze aufgrund des Wandels der Säugetierfaunen zwischen das Sarmatium und Pannonium bzw. Pontium zu legen, wird im deutschsprachigen Schrifttum heute wohl meist angenommen (v. KOENIGSWALD, 1964, S. 146). Als ausschlaggebendes Kriterium für den Beginn des Pliozäns ist demnach die Einwanderung von *Hipparion* nach Eurasien zu bewerten (ABEL, 1914, S. 247 und 278).

Der Zusammenhang zwischen dem ersten Auftreten von *Hipparion* in Europa und dem Beginn des Pliozäns war jedoch lange umstritten (STROMER, 1940, S. 92–93). Man sah nämlich *Hipparion* als reinen Grasland- und Steppenbewohner an (STROMER, 1937, S. 11), obwohl v. KOENIGSWALD bereits 1929 erkannt hatte, dass es auch im unterpliozänen Waldbiotop vorkommt. Aus diesem Missverständnis heraus betonte KUHN-SCHNYDER nachdrücklich, man müsse im europäischen Pontium eine ausgesprochene Waldfauna mit der Typuslokalität Eppelsheim in Rheinhessen von einer in der alten Welt weit verbreiteten und nach dem klassischen Fundort Pikermi bei Athen benannten Steppenfauna unterscheiden (siehe in: HESCHELER† & KUHN, 1949, S. 141, 144 und 162).

Die faziellen Verschiedenheiten von Pikermifaunen und Eppelsheimer Faunen erschweren nach wie vor den Nachweis ihrer Gleichaltrigkeit im europäischen Pliozän. Diese Schwierigkeiten beruhen auf mehreren Faktoren (THENIUS, 1949): In den unterpliozänen Säugetierfaunen gibt es nur relativ wenige Arten, die sowohl im Steppen- als auch im Waldbiotop vorkommen. Zu diesen ökologisch indifferenten Formen gehören neben *Hipparion* vor allem Carnivoren und Proboscider. Die meisten Faunenelemente sind hingegen entweder typische Steppenformen, so Giraffen, Antilopen, Gazellen und Steppennashörner oder Waldbewohner, wie die meisten Schweinearten, Hirsche, Waldnashörner und andere.

Die Steppenformen sind durchweg Zuwanderer aus Asien. Durch ihre Fremdartigkeit gegenüber anderen Neogenfaunen Europas prägen sie daher einen deutlich hervortretenden, neuen Faunencharakter im europäischen Pliozän. Die Organisationshöhe der meist aus bodenständigen Ahnen hervorgegangenen Waldbewohner lässt sich oft nur schwer beurteilen. Die diagnostischen Merkmale der Umwandlung von miozänen in pliozäne Arten sind hier im allgemeinen wenig augenfällig. Hinzu kommt, dass der Selektionsdruck in schützenden Waldgebieten offenbar geringer war als in der offenen Steppenlandschaft. In den pliozänen Waldfaunen haben sich nämlich zahlreiche Durchläufer aus dem Miozän erhalten. Von diesen Superstiten ist zwar die Individuenzahl der einzelnen Arten gering, doch konnten sie unter den günstigen Lebensbedingungen des Waldbiotops weit in das Pannonium hinein überdauern (TOBIEN, 1952, S. 12 und 1955, S. 29). Schliesslich treten die *Hipparion*faunen vom Eppelsheimer und Pikermitypus nicht immer in deutlich trennbarer Zusammensetzung auf. Vor allem im mittleren und westlichen Europa sind Mischfaunen verbreitet, in denen sich diese beiden Tiergesellschaften nicht so deutlich auseinanderhalten lassen. Dies wird auf den

