

# DIE *HIPPOPOTAMUS*-RESTE AUS DEM UNTERPLEISTOZÄN VON UNTERMASSFELD<sup>1</sup>

## 1. Einleitung

Fossile *Hippopotamus*-Reste zählen in Mitteleuropa zu den selteneren Objekten paläontologischer Forschung. Umfangreichere Fundkomplexe der Gattung waren aus Einzelfundstellen dieses Raumes bisher nicht bekannt. Zahlreicher finden sich Vorkommen fossiler Flußpferde in Süd- und Westeuropa (Faure 1983, 1985; R.-D. Kahlke 1987c). Die rezente Verbreitung beschränkt sich auf den afrikanischen Kontinent.

Durch die systematische Ausgrabung der Komplexfundstelle Untermaßfeld konnte erstmals ein Fossilmaterial geborgen werden, das es erlaubt, auf Serien basierend nahezu jedes Skelettelement einer Flußpferd-Population unterpleistozänen Alters osteometrisch zu fixieren.

Bei den Funden handelt es sich um den ersten Nachweis fossiler Hippopotamiden in Mitteldeutschland und um eines der reichsten Vorkommen im gesamteuropäischen Rahmen. Mit ihrer Bearbeitung sollen Voraussetzungen geschaffen werden, um in Zukunft *Hippopotamus*-Neufunde auch bruchstückhaften Charakters aus dem afrikanisch-europäischen Verbreitungsgebiet der Gattung mit dem Untermaßfelder Material im Hinblick auf morphologisch-evolutionäre Veränderungen mit einheitlicher Methodik vergleichen zu können.

Grundlage einer paläontologischen Bearbeitung des Fundgutes ist die Klärung der Bedingungen seiner Fossilisation.

Ausgehend von der Erarbeitung einer Übersicht zur Geschichte der Erforschung fossiler Hippopotamiden in Europa (R.-D. Kahlke 1987c) sowie der wertenden Darstellung des internationalen Kenntnisstandes bei der Untersuchung der Tiergruppe aus dem Neogen und Quartär Afrikas, Asiens und Europas (R.-D. Kahlke 1990) sollen die Funde von Untermaßfeld taxonomisch eingegliedert und in ihrer stratigraphischen Stellung diskutiert werden. Daraus sind Aussagen zur Verbreitungsgeschichte der Gattung sowie zu paläogeographisch bedingten Umweltverhältnissen im mitteleuropäischen Unterpleistozän ableitbar.

Dem interdisziplinären Charakter der Arbeiten innerhalb der »Forschungsgruppe Untermaßfeld« Rechnung tragend wird eine Annäherung an Grenzgebiete geologisch-paläontologischer Forschung angestrebt, um weiterführende Untersuchungen anderer Bearbeiter vorzubereiten.

## 2. Taphonomie

### 2.1. Fundverteilung (Tab. 1)

Aus der Fundschicht von Untermaßfeld konnten bisher in der Regel keine vollständigen oder nahezu vollständigen Skelette von *Hippopotamus* oder anderer Gattungen gewonnen werden. Im wesentlichen bestimmen drei Verteilungsmuster die räumliche Anordnung des Fundgutes:

1. Zunächst fallen einige Verbandfunde insbesondere von Extremitäten auf. Die Knochen liegen hier im

<sup>1</sup> Teil einer am 3. Februar 1987 an der Sektion Geologische Wissenschaften der Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald verteidigten und mit geringfügigen Ergänzungen versehenen Dissertation (R.-D. Kahlke 1987a). Vorberichte (H.-D. Kahlke 1982; R.-D. Kahlke 1984, 1985a)

sowie weitere Teile der Dissertation (R.-D. Kahlke 1985b, 1987b, 1987c, 1988, 1989a, 1990 und in J. Ellenberg und R.-D. Kahlke, in diesem Band) liegen bereits in publizierter Form vor.

Skelett- element	Mindestanzahl der Tiere	Mindestanzahl der Tiere			
		prän.	neon.	juv.	ad.
Calva.	6	1	-	5	-
Mand.	11	1	-	10	-
Vert. cerv.	4	1	1	-	2
Vert. thor.	2	1	-	-	1
Vert. lumb.	1	-	-	-	1
Vert. caud.	2	1	-	-	1
Costae	3	1	1	-	1
Scap.	8	-	1	3	4
Hum.	6	1	-	1	4
Rad. et Ulna	8	1	-	3	4
Cr	8	-	-	2	6
Ci	6	-	-	2	4
Cu	7	-	-	2	5
Ca	4	-	-	-	4
C1	3	-	-	-	3
C2	5	-	-	1	4
C3	4	1	-	1	2
C4	6	-	-	1	5
Mc2	9	1	-	3	5
Mc3	9	1	-	1	7
Mc4	8	1	-	2	5
Mc5	9	1	-	1	7
PhI (man.)	6	1	-	1	4
PhII (man.)	3	1	-	-	2
PhIII (man.)	2	1	-	-	1
Pelvis	2	1	1	-	-
Fem.	6	1	-	2	3
Pat.	5	-	-	-	5
Tib.	7	1	-	2	4
Fib.	3	1	-	-	2
Tt	7	-	-	2	5
Tf	6	-	-	2	4
Tc	6	-	-	2	4
T1	3	-	-	-	3
T2	4	-	-	-	4
T3	5	-	-	-	5
T4	5	-	-	-	5
Mt2	6	1	-	-	5
Mt3	6	1	-	2	3
Mt4	5	1	-	1	3
Mt5	4	1	-	-	3
PhI (ped.)	3	1	-	-	2
PhII (ped.)	2	1	-	-	1
Metapod. indet.	1	+1	-	-	-
PhI indet.	2	+2	-	-	-
PhII indet.	1	+1	-	-	-
Maximum		3	1	10	7
Gesamte Mindestindividuenzahl:					21

Tab. 1 Angaben zur Mindestindividuenzahl.

normalen anatomischen Verband, so daß bei der Einbettung zumindest die Sehnen noch vorhanden gewesen sein müssen. Unnatürliche Verzerrungen, wie sie bei der Austrocknung von Kadavern entstehen, wurden nicht beobachtet. Entsprechend der allgemeinen Disartikulationssequenz können, mit den Phalangen beginnend, Abtriftungen auftreten (R.-D. Kahlke 1985a, Abb. 3, 4; 1987c, Abb. 6).

2. Dekompositionsvorgänge führten in der Mehrzahl der Fälle zu einer vollkommenen Auflösung des anatomischen Verbandes, so daß eine große Anzahl von Knochen und Zähnen als isolierte Funde angetroffen wurden. Zumeist lagern die Stücke schichtparallel. Nur vereinzelt sanken schwerere Elemente durch die Wirkung ihres Eigengewichts ein, so daß Abweichungen von der Horizontalen bis zu 45° auftreten können. Einregelungen der Längsachsen waren bisher nicht feststellbar.

3. Weiterhin typisch für die Fundsituation von Untermaßfeld sind polyspezifische Knochenkonzentrationen (sensu Heinrich 1977, 229). Dabei bildete oft ein großer bzw. sperriger Knochen oder Knochenverband den Ausgangspunkt ihrer Entstehung. Um ihn herum sind weitere Skeletteile angelagert. Gelegentlich wird in Ansätzen eine imbricationsartige Anordnung erkennbar.

Insgesamt ist zu bemerken, daß zu einem Individuum gehörende Knochen nach dem Skelettzerfall zu meist nur über Entfernungen von weniger als 20 m transportiert wurden. Ein systematisches Anpassen entsprechender Elemente ermöglichte die Rekonstruktion mehrerer Skelettverbände<sup>2</sup>.

### Reihen isolierter Zähne

- (1) Maxillarreihe sin. (juv.), Verbandlagerung.  
fragm. dM<sup>3</sup> IQW 1983/18 851 (Mei. 18 371), fragm. dM<sup>4</sup> IQW 1983/18 845 (Mei. 18 365).
- (2) Maxillarreihe dex. (juv.), wahrscheinlich Verbandlagerung.  
fragm. dM<sup>3</sup> IQW 1980/16 872 (Mei. 16 393), fragm. dM<sup>4</sup> 1980/16 875 (Mei. 16 396).
- (3) Mandibularreihe sin. (juv.), wahrscheinlich Verbandlagerung.  
dI<sub>2</sub> IQW 1980/16 881 (Mei. 16 402), dC inf. IQW 1980/16 874 (Mei. 16 395), dM<sub>1</sub> IQW 1980/16 882 (Mei. 16 403), dM<sub>2</sub> IQW 1980/16 880 (Mei. 16 401), dM<sub>3</sub> IQW 1980/15 759 (Mei. 15 271).
- (4) Mandibularreihe sin. (juv.), Verbandlagerung.  
dM<sub>1</sub> (Keim) IQW 1980/15 838 (Mei. 15 349), dM<sub>2</sub> (Keim) IQW 1980/15 838 (Mei. 15 349), fragm. dM<sub>3</sub> (Keim) IQW 1980/15 838 (Mei. 15 349), fragm. dM<sub>4</sub> (Keim) IQW 1980/15 838 (Mei. 15 349).
- (5) Mandibularreihe sin. (juv.), Verbandlagerung.  
dM<sub>2</sub> IQW 1983/18 852 (Mei. 18 372), dM<sub>3</sub> IQW 1983/18 846 (Mei. 18 366), dM<sub>4</sub> IQW 1983/18 844 (Mei. 18 364).

### Artikulierte Knochenverbände

- (1) Columna vertebralis (ad.), wahrscheinlich Verbandlagerung.  
Atlas IQW 1980/16 837 (Mei. 16 358), fragm. Epistropheus IQW 1980/16 836 (Mei. 16 357), fragm. Vert. cerv. (III) IQW 1984/19 636 (Mei. 19 156), fragm. Vert. cerv. (IV) IQW 1984/19 645 (Mei. 19 165), fragm. Vert. cerv. (V) IQW 1980/16 279 (Mei. 15 790), fragm. Vert. cerv. (VI) IQW 1980/16 276 (Mei. 15 787), fragm. Vert. cerv. (VII) IQW 1980/16 277 (Mei. 15 788), fragm. Vert. thor. (I) IQW 1980/16 278 (Mei. 15 789), fragm. Vert. thor. (VI) IQW 1980/15 243A (Mei. 14 725), fragm. Vert. thor. (VII) IQW 1980/15 242A (Mei. 14 724), fragm. Vert. thor. (VIII) IQW 1980/15 241A (Mei. 14 723), fragm. Vert. thor. (IX) IQW 1980/15 240A (Mei. 14 722), fragm. Vert. thor. IQW 1984/19 723 (Mei. 19 243), fragm. Vert. thor. IQW 1980/16 274 (Mei. 15 785), fragm. Vert. thor. IQW 1980/16 271 (Mei. 15 782), fragm. Costa sin. IQW 1984/19 643 (Mei. 19 163), fragm. Costa sin. (VII) IQW 1984/19 650 (Mei. 19 170), fragm. Costa dex. IQW 1984/19 651 (Mei. 19 171).

2 Im Text sowie in den Tabellen werden anatomisch allgemein übliche Abkürzungen und Symbole verwendet. Die Erklärung mehrdeutig auffaßbarer, wenig gebräuchlicher oder für vorliegende Arbeit neu eingeführter Abkürzungen wird hiermit gegeben:

ad.	- adult	H	- Höhe
Br.	- Breite	juv.	- juvenil

Calo.	- Calotte	kl.	- kleinste(r)
Calva.	- Calvaria	LG	- Länge
DM	- Durchmesser	masc.	- masculin
fem.	- feminin	neon.	- neonat
fragm.	- Fragment,	prä.	- pränatal
	fragmentarisch	Proc.	- Processus,
Gelenkfl.	- Gelenkfläche		Processi
gr.	- größte(r)	sen.	- senil

- (2) Columna vertebralis (ad), wahrscheinlich Verbandlagerung.  
fragm. Vert. thor. IQW 1982/18 228 (Mei. 17 748), fragm. Vert. thor. IQW 1982/18 139 (Mei. 17 659), fragm. Vert. thor. IQW 1982/18 227 (Mei. 17 747).
- (3) Columna vertebralis (ad), wahrscheinlich lose Verbandlagerung.  
fragm. Vert. caud. IQW 1984/19 642 (Mei. 19 162), fragm. Vert. caud. IQW 1984/19 637 (Mei. 19 157), fragm. Vert. caud. IQW 1984/19 634 (Mei. 19 154), fragm. Vert. caud. IQW 1980/16 670 (Mei. 16 191), fragm. Vert. caud. IQW 1980/15 343 (Mei. 14 855), fragm. Vert. caud. IQW 1980/ 16 236 (Mei. 15 747), Vert. caud. IQW 1980/15 340 (Mei. 14 852), Vert. caud. IQW 1980/ 16 375 (Mei. 15 886).
- (4) Ossa extremitatis thoracicae sin. (juv., masc.), Verbandlagerung.  
Hum. IQW 1980/16 127 (Mei. 15 638), Rad. et Ulna IQW 1980/ 16 127 (Mei. 15 638), Cr. IQW 1980/15 183 (Mei. 14 665), Ci IQW 1980/15 198 (Mei. 14 680), Cu IQW 1980/15 132 (Mei. 14 614), Ca IQW 1980/15 157 (Mei. 14 639), C1 IQW 1980/15 189 (Mei. 14 671), C2 IQW 1980/15 192 (Mei. 14 674), C3 IQW 1980/15 160 (Mei. 14 642), C4 IQW 1980/15 197 (Mei. 14 679), Mc2 IQW 1980/15 194 (Mei. 14 676), Mc3 IQW 1980/15 175 (Mei. 14 657), Mc4 IQW 1980/15 174 (Mei. 14 656), Mc5 IQW 1980/15 184 (Mei. 14 666), PhI (3) IQW 1980/15 181 (Mei. 14 663), PhI(4) IQW 1980/15 196 (Mei. 14 678), PhI (5) IQW 1980/15 177 (Mei. 14 659).
- (5) Ossa extremitatis thoracicae sin. (ad., fem.), teilweise Verbandlagerung.  
Hum. IQW 1982/18 218 (Mei. 17 738), Rad. et Ulna IQW 1982/18 206 (Mei. 17 726), Cr IQW 1982/18 210 (Mei. 17 730), Ci IQW 1982/18 199 (Mei. 17 719), Cu IQW 1982/18 200 (Mei. 17 720), C1 IQW 1982/18 212 (Mei. 17 732), C2 IQW 1982/ 18 211 (Mei. 17 731), C3 IQW 1982/18 198 (Mei. 17 718), C4 IQW 1982/18 201 (Mei. 17 721), Mc2 IQW 1982/18 216 (Mei. 17 736), Mc3 IQW 1982/18 215 (Mei. 17 735), Mc4 IQW 1982/18 217 (Mei. 17 737), Mc5 IQW 1982/18 214 (Mei. 17 734), Os sesam. dex. (4) IQW 1982/18 179 (Mei. 17 699), PhI(2) IQW 1982/17 939 (Mei. 17 459), PhI(3) IQW 1982/18 140 (Mei. 17 660), PhI(5) IQW 1982/18 182 (Mei. 17 702), PhII (2) IQW 1982/18 193 (Mei. 17 713), PhII(3) IQW 1982/18 146 (Mei. 17 666), PhII (4), IQW 1982/18 185 (Mei. 17 705), PhII(5) IQW 1982/18 046 (Mei. 17 566), PhIII(2) IQW 1982/18 189 (Mei. 17 709), PhIII(3) IQW 1983/19 621 (Mei. 19 141), PhIII(4) IQW 1982/18 191 (Mei. 17 711).
- (6) Ossa extremitatis thoracicae sin. (ad., masc.), wahrscheinlich teilweise Verbandlagerung.  
Rad. et Ulna IQW 1980/16 420 (Mei. 15 931), Cr IQW 1980/15 136 (Mei. 14 618), Ci IQW 1980/15 171 (Mei. 14 653), Cu IQW 1980/16 904 (Mei. 16 425), C2 IQW 1980/15 173 (Mei. 14 655), C4 1980/16 902 (Mei. 16 423), Mc3 IQW 1980/15 130 (Mei. 14 612), Mc4 IQW 1980/15 131 (Mei. 14 613), Mc5 IQW 1980/17 880 (Mei. 17 400).
- (7) Ossa extremitatis thoracicae sin. (ad., fem.), wahrscheinlich Verbandlagerung.  
Hum. IQW 1980/16 206 (Mei. 15 717), Rad. et Ulna IQW 1980/15 200 (Mei. 14 682), C4 IQW 1980/15 199 (Mei. 14 681), Mc3 IQW 1980/17 467 (Mei. 16 989), Mc4 IQW 1980/17 025 (Mei. 16 546), Mc5 IQW 1980/15 138 (Mei. 14 620).
- (8) Ossa extremitatis thoracicae sin. (ad., fem.), isolierte Lagerung.  
Ci IQW 1982/17 805 (Mei. 17 325), Cu IQW 1982/18 878 (Mei. 17 398), Mc2 IQW 1980/15 253 (Mei. 14 735), Mc3 IQW 1980/15 159 (Mei. 14 641), Mc4 IQW (1980/15 134 (Mei. 14 616).
- (9) Ossa extremitatis thoracicae dex. (ad., masc.), teilweise Verbandlagerung.  
Hum. IQW 1980/17 330 (Mei. 16 852), Rad. et Ulna IQW 1981/17 661 (Mei. 17 183), Cr IQW 1980/17 327 (Mei. 16 849), Ci IQW 1980/17 326 (Mei. 16 848), Cu IQW 1980/17 325 (Mei. 16 847), C2 IQW 1981/17 660 (Mei. 17 182), C3 IQW 1980/17 323 (Mei. 16 845), C4 IQW (1980/17 324) (Mei. 16 846), Mc2 IQW 1981/17 668 (Mei. 17 190), Mc3 IQW 1980/17 201 (Mei. 16 723), Mc4 IQW 1980/17 200 (Mei. 16 722), Mc5 IQW 1980/ 17 322 (Mei. 16 877), PhI(3) IQW 1980/16 396 (Mei. 15 907), PhI(4) IQW 1980/16 925 (Mei. 16 446), PhII (3) IQW 1980/16 323 (Mei. 15 834), PhII(4) IQW 1980/16 324 (Mei. 15 835), PhII(5) IQW 1982/18 213 (Mei. 17 733).
- (10) Ossa extremitatis thoracicae dex. (ad., fem.), wahrscheinlich lose Verbandlagerung.  
Hum. IQW 1980/15 367 (Mei. 14 879), Rad. et Ulna IQW 1981/17 703 (Mei. 17 225) et IQW 1981/17 706 (Mei. 17 228), Cr IQW 1980/15 152 (Mei. 14 634), Ci IQW 1980/15 140 (Mei. 14 622), Cu IQW 1980/15 133 (Mei. 14 615), C3 IQW 1980/15 145 (Mei. 14 627), C4 IQW 1980/15 139 (Mei. 14 621), Mc2 IQW 1980/15 150 (Mei. 14 632), Mc4 (1980/15 154 (Mei. 14 636), Mc5 IQW 1980/15 146 (Mei. 14 628).
- (11) Ossa extremitatis thoracicae dex. (juv., masc.), wahrscheinlich lose Verbandlagerung.  
Ci IQW 1980/17 841 (Mei. 17 361), Cu IQW 1980/16 070 (Mei. 15 581), C4 IQW 1982/17 840 (Mei. 17 360), Mc2 IQW 1980/17 072 (Mei. 16 593), Mc3 IQW 1981/17 766 (Mei. 17 287), Mc4 IQW 1983/18 936 (Mei. 18 456), Mc5 IQW 1980/15 168 (Mei. 14 650).

- (12) *Oss metacarpale et Ossa sesamoidea dex.* (ad., masc.) wahrscheinlich lose Verbandlagerung.  
Mc5 IQW 1982/17 940 (Mei. 17 460), Os sesam. sin. (5) IQW 1982/17 943 (Mei. 17 463), Os sesam. dex. (5) IQW 1980/17 944 (Mei. 16 986).
- (13) *Ossa extremitatis pelvinae sin.* (ad., masc.), teilweise Verbandlagerung.  
Fem. IQW 1980/16 189 (Mei. 15 700), Tib. IQW 1979/15 117 (Mei. 14 599), Tt IQW 1979/15 120 (Mei. 14 602), Tf IQW 1980/15 126 (Mei. 14 608), Tc IQW 1981/17 764 (Mei. 17 285), T1 IQW 1980/15 141 (Mei. 14 623), T2 IQW 1980/15 423 (Mei. 14 935), T3 IQW 1981/17 760 (Mei. 17 281), T4 IQW 1980/15 172 (Mei. 14 654), Mt2 IQW 1981/17 761 (Mei. 17 282), Mt3 IQW 1981/17 767 (Mei. 17 288), Mt4 IQW 1980/15 166 (Mei. 14 648), Mt5 IQW 1980/15 167 (Mei. 14 649).
- (14) *Ossa extremitatis pelvinae sin.* (ad., fem.), lose Verbandlagerung und isolierte Lagerung.  
Fem. IQW 1980/16 434 (Mei. 15 945) et IWQ 1980/16 440 (Mei. 15 951) et IQW 1980/ 16 441 (Mei. 15 952) et IQW 1980/17 283 (Mei. 16 805), Pat. IQW 1985/20 385 (Mei. 19 905), Tib. IQW 1980/17 256 (Mei. 16 778), Tt IQW 1980/17 260 (Mei. 16 782), Tf IQW 1980/17 261 (Mei. 16 783), Tc IQW 1980/17 265 (Mei. 16 787), T1 IQW 1980/17 269 (Mei. 16 791), T2 IQW 1980/ 17 268 (Mei. 16 790), T3 IQW 1980/17 267 (Mei. 16 789), T4 IQW 1980/17 258 (Mei. 16 780), Mt2 IQW 1980/17 259 (Mei. 16 781), Mt 3 IQW 1980/17 257 (Mei. 16 779), Mt4 IQW 1980/17 262 (Mei. 16 784), Mt5 IQW 1980/17 263 (Mei. 16 785).
- (15) *Ossa extremitatis pelvinae sin.* (ad. masc.), wahrscheinlich isolierte Lagerung.  
Pat. IQW 1979/15 116 (Mei. 14 598), Tib. IQW 1979/ 15 118 (Mei. 14 600), Fib. IQW 1979/15 119 (Mei. 14 601), Tt IQW 1980/15 143 (Mei. 14 625), Tf IQW 1980/15 127 (Mei. 14 609), Tc IQW 1980/15 153 (Mei. 14 635), T3 IQW 1980/15 147 (Mei. 14 629), Mt2 IQW 1980/15 156 (Mei. 14 638), Mt3 IQW 1980/15 149 (Mei. 14 631).
- (16) *Ossa extremitatis pelvinae dex.* (ad., fem.), wahrscheinlich lose Verbandlagerung.  
Pat. IQW 1980/15 182 (Mei. 14 664), Tib. IQW 1980/15 124 (Mei. 14 606), Fib. IQW 1980/15 158 (Mei. 14 640), Tt IQW 1980/15 129 (Mei. 14 611), Tf (IQW 1980/15 128 (Mei. 14 610), Tc IQW 1980/15 193 (Mei. 14 675), T1 IQW 1980/15 180 (Mei. 14 662), T2 IQW 1980/15 178 (Mei. 14 660), T3 IQW 1980/15 191 (Mei. 14673), Mt2 IQW 1980/15 195 (Mei. 14 677), Mt3 IQW 1980/15 137 (Mei. 14 619), Mt4 IQW 1980/16 518 (Mei. 16 039), Mt5 IQW 1980/15 176 (Mei. 14 658), Os sesam. sin. (3) IQW 1980/15 185 (Mei. 14 667), Os sesam. dex.(3) IQW 1980/15 186 (Mei. 14 668), Os sesam. sin.(4) IQW 1980/15 188 (Mei. 14 670), Os sesam. dex. (4) IQW 1980/15 187 (Mei. 14 669).
- (17) *Ossa extremitatis pelvinae dex.* (ad., masc.), isolierte Lagerung.  
Fem. IQW 1981/17 761 (Mei. 17 282), Tib. IQW 1980/17 178 (Mei. 16 699), Tt IQW 1980/17 562 (Mei. 17 084), Tf IQW 1980/17 441 (Mei. 16 963) et IQW 1980/17 450 (Mei. 16 972), Tc IQW 1980/17 883 (Mei. 17 403), T4 IQW 1982/17 864 (Mei. 17 384), Mt3 IQW 1982/17 884 (Mei. 17 404).
- (18) *Ossa tarsi sin.* (ad.), wahrscheinlich isolierte Lagerung.  
Tt IQW 1980/16 846 (Mei. 16 367), Tf IQW 1980/16 843 (Mei. 16 364) et IQW 1980/16 669 (Mei. 16 190).
- (19) *Ossa digiti pedis dex.* (ad.), wahrscheinlich isolierte Lagerung.  
PhI(4) IQW 1980/16 652 (Mei. 16 173), PhII(3) IQW 1980/15 555 (Mei. 15 067), PhII(4) IQW 1980/15 557 (Mei. 15 069).

Von jeder Knochenart wurde, auf Angaben zu Größe, Individualalter<sup>3</sup> und eventuell Geschlecht (vgl. 4.4., 4.5.) gestützt, eine Mindestindividuenzahl ermittelt (vgl. Tab. 1). Davon abgeleitet setzt sich das bisherige *Hippopotamus*-Gesamtmaterial aus Resten von mindestens drei pränatalen, einem neonaten, zehn juvenilen sowie sieben adulten Tieren zusammen.

Im *Hippopotamus*-Fundmaterial bisher wenig vertreten sind große und schwere Skeletteile, wie Crani-

<sup>3</sup> In Ermangelung verlässlicher Rezentdaten zum Verhältnis von Epiphysenverwachsung und Individualalter bei *Hippopotamus*, wie sie beispielsweise für den amerikanischen Bison (Duffield 1973), das Bighorn-Schaf (Walker 1987) oder den Rothirsch (Knight 1966) sowie für die Mehrzahl der Haustiere verfügbar sind, werden in vorlie-

gender Arbeit alle postcranialen Skelettelemente mit nicht oder nur unvollständig verwachsenen Knochennähten als »juvenil« bezeichnet. Lediglich die Stadien »pränatal« und »neonat« werden aufgrund der individuellen Gesamtentwicklung entsprechender Skelettelemente gesondert aufgeführt.

um, Pelvis und Femur adulter Tiere. Eine gleiche Tendenz zeichnet sich auch bei den Boviden, Rhinocerotiden und Elephantiden ab. Ebenso wurden bisher kleine und leichte Elemente, wie Ossa sesamoidea und Vertebrae caudales relativ selten gefunden. Dieser Sachverhalt dürfte auf eine beginnende Frachtsonderung zurückzuführen sein.

## 2.2. Erhaltungszustand

Die Knochenfunde weisen vorwiegend eine blaßbräunliche (Munsell Soil Color Charts: 10 YR 8/1 bis 10 YR 8/4) oder weiße Färbung auf. Geperlte Teile der Kompakta zeigen ein rötliches Braun (5 YR 6/5). Wenige Knochen liegen dunkelbraun (10 YR 5/2,5) gefärbt vor. Jungtierreste haben oft braungelbe (7,5 YR 8/4) bis hellbraune (7,5 YR 6/4) Färbungen. Durch Wurzelwerk angeätzte Kompaktapartien (vgl. 2.3.) erreichen einen rötlichbraunen Ton (5 YR 5/5). Auf glatten Flächen gelegentlich vorhandene dendritenartige Ausscheidungen sind grauschwarz (7,5 YR 4/1), frische Brüche dagegen zumeist weiß.

Die überwiegende Mehrheit der Funde weist keinerlei Spuren einer Abrollung auf. Diese sind nur in Ausnahmefällen (Mc5 dex. IQW 1980/17 119 (Mei. 16 640), Tt sin. IQW 1980/15 144 (Mei. 14 626), dann aber sehr intensiv vorhanden. Ähnliches beobachtete Wehrli (1956, 280) an jungpleistozänen Knochenresten von Ternsche (Münsterland).

Bei trockenem Sediment sind in Untermaßfeld die Knochen adulter Tiere fest und fast immer problemlos zu bergen (vgl. R.-D. Kahlke, in diesem Band). Aufgrund ihres primär höheren Gehaltes an nicht-mineralischer Substanz sind die Reste juveniler Stadien poröser, so daß besonders im oberen Profilschnitt bis ca. 2 m unter Flur Wasser- und Frosteinwirkungen gelegentlich bis zur Pulverisierung führten. Eine größere Menge des Fundmaterials besteht aus Knochensplittern.

## 2.3. Lebensspuren

Tab. 2, 3; Abb. 17, 18; Taf. 45, 4; Taf. 57, 1-4; Taf. 61, 9. 12. 14. 15

Nahezu 40 % des Knochenmaterials ist mit mehr oder weniger deutlichen Ätzspuren eines Wurzelwerkes versehen (Taf. 61, 9). Dieses gehörte zweifellos einer fossilen Vegetation an, deren Alter allerdings gegenwärtig nicht feststellbar ist. Weigelt (1927, 21) betont, daß bei nicht zu trockenen Verhältnissen die gut gedüngten Flächen eines Leichenfeldes schnell von einer Pflanzendecke überwuchert werden. Möglicherweise entwickelte sich eine solche Vegetation unmittelbar nach dem Trockenfallen der ausgefüllten Erosionsrinne (vgl. Ellenberg u. R.-D. Kahlke, in diesem Band).

Relativ häufig finden sich am Fossilmaterial durch Carnivoren verursachte Biß- und Fraßspuren (vgl. Tab. 2, 3). Aufgrund ihrer Größe, Form und Anordnung dürften sie in der Hauptsache auf *Pachycrocuta brevirostris*, die durch Skelettelemente und Koprolithen nachgewiesen ist, zurückzuführen sein. Untergeordnet könnten *Xenocyon* und *Canis* als Erzeuger in Frage kommen.

Die Anordnung der Fraßspuren zeigt deutliche Ähnlichkeiten mit den von Zapfe (1939) bei Rezentversuchen mit *Crocuta crocuta* und an fossilem Knochenmaterial von *Coelodonta antiquitatis* gemachten Beobachtungen. Humerus (vgl. Taf. 62, 7), Femur und Tibia zeigen die typischen proximalen Beschädigungen, die der Gewinnung des hier konzentrierten fettreichen und spongiösen Gewebes dienen. Ebenfalls die distalen Gelenkrollen von Humerus und Femur (vgl. Abb. 17, 18; Taf. 57, 1-4; Taf. 62, 5. 8) weisen entsprechende Beschädigungen auf. Offenbar wird ein derartiges Freilegen von Spongiosa-Partien von Hyänen vornehmlich dann betrieben, wenn der Körper des erbeuteten Knochens für ein vollständiges Durchbeißen zu kräftig entwickelt ist (vgl. Sutcliffe 1970, 1112). Sehr regelmäßig gestaltet sich die Abkautung des aus dem festen Sehnenverband herausragenden Tuber calcanei der Flußpferde (vgl. Taf. 62, 6), auch ist hier die charakteristische Verrundung der Spongiosa-Bruchflächen zu beobachten. Die Phalangenpartien wurden ebenfalls nicht verschmäht (vgl. Taf. 61, 14. 15), wie Fraßspuren bis in die Distalbereiche der Metapodien bezeugen (vgl. Fejfar 1958, 146-147). Untergeordnet finden sich die Spuren einer Benagung auch an den ehemals fleischigen Schnauzenteilen juveniler *Hippopotamus*-Individuen (vgl. Taf. 45, 4).

Benagungen durch Rodentier wurden an *Hippopotamus*-Resten nicht beobachtet, obwohl sie besonders an den Langknochen der Boviden und Cerviden von Untermaßfeld gelegentlich auftreten.

Skelettelement	Inv. Nr.	Ind.-Alter	Lokalisierung
Mand. sin.	IQW 1984/19 644	juv.	Ramus mandibulae
Cranium	IQW 1980/16 072	juv.	Ossa frontalia
Scapula sin.	IQW 1983/19 157	juv.	Tuber scapulae
Hum. sin.	IQW 1980/16 127	ad.	Tuberositas deltoidea Epicondylus medialis Epicondylus lateralis
Hum. sin.	IQW 1980/16 206	ad.	Trochlea humeri Epicondylus lateralis
Hum. sin.	IQW 1980/16 058	neon.	Diaphysis (prox., dist.)
Hum. dex.	IQW 1980/15 125	ad.	Diaphysis (prox.)
Hum. dex.	IQW 1980/17 330	ad.	Caput humeri
Hum. dex.	IQW 1980/15 367	ad.	Epicondylus medialis
Rad. et Ulna sin.	IQW 1980/15 200	ad.	Processus olecrani
Ca sin.	IQW 1982/18 294	ad.	medio-caud.
C3 sin.	IQW 1980/15 160	juv.	caud.
C3 dex.	IQW 1980/17 323	ad.	caud.
C4 dex.	IQW 1982/17 840	juv.	caud.
Mc3 sin.	IQW 1980/17 467	ad.	Epiphysis (dist.)
Mc3 sin.	IQW 1980/15 869	ad.	Diaphysis (dist.)
Mc4 sin.	IQW 1982/17 838	juv.	Diaphysis (dist.)
Mc4 dex.	IQW 1983/18 936	juv.	Epiphysis (dist.)
Mc5 sin.	IQW 1980/15 168	juv.	Epiphysis (dist.)

Tab. 2 Verteilung von Carnivoren-Fraßspuren.

Skelettelement	Ind. Nr.	Ind.-Alter	Lokalisierung
PhI (3) sin. (man.)	IQW 1980/16 650	ad.	Epiphysis (dist.)
PhI (3) dex. (man.)	IQW 1980/15 407	ad.	Epiphysis (dist.)
PhI (4) sin. (man.)	IQW 1980/15 164	ad.	Epiphysis (dist.)
PhI (5) dex. (man.)	IQW 1980/17 002	ad.	Epiphysis (dist.)
Femur sin.	IQW 1980/16 189	ad.	Trochlea patellaris (cranio-med.) Condylus lateralis (latero-caud.)
Femur sin.	IQW 1981/17 756	ad.	Diaphysis (prox., dist.)
Femur dex.	IQW 1981/17 761	juv.	Caput femoris Trochanter major Condylus medialis Condylus lateralis Trochlea patellaris
Fem. dex.	IQW 1980/15 770	neon.	Diaphysis (prox., dist.)
Pat. sin.	IQW 1980/18 593	ad.	Apex patellae
Tib. sin.	IQW 1979/15 117	ad.	Condylus tibiae lateralis
Tt sin.	IQW 1983/19 035	ad.	medio-caud. Trochlea tali (med.)
Tf sin.	IQW 1980/15 126	ad.	Tuber calcanei
Tf sin.	IQW 1980/17 261	ad.	Tuber calcanei
Tf dex.	IQW 1980/15 128	ad.	Tuber calcanei
Tf dex.	IQW 1980/17 450	juv.	Tuber calcanei
Mt4 dex.	IQW 1982/17 924	ad.	Diaphysis (dist.)
PhI(4) dex. (ped.)	IQW 1980/16 963	ad.	Diaphysis (dist.)
PhII(3) dex. (ped.)	IQW 1980/15 555	ad.	Epiphysis (dist.)

Tab. 3 Verteilung der Carnivoren-Fraßspuren.

## 2.4. **Schlußfolgerungen**

Die Komplexfundstelle Untermaßfeld stellt im Sinne von Seilacher (1970, 37ff.) eine Konzentratlagerstätte von Fossilien dar, deren Entstehung durch eine Speicherwirkung des von Ellenberg und R.-D. Kahlke (in diesem Band) beschriebenen Hangschuttfächers erklärbar wird. Leeseitig des Fächers finden sich in der Sedimentausfüllung einer Erosionsrinne zahlreiche Skelettreste von aquatisch, amphibisch und terrestrisch lebenden Arten, so daß von einer Allochthonie anzugehen ist.

Die Grabgemeinschaft setzt einen Antransport des Materials im fluviatilen Milieu voraus. Da aber Abrollungserscheinungen an den Knochen im wesentlichen fehlen, kann der Transport nur in Form von Kadavern geschehen sein.

Die eigentlichen Todesursachen der Tiere dürften unterschiedlich gewesen sein. In erster Linie ist an das Reißen von Herbivoren durch Raubsänger in der Nähe von Tränkestellen zu denken. Dabei wurden zweifellos juvenile Stadien bevorzugt. Weiterhin kommt Krankheit (vgl. Abschn. 3.5.) und infolgedessen Erschöpfung an der Wasserstelle, wie dies Schomburgk beobachtete (Weigelt 1927, 21), in Frage. In stark fließenden Gewässern können Flußpferd-Jungtiere weggespült werden und durch die Trennung vom Muttertier verenden. Beobachtungen an Rezentpopulationen zeigen, daß die Sterberate von *Hippopotamus* im ersten Lebensjahr 45-54% beträgt (Laws 1968, 46).

Durch eine eventuell jahreszeitlich bedingte Erhöhung des Wasserspiegels und der Transportkraft des Flusses wurden die wohl zumeist durch Leichengase aufgetriebenen Kadaver flußabwärts transportiert und im Fließschatten des Hangschuttfächers angereichert. Dort platzten sie nach entsprechender Zeitdauer bzw. bei mechanischer Einwirkung auf, füllten sich mit Wasser und versanken.

Im Wasser verendete adulte Flußpferde tauchen bereits ein bis sechs Stunden nach ihrem Tode durch die Wirkung der sich im Körperinneren entwickelnden Gase auf (Schomburgk 1956, 79; Laws 1968, 20) und werden so transportfähig. Auf das Öffnen geblähter Kadaver spezialisierte Machairodontinae (G. H. R. v. Koenigswald 1965, 78) sind in der Fundstelle durch *Homotherium* nachgewiesen.

Insgesamt darf die Entstehung des Leichenfeldes also nicht als streng synchron angesehen werden. Ähnliche Phänomene, wie für Untermaßfeld angenommen, beschrieb Weigelt (1927, 74) von kleinen Wasserläufen der argentinischen Pampas. Auch für die Fossilanreicherung in den frühmitteleozänen Neckarschottern von Mauer (W. v. Koenigswald 1983, 117) und für den jungpleistozänen »Mammutfriedhof« von Berelyokh (Ostsibirien) (Verešagin und Ukrainzeva 1985) wird beispielsweise ein ähnlicher Bildungsmechanismus vermutet.

Nach Absinken der Kadaver im Bereich der in Auffüllung begriffenen Erosionsrinne von Untermaßfeld wurden einzelne Körperteile im anatomischen Verband eingebettet (vgl. Abschn. 2.1.). Andere lagen im Einflußbereich von Aasfressern, so daß eine Durchbewegung, Verschleppungen über kürzere Entfernungen, dann die Skelettierung und Fragmentierung einsetzen. Daran dürften einige der in der Fundschicht nachgewiesenen Vögel ebenfalls beteiligt gewesen sein.

Die so entstandene Anhäufung von Einzelknochen und -fragmenten war weiterhin der mechanischen Zerstörung im Bereich des Flußlaufes ausgesetzt. Größere Mengen von Knochenscherben finden sich besonders in Verzahnungsbereichen der Fundschicht mit grobklastischen Eintragungen.

Ein Zerspringen von Einzelknochen durch gelegentliches partielles Trockenlegen der Fundfläche und kurzzeitige intensive Sonneneinstrahlung ist ebenfalls in Betracht zu ziehen.

Die schlechte Sortierung des Fundmaterials sowie fehlende Einregelungen deuten auf einen geringen Transportweg des von Weichteilen befreiten Knochenmaterials hin.

## 3. **Beschreibung**

In der Beschreibung des Fossilmaterials, bei der die bis zum 30. April 1985 geborgenen Funde berücksichtigt werden konnten, kommt die anatomische Nomenklatur nach Koch (1960) in Anwendung. Zur Zahnbezeichnung werden allgemein gebräuchliche Symbole benutzt, da internationale Verbindlichkeiten nicht existieren (Garutt 1977, 15-18). Richtungsbezeichnungen innerhalb des Gebisses lehnen sich an Schumacher u. Schmidt (1982) an.

Die in den Tabellen aufgeführten Maßstrecken werden, soweit nicht anders angegeben, von Duerst

(1926) in einer kritischen Analyse älterer Meßverfahren (z. B. Hue 1907) definiert. In ähnlicher bzw. gleicher Weise vermaßen unter anderem Hooijer (1950), Kuss (1957), Houtekamer u. Sondaar (1979a; 1979b) sowie Faure (1983; 1985) *Hippopotamus*-Material pleistozänen Alters.

Die in vorliegender Arbeit (Tab. 4-96) angegebenen Streckenmeßwerte sind auf 0,5 mm gerundete, arithmetische Mittel dreier unabhängig voneinander durchgeführter Messungen. In Klammern angegebene Werte deuten auf eine erhaltungsbedingte Ungenauigkeit bei der Vermessung hin. Da das Material zahlreiche Reste nicht ausgewachsener Individuen enthält, werden die Meßwerte für jedes Fundstück gesondert aufgeführt. Durchschnittswerte wurden entsprechend nicht berechnet.

Das gesamte *Hippopotamus*-Fundgut wird in der Untermaßfeld-Sammlung des Bereichs Quartärpaläontologie Weimar (IQW) aufbewahrt.

Für die anatomischen Untersuchungen standen an rezentem Vergleichsmaterial das Skelett eines Neonatus (Zoologisches Museum der Humboldt-Universität Berlin: Zootier, Dresden 1916) sowie das eines adulten weiblichen Tieres (seit 1983 im Institut für Quartärpaläontologie Weimar) zur Verfügung. Bei letzterem handelt es sich um das Zootier »Olga« (Schneider 1954/55, 329ff.), das 1940 im Leipziger Zoo geboren wurde und bis 1962 hier lebte (Prof. Dr. Seifert, Leipzig, in lit. 25.4.1983). Weiterhin lagen die Schädel von fünf Jungtieren im neonaten bis subadulten Stadium sowie 26 Schädel adulter Wildtiere (Staatliches Museum für Tierkunde Dresden, Zoologisches Museum der Humboldt-Universität Berlin, Anatomisches Institut und Sektion Geologische Wissenschaften der Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald, Museum der Natur Gotha, Bereich Quartärpaläontologie Weimar) vor.

### 3.1. Cranium

#### 3.1.1. Neurocranium-Fragmente

Fragm. Calo. IQW 1980/15 336 (Mei. 14 848)

Tab. 4; Taf. 46, 1. 2

Das Calottenfragment besteht aus den unbeschädigten Ossa frontalia sowie dem Os ethmoides. Die Orbitae des sehr jungen Tieres sind in Abhängigkeit von seinem Individualalter nur gering über das Schädeldach aufgewölbt. Caudal zeigen sie in Höhe der Pars frontalis einen charakteristischen Knick nach unten, der auch der rezenten Form eigen ist. Die Pars temporalis ist sehr kurz. Der Margo nasalis dehnt sich 46 mm in nasaler Richtung aus. Die Nasofrontalsutur zeigt den gleichen Verlauf wie ihn rezente Jungtiere besitzen. Über dem Margo nasalis ist der Abschnitt für das Nasale konkav nach hinten gebogen. Lateral schließt sich ein konvexer Teil für das Lacrimale an.

Das Os ethmoides des vorliegenden Calottenfragmentes weist ebenfalls einen ausgezeichneten Erhaltungszustand auf.

Die Lamina mediana mit der Crista galli ist unbeschädigt. An der Lamina cribriformis sind die Perfora-

	IQW 1980/15 336 juv.		IQW 1982/18 052 juv.		IQW 1980/15 583 juv.	
	sin.	dex.	sin.	dex.	sin.	dex.
1. Gr. Parietal-LG	–	–	–	90,0	(103,0)	–
2. Lambda-Ectorbitale	–	–	–	–	–	–
3. Sagitt. Frontal-LG		48,0		(60,0)		–
4. Gr. Frontal-LG		94,5		–		–
5. Mediane Parietal-LG		–		(49,0)		(60,0)
6. Orbital-LG	41,5	43,5	–	–	–	–
7. Stirnbreite		131,0		–		–
8. Orbitaltiefe	52,5	51,5	–	–	–	–

Tab. 4 Calvaria.

tionen für die vom Gehirn kommenden Riechnerven noch zu erkennen. Ethmoturbinalia sind entsprechend der Einbettungsbedingungen nicht mehr vorhanden.

Fragm. Calva. IQW 1982/18 052 (Mei. 17 572)

Tab. 4; Taf. 46, 3-5

Hier ist ein Schädelrest mit den Ossa frontalia und parietalia erhalten. Nach den Fundumständen zu urteilen, gehören Teile des Os ethmoides (Lamina mediana, Lamina transversa), ein linkes Os exoccipitale, ein Basioccipitale, ein oral leicht beschädigtes Basisphenoid sowie ein rechtes Maxilla-Fragment (vgl. Abschn. 3.1.3.1.) zum gleichen Schädel. Die Alae temporales des Basisphenoids liegen nahezu vollständig vor. Ihre Endigungen entfernen sich ca. 70 mm voneinander.

Die Frontalia weisen nasal und an den Orbitae Beschädigungen auf. Sie erheben sich ca. 20 mm über das Schädeldach. Auf dem Parietale ist jeweils zwischen Planum parietale und Planum temporale eine schwache Linea temporalis ausgebildet. Occipital findet sich der Ansatz eines Sagittalkammes.

Fragm. Calva. IQW 1980/16 072 (Mei. 15 583)

Taf. 45, 4. 5

Das Fundstück setzt sich aus den Ossa frontalia und parietalia, Teilen des Os temporale sin. sowie dem distalen Abschnitt des Supraoccipitale zusammen. Die Frontalia sind nasal vollständig abgefressen (vgl. Abschn. 2.3.), so daß der Margo nasalis verloren ging. Der Erhebungsgrad der Orbitae über das Schädeldach ist aus dem gleichen Grunde nicht mehr feststellbar. Im Bereich der Parietalia und des Supraoccipitale zeigt die Calvaria Abrollungsspuren. Eine eventuell vorhanden gewesene Linea temporalis und der Sagittalkamm sind somit verloren gegangen. Die Linea nuchalis sup. war wohl relativ stark entwickelt, so daß sich Reste von ihr deutlich abzeichnen. Vom Os temporale ist das Squamosum erhalten, der Proc. zygomaticus fehlt. Der Porus acusticus externus ist etwa 55 mm unter dem Schädeldach angelegt.

Fragm. Calva. IQW 1984/20 280 (Mei. 19 780)

Tab. 5; Taf. 45, 1-3

Zu einem Schädel gehören die vorliegenden Ossa frontalia und parietalia, das Os temporale sin., weiterhin das Exoccipitale sin. sowie das Basioccipitale. Die Frontalia erhielten sich relativ vollständig, der Margo nasalis fehlt. Da das Fundstück das individuell älteste Jungtier des bisherigen Fundmaterials repräsentiert, ragen die Orbitae mit ca. 25 mm schon kräftig über das Schädeldach hinaus. Die Parietalia sind im Verhältnis zur Breite der Frontalia recht kurz. Dies führt dazu, daß der Ansatz des Sagittalkammes zwischen der beidseitig vorhandenen Linea temporalis liegt.

