Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften, 32/33, S. 171-190, 10 Abb., 2 Tab. Halle (Saale), Mai 2011

Vergleichende osteologische Untersuchungen am postcranialen Skelett von *Propalaeochoerus pusillus* (Suoidea) aus der untermiozänen Karstspaltenfüllung Tomerdingen (SW-Deutschland)

Meinolf Hellmund & Elmar P. J. Heizmann*

Hellmund, M. & Heizmann, E. P. J. (2011): Vergleichende osteologische Untersuchungen am postcranialen Skelett von *Propalaeochoerus pusillus* (Suoidea) aus der untermiozänen Karstspaltenfüllung Tomerdingen (SW-Deutschland). [Comparing osteological studies on the postcranial skeleton of *Propalaeochoerus pusillus* (Suoidea) from a fissure filling of Lower Miocene age.] – Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften, 32/33: 171-190, Halle (Saale).

Kurzfassung: Das postcraniale Skelettmaterial von *Propalaeochoerus pusillus* aus der untermiozänen (MN1) Spaltenfüllung Tomerdingen (Deutschland, Baden-Württemberg) wird untersucht und mit demjenigen des rezenten *Sus scrofa* (Suidae) und des *Tayassu tajacu/pecari* (Tayassuidae) verglichen. *Propalaeochoerus pusillus* war bereits odontologisch beschrieben und charakterisiert worden (Hellmund 1992).

Überraschender Weise zeigt das Extremitätenskelett von *P. pusillus* im Unterschied zur Bezahnung kaum tayassuide Anpassungen, sondern erweist sich als weitgehend plesiomorph. Dies äußert sich in einer fehlenden Verwachsung von Radius/Ulna und der Metacarpalia bzw. Metatarsalia III und IV. Offenbar zeichnet sich hier ein diachroner, "mosaikartiger" Entwicklungsmodus ab. Die Gebisse, insbesondere die Canini und die Molaren aus Tomerdingen sind unzweifelhaft "tayassuid" und der "modernen", rezenten Konfiguration weitgehend entsprechend ausgebildet, während das Skelett primitiv, generalisiert und undifferenziert "suid" ist. Inwieweit diese Gebissmorphologie einen phylogenetischen Zusammenhang mit den Tayassuidae begründet oder ob es sich dabei um eine frühe Parallelentwicklung handelt, kann an Hand der vorgenommenen Vergleiche nicht entschieden werden. Es erscheint in diesem Zusammenhang sinnvoll, *Propalaeochoerus* vorerst in die Überfamilie Suoidea einzuordnen und die Zuweisung in eine der Familien Suidae, Palaeochoeridae oder Tayassuidae noch bzw. wieder offen zu lassen.

Einer der wenigen sonst noch bekannten Extremitätenfunde aus dem Unter-/Mittel-Miozän Mitteleuropas stammt von Steinheim am Albuch (MN7). Es handelt sich um ein Autopodium von *Conohyus simorrensis*, dessen Seitenmetapodien noch weniger reduziert sind als bei *Propalaeochoerus* und damit die Zuordnung dieses Genus zu den Suidae bestätigen.

Inwieweit sich die tayassuide Morphologie von Zygo- und Autopodium in der Alten Welt oder in der Neuen Welt (z. B. in den südlichen USA, in Mittelamerika oder im nördlichen Südamerika) herausgebildet hat, muss beim gegenwärtigen Kenntnisstand ebenso dahingestellt bleiben.

Abstract: The postcranial skeleton of *Propalaeochoerus pusillus* of the Lower Miocene (MN1) fissure filling Tomerdingen (Schwäbische Alb, Südwestdeutschland) is investigated thoroughly and compared with the recent *Sus scrofa* (Suidae) and *Tayassu tajacu / pecari* (Tayassuidae). An odontological description and characterization of *Propalaeochoerus pusillus* had already be done by Hellmund (1992). Remarkably, the limb bones of *Propalaeochoerus pusillus* did not reveal any tayassuid characters in contrast to the dentitions. The manner of the bones is mostly plesiomorphic in displaying a lack of a fusion of radius and ulna, respectively, of the metacarpals and metatarsals III and IV.

Such points to a diachron and mosaic-like evolutionary mode. The teeth, e. g. canines and molars, originating from Tomerdingen are clearly "tayassuid" and correspond to the recent morphology of Tayassuids, whereas the skeleton is primitive, generalized and undifferentiated "suid". How far the mentionend dentition speaks for a phylogenetic connection with the Tayassuidae or displays an early parallel evolutionary trend cannot be judged at the present state of knowledge.

^{*}Anschriften der Verfasser:

Dr. Meinolf Hellmund (meinolf.hellmund@zns.uni-halle.de), Zentralmagazin Naturwissenschaftlicher Sammlungen, Geiseltalmuseum, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Domstr. 5, D-06108 Halle (Saale);

Dr. Elmar P. J. Heizmann (heizmann.smns@naturkundemuseum-bw.de), Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

Therefore it is appropriate to place *Propalaeochoerus pusillus* in the Superfamily Suoidea and leave an attribution to the Family Suidae, Palaeochoeridae or Tayassuidae open.

There is a further and extremely rare find from the Lower Middle Miocene coming from Steinheim am Albuch (Baden-Württemberg, Deutschland) (MN7), dealing with the autopodials of *Conohyus simorrensis*, whose lateral metapodials are more less reduced as is the case in *Propalaeochoerus pusillus*. Therefore an attribution to the Family Suidae is clearly indicated.

The question how far the tayassuid morphology of the zygopodium and the autopodials evolved in the Old or in the New World (e. g. in the South of the USA, in Middle America or in the northern part of South America) remains open.

Résumé: Le matériel postcranial de *Propalaeochoerus pusillus* provenant d'une fissure carstique à Tomerdingen (Allemagne, Bade-Wurttemberg) est étudié. Les os sont comparés à ceux des espèces récentes de *Sus scrofa* (Suidae) et de *Tayassu tajacu* (Tayassuidae). L'odontologie de *Propalaeochoerus pusillus* avait déjà été décrite et charactérisée par Hellmund (1992).

C'est étonnant qu'à la difference de la dentition le squelet des extrémités de *P. pusillus* ne montre presque pas d'adaptations tayassuidées, mais se revèle plésiomorphe. Cela est indiqué par la séparation complète de radius et ulna ainsi que des métacarpiens et métatarsiens III et IV. Il semble que cela démontre un mode d'évolution diachronique ou "en mosaique". Sans doute les dentitions de Tomerdingen, surtout les canines et les molaires, sont de type tayassuide et comparable à la configuration moderne des Tayassuidés récentes, tandis que le squelet montre des charactères primitifs généralisés du type suide non différencié. Les comparaisons faites ne permettent pas de décider, si la morphologie de la dentition reflète une connexion phylogénétique avec les Tayassuidés ou s'il s'agit d'une évolution parallèle précoce. Dans ce contexte il nous semble d'être plus raisonable de ranger *Propalaeochoerus* seulement parmi la supérfamille des Suoidea que dans une des familles de Suidae, Palaeochoeridae ou Tayassuidae. Peu de restes d'extrémités du Miocène inférieur ou moyen de l'Europe centrale appartenent à des Suoidea sont connus: Un autopode de *Conohyus simorrensis* provient de Steinheim am Albuch (MN7). Les métapodes latérales de cette espèce sont moins réduits que chez *Propalaochoerus* et confirment l'appartenance de ce genre aux Suidae. Basé sur l'état des connaissances actuelles on ne peut pas décider si la morphologie tayassuide de zygo- et autopode s'est formée dans l'Ancien Monde ou dans le Nouveau Monde (p. e. au Sud des États Unis, en Amérique centrale ou en Amérique du Sud septentrional).

Schlüsselwörter: Mammalia, Suoidea, Osteologie, Untermiozän, Karstspalte

Key words: mammals, Suoidea, osteology, Lower Miocene, fissure filling

1. Einleitung

Untermiozäne Vertreter der Suoidea haben in der Vergangenheit unterschiedliche systematische Zuordnungen erfahren (z. B. Ginsburg 1974, v. d. Made 1994, 1996, Heissig 2008). Am Beispiel von Propalaeochoerus pusillus (Ginsburg 1974) soll überprüft werden, ob die an der Bezahnung festgestellten tayassuiden Merkmale (Hellmund 1992) auch an dessen postcranialem Skelett verifizierbar sind. Belege zu letzterem sind im Allgemeinen selten. Eine Ausnahme bilden Karstspaltenfüllungen, da es hier oft zu größeren Konzentrationen von Bezahnungen und Skelettelementen kommt. Im Falle der nachfolgend behandelten Spaltenfüllung Tomerdingen (Schwäbische Alb, Südwestdeutschland) kommt hinzu, dass wegen der dort vorhandenen eingeschränkten Artenzahl eine problemlose Zuordnung der Postcranialelemente möglich ist, wie sich dies auch schon am Beispiel der Gattung Cainotherium gezeigt hat (Heizmann

1992). Zusätzlich wird ein teilweise artikulierter Hinterfuß von *Conohyus simorrensis* wegen seiner besonders vollständigen Erhaltung in die Untersuchung einbezogen. Die relevanten Unterscheidungsmerkmale werden im Vergleich mit den rezenten Gattungen *Sus* und *Tayassu* herausgearbeitet.