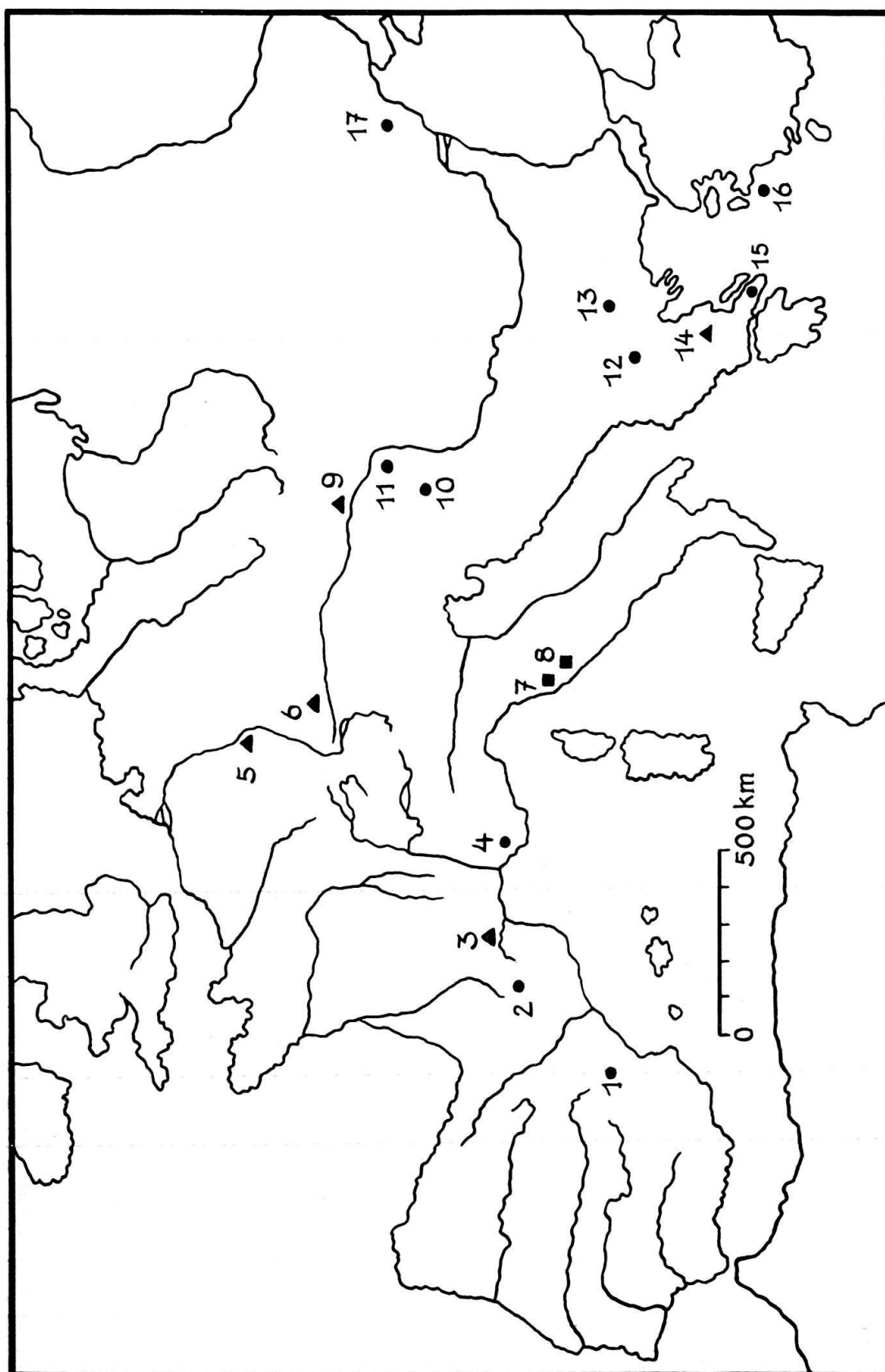


Fig. 7. Fundorte der Gattung *Microstonyx* in Europa. Punkte ● *Microstonyx major-eryanthius*, Dreiecke ▲ *Microstonyx antiquus*, Quadrate ■ *Microstonyx choeroides*. Quellenhinweise sind nur für die Fundorte angegeben, von denen kein Originalmaterial vorlag. Zur Numerierung vgl. Tabelle 2.