Das gut erhaltene Os temporale besitzt Paßstellen zum Parietale. Das Squamosum ist wiederum kurz, der kräftige Proc. zygomaticus leicht beschädigt. Das Exoccipitale ist mit Condylus und Proc. jugularis vollständig erhalten, ebenso das Basioccipitale.

	IQW 1984/20 280	
	sin.	juv. dex.
1. Gr. Parietal-LG	95,0	(96,0)
2. Lambda-Ectorbitale	142,0	(139,0)
3. Sagitt. Frontal-LG		–
4. Gr. Frontal-LG		–
5. Mediane Parietal-LG		(57,0)
6. Orbital-LG	(73,0)	–
7. Stirnbreite		208,0
8. Orbitaltiefe	–	–

Tab. 5 Calvaria.

### 3.1.2. Isolierte Schädelknochen

#### 3.1.2.1. Os occipitale

Von zwei juvenilen Tieren etwa gleichen Individualalters wurden je ein linkes (IQW 1980/16 243 (Mei. 15 754)) und ein rechtes (IQW 1980/16 760 (Mei. 16 281)) Exoccipitale aufgefunden. Eine Verwachsung mit Supra- und Basioccipitale war noch nicht erfolgt.

Zu drei weiteren Jungtieren gehören die vorliegenden Basioccipitalia. Im Vergleich zu rezenten Stücken hat das Basioccipitale am Foramen occipitale magnum einen geringeren Anteil. Das auf der Außenfläche beidseitig vorhandene Tuberculum musculare zeichnet sich kräftig ab.

#### 3.1.2.2. Os parietale

Das Fundgut enthält das linke Parietale (IQW 1984/19 646 (Mei. 19 166)) eines Jungtieres. Eine relativ kräftige Linea temporalis ist erkennbar.

#### 3.1.2.3. Os zygomaticum

Taf. 46, 9, 10

Drei nahezu vollständige rechte Stücke konnten bestimmt werden: IQW 1980/ 15 228 (Mei. 14 710), IQW 1982/17 916 (Mei. 17 436), IQW 1980/17 099 (Mei. 16 620). Es handelt sich jeweils um Jochbeine juveniler Individuen. Letztgenannter Fund besitzt dabei das geringste Individualalter und könnte somit zum Calottenfragment IQW 1980/15 336 (Mei. 14 848) gehören.

### 3.1.3. Maxilla

Zur Beschreibung definitiver *Hippopotamus*-Gebisse findet heute in Anlehnung an Hooijer (1946; 1950) die der Cope-Osborn'schen Trituberculartheorie entstammende Nomenklatur Verwendung. Dabei wird allerdings zumeist ein phylogenetischer Bezug vermieden (Boekschoten u. Sondaar 1966, 21). Eine neutrale Benennung von Kuss (1957) in deutscher Sprache konnte sich nicht durchsetzen. Für die Milchbezeichnung der Hippopotamiden sind verbale Beschreibungen üblich (Kuss 1957, 312; Melentis 1964, 395; 1965, 410; u. a.), die auch im folgenden benutzt werden. Eine Bezeichnung der definitiven Molaren geschieht in Anlehnung an Boekschoten u. Sondaar (1966, 21-22). Die für mediale bzw. laterale Incisivi gebrauchten Symbole dI1, 2 bzw. I1, 2, können ebenfalls nicht im phylogenetischen Sinne gebraucht werden (R.-D. Kahlke 1985b).

#### 3.1.3.1. Maxillarfragmente

Fragm. Max. dex. IQW 1982/18 052 (Mei. 17 572)

Tab. 6; Taf. 46, 6-8

	IQW 1982/18 052 dex.	IQW 1984/20 280 dex.
1. dM <sup>1</sup> LG an der Basis	19,0	–
2. dM <sup>1</sup> gr. BR an der Basis	–	–
3. dM <sup>2</sup> LG an der Basis	(30,0)	27,0
4. dM <sup>2</sup> gr. BR an der Basis	–	(17,0)
5. dM <sup>3</sup> LG an der Basis	40,0	–
6. dM <sup>3</sup> gr. BR an der Basis	25,0	–
7. dM <sup>4</sup> LG an der Basis	45,0	–
8. dM <sup>4</sup> gr. BR an der Basis	(49,5)	–
9. Diastema dM <sup>1</sup> -dM <sup>2</sup> (Basis)	0,0	–
10. Diastema dM <sup>2</sup> -dM <sup>3</sup> (Basis)	17,0	13,0

Tab. 6 Maxilla.

Das Bruchstück umfaßt einen Teil des Corpus max. und des Proc. palatinus. Vorhanden sind dM<sup>1</sup> - dM<sup>4</sup> (dM<sup>4</sup> isoliert) sowie die Alveole für dC sup. Während die ersten beiden Milchmolaren etwa zur Hälfte durchgebrochen sind und eine Wurzelbildung nur in Anfängen erkennbar wird, dürfen dM<sup>3</sup> und dM<sup>4</sup> als vollständig eruptiert bezeichnet werden. Der Aufbau des distalen Wurzelpaares am dM<sup>3</sup> ist nahezu abgeschlossen.

Fragm. Max. dex. IQW 1984/20 280 (Mei. 19 800)

Tab. 6

Das Fundstück besteht ebenfalls aus Resten von Corpus max. und Proc. palatinus. Letzterer ist bis zur offenbar noch nicht verwachsen gewesenen Sutura palatina erhalten. Neben der Alveole des C sup. sind dM<sup>2</sup> - dM<sup>3</sup> vorhanden. Ersterer ist trotz beidseitiger Diastemata mesial leicht nach außen gedreht. Der 2. Milchmolar stellt sich als Zahn mit einfacher Spitze und kräftigem Cingulum dar. Disto-buccal ist eine 6 mm hohe Nebenspitze entwickelt.

### 3.1.3.2. Isolierte Zähne

#### 3.1.3.2.1. Erster Milchmolar (dM<sup>1</sup>)

Tab. 7; Taf. 49, 1-3

Es liegt die Schmelzkrone eines dM<sup>1</sup> sin. vor. Sie besteht aus einer einfachen, leicht distal vergentem Spitze mit rugosem Schmelz. Das Cingulum ist vollständig ausgebildet, buccal allerdings nur gering. Von der Schmelzspitze verläuft mesial ein schwacher Grat, der sich in halber Kronenhöhe in einen kurzen buccalen und einen das Cingulum erreichenden lingualen Ast aufspaltet. Distal existiert ebenfalls ein Schmelzgrat, der sich oberhalb des Cingulums aufteilt.

#### 3.1.3.2.2. Dritter Milchmolar (dM<sup>3</sup>)

Tab. 8; Taf. 49, 4-6

Es wurden drei Zähne sowie Bruchstücke von zwei weiteren (IQW 1980/16 872 (Mei. 16 393), IQW 1984/ 20 332 (Mei. 19 852)) aufgefunden. IQW 1980/16 028 (Mei. 15 539) zeigt eine kräftige mesiale sowie zwei distale Wurzeln. Die Zahnkronen bauen sich aus einer Vorderspitze mit vorgelagerter Nebenspitze sowie einem hinteren Spitzenpaar auf. Die vordere Nebenspitze neigt sich leicht nach lingual. Ein von der vorderen Hauptspitze nach mesial verlaufender Schmelzgrat biegt in lingualer Richtung ab. Bei den zur Verfügung stehenden rezenten Vergleichsstücken ist dies nicht der Fall.

	IQW 1982/18 817 sin.
1. LG an der Basis	18,5
2. Gr. BR an der Basis	13,0

Tab. 7 dM<sup>1</sup>.

	IQW 1980/16 892 sin.	IQW 1983/18 851 sin.	IQW 1980/16 872 dex.	IQW 1980/16 028 dex.
1. LG an der Basis	41,5	39,0	-	38,5
2. Gr. BR an der Basis	24,0	21,5	(23,0)	22,0

Tab. 8 dM<sup>3</sup>.

Ein weiterer Schmelzgrat führt von der vorderen Hauptspitze zur buccalen Hinterspitze. Die beiden nahezu gleichhohen Hinterspitzen sind im Gegensatz zu den verfügbaren Rezentstücken leicht lingual geneigt. Ein kräftiges Cingulum umläuft die gesamte Krone. Abrasionen unterschiedlichen Ausmaßes sind an den Hauptspitzen erkennbar.

### 3.1.3.2.3. Vierter Milchmolar (dM<sup>4</sup>)

Tab. 9, 10; Taf. 49, 7-11

Reste von sieben Zähnen, darunter drei mesiale (IQW 1980/16 031 (Mei. 15 542), IQW 1984/20 333 (Mei. 19 853)) und drei distale Bruchstücke (IQW 1980/16 875 (Mei. 16 396), IQW 1980/16 855 (Mei. 16 376), IQW 1983/18 845 (Mei. 18 365)) sind vorhanden. Der Aufbau des dM<sup>4</sup> ähnelt bereits sehr dem der definitiven Molaren. Die Krone setzt sich aus einem mesialen und einem distalen Spitzenpaar zusammen. Dabei überragen in nicht abradiertem Zustand die buccalen Endspitzen ihre lingualen Pendants um ca. 3 mm. Die mesial-buccale Spitze baut sich im Gegensatz zum rezenten Vergleichsmaterial aus zwei nach lingual, je einem nach mesial und distal sowie einem nach buccal gerichteten Kegel auf. Das Rezentmaterial besitzt hier lediglich vier Kegel. Die restlichen Spitzen der Fossilfunde bestehen aus drei Kegeln. Das Fossil IQW 1980/ 16 866 (Mei. 16 387) zeigt ein nahezu geschlossenes Cingulum und den Ansatz der mesialen Wurzel.

	IQW 1982/18 209 sin.
1. LG an der Basis	48,5
2. Gr. BR an der Basis	-

Tab. 9 dM<sup>4</sup>.

	IQW 1980/16 866 sin.
1. LG an der Basis	44,0
2. Gr. BR an der Basis	35,5

Tab. 10 dM<sup>4</sup>.

### 3.1.3.2.4. Erster Molar (M<sup>1</sup>)

Die Bruchstücke der vier Spitzen zweier rechter M<sup>1</sup> im präabrasiven Stadium (IQW 1980/16 029 (Mei. 15 540), IQW 1980/16 030 (Mei. 15 541), IQW 1980/16 031 (Mei. 15 542), IQW 1980/16 032 (Mei. 15 543), IQW 1980/16 033 (Mei. 15 544) und IQW 1984/20 304 (Mei. 19 824)) erlauben keine Messungen.

## 3.1.4. Mandibula

### 3.1.4.1. Mandibularfragmente

Sämtliche bisher geborgenen Unterkieferfragmente gehören den relativen Altersgruppen II und III nach Laws (1968, 22 ff.) an, das heißt ihr Individualalter liegt etwa zwischen sechs und zwölf Monaten. Diese Angabe dürfte angesichts der Tatsache, daß für die Definition der jüngeren Altersgruppen in der Hauptsache die Zahnentwicklung und weniger der vom Nahrungsangebot abhängige Abrasionsgrad herangezogen wird, relativ exakt sein.

Fragm. Mand. sin. IQW 1980/15 838 (Mei. 15 349)

Tab. 11; Taf. 47, 1-3

Der Unterkieferast ist bis zur Symphyse erhalten. Leicht beschädigt sind Proc. muscularis und articularis. Der Corpus mandibulae ist lingual aufgebrochen, so daß der Canalis mandibulae sowie die Alveolen für dM<sub>2</sub> - dM<sub>4</sub> geöffnet sind. Die beiden dI, der dC und der dM<sub>1</sub> sind vorhanden. Zwischen Milch-

caninus und dI<sub>2</sub> findet sich die nur 9,5 mm tiefe Alveole des definitiven Caninus (vgl. Abschn. 4.2.). Aus den Alveolen der Milchmolaren wird erkennbar, daß ein Diastema in der Zahnreihe nicht vorhanden war. Der dM<sub>2</sub> stand mit seiner Längsachse in einem Winkel von ca. 45° zur übrigen Zahnreihe. Dabei weist der mesiale Abschnitt des Zahnes nach buccal.

Fragm. Mand. sin. IQW 1980/16 869 (Mei. 16 390)

Tab. 11; Taf. 47, 7

Das Fundstück ist stark beschädigt. Ramus mandibulae sowie der Symphysis naheliegende Teile der Pars incisiva fehlen. Die Alveolen für dM<sub>1</sub>-dM<sub>3</sub> sind in Teilen vorhanden. Im Bereich des C und des dM<sub>4</sub> ist der Kiefer aufgebrochen. Erhalten ist der dI<sub>1</sub>.

Fragm. Mand. sin. IQW 1980/17 066 (Mei. 16 587)

Tab. 11

Fünf Bruchstücke mit dM<sub>2</sub>-dM<sub>3</sub> sowie Teile der Alveolen für I<sub>2</sub>, C und dM<sub>4</sub>-M<sub>1</sub> sind erhalten.

Fragm. Mand. sin. IQW 1980/16 841 (Mei. 16 362)

Tab. 11

Das Bruchstück ist mit seiner Buccalseite in eine sandige Sinterbildung (vgl. Ellenberg und R.-D. Kahlke, in diesem Band Taf. 13,3) eingebettet. Es besteht aus einem kurzen Stück des Corpus mand. mit dM<sub>3</sub>-dM<sub>4</sub>.

Fragm. Mand. sin. IQW 1984/19 644 (Mei. 19 164)

Es liegt der Ramus mandibulae eines Jungtieres mit beschädigtem Proc. articularis vor.

Fragm. Mand. sin. IQW 1983/18 855 (Mei. 18 375)

Hier handelt es sich um das Bruchstück eines juvenilen Ramus mandibulae.

	IQW 1980/ 15 838 sin.	IQW 1980/ 16 869 sin.	IQW 1980/ 17 066 sin.	IQW 1980/ 16 841 sin.	IQW 1980/ 16 035 dex.	IQW 1984/ 20 281 dex.	IQW 1979/ 15 115 sin.	IQW 1979/ 15 115 dex.
1. LG Symphysis	–	–	–	–	–	–	90	
2. dI <sub>1</sub> BR an der Basis	8,5	8,0	–	–	–	–	–	8,0
3. dI <sub>1</sub> DM an der Basis	8,0	7,5	–	–	–	–	–	8,0
4. dI <sub>2</sub> BR an der Basis	8,0	–	–	–	–	–	–	8,0
5. dI <sub>2</sub> DM an der Basis	8,0	–	–	–	–	–	–	8,0
6. dC BR an der Basis	8,0	–	–	–	–	–	–	10,0
7. dC DM an der Basis	8,0	–	–	–	–	–	–	8,0
8. dM <sub>1</sub> LG an der Basis	13,0	–	–	–	–	–	16,0	18,0
9. dM <sub>1</sub> gr. BR an der Basis	10,0	–	–	–	–	–	12,0	12,5
10. dM <sub>2</sub> LG an der Basis	–	–	22,0	–	24,0	–	28,0	27,0
11. dM <sub>2</sub> gr. BR an der Basis	–	–	12,5	–	12,0	–	15,0	13,0
12. dM <sub>3</sub> LG an der Basis	–	–	33,0	(31,0)	32,0	33,5	33,0	34,0
13. dM <sub>3</sub> gr. BR an der Basis	–	–	17,0	–	16,0	17,5	18,5	18,5
14. dM <sub>4</sub> LG an der Basis	–	–	–	(57,5)	56,5	56,0	54,0	53,5
15. dM <sub>4</sub> gr. BR an der Basis	–	–	–	–	25,0	27,0	27,5	28,5
16. Diastema dM <sub>1</sub> -dM <sub>2</sub> (Basis)	–	–	(12,0)	–	(8,0)	–	22,5	21,0
17. Diastema dM <sub>2</sub> -dM <sub>3</sub> (Basis)	–	–	9,0	–	8,0	–	9,0	9,0

Tab. 11 Mandibula.

Fragm. Mand. dex. IQW 1980/16 035 (Mei. 15 546)

Tab. 11; Taf. 47, 4-6

Der Mandibelast ist von der Alveole des I<sub>2</sub>-Keims bis zu der des eventuell bereits eruptierten M<sub>1</sub> erhalten. Am lateralen Alveolenrand des I<sub>2</sub> zeigt sich ein Rest der entsprechenden Milchzahnalveole. Die Caninus-Spitze wird durch eine Beschädigung des Fundstückes sichtbar. Unmittelbar vestibulär von ihr ist ein Rest der dC-Alveole verblieben. Auf dem Unterkieferast sind dM<sub>2</sub>-dM<sub>4</sub> vorhanden. Vor dieser Zahnreihe existieren noch zwei weitere Alveolen (vgl. Abschn. 3.5.1.). Unter der Milchzahnreihe von IQW 1980/16 035 (Mei. 15 546) ließen sich auf röntgenologischem Wege noch keine Prämolarenkeime nachweisen. Wurzelreduktionen innerhalb des Milchgebisses haben ebenfalls noch nicht stattgefunden.

Fragm. Mand. dex. IQW 1984/20 281 (Mei. 19 801)

Tab. 11

Das Fundstück ist aus einer größeren Anzahl von Bruchstücken zusammengesetzt. Teile der Symphyse und des Corpus konnten rekonstruiert werden. Die Alveolen von dM<sub>1</sub>-M<sub>1</sub> und C sind erkennbar. Begleitend wurden dM<sub>2</sub>-M<sub>1</sub>, I<sub>1</sub> und C geborgen (vgl. Abschn. 3.1.4.2.). Die Milchzähne zeigen Abrasionspuren.

Fragm. Mand. IQW 1979/15 115 (Mei. 14 597)

Tab. 11, Abb. 1, Taf. 48

Es liegen die beiden noch in der Symphyse vereinigten Unterkieferäste vor (Abb. auch bei H.-D. Kahlke 1982, 945). Der Ramus mandibulae fehlt jeweils. Im Bereich des C sin. ist der Kiefer vestibulär aufgebrochen, so daß dessen Alveole bis unter den dM<sub>3</sub> geöffnet ist, wo sie endet. Isoliert aufgefunden wurden dI<sub>1, 2</sub> dex., dC sin., I<sub>1</sub> dex. (Keim) und I<sub>2</sub> sin. (Keim) (vgl. Abschn. 3.1.4.2.). In der Mandibel selbst sind I<sub>1</sub> sin. (Keim), I<sub>2</sub> dex. (Keim) sowie C dex. enthalten. Alveolen sind von <sub>1</sub>dI<sub>1</sub>, I<sub>1</sub> dex., I<sub>2</sub> sin. und C sin. vorhanden. Auf den Mandibelasten sind die Milchmolarenreihen (dM<sub>1</sub>-dM<sub>4</sub>) jeweils vollständig ausgebildet. Sie zeigen leichte Spuren einer Abrasion. Der M<sub>1</sub> ist beiderseitig eruptiert. Im Bereich von dM<sub>1</sub>-dM<sub>2</sub> divergieren die Zahnreihen leicht nach vorn, dM<sub>3</sub>-dM<sub>4</sub> liegen nahezu parallel. Die ersten Molaren konvergieren nach vorn.

### 3.1.4.2. Isolierte Zähne

#### 3.1.4.2.1. Medialer Milchincisivus (dI<sub>1</sub>)

Tab. 12, Taf. 49, 12-17

Neben dem zur Mandibel IQW 1979/15 115 (Mei. 14 597) gehörenden Zahn liegt das Fragment eines weiteren dI<sub>1</sub> dex. vor. Der einfache zylindrische Zahn zeigt keine Abrasionsspuren. Sein Querschnitt unter der Krone ist nahezu kreisförmig.

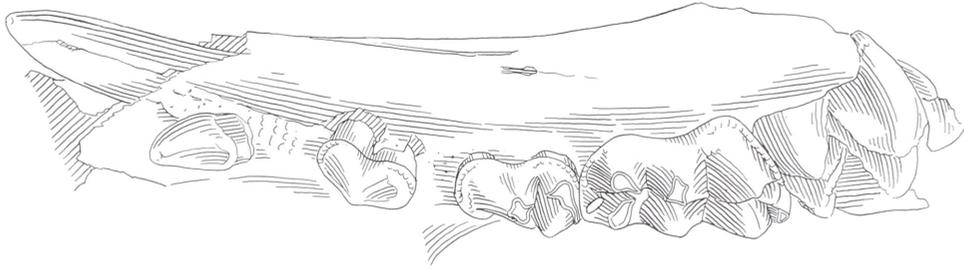
#### 3.1.4.2.2. Lateraler Milchincisivus (dI<sub>2</sub>)

Tab. 13, Taf. 49, 18-20

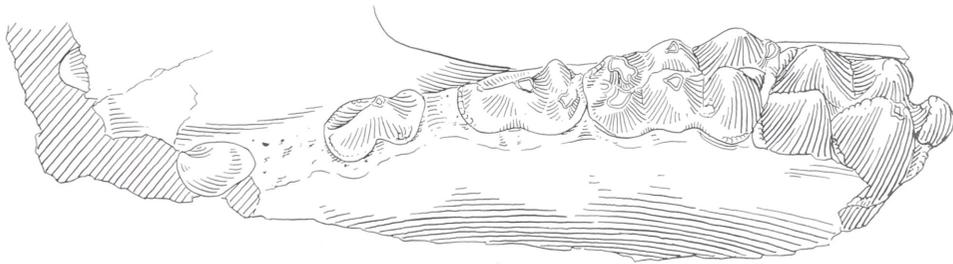
Insgesamt wurden fünf Stücke geborgen. Als charakteristisch erweist sich die lingual in zwei Lappen auslaufende, nahezu glatte Schmelzkrone. Der mesiale Schmelzlappen reicht dabei in cervicaler Richtung weiter herab. Bei den dI<sub>1</sub> ist das genannte Verhältnis umgekehrt. Die Zahnwurzel unterhalb der Krone

	IQW 1980/16 876 dex.
1. BR an der Basis	8,0
2. DM an der Basis	8,0

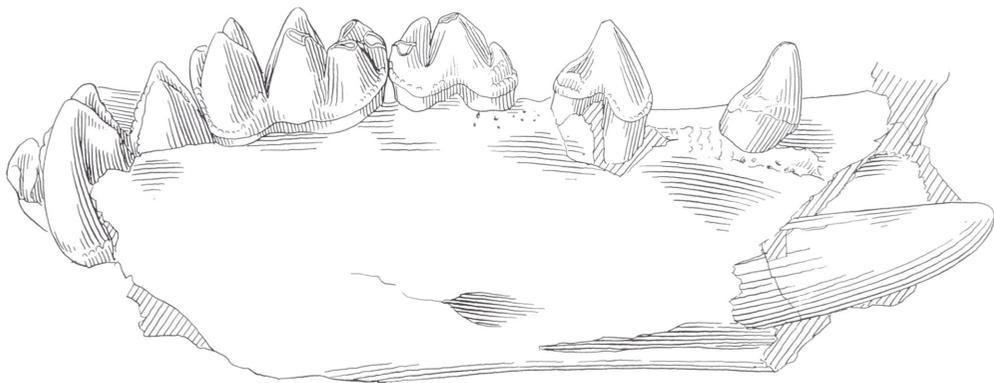
Tab. 12 dI<sub>1</sub>.



a



b



c

Abb. 1 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – a Mandibula dex. mit C, dM<sub>1</sub>-dM<sub>4</sub>, M<sub>1</sub> IQW 1979/15 115 (Mei. 14 597), von dorsal. – b Mandibula sin. mit I<sub>1</sub>, dM<sub>1</sub> - dM<sub>4</sub>, M<sub>1</sub> IQW 1979/15 115 (Mei. 14 597), von dorsal. – c Mandibula dex. mit C, dM<sub>1</sub>-dM<sub>4</sub>, M<sub>1</sub> IQW 1979/15 115 (Mei. 14 597), von buccal. – M = ca. 1:2.

des dI<sub>2</sub> zeigt einen nahezu kreisförmigen Querschnitt, der erst nach einigen mm apical in ein sagittal gelängtes Oval übergeht. Die zumeist vorhandenen Abrasionsfacetten sind distal bis vestibulär geneigt.

### 3.1.4.2.3. Milchcaninus (dC inf.)

Tab. 14; Taf. 49, 21-23

Die vier dC inf. weisen eine leicht distale Vergenz der Kronen auf. Der Schmelz ist mäßig rugos und incisal gefurcht. Krone und Wurzel besitzen einen ovalen Querschnitt. Die Abnutzung ist gering.

### 3.1.4.2.4. Erster Milchmolar (dM<sub>1</sub>)

Tab. 15; Taf. 49, 24-26

Die Kronen der sechs vorliegenden dM<sub>1</sub> sowie eines Keims (IQW 1980/15 838 (Mei. 15 349)) bestehen aus einer einfachen Spitze mit rugosem Schmelz. Von dieser führt ein deutlicher Grat zum hinteren lingualen Alveolarrand. Unmittelbar über dem hier deutlich ausgebildeten Cingulum neigt der Grat zur Verdickung oder Aufspaltung. Eine Abrasion ist kaum zu erkennen. Die Wurzeln sind unterschiedlich entwickelt. Während das Foramen apicis dentis bei IQW 1980/15 856 (Mei. 15 367) nahezu geschlossen ist, zeigt die Wurzelscheide bei IQW 1980/17 162 (Mei. 16 683) mit 4-10 mm Länge noch keine Einbiegungstendenz.

### 3.1.4.2.5. Zweiter Milchmolar (dM<sub>2</sub>)

Tab. 16; Taf. 49, 27-29

Vorhanden sind vier Fundstücke, bei denen die beiden nach mesial bzw. distal divergierenden Wurzeln apical beschädigt sind, sowie ein Zahnkeim (IQW 1980/15 838 (Mei. 15 349)). Bei den 2. Milchmolaren

	IQW 1980/16 881 sin.	IQW 1982/18 028 sin.	IQW 1983/18 854 sin.	IQW 1980/15 510 dex.	IQW 1980/18 028 dex.
1. BR an der Basis	8,0	8,0	8,0	8,0	8,5
2. DM an der Basis	8,0	8,0	8,0	8,0	8,0

Tab. 13 dI<sub>2</sub>.

	IQW 1980/16 874 sin.	IQW 1982/18 028 sin.	IQW 1982/17 956 dex.
1. BR an der Basis	10,5	9,5	12,0
2. DM an der Basis	7,5	8,5	8,5

Tab. 14 dC inf.

	IQW 1983/18 853 sin.	IQW 1982/17 917 sin.	IQW 1980/16 882 sin.	IQW 1982/18 052 sin.	IQW 1980/17 162 dex.	IQW 1980/15 856 dex.
1. LG an der Basis	16,0	14,5	13,0	13,0	14,5	12,0
2. Gr. BR an der Basis	10,5	9,5	9,5	9,5	10,0	9,5

Tab. 15 dM<sub>1</sub>.

des Unterkiefers handelt es sich um einfach konische Zähne mit rugosem Schmelz. Die Spitze neigt sich leicht in distaler Richtung. Ein Cingulum ist besonders stark an den Schmalseiten des Zahns ausgebildet, unterhalb der Schmelzspitze fehlt es lingual und buccal. Über dem hinteren lingualen Cingulum-Abschnitt ist bei IQW 1983/18 852 (Mei. 18 372) eine 7,5 mm hohe, zur Hauptspitze geneigte Nebenspitze ausgebildet. Derartige Erscheinungen sind gelegentlich auch an rezenten Milchgebissen festzustellen. Abrasionen fehlen.

### 3.1.4.2.6. Dritter Milchmolar (dM<sub>3</sub>)

Tab. 17; Taf. 49, 30-32

Es liegen vier Fragmente mit beschädigten Wurzeln und zwei Bruchstücke eines Keims (IQW 1980/15 838 (Mei. 15 349) vor. Die Kronen besitzen eine leicht distal geneigte Hauptspitze, an die sich mesial oberhalb des Cingulums eine 9-12 mm hohe Nebenspitze anschmiegt. Diese kann lingual oder buccal, vgl. IQW 1983/18 846 (Mei. 18 366), zu einem zwischen Hauptspitze und Cingulum verlaufenden Schmelzgrat umgebildet sein.

Der distal der Hauptspitze gelegene Kronenteil variiert. Er besteht aus 3-5 Nebenspitzen unterschiedlicher Größe und Anordnung. Die linguale Spitze ist dabei am kräftigsten entwickelt. Ein Cingulum fehlt zumeist unterhalb der Hauptspitze lingual und buccal. Lediglich bei IQW 1980/15 509 (Mei. 15 021) ist es hier ausgebildet. Durch den dM<sup>3</sup> verursachte Abrasionen finden sich im distalen Kronenbereich.

### 3.1.4.2.7. Vierter Milchmolar (dM<sub>4</sub>)

Tab. 18; Taf. 49, 33-35

Acht isolierte Fundstücke sind im Kronenteil zumeist vollständig erhalten. Ein Zahnkeim (IQW 1980/15 838 (Mei. 15 349)), ist durch vier Bruchstücke repräsentiert. Die Schmelzkronen bauen sich aus

	IQW 1980/16 880 sin.	IQW 1983/18 854 sin.	IQW 1984/20 281 sin.	IQW 1980/16 879 dex.
1. LG an der Basis	25,5	27,5	20,5	25,5
2. Gr. BR an der Basis	13,0	-	12,0	12,0

Tab. 16 dM<sub>2</sub>.

	IQW 1980/15 759 sin.	IQW 1983/18 845 sin.	IQW 1984/20 281 dex.	IQW 1980/15 509 dex.
1. LG an der Basis	32,0	34,0	31,5	38,5
2. Gr. BR an der Basis	17,5	-	17,0	17,0

Tab. 17 dM<sub>3</sub>.

	IQW 1980/17 120 sin.	IQW 1983/18 844 sin.	IQW 1983/19 005 sin.	IQW 1980/16 871 dex.	IQW 1980/19 858 dex.	IQW 1984/20 281 dex.	IQW 1980/15 854 dex.	IQW 1982/18 017 dex.
1. LG an der Basis	57,0	53,5	52,0	58,5	(57,5)	56,0	56,0	50,0
2. Gr. BR an der Basis	27,0	25,0	25,5	28,5	27,0	27,0	26,0	25,0

Tab. 18 dM<sub>4</sub>.

je einem Paar Vorder-, Mittel- und Hinterspitzen auf. Mit zunehmendem Individualalter, erkennbar an der Wurzelentwicklung, wird die Trennung der Spitzenpaare weniger scharf. Das mittlere Paar ist vom hinteren stets deutlicher abgeteilt als vom vorderen. Lingual des vorderen Spitzenpaares zeigt sich eine kleinere Nebenspitze, die bei einigen Stücken in Abhängigkeit zur Oberkieferbezahnung der Abrasion zum Opfer gefallen ist. Accessorische Spitzen oder Grate finden sich gelegentlich buccal zwischem mittlerem und hinterem Spitzenpaar, seltener auch lingual. Das Talon setzt sich aus 3-5 eng verbundenen Einzelspitzen zusammen. Mesial ist ein kräftiges, distal zumeist ein abgeschwächteres Cingulum vorhanden. Der Schmelz erweist sich als gleichmäßig rugos, buccal zeigt er eine leichte Rillung. Ein vorderer, weiter ausgebildeter und zwei hintere geringere Wurzelansätze sind erkennbar.

### 3.1.4.2.8. Medialer Incisivus (I<sub>1</sub>)

Jeweils zu Mandibelresten (IQW 1979/15 115 (Mei. 14 597) und IQW 1984/20 281 (Mei. 19 801)) gehörend (vgl. Abschn. 3.1.4.1.), liegen Bruchstücke der Keime zweier rechter I<sub>1</sub> ohne Abrasionsfacetten vor. Das distale Bruchstück eines weiteren I<sub>1</sub> dex. (IQW 1985/20 361 (Mei. 19 881)) ist isoliert. Die Zähne sind im Querschnitt nahezu rund. Ihre Spitzen zeigen eine leichte Lateralvergenz. Der Schmelz weist eine leichte Rillung auf.

### 3.1.4.2.9. Caninus (C inf.)

Tab. 19; Abb. 2; Taf. 49, 36-38

Fragmente von zwei rechten definitiven Canini (IQW 1984/20 281 (Mei. 19 801) und IQW 1984/20 303 (Mei. 19 823)) wurden geborgen (vgl. Abschn. 3.1.4.1.). Auch sie zeigen keine Abrasionsfacetten, so daß ein Kontakt mit den oberen Eckzähnen noch nicht bestanden haben kann (Tischendorf 1952, 323). Die Canini sind stark eingebogen. Sie besitzen einen gerundet-dreieckigen Querschnitt (vgl. Matthes 1939b, Fig. 3d). Dabei liegt die Basis der Dreiecke mesial. Auf dieser Seite besitzen die Zähne eine ca. 35 mm unterhalb der Spitze einsetzende Rinne, die sich apical fortsetzt und verbreitert. Insgesamt ist der Schmelz stark gefurcht. IQW 1984/20 303 (Mei. 19 823) zeigt unter der Spitze zwei etwa 19 mm voneinander entfernte, umlaufende Querwülste (vgl. Abschn. 3.5.1.).

### 3.1.4.2.10. Erster Molar (M<sub>1</sub>)

Tab. 20; Taf. 49, 39-41

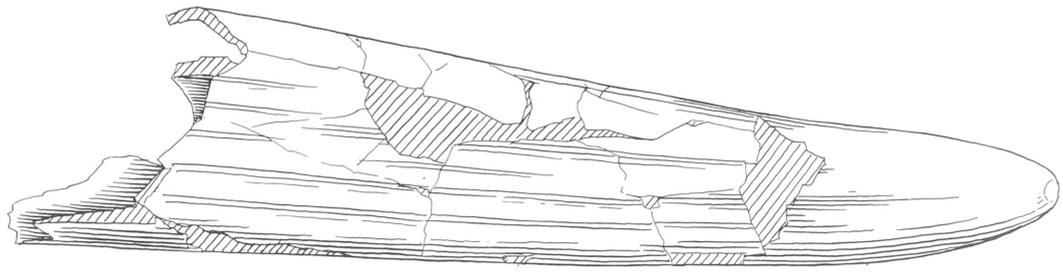
Neben den in der Mandibel IQW 1979/15 115 (Mei. 14 597) vorhandenen 1. Molaren ist ein zum Mandibelast IQW 1984/20 281 (Mei. 19 801) (vgl. jeweils Abschn. 3.1.4.1.) gehöriger M<sub>1</sub> vorhanden. Die

	IQW 1984/20 303 juv. dex.	IQW 1984/20 281 juv. dex.
1. Erhaltene LG morph. Vorderkante	–	138,0
2. Gr. erhaltener Umfang	(133,0)	122,0

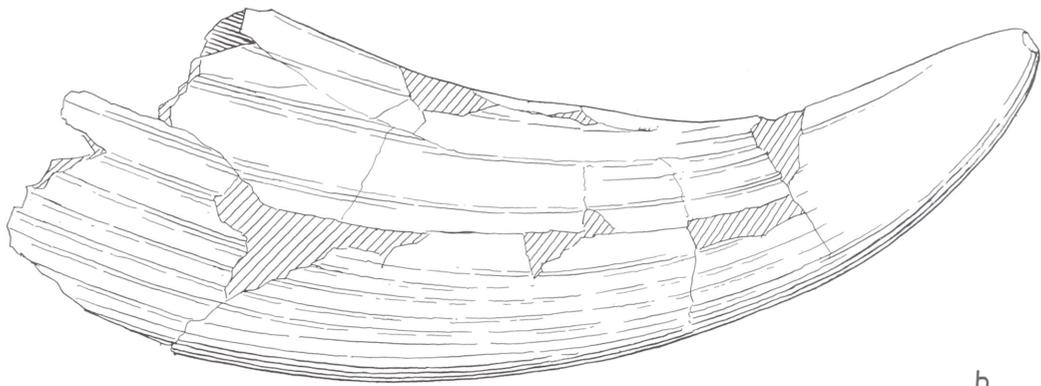
Tab. 19 C inf. (Messungen nach Matthes 1939a).

	IQW 1984/20 281 dex.
1. LG an der Basis	60,0
2. Gr. BR an der Basis	–

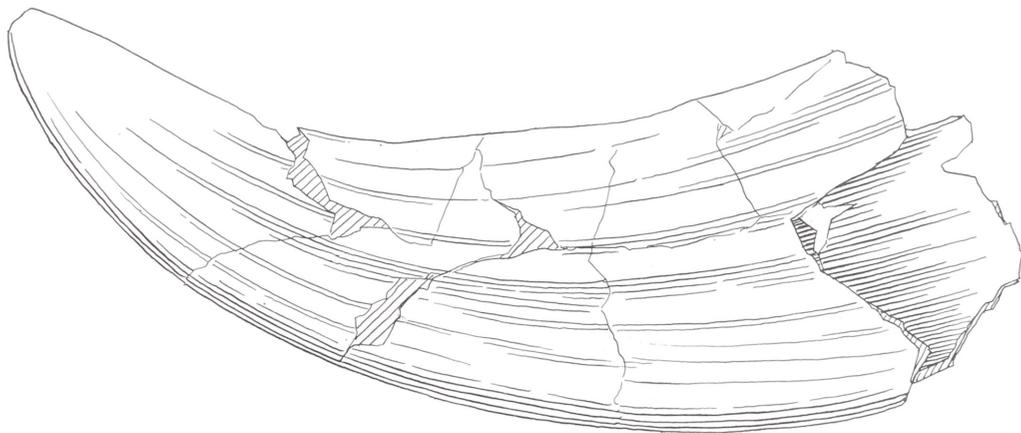
Tab. 20 M<sub>1</sub>.



a



b



c

Abb. 2 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – a-c C inf. dex. IQW 1984/20 281 (Mei. 19 801), von dorsal, distal, medial. – M = ca. 1:1.

Stücke sind bis zur Basis erhalten, bei letzterem ist der Cingularbereich ausgebrochen. Ein mesiales Spitzenpaar (Metaconid, Protoconid) wird scharf von einem distalen (Entoconid, Hypoconid) getrennt. Es schließt sich distal ein Hypoconulid an, das eine leichte Lingualvergenz aufweist. Mesial existiert ein kräftiges Cingulum. Soweit bei IQW 1979/15 115 (Mei. 14 597) erkennbar, fehlt dieses lingual ganz und ist buccal nur sehr schwach ausgebildet. Distal vereinigt es sich mit dem Hypoconulid. Dabei kann es buccal zwischen beiden zu einer leichten Einschnürung kommen. Das Metaconid ist die höchste Spitze des Zahns, es folgen Entoconid und Protoconid. Alle Spitzen setzen sich aus drei Einzelkegeln zusammen. Der Schmelz ist rugos. Die Zähne waren noch nicht in die Abrasionsebene eingeschoben. Erkennbar wird die Vielwurzeligkeit der Stücke. Bemerkenswert ist die Feststellung, daß IQW 1984/20 281 (Mei. 19 801) bei etwa gleicher Basislänge schmaler gestaltet ist als IQW 1979/15 115 (Mei. 14 597).

### 3.2. Ossa trunci

#### 3.2.1. Columna vertebralis

Es wurde versucht, für jeden Einzelwirbel die entsprechende Position innerhalb der Wirbelsäule möglichst exakt zu ermitteln. Ab 3. Cervicalwirbel kann dies, wenn überhaupt, nur mit einer Genauigkeit von  $\pm 1$  erfolgen, sofern keine Verbandfunde vorliegen. Im Bereich des Thorax verringert sich die Genauigkeit auf  $\pm 2$ , da das Einzelindividuum 14 oder 15 Brustwirbel besitzen kann (Reynolds 1922, 18).

##### 3.2.1.1. Vertebrae cervicales

###### 3.2.1.1.1. Atlas

Tab. 21; Abb. 3, Taf. 50

Ein vorliegender erster Halswirbel ist im Bereich des Arcus dorsalis beiderseits des Tuberculum dorsale beschädigt. Der Arcus ventralis weist auf der linken Seite des Wirbels ebenfalls flächige Beschädigungen auf, so daß die entsprechende Fovea articularis cranialis nur unvollständig erhalten ist. Während die Ala atlantis dex. bis zur lateralen Begrenzung des Foramen alae noch existiert, zeigt der Rest ihrer linksseitigen Entsprechung nur noch den costalen Rand des genannten Foramens.

Die Artikulationsflächen für die Occipitalhöcker sind tief und konkav, die caudalen dagegen flach und fast eben. Das Tuberculum dorsale erstreckt sich in cranio-caudaler Richtung über den gesamten Wirbelbogen. Auffällig ist dabei eine leichte Asymmetrie, die sich auch in einem nach links etwas stärker ausgeprägten Vorspringen des Arcus dorsalis in cranialer Richtung äußert. Die Ursache dürfte im Modus der funktionellen Beanspruchung zu suchen sein (vgl. Duerst 1926, 147 ff.).

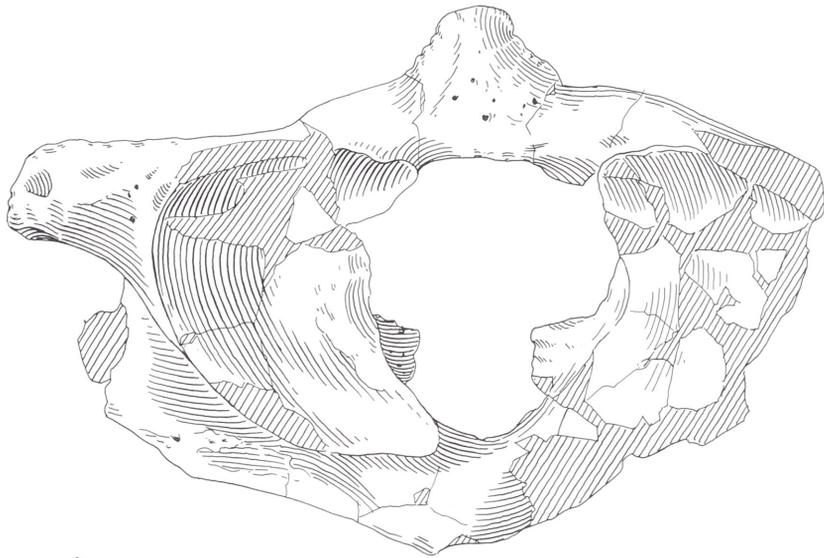
###### 3.2.1.1.2. Epistropheus

Tab. 22

Den einzig vorhandenen adulten Fund stellt das Bruchstück eines Corpus epistrophei dar, das mit dem oben beschriebenen Atlas artikuliert. Die Facies articularis cranialis dex. ist fast vollständig. Linksseitig

	IQW 1980/16 837 ad.
1. LG Körper (ventr.)	(55,0)
2. LG Arcus dorsalis (sagitt.)	58,5
3. BR Canalis vertebralis (caud.)	119,0
4. Gr. DM (H)	150,0
5. DM (H) caud. Gelenkgrube	79,0
6. DM (H) caud. Gelenkfläche	(68,0)
7. DM (H) Canalis vertebralis (caud.)	76,0

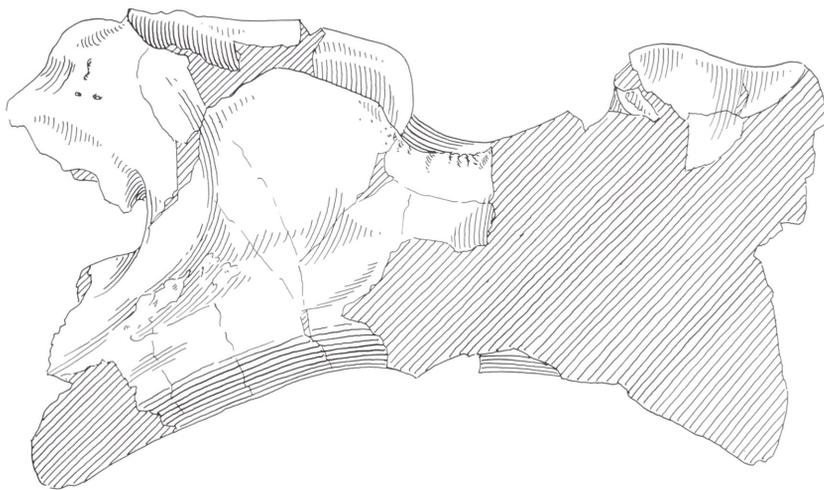
Tab. 21 Atlas.



a



b



c

Abb. 3 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – a-c Atlas IQW 1980/16 837 (Mei. 16 358), von cranial, dorsal, ventral.  
M = ca. 1:2.

verblieb lediglich der mediane Teil. Die Gelenkflächen sind nahezu eben geformt und leicht medio-cranial geneigt. Ventral zeigt der Wirbelkörper flächige Beschädigungen, so daß die Crista ventralis verloren-ging. Proc. transversus sowie Arcus vertebrae fehlen. Unvollständig ist auch die Facies terminalis caudalis.

### 3.2.1.1.3. Dritter bis siebenter Cervicalwirbel

Tab. 23, 24, Abb. 4

Es fanden sich sieben Knochenfragmente, die sehr wahrscheinlich der Halswirbelsäule eines Neonatus angehören. An adultem Material ist ein nahezu vollständiger 3. Halswirbel vorhanden, dem linksseitig

	IQW 1980/16 838 ad.
1. Gr. LG Körper	(139,0)
2. LG Dens	(21,5)
3. BR Dens (bas.)	38,0
4. DM (H) cran. Gelenkfläche	(52,5)

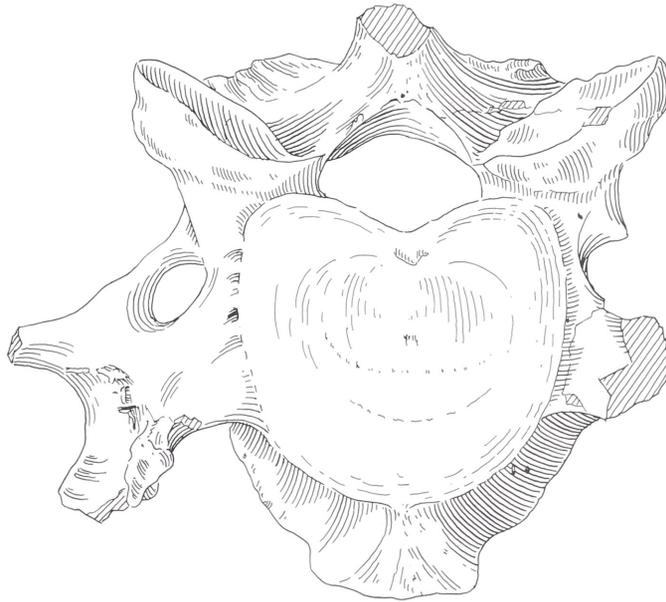
Tab. 22 Epistropheus.