2. Fundstellen

2.1 Tomerdingen

Bei der Fossilfundstätte Tomerdingen nordöstlich von Ulm, handelt es sich um eine Karstspaltenfüllung, die bereits im Jahre 1928 ausgebeutet wurde. Typisch für derartige Fundstellen sind die Anreicherung von isoliertem Zahn- bzw. disartikuliertem Knochenmaterial, wozu auch das Knochenmaterial und die Dentitionen von *Propalaeochoerus pusillus* zählen. Details zur geologischen Situation, sowie eine Liste der bekannt gewordenen Vertebraten, finden sich bei Seemann & Berckhemer (1930).

2.2 Steinheim am Albuch

Die auf der östlichen Schwäbischen Alb (Baden-Württemberg, Deutschland) in einem mittelmiozänen Meteorkrater gelegene Fossilfundstelle Steinheim am Albuch hat in ihren Seeablagerungen eine außergewöhnlich reiche, vielfältige und hervorragend erhaltene Fauna und Flora überliefert, die für die Säugerzone MN7 charakteristisch ist.

Postcraniale Skelettelemente von Vertretern der Familie Suidae sind in stratifizierten Fundstellen vergleichsweise rar oder fehlen ganz, so z. B. auch in der Fundstelle Ulm-Westtangente, die sonst umfangreiches Fundmaterial erbracht hat (Heizmann et al. 1989, Hellmund 1991). Insofern ist der teilweise artikulierte Hinterfuß eines *Conohyus simorrensis* (Fam. Suidae) aus Steinheim am Albuch ein besonders bemerkenswertes Einzelstück (Heizmann & Reiff 2002).

3. Material und Bearbeitungsmethode

Das Vermessen der Knochen wurde mit einer mechanischen Uhrenschieblehre von Hand vorgenommen. Die Meßstrecken orientieren sich an der von v. d. Driesch (1976) empfohlenen Methode und sind damit "standardisiert". Die jeweiligen Meßwerte sind dadurch mit den in analoger Weise vermessenen Knochen unmittelbar vergleichbar. Hinsichtlich der Terminologie und der topographischen Lagebezeichnung am Skelett wird Bezug auf Schmid (1972) genommen, die deutschen Bezeichnungen der Taxa sind Wandrey (1987) entlehnt.

Folgende Objekte haben Eingang in die Untersuchungen gefunden:

fossil:

• Sammlung "Tertiäre Säugetiere" des Staatlichen Museums für Naturkunde, Stuttgart (SMNS):

zahlreiche isolierte, postcraniale, teils fragmentäre Skelettelemente aus der untermiozänen (MN 1) Karstspaltenfüllung Tomerdingen, SMNS (Nr. 47241a – 47288h) (Maße siehe: 9. Anhang): Atlas (5), Vertebrae cervicales (7), Vertebrae thoracales (11), Vertebrae lumbales (8), Costae (46), Scapula (10), Humerus (22), Ulna (11), Radius (29), Scaphoideum (5), Lunatum (11), Triquetrum (3), Pisiforme (9), Capitatum (7), Hamatum (8), Metacarpale II (4), Metacarpale III (21), Metacarpale IV (16), Metacarpale V (11), anteriore Grundphalanx III/IV (23), anteriore Mittelphalanx III/IV (23), anteriore Endphalanx III/IV (17), Sacrum (1), Pelvis (32), Femur (18), Patella (10), Tibia (33), Fibula (3), Calcaneus (30), Astragalus (25), Cuboid (15), Naviculare (13), Cuneiforme I (4), Cuneiforme III (5), Metatarsale II (18), Metatarsale III (12), Metatarsale IV (21), Metatarsale V (5), posteriore Grundphalanx III/IV (31), posteriore Mittelphalanx III/IV (24), posteriore Endphalanx III/IV (13):

teilweise artikulierter Hinterfuß eines *Conohyus simorrensis* (Fam. Suidae) aus Steinheim am Albuch, Mittelmiozän (MN 7), SMNS Inv. Nr. 44391, s. Abb. 131, S. 130, Heizmann & Reiff (2002).

rezent:

• Osteologische Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde, Stuttgart (SMNS):

Sus scrofa (weibl.), postcraniales Skelett (mit Schädel), adult, nicht montiert, Inv. Nr. SMNS 32081

Sus scrofa (weibl.), postcraniales Skelett (ohne Schädel), nicht montiert, Inv. Nr. SMNS 38184 *Sus scrofa* (Geschlecht ?), postcraniales Skelett (ohne Schädel), nicht montiert, Inv. Nr. SMNS 32082

Tayassu tajacu (Halsbandpekari), (Geschlecht ?), postcraniales Skelett (ohne Schädel), adult (Epiphysenfugen geschlossen), nicht montiert, Zoo Valparaiso, Inv. Nr. SMNS 16853

Tayassu tajacu (Halsbandpekari), (männl.), postcraniales Skelett (mit Schädel), adult, nicht montiert, stark usierte Canini und M3, Brasilien, Inv. Nr. SMNS 16857

• Sammlung des Institutes für Zoologie der Martin-Luther-Universität (ZNS), Halle (Saale) (IZH – M):

Tayassu pecari (Weißbartpekari), (männl.), montiertes Skelett mit Schädel, subadult (im Zahnwechsel), Inv. Nr. (IZH-M 554)

4. Vergleichende osteologische Untersuchungen

Die Merkmale postcranialer Knochenelemente von *Sus scrofa, Tayassu tayacu* sowie *Propalaeochoerus pusillus* werden nachfolgend in einer tabellarischen Übersicht detailliert einander gegenübergestellt und die charakteristischen Unterschiede bzw. Gemeinsamkeiten herausgearbeitet (Tab. 1).

<i>Propalaeochoerus pusillus</i> Untermiozän (MN 1) Tomerdingen	bei Suidae Gelenkfacetten distal mit "densartigem" Fortsatz, Alae sind konvexer, mit gerundetem Rand	dorsaler Knochenring mittig flach	senkrechte Fläche lateral vom posterioren Gelenk quergedehnt niedrig	Proc. coracoideus körperwärts craniad vorragend, leicht nach innen gebogen, in deutlichem Abstand zur Gelenkfacette	- dito -	distales Gelenk gegenüber Schaft stärker nach körperwärts verdreht	Mittelgrat der distalen Gelenkrolle wulstförmig, weit schräg laterad verlaufend	medialer Tuber verläuft antero-posterior	latero-distale Begrenzung der Fossa olecrani stark abgespreizt	- dito - wie Tayassu	Abstand Tuber majus - Gelenkfläche weit	nicht verwachsen, vollständige Anlagerung	proximales Gelenk steht schräg zum Schaft	Gelenkfläche flach	Abteilung der Gelenkflächen schräg (s. Humerus distal)	proximales Lateralende stärker ausgezogen	Anlagerungsfläche für Ulna über fast gesamte Länge, symmetrisch, in der Mitte geteilt	distales Gelenkende, antero-posterior schmal, wenig Relief
<i>Tayassu tajacu</i> (rezent) (Fam. Tayassuidae)	Alae wie bei Tomerdingen, Gelenkfacetten dorsal ein wenig über Alae ragend	dorsaler Knochenring mittig erhöht	senkrechte Fläche lateral vom posterioren Gelenk quergedehnt niedrig	Proc. coracoideus körperwärts gerichtet, schlank, mehr oder weniger unmittelbar am Vorderrand der Gelenkfacette umbiegend	- dito - (bei hohem Alter Foramen bisweilen geschlossen)	- dito - wie <i>Sus</i>	- dito - wie Sus	Tuber weniger schräg nach laterad geneigt	latero-distale Begrenzung der Fossa olecrani stark abgespreizt	Tuber majus (!!) medio-lateral ausgerichtet	Abstand Tuber majus - Gelenkfläche eng	verwachsen	proximales Gelenk steht senkrecht zum Schaft	wenig Relief	Abteilung der Gelenkflächen gerade	proximales Lateralende stärker ausgezogen	verwachsen (auch bei juvenilen Individuen)	distales Gelenkende, antero-posterior schmal, wenig Relief
Sus scrofa (rezent) (Fam. Suidae)	Alae gerade (!!) begrenzt, Konfiguration wie bei Tomerdingen	dorsaler Knochenring mittig erhöht	senkrechte Fläche lateral vom posterioren Gelenk rundlich hoch	Proc. coracoideus wulstförmig vorragend, kurz am Vorder rand der Gelenkfacette umbiegend	mit Foramen supratrochleare am distalen Gelenkende	distales Gelenk gegenüber Schaft weniger nach körperwärts verdreht	Mittelgrat der distalen Gelenkrolle gratförmig, schräg laterad verlaufend	Tuber weniger schräg laterad geneigt, fast parallel mit außen	latero-distale Begrenzung der Fossa olecrani wenig abgespreizt	Tuber majus (!!) antero-posterior ausgerichtet	Abstand Tuber majus - Gelenkfläche weit	nicht verwachsen, keine vollständige Anlagerung	proximales Gelenk steht schräg zum Schaft	starkes Relief	Abteilung der Gelenkflächen gerade	proximales Lateralende weniger ausgezogen	mediale Anlagerungsfläche für Ulna breit, kurz, lateral schmal gratförmig	distales Gelenkende, antero-posterior breit, starkes Relief
Knochentyp	Atlas			Scapula	Humerus							Radius /Ulna	Radius					