Tab. 2. (Numerierung wie in Fig. 7)

Land	Nr.	Fundort	Bezirk	Microstonyx-Art	Quellenhinweis
Spanien	1	Concud bei Teruel	Aragonien	<i>major-erymanthius</i>	CRUSAFONT & VILLALTA 1948, S. 20
	2	Estavar, Bellver	Cerdagne	<i>major-erymanthius</i>	
Frankreich	3	Montredon	Aude	<i>antiquus</i>	THENIUS 1955, S. 202
	4	Mont Léberon	Vaucluse	<i>major-erymanthius</i>	GERVAIS 1852, Taf. 12, Fig. 2
Deutschland	5	Dinotheriensande	Rheinland-Pfalz	<i>antiquus</i>	
	6	Salmendingen, Melchingen	Baden-Württemberg	<i>antiquus</i>	
Italien	7	Monte Bamboli	Grosseto	<i>choeroides</i>	
	8	Baccinello, Cana	Grosseto	<i>choeroides</i>	
Österreich	9	Wiener Becken	Niederösterreich	<i>antiquus</i>	THENIUS, mündl. Mitteilung
Ungarn	10	Polgardi	Fejer	<i>major-erymanthius</i>	
	11	Csákvár	Fejer	<i>major-erymanthius</i>	
Jugoslawien	12	Titov Veles	Mazedonien	<i>major-erymanthius</i>	GAREVSKI 1956, S. 73
Bulgarien	13	Kalimanzi, Kromidovo	Sweti Wratsch	<i>major-erymanthius</i>	BAKALOV 1934, S. 325
Griechenland	14	Sophades	Thessalien	<i>antiquus</i>	THENIUS 1955, S. 199
	15	Pikermi	Athen	<i>major-erymanthius</i>	
	16	Samos	Insel Samos	<i>major-erymanthius</i>	
Russland	17	zahlreiche Fundorte	Ukraine	<i>major-erymanthius</i>	TROFIMOV 1954, S. 65

Landschaftscharakter jenes Raumes zurückgeführt (STROMER, 1940, S. 91 und HESCHELER † & KUHN, 1949, S. 144). Viele Waldgebiete des Miozäns haben im Pliozän nur allmählich Steppencharakter angenommen. Doch nicht nur diese Parklandschaften bildeten einen Übergang, sondern in Galeriewäldern entlang der damaligen Flußsysteme konnten sich an Tränken und Suhlen Steppenformen mit Waldbewohnern vermischen und an Sterbeplätzen Taphozöosen bilden.

Nach diesen Erörterungen gewinnen alle Säugerarten Bedeutung, die zur stratigraphischen Einstufung und ökologischen Beurteilung unterpliozäner Fundplätze zugleich beitragen. Dazu gehören auch die grosswüchsigen Arten der Gattung *Microstonyx*.

In Tabelle 2 sind die wichtigsten Fundorte von *Microstonyx* in Europa zusammengestellt worden. Quellenangaben wurden dabei nur für die Fundorte gemacht, von denen keine Belege zugänglich waren. Den Hinweis auf den Fund von *Microstonyx antiquus* (KAUP, 1833) im Pannonium des Wiener Beckens verdanke ich Prof. Dr. E. THENIUS.

Vergleicht man die Fundorte von *Microstonyx* (Fig. 7) mit der Verbreitung der Hipparionfaunen (THENIUS, 1951, Abb. 1 und TOBIEN, 1956, Abb. 1 und 2) so ergibt sich, dass die grossen Arten von *Microstonyx* mit einer Ausnahme als Begleiter von *Hipparion* auftreten. Deshalb kann mit THENIUS (1955, S. 199) auch für Sophades pannonisches Alter angenommen werden, obwohl an diesem Fundort bisher keine Begleitfauna von *Microstonyx antiquus* nachgewiesen werden konnte. Darüberhinaus kennzeichnet *Microstonyx antiquus* den Waldtypus, *Microstonyx major-erymanthius* den Steppentypus der Hipparionfauna.