	IQW 1980/17 124 ad.
1. Gr. LG Corpus vertebrae	69,0
2. Gr. LG Arcus vertebrae	124,0
3. LG Facies articularis cran. (sin.)	54,0
4. LG Facies articularis caud. (sin.)	55,0
5. Gr. BR an Proc. articulares cran.	143,0
6. Gr. BR Caput vertebrae	86,5
7. BR Canalis vertebralis (cran.)	45,5
8. BR Canalis vertebralis (caud.)	66,0
9. Kl. BR zwischen Proc. articulares cran. u. Proc. articulares caud.	105,0
10. Gr. BR Fossa vertebrae	109,0
11. Gr. BR an Proc. articularis caud.	128,0
12. DM (H) Caput vertebrae	67,5
13. DM (H) Fossa vertebrae	77,0
14. DM (H) Canalis vertebralis (cran.)	(33,5)
15. DM (H) Canalis vertebralis (caud.)	(30,0)
16. LG Argus vertebralis (sagitt.)	42,0

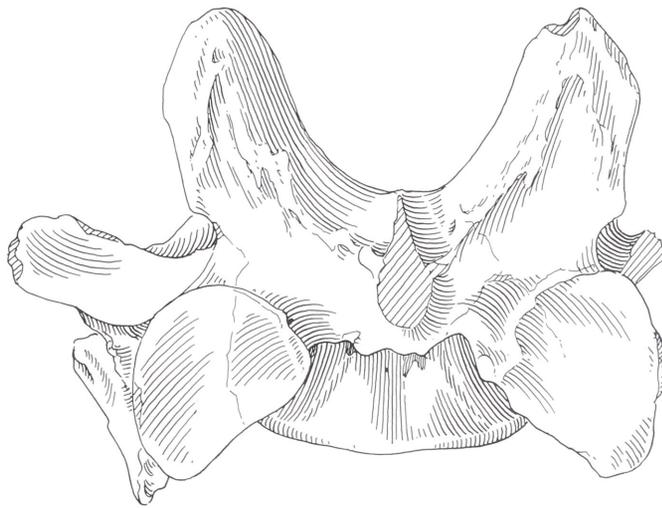
Tab. 23 Vertebra cervicalis (III).

	IQW 1980/16 277 ad.
1. Gr. LG Corpus vertebrae	(60,0)
2. Gr. BR Caput vertebrae	99,5
3. Gr. BR Fossa vertebrae	98,0
4. DM (H) Caput vertebrae	83,5

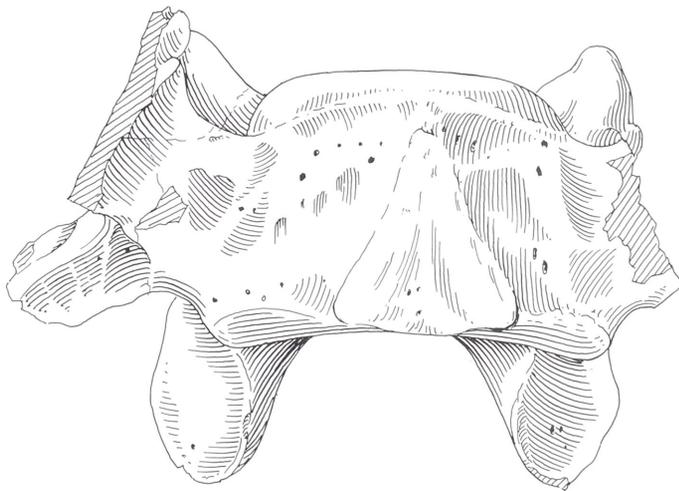
Tab. 24 Vertebra cervicalis (VII).



a



b



c

Abb. 4 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – a-c Vertebra cervicalis (III) IQW 1980/17 124 (Mei. 16 645), von cranial, dorsal, ventral. – M = ca. 1:2.

der Proc. costotransversarius fehlt. Im Gegensatz zu dem tief abgebrochenen Spinalfortsatz sind die Proc. articulares craniales und caudales weitgehend erhalten. Auffallend ist eine starke, caudal aufgespaltene Crista ventralis. Zusätzlich liegen Bruchstücke der Wirbelkörper von fünf weiteren, wohl zusammengehörenden Halswirbeln eines adulten Individuums vor. Ihre wahrscheinliche Reihenfolge ist aus Abschnitt 2.1., Knochenverband (1) ersichtlich.

### 3.2.1.2. Vertebrae thoracicae

Tab. 25; Taf. 51, 1. 2

Die Wirbelkörper eines 1. sowie des 6.-9. Brustwirbels dürfen einer adulten Thoracalwirbelsäule zugeordnet werden (vgl. Abschn. 2.1., Knochenverband (1)). Acht weitere Fragmente (IQW 1980/15 599 (Mei. 15 111), IQW 1980/16 271 (Mei. 15 782), IQW 1980/16 274 (Mei. 15 785), IQW 1982/18 139 (Mei. 17 659), IQW 1982/18 227 (Mei. 17 747), IQW 1982/18 228 (Mei. 17 748), IQW 1984/19 723 (Mei. 19 243) und IQW 1985/20 362 (Mei. 19 882)) fallen in das gleiche Altersstadium. Die Corpora vertebrarum sind biplan. Bis zum 6. Wirbel liegen die Proc. articulares craniales horizontal, danach neigen sie sich leicht median.

### 3.2.1.3. Vertebrae lumbales

Tab. 26; Abb. 5 (a-c)

Die Crista ventralis des einzig erhaltenen 1. Lendenwirbels eines adulten Individuums ist kräftig entwickelt. Sie zeigt eine leichte Quergliederung. Caput und Fossa des fast vollständig erhaltenen Wirbelkörpers sind nahezu eben. Der Corpus vertebrae ist länger und der Wirbelkanal breiter gebaut als bei den Wirbeln des Thorax.

	(I) IQW 1980/16 278 ad.	(VII) IQW 1980/15 242A ad.	(VIII) IQW 1980/15 241A ad.
1. Gr. LG Corpus vertebrae	(70,5)	83,0	(87,0)
2. Gr. BR Caput vertebrae	94,0	(89,0)	83,0
3. BR Canalis vertebralis (cran.)	–	47,5	48,0
4. Gr. BR Fossa vertebrae	(93,0)	98,5	–
5. DM (H) Caput vertebrae	77,0	80,0	78,5
6. DM (H) Fossa vertebrae	–	77,5	–
7. DM (H) Canalis vertebralis (cran.)	–	(33,0)	(31,0)

Tab. 25 Vertebrae thoracicae.

	(I) IQW 1983/18 976 + 1983/18 977 ad.
1. Gr. LG Corpus vertebrae	94,0
2. Gr. BR Caput vertebrae	(93,0)
3. BR Canalis vertebralis (caud.)	89,5
4. DM (H) Caput vertebrae	82,5
5. DM (H) Fossa vertebrae	(82,0)
6. DM (H) Canalis vertebralis (caud.)	39,0

Tab. 26 Vertebrae lumbales.

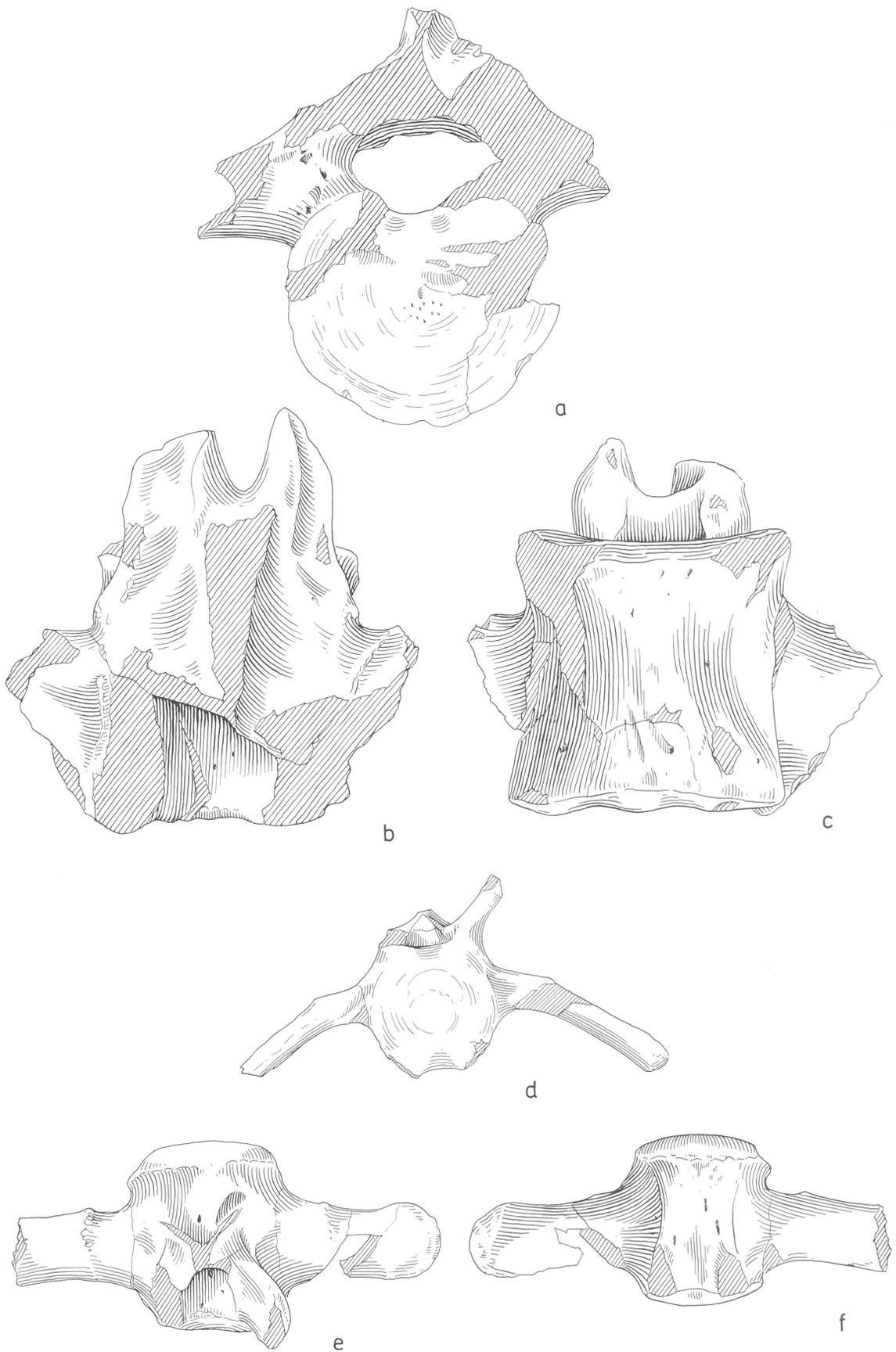


Abb. 5 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – a-c Vertebra lumbalis (I) IQW 1983/18 976 (Mei. 18 496) und IQW 1983/18 977 (Mei. 18 497), von cranial, dorsal, ventral. – d-f Vertebra caudalis IQW 1983/18 868 (Mei. 18 388), von cranial, dorsal, ventral. – M = ca. 1:2.

### 3.2.1.4. Vertebrae caudales

Tab. 27, 28; Abb. 5 (d-f); Taf. 51, 3-8

Nach Reynolds (1922, 24) sind bei *Hippopotamus* ca. 14 freie Caudalwirbel vorhanden. Das von Untermaßfeld vorliegende Fundmaterial umfaßt neun Stücke, von denen nach ihrem Erhaltungszustand und der kontinuierlich abnehmenden Größe zu urteilen, mindestens sieben den vorderen Teil eines Schwanzes bilden. Die wahrscheinliche Reihenfolge ist aus Abschn. 2.1., Knochenverband (3) zu ersehen.

Caput und Fossa der Schwanzwirbel sind konvex gebaut, bei letzterer tritt die Wölbung allerdings stärker hervor. Die Proc. haemales verschmelzen ab IQW 1980/16 236 (Mei. 15 747). Außer bei IQW 1980/16 375 (Mei. 15 886) und IQW 1984/20 060 (Mei. 19 580), den kleinsten Wirbeln, ist der Wirbelkanal geschlossen. Die Transversalfortsätze fehlen leider fast immer. Bei IQW 1983/18 868 (Mei. 18 388) sind sie schmal und langgezogen. Sie biegen ventral ab. Die Proc. articulares craniales sind zunächst gut ausgebildet, werden aber zunehmend kleiner. Einen Spinalfortsatz zeigt nur noch IQW 1980/15 343 (Mei. 14 855). Er ist mit Caudalvergenz flächig ausgebildet.

### 3.2.2. Costae

Tab. 29

Eine exakte Zuordnung isoliert gefundener Rippenbruchstücke zu *Hippopotamus* ist in den meisten Fällen nicht zu erreichen, da sie leicht mit solchen anderer Ungulaten verwechselt werden können.

	IQW 1983/18 868 ad.	IQW 1984/19 637 ad.	IQW 1984/19 634 ad.	IQW 1980/16 670 ad.	IQW 1980/15 343 ad.
1. Gr. LG Corpus vertebrae	60,0	–	57,0	58,5	57,0
2. LG Arcus vertebrae	(38,5)	–	36,0	36,0	37,0
3. BR Vertebra (cran.)	–	–	43,5	42,0	39,0
4. BR Vertebra (apical)	50,0	45,0	42,5	40,5	41,0
5. DM (H) Caput vertebrae (cran.)	41,5	–	38,0	40,0	40,0
6. DM (H) Corpus vertebrae (apical)	43,5	37,0	39,0	38,5	37,0

Tab. 27 Vertebrae caudales.

	IQW 1980/16 236 ad.	IQW 1980/15 340 ad.	IQW 1980/16 375 ad.	IQW 1984/20 060 ad.
1. Gr. LG Corpus vertebrae	54,0	49,0	–	22,0
2. LG Arcus vertebrae	(39,0)	(33,0)	entf.	entf.
3. BR Vertebra (cran.)	40,5	36,5	36,0	19,0
4. BR Vertebra (apical)	40,5	36,0	31,0	–
5. DM (H) Caput vertebrae (cran.)	39,5	39,5	31,0	13,0
6. DM (H) Corpus vertebrae (apical)	35,0	33,5	28,5	–

Tab 28 Vertebrae caudales.

	IQW 1984/19 633 ad. sin.	IQW 1984/19 650 ad. sin.	IQW 1984/19 651 ad. dex.
1. LG Capitulum costae	38,0	35,5	46,5
2. BR Capitulum costae	50,5	44,0	49,5

Tab. 29 Costae.

Ein wahrscheinlich neonates Rippenbruchstück (IQW 1980/15 640 (Mei. 15 152)) ähnelt in Krümmung und Größe der 6. linken Rippe des rezenten Vergleichskeletts. IQW 1985/20 355 (Mei. 19 875) gleicht in seiner Form weitgehend der 7. bzw. 8. rechten Rippe des gleichen Präparats.

Sicher bestimmt werden kann jeweils die erste Rippe, die in ihrem Bau von den folgenden abweicht. Mit IQW 1984/19 649 (Mei. 19 169) ist das von einem adulten Tier stammende, rechte Fragment vorhanden. Der Knochen ist leicht nach lateral ausgebogen, das Capitulum fehlt.

Von drei weiteren Rippen adulter Tiere liegen jeweils die Capitula vor. Eine Zuordnung zu den entsprechenden Wirbeln und damit eine zumindest angenäherte Bestimmung ermöglichen die kavernösen Kompaktaveränderungen der Gelenkflächen (vgl. Abschn. 3.5.2.), die an entsprechender Stelle in jeweils spiegelbildlicher Konfiguration einander gegenüber treten.

### 3.3. Ossa extremitatis thoracicae

#### 3.3.1. Scapula

Tab. 30; Abb. 6; Taf. 51, 9, 10; Taf. 52, 1-3; Taf. 53, 1-3

Insgesamt liegen dreizehn Fragmente aller Altersstadien vor. Drei juvenile sowie vier adulte Fundstücke sind erhaltungsbedingt nicht vermessbar. Zumeist weist der proximale Teil Beschädigungen auf.

Der Umriss der Fossa articularis gestaltet sich als cranio-caudal gelängtes Oval. Cranio-lateral ist ihr sonst steiler Rand leicht abgeflacht und aufgebogen. Der Tuber scapulae zeigt mit leichter Medianneigung eine kräftige Ausbildung. Die Spina setzt bei adulten Tieren etwa in Höhe der Tubermittle, bei Jungtieren etwas höher an.

#### 3.3.2. Humerus

Tab. 31, 32; Abb. 7, 8; Taf. 54, 1-3

Es sind neun Humerus-Reste vorhanden. Dabei handelt es sich zumeist um Stücke adulter Individuen. Diese sind sämtlich proximal beschädigt. Die Tuberositas deltoidea ist zumeist kräftig ausgebildet und sehr rau. Ihre Größe variiert. Sie befindet sich oberhalb der Mitte der äußeren Humeruslänge, wie es nach Dietrich (1928, 35) ebenfalls für die rezente Art typisch ist. Die geschwungene Crista humeri läuft kurz oberhalb der Fossa radialis aus. Die Trochlea humeri ist zweigeteilt. Auf dem Epicondylus lateralis zeichnet sich eine Crista ab. Lateral von ihr besitzt die Trochlea eine leichte, umlaufende Furche.

#### 3.3.3. Radius et Ulna

Tab. 33-35; Abb. 9-11; Taf. 54, 4-6

Das Antebrachium setzt sich aus Radius und Ulna zusammen. Bei adulten Tieren sind diese cranial etwa gleichstarken Knochen bis auf ein im proximalen Abschnitt der Naht befindliches ovales Foramen fest verwachsen. Sechs derartige Stücke sowie Teile von fünf Unterarmknochen juveniler Tiere konnten geborgen werden. Der Erhaltungszustand ist im Verhältnis zu den anderen *Hippopotamus*-Resten wegen des komplizierten Baues schlechter. Nur drei Funde besitzen noch einen Proc. olecrani, der bei der Einbettung offenbar am meisten gefährdet ist (vgl. Faure 1980, 37).

	IQW 1982/17 933 ad. sin.	IQW 1983/19 003 neon. sin.	IQW 1984/20 302 ad. dex.	IQW 1980/15 370 ad. dex.	IQW 1983/19 063 ad. dex.	IQW 1980/16 164 juv. dex.
1. Gr. BR	–	–	–	–	–	185,0
2. BR Collum scapulae	–	42,0	112,0	–	86,0	66,5
3. DM Pars articularis	185,0	–	194,0	177,0	–	–
4. DM Cavitas glenoidalis (cranio-caud.)	115,0	–	117,0	118,5	–	–
5. DM Cavitas glenoidalis (latero-cost.)	112,0	–	(113,0)	113,5	–	–

Tab. 30 Scapula.



Abb. 6 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – a-b Scapula dex. IQW 1983/19 063 (Mei. 18 583), von cranial, lateral.  
M = ca. 1:2.

Die konkave Fovea articularis capituli des Radius weist eine mediane Crista auf, die sich über die Incisura semilunaris ulnae fortsetzt. Der Proc. olecrani läßt weit nach caudal aus. Die Höcker des Tuber erheben sich auf ihm nur schwach. Die Diaphyse der Ulna zeigt latero-cranial eine in ihrer Stärke sehr va-

	IQW 1982/18 218 ad. sin.	IQW 1980/16 127 juv. sin.	IQW 1980/16 206 ad. sin.	IQW 1982/18 064 ad. dex.
1. BR Diaphyse in Höhe Tuberositas deltoidea	127,5	–	118,0	–
2. Kl. BR Diaphyse	79,5	72,0	70,0	–
3. Gr. BR dist. Epiphyse	176,0	183,5	–	187,0
4. Gr. BR Trochlea	134,0	136,0	–	–
5. BR Fossa olecrani	–	–	–	–
6. Kl. DM Diaphyse	88,5	83,0	89,5	–
7. Gr. DM dist. Epiphyse	157,0	–	–	169,5
8. Kl. DM Trochlea	–	–	76,0	80,0

Tab. 31 Humerus.

	IQW 1980/15 125 ad. dex.	IQW 1980/7 330 ad. dex.	IQW 1980/15 367 ad. dex.	IQW 1982/18 581 ad. dex.
1. BR Diaphyse in Höhe Tuberositas deltoidea	117,0	123,0	–	–
2. Kl. BR Diaphyse	81,0	(76,0)	–	–
3. Gr. BR dist. Epiphyse	185,5	–	167,5	171,0
4. Gr. BR Trochlea	138,0	–	136,5	120,5
5. BR Fossa olecrani	58,5	–	66,5	51,0
6. Kl. DM Diaphyse	85,0	86,5	85,0	84,0
7. Gr. DM dist. Epiphyse	166,0	161,5	–	158,5
8. Kl. DM Trochlea	76,0	76,0	77,0	70,5

Tab. 32 Humerus.

	IQW 1980/ 16 127 juv. sin.	IQW 1980/ 16 420 ad. sin.	IQW 1982/ 18 206 ad. sin.	IQW 1980/ 15 200 ad. sin.	IQW 1981/17 705 + 1981/17 750 juv. sin.
1. Gr. LG vereinigter Knochen	–	–	483,0	–	–
2. Gr. LG Radius	–	–	–	–	333,0
3. Gr. LG Ulna	–	–	455,0	–	–
4. Höhe Cavitas sigmoides major	–	–	(103,0)	95,0	101,0
5. LG Proximalrand Processus olecrani	–	–	(173,0)	–	(201,0)
6. Kl. BR vereinigter Knochen	134,0	118,0	116,0	116,0	–
7. BR vereinigter Knochen (dist.)	189,5	181,5	171,0	171,0	–
8. BR prox. Gelenkfläche Radius	–	118,0	117,5	(116,0)	–
9. BR prox. Epiphyse Radius (Capitulum)	125,5	(119,0)	123,5	127,0	–
10. BR dist. Gelenkfläche Radius	118,0	–	118,5	(113,0)	126,0
11. Tuber olecrani	–	–	119,0	–	119,0
12. BR Gelenkfl. Cavitas sigmoides major	–	–	(89,0)	(109,0)	74,0
13. BR dist. Gelenkfl. Ulna	40,0	43,0	44,0	41,0	41,0
14. Kl. DM vereinigter Knochen	95,5	(93,0)	93,0	96,0	–
15. DM prox. Epiphyse Radius	–	(59,5)	–	(64,5)	82,0
16. Kl. DM Diaphyse Radius	55,5	54,0	54,0	50,0	55,0
17. DM dist. Epiphyse Radius	88,5	88,5	89,0	91,5	95,5
18. DM Ulna (prox.)	–	–	177,0	–	–
19. Kl. DM Diaphyse Ulna	52,5	50,0	–	46,5	–
20. DM dist. Gelenkfläche Ulna	61,0	61,0	61,0	59,5	62,0

Tab. 33 Radius et Ulna.

	IQW 1983/19 064 + 1983/19 065 juv. sin.	IQW 1981/ 17 661 ad. dex.	IQW 1983/19 240 + 1983/19 241 juv. dex.
1. Gr. LG vereinigter Knochen	–	(483,0)	–
2. Gr. LG Radius	–	341,0	–
3. Gr. LG Ulna	–	(449,0)	–
4. Höhe Cavitas sigmoides major	–	(99,0)	(104,0)
5. LG Proximalrand Processus olecrani	–	(150,0)	–
6. Kl. BR vereinigter Knochen	–	116,0	–
7. BR vereinigter Knochen (dist.)	–	178,0	–
8. BR prox. Gelenkfläche Radius	120,0	–	117,5
9. BR prox. Epiphyse Radius (Capitulum)	127,0	–	118,0
10. BR dist. Gelenkfläche Radius	–	118,0	–
11. BR Tuber olecrani	–	–	–
12. BR Gelenkfl. Cavitas sigmoides major	–	(97,0)	105,0
13. BR dist. Gelenkfläche Ulna	–	39,0	(46,0)
14. Kl. DM vereinigter Knochen	–	95,0	–
15. DM prox. Epiphyse Radius	–	–	–
16. Kl. DM Diaphyse Radius	59,5	53,0	56,0
17. DM dist. Epiphyse Radius	–	85,5	–
18. DM Ulna (prox.)	–	(158,5)	–
19. Kl. DM Diaphyse Ulna	–	(43,0)	42,5
20. DM dist. Gelenkfläche Ulna	–	56,5	–

Tab. 34 Radius et Ulna.

	IQW 1981/17 703+ 1981/17 706 ad. dex.	IQW 1980/ 17 485 juv. dex.	IQW 1981/ 17 749 ad. dex.
1. Gr. LG vereinigter Knochen	–	–	–
2. Gr. LG Radius	(334,0)	–	–
3. Gr. LG Ulna	–	–	–
4. Höhe Cavitas sigmoides major	–	–	–
5. LG Proximalrand Processus olecrani	–	–	–
6. Kl. BR vereinigter Knochen	115,0	–	–
7. BR. vereinigter Knochen (dist.)	168,5	–	–
8. BR prox. Gelenkfläche Radius	119,0	–	–
9. BR prox. Epiphyse Radius (Capitulum)	124,5	–	–
10. BR dist. Gelenkfläche Radius	110,5	125,0	124,0
11. BR Tuber olecrani	–	–	–
12. BR Gelenkfl. Cavitas sigmoides major	–	–	–
13. BR dist. Gelenkfläche Ulna	39,0	–	–
14. Kl. DM vereinigter Knochen	94,0	–	–
15. DM prox. Epiphyse Radius	–	–	–
16. Kl. DM Diaphyse Radius	54,5	–	–
17. DM dist. Epiphyse Radius	91,5	93,5	90,5
18. DM Ulna (prox.)	–	–	–
19. Kl. DM Diaphyse Ulna	45,5	–	–
20. DM dist. Gelenkfläche Ulna	61,0	–	–

Tab. 35 Radius et Ulna.

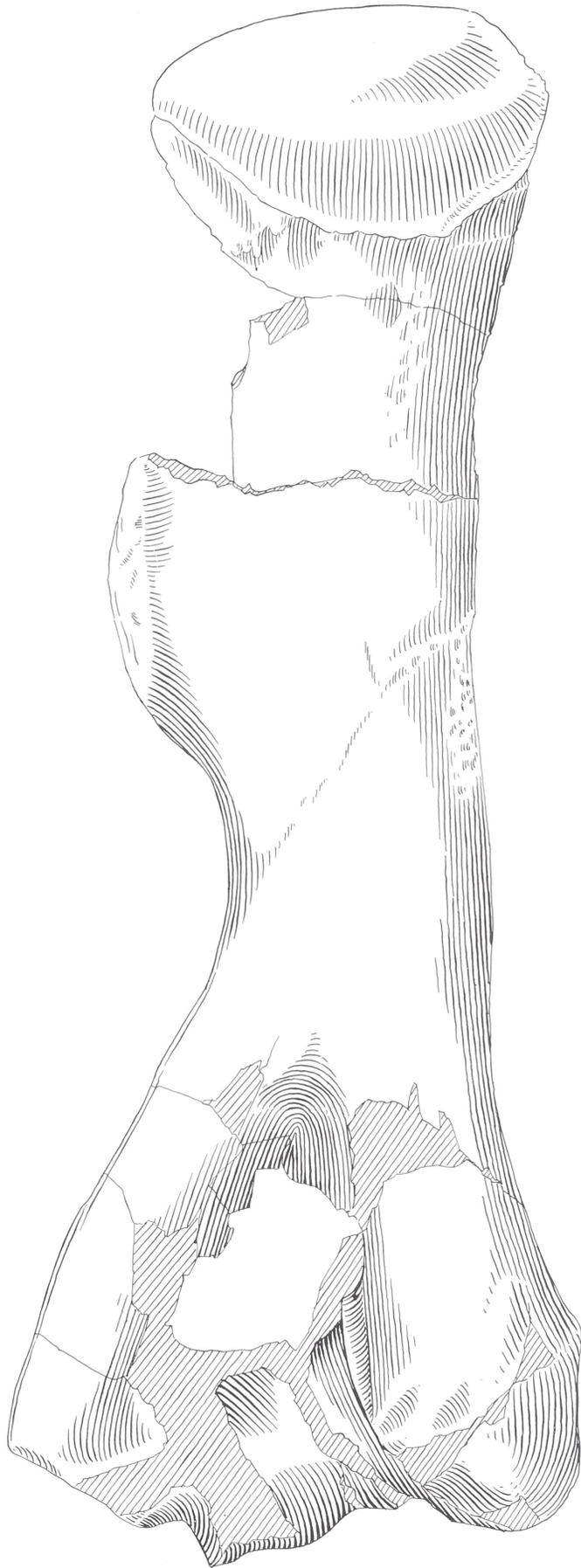


Abb.7 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – Humerus sin. IQW 1982/18 218 (Mei. 17 738), von caudal.  
M = ca. 1:2.



Abb. 8 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – Humerus sin. IQW 1982/18 218 (Mei. 17 738), von cranial.  
M = ca. 1:2.



Abb. 9 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – Radius et Ulna sin. IQW 1982/18 206 (Mei. 17 726), von cranio-lateral.  
M = ca. 1:2.



Abb. 10 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – Radius et Ulna sin. IQW 1982/18 206 (Mei. 17 726), von medio-caudal. – M = ca. 1:2.



Abb. 11 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – a-b Radius et Ulna sin. IQW 1982/18 206 (Mei. 17 726), von lateral, distal. – M = ca. 1:2.

riable Crista, die nach unten in Richtung Radius einbiegt und dort an seinem distalen Ende ausläuft. Medio-caudal ist an Radius und Ulna adulter Tiere oberhalb ihrer distalen Gelenkfläche eine unterschiedlich starke, aber stets deutliche Perlung ausgebildet. Diese kann neben Epiphysenverwachsung und Knochenporosität als Kriterium zur Bestimmung des Individualalters dienen. Jungtieren fehlt die genannte Perlung weitgehend, im adulten Stadium wird sie mit zunehmendem Lebensalter markanter.

### 3.3.4. Carpus

#### 3.3.4.1. Ossa carpi

##### 3.3.4.1.1. Os carpi radiale (Cr)

Tab. 36, 37; Abb. 12 (a-b); Taf. 55, 1

Die vorhandenen zwölf Fundstücke sind sehr gut erhalten. In der Mehrzahl gehören sie adulten Tieren an. Die Konfiguration der Gelenkflächen ist relativ konstant. Proximal sind zwei Gelenkfacetten ausgebildet. Der kräftige caudale Tuber zeigt sich in seiner Größe und Form recht variabel. Die distale Gelenkfläche weist eine mit dem Intermedium artikulierende Lateralfacetten auf, die in cranialer Richtung nach medial einbiegen kann.

##### 3.3.4.1.2. Os carpi intermedium (Ci)

Tab. 38; Abb. 12 (c-d); Taf. 55, 2

Es existieren neun Fundstücke in guter Erhaltung. Auffallend ist das variable Verhältnis der Gelenkflächen für Antebrachium und Ulnare. Die genannten Flächen können einander in einem kleinen Kamm berühren,

	IQW 1980/ 15 136 ad. sin.	IQW 1981/ 17 765 juv. sin.	IQW 1980/ 15 183 juv. sin.	IQW 1980/ 16 903 ad. sin.	IQW 1980/ 15 232 ad. sin.	IQW 1982/ 18 210 ad. sin.
1. Gr. LG (H)	74,5	(70,0)	73,5	73,0	67,5	67,0
2. Gr. BR	41,5	39,0	40,0	39,0	40,5	39,0
3. BR prox. Gelenkfl.	44,5	42,0	42,5	46,0	50,5	43,5
4. BR dist. Gelenkfl.	40,5	37,5	–	39,5	–	42,0
5. Gr. DM	98,0	98,0	92,0	90,0	–	95,0
6. DM prox. Gelenkfl.	(93,0)	76,5	73,5	64,0	64,5	66,0
7. DM dist. Gelenkfl.	82,0	78,0	76,5	76,0	–	74,0

Tab. 36 Os carpi radiale (Cr).

	IQW 1980/ 15 148 ad. sin.	IQW 1980/ 16 901 ad. sin.	IQW 1983/ 18 907 ad. dex.	IQW 1980/ 17 327 ad. dex.	IQW 1980/ 17 100 ad. dex.	IQW 1980/ 15 152 ad. dex.
1. Gr. LG (H)	70,0	65,5	73,0	65,0	70,0	65,0
2. Gr. BR	40,0	34,5	–	35,5	34,0	37,0
3. BR prox. Gelenkfl.	43,0	38,0	–	41,0	38,5	37,0
4. BR dist. Gelenkfl.	38,0	37,0	–	37,0	(39,0)	41,5
5. Gr. DM	93,0	90,0	(95,5)	91,0	87,0	86,5
6. DM prox. Gelenkfl.	60,0	55,0	(63,0)	58,5	62,0	59,0
7. DM dist. Gelenkfl.	74,0	72,5	79,5	73,0	(70,0)	61,0

Tab. 37 Os carpi radiale (Cr).

maximal sind sie aber 10 mm voneinander entfernt. Das proximale Gelenk gliedert sich in zwei Teilflächen. Während die caudale Fläche konkav gestaltet ist, fällt die craniale steil nach medial ab. Die parallel zur Medianebene stehende Facette für das Ulnare geht in die proximale Gelenkfläche des Intermediums über. Das mit dem Os carpalum tertium und quartum artikulierende distale Gelenk besitzt eine zumeist deutlich erkennbare stumpfe Crista in cranio-caudaler Richtung. Die craniale Rugosität der Knochenoberfläche ist von Stück zu Stück verschieden gestaltet und wohl hauptsächlich vom Individualalter abhängig.

### 3.3.4.1.3. Os carpi ulnare (Cu)

Tab. 39, 40; Abb. 12 (e-g); Taf. 55, 3

Die elf vorliegenden Fundstücke sind im allgemeinen gut erhalten. Leichte Abrollungserscheinungen weisen die poröseren juvenilen Reste auf. Die proximalen Sattelgelenke zeigen eine recht konstante Form. Ihre cranio-laterale Begrenzung kann gerade, etwas geschwungen oder eingeschnürt (IQW 1980/17 328 (Mei. 16 849)) ausgebildet sein. Die parallel zur Medianebene stehende Facette für das Intermedium ist durch eine scharfe Kante von der proximalen Fläche getrennt und ragt 5-8 mm über den Mittelteil des Knochens heraus. Die latero-caudal an das proximale Gelenk anschließende Fläche für das Os carpi accessorium kann leicht konvex, eben oder konkav gestaltet sein. Sie verbreitert sich in cranio-lateraler Richtung. Das distale Sattelgelenk geht medial in eine konvexe Facette zur Artikulation mit dem Intermedium über. Für die Rugosität der Knochenoberfläche gelten die zum Intermedium getroffenen Feststellungen.

	IQW 1980/ 15 171 ad. sin.	IQW 1980/ 15 198 juv. sin.	IQW 1982/ 18 199 ad. sin.	IQW 1982/ 17 805 ad. sin.	IQW 1980/ 15 233 ad. sin.	IQW 1980/ 17 476 juv. dex.	IQW 1980/ 15 140 ad. dex.	IQW 1982/ 17 841 juv. dex.	IQW 1980/ 17 326 ad. dex.
1. Gr. (LG) (H)	84,0	76,0	76,0	79,0	75,5	(80,0)	72,5	(81,0)	77,5
2. Gr. BR	81,5	72,0	71,5	71,0	76,5	77,5	75,0	73,0	76,5
3. BR prox. Gelenkfl.	48,0	48,0	51,5	49,5	45,0	(46,0)	47,0	(42,0)	51,0
4. BR dist. Gelenkfl.	(79,5)	75,0	71,5	70,5	74,5	77,0	73,5	(74,0)	76,0
5. GR. DM	100,0	95,5	96,0	91,0	99,0	(103,0)	96,0	95,0	91,0
6. DM prox. Gelenkfl.	97,5	95,0	88,5	93,0	95,5	–	93,0	–	93,0
7. DM dist. Gelenkfl.	–	(78,5)	76,5	77,5	–	86,0	80,0	85,0	80,0

Tab. 38 Os carpi intermedium (Ci).

	IQW 1980/ 16 904 ad. sin.	IQW 1982/ 18 200 ad. sin.	IQW 1980/ 15 132 juv. sin.	IQW 1980/ 15 151 ad. sin.	IQW 1982/ 17 878 ad. sin.	IQW 1983/ 19 584 juv. sin.	IQW 1981/ 17 650 ad. dex.	IQW 1980/ 17 325 ad. dex.
1. Gr. (LG) (H)	66,5	–	62,5	(62,5)	–	–	66,5	66,0
2. Gr. BR	74,5	71,0	–	72,0	70,0	–	80,5	70,0
3. BR prox. Gelenkfl.	61,0	60,5	–	54,0	52,0	–	67,0	64,0
4. BR dist. Gelenkfl.	60,5	61,0	62,5	57,0	50,0	46,0	66,0	63,0
5. Gr. DM	73,0	70,5	69,5	66,0	(64,0)	(46,5)	68,5	61,5
6. DM prox. Gelenkfl.	(45,0)	(46,5)	(45,5)	(41,5)	(39,0)	–	(42,0)	(40,5)
7. DM dist. Gelenkfl.	50,0	–	53,0	47,0	–	–	(52,0)	48,5

Tab. 39 Os carpi ulnare (Cu).

### 3.3.4.1.4. Os carpi accessorium (Ca)

Tab. 41; Abb. 12 (h-i); Taf. 55, 4

Vier zum Teil beschädigte Funde wurden eingebracht. Die Stücke weichen in Form und Skulptur stark voneinander ab; gleiches stellten Boeckschoten u. Sondaar (1966, 31) für die rezente Form fest. Die craniale Gelenkfläche ist entsprechend der des Ulnare (vgl. Abschn. 3.3.4.1.3.) geformt. Eine von ihr abknickende Lateralfacette stellt den Kontakt zur Ulna her. Der Knochen ist nach medial eingebogen und mit mehreren Höckern versehen.

### 3.3.4.2. Ossa carpalia

#### 3.3.4.2.1. Os carpale primum (C1)

Tab. 42; Abb. 12 (k-l); Taf. 55, 5

Fünf vollständige Knochen sind vorhanden, die sich, da sie nicht unmittelbar an der Lastübertragung beteiligt sind, sehr variabel gestalten. Eine laterale, mit dem Os carpale secundum artikulierende Gelenk-

	IQW	IQW	IQW
	1980/15 133	1980/15 170	1980/16 070
	ad.	ad.	juv.
	dex.	dex.	dex.
1. Gr. LG (H)	65,0	(66,0)	–
2. Gr. BR	75,5	68,0	77,0
3. BR prox. Gelenkfl.	61,5	58,0	(68,5)
4. BR dist. Gelenkfl.	62,5	59,0	–
5. Gr. BR	65,0	61,0	(59,0)
6. DM prox. Gelenkfl.	(43,0)	(40,5)	–
7. DM dist. Gelenkfl.	49,0	49,5	–

Tab. 40 Os carpi ulnare (Cu).

	IQW	IQW	IQW	IQW
	1982/18 294	1980/15 157	1982/17 942	1980/15 142
	ad.	ad.	ad.	ad.
	sin.	sin.	dex.	dex.
1. Gr. LG (H)	(56,0)	51,0	–	52,5
2. Gr. BR	–	88,0	–	82,0
3. Gr. BR Gelenkfl.	–	34,5	–	35,5
4. Gr. DM	54,0	55,0	55,5	53,0

Tab. 41 Os carpi accessorium (Ca).

	IQW	IQW	IQW	IQW	IQW
	1982/18 212	1980/16 814	1980/15 189	1982/18 208	1980/16 043
	ad.	ad.	juv.	ad.	ad.
	sin.	sin.	sin.	dex.	dex.
1. Gr. LG (H)	54,0	41,0	42,5	43,5	43,0
2. Gr. BR	31,0	38,0	33,5	34,5	32,0
3. Gr. BR Gelenkfl.	21,5	(21,0)	(20,5)	(20,0)	(13,5)
4. Gr. DM	(28,5)	23,0	19,0	25,0	20,5

Tab. 42 Os carpale primum (C1).

fläche ist in ihrem cranialen Abschnitt leicht konvex, caudal dagegen etwas konkav geformt. Proximal biegt eine für das Os carpi radiale bestimmte Gelenkfacette ab, die bei IQW 1980/16 043 (Mei. 15 554) fehlt und bei IQW 1980/15 189 (Mei. 14 671) nur im Ansatz ausgebildet ist. Der nach caudal geneigte Knochenkörper erweist sich in unterschiedlichem Maße rugos.

### 3.3.4.2.2. Os carpale secundum (C2)

Tab. 43; Abb. 12 (m-n); Tafel 55, 6

Es liegen fünf nahezu vollständige Exemplare vor. Proximale und distale Gelenkflächen erstrecken sich fast parallel zueinander, am rezenten Vergleichsskelett konvergieren sie in lateraler Richtung. Bei den adulten Stücken IQW 1982/18 212 (Mei. 17 732) und IQW 1983/18 640 (Mei. 18 160) ist die Facette für das Os carpale primum deutlich vom distalen Sattelgelenk für den 2. Metacarpalknochen getrennt. Die übrigen Funde, darunter ein juveniles Stück, zeigen eine mehr oder weniger ausgedehnte gemeinsame Kante zwischen beiden Flächen. Die proximale Gelenkfläche des C2 besitzt mit der latero-caudal für das Os carpale tertium angelegten Facette eine gemeinsame Kante, die in lateraler Richtung meist leicht nach caudal geknickt ist. Das latero-caudale Gelenk verschmilzt mit dem distalen in einer stumpfen Kante. Die craniale Rugosität der Knochenoberfläche ist allgemein schwächer entwickelt als bei den Elementen der antebrachialen Knochenreihe.

### 3.3.4.2.3. Os carpale tertium (C3)

Tab. 44; Abb. 13 (a-c); Taf. 55, 8

Fünf Stücke in sehr guter Erhaltung sind vorhanden. Das proximale Gelenk baut sich dachartig aus zwei Facetten auf. Diese treffen sich in einem Winkel von 116-126° (gemessen senkrecht zur Medianebene). Die von ihnen eingeschlossene Crista kann caudal abflachen. Die Facette zur Artikulation mit dem Intermedium ist cranial tiefer herabgezogen als die entsprechende für das Radiale. Der medial und distal abgebogene, rugose Caudalfortsatz zeigt eine kräftige Ausbildung. Eine median befindliche Gelenkfläche für das Os carpale secundum geht in die caudal weit auslegende distale Gelenkfläche des Os carpale tertium über. An der Medianseite der Fortsatzbasis ist bei zwei Stücken (IQW 1980/15 145 (Mei. 14 627) und IQW 1980/17 323 (Mei. 16 845)) eine mit der distalen Gelenkfläche verbundene Nebenfacette zum Kontakt mit dem 2. Metacarpale vorhanden. Ein Schlittengelenk für das Os carpale quartum tieft sich lateral in die Intermedium-Facette ein.

### 3.3.4.2.4. Os carpale quartum (C4)

Tab. 45; Abb. 13 (d-f); Taf. 55, 7

Von den insgesamt neun erhaltenen Resten sind sieben vermeßbar. Ähnlich dem Os carpale tertium ist die proximale Gelenkfläche aus zwei sich in einer Crista treffenden Einzelfacetten zusammengesetzt.

	IQW 1982/ 18 211 ad. sin.	IQW 1980/ 15 192 juv. sin.	IQW 1982/ 18 092 ad. sin.	IQW 1980/ 15 173 ad. sin.	IQW 1981/ 17 660 ad. dex.	IQW 1983/ 18 640 ad. dex.
1. Gr. LG (H)	38,0	37,5	40,0	40,0	39,0	37,5
2. Gr. BR	58,0	54,0	61,0	54,5	58,5	50,5
3. BR prox. Gelenkfl.	57,0	53,0	61,0	(53,5)	57,0	48,0
4. BR dist. Gelenkfl.	(47,0)	46,0	(50,0)	47,5	46,0	43,5
5. Gr. DM	46,5	46,0	52,5	50,5	43,0	51,0
6. DM prox. Gelenkfl.	40,0	35,0	–	36,5	33,0	(34,0)
7. DM dist. Gelenkfl.	46,5	46,0	–	45,0	(42,0)	45,5

Tab. 43 Os carpale secundum (C2).

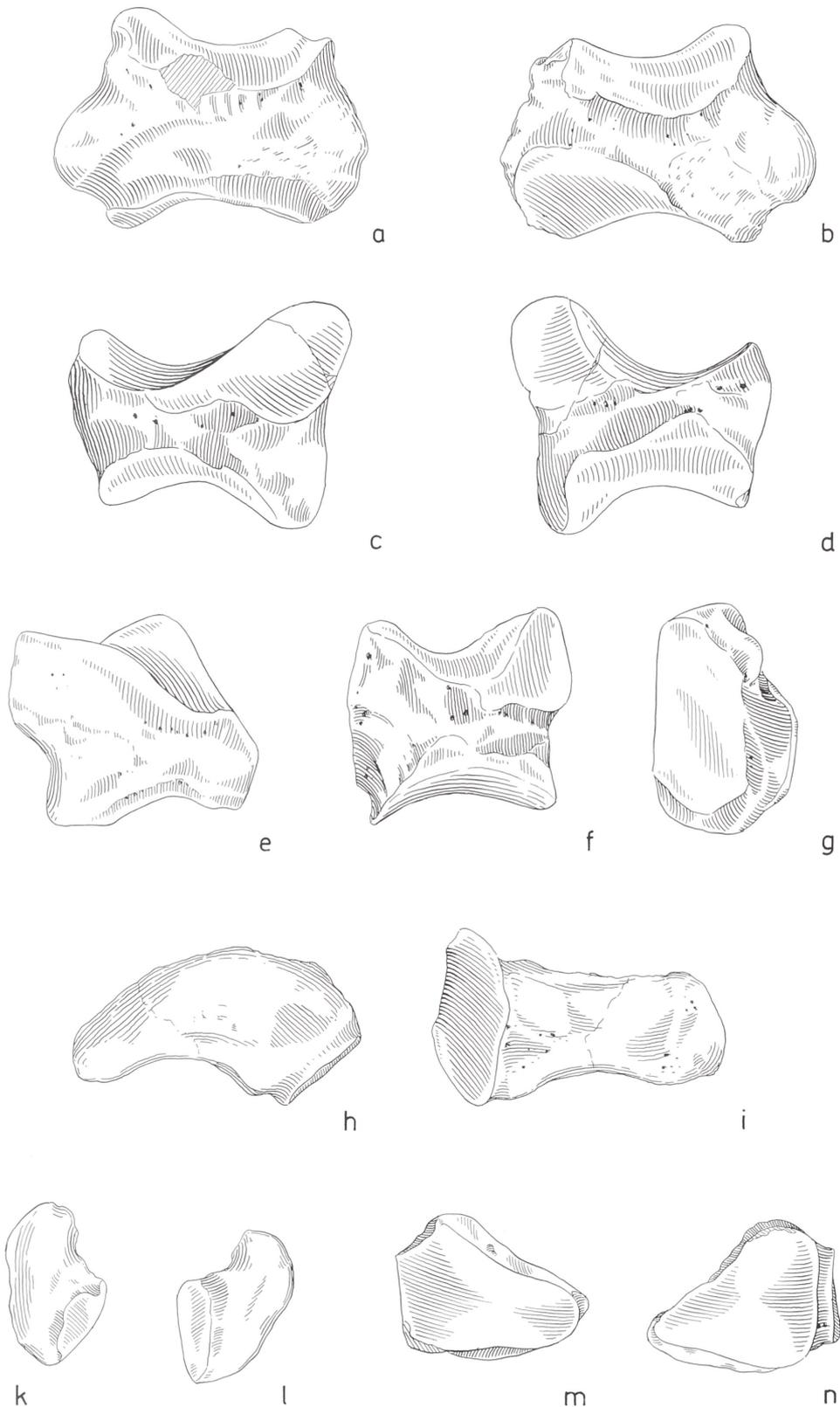


Abb. 12 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – a-b Os carpi radiale sin. IQW 1982/18 210 (Mei. 17 730), von medial, lateral. – c-d Os carpi intermedium sin. IQW 1982/18 199 (Mei. 17 719), von medial, lateral. – e-g Os carpi ulnare sin. IQW 1982/18 200 (Mei. 17 720), von cranial, medial, latero-caudal. – h-i Os carpi accessorium dex. IQW 1980/15 142 (Mei. 14 624), von proximal, cranial. – k-l Os carpale primum sin. IQW 1982/18 212 (Mei. 17 732), von proximal, distal. – m-n Os carpale secundum sin. IQW 1982/18 211 (Mei. 17 731), von proximal, distal. – M = ca. 1:2.