proximales Olecranonende schräg	Epiphyse kurz	zwei große proximale Gelenkflächen zum Radius	Kante fehlt	Schaftquerschnitt rundlich dreieckig	ohne postero-proximalen Fortsatz	nicht mediad umbogen	proximal breiter als distal	niedrig	stark asymmetrisch	posterior aufgebogen, antero-posterior gerade verlaufend	Gelenk mit Capitatum steil, konkav	sehr breit	proximal spitz; distal konkav	Ti efe länger	stark aufgebogen	nach posterior geneigt	schwach	schmal, wenig nach distal ausgezogen	kurz, breit, flach stehend
proximales Olecranonende schräg	Epiphyse hoch	proximale Gelenkflächen zum Radius verwachsen	Kante fehlt	Schaftquerschnitt rundlich dreieckig	mit postero-proximalem Fortsatz	nach mediad umgebogen	distal breiter als proximal	hoch	stark asymmetrisch	wenig aufgebogen, laterad abgeknickt	weniger steil, konvex	schmal	- dito -	Tiefe kurz	aufgebogen	- dito -	schwächer	schmaler, posterior stark rach distal ausgezogen	- dito -
proximales Olecranonende gerade	Epiphyse hoch	mediale Gelenkfläche zum Radius winzig klein	ausgeprägte Kante vom proximalen Gelenk rach postero- distal (= Medialseite)	Schaftquerschnitt scharfkantig dreieckig	ohne postero-proximalen Fortsatz	proximales Gelenk nicht mediad umbogen	Vorderansicht: proximal breiter als distal	sehr hoch	distale Gelenkteilung in Vorderansicht mehr oder weniger symmetrisch	proximale Gelenkfläche: posterior flach, antero-posterior gerade verlaufend	distale Gelenkfläche: Gelenk mit Capitatum steil, konkav	Gelenk mit Hamatum breit	posteriore Ansicht: proximal gerade abgestutzt, distal eb en	laterale Ansicht: Tiefe länger	proximales Gelenk zum Ulnare (Triquetrum): in antero-posteriorer Achse	distales Gelenk zum Ulnare nach rostral geneigt	Medialansicht: proximale Gelenkfläche zum Radiale kräftig	proximale Gelenkfläche: breit, posterior stark nach distal ausgezogen	Gelenkfläche des Pisiforme schmal, lang, steil stehend
Ulna					Scaphoideum			Lunatum (Intermedium)										Triquetrum (Ulnare, Pyramidale)	

fast eben	klein, dreieckig	niedrig, konvex langgestreckt schmal	rundlich	Ausziehung fehlt		schmal (besonders im posterioren Anteil)	Gelenkfläche zum Lu natum sehr steil	schmal	posteriores Gelenk wie Sus, Fortsatz stärker ausgezogen	weniger breit fast symmetrisch	konkav	stark nach distal ausgezogen, spitz endend	kräftige posteriore und anteriore Gelenkfläche	steil stehend	schwach eingetieft	- dito - kurz nicht nach medial vorspringend
antero-posterior lang, konkav	klein, geteilt	- dito -	hoch, schmal	- dito -		- dito -	- dito -	- dito -	Gelenkfläche deutlich flacher, Fortsatz kurz, stumpf	weniger breit asymmetrisch		- dito -	- dito -	- dito -	nach posterior eingetieft	groß, "V" förmig Rinne dazwischen tief medialer Gelenkteil nach medial vorspringend
distale Gelenkfläche (= Gelenk zum Hamatum) antero-posterior lang, konkav	Gelenk zum Lunatum (Intermedium), groß dreieckig	hoch, konvex nach lateral, kurz breiter	Gelenk zum Triquetrum (Ulnare): hoch, breit	postero-distal vom Gelenk Ausziehung nach distal		proximale Gelenkfläche: anterior breit, Radialegelenkfläche nur wenig größer als Lunatumgelenkfläche (Intermedium)	weniger steil	distale Gelenkfläche: anterior breit	posteriore Gelenkung zum Mc III steil stehend, zugehöriger Fortsatz kurz	Vorderansicht breit, distaler Rand asymmetrisch	Gelenkfläche zum Hamatum, antero-distal flach (eben)	posteriorer Fortsatz wenig nach distal ausgezogen, stumpf endend	mediale Ansicht Gelenkung zum Carpale II (Trapezoideum), schmale proximale und distale Lippe	proximale Gelenkfläche: Lunatum-Gelenkfläche schräg stehend	Gelenkfläche zum Triquetrum posterior nach distal abgebogen	distale Gelenkfläche: nicht feststellbar
		Pisiforme			Trapezium Trapezoideum (= Carpale I / II)	Capitatum, Magnum (= Carpale III)								Hamatum (Uncinatum, Unciforme)		

- dito - mittig gelegen stumpf	- dito - konvex	- dito -	konvex	niedrig	dreieckig mit Einbuchtung der Medialseite	wie bei Sus	mit langem nach distal gebogenem Fortsatz	zum Mc IV, senkrecht stehend	schräg, eher wie bei Sus	Mittelgrad nur auf dem hinteren Teil der Trochlea vorhanden	wie bei Sus	Unterschied	dreieckig	schmal	nach proximal	breit, lang	schräg	nicht übergreifend	- dito -	dreieckig, senkrecht stehend
posterior er Fortsatz medial, stark ausgezogen	- dito - konvex	- dito -	konvex	hoch, satte fförmig	stark reduziert	Mittelgrat, fehlend	mit kurzem, horizontal gebogenem Fortsatz	schräg stehend, sowohl nach anterior als auch nach posterior abgewinkelt	steil stehend	Mittelgrat über gesamte Gelenkfläche reichend	nicht grubig	- dito -	- dito -	- dito -	nach distal	kurz, spitz	- dito -	- dito -	- dito -	rundlich mit horizontalem Knick
Vorder/Lateral ansicht:	posteriorer Distalrand konkav	anteriorer Distalrand	mehr oder weniger waagerecht	mediale Ansicht: posteriorer Fortsatz, hoch wulstig	proximales Gelenk: dreieckig	distales Gelenk: Mittelgrat nur im posterioren Teil entwickelt, stark asymmetrisch	proximales Gelenk: mit langem, posteriorem nach proximal aufgebogenem Fortsatz	posteriore Gelenkfläche: nicht feststellbar	anteriore Gelenkfläche zum Mc IV wenig geneigt	distale Trochlea: Mittelgrat über gesamte Gelenkfläche reichend	Schaft unmittelbar über der Trochlea, grubig	medialer Teil der Trochlea weiter nach distal reichend als der laterale Teil	Schaftquerschnitt, gerundet dreieckig	proximales Gelenkende: breit	posteriorer Fortsatz:	horizontal, schmal, lang	anteriore Gelenkfacette: zum Mc III, steil stehend	proximal über Mc III übergreifend	distal Gelenk wie Mc III	anteriores Gelenk zum Mc III, nicht feststellbar
					Mc		Mc							Mc						