Über Zeit und Ort der ökologischen Differenzierung von *Microstonyx* können bis jetzt nur Vermutungen geäussert werden. Die Antwort auf diese Frage wird aus folgenden Gründen erschwert: Das zeitliche und räumliche Vorkommen der urtümlichsten Art der Gattung, *Microstonyx choeroides*, ist sehr eng begrenzt. Ausserdem war bisher die Berechtigung des Artnamens *Microstonyx erymanthius* (ROTH & WAGNER, 1854) gegenüber dem älteren Namen *Microstonyx major* (GERVAIS, 1852) noch nicht zu klären. Mir sind keine durchgreifenden gebissmorphologischen Unterschiede bekannt, welche die Aufrechterhaltung zweier selbständiger Arten rechtfertigen würden. Das russische und das asiatische Material von *Microstonyx* kenne ich jedoch nicht aus eigener Anschauung. Wenn viele Autoren dem Namen *Microstonyx erymanthius* gegenüber *Microstonyx major* den Vorzug geben, so beruht das vor allem darauf, dass *Microstonyx erymanthius* durch besseres Typusmaterial belegt ist, das ausserdem von der Typuslokalität Pikermi stammt. Bis jetzt ist aus asiatischen Hipparionfaunen mit Steppencharakter nur *Microstonyx major-erymanthius* beschrieben worden und zwar, aus der chinesischen Provinz Shansi (PEARSON, 1928, S. 56) sowie vom persischen Maragheh (DE MECQUENEM, 1911, S. 91) und aus der Nähe von Evci in der Türkei (OZANSOY, 1965, S. 57).

Die beiden Waldformen *Microstonyx antiquus* und *Microstonyx choeroides* kommen nach derzeitiger Kenntnis nur in Europa vor. Daher kann noch nicht beurteilt werden, ob *Microstonyx antiquus* in Europa oder Asien entstanden ist. Infolgedessen bleibt auch noch offen, ob *Microstonyx antiquus* als einheimisches Element der Waldfauna oder als Einwanderer aus Asien anzusehen ist.