Die beiden Flächen sind leicht konkav gestaltet. Cranial reichen sie etwa gleich weit herab. Der caudale Fortsatz ist weniger kräftig ausgebildet als beim C3 sowie schwächer nach distal eingebogen. Teilweise kann eine Lateralvergenz der Fortsatzenden festgestellt werden. Ein Kontakt zwischen den Caudalfortsätzen von C3 und C4, wie bei verschiedenen fossilen Zwergflußpferden vorhanden (Houtekamer u. Sondaar 1979a, 419), existiert nicht. Median besitzt das Os carpale quartum eine für das Schlittengelenk des C3 bestimmte Gelenkspitze, deren Gelenkfläche sich bis zu einer stumpfen Kante (114-139°) mit dem Distalgelenk fortsetzt. Die distale Gelenkfläche selbst bildet sich aus je einer Facette für das 4. und 5. Metacarpale. Beide treffen sich in einer deutlichen, lateral geknickten Crista. Zumeist ist die mit dem Mc5 artikulierende Facette stärker caudal ausgelängt.

### 3.3.5. Metacarpus

#### 3.3.5.1. Os metacarpale secundum (Mc2)

Tab. 46, 47; Abb. 13 (g-l); Taf. 55, 9-14

Elf vollständige oder bruchstückhafte 2. Mittelhandknochen liegen vor. Es handelt sich um einige juvenile, aber nahezu ausgewachsene Stücke sowie um adultes Material. Die Facies articularis carpica ist in cranio-caudaler Richtung sattelartig konkav gestaltet. Lateral schließt sich eine schmale Facette für das Os carpale tertium an, die mit einem Winkel von 108-121° in die Kontaktfläche zum 3. Metacarpale übergeht. Zur Artikulation mit diesem können an der Lateralseite des Mc2 auch zwei in Form und Dimension stark variierende Facetten angelegt sein. Dies ist abhängig von der caudalen Breite der proxi-

	IQW 1980/ 16 519 ad. sin.	IQW 1980/ 15 160 juv. sin.	IQW 1982/ 18 198 ad. sin.	IQW 1980/ 17 323 ad. dex.	IQW 1980/ 15 145 ad. dex.
1. Gr. LG (H)	75,0	68,0	65,5	76,0	77,5
2. Gr. BR	(66,0)	59,0	60,5	67,0	59,0
3. BR prox. Gelenkfl.	(62,0)	56,0	(56,0)	63,0	56,0
4. BR dist. Gelenkfl.	(66,0)	59,0	60,5	67,0	59,0
5. Gr. DM	115,5	103,0	108,0	(115,0)	109,0
6. DM prox. Gelenkfl.	62,0	60,0	58,5	60,5	63,5
7. DM dist. Gelenkfl.	(67,0)	62,0	(63,0)	62,0	63,5

Tab. 44 Os carpale tertium (C3).

	IQW 1980/ 15 197 juv. sin.	IQW 1982/ 18 201 ad. sin.	IQW 1980/ 15 199 ad. sin.	IQW 1980/ 16 902 ad. sin.	IQW 1980/ 15 139 ad. dex.	IQW 1980/ 17 324 ad. dex.	IQW 1982/ 17 840 juv. dex.
1. Gr. LG (H)	85,0	77,0	72,5	66,0	76,0	72,5	–
2. Gr. BR	111,0	103,0	104,5	(98,5)	105,5	107,0	104,0
3. BR prox. Gelenkfl.	98,0	93,0	–	(86,0)	92,0	94,0	90,5
4. BR dist. Gelenkfl. (für Mc4)	65,0	57,5	(60,0)	(56,0)	61,0	(60,0)	65,0
5. Gr. DM	107,0	100,0	104,5	95,0	100,0	103,0	–
6. DM prox. Gelenkfl.	73,5	69,0	–	–	67,0	67,0	69,0
7. DM dist. Gelenkfl. (für Mc4)	66,0	(61,0)	62,0	(59,0)	61,5	(59,0)	(58,5)

Tab. 45 Os carpale quartum (C4).

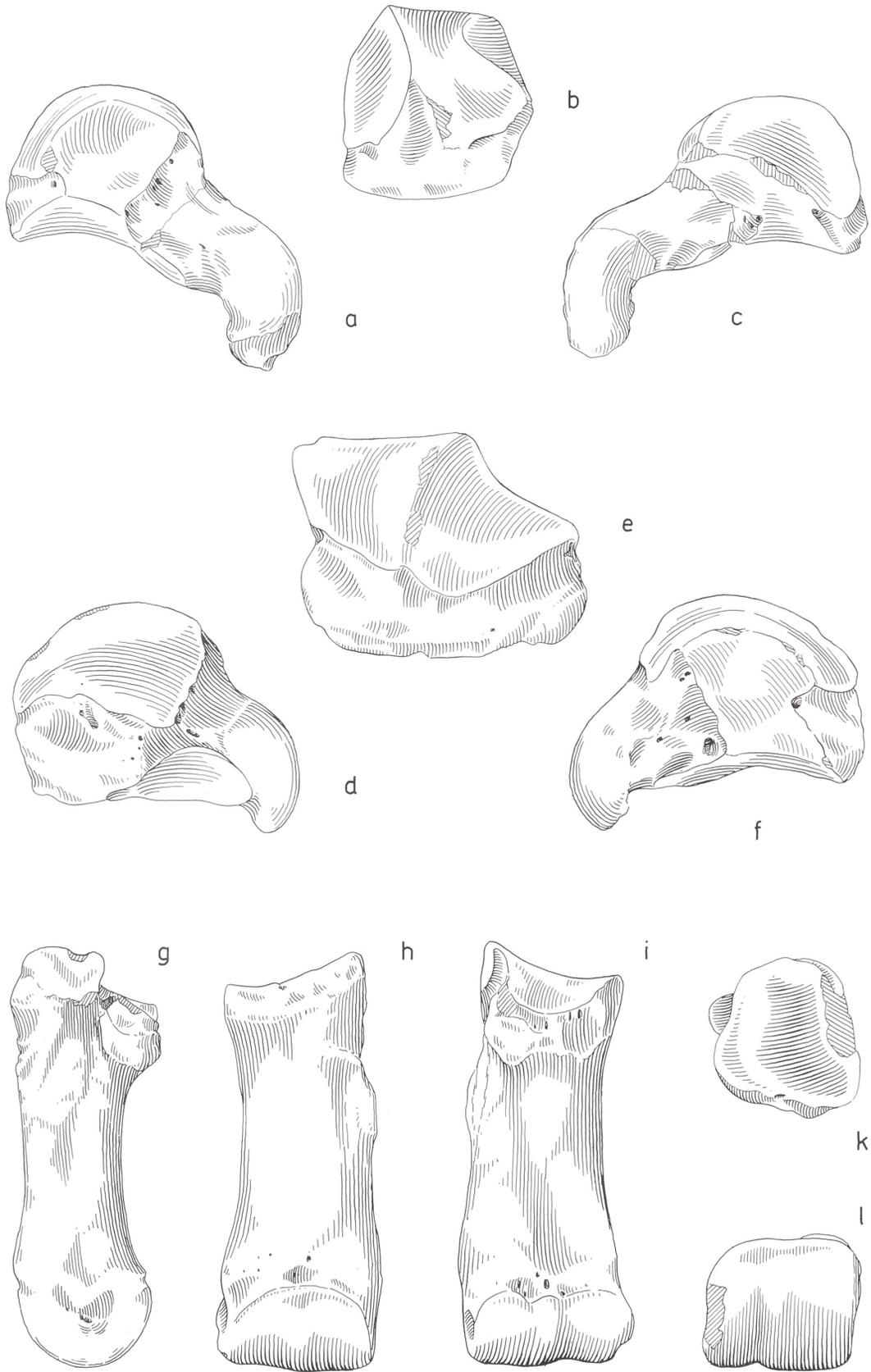


Abb. 13 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – a-c Os carpale tertium sin. IQW 1982/18 198 (Mei. 17 718) von lateral, cranial, medial. – d-f Os carpale quartum sin. IQW 1982/18 201 (Mei. 17 721), von lateral, cranial, medial. – g-l Os metacarpale secundum sin. IQW 1982/18 216 (Mei. 17 736), von lateral, cranial, caudal, proximal, distal. – M = ca. 1:2.

malen Epiphyse. Die genannten Lateralflächen stehen teilweise parallel zur Medianebene. Öfter noch sind sie leicht geneigt, um ein Abspreizen des 2. Strahls zu ermöglichen. Damit wird eine Vergrößerung der zur Fortbewegung im Wasser wirksamen Handfläche erreicht. Die Trochlea besitzt einen medianen Verticillus.

### 3.3.5.2. Os metacarpale tertium (Mc3)

Tab. 48, 49; Abb. 14 (a-e); Taf. 55, 15-20

Es wurden acht wiederum gut erhaltene 3. Mittelhandknochen sowie zwei proximale Bruchstücke geborgen. Die Facies articularis carpica ist auch hier als Sattelgelenk ausgebildet und latero-medial konvex geformt. Sie zieht sich caudal über den gesamten Durchmesser der proximalen Epiphyse herab. Lateral folgt eine geneigte Facette für das Os carpalum quartum, die distal mit einem Winkel von 109-142° in die vordere der beiden Flächen für das Os metacarpale quartum übergeht. Zumeist ist zur Artikulation mit dem 4. Mittelhandknochen caudal noch eine weitere separat stehende und in ihrer Form sehr variable

	IQW 1980/ 15 194 juv. sin.	IQW 1980/ 15 253 ad. sin.	IQW 1982/ 17 868 ad. sin.	IQW 1982/ 18 216 ad. sin.	IQW 1980/ 17 072 juv. dex.	IQW 1982/ 17 952 ad. dex.
1. Gr. LG (H)	150,0	–	137,5	135,5	–	–
2. BR prox. Gelenkfl.	50,0	48,5	49,0	47,0	–	–
3. Kl. BR Diaphyse	41,0	42,5	43,0	45,0	–	43,0
4. BR dist. Epiphyse	51,5	52,5	51,0	52,5	54,0	–
5. BR dist. Gelenkfl.	–	–	50,0	51,5	54,5	–
6. DM prox. Gelenkfl.	46,5	47,5	40,5	46,0	–	45,5
7. DM prox. Epiphyse	50,0	53,5	50,5	53,5	–	–
8. Kl. DM Diaphyse	28,5	27,0	27,5	30,5	–	29,0
9. DM dist. Epiphyse	49,5	–	45,5	47,0	48,0	–
10. DM dist. Gelenkfl.	46,5	–	43,0	44,5	46,0	–

Tab. 46 Os metacarpale secundum (Mc2).

	IQW 1981/ 17 668 ad. dex.	IQW 1980/ 15 169 juv. dex.	IQW 1980/ 15 150 ad. dex.	IQW 1982/ 17 859 juv. dex.	IQW 1980/ 16 807 ad. dex.
1. Gr. LG	–	141,0	137,5	–	–
2. BR prox. Gelenkfl.	–	52,0	47,5	49,5	–
3. Kl. BR Diaphyse	50,0	43,5	42,5	39,5	–
4. BR dist. Epiphyse	53,0	52,0	(52,0)	–	48,0
5. BR dist. Gelenkfl.	53,0	55,0	–	–	48,0
6. DM prox. Gelenkfl.	–	48,0	49,0	48,5	–
7. DM prox. Epiphyse	–	55,0	56,0	50,0	–
8. Kl. DM Diaphyse	27,5	28,0	32,0	28,0	–
9. DM dist. Epiphyse	46,0	45,0	44,5	–	45,0
10. DM dist. Gelenkfl.	45,0	45,0	43,5	–	43,0

Tab. 47 Os metacarpale secundum (Mc2).

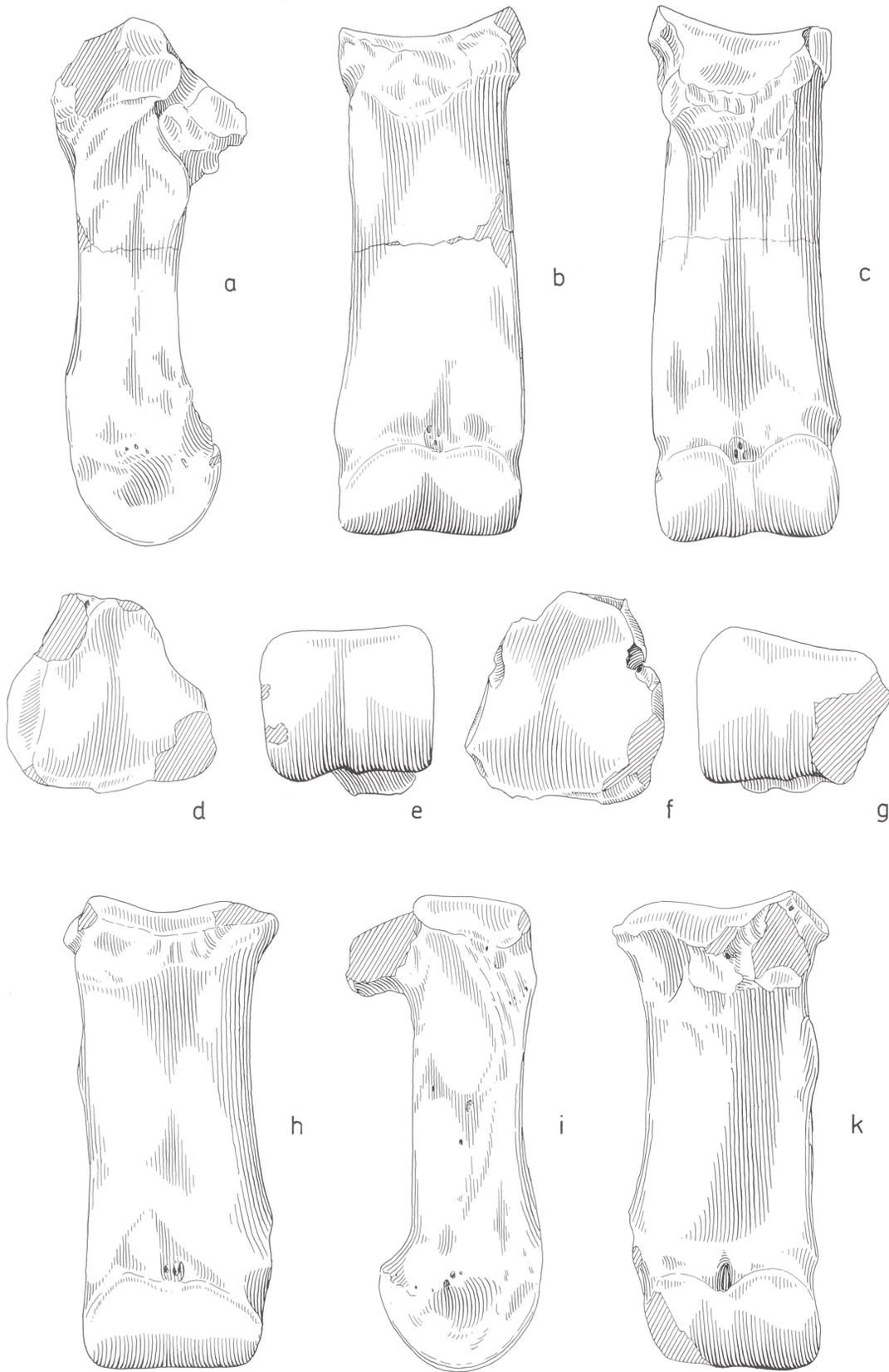


Abb. 14 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – a-e Os metacarpale tertium sin. IQW 1982/18 215 (Mei. 17 735), von lateral, cranial, caudal, proximal, distal. – f-k Os metacarpale quartum sin. IQW 1982/18 217 (Mei. 17 737), von proximal, distal, medial, caudal. – M = ca. 1:2.

kleinere Gelenkfacette vorhanden. Sie fehlt nur gelegentlich, so bei IQW 1981/17 766 (Mei. 17 287), einem juvenilen, männlichen Exemplar mit bereits verwachsener Proximalepiphyse. Das wahrscheinliche linke Pendant IQW 1980/15 175 (Mei. 14 657) zeigt die genannte Fläche dagegen. Die Trochlea besitzt einen der Medianebene parallel laufenden Verticillus, der im distalen und caudalen Bereich hervortritt.

### 3.3.5.3. Os metacarpale quartum (Mc4)

Tab. 50, 51; Abb. 14 (f-k); Taf. 56, 1-6

Zwölf, zumeist adulten Tieren angehörende 4. Mittelhandknochen sind in guter Erhaltung vorhanden, darunter zwei proximale und ein distales Bruchstück. Die Facies articularis carpica zeigt sich als flaches Sattelgelenk mit einer medial abknickenden Facette für das Os metacarpale tertium. Diese ist in cranio-caudaler Richtung leicht gewölbt. Am Distalfortsatz des proximalen Knochenabschnitts findet sich zumeist noch eine zweite, in Form und Umfang variable Facette, die der Medianebene parallel liegt oder

	IQW 1980/ 15 130 ad. sin.	IQW 1980/ 15 175 juv. sin.	IQW 1982/ 18 215 ad. sin.	IQW 1982/ 17 886 ad. sin.	IQW 1980/ 17 467 ad. sin.
1. Gr. LG	178,0	180,0	–	–	–
2. BR prox. Gelenkfl.	66,0	68,0	–	–	64,5
3. Kl. BR Diaphyse	52,0	51,5	52,0	52,0	51,0
4. BR dist. Epiphyse	63,5	65,0	61,5	–	–
5. BR dist. Gelenkfl.	60,0	60,5	58,0	–	–
6. DM prox. Gelenkfl.	–	–	66,5	66,0	65,0
7. DM prox. Epiphyse	–	68,0	68,0	73,0	65,5
8. Kl. DM Diaphyse	35,0	32,5	33,5	35,5	34,0
9. DM dist. Epiphyse	51,5	54,5	50,0	–	–
10. DM dist. Gelenkfl.	50,0	51,5	50,0	–	–

Tab. 48 Os metacarpale tertium (Mc3).

	IQW 1980/ 15 159 ad. sin.	IQW 1981/ 17 762 ad. sin.	IQW 1980/ 15 869 ad. sin.	IQW 1980/ 17 201 ad. dex.	IQW 1981/ 17 766 juv. dex.
1. Gr. LG	165,0	162,5	–	174,0	179,5
2. BR prox. Gelenkfl.	–	62,0	–	64,0	–
3. Kl. BR Diaphyse	51,5	48,0	–	51,5	51,0
4. BR dist. Epiphyse	57,0	61,0	–	58,0	64,0
5. BR dist. Gelenkfl.	54,0	58,0	–	57,0	–
6. DM prox. Gelenkfl.	64,5	64,5	–	–	66,0
7. DM prox. Epiphyse	64,0	64,5	70,5	–	66,0
8. Kl. DM Diaphyse	32,0	33,0	30,0	36,5	33,0
9. DM dist. Epiphyse	47,0	51,5	–	50,5	51,0
10. DM dist. Gelenkfl.	47,5	48,0	–	50,5	50,5

Tab. 49 Os metacarpale tertium (Mc3).

sich distal nach lateral neigt. Sie fehlt bei IQW 1983/18 936 (Mei. 18 456). Gelegentlich ist, ähnlich wie bei verschiedenen fossilen Zwergflußpferden (Houtekamer u. Sondaar 1979a, 427) eine Caudalfacette vorhanden. Zur Artikulation mit dem Os metacarpale quintum liegt an der Lateralseite des Mc4 eine Gelenkfläche in cranialer Position, die sich mit dem Proximalgelenk in einer Kante schneidet. Dahinter kann zur Verbindung mit dem Mc5 noch eine weitere, kleinere Facette existieren, zumeist aber ist nur die Berührungsstelle der beiden Knochen erkennbar. An der Trochlea tritt distal und caudal ein Verticillus hervor.

### 3.3.5.4. Os metacarpale quintum (Mc5)

Tab. 52, 53; Abb. 15 (a-e); Taf. 56, 7-12

Vierzehn, vor allem adulten Tieren angehörende 5. Mittelhandknochen, darunter ein distales Bruchstück, liegen in gewohnt guter Erhaltung vor. Nur ein Fundstück (IQW 1980/17 119 (Mei. 16 640)) weist

	IQW 1980/ 15 174 juv. sin.	IQW 1980/ 15 131 ad. sin.	IQW 1980/ 17 025 ad. sin.	IQW 1982/ 18 217 ad. sin.	IQW 1980/ 15 134 ad. sin.	IQW 1982/ 17 838 juv. sin.
1. Gr. LG	159,0	160,0	147,0	150,0	151,5	–
2. BR prox. Gelenkfl.	72,0	(70,0)	71,0	–	68,5	70,0
3. BR prox. Epiphyse	–	66,5	–	–	–	63,5
4. Kl. BR Diaphyse	53,0	53,5	53,0	53,5	53,5	–
5. BR dist. Epiphyse	63,5	60,0	58,5	–	63,0	–
6. BR dist. Gelenkfl.	62,0	60,5	59,5	–	61,5	–
7. DM prox. Gelenkfl.	65,0	–	63,0	–	62,0	63,0
8. DM prox. Epiphyse	–	67,0	–	–	66,0	64,0
9. Kl. DM Diaphyse	33,0	32,0	34,0	36,0	33,0	–
10. DM dist. Epiphyse	56,0	–	51,5	53,0	52,0	–
11. DM dist. Gelenkfl.	53,0	–	49,0	52,0	50,0	–

Tab. 50 Os metacarpale quartum (Mc4).

	IQW 1983/ 18 936 juv. dex.	IQW 1980/ 15 154 ad. dex.	IQW 1982/ 18 387 ad. dex.	IQW 1980/ 17 200 ad. dex.	IQW 1982/ 18 130 ad. dex.
1. Gr. LG	160,0	149,0	148,5	157,5	–
2. BR prox. Gelenkfl.	69,0	69,0	71,0	69,0	–
3. BR prox. Epiphyse	68,5	68,5	63,0	67,0	–
4. Kl. BR Diaphyse	52,0	53,0	54,5	49,0	–
5. BR dist. Epiphyse	64,0	59,0	61,0	56,5	61,0
6. BR dist. Gelenkfl.	61,5	59,0	61,0	58,0	62,0
7. DM prox. Gelenkfl.	66,0	65,0	–	60,5	–
8. DM prox. Epiphyse	66,0	69,0	–	67,0	–
9. Kl. DM Diaphyse	32,0	34,5	34,5	31,0	–
10. DM dist. Epiphyse	49,0	51,0	51,5	51,0	–
11. DM dist. Gelenkfl.	49,5	49,0	50,5	50,5	–

Tab. 51 Os metacarpale quartum (Mc4).

starke Abrollungsspuren auf. Die mesio-caudal geneigte Facies articularis carpica ist lateral etwa in gleichem Maße nach oben gezogen, wie dies im cranialen Teil der Medianseite der Fall ist. Hier findet sich eine distal nach medio-caudal geneigte Facette für das Os metacarpale quartum. Der Diaphysendurchmesser steigt medial auf das Doppelte bis Dreifache des lateralen Wertes. Die Trochlea verliert lateral des distal und caudal vorhandenen Verticullus schnell an Stärke.

### 3.3.6. Ossa digiti

#### 3.3.6.1. Phalanx prima

Die Bestimmung isolierter Grundphalangen von *Hippopotamus* ist nur mittels vollständigen Vergleichsmaterials durchführbar (vgl. auch Hooijer 1950, 98; Boekschoten u. Sondaar 1966, 32; Houtekamer u. Sondaar 1979, 427), da durchaus Verwechslungsmöglichkeiten vorhanden sind.

	IQW 1980/ 15 184 juv. sin.	IQW 1984/ 19 942 ad. sin.	IQW 1982/ 18 214 ad. sin.	IQW 1982/ 17 880 ad. sin.	IQW 1980/ 15 138 ad. sin.	IQW 1980/ 16 896 ad. sin.	IQW 1982/ 17 940 ad. dex.
1. Gr. LG	121,5	117,0	114,5	112,5	–	–	–
2. BR prox. Gelenkfl.	50,5	–	44,0	43,0	44,0	–	–
3. BR prox. Epiphyse	58,5	57,0	56,5	50,5	55,5	52,0	–
4. Kl. BR Diaphyse	53,0	48,0	50,5	48,5	45,5	49,0	–
5. BR dist. Epiphyse	65,0	58,0	62,0	56,0	59,0	–	–
6. BR dist. Gelenkfl.	61,5	60,5	60,5	(56,0)	59,0	53,5	62,0
7. DM prox. Gelenkfl.	48,5	53,0	48,5	43,5	44,0	46,0	–
8. DM prox. Epiphyse	55,0	54,5	–	46,0	45,0	–	–
9. Kl. DM Diaphyse	32,5	33,5	34,5	30,5	31,0	32,0	34,5
10. DM dist. Epiphyse	57,0	50,0	57,0	49,5	54,5	–	–
11. DM dist. Gelenkfl.	55,0	49,0	55,0	–	–	–	–

Tab. 52 Os metacarpale quintum (Mc5).

	IQW 1980/ 15 146 ad. dex.	IQW 1980/ 17 119 ad. dex.	IQW 1980/ 15 168 juv. dex.	IQW 1980/ 17 322 ad. dex.	IQW 1980/ 15 135 ad. dex.	IQW 1980/ 15 162 ad. dex.
1. Gr. LG	–	114,0	–	116,5	–	–
2. BR prox. Gelenkfl.	(53,5)	53,0	46,0	48,0	44,0	–
3. BR prox. Epiphyse	54,0	53,0	53,0	52,0	47,0	–
4. Kl. BR Diaphyse	49,0	52,0	48,0	47,0	45,0	–
5. BR dist. Epiphyse	(60,0)	62,5	–	57,0	–	–
6. BR dist. Gelenkfl.	56,0	–	–	55,5	–	53,0
7. DM prox. Gelenkfl.	45,0	46,0	–	48,0	–	–
8. DM prox. Epiphyse	48,5	52,0	–	47,5	–	–
9. Kl. DM Diaphyse	33,5	34,5	32,0	30,5	32,5	–
10. DM dist. Epiphyse	54,0	56,5	52,5	52,5	49,0	–
11. DM dist. Gelenkfl.	–	55,0	–	52,0	–	–

Tab. 53 Os metacarpale quintum (Mc5).

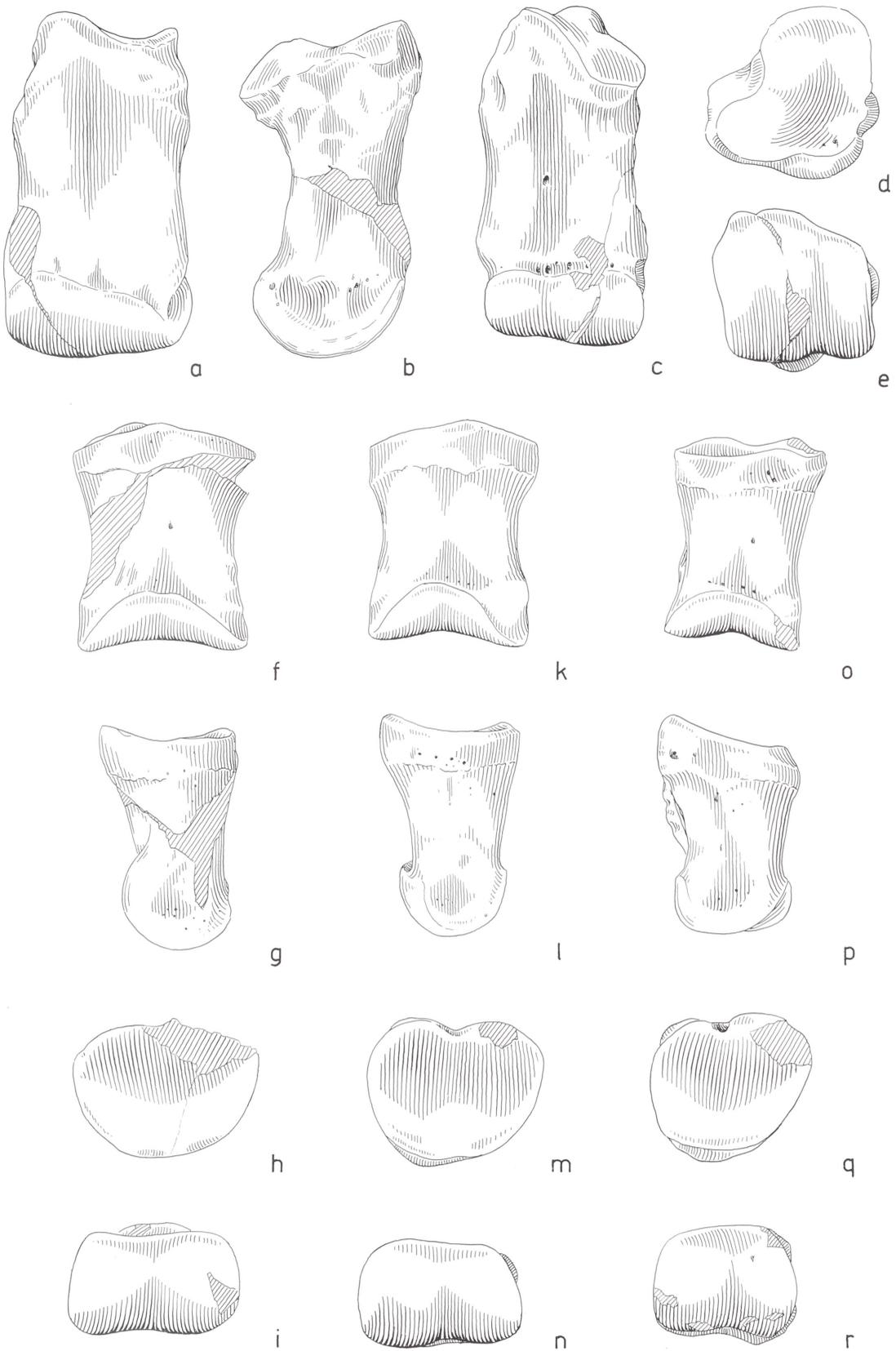


Abb. 15 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – a-e Os metacarpale quintum sin. IQW 1982/18 214 (Mei. 17 734) von cranial, medial, caudal, proximal, distal. – f-i Phalanx prima (3) sin. (man.) IQW 1980/15 181 (Mei. 14 663), von cranial, medial, proximal, distal. – k-n Phalanx prima (4) sin. (man.) IQW 1980/15 196 (Mei. 14 678), von cranial, medial, proximal, distal. o-r Phalanx prima (5) sin. (man.) IQW 1980/15 177 (Mei. 14 659), von cranial, medial, proximal, distal. – M = ca. 1:2.

### 3.3.6.1.1. Phalanx prima digitorum 2 (PhI (2))

Tab. 54; Taf. 56, 15-20

Die Grundphalange des 2. Fingers ist lediglich durch ein caudal beschädigtes Fundstück repräsentiert. Medianseitig der distalen Epiphyse ist ein kräftiger Bandhöcker ausgebildet. Der Proximalrand der mit der 2. Phalange artikulierenden Gelenkfläche zeigt eine leichte Lateralvergenz.

### 3.3.6.1.2. Phalanx prima digitorum 3 (PhI (3))

Tab. 55, Abb. 15 (f-i)

Fünf Grundphalangen des 2. Fingers sind vorhanden. Die proximale Gelenkfläche ist ungeteilt. Caudal weist die Diaphyse eine kräftige Einsenkung auf. Die Gelenkfläche des Capitulum neigt sich cranial und caudal etwas nach medial, so daß der laterale Bandhöcker gegenüber dem medialen zurückgesetzt ist.

	IQW 1982/ 17 939 ad. sin.
1. Gr. LG	–
2. BR prox. Gelenkfl.	–
3. BR prox. Epiphyse	–
4. Kl. BR Diaphyse	41,0
5. BR dist. Epiphyse	–
6. BR dist. Gelenkfl.	–
7. DM prox. Gelenkfl.	–
8. DM prox. Epiphyse	–
9. Kl. DM Diaphyse	34,0
10. DM dist. Epiphyse	39,5
11. DM dist. Gelenkfl.	39,5

Tab. 54 Ossa digiti. Phalanx prima, PhI(2).

	IQW 1982/ 18 140 ad. sin.	IQW 1980/ 15 181 juv. sin.	IQW 1980/ 16 650 ad. sin.	IQW 1980/ 15 407 ad. dex.	IQW 1980/ 16 396 ad. dex.
1. Gr. LG	(77,5)	(75,0)	73,0	69,5	69,0
2. BR prox. Gelenkfl.	60,0	60,5	54,5	54,0	54,5
3. BR prox. Epiphyse	61,0	61,0	59,0	56,0	57,0
4. Kl. BR Diaphyse	48,0	47,0	46,5	43,5	44,0
5. BR dist. Epiphyse	58,0	56,5	–	49,0	51,5
6. BR dist. Gelenkfl.	–	56,5	–	48,5	–
7. DM prox. Gelenkfl.	–	–	(43,5)	39,5	39,0
8. DM prox. Epiphyse	–	–	45,0	42,0	42,0
9. Kl. DM Diaphyse	30,0	27,0	26,0	24,0	26,0
10. DM dist. Epiphyse	–	35,0	–	–	30,0
11. DM dist. Gelenkfl.	–	35,0	–	–	30,0

Tab. 55 Ossa digiti. Phalanx prima, PhI(3).

### 3.3.6.1.3. Phalanx prima digitorum 4 (PhI (4))

Tab. 56; Abb. 15 (k-n)

Dem 4. Finger entstammen drei Grundphalangen. Sie sind im Diaphysendurchmesser etwas stärker gebaut als die des 3. Fingers. Sonst bilden sie ein nahezu symmetrisches Pendant zu letzteren mit etwas stärker nach lateral geneigter distaler Gelenkfläche.

### 3.3.6.1.4. Phalanx prima digitorum 5 (PhI (5))

Tab. 57; Abb. 15 (o-r)

Es liegen vier sehr kräftig gebaute Reste, darunter ein distales Bruchstück, vor. Das konkave Proximalgelenk wird caudal durch einen scharfen Einschnitt in zwei Loben geteilt. Der breitere Laterallobus kann im hinteren Bereich horizontal abknicken. An der Lateralseite der distalen Epiphyse ist ein kräftiger Bandhöcker erkennbar. Der Proximalrand der distalen Gelenkfläche weist eine leichte Medianverengung auf.

	IQW 1980/ 15 196 juv. sin.	IQW 1980/ 15 164 ad. sin.	IQW 1980/ 16 925 ad. dex.
1. Gr. LG	69,5	(70,0)	67,5
2. BR prox. Gelenkfl.	57,0	53,0	53,0
3. BR prox. Epiphyse	58,0	55,5	56,0
4. Kl. BR Diaphyse	45,0	43,5	43,0
5. BR dist. Epiphyse	53,0	–	(48,5)
6. BR dist. Gelenkfl.	53,0	–	47,0
7. DM prox. Gelenkfl.	43,0	–	39,5
8. DM prox. Epiphyse	47,0	44,0	44,0
9. Kl. DM Diaphyse	28,5	26,0	26,0
10. DM dist. Epiphyse	36,0	–	–
11. DM dist. Gelenkfl.	36,0	–	–

Tab. 56 Ossa digiti. Phalanx prima, PhI(4).

	IQW 1982/ 18 182 ad. sin.	IQW 1980/ 15 177 juv. sin.	IQW 1982/ 18 279 ad. dex.	IQW 1980/ 17 002 ad. dex.
1. Gr. LG	–	(77,0)	76,5	75,5
2. BR prox. Gelenkfl.	–	51,0	52,0	51,0
3. BR prox. Epiphyse	–	52,0	53,0	51,5
4. Kl. BR Diaphyse	–	37,5	40,0	–
5. BR dist. Epiphyse	46,5	45,5	46,0	–
6. BR dist. Gelenkfl.	46,5	45,5	45,0	–
7. DM prox. Gelenkfl.	–	44,0	44,0	46,0
8. DM prox. Epiphyse	–	50,0	47,0	49,0
9. Kl. DM Diaphyse	–	31,0	33,0	29,5
10. DM dist. Epiphyse	37,0	37,0	40,0	–
11. DM dist. Gelenkfl.	37,0	37,0	40,0	–

Tab. 57 Ossa digiti. Phalanx prima, PhI(5).

### 3.3.6.2. Phalanx secunda

Auch die exakte Bestimmung isolierter 2. Phalangen stößt auf Schwierigkeiten. Ähnlichkeiten bestehen insbesondere zwischen den Kronbeinen des 3. und denen des 4. Fingers der gegenüberliegenden Körperseite sowie mit den entsprechenden Zehengliedern. Eine Zuordnung der Fundstücke konnte nur bei Vorhandensein der zugehörigen Grundphalange oder einer benachbarten 2. Phalange erfolgen.

#### 3.3.6.2.1. Phalanx secunda digitorum 2 (PhII (2))

Tab. 58; Abb. 16 (a-d)

Es wurde ein leicht beschädigter Knochen gefunden. Sein proximales Gelenk gliedert sich, entsprechend der distalen Facette der Grundphalange, in zwei Teilflächen. Der Winkel der proximalen Gelenkfläche (Houtekamer u. Sondaar 1979a, 428) ist mit  $64^\circ$  typisch für die Gattung.

#### 3.3.6.2.2. Phalanx secunda digitorum 3 (PhII (3))

Tab. 59; Abb. 16 (e-h); Taf. 56, 21-24

Die beiden vorhandenen Kronbeine weichen in ihrer Größe stark voneinander ab. Sie sind flach und sehr breit gestaltet. Das Proximalgelenk ist durch eine parallel zur Medianebene verlaufende Crista gegliedert. Lateral oberhalb der distalen Epiphyse zeigt sich ein kräftiger Bandhöcker. Der Winkel der proximalen Gelenkfläche beträgt in beiden Fällen  $65^\circ$ .

#### 3.3.6.2.3. Phalanx secunda digitorum 4 (PhII (4))

Tab. 60; Abb. 16 (i-m)

Wiederum sind zwei Fundstücke unterschiedlicher Größe vorhanden. Sie sind etwas breiter und höher gebaut als die Kronbeine der 3. Finger. Ansonsten existiert eine weitgehende spiegelbildliche Ähnlichkeit.

#### 3.3.6.2.4. Phalanx secunda digitorum 5 (PhII (5))

Tab. 61; Abb. 16 (n-q)

Auch hier liegen zwei Funde unterschiedlicher Größe vor, deren Proximalgelenk durch eine flache Crista in zwei Teilfacetten zerfällt. Es besteht eine Ähnlichkeit gegenüber den Kronbeinen der 2. Finger. Die 2. Phalangen des 5. Fingers sind lediglich etwas flacher und breiter gebaut als jene. Der Winkel der proximalen Gelenkfläche kann mit ca.  $65^\circ$  angegeben werden.

	IQW 1982/ 18 193 ad. sin.
1. Gr. LG	(51,5)
2. BR prox. Gelenkfl.	47,0
3. BR prox. Epiphyse	49,5
4. Kl. BR Diaphyse	47,5
5. BR dist. Epiphyse	48,0
6. BR dist. Gelenkfl.	48,0
7. DM prox. Gelenkfl.	27,5
8. DM prox. Epiphyse	38,0
9. Kl. DM Diaphyse	25,5
10. DM dist. Epiphyse	33,0
11. DM dist. Gelenkfl.	33,0

Tab 58 Ossa digiti. Phalanx secunda, PhII(2).

	IQW 1982/18 146 ad. sin.	IQW 1980/16 323 ad. dex.
1. Gr. LG	–	42,0
2. BR prox. Gelenkfl.	53,5	48,0
3. BR prox. Epiphyse	(58,5)	48,5
4. Kl. BR Diaphyse	(54,0)	45,5
5. BR dist. Epiphyse	–	50,0
6. BR dist. Gelenkfl.	–	50,0
7. DM prox. Gelenkfl.	29,0	25,5
8. DM prox. Epiphyse	37,0	31,0
9. Kl. DM Diaphyse	24,5	22,5
10. DM dist. Epiphyse	–	(26,0)
11. DM dist. Gelenkfl.	–	(26,0)

Tab. 59 Ossa digiti. Phalanx secunda, PhII(3).

	IQW 1982/18 185 ad. sin.	IQW 1980/16 324 ad. dex.
1. Gr. LG	(49,0)	–
2. BR prox. Gelenkfl.	(54,5)	45,0
3. BR prox. Epiphyse	(60,0)	47,0
4. Kl. BR Diaphyse	56,5	43,0
5. BR dist. Epiphyse	–	–
6. BR dist. Gelenkfl.	–	–
7. DM prox. Gelenkfl.	26,0	24,0
8. DM prox. Epiphyse	37,0	30,5
9. Kl. DM Diaphyse	25,0	20,5
10. DM dist. Epiphyse	–	–
11. DM dist. Gelenkfl.	–	–

Tab. 60 Ossa digiti. Phalanx secunda, PhII(4).

	IQW 1982/18 046 ad. sin.	IQW 1982/18 213 ad. dex.
1. Gr. LG	48,5	42,5
2. BR prox. Gelenkfl.	46,0	40,0
3. BR prox. Epiphyse	50,0	43,0
4. Kl. BR Diaphyse	46,0	38,5
5. BR dist. Epiphyse	–	–
6. BR dist. Gelenkfl.	–	–
7. DM prox. Gelenkfl.	31,0	29,5
8. DM prox. Epiphyse	37,0	32,0
9. Kl. DM Diaphyse	27,0	23,0
10. DM dist. Epiphyse	–	29,0
11. DM dist. Gelenkfl.	–	29,0

Tab. 61 Ossa digiti. Phalanx secunda, PhII(5).

### 3.3.6.3. Phalanx tertia

#### 3.3.6.3.1. Phalanx tertia digitorum 2 (PhIII (2))

Tab. 62; Abb. 16 (r-s)

Das einzig vorhandene Fundstück zeigt eine deutliche Lateralvergenz im distalen Bereich. Auf der Facies articularis ist eine flache Crista vorhanden. Die Facies parietalis erweist sich als sehr rauh.

#### 3.3.6.3.2. Phalanx tertia digitorum 3 (PhIII (3))

Tab. 63; Abb. 16 (t-u)

Bei Schlämmarbeiten konnte ein vollständiges Hufbein geborgen werden. Sein Durchmesser steigt in lateraler Richtung an. Die Facies parietalis ist weniger rauh als die der beiden benachbarten Hufbeine. Auf der Gelenkfläche existiert eine leicht geneigte Crista.

#### 3.3.6.3.3. Phalanx tertia digitorum 4 (PhIII (4))

Tab. 64; Abb. 16 (v-w)

Ein beschädigtes Hufbein liegt vor. Entsprechend der 2. Phalange ist es etwas höher gebaut als die benachbarte 3. Phalange des 3. Fingers.

	IQW 1982/18 189 ad. sin.
1. Gr. LG 2. Gr. DM 3. DM Gelenkfl.	– 28,5 (25,0)

Tab. 62 Ossa digiti. Phalanx tertia, PhIII(2).

	IQW 1983/19 621 ad. sin.
1. Gr. LG 2. Gr. DM 3. DM Gelenkfl.	37,0 31,0 25,5

Tab. 63 Ossa digiti. Phalanx tertia, PhIII(3).

	IQW 1982/18 191 ad. sin.
1. Gr. LG 2. Gr. DM 3. DM Gelenkfl.	38,0 29,5 23,0

Tab. 64 Ossa digiti. Phalanx tertia, PhIII(4).