_

-

wenn, dann nur im proximalen Teil aneinander liegend ("Tendenz bzw. Trend" zu tayassuidem Merkmal, s. auch Radius/Ulna)		distale Trochlea (s. Mc III)	Fovea weit, rach lateral spitz endend	- dito -	Muskelgrube ventral	Tuber, medial vom Acetabulum sehr schwach, grafförmig	Ilium zw. Acetabulum und Sacrumansatz kurz	÷	prox. Gelenk: Fovea capitis rinnenförmig lang	Caput mehr rundlich	lang	Trochanter majus, antero-posterior > kurz	- dito - wulstförmig, gerade	dist. Gelenk(zur Tibia): vermittelnd (mehr <i>Sus</i> -ähnlich)	- dito -	seicht	kurz, trapezförmig, distaler Fortsatz extrem kurz	Gelenkfläche asymmetrisch geteilt, Teilung vermittelnd
über die gesamte Länge enganeinander (Rauhigkeit)		distale Trochlea (s. Mc III)	Fovea weit, rundlich	- dito -	Muskelgrube ventral	Tuber, medial vom Acetabulum schwach	I lium zw. Acetabulum und Sacrumanætz lang	- dito- schwächer	prox. Gelenk: Fovea capitis oval, nicht eingetieft	- dito -	kurz	Trochanter majus, antero-posterior > lang	- dito - scharfkantig, konkav	dist. Gelenk (zur Tibia) fast schaft-parallel	- dito -	seicht	längsgestreckt (cf. Ruminantia), mit ausgeprägtem distalen Fortsatz, insgesamt schlank	- dito - Teilung scharf
Mc III - IV, vollständig getrennt	proximales Gelenkende: anterior steil stehende Facette zum Mc IV	im rechten Winkel Facette für Hamatum, leicht sattelförmig	Fovea enger, rundlich	ventraler Iliumansatz	Muskel grube medial	Tuber, medial vom Acetabulum stark	Ilium zw. Acetabulum und Sacrumansatz mittel (d. h. dazwischen)	Verdrehung proximales Gelenk gegen distales Gelenk stark	prox. Gelenk: Fovea capitis rinnenförmig klein (kurz)	Caput quergelängt	Abstand zw. Gelenk - Trochanter majus mittel	Trochanter majus, antero-posterior > lang	Hinterrand Trochanter majus stark wulstförmig, konkav	dist. Gelenk (zur Tibia) schräg	anteriores Ende der Grube zw. den Tibiagelenken	tief	längsoval, ohne distalen Fortsatz	Gelenkfläche symmetrisch geteilt, Teilung schwach
	Mc V		Pelvis (Acetabulum)					Femur									Patella	

- dito - ausgezogen	- dito - mittel	medialer Schaftrand, schlanker als bei Tayassuidae gerader	- dito - kurz (sehr ähnlich <i>T. tajacu</i>)	- dito - schmal tief	- dito - stark (sehr ähnlich <i>T. tajacu</i>)	- dito - vermittelnd	- dito - spitz schlank	- dito - lateral	 dito -, kurz, gegenüber Schaft bisweilen abgesetzt 	lang (!), gestreckt durch die Verlängerung des Tibiagelenkes	ohne Lippe	schmaler	schmaler	starker Eintiefung	ausgezogen	niedrig	posterior schmal	extrem schwach	rundlich konkav	deutlich, laterad durch Knochenbrücke begrenzte Rinne
- dito - nicht ausgezogen	- dito - niedrig	medialer Schaftrand wenig massiv konkav	- dito - kurz (sehr ähnlich <i>P. pusillus</i>)	- dito - weit	- dito - stark (sehr ähnlich P. pusillus)	- dito - quergedehnt	- dito - breit	- dito - postero-la teral	- dito -, lang, gegenüber Schaft abgesetzt	kürzer als bei P. pusillus	ohne Lippe	schmaler	schmaler	schwacher Eintiefung	weniger ausgezogen	hoch, schmal	posterior schmal	extrem stark nach medial ausladend	rundlich konkav	- dito -
mediale Gelenklippe nicht ausgezogen	Patella im Verhältnis zur Breite hoch	medialer Schaftrand, massiver als bei Tayassuidae konkav	Ansatz f. Patellasehne, lang mediale Rinne am Gelenk	schräger Längsgrat, posterior vom Gelenk ausgehend, schwach	schmal, tief	distales Gelenk schmal, quergedehnt	Malleolus medialis, vermittelnd (breit)	laterale, distale Sehnenrinne lateral	Vordergrat lang, allmählich in Schaft übergehend	kürzer als bei <i>P. pusillus</i>	Calcaneusgelenk mit medialer Lippe	Cuneiformegelenk (= distal), breit	Tibiagelenkrinne, breit	Facies articularis calcanei endet prox. in schwacher Eintiefung	proximales mediales Tibiagelenkende, ausgezogen	prox. Gelenkende hoch, breit	posterior breit	Sustentaculum tali, rundlich gewölbt	Astragalusgelenkfläche am Sustentaculum tali, mit medialem Knick (cf. Astragalus > Lippe)	zwischen Astragalus und Fibulagelenk keine Rinne
		Tibia								Astragalus						Calcaneus				

eher flach	kurz	deutliche Rinne	hoch schmal	winzig schmal, hoch	wenig nach distal ausgezogen	- dito -	- dito -	distales Metapodial gelenk lateral mit kleiner zusätzlicher Gelenkfläche, (> Mt V offenbar noch vorhanden) (plesiomorph	(i	breite Rinne	schmal, hoch	breit	vermittelnd	stark, schlank		breit	leicht konkav	leicht sattelförmig	konkav	gestreckt Seitenansicht rechteckig	schlank, lang, weniger reduziert als bei Tayassu
stärker konkav	lang	keine Rinne	kurz niedrig	klein	breit, niedrig	- dito -	- dito - auf den posterioren Gelenkfortsatz hinaufgezogen	ohne zusätzliche Gelenkfläche	(Hinweis: Reduktion des Mt V)	- dito -	breit, niedrig	schmal	wenig abgeknickt	fehlend		kurz	konkav		konvex	kurz Seitenansicht rechteckig	schlank dünn, stark reduziert
Cub oidgelenkfläche eher flach	Rinne für Achillessehne, kurz	lateral-distal schwache Rinne	kurz niedrig	proximales Cuneiformegelenk groß	posteriorer Fortsatz am Astragalusgelenk breit, hoch	Calcaneusgelenk stark nach distal ausgezogen	Calcaneusgelenk ohne Verbindung zum posterioren Astragalus- gelenkfortsatz	distales Metapodialgelenk lateral mit kleiner zusätzlicher Gelenkfläche (> Mt V)		zwischen Metapodialgelenk (Mt IV) und posteriorem Fortsatz, enge Rinne	distaler posteriorer Fortsatz, breit, hoch	proximale Gelenkfläche breit	lateraler Anteil stark abgeknickt (fast senkrecht)	posteriorer Fortsatz stark, massig	distale Gelenkfläche,	breit	proximale Gelenkfläche, fast eben	distale Gelenkfläche, leicht sattelförmig	proximale Gelenkfläche, konvex	gesamter Knochen distal breit Seitenansicht dreieckig	massig, relativ wenig reduziert
			Cuboid									Cuneiforme (.,proximales")					Cuneiforme (,,distales")		Cuneiforme (,,distales") (klein)		Mt II

	distales Gelenk	reduziert, sehr ähnlich	reduziert, sehr ähnlich
	breit, wohl entwickelt	Propalaeochoerus	Tayassu
Mt III, proximal (= der kürzere Strahl)	Mt III / IV getrennt	proximal verwachsen	Mt III / IV getrennt
	posteriorer Fortsatz massig	wegen Verwachsung nicht feststellbar	schmal
	Übergang von medialer Seite zur Vorderseite gerundet	- dito -	scharfkantig
Mt III, distal	Gelenk posterior		
	mit scharfem Teilungsgrat	ohne scharfen Teilungsgrat	mit scharfem Teilungsgrat
Mt IV, proximal (= der längere Strahl)	Übergang zur lateralen Seite gerundet Gelenk posterior	- dito -	kantig
Mt IV, distal	mit scharfem Teilungsgrat	ohne scharfen Teilungsgrat	mit scharfem Teilungsgrat
Mt V	proximales Gelenkende: Gelenkfläche für Mt III, länger	vollständig reduziert	Gelenkfläche für Mt III, kürzer
	posteriorer Fortsatz, schlank		höher, insgesamt ähnlich Sus
Phalanges anterior /posterior		:	;
		- dito -	- dito -
Tab 1. Mombologischer Vergleich der n	osteranialen Knochenelemente		

Tab. 1: Morphologischer Vergleich der postcranialen Knochenelemente. Tab. 1: Morphological comparison of postcranial bone elements.



Abb. 1 a: Humerus dext., posteriore Ansicht (SMNS 47241a).

