

SCHÄDELRESTE VON *HIPPOPOTAMUS* AUS DEM UNTERPLEISTOZÄN VON UNTERMASSFELD

1. Einleitung

Vorläufige Untersuchungsergebnisse zu den seit 1979 bei Untermaßfeld regelmäßig geborgenen unterpleistozänen *Hippopotamus*-Resten teilten H.-D. Kahlke (1982) und R.-D. Kahlke (1985a, 1985b, 1987a, 1999) mit. Das zum entsprechenden Zeitpunkt vorliegende Gesamtmaterial wurde im Rahmen einer Dissertation (R.-D. Kahlke 1987b) sowie als Teil der monographischen Abhandlung der Untermaßfelder Fauna (R.-D. Kahlke 1997) vorgestellt. Es umfaßt neben Belegen (z.T. Serien) nahezu aller postcranialen Skelettelemente Schädelteile mehrerer juveniler Individuen sowie in reichlichem Maße Reste entsprechender Milchgebisse. Allerdings lagen mit Ausnahme einiger noch nicht in Funktion gewesener unterer Incisiven und Caninen sowie mehrerer z.T. fragmentarisch überlieferter erster Molaren des Ober- und Unterkiefers keinerlei Funde definitiver Gebisse oder gar Schädel adulter Tiere vor.

Die Plangrabung Untermaßfeld erbrachte erst am 24. August 1989 das etwas zerscherbte Fragment eines Gesichtsschädels von *Hippopotamus*. Wenige Tage später, am 12. September, konnte unweit davon entfernt der zugehörige, allerdings beschädigte Gehirnschädelteil geborgen werden. Eine erste Abbildung des Gesichtsschädelfragmentes in situ findet sich bei R.-D. Kahlke (1991, Abb. 2), die Publikation des vorläufigen Grabungsplanes der Fundumgebung folgte in R.-D. Kahlke und Mania (1994, Abb. 2). Zwischenstadien der recht aufwendigen Präparation und Konservierung des Stückes zeigt Keiler (1995, Taf. 23).

Für die im folgenden beschriebenen, individuell zusammengehörigen Schädelreste wurde 1992 die gemeinsame Inventarnummer IQW 1992/ 23 909 (Mei. 23 438) vergeben. Zur Untersuchung der Zahnreihen mußte der trotz Konservierung sehr zerbrechliche Gesichtsschädelteil rechtsseitig auf eine zu diesem Zweck gefertigte Staffage gekippt werden. Zwei weitere Staffagen ermöglichen die Lagerung des Gehirnschädelfragments wahlweise auf seiner Ober- oder Unterseite.

2. Taphonomie

Der Gesichtsteil des Flußpferdschädels mit in situ nach unten gerichteter Bezahnung fand sich im Planquadrat Q 573. Die entsprechende Schädeloberseite (Nasalia) war 1,27 m unter dem 0-Niveau der Grabungsstelle, d. h. 0,27 m unter dem Hauptplanum eingebettet worden (Abb. 1, 2). Unmittelbar neben der linken Gesichtshälfte konnte 1,65 m unter 0-Niveau der caudale Teil des zugehörigen Palatinums entdeckt werden. Das auf der Schädeldecke liegende Fragment des Gehirnschädels wurde im östlich anschließenden Quadrat Q 563 1,55 m unter 0-Niveau angetroffen. Alle Funde lagerten im Bereich des Rinntiefsten der ausgefüllten Erosionsrinne – d. h. im unteren Teil der Oberen Fluviatilen Sande – innerhalb einer polyspezifischen Knochenkonzentration gemeinsam mit weiteren relativ großen und zu meist vollständig erhaltenen Schädel- und Skeletteilen von *Hippopotamus*, *Stephanorhinus*, *Eucladoceros*, *Bison* und *Ursus*.

Die sich über ca. 8 m² um die Schädelreste ausdehnende Knochenkonzentration (Abb. 3; Q 573-575, 563-565, 553-554) enthielt in relativ großer Zahl schwere postcraniale Skelettreste von zumindest zwei *Hippopotamus*-Individuen, darunter eine weitgehend vollständige linke Hinterextremität. Nach den individuellen Skelettmerkmalen zu urteilen, könnten zumindest einige Elemente dem gleichen Individuum angehört haben wie der Schädelrest selbst. Die entsprechenden Stücke entstammen offenbar einem Kadaver bzw. Teilkadaver, der in unmittelbarer Nähe der freigelegten Knochenkonzentration oder direkt am Ort disartikuliert wurde. Bei dem nahe der Condylen des *Hippopotamus*-Hinterhauptes in Q 564 1,65 m



Abb. 1 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest, Untermaßfeld, Gesichtsschädelfragment (von oben) neben Radulna dex., außerdem Femur dex. von *Stephanorhinus etruscus* (Foto: R.-D. Kahlke).