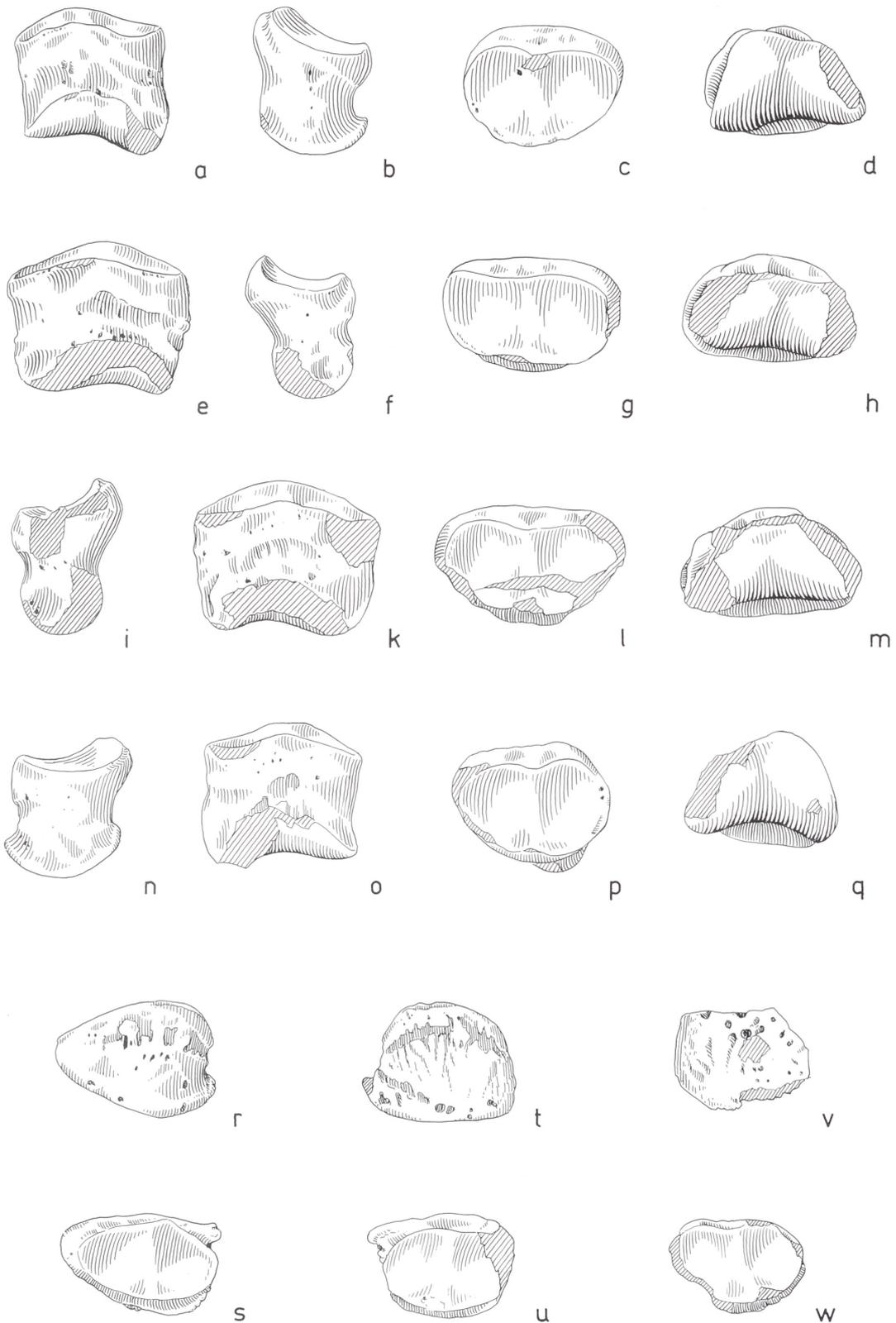


Abb. 16 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – a-d Phalanx secunda (2) sin. (man.) IQW 1982/18 193 (Mei. 17 713), von cranial, medial, proximal, distal. – e-h Phalanx secunda (3) sin. (man.) IQW 1982/18 146 (Mei. 17 666), von cranial, medial, proximal, distal. – i-m Phalanx secunda (4) sin. (man.) IQW 1982/18 185 (Mei. 17 705), von lateral, cranial, proximal, distal. – n-q Phalanx secunda (5) sin. (man.) IQW 1982/18 046 (Mei. 17 566), von lateral, cranial, proximal, distal. – r-s Phalanx tertia (3) sin. (man.) IQW 1983/19 189 (Mei. 18 709), von proximal, caudal. – t-u Phalanx tertia (3) sin. (man.) IQW 1983/18 621 (Mei. 18 141), von proximal, caudal. – v-w Phalanx tertia (4) sin. (man.) IQW 1982/18 191 (Mei. 17 711), von proximal, caudal.

M = ca. 1:2.

### 3.3.6.4. Ossa sesamoidea

Tab. 65-72; Abb. 24 (o-r)

Eine genaue Bestimmung der Sesambeine kann nur bei Vorhandensein des zugehörigen Metapodiums erfolgen. Dies war bei sieben der insgesamt zehn mit Sicherheit von *Hippopotamus* stammenden Stücken der Fall. Beobachtungen an rezentem Material zeigten, daß selbst die Zuordnung zu Vorder- oder Hinterextremität zumeist nur schwer möglich ist. Die Sesambeine variieren stark, wie aus einem Vergleich linker und rechter Entsprechungen am Rezentmaterial deutlich wird. Allgemein ist festzustellen, daß die genannten Knochen der Vorderextremität insgesamt etwas kräftiger ausgebildet sind als die der Hinterextremität. Eine maximale Größe erreichen die Sesambeine des 4. Strahls der Hand. Sehr variabel ist neben dem allgemeinen Habitus auch die Größe der Gelenkfläche.

	IQW 1982/18 179 ad. sin.
1. LG	48,0
2. BR	23,0
3. DM	33,0

Tab. 65 Ossa sesamoidea. Os sesam. dex. (4) (man.).

	IQW 1980/15 185 ad. dex.
1. LG	44,5
2. BR	27,0
3. DM	25,0

Tab. 66 Ossa sesamoidea. Os sesam. sin. (3) (ped.).

	IQW 1980/15 186 ad. dex.
1. LG	44,0
2. BR	24,0
3. DM	29,0

Tab. 67 Ossa sesamoidea. Os sesam. dex. (3) (ped.).

	IQW 1982/17 943 ad. dex.
1. LG	43,0
2. BR	(23,0)
3. DM	(29,9)

Tab. 68 Ossa sesamoidea. Os sesam. sin. (5) (man.).

	IQW 1982/17 944 ad. dex.
1. LG	42,0
2. BR	(23,0)
3. DM	(30,0)

Tab. 69 Ossa sesamoidea. Os sesam. dex. (5) (man.).

	IQW 1980/15 188 ad. dex.
1. LG	49,0
2. BR	24,0
3. DM	29,0

Tab. 70 Ossa sesamoidea. Os sesam. sin. (4) (ped.).

	IQW 1980/15 187 ad. dex.
1. LG	47,0
2. BR	24,0
3. DM	32,0

Tab. 71 Ossa sesamoidea. Os sesam. dex. (4) (ped.).

	IQW 1982/18 188 ad.	IQW 1982/18 132 ad.	IQW 1980/15 481 ad.
1. LG	44,0	43,5	40,0
2. BR	(25,5)	22,5	19,0
3. DM	(31,5)	(27,5)	27,0

Tab. 72 Ossa sesamoidea indet.

### 3.4. Ossa extremitatis pelvinae

#### 3.4.1. Pelvis

##### 3.4.1.1. Os ilium

Tab. 73; Taf. 58, 1-2

Neben einigen in ihrer Zuordnung unsicheren Beckenfragmenten dürfte das Darmbein IQW 1980/16 835 (Mei. 16 356) einem neonaten Flußpferd angehört haben. Seine Incisura ischiadica major bildet nahezu einen Kreisbogen, der sich in der gerade ansteigenden Spina ischiadica fortsetzt. Die Crista iliopectinea setzt weiter hinten an und ist weniger deutlich entwickelt als die Spina ischiadica. Eine Linea glutaea ist noch nicht erkennbar. Die glatte Facies pelvina geht medial etwa bei halber Breite der Ala in die leicht erhöhte Tuberositas ilica über. Aussagen zur Geschlechtszugehörigkeit (vgl. Hooijer 1950, 98 ff.) lassen sich wegen des zu geringen Individualalters nicht ableiten.

#### 3.4.2. Femur

Tab. 74; Abb. 17, 18; Taf. 57, 1-4

Es wurden die Reste dreier adulter und zweier juveniler Oberschenkelknochen bestimmt. Das kugelförmige Caput femoris der erwachsenen Tiere ruht auf einem deutlich abgesetzten kurzen Hals. Der mächtige Trochanter major erreicht knapp die Höhe des Caput. Eine tiefe Fossa trochanterica schließt sich an. Der medio-caudal positionierte Trochanter minor ist als ca. 20 mm hohe rauhe Erhebung ausgebildet. Die zwischen Condylus medialis und lateralis befindliche Fossa intercondylia schneidet tief ein.

	IQW 1980/16 835 neon. sin.
1. Kl. BR Corpus ossis ilium	18,0
2. DM Corpus ossis ilium	26,5

Tab. 73 Os ilium.

	IQW 1980/ 16 189	IQW 1981/ 17 756	IQW 1980/16 434 + 1980/16 440 + 1980/16 441 + 1980/17 283	IQW 1981/ 17 747	IQW 1981/ 17 761
	ad. sin.	ad. sin.	ad. sin.	juv. dex.	juv. dex.
1. LG vom Caput aus	629,0	–	–	–	–
2. Mittlere LG	579,0	–	–	–	–
3. Gr. BR prox. Epiphyse	240,5	–	222,0	–	–
4. Gr. BR Caput femoris	(117,0)	–	(117,0)	–	–
5. Gr. BR Trochanter major	75,0	–	66,0	–	–
6. Kl. BR Diaphyse	97,0	88,0	–	77,0	71,5
7. Gr. BR dist. Epiphyse	(204,0)	–	–	–	–
8. DM Caput femoris	(115,0)	–	–	–	–
9. DM Trochanter major	115,0	–	113,0	–	–
10. Kl. DM Diaphyse	85,0	85,5	–	74,5	64,0

Tab. 74 Femur.

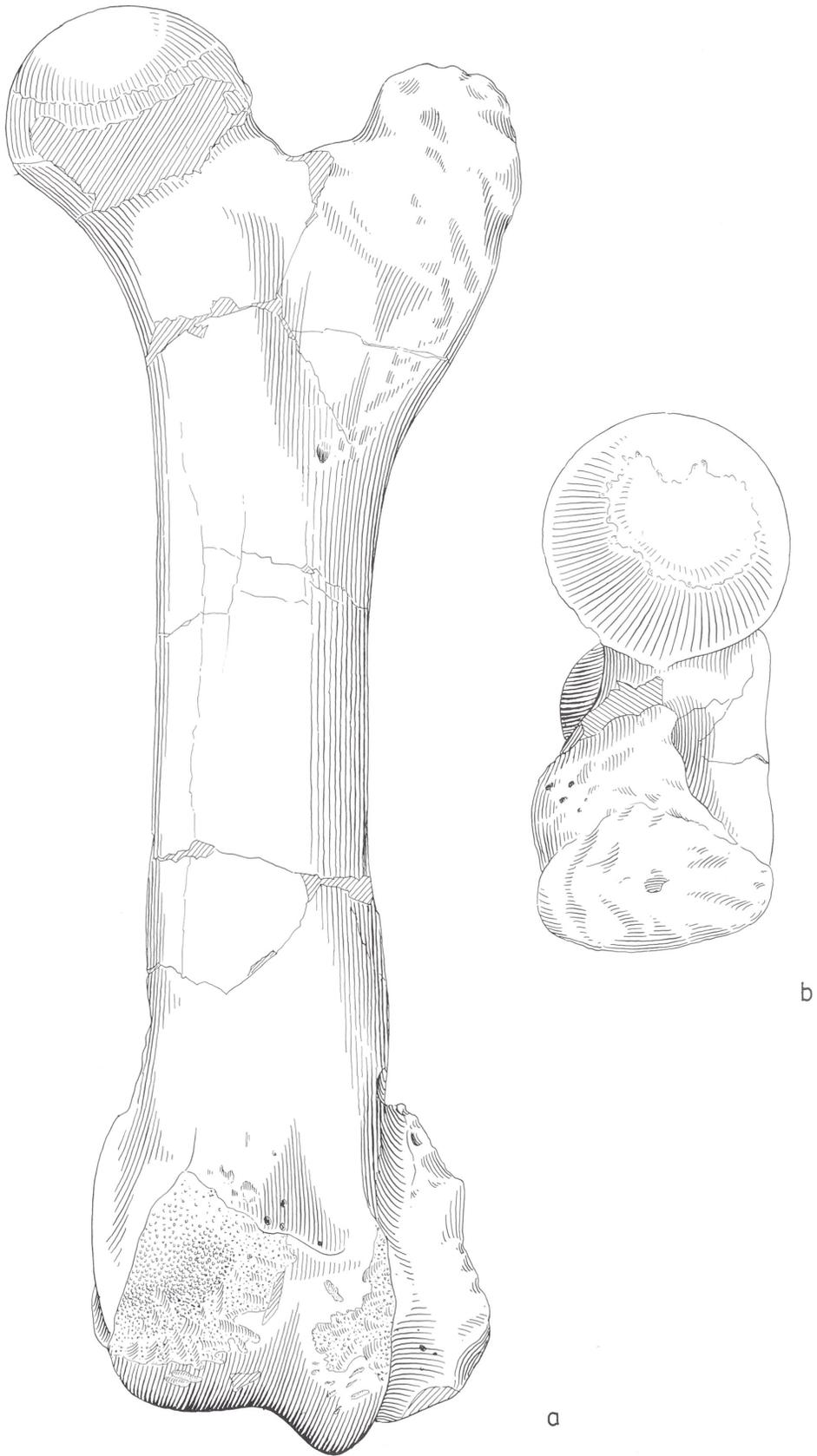


Abb. 17 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – a-b Femur sin. IQW 1980/16 189 (Mei. 15 700), von cranial, proximal. – M = ca. 1:3.

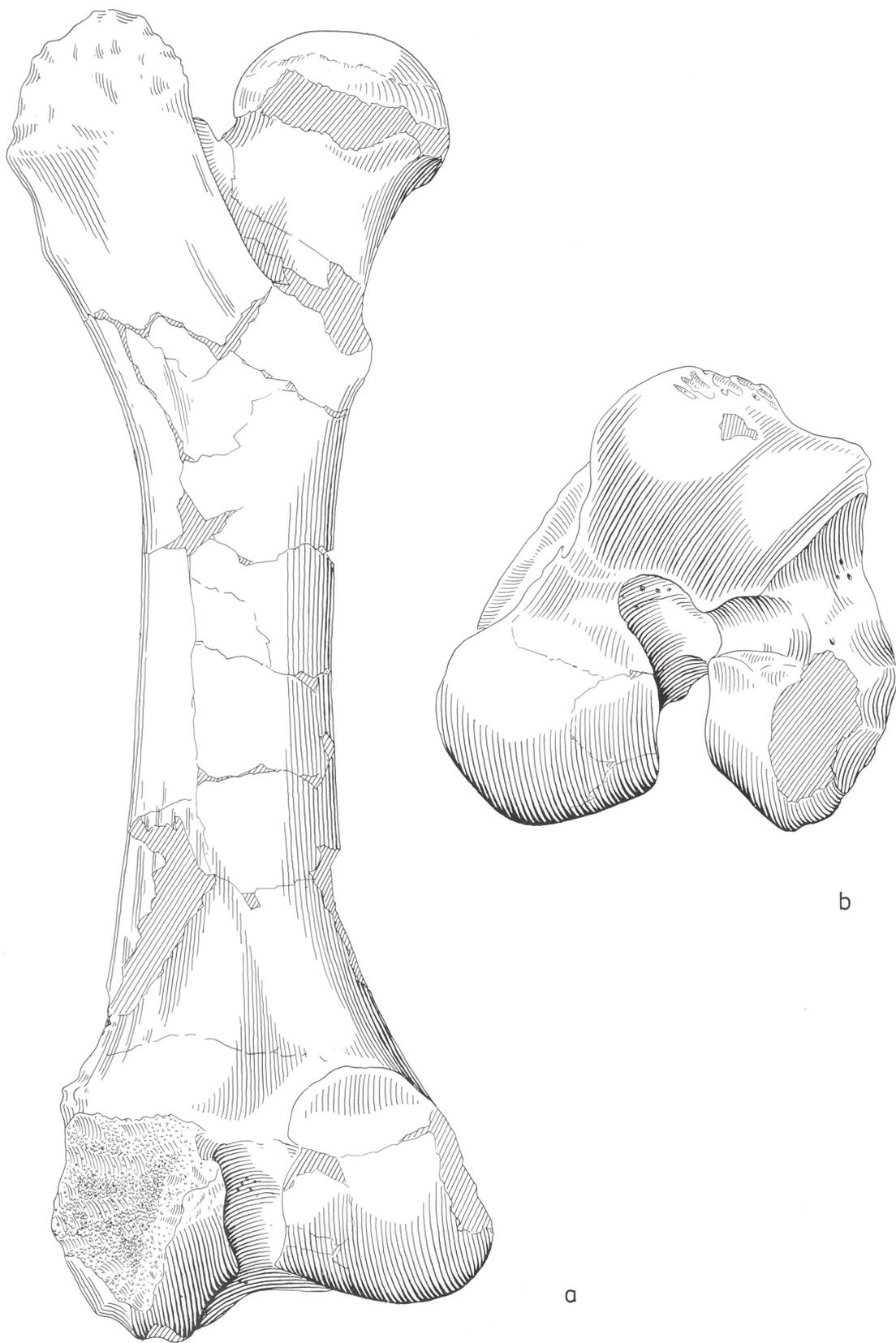


Abb. 18 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – a-b Femur sin. IQW 1980/16 189 (Mei. 15 700), von caudal, distal.  
M – ca. 1:3.

### 3.4.2.1. Patella

Tab. 75; Abb. 21 (c-d); Taf. 58, 3-5

Fünf Patellae adulter Tiere wurden ausgegraben. Ein bruchstückhafter relativer kleiner Knochen (IQW 1985/20 385 (Mei. 19 905)) erlaubt keine Messungen. Alle Funde besitzen die von Kuss (1957, 316) beschriebene gerundet-dreieckige Form mit medial-distaler Einbuchtung. Von dem durch Reynolds (1922, 30) abgebildeten Exemplar aus Barrington unterscheiden sie sich.

Die proximale Basis patellae des vorliegenden Materials ist konkav nach unten eingezogen. Die der Fibrocartilago patellae zugewandte kräftige Spitze biegt an ihrem Ende nach hinten um. Ihre Stärke (Höhe) variiert. Ebenso erweisen sich Länge und Breite des Apex patellae als recht variabel. Die Facies cutanea ist, wohl in Abhängigkeit vom Individualalter, in unterschiedlichem Maße rauh. Ihr Relief gestaltet sich bei jedem Fundstück andersartig. Übereinstimmend liegt die am weitesten cranial aufragende Erhöhung etwa in halber Höhe medial des Apex.

### 3.4.3. Ossa cruris

#### 3.4.3.1. Tibia

Tab. 76; Abb. 19 (b), Abb. 20 (a), Abb. 21 (a-b); Taf. 57, 7-9

Vier vollständig erhaltene Tibiae erwachsener Individuen sowie ein distales Bruchstück zeigen einen guten Zustand. Zwei weitere Fundstücke juveniler Tiere sind schlechter erhalten. Die insgesamt sehr kräftigen Knochen besitzen eine breite Proximalepiphyse. In allen Fällen ist die laterale Begrenzung des Condylus tibiae medialis höher aufgebogen als der Medialteil des Condylus tibiae lateralis. Die Tuberositas tibiae ragt wie an der rezenten Form proximal nicht über die Gelenkfläche hinaus. Ebenfalls ähnelt die Crista tibiae dem rezenten Bild, indem sie ohne Angulus bis zum distalen Drittel der Diaphyse läuft. Die unterschiedlich breite Fossa poplitea senkt sich lateral stets tiefer zwischen die Condylen ein als medial. Caudalseitig des Schafts finden sich mehrere Liniae musculares, die individuell in unterschiedli-

	IQW 1982/ 18 593 ad. sin.	IQW 1981/ 17 693 ad. sin.	IQW 1979/ 15 116 ad. sin.	IQW 1980/ 15 182 ad. dex.
1. Gr. LG	–	130,0	126,0	140,5
2. Gr. LG Gelenkfl.	–	103,0	91,0	97,0
3. Gr. BR	155,0	–	137,0	–
4. Gr. DM	77,5	70,5	82,0	77,0

Tab. 75 Patella.

	IQW 1979/ 15 117 ad. sin.	IQW 1980/ 16 885 ad. sin.	IQW 1979/ 15 118 ad. sin.	IQW 1980/ 17 256 ad. sin.	IQW 1980/ 15 368 juv. sin.	IQW 1980/ 15 124 ad. dex.	IQW 1980/ 17 178 juv. dex.
1. Gr. LG	431,0	427,0	420,0	–	–	385,5	–
2. Gr. BR prox. Epiphyse	–	–	203,0	–	–	–	–
3. Kl. BR Diaphyse	81,0	79,0	85,0	80,5	57,0	86,0	73,5
4. Gr. DM prox. Epiphyse	(155,0)	–	–	–	–	170,5	–
5. Kl. DM Diaphyse	70,0	–	67,5	61,5	46,5	60,0	59,0
6. Gr. DM dist. Epiphyse	108,0	–	102,0	–	–	96,5	(105,5)

Tab. 76 Tibia.

chem Maße hervortreten. Im Gegensatz zum rezenten Material läßt die Cochlea tibiae in der Breite weiter aus. Der Malleolus medialis ist entsprechend dem Astragalus ebenfalls kräftig.

### 3.4.3.2. Fibula

Tab. 77; Abb. 19 (a), Abb. 20 (b); Taf. 57, 5-6

Zwei vollständige Fibulae adulter Tiere sowie zwei gleichaltrige Malleoli konnten geborgen werden. Das Capitulum fibulae stellt sich als medial abgeschrägte Verdickung des Schaftendes ohne deutliche Gelenkfacette dar. Bedingt durch die breite Distalepiphyse der Tibia vergrößert sich das Spatium interosseum cruris gegenüber dem rezenten Flußferd etwas. Der Malleolus fibularis ist in seiner distalen Hälfte mit einer Facies articularis ausgestattet, die etwa im rechten Winkel an eine variable Facette zur lateralen Ergänzung der Cochlea tibiae grenzt.

### 3.4.4. Tarsus

#### 3.4.4.1. Ossa tarsi

##### 3.4.4.1.1. Os tarsi tibiale (Tt)

Tab. 78, 79; Abb. 22 (a-d); Taf. 59, 1-3

Es liegen zehn Fundstücke, zumeist im adulten Stadium, vor. Der gedrungene Bau des Knochens ermöglicht eine im allgemeinen gute Erhaltungsfähigkeit (vgl. Faure 1981, 41). Der mediale Wulst der aus

	IQW 1979/15 119 ad. sin.	IQW 1980/17 181 ad. sin.	IQW 1982/19 544 ad. dex.	IQW 1980/15 158 ad. dex.
1. Gr. LG	348,0	–	330,0	–
2. Gr. BR prox. Ende	31,0	–	28,5	–
3. Kl. BR Diaphyse	13,0	–	14,0	–
4. Gr. BR dist. Ende	31,0	31,5	33,0	29,0
5. Gr. DM prox. Ende	26,5	–	28,0	–
6. Kl. DM Diaphyse	13,5	–	11,5	–
7. Gr. DM dist. Ende	70,0	69,0	69,0	71,0

Tab. 77 Fibula.

	IQW 1979/ 15 120 ad. sin.	IQW 1980/ 16 846 ad. sin.	IQW 1980/ 15 143 ad. sin.	IQW 1983/ 19 035 ad. sin.	IQW 1980/ 17 260 ad. sin.
1. LG (lateral)	133,0	135,5	125,5	124,0	–
2. LG (medial)	122,0	129,0	117,0	118,5	115,0
3. BR (prox.)	128,0	113,0	110,0	–	–
4. BR dist. Gelenkende	115,0	(117,0)	97,0	–	–
5. DM	–	–	85,0	–	82,0

Tab. 78 Os tarsi tibiale (Tt).

	IQW 1980/ 15 144 juv. sin.	IQW 1980/ 17 562 juv. dex.	IQW 1982/ 17 854 ad. dex.	IQW 1982/ 18 468 ad. dex.	IQW 1980/ 15 129 ad. dex.
1. LG (lateral)	–	(141,0)	121,0	–	125,0
2. LG (medial)	(103,0)	129,0	119,0	–	118,0
3. BR (prox.)	–	124,0	123,5	–	115,5
4. BR dist. Gelenkende	85,0	117,0	118,0	116,0	113,0
5. DM	–	–	96,0	–	83,0

Tab. 79 Os tarsi tibiale (Tt).

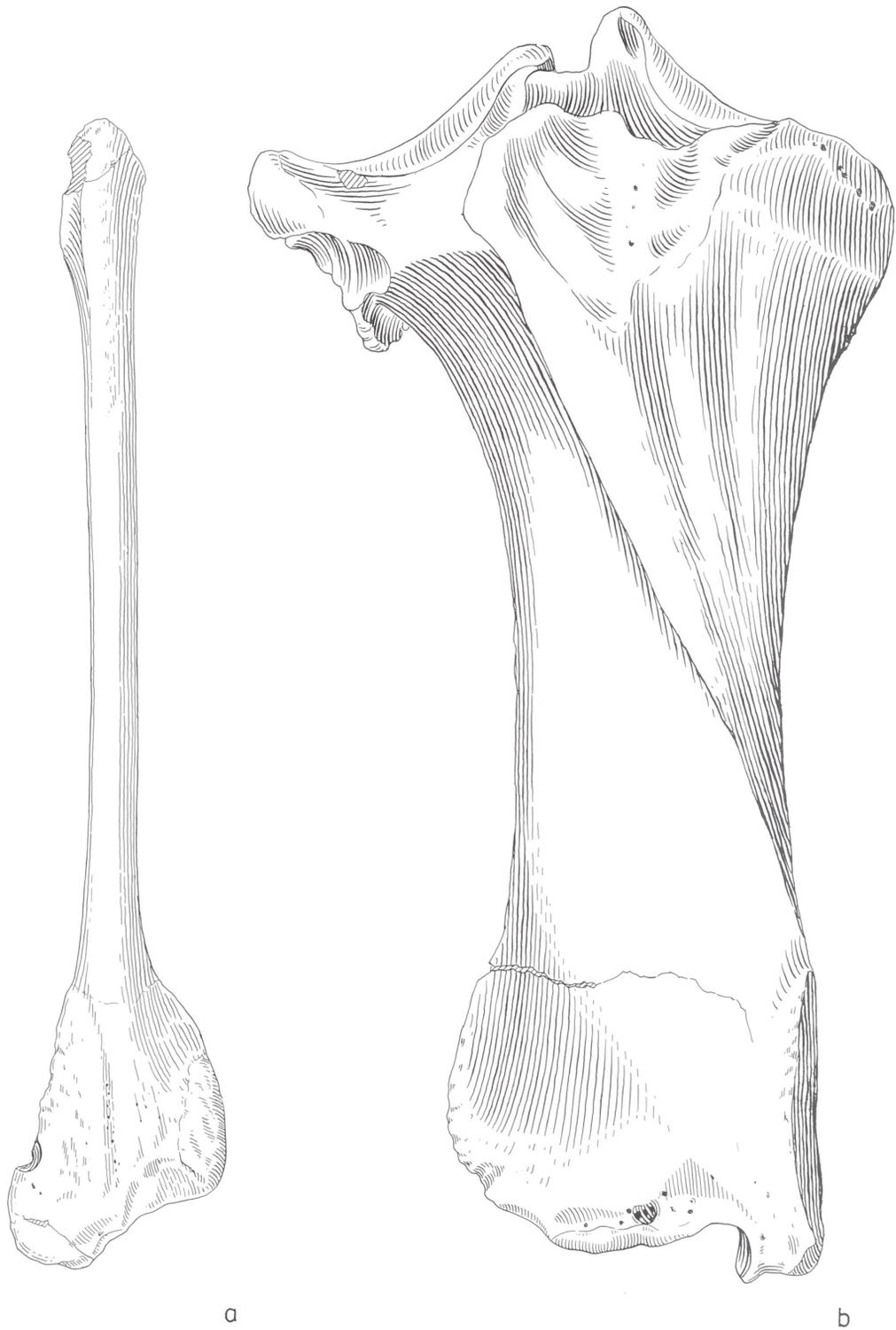


Abb. 19 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – a Fibula sin. IQW 1979/15 119 (Mei. 14 601), von lateral. –  
b Tibia dex. IQW 1980/15 124 (Mei. 14 606), von cranial. – M = ca. 1:2.



Abb. 20 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – a Tibia dex. IQW 1980/15 124 (Mei. 14 606), von caudal. –  
 b Fibula sin. IQW 1979/15 119 (Mei. 14 601), von medial. – M = ca. 1:2.

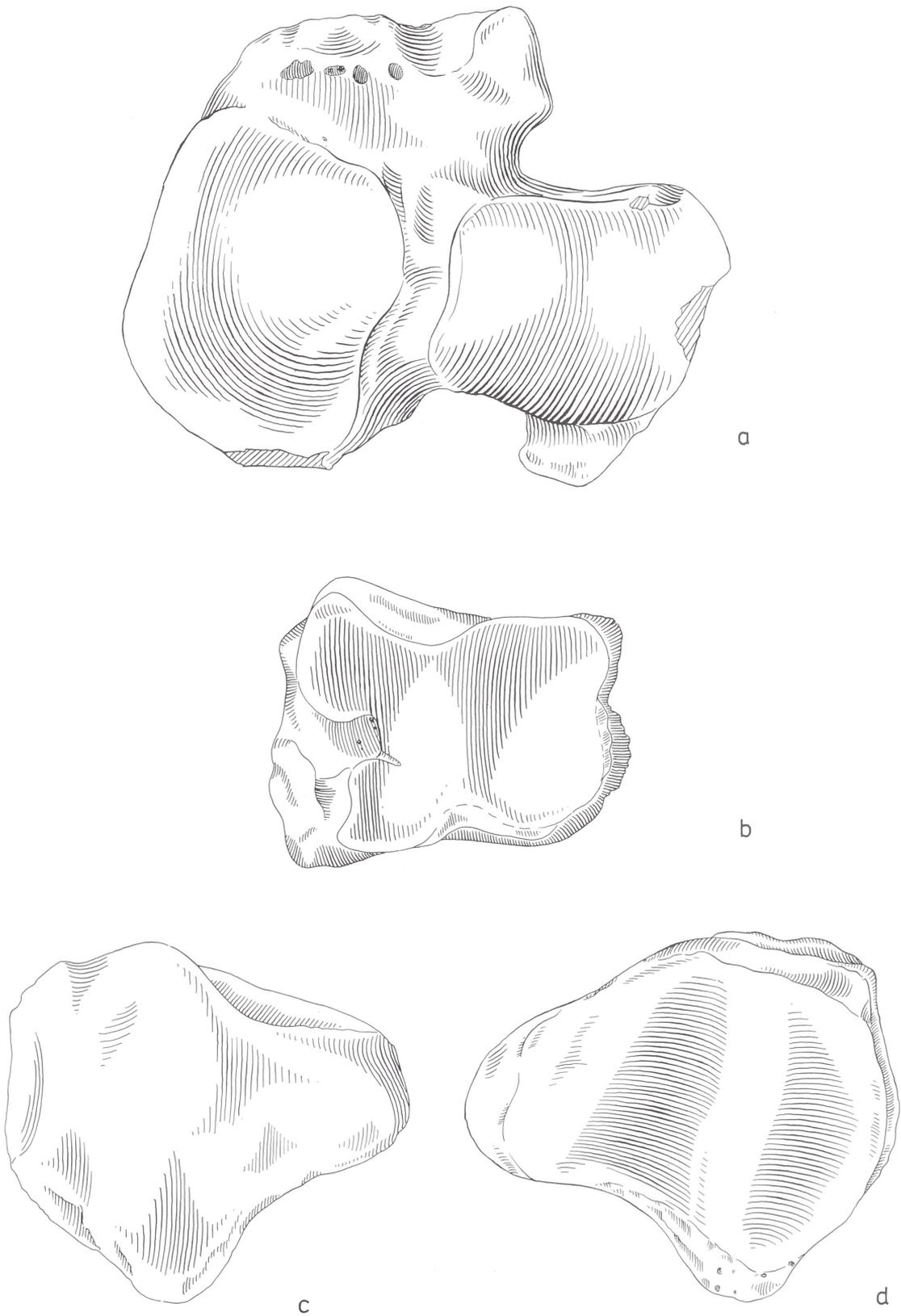


Abb. 21 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – a-b Tibia dex. IQW 1980/15 124 (Mei. 14 606), von proximal, distal.  
 c-d Patella dex. IQW 1979/15 116 (Mei. 14 598), von cranial, caudal. – M = ca. 1:2.

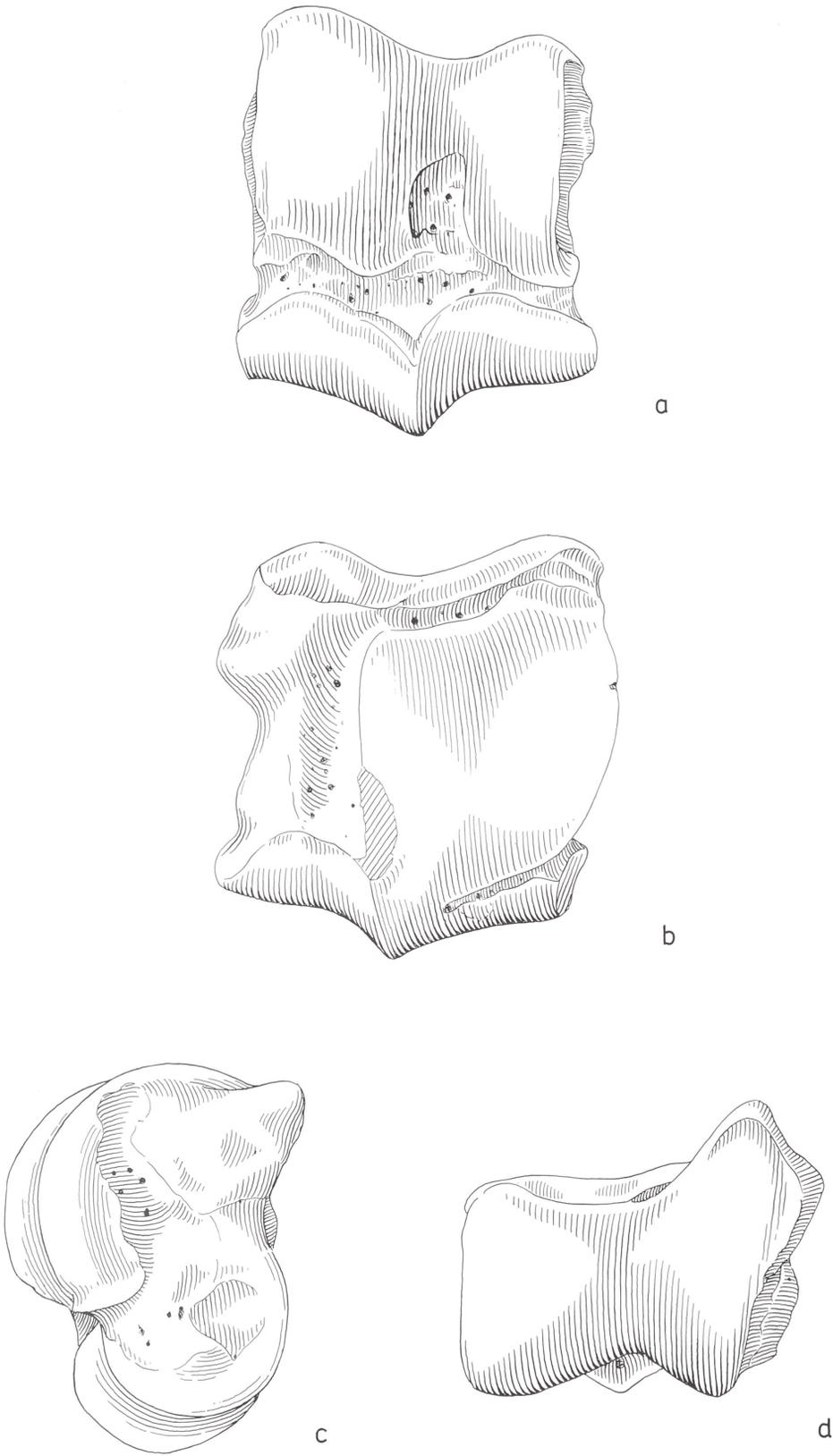


Abb. 22 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – a-d Os tarsi tibiale dex. IQW 1980/15 129 (Mei. 14 611), von cranial, caudal, medial, proximal. – M = ca. 1:2.

zwei parallelen Gelenkkämmen bestehenden Trochlea tali ist in der Norma frontalis niedriger und schmaler gebaut als der laterale. Auch setzt er sich proximal weiter in caudaler Richtung fort. Der laterale Rollkamm kann einen oder mehrere, allerdings nur schwach erkennbare, umlaufende Längsknicke in unterschiedlichen Positionen an seiner Gelenkfläche ausbilden (IQW 1979/15 120 (Mei. 14 602) und IQW 1980/15 129 (Mei. 14 611)). Das Tuberculum mediale tali ist schnabelartig spitz oder leicht abgerundet nach hinten gerichtet. Es variiert in seiner Größe. Die Astragali des rezenten Vergleichsskeletts weisen ebenfalls kräftige, allerdings stärker gerundete Tuberculi auf.

Die laterale Gelenkfläche für den Malleolus fibularis geht über eine Rundung direkt in die laterale Gelenkrolle der Trochlea über. Zur oberhalb der Knochenmitte leicht eingetieften Facette für die Verbindung mit dem Calcaneus existiert ebenfalls ein direkter Übergang.

Auf der Medialseite des Astragalus ist eine Rauigkeit vorhanden, die sich im Tuberculum mediale fortsetzt. Die mit dem Malleolus medialis der Tibia artikulierende Gelenkfläche des Astragalus zieht sich medianseitig des entsprechenden Rollkammes unterschiedlich weit nach caudal.

Die Drehachsen von Trochlea tali und Trochlea cubonavicularis liegen wie bei der rezenten Art (Boekschoten u. Sondaar 1966, 34) parallel zueinander. Die distale Trochlea besteht aus jeweils einer Facette für das Os tarsi centrale (Naviculare) und das Os tarsale quartum (Cuboideum), die sich in einem leicht medial geneigten spitzen Kamm treffen. Die mit dem T4 artikulierende Fläche reicht dabei etwas weiter nach distal hinab. Medial des Kammes weist die Gelenkfläche zum Tc eine recht scharfe Einknickung auf, ähnlich der des von Stromer (1914, 19) abgebildeten Astragalus von *Hex. hipponensis*. Allerdings weichen die vorliegenden Rollbeine im Gesamthabitus erheblich von letztgenanntem ab. Noch ausgeprägter ist die genannte Einknickung bei *Hex. liberiensis* entwickelt (Hooijer 1950, Taf. XX, Fig. 5-6).

#### 3.4.4.1.2. Os tarsi fibulare (Tf)

Tab. 80, 81; Abb. 23 (a-c); Taf. 58, 6-8

Von den bisher vorliegenden Fossilien, darunter drei juvenilen Fundstücken, sind nur zwei Exemplare vollständig erhalten. Zumeist ist der Tuber calcanei abgefressen (vgl. Abschn. 2.3.). Der sehr kräftig entwickelte Fersenbeinhöcker zeigt im Verhältnis zur Gesamtlänge des Knochens eine breitere Ausbildung als beim vorhandenen Rezentmaterial.

Proximal findet sich eine rollenartige Aushöhlung. Die Gelenkfläche des distalen Fortsatzes ist lateral stets breiter als medial. Sie kann dorsal spitz zulaufen (IQW 1980/15 126 (Mei. 14 608)), gerade begrenzt sein (IQW 1980/17 261 (Mei. 16 783)) oder in Form einer Facette nach proximal abbiegen (IQW 1980/15128 (Mei. 14 610)). Der Proc. coracoides variiert in seinen Dimensionen. Dabei ist keine Beziehung zur Größe der zuletzt beschriebenen Gelenkfläche erkennbar.

Die Distalseite des Proc. anterioris weist zwei Gelenkflächen auf, eine zur Artikulation mit der Lateral-facette der Trochlea cubonavicularis, die andere für das Os tarsale quartum. Beide Facetten treffen sich

	IQW 1984/ 20 218 juv. sin.	IQW 1980/ 15 127 ad. sin.	IQW 1980/ 16 669 ad. sin.	IQW 1980/ 15 126 ad. sin.	IQW 1980 17 261 ad. sin.
1. Gr. LG	–	262,5	258,0	–	–
2. LG Körper	–	195,0	–	–	–
3. BR Körper am Tuber	–	78,5	81,0	–	–
4. Gr. BR	55,0	101,0	126,0	113,0	111,0
5. Kl. BR	33,0	47,0	(43,0)	46,0	37,0
6. BR Processus anterior.	(17,0)	41,0	–	45,0	30,0
7. Prox. DM am Tuber	–	77,0	–	–	–
8. Gr. DM	–	92,5	100,5	96,5	89,0

Tab 80 Os tarsi fibulare (Tf).

	IQW 1980/ 15 128 ad. dex.	IQW 1984/ 19 641 ad. dex.	IQW 1980/17 441+ 1980/17 450 juv. dex.	IQW 1984/ 20 260 juv. dex.	IQW 1980/ 17 107 juv. dex.
1. Gr. LG	–	–	–	–	–
2. LG Körper	–	–	–	–	–
3. BR Körper am Tuber	–	–	–	–	–
4. Gr. BR	104,0	–	–	–	–
5. Kl. BR	42,0	42,5	42,0	34,0	38,0
6. BR Processus anterior.	34,0	–	–	–	–
7. Prox. DM am Tuber	–	–	–	–	–
8. Gr. DM	88,0	–	–	–	–

Tab. 81 Os tarsi fibulare (Tf).

in Winkeln von 98 - 128°. Dabei ist die Fläche für das T4 etwa doppelt so lang wie breit. Proximal endet sie in einer Rundung. Am rezenten Vergleichsskelett erweist sich die genannte Fläche als schmaler.

### 3.4.4.1.3. Os tarsi centrale (Tc)

Tab. 82, Abb. 24 (a-c); Taf. 59, 4-7

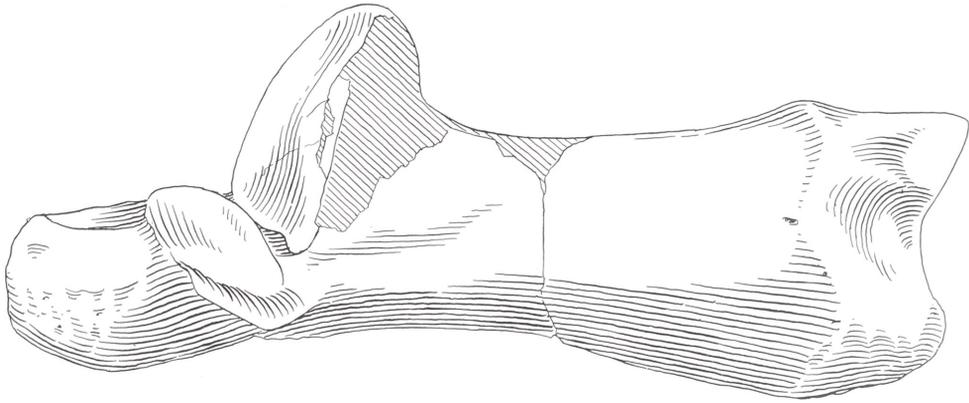
Die sieben gut erhaltenen Funde sind mit einer Ausnahme adulten Individuen zuzuordnen. Ihr konkaves Proximalgelenk zieht sich caudal weiter nach oben hinauf als cranial. Entsprechend dem bereits beschriebenen Knick auf der Trochlea cubonavicular des Astragalus (vgl. Abschn. 3.4.4.1.1.) biegt die proximale Gelenkfläche des Tc im seitlichen Drittel nach unten ab. Der Knick endet cranial in einer spitzen (IQW 1980/17 265 (Mei. 16 787)) bis gerundeten (IQW 1982/17 803 (Mei. 17 323)) Erhebung der Gelenkflächenbegrenzung. Cranial setzt sich das Proximalgelenk mit einer schmalen, schräg nach vorn abfallenden Facette fort, die bei spitzer Winkelstellung von Fuß und Unterschenkel die distale Begrenzung des medialen Rollkamms am Astragalus berührt. Dies ist bei einer Gangart mit großer Schrittweite der Fall. Ähnliche Facetten zeigen die entsprechenden Knochen des rezenten Vergleichsskeletts nicht, allerdings ist zu beachten, daß es sich dabei um ein Zootier mit eingeschränkter Bewegungsmöglichkeit handelt.

Lateral besitzt das Tc eine Verbindung zum Os tarsale quartum. Dazu kann von der proximalen und distalen Gelenkfläche je eine Facette nach lateral abbiegen. Hinten findet sich eine weitere Gelenkfläche zur Artikulation mit dem T4. Sie kann direkt oder über eine Zwischenfacette mit dem proximalen Gelenk in Verbindung stehen. Bei IQW 1980/17 147 (Mei. 16 668) fehlt die genannte Fläche.

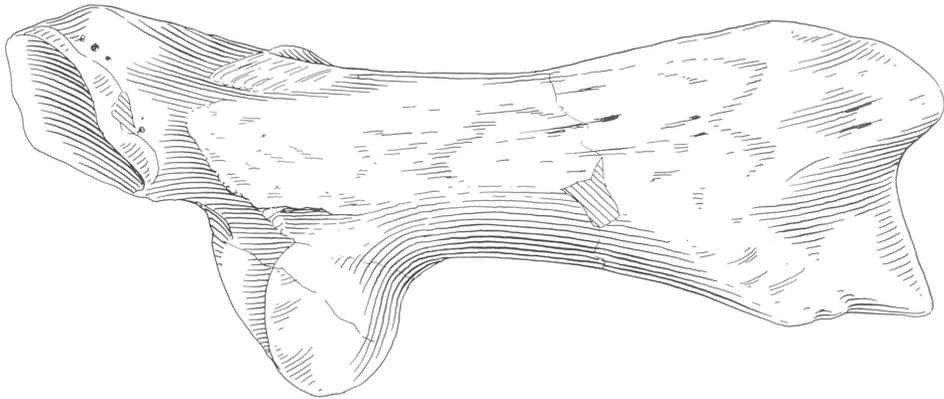
Die distalen Gelenke des Tc gestalten sich recht variabel. Cranial liegt die nahezu ebene Facette für das T3, es folgt die ebenfalls flache oder leicht nach oben eingesenkte Fläche für das T2 und ein nach unten gewölbtes T1-Gelenk. Letztere können ohne Kante ineinander übergehen. Cranial, medial und caudal weist die Kompakta des Tc Rauigkeiten auf, die sich mit zunehmendem Individualalter verstärken.

	IQW 1981/ 17 764 ad. sin.	IQW 1980/ 15 153 ad. sin.	IQW 1980/ 17 265 ad. sin.	IQW 1980/ 17 147 ad. sin.	IQW 1982/ 17 984 juv. sin.	IQW 1982/ 17 883 juv. dex.	IQW 1980/ 15 193 ad. dex.
1. Gr. LG (H)	50,5	50,5	45,0	49,5	41,0	55,0	52,5
2. Gr. BR	72,0	62,0	–	59,5	55,0	67,0	–
3. Gr. BR prox. Gelenkfl.	72,5	62,5	–	60,0	56,5	68,0	68,0
4. Gr. BR dist. Gelenkfl.	62,5	53,0	–	54,0	48,5	61,0	59,5
5. Gr. DM	95,5	85,0	84,0	81,0	73,5	89,0	85,0
6. Gr. DM prox. Gelenkfl.	(65,0)	(55,0)	–	(55,0)	(51,5)	(65,5)	55,0
7. Gr. DM dist. Gelenkfl.	90,0	83,0	77,0	(72,5)	(73,0)	86,0	84,5

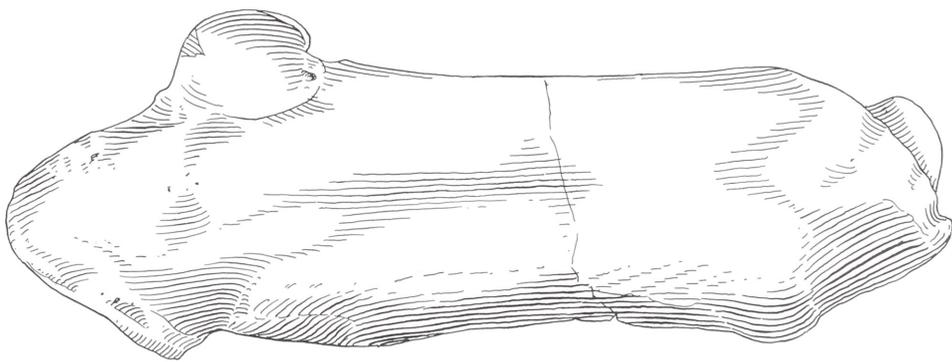
Tab. 82 Os tarsi centrale (Tc).



a



b



c

Abb. 23 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – a-c Os tarsi fibulare sin. IQW 1980/15 127 (Mei. 14 609), von proximal, distal, lateral. – M = ca. 1:2.