Fig. 1 a: Humerus dext., posterior view (SMNS 47241a).



Abb. 1 b: Humerus dext., mediale Ansicht, Epiphysenfuge noch nicht verwachsen (SMNS 47241a).

Fig. 1 b: Humerus dext., medial view, epiphysis not yet fused (SMNS 47241a).



Abb. 2 a: Radius sin., posteriore Ansicht (SMNS 42249).

Fig. 2 a: Radius sin., posterior view (SMNS 42249).



Abb. 2 b: Radius sin., laterale Ansicht (SMNS 42249).

Fig. 2 b: Radius sin., lateral view (SMNS 42249).



Abb. 3: Ulna dext., anteriore Ansicht, distales Ende abgebrochen (SMNS 47253 d).

Fig. 3: Ulna dext., anterior view, distal end brocken off (SMNS 47253 d).

Abb. 4: Cuboid sin., laterale Ansicht, beachte die kleine viereckige Gelenkfacette (SMNS 47271 c).

Fig. 4: Cuboid sin., lateral view, pay attention to the little quadrangular articulation facet (SMNS 47271 c).



Abb. 5: Mc III sin. (SMNS 47266 n), Mc IV sin. (SMNS 47269 c), anteriore Ansicht, beachte die Knochen liegen eng beieinander. Fig. 5: Mc III sin. (SMNS 47266 n), Mc IV sin. (SMNS 47269 c), anterior view, pay attention to the bones being close together.



Abb. 6: Mc III sin., laterale Ansicht (SMNS 47266 n).

Fig. 6: Mc III sin., lateral view (SMNS 47266 n).

Abb. 1-6: Sämtliche Knochen von *P. pusillus*, Maßstab jeweils 2,0 cm. Zeichnungen: W. Hellmund. Figs. 1-6: All bones from *P. pusillus*, scale always 2.0 cm. Illustration: W. Hellmund.



Abb. 7-10: Sämtliche Knochen von *P. pusillus*, Maßstab jeweils 2,0 cm. Zeichnungen: W. Hellmund. Figs. 7-10: All bones from *P. pusillus*, scale always 2.0 cm. Illustration: W. Hellmund.

5. Auswertung

Der osteologische Vergleich zielt im Wesentlichen auf die Vorderextremitäten (Stylo-, Zeugound Autopodium) sowie analog auf die Hinterextremitäten. Einbezogen werden die Schulter (Scapula) und das Becken (Pelvis), die aber keine diagnostisch verwertbaren Merkmale lieferten. Dagegen ergaben sich morphologische Differenzen hinsichtlich der Extremitäten. Auch die kleineren Knochenelemente weisen zahlreiche unterscheidende morphologische Details auf, z. B. im Bereich der Basipodien und der proximalen bzw. distalen Metapodialgelenke. Entwicklungstrends lassen sich am besten an den Langknochen erfassen.

Am auffälligsten sind dabei die morphologischen Übereinstimmungen der Langknochen zwischen *Propalaeochoerus* und dem rezenten *Sus scrofa*, wogegen deutliche Unterschiede zwischen den Langknochen von Propalaeochoerus und dem rezenten Tayassu tajacu bestehen.

Daraus folgt, dass *Propalaeochoerus* hinsichtlich seiner Skelettkonfiguration eher dem "Typus" eines Altweltschweines (Fam. Suidae) entspricht, während dessen Gebiss, insbesondere im Hinblick auf die Canini, auf eine den Tayassuiden entsprechende Gebissmorphologie hindeutet (Hellmund 1992).

Die Humeri weisen bei allen drei untersuchten Taxa ein Foramen supratrochleale in der Olecranongrube auf, lediglich bei sehr alten rezenten Tayassuiden kann dieses Foramen auch geschlossen sein. Auffällig ist, dass das distale Humerusgelenk bei *Sus* und *Tayassu* gegenüber dem Schaft etwas nach körperwärts (mediad) verdreht ist. Dementsprechend artikuliert auch das schräg zum Schaft stehende proximale Radiusgelenk. Bei *Propalaeochoerus* ist diese Verdrehung noch stärker ausgebildet. Die funktionsmorphologische Bedeutung der damit verbundenen Auswärtsdrehung des Ellbogengelenkes bleibt vorerst offen.

Radius und Ulna sind sowohl bei Sus als auch bei Propalaeochoerus nicht verwachsen. Ein bemerkenswerter Unterschied besteht jedoch darin, dass diese beiden Knochen bei Sus keine vollständige Anlagerung aufweisen, während bei Propalaeochoerus die vollständige Anlagerung realisiert ist. Besonders gut belegt dies ein Radius (SMNS 47249) mit seiner durchgehend rauhen, konkaven Innenseite. Dies deutet unzweifelhaft die Tendenz zu einer Verwachsung der beiden Knochen Ulna und Radius an, wie sie für die rezenten Tayassuidae typisch ist. Mit der dadurch bewirkten Versteifung hängt möglicherweise auch die Verflachung des proximalen Radiusgelenkes bei Propalaeochoerus gegenüber Sus zusammen.

An dieser Tatsache lässt sich einer der wenigen formulierbaren Entwicklungstrends, die sich aus den vergleichenden osteologischen Studien ergeben haben, festmachen. Er führt bei den Tayassuiden gegenüber den Suiden zu einer deutlichen Versteifung des Zeugopodiums.

Dennoch sind die Radii und Ulnae bei *Propalaeochoerus* zweifelsfrei <u>getrennte</u> Knochen, die den für die Suidae typischen Primitivzustand noch nicht vollständig aufgegeben haben.

Auch am posterioren Stylopodium (Femur) ließ sich bei *Sus* eine starke Verdrehung des proximalen Gelenkes (Caput femoris) gegen das distale Gelenk (Trochlea femoris) feststellen, die in schwächerer Form auch bei *Tayassu* zu beobachten ist. Das Fehlen vollständiger Femora von *Propalaeochoerus* lässt in dieser Hinsicht keine Aussage zu. Das distale Femurgelenk ist bei *Sus* ebenfalls schräg gestellt. Das betreffende Gelenk bei *Propalaeochoerus* ähnelt diesem.

Bei *Sus* findet sich distal am Cuboid lateral eine kleine zusätzliche Gelenkfläche für das Metatarsale (Mt V). Diese Gelenkfläche ist auch bei *Propalaeochoerus* vorhanden. Das bedeutet, dass bei *Propalaeochoerus* laterale, posteriore Seitenstrahlen <u>definitiv</u> vorhanden waren. Demzufolge handelt es sich auch in diesem Fall beim *Propalaeochoerus* um ein plesiomorphes Merkmal. Im Unterschied dazu fehlt diese Gelenkfläche beim rezenten *Tayassu*, ein Zeichen dafür, dass die lateralen Seitenmetapodien reduziert sind (apomorpher Zustand).

Die Mt III – IV sind sowohl bei *Sus* als auch bei *Propalaeochoerus* voneinander getrennt und repräsentieren somit einen plesiomorphen Zustand, während sie bei *Tayassu* im Adultstadium verwachsen sind und ein Kanonenbein bilden.

Die Verhältnisse der Mc III – IV sind prinzipiell mit denen der Mt III - IV vergleichbar, bei *Sus* sind die beiden Knochen vollständig getrennt und bei *Propalaeochoerus* sind diese, wenn überhaupt, dann nur im proximalen Teil aneinander anliegend. Bei letzterer Konfiguration wird eine, wenn auch nur geringe Tendenz hin zu einer tayassuiden Merkmalskonfiguration sichtbar. Bei *Tayassu* liegen die betreffenden Knochen eng aneinander.

Die weiteren unterscheidenden Merkmale der postcranialen Knochenelemente finden sich in der Tabelle 1.

Bei *Conohyus simorrensis* aus Steinheim am Albuch sind die Mt III und IV völlig getrennte, separate Knochen. Die Seitenmetapodien Mt II und V sind noch vorhanden, sie weisen den gleichen geringen Reduktionsgrad auf. Es handelt sich bei dieser Konfiguration um den Primitivzustand, wie er für Vertreter der Suidae typisch ist.

6. Schlussfolgerungen

Die vorliegende Untersuchung zielt darauf zu klären, inwieweit die isolierten Skelettelemente aus dem Untermiozän von Tomerdingen hinsichtlich ihrer Morphologie eher der Merkmalsausprägung von sogenannten Altweltschweinen (Fam. Suidae) entsprechen oder ob sich bestimmte Entwicklungstrends bzw. Übereinstimmungen hinsichtlich der Osteologie von Neuweltschweinen (Fam. Tayassuidae) verifizieren lassen.