Abb. 2 *Hippopotamus amphibius antiquus*, Untermaßfeld, Gesichtsschädelfragment (von links) neben Radulna dex. (Foto: R.-D. Kahlke).

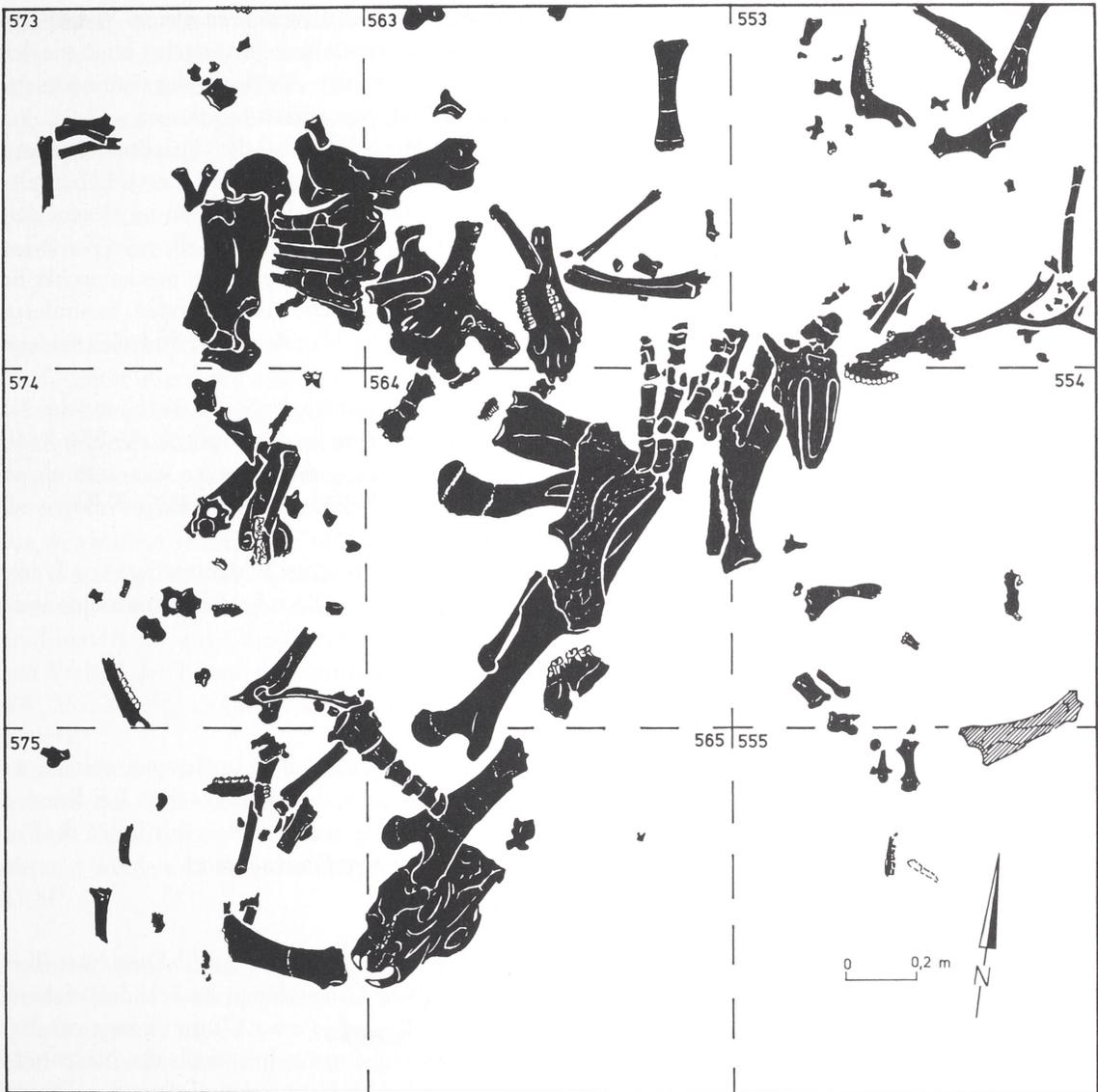


Abb. 3 Forschungsgrabung Untermaßfeld, Ausschnitt der Grabungsfläche (Planquadrate Q 573-575, 563-565, 553-555), polyspezifische Knochenkonzentration mit Schädelteilen (Q 573, 563) sowie postcranialen Skelettresten von *Hippopotamus amphibius antiquus* (u.a. weitgehend vollständige linke Hinterextremität) (Reinzeichnung: H. Wöllner und N. Fiebig).

unter 0-Niveau aufgefundenen Atlas IQW 1989/23 386 (Mei. 22 905) handelt es sich allerdings nicht um das individuell zugehörige Stück, sondern um den entsprechenden Halswirbel eines Nashorns.