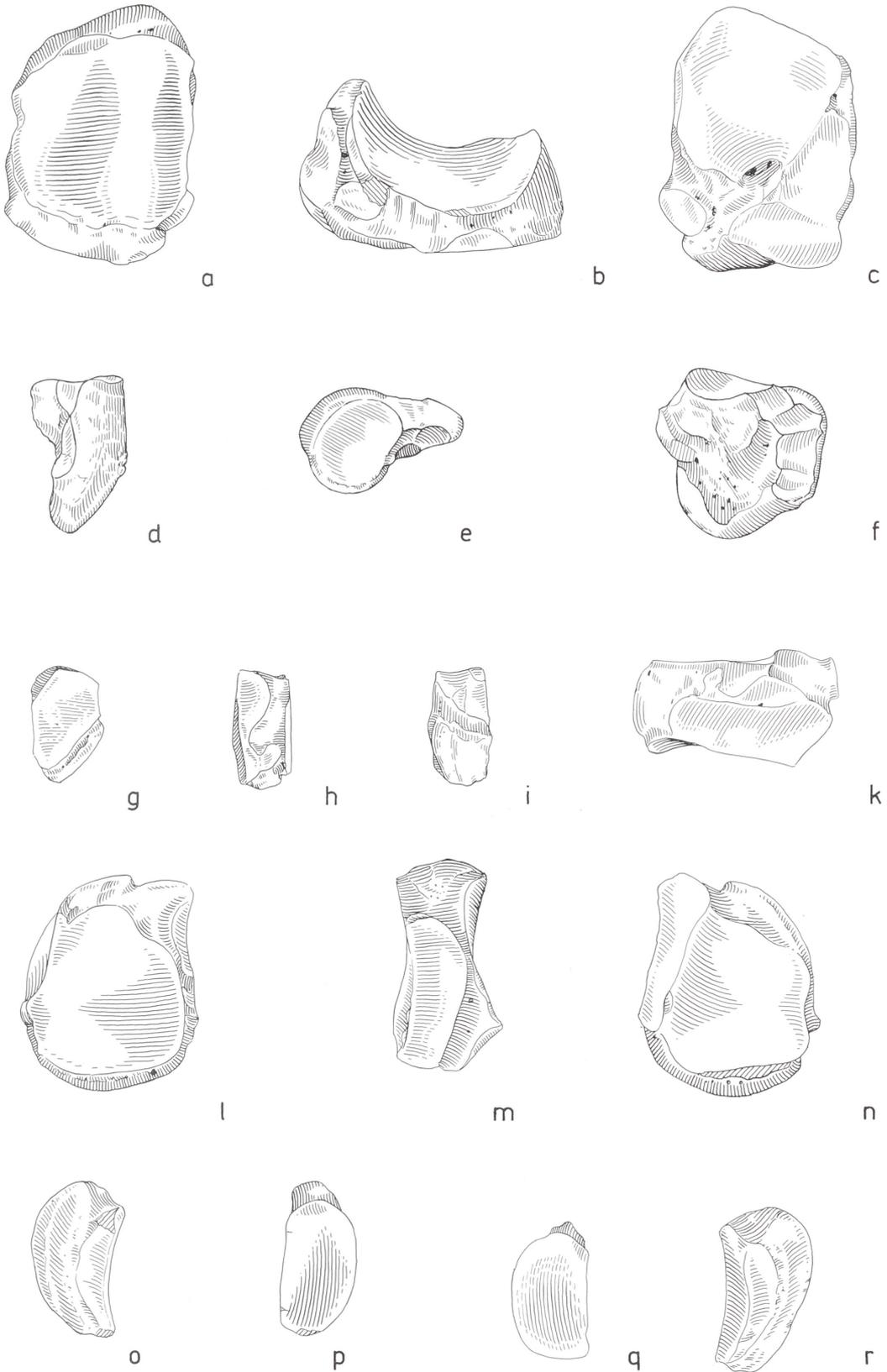


Abb. 24 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – a-c Os tarsi centrale dex. IQW 1980/15 193 (Mei. 14 675), von proximal, lateral, distal. – d-f Os tarsale primum dex. IQW 1980/15 180 (Mei. 14 662), von cranial, proximal, lateral. – g-i Os tarsale secundum dex. IQW 1980/15 178 (Mei. 14 660), von proximal, medial, lateral. – k-n Os tarsale tertium dex. IQW 1980/15 673 (Mei. 15 185), von medial, proximal, lateral, distal. – o-p Os sesamoides (4) dex. (ped.) IQW 1980/15 188 (Mei. 14 670), von lateral, cranial. – q-r Os sesamoides (4) dex. (ped.) IQW 1980/15 187 (Mei. 14 669), von cranial, medial. – M = ca. 1:2.

### 3.4.4.2. Ossa tarsalia

#### 3.4.4.2.1. Os tarsale primum (T1)

Tab. 83; Abb. 24 (d-f); Taf. 59, 8-9

Drei Reste adulter Tiere sind vorhanden. Die proximal eingetiefte Gelenkfläche zur Verbindung mit dem Tc kann sich nahezu über die gesamte Breite des Knochens erstrecken (IQW 1980/15 141 (Mei. 14 623)) oder lateral bei bereits zwei Dritteln der Gesamthöhe enden (IQW 1980/15 180 (Mei. 14 662)). Cranial trägt das T1 übereinander angeordnet je eine Facette für den Anschluß von T2 und Mt2. Beide Flächen trennt eine stumpfe Kante. Unterhalb des Proximalgelenks ist eine laterale Tuberositas in variierender Stärke ausgebildet.

#### 3.4.4.2.2. Os tarsale secundum (T2)

Tab. 84; Abb. 24 (g-i); Taf. 59, 10-12

Die fünf in ihrer Form sehr variablen Fundstücke sind adulten Tieren zuzuordnen. Sie zeigen wiederum einen guten Erhaltungszustand. Ein flaches Proximalgelenk überspannt nahezu den gesamten Durchmesser des Knochens. Zur Verbindung mit dem T3 biegt vom distalen Gelenk zumeist eine in zwei Loben zerfallende Facette auf. IQW 1980/15 841 (Mei. 15 352) besitzt im cranialen Abschnitt der Lateralseite eine vom Proximalgelenk abbiegende Facette sowie im caudalen Bereich eine weitere, die von distal aufgebogen ist.

Medial findet sich am Os tarsale secundum vorn eine abgeflachte Tuberositas, die an der cranialen Knochenkante endet. Von dieser durch eine Rinne getrennt liegt dahinter eine sich bis auf die Caudalseite des Knochens fortsetzende Facette zur Artikulation mit dem T1. Die nahezu ebene, distale Gelenkfläche überdeckt mindestens zwei Drittel des Knochendurchmessers.

	IQW 1980/ 15 141 ad. sin.	IQW 1980/ 17 269 ad. sin.	IQW 1980/ 15 180 ad. dex.
1. Gr. LG	52,5	–	51,0
2. Gr. BR	56,6	–	53,5
3. BR prox. Gelenkfl.	46,0	–	29,0
4. DM prox. Gelenkfl.	32,5	19,5	27,0

Tab. 83 Os tarsale primum (T1).

	IQW 1980/ 15 423 ad. sin.	IQW 1982/ 18 131 ad. sin.	IQW 1980/ 15 841 ad. sin.	IQW 1980/ 17 268 ad. sin.	IQW 1980/ 15 178 ad. dex.
1. Gr. LG (H)	18,0	19,0	19,0	(15,5)	19,0
2. Gr. BR	30,0	26,5	26,5	24,0	26,5
3. Gr. BR prox. Gelenkfl.	30,0	24,0	20,5	–	–
4. Gr. BR dist. Gelenkfl.	22,0	20,0	15,0	–	16,5
5. Gr. DM	42,5	41,0	36,5	(35,0)	36,5
6. Gr. DM prox. Gelenkfl.	38,0	32,5	30,0	–	32,0
7. Gr. DM dist. Gelenkfl.	41,5	36,5	20,0	–	34,0

Tab. 84 Os tarsale secundum (T2).

### 3.4.4.2.3. Os tarsale tertium (T3)

Tab. 85; Abb. 24 (k-n); Taf. 59, 13-16

Es konnten sechs Einzelstücke im adulten Stadium geborgen werden. Ihr nahezu ebenes Proximalgelenk ist lateral mittels einer Kante von der mit dem T4 artikulierenden Fläche getrennt. Diese biegt caudal nach innen um. Ihr Umriß variiert. Zumeist erreicht die Facette ihre größte Höhe im hinteren Drittel. Medialseitig des T3 treffen sich die vom Distalgelenk ausgehende Fläche für das Mt2 und die Facette zum Kontakt mit dem T2 in Winkeln von 102-120°. Letztgenannte Gelenkfacette kann das Proximalgelenk berühren. Die Fläche für das Mt2 verbreitert sich nach hinten. Zwischen den caudalen Endigungen der medialen und lateralen Gelenke liegt eine unterschiedlich stark entwickelte Einbuchtung. Die distale Gelenkfläche ist durch eine nahezu gerade Knickung von der Mt2-Facette getrennt.

### 3.4.4.2.4. Os tarsale quartum (T4)

Tab. 86; Abb. 25 (a-d); Taf. 59, 17-20

Drei vollständige sowie zwei proximal beschädigte Fundstücke meist adulten Alters liegen vor. Die proximale Gelenkfläche für die Trochlea cubonavicularis des Astragalus senkt sich tief ein. Caudalseitig richtet sie sich in sehr unterschiedlichem Maße nach oben auf, wie es Hooijer (1950, 107) auch an der rezenten Art beobachtete. Die cranial abfallende Lateralfacette des Proximalgelenks ist auf etwa drei Vierteln ihrer Gesamtlänge durch eine stumpfe Kante mit der medianen Facette verbunden. Cranial teilt sich erstere lappenartig ab.

Im vorderen Distalbereich des T4 ist eine Gelenkfläche für das Mt4 aufgesetzt. Sie kann über einen scharfen Absatz oder eine flache Welle in die entsprechende Fläche des Mt5 übergehen. Eine distale Hakenbildung zeigt sich lateral stumpf und kräftig, medial dagegen scharf und graziler.

	IQW 1981/ 17 760 ad. sin.	IQW 1980/ 15 147 ad. sin.	IQW 1980/ 17 267 ad. sin.	IQW 1980/ 17 193 ad. dex.	IQW 1980/ 15 191 ad. dex.	IQW 1984/ 19 996 ad. dex.
1. Gr. LG (H)	37,0	37,0	–	42,0	38,0	36,0
2. Gr. BR	62,5	57,0	47,0	56,0	56,0	60,0
3. Gr. BR prox. Gelenkfl.	54,0	47,0	(42,0)	51,0	49,0	44,0
4. Gr. BR dist. Gelenkfl.	47,0	42,0	40,0	48,0	46,5	40,5
5. Gr. DM	74,5	71,0	66,5	73,5	71,0	64,0
6. Gr. DM prox. Gelenkfl.	54,0	(50,0)	–	55,5	52,0	61,0
7. Gr. DM dist. Gelenkfl.	52,0	51,0	(47,0)	51,0	(50,0)	(45,0)

Tab. 85 Os tarsale tertium (T3).

	IQW 1980/ 15 172 ad. sin.	IQW 1980/ 16 842 ad. sin.	IQW 1980/ 17 258 ad. sin.	IQW 1982/ 17 864 juv. dex.	IQW 1981/ 17 759 ad. dex.
1. Gr. LG (H)	88,5	–	–	(72,0)	91,5
2. Gr. BR	100,5	100,0	96,0	99,0	99,0
3. Gr. BR prox. Gelenkfl.	85,0	87,0	80,0	88,0	82,5
4. Gr. BR dist. Gelenkfl.	101,5	86,0	–	–	85,0
5. Gr. DM	99,5	100,0	–	99,5	89,0
6. Gr. DM prox. Gelenkfl.	(71,0)	–	–	(69,0)	58,5
7. Gr. DM dist. Gelenkfl.	85,0	92,0	–	–	62,0

Tab. 86 Os tarsale quartum (T4).

An der Medianseite des T4 sind im Normalfall vier Facetten vorzufinden (vgl. Hooijer 1950, Taf. XXI). Vom Proximalgelenk getrennt fällt hinten eine ovale Fläche für das Tc cranio-medial ab. Sie erstreckt sich am vorhandenen Material caudal gleich weit bis max. 11 mm weiter als die darunter liegende Facette für das T3. Von letztgenannter Fläche biegt im vorderen Abschnitt eine kleine Facette für das Tc ab, die sich mit einer vom Proximalgelenk kommenden Facette vereinigen kann. Ebenso können beide Flächen getrennt vorliegen (IQW 1980/15 172 (Mei. 14 654)). Bei IQW 1982/17 864 (Mei. 17 384) fehlt die obere vollständig.

In Abhängigkeit vom Individualalter zeigt die craniale Knochenoberfläche eine mäßig stark entwickelte Rugosität. Caudal ist eine stärkere Reliefierung entwickelt.

### 3.4.5. Metatarsus

#### 3.4.5.1. Os metatarsale secundum (Mt2)

Tab. 87; Abb. 26 (a-e); Taf. 60, 1-6

Es wurden sechs vollständige und zumeist gut erhaltene zweite Metatarsalknochen sowie ein proximales Bruchstück gefunden. Die Facetten des Proximalteiles variieren in ihrem gegenseitigen Verhältnis beträchtlich. Zumeist findet der kräftig gebaute Knochen seinen proximalen Abschluß in den Gelenken für T2 und T3. Diese begegnen sich in Winkeln von 130-150°. Bei IQW 1980/17 393 (Mei. 16 915) ist die mit dem T3 artikulierende Facette gegenüber der lateral benachbarten allerdings nur etwas abgesenkt. Die Position der zur Medianebene nahezu parallel verlaufenden Schnittkante variiert, so daß jede der beiden genannten Flächen in der Breite dominieren kann. Gleiches gilt wegen des medial abgerundeten Knochenquerschnittes für den Durchmesser.

In der caudalen Hälfte der Lateralseite zieht sich eine kleine Facette zur Aufnahme des Mt3 herab. Im hinteren Bereich der Medialseite des Mt2 zeichnet sich eine konvexe Fläche für das T1 in unterschiedlicher Stärke ab.

Die Diaphyse verbreitert sich distal rasch, um in einer etwas lateralvergente Trochlea zu enden. Ein unterhalb der proximalen Epiphyse angesetzter Grat verliert sich etwa auf halber Knochenhöhe.

#### 3.4.5.2. Os metatarsale tertium (Mt3)

Tab. 88; Abb. 25 (e-i); Taf. 60, 7-11

Vier zum Teil beschädigte Mt3 adulter Tiere sowie ein juveniles Fundstück wurden bestimmt. Ihr Proximalgelenk senkt sich cranio-caudal sattelartig leicht ein. Medial biegt mit einem Winkel von 120-130° die Facette zur Aufnahme des Mt2 nach distal ab. Sie kann bis zu zwei Dritteln des Durchmessers der proximalen Gelenkfläche überdecken.

	IQW 1981/ 17 761 ad. sin.	IQW 1980/ 15 156 ad. sin.	IQW 1982/ 18 087 ad. sin.	IQW 1980/ 17 259 ad. sin.	IQW 1980/ 17 393 ad. dex.	IQW 1980/ 15 195 ad. dex.	IQW 1984/ 19 998 ad. dex.
1. Gr. LG	114,0	107,5	—	—	—	103,5	99,0
2. BR prox. Gelenkfl.	35,5	36,0	—	—	34,5	34,0	32,0
3. BR prox. Epiphyse	38,5	38,0	—	—	38,0	37,0	34,5
4. Kl. BR Diaphyse	34,5	34,0	—	32,0	—	33,5	34,0
5. BR dist. Epiphyse	51,0	47,5	—	46,0	—	47,0	46,5
6. BR dist. Gelenkfl.	50,5	46,5	—	44,0	—	—	47,0
7. DM prox. Gelenkfl.	49,0	48,0	—	—	48,5	49,0	40,5
8. DM prox. Epiphyse	52,0	51,0	—	—	50,0	54,0	47,5
9. Kl. DM Diaphyse	33,5	30,0	32,0	26,5	—	30,0	29,0
10. Kl. DM dist. Epiphyse	47,5	44,0	—	40,5	—	43,0	42,0
11. DM dist. Gelenkfl.	45,0	43,0	—	—	—	41,5	43,0

Tab. 87 Os metatarsale secundum (Mt2).

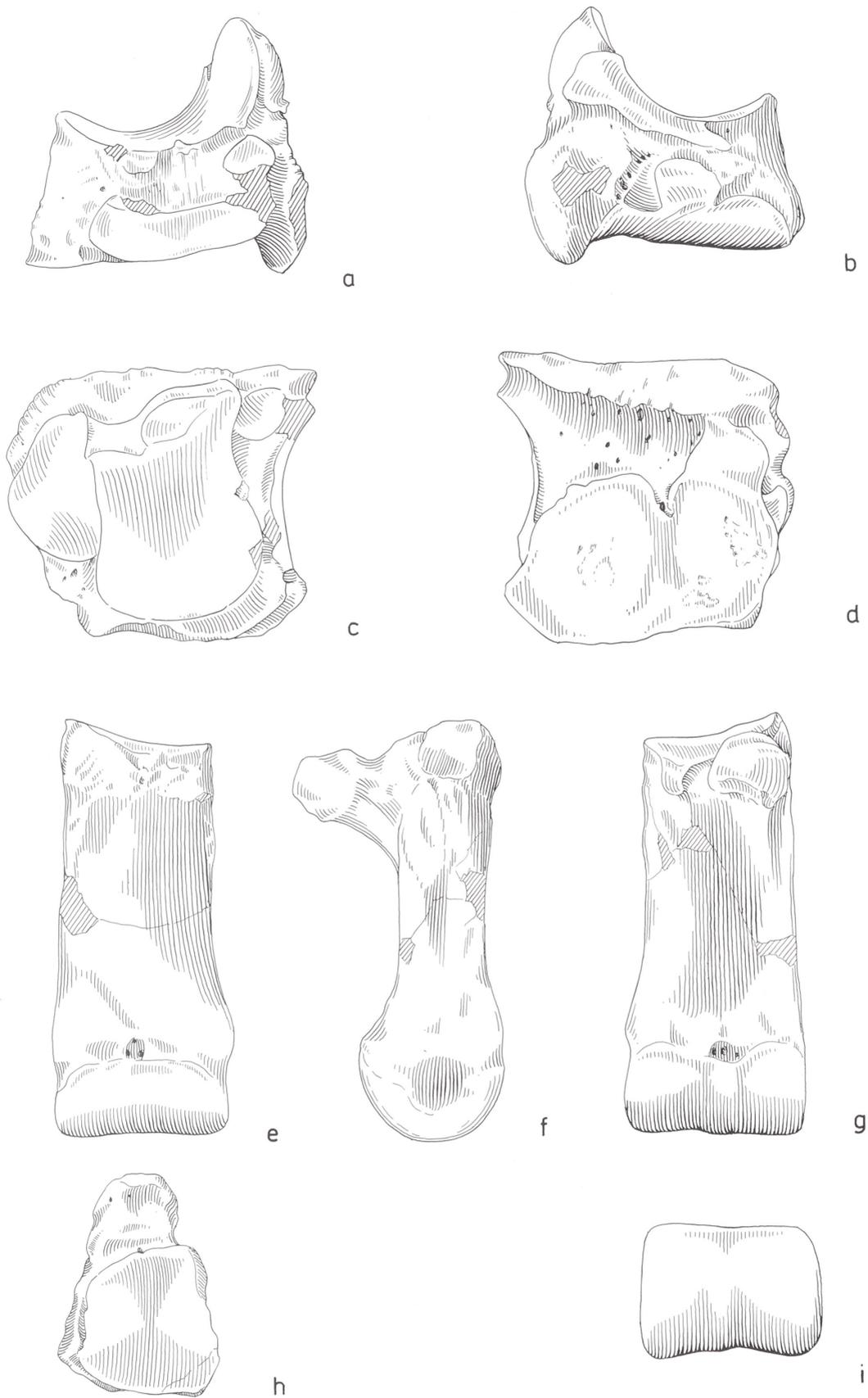


Abb. 25 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – a-d Os tarsale quartum dex. IQW 1981/17 759 (Mei. 17 280), von medial, lateral, proximal, distal. – e-i Os metatarsale tertium dex. IQW 1980/15 137 (Mei. 14 619), von cranial, lateral, caudal, proximal, distal. – M = ca. 1:2.

Nach Boekschoten u. Sondaar (1966, 35) besteht der Kontakt zwischen Mt3 und Mt4 beim rezenten *Hip. amphibius* über zwei klar voneinander getrennte Gelenkfacetten. Dies ist am vorliegenden Material lediglich bei IQW 1982/17 884 (Mei. 17 404) zu beobachten. Hier findet sich am lateralen Ansatz des Caudalfortsatzes eine kleine Facette. Eine weitere, distal spitz oder abgerundet zulaufende Fläche ist, wie bei allen anderen Fundstücken, im vorderen Lateralbereich ausgebildet. Sie kann das Proximalgelenk berühren, ist aber meist deutlich von ihm getrennt.

Die breite Trochlea weist distal und caudal einen Verticillus auf. In Höhe der distalen Bandhöcker kann sie der kräftige Knochenschaft an Breite übertreffen.

### 3.4.5.3. Os metatarsale quartum (Mt4)

Tab. 89; Abb. 26 (f-k); Taf. 60, 12-16

Es liegen die Mt4 dreier adulter und eines juvenilen Individuums vor. Die proximale Gelenkfläche ist nur sehr schwach eingesenkt. Ihr hinterer Rand besitzt eine mehr oder weniger deutlich ausgebildete medio-caudale Einschnürung. Der nahezu horizontal gerichtete Caudalfortsatz variiert in seiner Form beträchtlich.

	IQW 1981/ 17 767 ad. sin.	IQW 1980/ 15 149 ad. sin.	IQW 1980/ 17 257 ad. sin.	IQW 1982/ 17 884 juv. dex.	IQW 1980/ 15 137 ad. dex.
1. Gr. LG	152,0	146,5	–	–	136,5
2. BR prox. Gelenkfl.	48,0	–	–	43,0	44,0
3. BR prox. Epiphyse	56,0	54,0	–	54,0	51,0
4. Kl. BR Diaphyse	50,0	50,0	46,5	–	50,0
5. BR dist. Epiphyse	65,0	63,5	60,0	–	61,0
6. BR dist. Gelenkfl.	60,0	–	63,5	–	59,0
7. DM prox. Gelenkfl.	53,0	–	–	51,5	47,5
8. DM prox. Epiphyse	77,5	–	–	77,5	71,0
9. Kl. DM Diaphyse	32,5	31,5	27,5	–	28,0
10. DM dist. Epiphyse	56,0	–	45,5	–	47,5
11. DM dist. Gelenkfl.	51,0	–	45,5	–	47,0

Tab. 88 Os metatarsale tertium (Mt3).

	IQW 1980/ 15 166 ad. sin.	IQW 1980/ 17 262 ad. sin.	IQW 1980/ 16 518 ad. dex.	IQW 1982/ 17 924 ad. dex.
1. Gr. LG	156,0	134,5	134,0	–
2. BR prox. Gelenkfl.	62,5	53,5	54,5	49,0
3. BR prox. Epiphyse	62,5	55,0	55,5	50,5
4. Kl. BR Diaphyse	49,5	–	49,0	–
5. BR dist. Epiphyse	64,5	58,5	59,0	–
6. BR dist. Gelenkfl.	60,0	53,5	57,0	–
7. DM prox. Gelenkfl.	52,0	–	50,0	44,5
8. DM prox. Epiphyse	–	–	79,0	–
9. Kl. DM Diaphyse	33,0	–	31,0	27,0
10. DM dist. Epiphyse	57,0	48,5	51,5	–
11. DM dist. Gelenkfl.	55,5	48,5	51,5	–

Tab. 89 Os metatarsale quartum (Mt4).

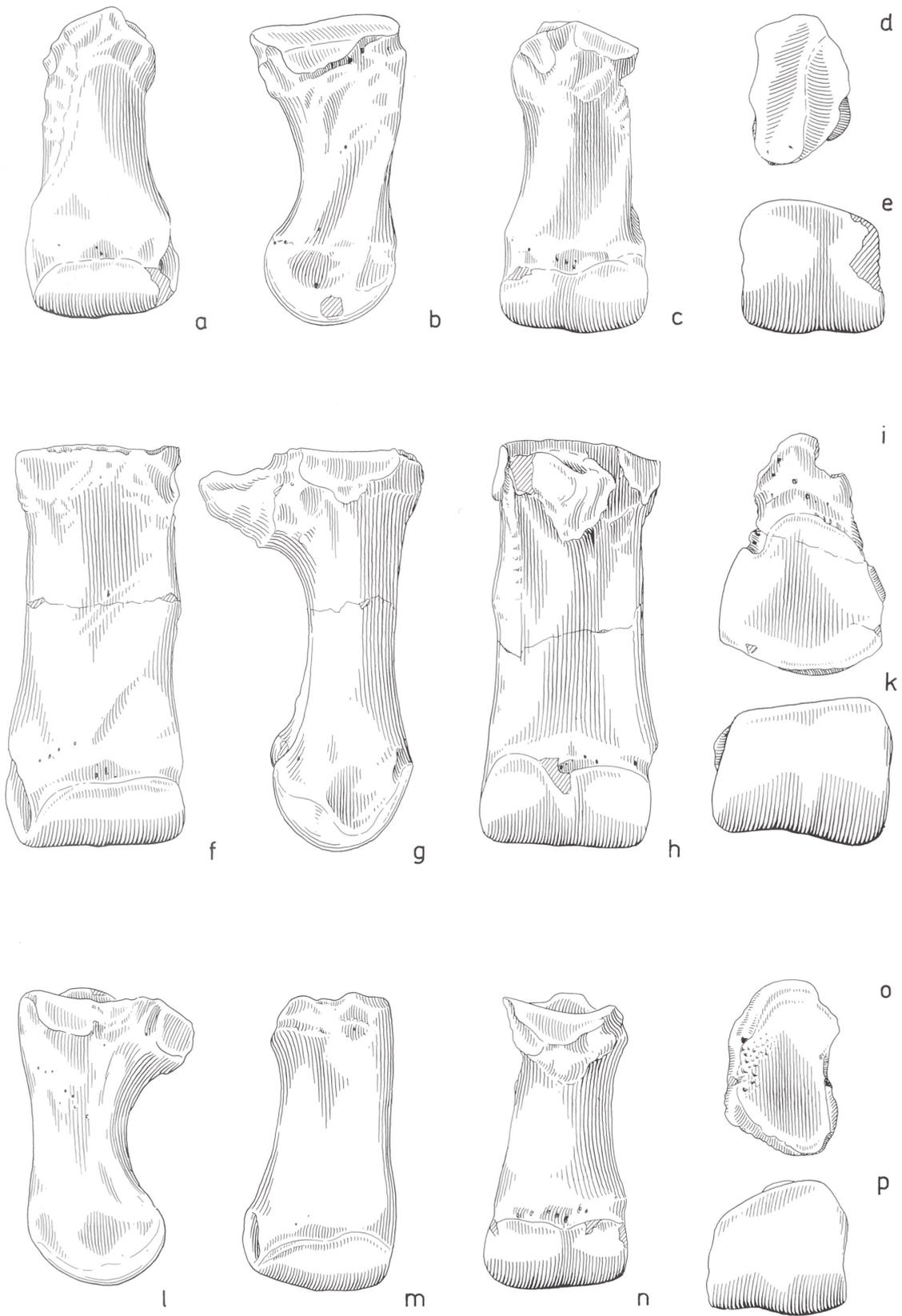


Abb. 26 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – a-e Os metatarsale secundum dex. IQW 1980/15 195 (Mei. 14 677), von cranial, lateral, caudal, proximal, distal. – f-k Os metatarsale quartum dex. IQW 1980/16 518 (Mei. 16 039), von cranial, lateral, caudal, proximal, distal. – l-p Os metatarsale quintum dex. IQW 1980/15 176 (Mei. 14 658), von medial, cranial, caudal, proximal, distal. – M = ca. 1:2.

Medialseitig ist im Gegensatz zum rezenten *Hip. amphibius* (Boekschoten u. Sondaar 1966, 35; Faure 1980, 46) nur eine Gelenkfläche angelegt. Sie gestaltet sich konkav und berührt das Proximalgelenk in einer Kante. Ihr Umriß variiert. Lateral knickt die Proximalfläche mit einem Winkel von ca. 90° in eine distal halbrund begrenzte Artikulation für das Mt5 ab.

Die kräftig gestaltete Diaphyse läuft in eine breite Trochlea mit caudal sichtbarem Verticillus aus. Ein distaler Bandhöcker kann die Gelenkrolle überragen.

#### 3.4.5.4. Os metatarsale quintum (Mt5)

Tab. 90; Abb. 26 (l-p); Taf. 61, 1-6

Im Fundmaterial sind drei gut erhaltene Mt5 adulter Tiere enthalten. Das cranio-lateral gestreckte Proximalgelenk zeigt im mittleren bis vorderen Lateralbereich eine leichte Aufbiegung. Auf dem Caudalfortsatz sinkt die Fläche nach latero-caudal ab. Medialseitig existiert als Abknickung der Proximalfacette eine in der Länge sehr variable Artikulation für das Mt4. Die Flächen treffen in Winkeln von 90-145° aufeinander.

Die Diaphyse verbreitert sich nach distal rasch. Dabei überragen die Bandhöcker die medialvergente Trochlea nicht.

#### 3.4.6. Ossa digiti pedis

##### 3.4.6.1. Phalanx prima

##### 3.4.6.1.1. Phalanx prima digitorum 2 (PhI (2))

Tab. 91

Das einzig vorhandene Fundstück ist vollständig erhalten. Seine proximale Gelenkfläche ist ungeteilt. Sie biegt am medialen Caudalrand etwas nach außen um. Insgesamt erscheint der Knochen gedrungener als entsprechendes Rezentmaterial. Medial der distalen Epiphyse zeigt sich ein kräftiger Bandhöcker, der die distale Gelenkfläche überragt.

##### 3.4.6.1.2. Phalanx prima digitorum 3 (PhI (3))

Tab. 92; Abb. 27 (a-c)

Ein distal leicht beschädigter Knochen ist vorhanden. Sein konkaves Proximalgelenk wird mittels eines Einschnittes caudal in zwei Loben geteilt. Der laterale Bandhöcker des Distalbereiches liegt etwas höher als der mediale.

	IQW 1980/ 15 167 ad. sin.	IQW 1980/ 17 263 ad. sin.	IQW 1980/ 15 176 ad. dex.
1. Gr. BR	108,0	99,0	100,5
2. BR prox. Gelenkfl.	38,0	34,5	35,0
3. BR prox. Epiphyse	42,5	35,0	38,5
4. Kl. BR Diaphyse	36,5	34,0	35,5
5. BR dist. Epiphyse	53,5	44,5	45,0
6. BR dist. Gelenkfl.	50,0	43,0	46,0
7. DM prox. Gelenkfl.	63,0	51,5	56,0
8. DM prox. Epiphyse	66,0	53,5	59,0
9. Kl. DM Diaphyse	33,0	27,5	27,5
10. DM dist. Epiphyse	54,5	45,5	40,5
11. DM dist. Gelenkfl.	51,5	44,0	44,5

Tab. 90 Os metatarsale quintum (Mt5).

### 3.4.6.1.3. Phalanx prima digitorum 4 (PhI (4))

Tab. 93; Abb. 27 (d-f)

Die vierte Grundphalange kann lediglich durch ein proximales Bruchstück belegt werden. Erkennbar sind die sehr breite Ausbildung des Knochens sowie eine Einschnürung am caudalen Gelenkflächenrand.

### 3.4.6.1.4. Phalanx prima digitorum 5 (PhI (5))

Tab. 94; Abb. 27 (g-i)

Es liegt nur ein proximales Bruchstück vor, das die kräftige Entwicklung auch dieser Grundphalange zeigt.

### 3.4.6.2. Phalanx secunda

#### 3.4.6.2.1 Phalanx secunda digitorum 3 (PhII (3))

Tab. 95; Abb. 27 (k-n)

Das Kronbein des dritten Strahls wird durch einen gut erhaltenen Fund repräsentiert. Sein proximales Gelenk gliedert sich mittels einer Crista in zwei Teilflächen. Dabei besitzt die laterale Facette einen höheren Durchmesser. Der Winkel der proximalen Gelenkfläche (Houtekamer u. Sondaar 1979a, 428) kann mit 68° angegeben werden. Lateral oberhalb des in gleicher Richtung vergenteten Distalgelenkes existiert ein kräftiger Bandhöcker.

	IQW 1984/20 263 ad. dex.
1. Gr. LG	65,5
2. BR prox. Gelenkfl.	43,0
3. BR prox. Epiphyse	47,0
4. Kl. BR Diaphyse	36,0
5. BR dist. Epiphyse	39,0
6. BR dist. Gelenkfl.	39,0
7. DM prox. Gelenkfl.	37,0
8. DM prox. Epiphyse	43,0
9. Kl. DM Diaphyse	29,0
10. DM dist. Epiphyse	30,0
11. DM dist. Gelenkfl.	30,0

Tab. 91 Ossa digiti pedis. Phalanx prima, PhI (2).

	IQW 1980/16 963 ad. dex.
1. Gr. LG	–
2. BR prox. Gelenkfl.	59,5
3. BR prox. Epiphyse	63,5
4. Kl. BR Diaphyse	49,5
5. BR dist. Epiphyse	–
6. BR dist. Gelenkfl.	–
7. DM prox. Gelenkfl.	44,5
8. DM prox. Epiphyse	47,5
9. Kl. DM Diaphyse	28,0
10. DM dist. Epiphyse	–
11. DM dist. Gelenkfl.	–

Tab. 92 Ossa digiti pedis. Phalanx prima, PhI(3).

	IQW 1980/16 652 ad. dex.
1. Gr. LG	–
2. BR prox. Gelenkfl.	56,0
3. BR prox. Epiphyse	57,0
4. Kl. BR Diaphyse	–
5. BR dist. Epiphyse	–
6. BR dist. Gelenkfl.	–
7. DM prox. Gelenkfl.	(43,0)
8. DM prox. Epiphyse	(44,5)
9. Kl. DM Diaphyse	–
10. DM dist. Epiphyse	–
11. DM dist. Gelenkfl.	–

Tab. 93 Ossa digiti pedis. Phalanx prima, PhI (4).

	IQW 1980/16 355 ad. dex.
1. Gr. LG	–
2. BR prox. Gelenkfl.	47,5
3. BR prox. Epiphyse	49,0
4. Kl. BR Diaphyse	–
5. BR dist. Epiphyse	–
6. BR dist. Gelenkfl.	–
7. DM prox. Gelenkfl.	43,0
8. DM prox. Epiphyse	46,0
9. Kl. DM Diaphyse	–
10. DM dist. Epiphyse	–
11. DM dist. Gelenkfl.	–

Tab. 94 Ossa digiti pedis. Phalanx prima, PhI (5).

### 3.4.6.2.2. Phalanx secunda digitorum 4 (PhII (4))

Tab. 96; Abb. 27 (o-r)

Auch von diesem Kronbein fand sich nur ein Fossil. Es erweist sich in Breite und Durchmesser im Verhältnis zum benachbarten 3. Kronbein offenbar des gleichen Individuums als etwas stärker. Der Winkel der proximalen Gelenkfläche überspannt wiederum 68°.

	IQW 1980/ 15 555 ad. dex.
1. Gr. LG	46,5
2. BR prox. Gelenkfl.	52,5
3. BR prox. Epiphyse	53,0
4. Kl. BR Diaphyse	48,5
5. BR dist. Epiphyse	54,0
6. BR dist. Gelenkfl.	54,0
7. DM prox. Gelenkfl.	29,5
8. DM prox. Epiphyse	33,5
9. Kl. DM Diaphyse	23,0
10. DM dist. Epiphyse	28,5
11. DM dist. Gelenkfl.	28,5

Tab. 95 Ossa digiti pedis. Phalanx secunda, PhII (3).

	IQW 1980/ 15 557 ad. dex.
1. Gr. LG	45,5
2. BR prox. Gelenkfl.	–
3. BR prox. Epiphyse	–
4. Kl. BR Diaphyse	51,5
5. BR dist. Epiphyse	54,5
6. BR dist. Gelenkfl.	54,5
7. DM prox. Gelenkfl.	30,5
8. DM prox. Epiphyse	35,5
9. Kl. DM Diaphyse	25,5
10. DM dist. Epiphyse	24,0
11. DM dist. Gelenkfl.	29,0

Tab. 96 Ossa digiti pedis. Phalanx secunda, PhII (4).

## 3.5. Pathologische Befunde

### 3.5.1. Cranium

Taf. 47, 6; Taf. 62, 3

Umlaufende Querwülste, wie sie am C inf. dex. IQW 1984/20 303 (Mei. 19 823) vorhanden sind (vgl. Taf. 62, 3) beschrieben bereits Dietrich (1928) von Oludvai und Kuss (1957, 306) aus Jockgrim. Matthes (1939a, 196, 205) gibt als Bildungsursache Störungen oder Beschädigungen im Wurzelbereich des Zahnes an. Auch Kuss (1957, 306) deutet die Wülste als pathologisches Phänomen, allerdings gibt er nur Oberkiefercraniini als befallen an. Da die Wülste bei vorliegendem Stück nur gering ausgebildet sind und sich im spitzennahen Bereich konzentrieren, der ohnehin einer baldigen Abrasion zum Opfer fällt, dürfte der Einfluß auf die Funktion des Gesamtgebisses unbedeutend gewesen sein, so daß von einer Anomalie gesprochen werden kann.

An der distalen Zahnwurzel des dM<sub>2</sub> dex. IQW 1984/20 281 (Mei. 19 801) ist mesial nahe der Wurzelspitze ein ovales Foramen mit max. 5 mm DM ausgebildet. Randlich existiert eine wulstförmige 0,5-1,5 mm breite Zementbildung. Sehr wahrscheinlich dürfte hier eine pathologische Zementresorption vorliegen (frdl. mdl. Mitt. OA Dr. S. Genz, Weimar, vom 28.11. 1984).

Ein rechter Mandibelast IQW 1980/16 035 (Mei. 15 546) weist lingual unterhalb des mittleren Spitzenpaares des dM<sub>4</sub> eine leicht nach mesial geschwungene Knochensutur auf (vgl. Taf. 47, 6), die von zarten Randwülsten umgeben ist. Eine Röntgenaufnahme erwies, daß keine tiefergehende Fraktur vorliegt. Nach frdl. mdl. Mitt. von SR Dr. I. Schädel-Höpfner, Weimar, vom 28.11.1984 handelt es sich um eine ausgeheilte Verletzung.

Am gleichen Fundstück ist durch das Vorhandensein von zwei Alveolen vor dem dM<sub>2</sub> eine Verdoppelung des ersten rechten Milchmolaren dokumentiert. Auf Mehrfachbildung von Zähnen im Gebiß rezenter Flußpferde wiesen Cave u. Blackwood (1965, 448) hin. Abnorme dM<sub>1</sub>-Verdoppelungen konnte bereits Hooijer (1942, 189; Taf. X) an einem Rezentfötus (Rijksmuseum van Natuurlijke Historie Leiden) und in der Mandibel eines juvenilen Tieres mit eruptiertem M<sub>1</sub> (Zoologisches Museum Utrecht) beobachten. Hinweise zur Verbreitung überzähliger Zähne in verschiedenen Mammlier-Gruppen gibt

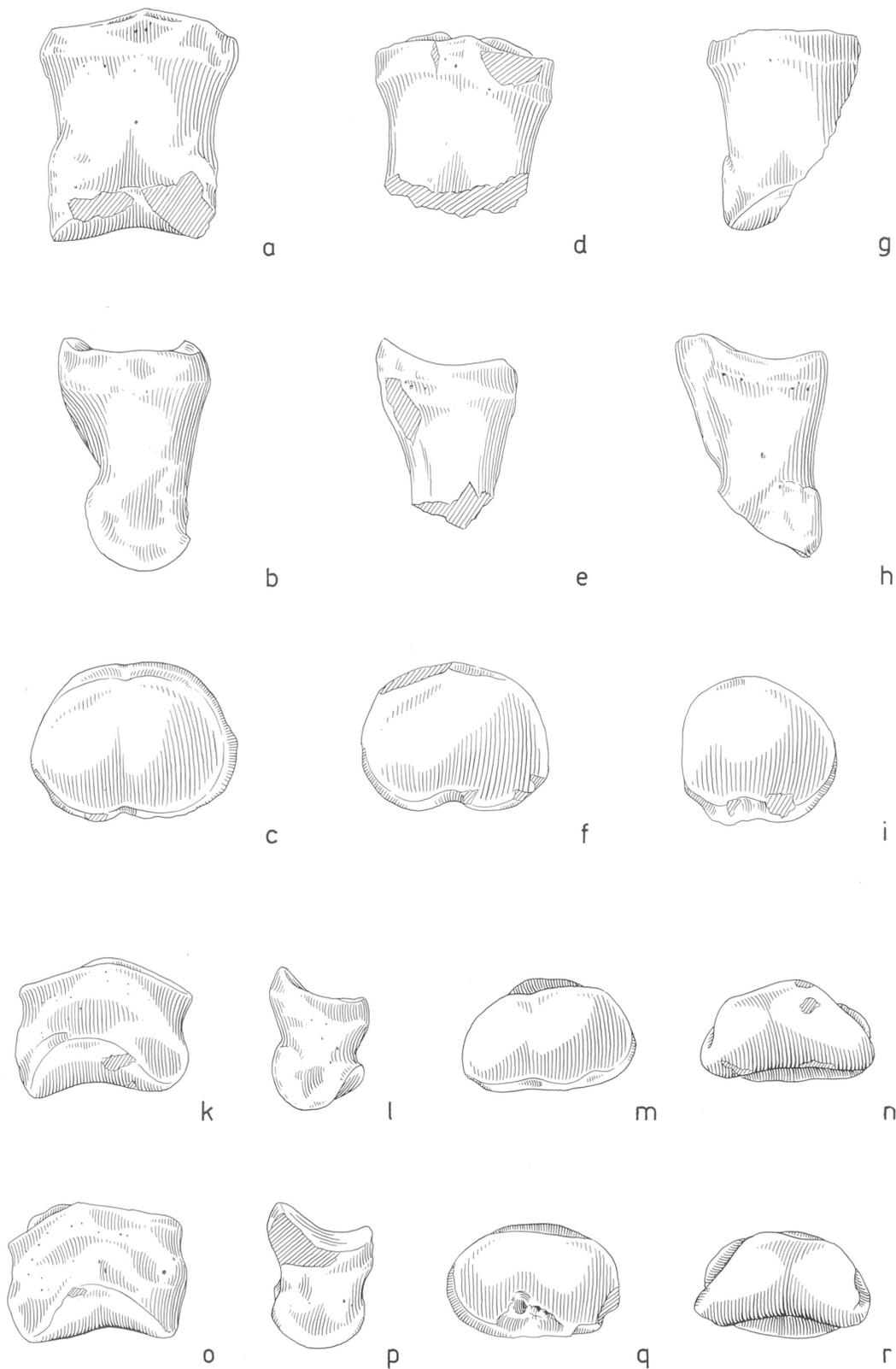


Abb. 27 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest. – a-c Phalanx prima (3) dex. (ped.) IQW 1980/16 652 (Mei. 16 173), von cranial, lateral, proximal. – d-f Phalanx prima (4) dex. (ped.) IQW 1980/16 963 (Mei. 16 484), von cranial, lateral, proximal. – g-i Phalanx prima (5) dex. (ped.) IQW 1980/16 355 (Mei. 15 866), von cranial, lateral, proximal. – k-n Phalanx secunda (3) dex. (ped.) IQW 1980/15 555 (Mei. 15 067), von cranial, lateral, proximal, distal. – o-r Phalanx secunda (4) dex. (ped.) IQW 1980/15 557 (Mei. 15 069), von cranial, lateral, proximal, distal. – M = ca. 1:2.

Wolsan (1984, 128). Ergänzungen finden sich u.a. bei Rich et al. (im Druck). Nach Wolsan (1984) werden sowohl genetische Ursachen als auch sekundäre Verletzungen des Zahnkeims, etwa durch Infektion oder traumatische Einwirkung, zur Erklärung von Zahnverdoppelungen herangezogen.

### 3.5.2. Postkraniales Skelett

Tab. 97, 98; Taf. 61, 7-8. 10-13

Pathologische Befunde treten in Form kaverner Kompaktaveränderungen an Gelenkflächen verschiedener Elemente des postcranialen Skelettes auf. Besonders stark befallen sind die Cervical- bzw. Thoracalwirbelsäule sowie die zugehörige Hinterextremität eines adulten weiblichen Individuums (vgl. Abschn. 2.1., Knochenverbände (1) und (14)). Weiterhin finden sich Veränderungen besonders an Hand- und Fußskeletten fast ausschließlich adulter Tiere. Eine veterinärmedizinische Bearbeitung des Materials ist anzustreben.

## 4. Vergleich mit anderen Vorkommen

### 4.1. Cranium

Tab. 4, 5; Taf. 45-46

Wie in der Mehrzahl der Säugergruppen üblich, richtet sich auch bei den Hippopotamiden das hauptsächliche Augenmerk paläontologischer Bearbeitungen auf Schädel- und Gebißmerkmale adulter Tiere. Da solche Funde von Untermaßfeld bisher fehlen, können entsprechende Daten aus den vorliegenden Resten juveniler Stadien nur in begrenztem Maße gewonnen werden.

Die Elevation der Orbitae nimmt bei *Hippopotamus* während der Individualentwicklung zu, so daß die genannte Aufwölbung an den Jungtier-Calvarien (vgl. Abschn. 3.1.1.) von Untermaßfeld den Grad erwachsener Rezentiere nicht erreicht.