In einer synoptischen Zusammenschau werden dazu sämtliche Skelettelemente des Stylo-, Zeugo- und Autopodiums vom rezenten *Sus scrofa* (Suidae), vom rezenten *Tayassu tajacu* (Tayassuidae) sowie vom untermiozänen *Propalaeochoerus pusillus* (Tayassuidae/Suidae) aus der Karstspaltenfüllung Tomerdingen (Deutschland) morphologisch beschrieben und charakterisiert.

Die dabei festgestellten Unterschiede bzw. Gemeinsamkeiten werden in knapper Form benannt und einander tabellarisch gegenübergestellt. Einige der charakterischen Langknochen von *Tayassu tajacu* und *Propalaeochoerus pusillus* wie Ulna und Radius, die anterioren und posterioren Metapodien (Kanonbeine) werden darüber hinaus auch bildlich dokumentiert (Abb. 1-10).

Eine frühere Untersuchung des Erstautors, bei der die zugehörigen Dentitionen von *Propalaeochoerus pusillus* im Mittelpunkt standen, hat für sich alleine genommen, zu einer Zuweisung zu den Tayassuidae geführt (Hellmund 1992), während die jetzt durchgeführten osteologischen Untersuchungen eine überwiegend primitive (plesiomorphe), den Suiden entsprechende, Merkmalsausprägung zeigen.

Damit ergeben sich aus ein und derselben Fundstelle und auf der Basis ein und desselben Taxons diametral entgegengesetzte Argumente für eine Zuweisung des in Rede stehenden Taxons zu den beiden Familien Suidae und Tayassuidae. Gäbe man den osteologischen Argumenten hierbei das größere Gewicht, so müsste daraus eine Zuweisung zur Familie Suidae folgen. Inwieweit die erwähnte Gebissmorphologie einen phylogenetischen Zusammenhang mit den Tayassuidae begründet oder ob es sich dabei um eine frühe Parallelentwicklung handelt, kann an Hand der vorgenommenen Vergleiche nicht entschieden werden.

Offenbar zeichnet sich hier ein diachroner, jeweils zeitlich verschobener, "mosaikartiger" Entwicklungsmodus einzelner Merkmale (Gebiß – Skelett) ab, zumindest gilt dies für die Zeit des basalen Miozäns in Europa. Die Gebisse, insbesondere die Canini und die Molaren aus Tomerdingen, sind unabhängig von einer eventuellen Einordnung des Genus *Propalaeochoerus* in eine eigene Familie Palaeochoeridae unzweifelhaft "tayassuid" und der "modernen", rezenten Konfiguration weitgehend entsprechend ausgebildet, während das Skelett primitiv, undifferenziert und generalisiert (d. h. "suid") ist.

Ob man im Fall von *Propalaeochoerus* den odontologischen oder den osteologischen Kriterien mehr Gewicht beimessen will, liegt damit im subjektiven Ermessen des jeweiligen Bearbeiters. Es erscheint daher sinnvoll, vorerst den Terminus Suoidea für die gemeinsame Überfamilie zu verwenden und die Zuweisung in die jeweiligen Familien Suidae, Tayassuidae bzw. Palaeochoeridae noch oder wieder offen zu lassen.

Die angeführten Beispiele zeigen, dass zumindest vom Untermiozan (MN1) bis zum höheren Mittelmiozän (MN7) im Postcranialskelett noch keine tayassuiden Merkmale entwickelt waren.

Die Tatsache, dass es in Mitteleuropa nur wenige terrestrische Fundlokalitäten im Obermiozän und Pliozän gibt und bislang auch kein entsprechendes Material vorliegt, erschwert bzw. macht die Lösung dieses Problems gegenwärtig unmöglich. Inwieweit sich die entsprechenden Merkmalskonfigurationen in der Alten Welt oder in der Neuen Welt (z. B. in den südlichen USA, in Mittelamerika oder im nördlichen Südamerika) definitiv herausgebildet haben, bleibt ebenfalls dahingestellt.

Insgesamt lässt sich sagen, dass sich die rezenten Tayassuidae neben den verwachsenen Ulnae und Radii und der Ausbildung nahezu vollständig verwachsener Metapodien zu Kanonenbeinen im Adultstadium sowie der Reduktion der posterioren lateralen Seitenstrahlen auszeichnen.

Radius und Ulna sind bei *Sus* <u>nicht</u> verwachsen und sie weisen auch keine vollständige Anlagerung auf, bei *Propalaeochoerus* hingegen ist die Anlagerung vollständig. Offenbar zeichnet sich hier ein Entwicklungstrend ab, der später zu der Konfiguration (Verwachsung) bei *Tayassu* führt und daher besondere Erwähnung verdient.

Heutige Tayassuiden sind auch noch durch das Vorhandensein einer speziellen Talgdrüse auf dem hinteren Teil des Rückens charakterisiert (Nowak 1991). Dieses Merkmal hat ethologische Bedeutung (z. B. beim Sozialkontakt innerhalb der Rotte), es lässt sich naturgemäß im fossilen Fall nicht verifizieren. Die Schwanzwirbelsäule ist bei rezenten Tayassuiden mit lediglich bis zu neun Wirbeln ausgesprochen kurz. Wegen des Fehlens vollständiger Skelette ist dies bei europäischen fossilen Arten nicht nachprüfbar.

7. Dank

Für die Bereitstellung und Ausleihe rezenter Vergleichs-Skelette von *Sus scrofa*, *Tayassu tajacu* und *Tayassu pecari* sind wir Frau Dr. D. Möricke (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart) und Herrn Dr. D. Heidecke (Institut für Zoologie, ZNS, der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Halle a. d. Saale), dankbar verbunden.

Herrn Michael Rothe (†) und Frau cand. geol. K. Bauer (Halle a. d. Saale) danken wir für die Inventarisierung und Beschriftung des fossilen Knochenmaterials aus Tomerdingen. Die Vermessung der Knochen hat dankenswerterweise Frau K. Bauer im Rahmen eines Praktikums am Geiseltalmuseum der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg durchgeführt. Herr Studiendirektor i. R. W. Hellmund (Troisdorf b. Bonn) fertigte die Tuschestrichzeichnungen ausgewählter Knochenelemente in gewohnt sorgfältiger Weise an, wofür wir unseren verbindlichsten Dank sagen. Schließlich bedanken wir uns auch bei Frau Dr. C. Kurz (Naturkundemuseum im Ottoneum, Kassel) und bei Frau PD Dr. G. Rössner (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München) für die Gutachtertätigkeit.

8. Literatur

- Driesch, A. von den (1976): Das Vermessen von Tierknochen aus vor- und frühgeschichtlichen Siedlungen, Institut für Paläoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin der Universität. – 113 S. – (Fotokopie, die 2. verb. Aufl. erschien 1982).
- Ginsburg, L. (1974): Les Tayassuidés des Phosphorites du Quercy. – Palaeovertebrata, 6 (1): 55-85.
- Heissig, K. (2008): Die fossilen Carnivora, Perissodactyla und Artiodactyla (Mammalia) aus dem Ober-Oligozän von Oberleichtersbach bei Bad Brückenau (Unterfranken). – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 260: 253-287.
- Heizmann, E. P. J. (1992): Das Tertiär in Südwestdeutschland. – Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. C, 33: 61 S.; Stuttgart.
- Heizmann, E. P. J., Bloos, G., Böttcher, R., Werner, J. & Ziegler, R. (1989): Zwei neue Wirbeltierfaunen aus der Unteren Süßwasser-Molasse (Untermiozän) von Ulm (Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B, 153: 4 S.; Stuttgart.
- Heizmann, E. P. J. & Reiff, W. (2002): Der Steinheimer Meteorkrater. – 160 S.; München (Pfeil-Verlag).
- Hellmund, M. (1991): Schweineartige (Suina, Artiodactyla, Mammalia) aus oligo-miozänen Fundstellen Deutschlands, der Schweiz und Frankreichs I. *Hyotherium meissneri* (Suidae) aus dem Untermiozän von Ulm-Westtangente (Baden-Württemberg). –

9. Anhang

Tab 2: Übersicht des überwiegend postcranialen Knochenmaterials von *Propalaeochoerus pusillus* (Ginsburg 1974). Messstrecken nach von den Driesch (1976).

Tab. 2: Overview of mostly postcranial bones from *Propalaeochoerus pusillus* (Ginsburg 1974). Measured distances after von den Driesch (1976).

"Schädel" (oberer Teil des Kiefergelenks) Squamosum

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)	Breite (cm)
47262 a	4,00	> 2,50
47262 b	4,00	2,80

Rumpf

Atlas

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)	Breite (cm)
47256 a	2,60	4,70

Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B, 176: 69 S.; Stuttgart.