Das endgültige Zerbersten des Flußpferdschädels ist aufgrund der unmittelbaren räumlichen Nachbarschaft der beiden aufgefundenen Hauptfragmente nur an der Einbettungsstelle vorstellbar. Nach Abtrennung vom Gesichtsteil gelangte die empfindliche Basis des Gehirnschädels nach oben. Dabei dürfte auch der hintere Teil des Gaumens abgetrennt worden sein. Einige, besonders linksseitig sehr deutlich angelegte, lang ausgezogene Bißspuren an den exponierten Hinterabschnitten der Jochbögen (Processus zygomaticus des Temporale) sowie ähnliche Spuren an beiden Occipitalcondylen könnten die Lageveränderung als Ergebnis von Carnivorenaktivitäten erklären. Die nicht mehr durch das hintere Mundhöhlendach geschützte Schädelhöhle wurde nun aufgebrochen. Allerdings finden sich weder hier noch

an der Schädelbasis Fraßspuren. Als Fragmentationsmechanismen sind Kollisionen mit im Wasser treibenden oder auf Grund liegenden Gegenständen sowie Trampling vorstellbar. Unversehrt blieb die dem Sediment aufsitzende Ventralseite des Gesichtsteils mit dem verbliebenen Abschnitt der Gaumenplatte. Die vordere Schnauzenpartie dürfte schon vorher schrittweise ausgebrochen worden sein.

Beobachtungen an zahlreichen Rezenschädeln von *Hippopotamus* zeigen, daß die Gesichtsschädelknochen in einem der Gebißabration des Fundes von Untermaßfeld entsprechenden mittleren Lebensalter (vgl. 4.) noch nicht vollständig verwachsen sind. Insbesondere die Ossa incisiva weisen zu diesem Zeitpunkt noch recht instabile Verbindungen zu den ihnen benachbarten Knochen, vor allem zu den Nasalia und Maxillen auf. Dies führt auch an osteologischen Präparaten schon bei geringer mechanischer Belastung gelegentlich zum Ausbrechen der vordersten Schnauzenteile. Die verbleibenden, exponierten und durch die schweren Canini besonders belasteten Rostralenden der Maxillen (am Fundstück fehlend) unterliegen danach selbstredend einer erhöhten Bruchgefährdung.

Während des Präparationsvorganges wurde am Untermaßfelder Fundstück die Sedimentfüllung der Nasenhöhle vollständig entfernt. Dabei fielen keinerlei isolierte Bruchstücke oder Splitter der empfindlichen Nasenmuscheln (Conchae) an. Offenbar hatten Fäulnisprozesse und eine sanfte Wasserdurchspülung die entsprechenden Knochenlamellen vor der Einsandung des Schädels bis auf einige Ansätze zerstört und die Reste ausgetragen.

Entsprechend des Spannungsplanes der neotektonischen Beanspruchung der Schichtenfolge von Untermaßfeld (Ellenberg u. R.-D. Kahlke 1997) erlitten beide Hauptfragmente des Schädels zusätzlich leichte Bruchdeformationen.

3. Beschreibung

3.1. Der Schädel

Es liegen die beiden Fragmente des Gesichts- und des Gehirnschädelabschnittes sowie zwei weitere, wegen instabiler Paßstellen zu den übrigen Funden isoliert aufbewahrte Bruchstücke vor. Bei letzteren handelt es sich um den vor der Orbita gebrochenen Abschnitt des Zygomaticum dex. mit Teilen des Processus temporalis sowie um die caudalen Teile des Palatinums mit dem Choanenrand.

Norma dorsalis (Taf. 77, 2-3)

Das Gesichtsschädelfragment ist nur bis zu seiner instabilsten Stelle in Höhe des P^{2/3}-Diastemas überliefert. Da die vordere Schnauzenpartie fehlt, kann die ursprüngliche Gesamtlänge des Schädels nicht abgeschätzt werden. Die Reste der Nasalia sind in caudaler Richtung auf je etwa 170 mm Länge erhalten. Ein Kontakt zu den rostral unvollständigen Frontalia existiert nicht mehr. Innerhalb der Nasenhöhle sind die Crista ethmoidalis sowie verbliebene Ansätze der dorsalen Nasenmuscheln erkennbar. Die von Brüchen durchzogenen Orbitalbereiche der Frontalia erheben sich bis zu 75 mm über die Stirnplatte. Ein sehr kurzer Sagittalkamm spaltet bereits nach 10 mm Länge in die sich scharf abzeichnenden Lineae temporales auf. Das Occiput neigt sich nur leicht nach vorn.