Skelettelement	Inv.-Nr.	Ind.-Alter	Gelenk	Gr. DM
Epistr.	IQW 1980/16 836	ad.	Dens epistrophei	3,5
Vert. thor. (I)	IQW 1980/16 278	ad.	Fovea cost. caud. dex.	3,5
Vert. thor.	IQW 1980/16 271	ad.	Fossa vert.	10,1
Vert. thor.	IQW 1980/16 274	ad.	Fovea cost. caud. dex.	3,3
Vert. thor.	IQW 1982/18 139	ad.	Fovea cost. caud. sin.	3,9
			Fovea cost. caud. dex.	1,8
Vert. thor. (VI)	IQW 1980/15 243A	ad.	Fovea cost. cran. dex.	3,2
Vert. thor. (VII)	IQW 1980/15 242A	ad.	Fovea cost. cran. sin.	2,5
			Fovea cost. cran. dex.	2,5
			Fovea cost. caud. sin.	2,5
Vert. thor. (VIII)	IQW 1980/15 241A	ad.	Fovea cost. cran. sin.	2,4
			Fovea cost. caud. sin.	6,6
Costa dex.	IQW 1984/19 643	ad.	Fac. art. capituli cost. cran.	3,6
			Fac. art. capituli cost. caud.	2,4
Costa sin. (VIII)	IQW 1984/19 650	ad.	Fac. art. capituli cost. cran.	7,6
			Fac. art. capituli cost. caud.	6,8
Rad. sin.	IQW 1980/15 200	ad.	prox.	0,9
Cr sin.	IQW 1980/15 148	ad.	prox.	3,5
Cr dex.	IQW 1980/15 152	ad.	prox.	3,5
C3 sin.	IQW 1980/16 119	ad.	dist.	5,2
C3 dex.	IQW 1980/17 323	ad.	dist.	2,1
Mc3 dex.	IQW 1981/17 766	juv.	dist.	7,3
Mc5 sin.	IQW 1980/16 896	ad.	dist.	3,0
Mc5 dex.	IQW 1980/17 419	ad.	dist.	2,8

Tab. 97 Lokalisierung pathologischer Kompaktaveränderungen an Gelenkflächen des postcranialen Skelettes.

Das Calottenfragment IQW 1980/15 336 (Mei. 14 848) (vgl. Abschn. 3.1.1. und Taf. 46, 1) zeigt an der in die Frontalia eingesenkten Auflagerungsfläche für die Nasalia (Margo nasalis) einen Kontakt von Nasale und Lacrimale an. Damit ist ein wichtiges taxonomisches Merkmal gefunden (vgl. Coryndon 1977; R.-D. Kahlke 1990).

#### 4.2. Gebiß

Tab. 6-20; Abb. 1, 2; Taf. 46, 6-8; Taf. 47-49; Taf. 62, 1-2

Zur Charakterisierung des Incisivengebisses bzw. zur eventuellen Auffindung rudimentär angelegter Schneidezähne, die über den Mechanismus der Incisivenreduktion (R.-D. Kahlke 1985b) an der Wurzel des afrikanisch-europäischen *amphibus*-Zweiges Auskunft geben könnten, wurde die Pars incisiva der Mandibelfragmente IQW 1980/15 838 (Mei. 15 349), IQW 1980/16 869 (Mei. 16 390) und IQW 1979/15 115 (Mei. 14 597) (vgl. Abschn. 3.1.4.1.) von lingual und vestibulär in verschiedenen Winkeln röntgenologisch aufgenommen (Auswahl auf Taf. 62, 1-2). In keinem der genannten Fragmente ausschließlich juveniler Tiere war ein überzähliger Zahnkeim nachweisbar.

Zur Klärung des Gebißcharakters ist weiterhin die bei IQW 1980/15 838 (Mei. 15 349) (vgl. Abschn. 3.1.4.1.) zwischen dC sin. und lateralem dI sin. befindliche Alveole von Bedeutung. Eine ähnliche Bildung konnte an der Mandibel eines rezenten Neonatus aus dem Zoologischen Garten Berlin (Museum für Naturkunde Berlin, Inv.-Nr. 13626) beobachtet werden. Auch hier findet sich lingual des dC auf beiden Mandibelästen ein kleiner Alveolaransatz. Offenbar handelt es sich jeweils um ein Äquivalent des von Reynolds (1922, Taf. V, 17) beobachteten Zahnkeims. Gegen dessen Deutung als dI<sub>3</sub> äußerten sich bereits Dietrich (1928, 23) und Hooijer (1942, 193), wobei sie annahmen, daß hier die Anlage des definitiven C zu suchen sei. Dieser Auffassung darf zugestimmt werden. Für eine Deutung als Alveole des definitiven Caninus spricht bei IQW 1980/15 838 (Mei. 15 349), daß diese einen größeren Durchmesser besitzt als die mesial benachbarte Alveole des lateralen dI. Die Caninus-Alveole befindet sich in der gleichen Position wie der C inf. bei ontogenetisch älteren Tieren. Nach Hooijer (1942, 193) eruptiert der Caninus bei *Hippopotamus* als erster Zahn des Definitivgebisses. An den Mandibeln der juvenilen Ver-

Skelettelement	Inv.-Nr.	Ind.-Alter	Gelenk	Gr. DM
PhI(2) sin. (man.)	IQW 1982/17 939	ad.	dist.	2,5
PhI(3) sin. (man.)	IQW 1982/18 140	ad.	dist.	1,5
PhII(2) sin. (man.)	IQW 1982/18 193	ad.	prox.	2,9
			dist.	2,6
PhII(3) sin. (man.)	IQW 1982/18 146	ad.	prox.	1,4
PhII(3) sin. (man.)	IQW 1980/16 324	ad.	prox.	16,4
PhII(5) sin. (man.)	IQW 1982/18 046	ad.	dist.	4,8
PhII(5) sin. (man.)	IQW 1982/18 213	ad.	prox.	24,0
Tt sin.	IQW 1983/19 035	ad.	prox.	10,0
			lat.	9,0
			med.	2,5
			caud.	1,8
Tt sin.	IQW 1979/15 120	ad.	prox.	2,5
T1 sin.	IQW 1980/17 268	ad.	dist.	2,2
T3 sin.	IQW 1980/17 267	ad.	prox.	2,3
T4 sin.	IQW 1980/17 258	ad.	dist.	1,7
Mt2 sin.	IQW 1980/17 259	ad.	prox.	3,3
			dist.	1,5
Mt5 sin.	IQW 1980/17 263	ad.	prox.	9,6
PhII (4) (ped.)	IQW 1980/15 557	ad.	prox.	8,5

Tab. 98 Lokalisierung pathologischer Kompaktveränderungen an Gelenkflächen des postcranialen Skelettes.

gleichsschädel war zu beobachten, daß nach Ausfallen des dC und einer bestimmten Größenzunahme des C sich die Alveolen der beiden Zähne vereinigten, so daß der Alveolenrand des definitiven Zahnes eine entsprechende konvexe Ausbuchtung zeigt.

Aus dem röntgenologischen Befund und der Erklärung oben beschriebener Alveole darf also festgestellt werden, daß die *Hippopotamus*-Population von Untermaßfeld keinerlei Anzeichen einer rudimentären Hexaprotodontie mehr zeigt.

Hauptsächliche Grundlage für einen osteometrischen Vergleich des *Hippopotamus*-Materials von Untermaßfeld mit süd- und westeuropäischen Unterpleistozän-Funden bildet eine Zusammenstellung von Maßen nahezu aller Skelettelemente durch Faure (1983; 1985), die auf jeweils kleinen Serien, zusammengetragen aus unterschiedlichen und in gewissen Grenzen auch unterschiedlich alten Fundstellen, beruht. Im folgenden werden die von Faure (1985) auf *Hip. major* (=Syn. für *Hip. amphibius antiquus*, vgl. R.-D. Kahlke 1990; Fußn. 2 sowie Abschn. 5. vorliegender Arbeit) bezogenen Angaben verwandt.

Die Dimensionen der Milchmolaren von Untermaßfeld (vgl. Tab. 7-18) bewegen sich im oberen Bereich der von Faure (1985, Tab. 3) angegebenen Variationsbreiten oder übertreffen deren Maximalwerte um einige Millimeter. Allerdings standen Faure nur wenige Stücke unterpleistozänen Alters zur Verfügung. Ein in Jockgrim gefundener dM<sup>4</sup> ist nach Kuss (1957, 312) etwas länger als seine Untermaßfelder Entsprechungen, ein Fund aus den Mosbacher Sanden (Kuss 1957, 312) dagegen etwas kleiner.

Der von Melentis (1965, 408) aus dem Holstein des Beckens von Megalopolis vermessene dM<sub>3</sub> erweist sich als deutlich schlanker als die Fundstücke von Untermaßfeld. Ein dM<sub>4</sub> (Melentis 1965, 408) ordnet sich wiederum in die Variationsbreite von Untermaßfeld ein. Maße englischer Funde (Reynolds 1922, 15-16; Sutcliffe 1960, 12) wurden bisher nicht publiziert.

Die vorliegenden Reste definitiver Mandibularcanini (vgl. Tab. 19) sind für Vergleiche ungeeignet, da sie juvenilen Stadien angehören und somit gering ausgebildet sind.

Die Länge des vermeßbaren M<sub>1</sub> von Untermaßfeld (vgl. Tab. 20) übertrefft den von Faure (1985, Tab. 5) angegebenen Maximalwert leicht. Er ist ebenfalls größer als vergleichbare Stücke aus Jockgrim (Kuss 1957, 310, 312) und Rheinhausen (Adam 1965, 624). Auch mittel- bis jungpleistozäne (Faure 1985, Tab. 5) und rezente Werte (Hooijer 1950, Tab. 1A; eigene Messungen) liegen zumeist deutlich unter denen von IQW 1984/20 281 (Mei. 19 801).

#### 4.3. Columna vertebralis

Tab. 21-28; Abb. 3-5; Taf. 50, 1-3; Taf. 51, 1-9. 12-14

Bei vergleichend anatomischen Untersuchungen fossiler Flußpferd-Reste werden einzelne Wirbel zumeist nicht berücksichtigt. Lediglich den Cervicalwirbeln, insbesondere Atlas und Epistropheus, dürfte eine gewisse Bedeutung zukommen, da sie eindeutig bestimmbar sind und unmittelbar mit Schädelgröße und -gewicht korrespondieren.

Zwei Atlas-Fragmente von Jockgrim sind erhaltungsbedingt nicht meßbar (Kuss 1957, 313). Wegen der ebenfalls fragmentarischen Erhaltung des Fundstückes von Untermaßfeld (vgl. Abschn. 3.2.1.1.1.; Tab. 21) ist ein Vergleich mit den Angaben von Reynolds (1922, 18) nicht möglich.

Der Epistropheus IQW 1980/16 838 (Mei. 16 359) (vgl. Tab. 22) ist kürzer gestaltet als ein gleiches Fundstück aus den Tonen von Jockgrim (Kuss 1957, 313). Der 3. Halswirbel IQW 1980/17 124 (Mei. 16 645) (vgl. Tab. 23; Abb. 4) läßt dagegen mit den Proc. articulares weiter aus als ein von Kuss (1957, 313) vermessenes Jockgrimer Stück.

#### 4.4. Ossa extremitatis thoracicae

Tab. 30-65; Abb. 6-16, 28; Taf. 51, 10-11, Taf. 52-56

Im Verhältnis zu den von Kuss (1957, 314) vermessenen distalen Scapula-Fragmenten aus Jockgrim sind die Funde von Untermaßfeld (vgl. Tab. 30) wesentlich kräftiger ausgebildet. Für das westeuropäische Pleistozän werden von Faure (1983; 1985) keine Angaben gemacht.

Die bei rezenten Tieren vorhandene nach oben gerichtete Spitze auf dem Proc. coracoides (vgl. Cuvier

1821, Taf. IA, II, 6; Stromer 1914, 14) fehlt an den Untermaßfelder Stücken oder ist nur in geringem Maße angedeutet. Den gleichen Befund zeigt eine eemzeitliche Scapula von Barrington (Cambridgeshire, Ost-England) (Reynolds 1922, 24).

Die an den Humerus-Funden von Untermaßfeld abgenommenen Maße (vgl. Tab. 31-32) bewegen sich innerhalb der von Faure (1985, Tab. 6) angegebenen Variationsintervalle, die hauptsächlich auf Valdarno-Material basieren. Lediglich ein Untermaßfelder Extremwert für die distale Epiphysenbreite (IQW 1982/18 064 (Mei. 17 584)) überschreitet das dortige Maximum etwas. Zwanglos läßt sich ein Humerus-Fragment aus dem oberen Villafranchium von Libakos (Ost-Griechenland) (Steensma 1988, 146-148) in die Variationsbreiten entsprechender Maßstrecken von Untermaßfeld einordnen. Die Jockgrimer Oberarmknochen (Kuss 1957, 315) zeigen einen weniger kräftigen Bau. In der Fossa olecrani der Untermaßfelder Stücke ist, wie auch am Rezentmaterial (vgl. Houtekamer u. Sondaar 1979a, Taf. 1, 3b), eine deutliche Gelenkfläche für die Ulna-Facette ausgebildet. Dies steht im Gegensatz zu Beobachtungen von Kuss (1957, 315), der an den Humeri von Jockgrim eine solche Fläche nur in Ansätzen feststellen konnte.

Die Dimensionen der im Antebrachium vereinigten Knochen Radius und Ulna aus Untermaßfeld (vgl. Tab. 33-35) bewegen sich im wesentlichen zwischen Durchschnittswert und Maximum des von Faure (1985, Tab. 7) berücksichtigten Materials, zum Teil gehen sie darüber hinaus. Wiederum übertreffen die vorliegenden Skelettelemente die Jockgrimer Werte (Kuss 1957, 316) merklich. Jüngere Funde sind im allgemeinen kleiner und schlanker (Reynolds 1922, 27; Faure 1985, Tab. 7; W. v. Koenigswald 1988, 254-256). Für die von Untermaßfeld recht zahlreich belegten Elemente der antebrachialen sowie metacarpalen Knochenreihe des Carpus (vgl. Tab. 36-45) gilt bezüglich ihrer Größenrelation zu west- und südeuropäischen Funden (Faure 1985, Tab. 8-15) das für Radius und Ulna Festgestellte. Aus Jockgrim liegt ein isoliertes Ulnare vor (Kuss 1957, 318), das wiederum graziler gebaut ist als seine Untermaßfelder Entsprechungen.

Die im Fundgut ebenfalls verhältnismäßig häufig vertretenen Metapodien (vgl. Tab. 46-53) lassen eine Möglichkeit zur Fixierung des Sexualdimorphismus vermuten. Sehr wahrscheinlich besteht an den Metacarpalia und Metatarsalia masculiner Individuen eine Tendenz zur Verlängerung der Diaphysen bei etwa gleicher Knochenbreite wie sie weiblich-adulte Tiere aufweisen. Somit wirken die Metapodien letztgenannter gedrungener. Die derzeit verfügbare Grundgesamtheit des Materials (vgl. Abschn. 3.3.5.) erlaubt allerdings noch keine statistische Absicherung des erwähnten Sachverhalts. Die auf genannter Grundlage als vermutlich weiblich bestimmten Tiere (vgl. Abschn. 2.1., Knochenverbände) weisen zumeist insgesamt geringere Knochenmaße auf als Individuen wahrscheinlich männlicher Geschlechtszugehörigkeit. Insgesamt streuen die Meßwerte der Metacarpalia um die durch Faure (1985, Tab. 16-19) errechneten Mittelwerte des von ihr zu *Hip. major* gestellten französischen, italienischen und englischen Materials. Untermaßfelder Extremwerte können die dort angegebenen Maxima übertreffen. Ein Mc5 von Libakos liegt innerhalb der Variationsbreite von Untermaßfeld (Steensma 1988, 151-153). In Richtung auf das Mittel- und Oberpleistozän verringern sich die Dimensionen der Metapodien, so daß auch die Funde von Jockgrim (Kuss 1957, 317) und Megalopolis (Melentis 1965, 423) kleiner gestaltet sind.

Eine vereinfachte Berechnung der Proportionen zwischen Armlänge (LG Hum. + LG Rad.) und Gesamtlänge der Metapodien (LG Mc2 + LG Mc3 + LG Mc4 + LG Mc5) für die *antiquus*-, *incognitus*- und Rezentformen aus den von Faure (1985, Tab. 6-7, 16-19) angegebenen Mittelwerten nach der Formel

$$Q = \frac{\text{LG Hum.} + \text{LG Rad.}}{\text{LG Mc2} + \text{LG Mc3} + \text{LG Mc4} + \text{LG Mc5}}$$

ergibt folgende Quotienten (Q):

A – <i>Hippopotamus amphibius antiquus</i>	: Q = 1,524
B – <i>Hippopotamus amphibius incognitus</i>	: Q = 1,426
C – <i>Hippopotamus amphibius amphibius</i> (rez.)	: Q = 1,352

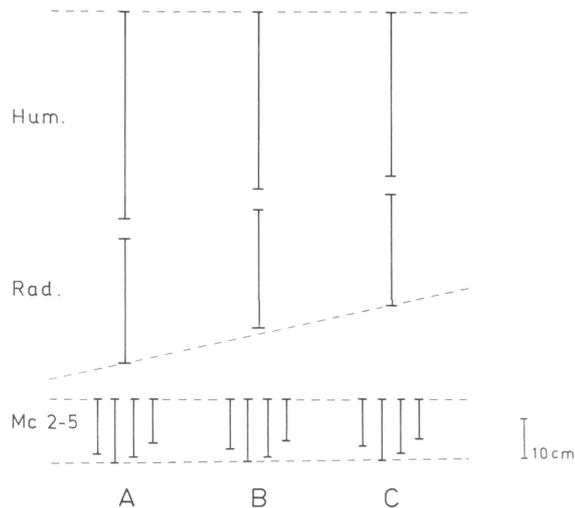


Abb. 28 Verhältnisse der Knochenlängen innerhalb der Vorderextremitäten pleistozäner *Hippopotamus*-Formen. – A *Hippopotamus amphibius antiquus*. – B *Hippopotamus amphibius incognitus*. – C *Hippopotamus amphibius amphibius*.

Es wird deutlich, daß mit abnehmendem geologischen Alter eine Tendenz zur relativen Vergrößerung der bei der »Schwimmbewegung« wirksamen Handfläche im Verhältnis zur Gesamtdimension des Armes zu beobachten ist (vgl. Abb. 28). Generelle Vergleiche zur Proportionierung der Vordergliedmaßen verschiedener Hippopotamiden-Genera finden sich bei Houtekamer u. Sondaar (1979b).

Die Einzelknochen der Metacarpalreihen von Untermaßfeld divergieren bei Artikulation nach distal, so daß sich eine Rekonstruktion der anatomischen Verhältnisse von den Darstellungen nach Reynolds (1922, Fig. 11), Vekua (1959, Abb. 1; 1962, Abb. 17; 1986, Fig. 11, Taf. 9, 3) und Melentis (1965, Abb. 6) mit dort parallelen Metapodien unterscheidet.

Meßwerte fossiler Vorderphalangen finden sich in der Literatur nur vereinzelt. Eine PhI(4) von Megalopolis (Melentis 1965, 424) ist etwas kleiner, als die von Untermaßfeld bekannten Stücke (vgl. Tab. 56). Im Vergleich zu den für die Rezentart vorhandenen Werten der ersten und zweiten Phalangen (Boekschoten u. Sondaar 1966, 32; Houtekamer u. Sondaar 1979b, 438-439; eigene Messungen) sind die Funde von Untermaßfeld (vgl. Tab. 54-61) zumeist größer. Insbesondere gestalten sie sich relativ zum Gesamthabitus breiter.

#### 4.5. Ossa extremitatis pelvinae

Tab. 66-71, 73-96; Abb. 17-27, 29; Taf. 57-61, 1-6

Die Untermaßfelder Femur-Reste (vgl. Tab. 74) passen sich gut in die Variationsbreite französischer und italienischer Unterpleistozän-Funde (Faure 1985, Tab. 20) ein. Material von Jockgrim (Kuss 1957, 315-316) und in stärkerem Maße noch von Megalopolis (Melentis 1965, 418-419) erweist sich auch hier als kleiner. Eine Femur-Diaphyse von Libakos (Steenma 1988, 153-154) gestaltet sich ebenfalls schwächer. Im Verhältnis zum Gesamthabitus des Knochens zeigt der Trochanter minor der Untermaßfelder Stücke eine geringere Entwicklung als am verfügbaren Rezentmaterial (vgl. Hooijer 1950, Taf. XVIII, Fig. 1). Auch weicht die Fossa plantaris etwas von der rezenten Stücke ab. Sie ist an den Untermaßfelder Fossilfunden weniger eingetieft, so daß Beobachtungen von Kuss (1957, 315), wenn auch in abgeschwächter Form, bestätigt werden können.

Die Form der Patellae (vgl. Tab. 75) variiert innerhalb der Untermaßfelder Population mehr, als dies Kuss (1957, 316) annahm.

An den Tibiae abgenommene Meßwerte (vgl. Tab. 76) passen sich wiederum gut in den Variationsbereich des von Faure (1985, Tab. 21) zu *Hip. major* gestellten Materials ein, wobei die Untermaßfelder

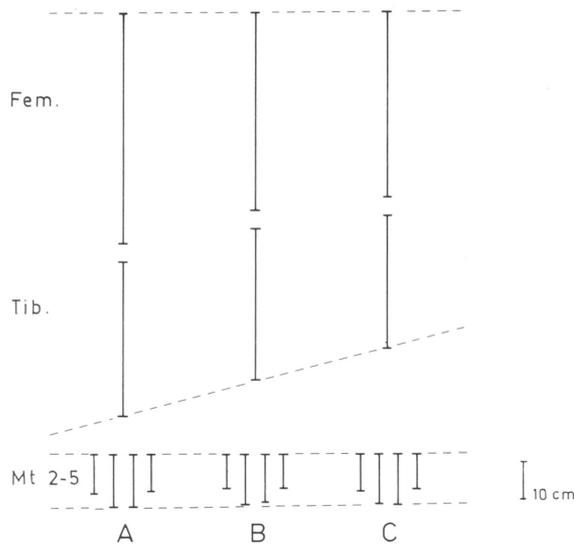


Abb. 29 Verhältnisse der Knochenlängen innerhalb der Hinterextremitäten pleistozäner *Hippopotamus*-Formen. – A *Hippopotamus amphibius antiquus*. – B *Hippopotamus amphibius incognitus*. – C *Hippopotamus amphibius amphibius*.

Extremwerte die für West- bzw. Südeuropa angegebenen Maxima überschreiten. Die entsprechenden Funde von Jockgrim (Kuss 1957, 31) und Megalopolis (Melentis 1965, 420) sind auch hier kleiner. Eine von Reynolds (1922, 18) abgebildete Tibia von Barrington zeigt im Vergleich zu vorliegendem Material eine abgeschwächtere Aufbiegung der Lateralbegrenzung des Condylus tibiae medialis. Dietrich (1928, 18) stellte bei *Hip. gorgops* fest, daß sich im Gegensatz zu den Untermaßfelder Stücken die Ränder beider Gelenkfacetten gleichstark nach oben ziehen. Am rezenten Material variieren die Verhältnisse.

Vergleichsmaße zu unterpleistozänen Fibulae finden sich in der Literatur nicht. Das Capitulum fibulae des von Untermaßfeld vorliegenden Fundgutes (vgl. Tab. 77) erweist sich in Breite und Durchmesser deutlich stärker als entsprechendes Rezentmaterial.

Die für Tarsus-Elemente vorliegenden Meßwerte (vgl. Tab. 78-86) fügen sich in die entsprechenden Variationsintervalle von Faure (1985, Tab. 22-26) ein. Es fallen einige Extremwerte von Untermaßfeld auf, die die dortigen Maxima übertreffen. Wie erwartet, sind die von Kuss (1957, 318) beschriebenen Astragalus- und Calcaneus-Reste von Jockgrim wesentlich schwächer als ihre Untermaßfelder Entsprechungen.

Metatarsalknochen (vgl. Tab. 87-90) wurden aus Untermaßfeld bisher weniger geborgen als entsprechende Metacarpalknochen. Zumeist liegen die Größenwerte der Metatarsalia innerhalb der von Faure (1985, Tab. 27-30) angegebenen Variationsbereiche. Nach oben und unten streuen die Untermaßfelder Maßstrecken allerdings stärker. Die vorliegenden Funde sind merklich kräftiger ausgebildet als von Kuss (1957, 318) vermessene Jockgrimer Stücke. Ein von Melentis (1965, 423) bekanntgegebenes Mt4 von Megalopolis liegt mit seinem Längenmaß innerhalb der von Untermaßfeld bekannten Variationsbreite, erweist sich aber als schlanker. Graziler als alle bisherigen Fundstücke von Untermaßfeld ist ein Mt5 von Libakos (Steensma 1988, 155-156).

Aus der Entwicklung der Skelettelemente der Hinterextremitäten während des Quartärs darf in ähnlicher Weise wie bei den Vorderextremitäten (vgl. Abschn. 4.4.) eine gewisse Zunahme der Fußfläche im Verhältnis zur Gesamtgröße des Beins vermerkt werden (vgl. Abb. 29). Dieses zeigen die aus den von Faure (1985, Tab. 20-21, 27-30) angegebenen Mittelwerten für *antiquus*-, *incognitus*- und Rezentformen errechneten Proportionen von Beinlänge (LG Fem. + LG Tib.) und Gesamtlänge der Metapodien (LG Mt2 + LG Mt3 + LG Mt4 + LG Mt5). Nach der Formel

$$Q = \frac{\text{LG Fem.} + \text{LG Tib.}}{\text{LG Mt2} + \text{LG Mt3} + \text{LG Mt4} + \text{LG Mt5}}$$

ergeben sich folgende Quotienten (Q):

A – <i>Hippopotamus amphibius antiquus</i>	: Q = 2,081
B – <i>Hippopotamus amphibius incognitus</i>	: Q = 1,997
C – <i>Hippopotamus amphibius amphibius</i> (rez.)	: Q = 1,857

Bei der Rekonstruktion der anatomischen Verhältnisse innerhalb der Metatarsalreihen aus Untermaßfeld zeigt sich in gleicher Weise wie bei den Metacarpalia eine Divergenz der Einzelknochen in distaler Richtung (vgl. Reynolds 1922, Fig. 16).

Die wenigen von Untermaßfeld vorliegenden ersten Phalangen der Hinterextremität sind, soweit vergleichbar, insgesamt stärker als Jockgrimer Material (Kuss 1957, 318). Fessel- und Kronbeine zeigen sich wie an der Vorderextremität (vgl. Abschn. 4.4.) kräftiger und breiter als rezente Stücke.

## 5. Taxonomische Einordnung

Auf Grund des nachgewiesenen Kontaktes von Nasale und Lacrimale (vgl. Abschn. 4.1.) sowie der Tetraprotodontie in Milch- und definitivem Gebiß (vgl. Abschn. 3.1.4.1.; 4.2.) ist eine Einordnung des Fundgutes von Untermaßfeld in den *amphibius*-Kreis des afrikanisch-europäischen *Hippopotamus*-Zweiges (vgl. R.-D. Kahlke 1990, 110-113) gesichert. In erster Linie bedingen die absoluten Größenergebnisse der Funde eine Abtrennung vom Rezentmaterial, deren Berechtigung bzw. graduelle Wertigkeit seit Cuvier (1804) zur Diskussion steht (vgl. R.-D. Kahlke 1987c).

Es konnte aufgezeigt werden (R.-D. Kahlke 1990, Fußn. 2), daß die Bezeichnung *Hippopotamus antiquus* Desmarest, 1822 im Sinne von Art. 23 (a, b) (Zweck des Prioritätsgesetzes) sowie nach Art. 79 (b) (Unterdrückung unbenutzter älterer Synonyme) der seit 1. Januar 1973 verbindlichen Änderungen der Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur zumindest nomenklatorisch als gültig anzusehen ist.

Wie weit sich die *antiquus*-Form innerhalb des *amphibius*-Kreises von der Rezentart entfernt, d. h. ob sie als autonome Art oder lediglich als Unterart zu gelten hat, ist ein nach wie vor offenes Problem. Nach der Dokumentation von Reynolds (1922) wurden vor allem einige Schädel- und Gebißmerkmale sowie die Proportionen des Antebrachiums (Kuss 1957, 319) zur Artunterscheidung herangezogen. Bei weiteren von Melentis (1965, 413-417) aufgezählten Merkmalen handelt es sich wohl hauptsächlich um individuelle Variationen.

Kuss (1957) faßt die *antiquus*-Molaren als niedrigkroniger auf. Als entscheidendes Merkmal zur Abtrennung der Fossilform von der rezente betonte er eine überwiegende Dreiwurzeligkeit des P<sup>4</sup> bei ersterer. Bereits Hooijer (1950, 13-14) beobachtete die hohe Variabilität gerade dieses Zahnes an der Rezentform. Da der Zahn entsprechend der dM<sup>4</sup>-Größe und dem bereits vorhandenen M<sup>1</sup> bei seiner Eruption im Verhältnis zum P<sub>4</sub> einen wesentlich geringeren Freiraum vorfindet, sind durch Platzmangel verursachte Rotationen am Rezentmaterial häufig. Wurzelverwachsungen, deren Ergebnis ein zweiwurzeliger P<sup>4</sup> wäre, können die Folge sein, ohne daß daraus für das Einzelstück eine verbindliche Artdiagnose ableitbar wird. Möglicherweise nehmen aber die P<sup>4</sup>-Wurzelverwachsungen innerhalb der Populationen mit abnehmendem geologischen Alter, d. h. mit allgemeiner Schädelverkleinerung prozentual zu. Als Parallele wäre auf den nannifizierte *Hip. (Phanourios) minutus* mit gänzlich fehlendem P<sup>4</sup> zu verweisen.

Caloi et al. (1980) erkannten die nur mittels statistischer Erhebungen eliminierbare Relativität der zur Artdiagnostizierung herangezogenen Schädelmerkmale, indem sie, basierend auf einer größeren Anzahl rezenter Schädel, deren Merkmale auf eine taxonomische Verwendbarkeit hin untersuchten. Faure (1983, 23; 1985, 22) definierte die große Unterpleistozänform auf Artniveau neu, wozu sie in erster Linie die Schädelproportionen heranzog.

Kuss (1957, 329) betonte, daß er an dem von ihm untersuchten postcranialen Skelettmaterial aus dem

Pleistozän des Oberrhein-Gebietes außer der absoluten Größe in keinem Falle osteologische Artunterschiede zur Rezentform feststellen konnte. Die Untermaßfelder Funde gleichen, abgesehen von ihrer sehr kräftigen Ausbildung, ebenfalls weitgehend rezentem Material. Die beobachteten morphologischen Unterschiede (vgl. Abschn. 4.) rechtfertigen die Abtrennung einer gesonderten Art nicht.

Da nach Meinung des Verfassers die an den Schädelknochen auch anderer Unterpleistozän-Vorkommen beobachteten Merkmalsunterschiede zur rezenten Form nur relativ gering sind, sollte bis zu einer zumindest statistisch eindeutigen Klärung des Problems die *antiquus*-Form als Subspecies der Rezentart aufgefaßt werden. Eine solche Klärung setzt allerdings die Auffindung mehrerer Fundkomplexe aus pleistozänen Einzelfundstellen unterschiedlicher Zeitstellung voraus.

Das von Untermaßfeld beschriebene Fundgut darf somit durch folgende systematische Stellung gekennzeichnet werden:

Classis : Mammalia  
Ordo: Artiodactyla  
Subordo: Suiformes  
Familia: Hippopotamidae Gray, 1821  
Genus: *Hippopotamus* Linnaeus, 1758  
Species: *Hippopotamus amphibius* Linnaeus, 1758  
Subspecies: *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest, 1822

Eine Synonymliste findet sich bei Faure (1985, 21-22).

Dem von Faure (1983, 1984, 1985) beobachteten Entwicklungstrend der Gattung vom europäischen Unterpleistozän bis zur Gegenwart wird durch die Anerkennung einer mittel- bis oberpleistozänen Form als *H. amphibius incognitus* Faure, 1984 Rechnung getragen. Die zwischen *H. amphibius antiquus* und *H. amphibius amphibius* nach den Körperdimensionen vermittelnde Unterart dürfte bei entsprechenden Untersuchungen auch für den afrikanischen Raum nachweisbar sein, da Europa stets von dort ausgehend besiedelt wurde.

## 6. Paläobiogeographie und Stratigraphie

Der Ursprung von *Hippopotamus* (sensu Coryndon (1977)) ist mit hoher Wahrscheinlichkeit im späten Neogen Afrikas zu suchen. Von dort wurde der europäische Raum durch mehrere Einwanderungswellen wahrscheinlich erst im Pleistozän besiedelt. Die Aufführung der Gattung in den Faunenlisten von Tegelen und Senèze wurde durch Bernsen (1931, 104), Hooijer (1952, 115) sowie Faure und Guerin (1979, 184) revidiert.

Die Einwanderung von *Hippopotamus* nach Mittel- und Westeuropa führte offensichtlich aktiv schwimmend bzw. driftend über den Mittelmeerraum (Boekschoten u. Sondaar 1966, 39, 1972, 334; Sondaar u. Boekschoten 1967, 567; Sondaar 1977, 674), wo in Abhängigkeit von Biotop und Immigrationszeitpunkt verschiedene Inselendemismen entstanden. Für südosteuropäische Populationen (R.-D. Kahlke 1987b) kann ein Vordringen über den syrischen Raum und entlang der östlichen Mittelmeerküste vermutet werden, da die Fundstelle Ubeidiya (Jordan-Tal, Israel) *Hippopotamus*-Funde mit einem Alter um 1,4 Ma B.P. lieferte (Faure 1986; Tchernov u. Guerin 1986) und Hooijer (1961, 125-126) die Gattung auch aus dem frühen Mittelpleistozän<sup>4</sup> des Orontes-Tales (Syrien) beschreibt.

<sup>4</sup> In der ursprünglichen Manuskriptfassung zum vorliegenden Beitrag (R.-D. Kahlke 1987a) wurde die Unter-/Mittelpleistozän-Grenze mangels internationaler Verbindlichkeiten im Sinne von H.-D. Kahlke (1965a, 1965b) zwischen Cromer-Komplex und Elster (Anglian) gelegt. Nach dem im Juni 1988 bekanntgegebenen Vorschlag der INQUA-Arbeitsgruppe zur Großgliederung des Pleistozäns wird nun die genannte Grenze mit der Grenze Matuyama/Brunhes gleichgesetzt (Memorandum an die Mitglieder der INQUA-Arbeitsgruppe zur Großgliederung des Pleistozäns, Information durch G.

R. Richmond, Chairman INQUA Working Group on Major Subdivision of the Pleistocene, June 23, 1988, U. S. Dept. Int., Geol. Surv., M.S. 193, Denver, Colorado). Diese provisorische Grenzziehung wurde durch die Stratigraphische Kommission, das Internationale Council sowie durch den XII. INQUA-Kongreß 1987 in Ottawa bestätigt, so daß sie in der folgenden Diskussion Verwendung findet (vgl. R.-D. Kahlke 1989b, Nachtrag). Die Obergrenze des Mittelpleistozäns wird hier an die Basis des Eem- (Ipswichian-) Interglazials gelegt.

Nach Blandamura u. Azzaroli (1977, 185), Azzaroli et al. (1982, 56) sowie Azzaroli (1983, 121) tritt *Hippopotamus* in Mittelitalien erstmalig in der spätvillafrankischen Tasso-Fauneneinheit (Azzaroli 1977, 70-71) auf. Während Giuli et al. (1983) die Tasso-Fauna über der Obergrenze des Villafranchiums einordnen, bezieht sie Torre (1987, 72) wieder in das Villafranchium ein. Giuli (1986, 24) schlägt für Faunengemeinschaften zwischen typischen Villafranchium-Assoziationen (Olivola) und modernen Frühmittelpleistozän-Faunen (Isernia) eine gesonderte Namensfindung vor.

Auf Grund ihrer kräftigen Ausbildung erlangten die Flußpferd-Belege von Issoire (Puy-de-Dôm, Frankreich) einen gewissen Bekanntheitsgrad. Sie werden von Faure (1982) auf etwa 0,9 Ma B. P. datiert.

Innerhalb des Cromer-Komplexes ist die Gattung *Hippopotamus* in Süd-, Mittel- und Westeuropa bis nach England durch zahlreiche Fundstellen belegt (Kuss 1957; Sutcliffe 1959; Adam 1965; H.-D. Kahlke 1973; Caloi et al. 1980; Faure 1983, 1985; Stuart 1986; R.-D. Kahlke 1987c), obwohl offenbar bisher aus dem Profil des West Runton Freshwater Bed als Typuslokalität ein Nachweis aussteht (Stuart 1981, 162). Gibbard (1986, 216-217) konnte *Hippopotamus*-Reste aus mehreren Vorkommen der Cromer Forest Bed Serie Norfolks den Pollenzonen Cr IIIb und Cr IV zuzuordnen. Die Auffassung des cromerischen *Hippopotamus* in Mitteleuropa und England als Superstit einer spätvillafrankischen oder wenig jüngeren Einwanderungswelle ist mit Hinweis auf Permafrostboden andeutende Eiskeil-Pseudomorphosen (Beestonian) im Liegenden des Cromer Forest Bed von West Runton (Gibbard n. West, in Gibbard und Zalasiewicz 1988, 149) abzulehnen (vgl. W. v. Koenigswald u. Löscher 1982, 343). Ebenfalls Eissmann (1988, 4-9, sowie frdl. mdl. Mitt. vom 6.4.1988) vermutet aus dem geologischen Befund großräumiger Aufschlüsse im Saale-Elbe-Gebiet (Eiskeil-Pseudomorphosen, Verbrodelungen) mehrere Kaltzeiten mit ausgedehnten Dauerfrostböden im präelsterzeitlichen bzw. präcromerischen Mitteleuropa.

Für die frühmittelpleistozänen Populationen der Hauptfundsicht von Mosbach (= Graues Mosbach = Hauptfauna = Mittlere Mosbach(er)-Sande = Mosbach-2) (H.-D. Kahlke 1961; Brüning 1978; W. v. Koenigswald u. Tobien 1987) und von Mauer (H.-D. Kahlke 1973, 17) ziehen W. v. Koenigswald und Löscher (1982, 343) eine weitere Einwanderungswelle in Betracht, da sowohl nach Großsäugerfunden (H.-D. Kahlke 1961; 513) als auch nach dem Befund der Kleinsäugerfaunen (Arvicoliden) (W. v. Koenigswald 1973, 160-163) beide Vorkommen jünger sind, als das type Cromerian. Während Faure (1983, Anl. 0205; 1984, 1985) das Material der Mosbacher Hauptfundsicht bereits den *incognitus*-Formen zuordnet, können die Funde von Jockgrim und Mauer durch sie nicht eindeutig benannt werden (Faure 1983, Anl. 0141, 0179; 1984).

Den Warmzeiten des Holstein-Komplexes (Hoxnian) mit Sicherheit angehörende *Hippopotamus*-Funde fehlen bisher in Mitteleuropa und England. Die gut untersuchten fluviatil bzw. limnisch geprägten Fundstellen von Steinheim (Adam 1954; H.-D. Kahlke 1973, 28), Bilzingsleben (Mania 1983, 159), Clacton-on-Sea (Boné u. Singer 1975; 183), Swanscombe (Sutcliffe 1964, 108) und Hoxne (Stuart 1986, 211) lieferten keine Nachweise. Mehrere problematische Funde, die im genannten Zeitraum ein Vorkommen der Gattung zumindest für das westliche Mitteleuropa nicht völlig ausschließen, werden durch W. v. Koenigswald (1988, 257-258) aufgeführt. Eventuelle Interglazialperioden innerhalb des Saale-Komplexes (Wolstonian) blieben nach bisherigem Kenntnisstand im mitteleuropäischen und englischen Raum von einer Besiedlung frei.

Erst im letzten Interglazial (Eem, Ipswichian) erreichte die Gattung über Westeuropa bzw. den Rhein als direkte Migrationsbahn (W. v. Koenigswald u. Löscher 1982; W. v. Koenigswald 1988, 258) die Niederlande (Kolfschoten u. Vervoort-Kerkhoff 1985, 43) und wieder den englischen Raum, wo es reichlich überliefert wurde (Reynolds 1922; Sutcliffe 1959, Coxon et al. 1980, Stuart 1986 u. a.).

Jüngste *Hippopotamus*-Vorkommen auf dem europäischen Festland finden sich in Zusammenhang mit mittelpaläolithischen Moustérien-Inventaren in Spanien, Italien (Lit. bei Faure 1985, 56) und im Süden der Türkei (Kökten 1955; Bostanci 1972). Nach W. v. Koenigswald (1988, 260) ist eine Korrelation dieser Vorkommen mit dem frühen Weichsel-Glazial Mitteleuropas bislang zumeist nicht möglich, so daß der Zeitpunkt des Aussterbens von *Hippopotamus* in europäischen Festlandräumen noch offen bleiben muß.

Da die beschriebenen Reste der *Hippopotamus*-Population von Untermaßfeld die Funde von Mosbach

(Hauptfundschrift) in ihrer Größe sehr deutlich übertreffen (vgl. Abschn. 4.), darf ein frühmittelpleistozänes oder jüngerer Alter ausgeschlossen werden. Nach dem gleichen Merkmal zu urteilen, ist das Untermaßfelder Material ebenfalls älter als die Jockgrimer Funde, deren Stellung innerhalb des Cromer-Komplexes unklar bleibt. Offenbar entfernen sich die *Hippopotamus*-Reste von Untermaßfeld morphologisch nur wenig von dem Material des Oberen Valdarno (Leonardi 1948) und von Issoire (Faure 1982), so daß sie bei Beachtung obiger Feststellung in das Waal oder eine frühcromerische Warmzeit bzw. in das Bavelien (Zagwijn u. Jong 1984) zu stellen sind. Diese Einstufung deckt sich mit dem geologischen Befund (Ellenberg u. R.-D. Kahlke, in diesem Band). Präzisierungen sind aus der Untersuchung weiterer Mammalier-Gruppen zu erwarten. Somit ist das Flußpferd von Untermaßfeld einer frühen, möglicherweise der ersten Einwanderungswelle von *Hippopotamus* nach West- und Mitteleuropa zuzuweisen. Eine solche dürfte wegen der ökologischen Bindung an Flußläufe (vgl. Abschn. 7.) vom mediterranen Küstenraum nach Norden einen ähnlichen Weg über das Rhône- und Saône-Tal genommen haben, wie es W. v. Koenigswald u. Löscher (1982, 345) für eine oberpleistozäne Besiedlung vermuteten. Mit den Fundstellen Durfort (Gard) und Saintzelles (Le Puy) (Bonifay 1969, 131, 134; 1971, 347, 349; H.-D. Kahlke 1973, 6) sind *Hippopotamus*-führende Unterpleistozän-Vorkommen in nicht zu großer Entfernung vom Unter- bzw. Mittellauf der Rhône bekannt. Faure (1981, 195; 1983, Anl. 0211) gibt weiterhin Narcel als unterpleistozäne *Hippopotamus*-Fundstelle im Rhône Tal an. Eine Karstfundstelle mit *Hippopotamus*, die eine Kleinsäugerfauna ähnlich der von Untermaßfeld lieferte, meldeten Brochet et al. (1983) von Courterolles (Yonne) westlich der Saône.

Von der Saône ist eine Ausbreitung der Gattung entlang des Doubs bzw. seines unterpleistozänen Äquivalents und durch die Burgundische Pforte in die Oberrheinebene wahrscheinlich. Mit den Flußpferd-Nachweisen aus der niederländischen Maasvlakte-Fauna I, die nach Vervoort-Kerkhoff u. Kolfshoten (1988, 96) zwischen Menap und Interglazial III des Cromer-Komplexes einzuordnen ist, kann eine Wanderung entlang des Rheins nach Norden auch für relativ frühe Populationen angenommen werden. Die prinzipielle Möglichkeit einer Ostmigration deutet die Fundstelle Würzburg-Schalksberg (Rutte 1967; Mäuser 1987; R.-D. Kahlke 1989c) an. Durch das Auftreten von *Hippopotamus* am Mittelmain wird ein Überwecheln der Gattung östlich der Rhön in die Werra wahrscheinlich, dies umso mehr als nördlich der Linie Wiesbaden-Frankfurt (Main) keine Vorkommen bekannt sind, die einen nördlicheren Migrationsweg nach Nordosten signalisieren könnten.

Vom Werra-Tal bildete der Thüringer Wald, wenn auch mit einem von den heutigen Gegebenheiten abweichenden Relief (Steinmüller u. Unger 1974, 846), eine ökologische Migrationsbarriere nach Norden (vgl. Abschn. 7.), so daß ein Eindringen des Flußpferdes in das Thüringer Becken nach bisherigem Kenntnisstand nicht erfolgte.

Mit dem Nachweis von *Hippopotamus* in Untermaßfeld verschiebt sich die Westgrenze der Europäisch-Westsibirischen Kontinentalfazies des Unterpleistozäns zu Gunsten der durch das Flußpferd charakterisierten Atlantischen Fazies (H.-D. Kahlke 1961, 513; Gromov et al. 1978, 151) bzw. deren Übergangsbereich (H.-D. Kahlke 1973, 3) vom Rhein-Main-Gebiet über den fränkischen Raum (Rutte 1967, 18; Schütt 1974, 85) südlich des Thüringer Waldes bis in das mittlere Werra-Tal. Damit wird der Höhenzug des Thüringer Waldes Teil dieser Faunengrenze. Ob bei Passierbarkeit dieser Region zunehmend niedrige Wintertemperaturen als limitierender Faktor einer weiteren Ausbreitung (vgl. Abschn. 7.) bereits im Thüringer Becken wirksam wurden, kann in Ermangelung zeitgleicher Faunenfundes aus diesem Raum nicht entschieden werden. Zumindest zeichnet sich für die *Hippopotamus*-Ausbreitungswelle von Untermaßfeld nach heutiger Kenntnis und entgegen Wüst (1930, 13) ein östlicheres Wirksamwerden gemäßigter Klimaeinflüsse ab, als dies im Eem-Interglazial der Fall war, wo nach W. v. Koenigswald (1988, 292) die Rheinlinie als östliche Begrenzung einer atlantisch geprägten Faunenprovinz gelten darf.

## 7. Ethologie und Ökologie

Das rezente Flußpferd besiedelt heute Lebensräume südlich der Sahara (Dorst u. Dandelot 1973). Seine noch bis in die historische Zeit reichende Präsenz in der Kap-Provinz und bis zur Nilmündung (Kock

1970) deutet an, daß neben der äquatorialen Klimazone vom Passatklima beeinflusste Bereiche und die Subtropen besiedelt werden können. Angaben zu Jahres- und Monatsmitteltemperaturen für diese Gebiete finden sich bei W. v. Koenigswald (1988, 294).