- Hellmund, M. (1992): Schweineartige (Suina, Artiodactyla, Mammalia) aus oligo-miozänen Fundstellen Deutschlands, der Schweiz und Frankreichs II. Revision von *Palaeochoerus* POMEL 1847 und *Propalaeochoerus* STEHLIN 1899 (Tayassuidae). – Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. B., 189: 75 S.; Stuttgart.
- Made, J. von der (1994): Suoidea from the Lower Miocene of Cetina de Aragón (Spain). – Revista Española de Paleontologia, 9 (1): 1-23.
- Made, J. von der (1996): *Albanohyus*, a small Miocene pig. Acta Zoologica Cracoviensis, 39 (1): 293-303.
- Nickel, R., Schummer, A. & Seiferle, E. (1992): Lehrbuch der Anatomie der Haustiere, 1, Bewegungsapparat. – 626 S.; Berlin (Parey).
- Nowak, R. M. (1991): Walker's Mammals of the World, Vol. II, 5. ed., 1629 pp.; London (The Johns Hopkins University Press).
- Seemann, R. & Berckhemer, F. (1930): Eine Spaltenfüllung mit reicher aquitaner Wirbeltierfauna im Massenkalk des Weißen Jura bei Tomerdingen (Ulmer Alb). – Paläont. Z., 12 (1-4): 14-25.
- Schmid, E. (1972): Atlas of Animal Bones Knochenatlas. – 159 S.; Amsterdam (Elsevier).
- Wandrey, R. (1987): Die Tiere der Welt, 4, Huftiere. 160 S.; Gütersloh (Bertelsmann, Lexokothek Verlag GmbH).

47256 b	2,80	5,20
47256 c	2,70	ca. 5,00
47256 d	2,50	ca. 4,70

Schultergürtel und Vorderextremität Humerus (Stylopodium)

Inv. Nr. SMNS	Länge
	(cm)
47241 a dext. (bestes Exemplar)	12,00
47242 a sin. (prox. fragm.; bestes Exem-	> 10,60
plar)	
47242 b sin. (prox. fragm;	> 10,50
bestes Exemplar)	
47248 dext. (prox. Epiphyse fehlt, dist.	> 8,00
abgebrochen	

Ulna (Zeugopodium)

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)
47252 a dext.	> 7,80
47253 a dext.	> 7,70
47253 b dext.	> 6,90
47253 c dext.	> 7,30

+ U /	1	8	7
-------	---	---	---

47253 d dext.	> 7,40
47253 e sin.	> 6,60
47253 f sin.	> 7,00
47253 g sin.	> 6,80
47253 h sin.	> 5,30
47253 i sin.	> 5,90
47253 j sin.	> 5,00

Radius (Zeugopodium)

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)
47249 sin. (vollständiges Exempl.)	10,10

Autopodium anterior

Scaphoideum (Radiale)

Inv. Nr. SMNS	Tiefe (cm)	Höhe (cm)	Breite (cm)
47258 a	1,20	0,80	0,50
47258 b	1,25	0,85	0,50
47258 с	1,25	0,80	0,55
47258 d	1,22	0,90	0,50
47258 e	> 1,00	0,90	0,50

Lunatum (Intermedium, Centrale)

Inv. Nr. SMNS	Tiefe (cm)	Breite (cm)	Höhe (cm)
47259 a	1,40	1,10	0,85
47259 b	1,30	1,20	0,80
47259 с	-	1,20	-
47259 d	1,45	1,25	0,90
47259 e	1,40	1,20	1,0
47259 f	1,40	1,20	0,80
47259 g	1,40	1,20	-
47259 h	1,40	1,10	1,00
47259 i	1,40	1,20	1,00
47259 ј	1,41	1,20	1,00
47259 k	1,41	1,20	1,00

Triquetrum (Pyramidale, Ulnare)

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)	Breite (cm)
47260 a	1,10	0,81
47260 b	1,10	0,81
47260 c	1,00	0,80

Pisiforme

Inv. Nr.	Tiefe	Höhe	Breite ("bo-
SMNS	(cm)	(cm)	genform"
			messen)
47261 a	1,70	0,60	0,50
47261 b	1,70	0,65	0,55
47261 c	1,70	0,70	0,55
47261 d	1,60	0,70	0,55
47261 e	1,70	0,70	0,60
47261 f	1,70	0,65	0,50
47261 g	1,70	0,75	0,55
47261 h	1,65	0,70	0,50

47261 i	1,65	0,60	0,55

Capitatum (Magnum, Carpale III)

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)	Breite (cm)
47263 a dext.	> 1,24	0,84
47263 b dext.	> 1,26	0,90
47263 d dext.	1,45	0,90
47263 e sin.	1,30	0,84
47263 f dext.	1,35	0,90

Hamatum (Uncinatum, Unciforme)

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)	Höhe (cm)	Tiefe (cm)
47264 a	1,53	1,10	0,90
47264 c	1,53	1,20	1,00
47264 d	-	1,20	-
47264 e	1,56	1,20	-
47264 f	1,60	1,00	0,90
47264 g	1,52	1,10	0,85
47264 h	-	1,10	-

Metacarpale II (Mc II)

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)	Breite (cm)
47265 a	3,80	0,73
47265 d	-	0,77

Metacarpale III (Mc III)

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)	Breite (cm)
47266 a dext.	4,55	1,10
47266 b dext.	5,40	1,10
47266 c dext.	4,65	1,00
47266 d dext.	5,50	1,10
47266 j sin.	5,55	1,10
47266 k sin.	5,60	1,10
47266 l sin.	5,40	1,10
47266 m sin.	5,30	1,00
47266 n sin.	5,30	1,00
47266 o sin.	5,30	1,10
47266 p sin.	-	1,10
47266 q sin.	4,30	-
(Gelenkkopf fehlt)		

Metacarpale IV (Mc IV)

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)	Breite (cm)
47269 a sin.	5,00	1,25
47269 b sin.	4,90	1,00
47269 c sin.	5,30	1,10
47269 g dext.	5,20	1,10
47269 h dext.	5,20	1,00
47269 i dext.	5,20	1,10
47269 j dext.	4,10	1,10
(Gelenkkopf fehlt)		
47269 k dext.	5,10	1,00
47269 l dext.	4,20	1,00

(Gelenkkopf fehlt)		
47269 m dext.	4,10	1,10
(Gelenkkopf fehlt)		

Metacarpale V (Mc V)

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)	Breite (cm)
47270 d	3,60	0,70
47270 f	3,62	0,60
47270 g	3,10	-
(Gelenkkopf fehlt)		

Phalanx III/1, IV/1 (anterior)

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)	Breite (m)
47278 a	2,50	1,10
47278 b	2,50	1,10
47278 с	2,55	1,10
47278 d	2,55	1,10
47278 e	2,55	1,10
47278 f	2,10	0,90
47278 g	2,55	1,90
47278 h	2,50	1,10
47278 i	2,50	1,10
47278 ј	2,60	1,10
47278 k	2,40	1,00
472781	2,55	1,10
47278 m	2,20	1,00
47278 n	2,55	1,10
47278 p	2,10	0,90
47278 r	2,70	1,10
47278 s	2,50	1,10
47278 t	2,40	0,95
47278 u	2,20	1,00
47278 v	2,65	1,10
47278 w	2,40	1,10

Phalanx III/2, IV/2 (anterior)

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)	Breite (cm)
47279 a	-	0,70
47279 b	1,60	0,80
47279 с	1,60	0,80
47279 d	1,55	0,80
47279 e	1,60	0,80
47279 f	1,50	0,80
47279 g	1,55	0,80
47279 h	1,50	0,80
47279 i	1,55	0,85
47279 ј	1,50	0,80
47279 k	1,50	0,80
472791	1,60	0,80
47279 m	1,55	0,80
47279 n	1,55	0,80
47279 o	1,50	0,80
47279 p	>1,30	0,75
47279 q	1,45	0,80
47279 r	>1,30	0,70

47279 s	>1,20	0,75
47279 t	1,60	0,85
47279 u	1,55	0,80
47279 v	1,55	0,80
47279 w	> 1,30	0,80
47279 у	> 1,20	0,70

Phalanx III/3, IV/3 (anterior)

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)	Breite (cm)
47280 a	2,10	0,85
47280 b	2,15	0,85
47280 c	2,10	0,85
47280 d	1,90	0,80
47280 e	2,00	0,80
47280 f	1,80	0,75
47280 g	2,10	0,85
47280 h	2,15	0,85
47280 i	1,80	0,80
47280 j	2,10	0,80
472801	1,80	0,80
47280 n	1,85	0,75

Beckengürtel und Hinterextremität Sacrum (nur vorderer Teil erhalten)

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)	Breite (cm)
47274	-	4,60

Femur

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)
47239 a sin. (beide Gelenkenden	> 13,00
unvollst.)	
47239 b sin. (beide Gelenkenden	> 12,00
unvollst.)	