ANGEFÜHRTE SCHRIFTEN

- ABEL, O. (1914): *Die vorzeitlichen Säugetiere*. v + 309, 250 Abb., Jena (G. Fischer).
- AZZAROLI, A. (1954): *Filogenesi e biologia di Sus strozzi e di Sus minor*. *Palaeontografica italica*, n.s. 18, Jg. 1952–1953, 41–76, 12 Abb., Taf. 9–20.
- BAKALOV, P. (1934): *Die Hipparionenfauna von Kalimanzi und Kromidovo, Bezirk Sweti Wratsch, SW-Bulgarien. 1. Fissipedia und Suidae*. Jb. Univ. Sofia, physik.-math. Fakultät 30, (3), Naturwiss., 313–349, 7 Taf. (russisch mit deutscher Zusammenfassung).
- CRUSAFONT PAIRO, M. & LAVOCAT, R. (1954): *Schizoschoerus un nuevo genera de Suidos del Pontiense inferior (Vallesiense) des Vallès-Penedès*. Not. y Comun. Inst. geol. miner. Espagn. 36, 81–90, 2 Abb.
- CRUSAFONT PAIRO, M. & DE VILLALTA, J. F. (1948): *El Mioceno Continental del Vallès y sus yacimientos de Vertebrados*. Publ. fundación Bosch & Cardellach 3, 1–30, Sabadell.
- DAWSON, M. R. (1959): *Paludotona etruria, a new ochotonid from the Pontian of Tuscany*. Verh. naturforsch. Ges. Basel 70, (2), 157–166, 7 Abb.
- DEHM, R. (1955): *Die Säugetier-Faunen in der Oberen Süßwassermolasse und ihre Bedeutung für die Gliederung*. Erl. geol. Übersichtskt. süddeutsch. Molasse 1:300000, 81–88.
- DEHM, R., ZU OETTINGEN-SPIELBERG, TH. & VIDAL, H. (1963): *Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan, 3. Dinotherium in der Chinji-Stufe der Unteren Siwalik-Schichten*. Abh. bayer. Akad. Wiss. math.-naturwiss. Kl., n. F., H. 114, 1–34, 2 Abb., 2 Taf.
- GAREVSKI, R. (1956): *Neue Fundstellen der Pikermifauna in Mazedonien*. Act. Mus. macedon. Sci. Natur. 4, (4, 35), 69–96, 9 Abb., Skopje.
- GERVAIS, P. (1852): *Zoologie et Paléontologie françaises (animaux vertébrés) ou nouvelles recherches sur les animaux vivants et fossiles de la France*. 1–3, viii + 271, 80 Taf., Paris, (A. Bertrand), 1848–1852.
- GILLET, S., LORENZ, H. G. & WOLTERS DORF, F. (1965): *Introduction a l'étude du miocène supérieur de la région de Baccinello (environs de Grosseto, Italie)*. Bull. Serv. géol. Als. Lorr. 18 (1), 31–42, 1 Abb., Taf. 1–2.
- HESCHELER, K. † & KUHN, E. (1949): *Die Tierwelt der prähistorischen Siedlungen der Schweiz*. In: O. TSCHUMI. Urgeschichte der Schweiz 1, 121–368, Abb. 38–146, Frauenfeld (Huber).
- HÜNERMANN, K. A. (1963): *Die Hyotheriinae (Artiodactyla, Mammalia) aus dem Unterpliozän Rheinhessens*. Senck. leth. 44, (4) 341–355, 9 Abb.
- (1968): *Die Suidae (Mammalia, Artiodactyla) aus den Dinotheriensanden (Unterpliozän = Pont) Rheinhessens (Südwestdeutschland)*. Schweiz. paläont. Abh. 86, 1–96, 68 Abb., 19 Tab., 1 Taf.
- HÜRZELER, J. (1958): *Oreopithecus bambolii Gervais. A preliminary Report*. Verh. naturforsch. Ges. Basel 69, (1), 1–48, 26 Abb.
- KAUP, J. J. (1833): *Description d'ossements fossiles de Mammifères*, H. 2, S. 1–31, Darmstadt (J. G. Heyer).
- KOENIGSWALD, G. H. R. v. (1929): *Bemerkungen zur Säugetierfauna des rheinhessischen Dinotheriensandes*. Senck. 11, (4), 267–279.
- (1964): *Zur Obergrenze des Miozäns*. Proc. 3. Sess. Committee mediterr. Neogene Stratigr., 146–147, Bern.
- LORENZ, H. G. (1968): *Stratigraphische und mikropaläontologische Untersuchungen des Braunkohlengebietes von Baccinello (Provinz Grosseto, Italien)*. Rivista ital. Paleont. Stratigr. 74, (1), 147–270, 30 Abb., 1 Kt.
- MECQUENEM, R. DE (1911): *Contribution a l'étude du gisement des vertébrés de Maragha et de ses environs*. Ann. histor. natur. 1, Paléont., 1–98, Taf. 1–14, Paris 1908–1911.
- MOTTL, M. (1966): *Neue Säugetierfunde aus dem Jungtertiär der Steiermark. 7. Ein vollständiger Hyotherium palaeoschoerus-Schädel aus dem Altplozän (Pannon) Südost-Österreichs*. Mitt. Mus. Bergbau, Geol. Techn., H. 28, 73–101, Taf. 1–3.
- OZANSOY, F. (1965): *Etude des gisements continentaux et des Mammifères du Cénozoïque de Turquie*. Mém. Soc. géol. France, n.s. 44, (6), Mém. 102, 1–91, 13 Abb., Taf. 1–10.
- PAPP, A. (1959): *Tertiär, erster Teil, Grundzüge regionaler Stratigraphie*. Hb. strat. Geol. 3, (1), xi + 411, 89 Abb., Stuttgart (Enke).
- PAPP, A. & THENIUS, E. (1954): *Vösendorf – ein Lebensbild aus dem Pannon des Wiener Beckens*. Mitt. geol. Ges. Wien 46, 1–109, Taf. 1–15.
- PEARSON, H. S. (1928): *Chinese Fossil Suidae*. Palaeont. sinica, (C), 5, (5), 1–75, 37 Abb., Taf. 1–4.