Die periskopartige Anlage von Nasen-, Augen- und Ohrenöffnungen zeigten bei *Hippopotamus* deutliche Anpassungen an eine semiaquatische Lebensweise. Das heute lebende Tier bevorzugt am Tage seichte, offene und zum Teil schlammige Gewässer mit nicht zu dichter Uferbewaldung (Boekschoten u. Sondaar 1966, 37; Lock 1972, 452 ff.). Dabei werden strömungsstarke und steinige Partien vermieden. Zumeist treten die Tiere in Gruppen auf. In Trockenperioden ziehen sie sich, dann oft zu großen Ansammlungen vereinigt, in schlammige Restseen zurück, wie es zu Beginn der achtziger Jahre beispielsweise in der südlichen Sahel-Zone beobachtet wurde. Auch bei Nahrungsknappheit bzw. Überpopulation können Abwanderungen einsetzen, soweit Gebiete innerhalb der entsprechenden ökologischen Toleranz erreichbar sind (Frädich 1967, 6).

Nachts verlassen die Flußpferde ihre Wasserstandorte, um in Entfernungen von bis zu einigen Kilometern (Boekschoten u. Sondaar 1966, 37; Lock 1972, 454; Sala 1977, 283) zu weiden. Dabei bevorzugen sie Gramineen kurzwüchsiger Weideflächen (Lock 1972; Faure 1983, dort ausführliche Literatur). Als tägliche Nahrungsmenge werden 18-60 kg Trockengewicht angegeben (Verheyen 1954; Boekschoten u. Sondaar 1966, 37; Dorst u. Dandelot 1973, 125; Sala 1977, 283).

Eine palynologische Untersuchung von aus fossilen *Hippopotamus*-Resten stammenden Lockergesteinsproben der Ipswichian (Zone ? III)-Vorkommen von Barrington (Cambridgeshire) und Honiton (Devonshire) erbrachten bis zu 98% Kräuterpollen (Turner 1975, 16-17). Ähnliche Verhältnisse ergaben sich für ein Ipswichian (Zone III)-Spektrum von Beetley (Norfolk) (Andrew in Turner 1975, 15). Eine Erklärung dieser Tatsache finden Turner (1975) sowie Gibbard u. Stuart (1975) in der Einflußnahme von *Hippopotamus* auf die interglaziale Vegetation.

Es ist bekannt, daß Flußpferde bei entsprechender Konzentration durch ihr Weideverhalten die Pflanzengürtel um ihr Wasserareal verändern. Es werden bis zu 1,3 m tiefe Wechselfade ausgetreten (Bourlière u. Verschuren 1960, Taf. XXIV; Boekschoten u. Sondaar 1966, 37; Frädich 1967, 6-8), die eine Bodenerosion beschleunigen. Der Oberboden erfährt eine Verdichtung, die sich auf die dortige Flora und Fauna auswirkt (Lock 1972). Nach Turner (1975, 18) dehnen sich in der Umgebung von Seen und Flüssen, die von *Hippopotamus* besiedelt werden, auf Kosten der Waldregionen Enklaven von Graslandschaften aus, so daß entsprechende Pollenspektren ein für hochinterglaziale Verhältnisse abnormes Bild zeigen können. Da Flußpferde ihren Dung in charakteristischer Weise im Wasser verspritzen (Petzsch 1975, 381-382), trägt dieser in Abhängigkeit von der aufgenommenen Grasnahrung ebenfalls dazu bei, das Pollenspektrum des fluvio-limnischen Sedimentes zu verschieben.

Der palynologische Befund des liegenden Auesedimentes sowie der Unteren und Oberen Fluviatilen Sande der Fundstelle Untermaßfeld fiel leider gering aus, so daß er für eine entsprechende Auswertung bisher ungeeignet blieb.

Da sich das rezente Flußpferd und die europäischen Unterpleistozän-Formen anatomisch sehr nahe stehen (vgl. Abschn. 4.) darf eine prinzipiell ähnliche Lebensweise beider angenommen werden. Der gravierendste anatomische Unterschied besteht in den absoluten Größenmaßen. Wenn für Rezenttiere Körpergewichte von reichlich 2 t nicht ungewöhnlich sind (Dorst u. Dandelot 1973, 124; Petzsch 1975, 382), dürften kräftige Bullen von Untermaßfeld die 3 t-Grenze überschritten haben.

Die während des Quartärs sich vollziehende relative Vergößerung der bei der »Schwimmbewegung« wirksamen Hand- bzw. Fußfläche (vgl. Abschn. 4.4., 4.5.) könnte als fortschreitende Anpassung an aquatisch geprägte Lebensräume gedeutet werden. Eine gegenläufige Entwicklung macht sich beispielsweise bei *Hip. (Phanourios) minutus* aus dem Pleistozän von Zypern bemerkbar. Nach Sondaar (1977, 686) sowie Houtekamer u. Sondaar (1979b) ist diese Zwergform an ein bergiges Biotop adaptiert. Der für die Vorderextremität aus den Maßangaben von Houtekamer u. Sondaar (1979a, Tab. 3, 5, 8, Mittelwerte) zu berechnende Quotient (Q) aus Armlänge und Gesamtlänge der Metacarpalia (vgl. Abschn. 4.4.) liegt mit 1,530 entsprechend über den Werten normalwüchsiger Festlandformen und zeigt somit eine relative Verkleinerung der Handfläche an.

In der mitteleuropäischen Übergangszone von Atlantischer zu Europäisch-West-sibirischer Fazies (vgl. Abschn. 6.) tritt *Hippopotamus* unter anderem in Mosbach (Hauptfundschi-  
cht) gemeinsam mit Step-  
penformen (*Mammuthus trogontherii*, *Bison priscus*, *Praeovibos schmidtgeni*<sup>5</sup>) auf. Eine solche Faunen-  
zusammensetzung kann einerseits mit den von Soergel (1939, 833-835; 1940a, 47-48; 1940b, 5-7, 26;  
1943, 8 ff.) vermuteten winterlichen Zuwanderungen kontinentaler Formen (*Praeovibos*) in atlantisch  
geprägte Räume erklärt werden, wobei der mengenmäßig geringe Anteil von Skelettresten der »Zuwanderer«  
gegenüber der »Standfauna« das Hauptargument liefert. Andererseits werden Rezentpopulationen  
von *Hippopotamus* gelegentlich in Lebensräumen beobachtet, in denen sich extreme Lufttemperatu-  
ren nahe dem Gefrierpunkt oder kurzzeitig sogar geringfügig darunter bewegen (Bourlière u. Ver-  
schuren 1960, 38; W. v. Koenigswald 1988; 294, dort weitere Literatur). Entscheidend ist aber, daß ein  
Überleben der Art bei winterlichem Einfrieren größerer Gewässerflächen nicht möglich ist, da die Po-  
pulationen keine jahreszeitlich bedingten Arealverschiebungen erkennen lassen. Somit muß ein Fehlen  
strenger Winter in den fossilen Lebensräumen vorausgesetzt werden. Wenn auch in mediterranen Refu-  
gialgebieten *Hippopotamus* Glaziale überdauert haben könnte, ist die Gattung in Übereinstimmung mit  
W. v. Koenigswald u. Löscher (1982, 342) nördlich der Alpen als sicherer Nachweis interglazialer (s.l.)  
Verhältnisse atlantischer Prägung anzusehen.

Zunehmend kontinentaler Einfluß setzte der Ausbreitung von *Hippopotamus* nach Norden und Nord-  
osten Grenzen. In Nordwesteuropa liegen diese etwa auf dem 55. Breitengrad (Stockton-on-Tees, De-  
lair 1969, 16), in Osteuropa nach derzeitiger Kenntnis etwa auf dem 48. Breitengrad (Üröm, Budakalasz,  
Jánossy 1962a, 1962b; R.-D. Kahlke 1987c, Abb. 5).

Wenn vom Charakter des Großklimas her die prinzipielle Möglichkeit eines Einzugs von *Hippopota-  
mus* in das Thüringer Becken zur Bildungszeit des Untermaßfelder Vorkommens bisher nicht auszu-  
schließen ist (vgl. Abschn. 6.), war doch ein Passieren des Thüringer Waldes für Flußpferde unmöglich.  
Die oben beschriebenen und für Untermaßfeld aus dem geologischen Befund (Ellenberg u. R.- D.  
Kahlke, in diesem Band) durchaus anzunehmenden topographischen Verhältnisse waren hier keines-  
falls gegeben. Dabei spielte die absolute Höhe allerdings eine nur untergeordnete Rolle, da sich rezen-  
te Vorkommen bis in Höhenlagen von über 2000 m erstrecken können (Dorst u. Dandelot 1973, 124;  
Haltenorth u. Diller 1977, 35). Entscheidend wirkte sich das Fehlen seichter und langsam fließender  
Gewässer aus.

### Zusammenfassung

Die Vertebraten-Reste der Komplexfundstelle Untermaßfeld wurden im Strömungsschatten eines  
Hangschuttfächers in fluviatilen Sanden angereichert. Als Verteilungsmuster treten Verbandfunde, iso-  
lierte Funde und polyspezifische Knochenkonzentrationen auf.

Durch systematische Ausgrabungen konnte erstmals ein Fossilmaterial geborgen werden, das es erlaubt,  
Serien von nahezu jedem Skelettelement einer unterpleistozänen Flußpferd-Population zu beschrei-  
ben und osteometrisch zu fixieren. Die bisherigen Funde repräsentieren mindestens 21 Individuen in  
verschiedenen Altersstadien.

Auf Grund der Konfiguration der Gesichtsschädelknochen sowie einer Tetraprotodontie im Milch- und  
definitiven Gebiß ist das Material dem *amphibius*-Kreis innerhalb des afrikanisch-europäischen *Hippo-  
potamus*-Zweiges zuzuordnen. Einer Abtrennung vom Rezentmaterial wird nachzeitigem Kennt-  
nisstand subspezifischer Rang zugestanden, so daß unter Beachtung der Internationalen Regeln für die  
Zoologische Nomenklatur der Name *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest, 1822 als gültig an-  
gesehen wird.

Die im Fundgut relativ häufigen Metapodien lassen die Fixierung des Sexualdimorphismus möglich er-  
scheinen. Eine mit abnehmendem geologischen Alter innerhalb des *amphibius*-Kreises festgestellte Ten-

<sup>5</sup> Nach Cregut u. Guérin (1979, 460) handelt es sich bei  
*Praeovibos schmidtgeni* Schertzer, 1937 um ein Synonym  
für *P. priscus* Staudinger, 1908. Prinzipielle Änderungen in

der ableitbaren ökologischen Aussage ergeben sich aus  
dieser wohl zutreffenden Feststellung nicht.

denz zur relativen Vergrößerung der bei der »Schwimmbewegung« wirksamen Hand- bzw. Fußfläche im Verhältnis zur Gesamtdimension der jeweiligen Extremität wird als fortschreitende Anpassung an aquatisch geprägte Lebensräume gewertet.

Da nach Vergleichen ein frühmittelpleistozänes oder jüngeres Alter der Funde auszuschließen ist, gehören sie einer frühen, möglicherweise der ersten Einwanderungswelle von *Hippopotamus* nach West- bzw. Mitteleuropa an. Mit hoher Wahrscheinlichkeit führte die vom mediterranen Küstenraum ausgehende Migration nach Norden über das Rhône- und Saône-Tal sowie durch die Burgundische Pforte in das Rhein-Main-Gebiet, von wo aus ein Überwecheln östlich der Rhön in die Werra möglich erscheint. Nach Norden bildete der Höhenzug des Thüringer Waldes eine durch seine geomorphologischen Gegebenheiten geprägte ökologische Migrationsbarriere.

Mit dem Nachweis von *Hippopotamus* in Untermaßfeld verschiebt sich die Westgrenze der Europäisch-Westsibirischen Kontinentalfazies des Unterpleistozäns zu Gunsten der Atlantischen Fazies von Rhein-Main-Gebiet über den fränkischen Raum südlich des Thüringer Waldes bis in das mittlere Werratal. Damit wird der Thüringer Wald Teil dieser Faunengrenze.

### Summary

The vertebrate remains of the fossil locality of Untermaßfeld have been deposited in fluvial sand within the lee slope of a talus fan. The pattern of occurrences includes articulated parts of skeletons, isolated bones and polyspecific concentrations.

As a result of systematic excavations, it was possible to obtain a series of almost every skeletal element of a Lower Pleistocene *Hippopotamus* population. The fossil material represents at least 21 animals of different ages.

Based on the configuration of the facial elements of the cranium and the tetraprotodonty in milk- and permanent dentitions, the material was referred to the *amphibius*-type within the African-European *Hippopotamus* branch. Separation from the modern *Hippopotamus* is suggested to be at the subspecific level. According to the International Rules of the Zoological Nomenclature, the name *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest, 1822 is valid.

Metapodials are common at the fossil locality. It is believed that these bones are likely to be good indicators of sexual dimorphism. With decreasing geological age the tendency towards a relative enlargement of the palm of manus and pes with respect to the dimension of the whole extremity is noted within the *amphibius*-type. This evolutionary trend, believed to permit more effective »swimming«, may therefore show a progressive adaptation to aquatic environments.

Because an early Middle Pleistocene or even younger age for this hippo population is excluded by comparison, the fossils represent an early, perhaps the first, migration wave of *Hippopotamus* towards West resp. Middle Europe. From the Mediterranean coastal area the dispersal towards the north may have been via the Rhône- and Saône valley and the Burgundian Gate into the Rhine-Main-valley, from where a movement east of the Rhön mountains into the Werra river valley may have been possible. Towards the north, however, the chain of the Thüringer Wald mountains acted as a geomorphological resp. ecological barrier.

With the occurrence of *Hippopotamus* at Untermaßfeld, the western boundary of the European-West Siberian Lower Pleistocene Continental Facies shifted in favour of the Atlantic Facies from the Rhine-Main valley via the Franconian area south of the Thüringer Wald mountains as far as the middle course of the Werra river valley. With the shift, the Thüringer Wald mountains became a part of this faunal boundary.

## Danksagung

Während der Bearbeitung des vorgelegten Materials erfuhr ich weitreichendes Interesse und vielfache Unterstützung. In erster Linie darf ich mich bei Herrn Prof. Dr. H. Nestler (Greifswald), dem wissenschaftlichen Betreuer der zugrunde liegenden Dissertation für eine stets freundliche Förderung bedanken. Für zahlreiche Hinweise und Diskussionen danke ich meinem Vater, Herrn Prof. Dr. Dr. H.-D. Kahlke (Weimar). Verbunden bin ich weiterhin Frau Dr. R. Angermann (Berlin) sowie den Herren Dr. L. Briedermann (Eberswalde), Dr. A. Feiler (Dresden), Dr. L. Schmidt (Greifswald) und Prof. Dr. G. Seifert (Leipzig) für die Ermöglichung des Zugangs zu rezentem Vergleichsmaterial. Diskussionen, Hinweise, Mitteilungen und Unterstützung bei der Literaturbeschaffung verdanke ich Dr. A. Currant (London), Prof. Dr. L. Eissmann (Leipzig), Dr. M. Faure (Lyon), OA Prof. Dr.

S. Genz (Weimar), Prof. Dr. H. Haubold (Halle), Dr. W.-D. Heinrich (Berlin), Prof. Dr. H. Hemmer (Mainz), Prof. Dr. D. A. Hooijer (†) (Oegstgeest), Prof. Dr. R. Ippen (Berlin), Prof. Dr. W. v. Koenigswald (Bonn), Dr. T. van Kolfschoten (Utrecht), Dr. L. Maul (Weimar), Prof. Dr. J. K. Melentis (Thessaloniki), D. Mol (Hoofddorp), Prof. Dr. B. Sala (Ferrara), Prof. Dr. R. J. G. Savage (Bristol), SR Dr. I. Schädel-Höpfner (Weimar), Prof. Dr. P. Y. Sondaar (Utrecht), Dr. K. J. Steensma (Utrecht), Dr. A. J. Stuart (Norwich), Dr. A. J. Sutcliffe (London), Dr. C. Turner (Cambridge), Dr. H. Ullrich (Berlin) sowie Y. Vervoort-Kerkhoff (Schiedam). Mein besonderer Dank gilt Herrn H. Wöllner (Weimar) für die Anfertigung der Zeichnungen zum osteologischen Fundgut sowie Herrn K. Steiner (Weimar) für die Erledigung der notwendigen Fotoarbeiten.

## Literatur

Adam, K. D. 1954: Die mittelpleistozänen Faunen von Steinheim an der Murr (Württemberg). *Quaternaria* 1, 131-144, Roma.

1965: Neue Flußpferd-Funde am Oberrhein. *Jahresh. geol. Landesamt Baden-Württemberg* 7, 621-631, Freiburg i. Br.

Azzaroli, A. 1977: The Villafranchian Stage in Italy and the Plio-Pleistocene Boundary. *Neogene Quaternary Boundary Proc. II Symposium, Bologna 1975. Gionale di Geologia* (2), 41, I-II, 61-79, Bologna.

1983: Quaternary mammals and the »End-Villafranchian« dispersal event – A turning point in the history of Eurasia. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* 47, 117-139, Amsterdam.

Azzaroli, A., Giuli, C. de, Ficcarelli, G. u. Torre, D. 1982: Table of the stratigraphic distribution of terrestrial mammalian faunas in Italy from the Pliocene to the Early Middle Pleistocene. *Geogr. Fis. Dinam. Quat.* 5, 55-58, Torino.

Bernsen, J. J. A. 1931: Eine Revision der fossilen Säugetierfauna aus den Tonen von Tegelen. IV. *Sus strozzii* MENE-GHINI. *Naturhist. Maandbl.* 20 (7), 104-108, Maastricht.

Blandamura, F. u. Azzaroli, A. 1977: L' »Ippopotamo Maggiore« di Filippo Nesti. *Atti Ac. Naz. Lincei. Mem. ser. 8* (14), 169-188, Roma.

Boekschoten, G. J. u. Sondaar, P. Y. 1966: The Pleistocene of the Katharo Basin (Crete) and its Hippopotamus. *Bijdr. Dierkd.* 36, 17-42, Amsterdam.

1972: On the fossil Mammalia of Cyprus. II. *Proc. Kon. Nederl. Akad. Wet., Ser. B.* 75 (4), 326-338, Amsterdam.

Boné, E. u. Singer, R. 1975: Clacton-on-Sea, ein interglazialer Biotop und eine interglaziale Biozönose. *Quartärpaläontologie* 1, 183-186, Berlin.

Bonifay, M. F. 1969: Faunes Quaternaires de France. In: *Études franc. Quatern. VIII<sup>e</sup> Congr. INQUA* 127-142, Paris.

1971: Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France. *Mus. Natl. Hist. Nat., Mém., Sér. C* 21 (2), 43-377, Paris.

Bostanci, E. 1972: The cave excavations in the Kanal cave on the Mediterranean Coast of Anatolia. In: *VIII<sup>e</sup> Congr. INQUA, Études Quatern. Monde, Vol. 2*, Paris.

Bourliere, F. u. Verschuren, J. 1960: Exploration du Parc National Albert, Fasc. 1. Introduction à l'écologie des Ongulés du Parc National Albert. *Inst. Parcs. Nation. Congo Belge*, 158 S., Hayez; Bruxelles.

Brochet, G., Chaline, J. u. Poplin, F. 1983: Courterolles (Yonne), une faune interglaciaire à hippopotame (Waalien?) et une microfaune steppique à *Allophaiomys* (Ménapien?) du Pleistocène inférieur. *Mém. Soc. Prehist. France* 16, 15-18, Paris.

Brüning, H. 1978: Zur Untergliederung der Mosbacher Terrassenabfolge und zum klimatischen Stellenwert der Mosbacher Tierwelt im Rahmen des Cromer-Komplexes. *Mainzer naturwiss. Arch.* 16, 143-190, Mainz.

Caloi, L., Palombo, M. R. u. Petronio, C. 1980: Resti cranici di *Hippopotamus antiquus* (= *H. major*) e *Hippopotamus amphibius* conservati nel Museo di Paleontologia dell'Università di Roma. *Geol. Rom.* 19, 91-119, Roma.

Cave, A. J. E. u. Blackwood, H. J. J. 1965: Traumatic deformity of hippopotamus tusks. *J. Zool.* 146, 447-450, London.

- Cornydou, S. C. 1977: The taxonomy and nomenclature of the Hippopotamidae (Mammalia, Artiodactyla) and a description of two new fossil species. I. The nomenclature of the Hippopotamidae. Proc. Kon. Nederl. Akad. Wet., Ser. B 80 (2), 61-71, Amsterdam.
- Coxon, P., Hall, A. R., Lister, A. u. Stuart A. J. 1980: New evidence on the vertebrate fauna, stratigraphy and palaeobotany of the interglacial deposits at Swanton Morley, Norfolk. Geol. Mag. 117 (6), 525-546, Cambridge.
- Cregut, E. u. Guérin, C. 1979: Première découverte en Europe sud-occidentale de *Praeovibos priscus* (Mammalia, Artiodactyla, Ovipovinae) dans le gisement pléistocène moyen anté-rissien de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales, France). Géobios 12 (3), 459-465, Lyon.
- Cuvier, G. 1804: Sur les ossemens fossiles d'hippopotame. Ann. Mus. Natl. Hist. Nat. 5, 99-122, Paris. (n.v.)
- 1821: Recherches sur les ossemens fossiles, où l'on rétablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces. Nouv. Ed., I, contenant le discours préliminaire, et l'histoire des Eléphants, des Mastodontes et des Hippopotames fossiles. 340 S., d'Ocagne; Paris.
- Delair, J. B. 1969: North of the Hippopotamus belt: A brief review of Scottish fossil Mammals. Bull. Mammal. Soc. Brit. Isl. 31, 16-21, Saint Albans.
- Desmarest, A. G. 1822: Mammalogie ou description des espèces de mammifères. Seconde partie, contenant les ordres des Rongeurs, des Edentés, des Pachydermes, des Ruminans et des Cétacés 277-555, Agasse; Paris.
- Dietrich, W. O. 1928: Pleistocäne deutschostafrikanische *Hippopotamus*-Reste. Wiss. Ergebn. Oldoway-Exp., N. F. 3, 1-41, Leipzig.
- Dorst, J. u. Dandelot, P. 1973: Säugetiere Afrikas. 252 S., Parey; Hamburg, Berlin.
- Duerst, J. U. 1926: Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Säugern. In: E. Abderhalden (Hrsg.), Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. VII, Methoden der vergleichenden morphologischen Forschung 2, 125-530, Urban u. Schwarzenberg; Berlin, Wien.
- Duffield, L. F. 1973: Aging and sexing the post-cranial skeleton of *Bison*. Plains Anthropol. 18, 132-139, s. l.
- Eissmann, L. 1988: Die wichtigsten quartärgeologischen Forschungsergebnisse aus dem Saale-Elbe-Gebiet und ihre Bedeutung für die Quartärgeologie in Mitteleuropa (Thesen). In: L. Eissmann u. R. Wimmer (Hrsg.), Exkursionsf., Das Quartär des Saale-Elbe-Raums und seine Bedeutung für die mitteleuropäische Quartärforschung (Stratigraphie, Paläogeographie, exogene Tektonik) 3-16. Tagg. Gesellsch. Geol. Wiss. DDR in Berlin 1988, Berlin.
- Ellenberg, J. u. Kahlke, R.-D. 1997: Die quartärgeologische Entwicklung des mittleren Werratal und der Bau der unterpleistozänen Komplexfundstelle Untermaßfeld (in diesem Band).
- Faure, M. 1980: Introduction à l'étude des Hippopotamidae (Mammalia Artiodactyla) néogènes et quaternaires d'Europe occidentale. Diplom-Arbeit, Univ. Claude Bernard Lyon, 66 S., Lyon.
- 1981: Répartition des Hippopotamidae (Mammalia, Artiodactyla) en Europe occidentale. Implications stratigraphiques et paléocéologiques. Géobios 14 (2), 191-200, Lyon.
- 1982: Les hippopotames fossiles de la région d'Issoire (Puy-de-Dôme). Rev. Sci. nat. Auvergne 48, 11-21, Clermont-Ferrand.
- 1983: Les Hippopotamidae (Mammalia, Artiodactyla) d'Europe occidentale. Dissertation, Univ. Claude Bernard Lyon, 233 S., Anl.-Bd., Lyon.
- 1984: *Hippopotamus incognitus* nov. sp., un hippopotame (Mammalia, Artiodactyla) du Pléistocène d'Europe occidentale. Géobios 17 (4), 427-434, Lyon.
- 1985: Les hippopotames quaternaires non-insulaires d'Europe occidentale. Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon 23, 13-79, Lyon.
- 1986: Les Hippopotamides du Pléistocène ancien d'Oubeidiyeh (Israel). In: E. Tchernov u. C. Guérin (Hrsg.), Les Mammifères du Pléistocène Inferieur de la Vallée du Jourdain a Oubeidiyeh 107-142. Mém. Trav. Centre Rech. Franç. Jerusalem 5, Paris.
- Faure, M. u. Guérin, C. 1979: Le problème de l'hippopotame villafranchien de Sènèze (Haute-Loire, France) et ses implications biostratigraphiques. In: 7<sup>e</sup> R.A.S.T. 184. Soc. Géol. Fr., Paris.
- Fejfar, O. 1958: Einige Beispiele der Benagung fossiler Knochen. Anthropol. 7, 145-149, Praha.
- Frädrich, H. 1967: Das Verhalten der Schweine (Suidae, Tayassuidae) und Flußpferde (Hippopotamidae). In: J. G. Helmcke, H. v. Lengerken, D. Starck u. H. Wermuth (Hrsg.), Handbuch der Zoologie 1-42. 8. Bd., 42. Lfg., de Gruyter; Berlin.
- Garutt, V. E. 1977: Zubnaâ sistema slonov v ontogeneze i filogeneze. (Das Zahnsystem der Elefanten in Ontogenese und Phylogenese). Akad. Nauk SSSR, Tr. Zool. Inst. 73, 3-36, Leningrad. (russisch).
- Gibbard, P. L. 1986: Pollen Analyses from *Hippopotamus* Bones from the Cromer Forest Bed Series. In: A.J. Stuart, Pleistocene Occurrence of *Hippopotamus* in Britain. Quartärpaläontologie 6, 216-217, Berlin.
- Gibbard, P. L. u. Stuart, A. J. 1975: Flora and vertebrate fauna of the Barrington Beds. Geol. Mag. 116 (5), 493-501, London.

- Gibbard, P. L. u. Zalasiewicz, J. A. (Hrsg.) 1988: Pliocene - Middle Pleistocene of East Anglia. Field Guide. 195 S., Quaternary Res. Assoc., Cambridge.
- Giuli, C. de 1986: Late Villafranchian faunas of Italy: the Selvella Local Fauna in the southern Chiana Valley, Umbria. *Palaeontogr. Ital.* 74, 11-50, Pisa.
- Giuli, C. de, Ficarelli, G., Mazza, P. u. Torre, D. 1983: Confronto tra successioni marine e continentali del Pliocene e Pleistocene inferiore in Italia a nell'area mediterranea. *Boll. Soc. Paleontol. Ital.* 22, 323-328, Roma.
- Gromov, V. I., Nikiforova, K. V. u. Kahlke, H.-D. 1978: Großsäugerstratigraphie im Gebiet der skandinavischen Vereisungen. *Schriftenr. geol. Wiss.* 9, 145-160, Berlin.
- Haltenorth, T. u. Diller, H. 1977: Säugetiere Afrikas und Madagaskars. 403 S., BLV; München, Bern.
- Heinrich, W.-D. 1977: Die Überlieferung von Fossilien und Lebensspuren im fossilen Tierbautensystem von Pisede bei Malchin. *Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin. Math.-nat. R.* 26 (3), 229-240, Berlin.
- Hooijer, D. A. 1942: On the supposed hexaprotodont milk dentition in *Hippopotamus amphibius* L. *Zool. Meded.* 24 (1-2), 187-196, Leiden.
- 1946: Notes on some Pontian mammals from Sicily, figured by Seguenza. *Arch. Néerl. Zool.* 7 (3-4), 301-333, Leiden.
- 1950: The fossil Hippopotamidae of Asia, with notes on the recent species. *Zool. Verh. Rijksmus. Nat. Hist. Leiden* 8, 1-124, Leiden.
- 1952: Facts and fiction in Hippopotamology. *Osiris* 10, 109-116, Bruges.
- 1961: Middle Pleistocene Mammals from Latamne, Orontes Valley, Syria. *Ann. Archéol. Syrie* 11, 117-132, Damascus.
- Houtekamer, J. L. u. Sondaar, P. Y. 1979a: Osteology of the fore limb of the Pleistocene dwarf hippopotamus from Cyprus with special reference to phylogeny and function (I). *Proc. Kon. Nederl. Akad. Wet. Ser. B.* 82 (4), 411-429, Amsterdam.
- 1979b: Osteology of the fore limb of the Pleistocene dwarf hippopotamus from Cyprus with special reference to phylogeny and function (II). *Proc. Kon. Nederl. Akad. Wet., Ser. B* 82 (4), 430-448, Amsterdam.
- Hue, E. 1907: Musée ostéologique. Étude de la faune quaternaire. Ostéométrie des Mammifères, Fasc. 1. 50 S., 186 Taf., Schleicher Frères; Paris.
- Jánossy, D. 1962a: Az első fosszilis vizilóleletek hazánk Pleisztocénjéből. *Különlény. Állatt. Közlem.* 49 (1), 63-73, Budapest.
- 1962b: Der erste Nachweis von *Hippopotamus antiquus* Desmarest, 1822 im ungarischen Altpleistozän (Budapest). *Különlény. Állatt. Közlem.* 49 (1), 73-74, Budapest.
- Kahlke, H.-D. 1961: Revision der Säugetierfaunen der klassischen deutschen Pleistozän-Fundstellen von Süßenborn, Mosbach und Taubach. *Geologie* 10 (4/5), 493-532, Berlin.
- 1965a: Zur Grenze Unterpleistozän/Mittelpleistozän. *Ber. geol. Gesellsch. DDR, A* 10 (1), 5-6, Berlin.
- 1965b: Die stratigraphische Stellung der Faunen von Voigtstedt. Zur Grenze des kontinentalen Unterpleistozän/Mittelpleistozän im zentraleuropäischen Raume. *Paläontol. Abh., A* 2 (2/3), 691-692, Berlin.
- 1973: The Macro-faunas of Continental Europe during the Middle Pleistocene: stratigraphic sequence and problems of inter-correlation. *Burg Warstein Symposium No. 58. Stratigraphy and patterns of Cultural Change in the Middle Pleistocene.* 48 + 12 S., Wenner Gren Foundation, New York.
- 1982: *Hippopotamus antiquus* Desmarest, 1822 aus dem Pleistozän von Meiningen in Südhüringen (Bezirk Suhl). *Z. geol. Wiss.* 10 (7), 943-949, Berlin.
- Kahlke, R.-D. 1984: Die unterpleistozänen *Hippopotamus*-Reste von Untermaßfeld bei Meiningen (Vorbericht). In: H. Haubold (Hrsg.), *Tagungsmaterialien 50 Jahre Geiseltalmuseum und Fortschritte der Paläontologie.* 19. Tagg. Gesellsch. Geol. Wiss. DDR in Halle 1984, Berlin.
- 1985a: Altpleistozäne *Hippopotamus*-Reste von Untermaßfeld bei Meiningen (Bezirk Suhl, DDR) (Vorläufige Mitteilung). *Säugetierkd. Inform.* 2 (9), 227-233, Jena.
- 1985b: Untersuchungen zur Incisivenreduktion an altpleistozänen *Hippopotamus*-Mandibeln von Untermaßfeld bei Meiningen (Bezirk Suhl, DDR). *Biol. Rdsch.* 25 (5), 315-321, Jena.
- 1987a: Die unterpleistozänen *Hippopotamus*-Reste von Untermaßfeld bei Meiningen (Bezirk Suhl, DDR). Ein Beitrag zur Forschungs-, Entwicklungs- und Verbreitungsgeschichte fossiler Hippopotamiden in Europa. *Dissertation Ernst-Moritz-Arndt-Univ. Greifswald*, 167 S., Anl. Bd., Greifswald.
- 1987b: On the Occurrence of *Hippopotamus* (Mammalia, Artiodactyla) in the Pleistocene of Achalkalaki (Gruzinian SSR, Soviet Union) and on the Distribution of the Genus in South-East Europe. *Z. geol. Wiss.* 15 (3), 407-414, Berlin.
- 1987c: Übersicht zur Geschichte der Erforschung fossiler Hippopotamiden in Europa (Mammalia, Artiodactyla). *Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierkd. Dresden* 43 (4), 25-40, Dresden.
- 1989a: Fötus-Reste von *Hippopotamus* aus der unterpleistozänen Komplexfundstelle Untermaßfeld bei Meiningen (Südhüringen, DDR). *Freiberger Forsch.-H., C* 419, 45-50, Leipzig.

- 1989b: Zur Biogeographie und Ökologie von *Hippopotamus* im europäischen Pleistozän. Ethnogr. -Archäolog. Z. 30 (3), 472-478, Berlin.
- 1989c: Die unterpleistozänen *Hippopotamus*-Reste von Würzburg-Schalksberg. Quartär 39/40, 67-94, Bonn.
- 1990: Zum Stand der Erforschung fossiler Hippopotamiden (Mammalia, Artiodactyla). Eine Übersicht. Quartärpaläontologie 8, 107-118, Berlin.
- 1997: Zur Entdeckungs- und Erforschungsgeschichte der unterpleistozänen Komplexfundstelle Untermaßfeld (in diesem Band).
- Knight, R. R. 1966: Bone characteristics associated with aging in elk. J. Wildl. Manag. 30, 369-374, s. 1.
- Koch, T. 1960: Lehrbuch der Veterinär-Anatomie. Bd. 1. Bewegungsapparat. 380 S., Fischer; Jena.
- Kock, D. 1970: Die Verbreitungsgeschichte des Flußpferdes *Hippopotamus amphibius* Linné, 1758 im unteren Nilgebiet. Säugetierkd. Mitt. 18, 12-25, München.
- Koenigswald, G. H. R. v. 1965: Das Leichenfeld als Biotop. Zool. Jahrb. System. 92, 73-82, Hamburg.
- Koenigswald, W. v. 1973: Veränderungen in der Kleinsäugerfauna von Mitteleuropa zwischen Cromer und Eem (Pleistozän). Eiszeitalter u. Gegenwart 23/24, 159-167, Öhringen.
- 1983: Die Säugetierfauna des süddeutschen Pleistozäns. In: H.-J. Müller-Beck (Hrsg.), Urgeschichte in Baden-Württemberg 167-216; Theiss, Stuttgart.
- 1988: Paläoklimatische Aussage letztinterglazialer Säugetiere aus der nördlichen Oberrheinebene. In: W. v. Koenigswald (Hrsg.), Zur Paläoklimatologie des letzten Inter-glazials im Nordteil der Oberrheinebene 205-314. Paläoklimaforsch. 4, Stuttgart.
- Koenigswald, W. v. u. Löscher, M. 1982: Jungpleistozäne *Hippopotamus*-Funde aus der Oberrheinebene und ihre biogeographische Bedeutung. N. Jahrb. Geol. u. Palänt., Abh. 163 (3), 331-348, Stuttgart.
- Koenigswald, W. v. u. Tobien, H. 1987: Bemerkungen zur Altersstellung der pleistozänen Mosbach-Sande bei Wiesbaden. Geol. Jahrb. Hessen 115, 227-237, Wiesbaden.
- Kökten, K. 1955: Ein allgemeiner Überblick über die prähistorischen Forschungen in der Karain-Höhle bei Antalya. Türk. Tarik. Kurumi Bellet. 19, 271-293, Ankara.
- Kolfschoten, T. v. u. Vervoort-Kerkhoff, Y. 1985: Nijlpaarden van Nederlandse bodem en uit de Noordzee. Cranium 2 (2), 36-43, Dieren.
- Kuss, S. E. 1957: Altpleistozäne Reste des *Hippopotamus antiquus* DESMAREST vom Oberrhein. Jahresh. geol. Landesamt Baden-Württemberg 2, 299-331, Freiburg i. Br.
- Laws, R. M. 1968: Dentition and ageing of the *Hippopotamus*. E.-Afr. Wildl. J. 6, 19-52, s.l.
- Leonardi, P. 1948: L'Ippopotamo del Valdarno. Studio dei resti fossili di *Hippopotamus amphibius major* Cuvier conservati nelle collezioni del Museo geo-paleontologico dell'Università di Firenze. Palaeontogr. Ital. 43, n. s. 13, 17-43, Pisa.
- Lock, J. M. 1972: The effects of Hippopotamus grazing on grasslands. J. Ecol. 60, 445-467, London.
- Mania, D. 1983: Zum Stand der Untersuchung weiterer Fossilgruppen aus dem Travertin von Bilzingsleben. In: D. H. Mai, D. Mania, T. Nötzold, V. Töpfer, E. Vlček u. W.-D. Heinrich: Bilzingsleben II. *Homo erectus* - seine Kultur und seine Umwelt 157-160. Veröff. Landesmus. Vorgesch. Halle 36, Berlin.
- Matthes, E. 1939a: Abnorme Mandibularcanini bei *Hippopotamus*. Z. Anatom. Entwicklungsgesch. 110 (2), 181-211, Berlin.
- 1939b: Dimensoes, forma e posicao dos caninos inferiores do hipopotamo. Rev. Fac. Cién. Univ. Coimbra 8, 5-26, Coimbra.
- Mäuser, M. 1987: Geologische und paläontologische Untersuchungen an der altpleistozänen Säugetier-Fundstelle Würzburg-Schalksberg. Münchner Geowiss. Abh., A., Geol. und Paläont. 11, 1-77, München.
- Melentis, K. J. 1964: Aneyresis apolithomenon Rinokeraton, Ippopotamon kai eteron thelastikon eis ten Lekanen tes Megalopoleos. Prakt. Akad. Athenon 39, 388-400, Athenais (griechisch).
- 1965: Studien über fossile Vertebraten Griechenlands. 5. Über *Hippopotamus antiquus* DESMAREST aus dem Mittelpleistozän des Beckens von Megalopolis im Peloponnes (Griechenland). Ann. géol. pays Hellén., Ser.1, 16, 403-435, Athen.
- Petzsch, H. 1975: Säugetiere. 4. Aufl., 487 S., Urania; Leipzig, Jena.
- Reynolds, S. H. 1922: Monograph on the British Pleistocene Mammalia. Vol. III, Part I. *Hippopotamus*. 38 S., Palaeontograph. Soc., London.
- Rich, T. H. V., Fortelius, M., Rich, P. V. u. Hooijer, D. A.: The supposed *Zygomaturus* from New Caledonia is a Rhinoceros. A second solution to an Enigma and its Palaeogeographic Consequences (im Druck).
- Rutte, E. 1967: Die Cromer-Wirbeltierfundstelle Würzburg-Schalksberg. Abh. Naturwiss. Ver. Würzburg 8, 1-26, Würzburg.
- Sala, B. 1977: L'ippopotamo nel Pleistocene superiore in Italia. Considerazioni paleoecologiche. Riv. Sci. Preist. 32, (1-2), 283-286, Firenze.

- Schneider, K. M. 1954/55: Flußpferdgeburt an Land. Wiss. Z. Karl-Marx-Univ. Leipzig, Math.-naturwiss. R. 4 (3/4), 323-336, Leipzig.
- Schomburg, H. 1956: Pulsschlag der Wildnis. 5. Aufl., 264 S., Verl. Nation; Berlin.
- Schumacher, G.-H. u. Schmidt, H. 1982: Anatomie und Biochemie der Zähne. 3. Aufl., 569 S., Verl. Volk u. Gesundh.; Berlin.
- Schütt, G. 1974: Die Carnivoren von Würzburg-Schalksberg. Mit einem Beitrag zur biostratigraphischen und zoogeographischen Stellung der altpleistozänen Wirbeltierfauna vom Mittelmain (Unterfranken). N. Jahrb. Geol. u. Paläont. Abh. 147 (1), 61-90, Stuttgart.
- Seilacher, A. 1970: Begriff und Bedeutung der Fossil-Lagerstätte. N. Jahrb. Geol. u. Paläont. Monatsh. 143 (1), 34-39, Stuttgart.
- Soergel, W. 1939: Unter welchen klimatischen Verhältnissen lebten zur Bildungszeit der altdiluvialen Kiese von Süßenborn *Rangifer*, *Ovibos* und *Elephas trogontherii* in Mittel- und Norddeutschland? Z. Dt. Geol. Gesellsch. 91 (11), 828-835, Berlin.
- 1940a: Der Klimacharakter des Mammuts. Paläont. Z. 22 (1), 29-55, Berlin.
- 1940b: Zur biologischen Beurteilung diluvialer Säugetierfaunen. Sitz. Ber. Heidelberger Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl. 4, 1-39, Heidelberg.
- 1943: Der Klimacharakter der als nordisch geltenden Säugetiere des Eiszeitalters. Sitz.-Ber. Heidelberger Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl. 4, 1-36, Heidelberg.
- Sondaar, P. Y. 1977: Insularity and its effect on Mammal evolution. In: M. K. Hecht, P. C. Goody u. B. M. Hecht (Hrsg.), Major patterns in Vertebrate evolution 671-707, Plenum; New York.
- Sondaar, P. Y. u. Boekschoten, G. J. 1967: Quaternary Mammals in the South Aegean Island Arc; with notes on other fossil Mammals from the Coastal Regions of the Mediterranean. II. Proc. Kon. Nederl. Akad. Wet., Ser. B 70 (5), 565-576, Amsterdam.
- Steensma, K. J. 1988: Plio-Pleistozäne Großsäugetiere (Mammalia) aus dem Becken von Kastoria/Grevena, südlich von Neapolis - NW-Griechenland. Dissertation Tech. Univ. Clausthal, 315 S., Clausthal.
- Steinmüller, A. u. Unger, K. P. 1974: Känozoikum. Paläogeographisch-fazielle und morphologische Entwicklung. In: W. Hoppe u. G. Seidel (Hrsg.), Geologie von Thüringen 845-855, Haak; Gotha, Leipzig.
- Stromer, E. 1914: Mitteilungen über Wirbeltierreste aus dem Mittelpliocän des Natrontales (Ägypten). 3. Artiodactyla: A. Bunodontia: Flußpferd. Z. Dt. Geol. Gesellsch. 66 (1), 1-33, Berlin.
- Stuart, A. J. 1981: A Comparison of the Middle Pleistocene Mammal Faunas of Voigtstedt (Thuringia, GDR) and West Runton (Norfolk, England). Quartärpaläontologie 4, 155-163, Berlin.
- 1986: Pleistocene Occurrence of *Hippopotamus* in Britain. Quartärpaläontologie 6, 209-218, Berlin.
- Sutcliffe, A. J. 1959: The hippopotamus in Britain. Bull. Mammal. Soc. Brit. Isl. 11, 36-40, Birmingham.
- 1960: Joint Mitnor Cave, Buckfastleigh. Trans. Torquay Hist. Soc. 13 (1), 1-28, Torquay.
- 1964: The Mammalian Fauna. In: G. Ovey (Hrsg.), The Swanscombe skull. A survey of research on a Pleistocene site 85-111. Royal Anthropol. Inst. Great Britain & N. Ireland, Occas. Pap. 20, London.
- 1970: Spotted Hyaena: Crusher, Gnawer, Digester and Collector of Bones. Nature 227 (5263), 1110-1113, London.
- Tchernov, E. u. Guerin, C. 1986: Conclusion sur la faune du gisement pléistocène ancien d'Oubeidiyeh (Israel): Implications paléoécologiques, biogéographiques et stratigraphiques. In: E. Tchernov u. C. Guérin (Hrsg.), Les Mammifères du Pléistocène inférieur de la Vallée du Jourdain a Oubeidiyeh 351-398. Mém. Trav. Centre Rech. Franç. Jérusalem 5, Paris.
- Tischendorf, F. 1952: Quantitativ-vergleichende Untersuchungen zur funktionellen Morphologie des Hippopotamidengebisses. Anatom. Anz. 98, 317-323, Jena.
- Torre, D. 1987: Pliocene and Pleistocene Marine-Continental Correlations. Ann. Inst. Geol. Publ. Hung. 70, 71-76, Budapest.
- Turner, C. 1975: Der Einfluß großer Mammalier auf die interglaziale Vegetation. Quartärpaläontologie 1, 13-19, Berlin.
- Vekua, A. K. 1959: O gippopotame iz nižneplejstocenovyh otloženij Gruzii. (Über das Flußpferd aus den unterpleistozänen Ablagerungen Grusiniens.) Akad. Nauk Gruz. SSR, Soob. 23 (5), 561-566, Tbilisi (russisch).
- 1962: Ahalkalaskaâ nižneplejstocenaâ fauna mlekopitavusih. (Die unterpleistozäne Säugerfauna von Achalkalaki.) 207 S., Izd. Akad. Nauk Gruzinskoj SSR; Tbilisi. (georgisch, mit russischer und englischer Zusammenfassung).
- 1986: The Lower Pleistocene Mammalian Fauna of Akhalkalaki (Southern Georgia, USSR). Palaeontogr. Ital. 74, 63-96, Pisa.
- Veršagin, N. K. u. Ukrainzeva, V. V. 1985: Proishozhdenie i stratigrafiâ Berelëhskogo »kladbiša« mamontov. (Entstehung und Stratigraphie des »Mammutfriedhofs« von Berelyokh.). Tr. Akad. Nauk SSSR, Zool. Inst. 131, 104-113, Leningrad (russisch).

- Verheyen, R. 1954: Monographie éthologique de l'hippopotame (*Hippopotamus amphibius* LINNÉ). In: Exploration Parc National Albert 1-91, Inst. parcs nation. Congo belge, Bruxelles.
- Vervoort-Kerkhoff, Y. u. Kolfshoten, T. v. 1988: Pleistocene and Holocene mammalian faunas from the Maasvlakte near Rotterdam (The Netherlands). Meded. Werkgr. Tert. Kwart. Geol. 25 (1), 87-98, Leiden.
- Walker, D. N. 1987: Sequence of epiphyseal fusion in the Rocky Mountain Bighorn Sheep. Great Basin Naturalist 47 (1), s. 1.
- Wehrli, H. 1956: Analyse zweier Faunenfundstellen in den jungpleistozänen Ablagerungen des südlichen Münsterlandes: Ternsche bei Selm und Stuckenbusch bei Herten. – Geologie 5 (4/5), 271-287, Berlin.
- Weigelt, J. 1927: Rezenten Wirbeltierleichen und ihre paläobiologische Bedeutung. 227 S., Weg; Leipzig.
- Wolsan, M. 1984: The Origin of Extra Teeth in Mammals. Acta Theriol. 29 (10), 128-133, Białowieża.
- Wüst, E. 1930: Die Bedeutung der geographischen Rassen für die Geschichte der diluvialen Säugetierfaunen. Paläont. Z. 12 (1), 6-13, Berlin.
- Zagwijn, W. H. u. Jong, J. de 1984: Die Interglaziale von Bavel und Leerdam und ihre stratigraphische Stellung im niederländischen Früh-Pleistozän. Meded. Rijks Geol. Dienst 37 (3), 155-169, Haarlem.
- Zapfe, H. 1939: Lebensspuren der eiszeitlichen Höhlenhyäne. Die urgeschichtliche Bedeutung der Lebensspuren knochenfressender Raubtiere. Palaeobiologica 7 (2), 111-146, Wien.