Tibia

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)
47237 a sin. vollständig	15,10
47237 b sin. (prox. Gelenk unvoll-	> 13,40
ständig)	

Patella

Inv. Nr.	Länge	Breite	"Dicke"
SMNS	(cm)	(cm)	(cm)
47257 a sin.	2,10	1,60	1,20
47257 b sin.	2,10	1,30	1,20
47257 c sin.	2,00	1,50	1,20
47257 d sin.	2,00	1,50	1,30
47257 e sin.	2,00	1,60	1,30
47257 f sin.	1,90	1,40	1,10
47257 g dext.	2,10	1,40	1,10
47257 h sin.	2,00	1,50	1,20
47257 i sin.	1,80	1,30	0,80
(abgerollt)			

47257 j sin.	2,00	1,60	1,20

Autopodium posterior Calcaneus (Fibulare)

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)	Breite (cm)
47244 a dext.	5,20	2,00
47244 b dext.	4,90	1,90
47244 c dext.	5,00	> 1,70
47244 d dext.	5,10	1,90
47244 e dext.	4,60	1,90
47244 f dext.	4,80	1,80
47244 g dext.	>4,30	1,80
47244 h dext.	4,30	>1,80
47244 i dext.	4,30	2,00
47244 j dext.	>4,10	>1,10
47244 l dext.	>4,10	-
47244 m dext. (fragm.)	-	1,90
47244 o dext. (fragm.)	-	1,90
47244 p dext.	5,00	1,90
47244 r dext. (fragm.)	-	1,90
47245 a sin.	5,50	2,10
47245 b sin.	5,00	2,00
47245 c sin.	4,90	> 1,80
47245 d sin.	5,30	1,90
47245 e sin.	> 4,30	1,80
47245 f sin.	> 4,50	1,90
47245 g sin.	> 4,20	1,80
M 20277 b sin.	5,30	2,10

Astragalus (Talus, Tibiale)

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)	Breite (cm)
47246 a dext.	2,90	1,80
47246 b dext.	2,90	1,60
47246 c dext.	2,90	1,70
47246 d dext.	2,90	-
47246 e dext.	2,90	1,55
47246 f dext.	2,90	1,70
47246 g dext.	2,90	-
47246 h dext.	2,80	1,60
47246 i dext.	3,00	1,70
47246 j dext.	2,90	-
47246 k dext.	2,90	1,70
47246 l dext.	2,60	-
47246 m dext.	2,90	1,70
47246 n dext.	2,70	-
47246 o dext.	2,80	-
17247 dext.	2,90	1,80
47247 a sin.	2,90	1,70
47247 b sin.	2,80	-
47247 c sin.	2,80	1,70
47247 d sin.	2,90	1,60
47247 e sin.	2,90	1,60
47247 g sin.	2,70	1,60
M 20277 a sin.	2,90	1,70

Cuboid

Inv. Nr. SMNS	Tiefe	Höhe	Breite
	(cm)	(cm)	(cm)
47271 a dext.	1,50	> 2,10	0,95
47271 b dext.	1,60	> 1,90	1,00
47271 c dext.	1,70	2,30	1,00
47271 d dext	1,60	>1,90	0,95
47271 e dext.	1,65	>1,90	1,10
47271 f dext.	1,60	2,20	1,05
47271 g dext.	1,60	2,20	1,00
47271 h dext.	1,55	2,10	0,95
47271 i dext.	1,65	2,20	1,05
47271 j dext.	1,50	>2,20	1,00
47271 k sin.	1,20	2,10	1,00
47271 l sin.	1,55	2,10	0,95
47271 m sin.	1,60	2,15	1,00
47271 n sin.	1,60	2,20	1,10
47271 o sin.	1,65	2,10	1,10

Naviculare (Centrale)

Inv. Nr. SMNS	Höhe	Tiefe	Breite
	(cm)	(cm)	(cm)
47272 a dext.	1,80	1,90	1,10
47272 b dext.	1,60	1,70	1,00
47272 c dext.	1,55	1,80	0,90
47272 d dext.	1,60	1,85	1,10
47272 e dext.	1,55	1,75	1,05
47272 f dext.	>1,40	1,50	1,00
47272 g dext.	1,40	1,65	0,90
47272 h sin.	-	-	0,95
47272 j sin.	1,65	1,90	1,10
47272 k sin.	1,60	1,80	1,05
47272 m sin.	-	-	1,00

Cuneiforme I

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)	Breite (cm)
47273a sin.	1,10	0,70
47273b sin.	1,15	0,70
47273c dext.	1,00	0,60
47273d dext.	1,10	0,60

Cuneiforme III (Ectocuniforme)

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)	Breite (cm)
47275 a sin.	1,00	0,70
47275 b sin.	0,95	0,70
47275 c sin.	1,00	0,70
47275 d dext.	1,00	0,80
47275 e dext.	1,00	0,70

Metatarsale II (Mt II)

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)	Breite (cm)
47265 e dext.	5,10	0,80
47265 f dext.	5,10	0,82

Metatarsale III (Mt III)

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)	Breite (cm)
47277 a sin.	> 6,30	-
47277 e sin.	> 6,60	-
47277 f sin.	7,00	1,25
47277 g dext.	7,30	1,30
47277 h dext.	> 7,00	-
47277 m dext.	-	1,10

Metatarsale IV (Mt IV)

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)	Breite (cm)
47267 a dext.	6,60	>1,10
47267 b dext.	> 6,40	>1,15
47267 c dext.	>5,70	>1,10
47267 d dext.	>6,65	1,15
47267 e dext.	-	1,10
47267 f dext.	-	1,10
47267 i dext.	-	1,60
47268 a sin.	7,00	1,15
47268 b sin.	7,20	1,10
47268 c sin.	>6,70	1,10

Metatarsale V (Mc V)

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)	Breite (cm)
47270 a sin.	-	1,10
47270 b sin.	-	1,10
47270 c sin.	-	1,10
47270 l dext.	-	1,10
47270 m dext.	-	1,00

Phalangen III/IV 1 (posterior)

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)	Breite (cm)
47281 a	3,00	1,10
47281 b	2,80	1,10
47281 c	3,00	1,10
47281 d	3,00	1,10
47281 e	3,00	1,10
47281 f	3,00	1,20
47281 g	2,90	1,30
47281 h	2,90	1,10
47281 i	3,00	1,20
47281 j	3,00	1,10
47281 k	2,55	1,00
472811	2,30	1,10
47281 m	3,00	1,00
47281 n	3,00	1,15
47281 o	3,00	1,10
47281 p	3,00	1,15
47281 q	2,70	1,05
47281 r	2,80	1,05
47281 s	3,00	1,20
47281 t	3,00	1,20
47281 u	3,00	1,10

47281 v	2,40	0,95
47281 w	3,00	1,10
47281 x	2,60	1,00
47281 y	2,90	1,00
47281 z	2,40	2,40
47281 ß	2,95	1,10
47281 ö	2,40	-
47281 ü	2,80	1,10
47281	2,85	1,10

Phalangen III/IV 2 (posterior)

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)	Breite (cm)
47282 a	1,70	0,80
47282 b	1,80	0,80
47282 c	1,80	0,80
47282 d	1,80	0,90
47282 e	1,75	0,85
47282 f	1,70	0,90
47282 g	1,70	0,85
47282 h	1,80	0,90
47282 i	1,70	0,90
47282 ј	1,80	0,90
47282 k	1,70	0,80
472821	1,80	0,85
47282 m	1,70	0,80
47282 n	1,82	0,90
47282 o	1,60	0,85
47282 p	1,70	0,80
47282 q	1,80	0,90
47282 r	1,80	0,90
47282 s	1,75	0,90
47282 t	1,65	0,90
47 <u>282</u> u	1,70	0,85
47 <u>282</u> v	1,60	0,80
47282 w	1,70	0,85
47282 x	1,75	0,85

Phalanx III/IV 3 (posterior)

Inv. Nr. SMNS	Länge (cm)	Breite (cm)
47283 a	2,20	1,10
47283 b	1,70	1,20
47283 c	2,00	0,95
47283 d	1,80	0,90
47283 e	2,00	1,00
47283 f	1,85	0,90
47283 g	2,00	0,90
47283 h	1,70	0,85
47283 i	1,70	0,90
47283 j	1,10	0,90
47283 k	1,50	0,90
47283 m	1,30	0,80