- PILGRIM, G. E. (1926): *The fossil Suidae of India*. Palaeont. indica n.s. 8, (4), 1–65, Taf. 1–20.
- POMEL, A. (1848): *Observations paléontologiques sur les hippopotames et les cochons*. Bibl. univ. Genève, Arch Sci. Phys. natur. 8, 155–162.
- ROTH, J. & WAGNER, A. (1854): *Die fossilen Knochen-Überreste von Pikermi in Griechenland*. Abh. kgl. bayer. Akad. Wiss. (2), 7, 371–464, Taf. 7–13.
- STEHLIN, H. G. (1899): *Über die Geschichte des Suiden-Gebisses*. Abh. schweiz. paläont. Ges. 26–27, vii + 527, 9 Abb., Taf. 1–10.
- STROMER, E. (1928): *Wirbeltiere im obermiocänen Flinz Münchens*. Abh. bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt. 32, (1), 1–71, 3 Abb., Taf. 1–3.
- (1937): *Der Nachweis fossilführenden, untersten Pliocäns in München*. Abh. bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., n. F. 42, 1–20, 1 Taf.
 - (1940): *Die jungtertiäre Fauna des Flinz und des Schweiss-Sandes von München, Nachträge und Berichtigungen*. Abh. bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt. n. F. H. 48, 1–102, 3 Abb., Taf. 1–3.
- THENIUS, E. (1949): *Gab es im Wiener Becken eine Pikermifauna?* Anz. österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl. Jg. 1949, Nr. 8, 185–192.
- (1950): *Postpotamochoerus nov. subgen. hyotherioides aus dem Unterpliozän von Samos (Griechenland) und die Herkunft der Potamochoeren*. Sitzber. österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl. (1) 156, (1–5), 25–36, 2 Abb.
 - (1951): *Die jungtertiäre Säugetierfauna des Wiener Beckens in ihrer Beziehung zu Stratigraphie und Ökologie*. Erdöl-Ztg. 67, Nr. 5, 52–54, 1 Abb.
 - (1955): *Studien über fossile Vertebraten Griechenlands 4. Sus antiquus aus den Ligniten von Sophades (Thessalien) und die Altersstellung der Fundschichten*. Ann. géol. Pays helléniques, (1), 6, 199–205, 2 Abb.
 - (1956): *Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste des steirischen Tertiärs. 8. Die Suiden und Tayassuiden des steirischen Tertiärs*. Sitzber. österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl. (1), 165, (4–5), 337–382, 31 Abb.
 - (1959): *Tertiär, zweiter Teil, Wirbeltierfaunen*. Hb. strat. Geol. 3, (2), xi + 328, 12 Abb., Taf. 1–10, Stuttgart (Enke).
- TOBIEN, H. (1952): *Indarctos und Ursavus (Carnivora, Mamm.) aus den unterpliozänen Dinotheriensanden Rheinhessens. Aus dem Nachlass von Dr. Karl Weitzel*. Notizbl. hess. Landesamt. Bodenforsch. (6), H. 3, 7–14, Taf. 1.
- (1955): *Neue und wenig bekannte Carnivoren aus den unterpliozänen Dinotheriensanden Rheinhessens*. Notizbl. hess. Landesamt. Bodenforsch. 83, 7–31, 3 Abb., Taf. 1.
 - (1956): *Zur Ökologie der jungtertiären Säugetiere vom Höwenegg/Hegau und zur Biostratigraphie der europäischen Hipparion-Fauna*. Schr. Ver. Gesch. Naturgesch. Baar angrenzender Landesteile Donaueschingen Jg. 1956, H. 24, 208–223, 3 Abb.
- TROFIMOV, B. A. (1954): *Die fossilen Suiden des Genus Microstonyx*. In: Tertiäre Säugetiere, Teil 2. Über die Mammalia der südlichen SSSR. Trudy paläont. Inst. Akad. Nauk SSSR 47, 61–99, 13 Abb. (russisch).