Norma occipitalis

Die weitgehend vollständige Occipitalregion erweist sich aufgrund ihres massiven Baues als der am besten erhaltene Teil des Schädelfundes. Die kräftigen Occipitalcondylen des insgesamt nahezu ebenen Hinterhauptes springen nur mäßig weit hervor. Der linke, unbeschädigte Processus jugularis senkt sich bis zur halben Höhe des benachbarten Condylus herab, sein rechtes Pendant reichte ursprünglich wesentlich weiter nach unten. Das Supraoccipitale wird durch eine nur wenig angedeutete Crista nuchae in den breiten Nacken- und einen schmaleren, geringfügig nach vorn geneigten Scheitelteil gegliedert. Die starke Crista sagittalis springt in der Medianebene nur wenige Millimeter ein.

Norma basilaris (Taf. 77, 1)

Die Schädelbasis ist von den Occipitalcondylen über Ex- und Basioccipitale bis zum Basisphenoid erhalten. Die Schädelhöhle wurde aufgebrochen. Ihre randlich mit Knochensplintern angereicherte Sedi-

mentfüllung mußte aus statischen Gründen belassen werden. Zur linken Ala temporalis besteht über die noch nicht vollständig verwachsen gewesene Knochennaht eine Paßstelle zum isoliert geborgenen Caudalteil des Palatinums. Dieser Kontakt erlaubt eine exakte Rekonstruktion der Lagebeziehungen innerhalb des Gesamtschädels und somit die Beurteilung des Neigungswinkels der Occipitalregion (s.u.). Das zusammengefügt nahezu vollständig vorliegende Palatinum läuft rostral in Höhe der mesialen M²-Cingularloben spitz zwischen den Maxillen aus. Auf dem Nasenboden blieben Teile der Crista nasalis sowie Trümmer des ventralen Vomerbereiches erhalten. Letztere sanken während der Einbettung rechtsseitig der Crista ab. Der erhaltene Teil des Gaumengewölbes erstreckt sich bis unmittelbar vor die P³.

Norma lateralis (Taf. 78)

Das Occiput überragt die Schädeldecke um ca. 35 mm. Bis auf den jeweiligen Processus zygomaticus liegen die Temporalia weitgehend vollständig vor. Der Porus acusticus externus mündet ca. 78 mm unter dem Schädeldach. Der getrennt aufbewahrte Abschnitt des Zygomaticum dex. besitzt nur noch eine sehr geringe Paßstelle nahe des Orbitalrandes zum übrigen Gesichtsschädel. Zwischen dem rostral gelegenen Corpus des rechten Zygomaticum und der Orbita existiert keine unmittelbare Paßstelle mehr.

Das weitgehend vollständige rechte Lacrimale weist eine breite Nahtfläche zum benachbarten (fehlenden) Nasalabschnitt auf. Damit wird eine für *Hippopotamus* im Gegensatz zu *Hexaprotodon* typische Trennung von Frontale und Maxillare (vgl. Coryndon 1977, 64-65) deutlich, die am Untermaßfelder Material bereits für das Calottenfragment eines Jungtierschädels [IQW 1980/15 336 (Mei. 14 848)] nach dem Verlauf der Nasofrontalsutur festgestellt worden war (R.-D. Kahlke 1987b, 35, 88-89, Taf. II, 1, 1997, 357, Taf. 46, 1). Linksseitig fehlen Zygomaticum, Lacrimale und anschließende Teile des Maxillarkörpers.

An den seitlichen Gesichtswänden wird die Deformation des Schädelgrundes besonders deutlich. Die vorhandenen Teile der Maxillarpforten wurden zerscherbt, so daß eine exakte Breitenmessung unterblieb. Zum Aufbau der Nasenhöhle mußte aus statischen Gründen beidseitig ein künstlicher Steg angebracht werden. In den überlieferten Oberkieferpartien befinden sich jeweils die Zahnreihen P³, dM₄, M¹-M³.

Lagebeziehungen innerhalb des Schädels (Taf. 78; Abb. 5, a)

Die auf Taf. 78 wiedergegebene Montage des Gesamtschädels basiert auf der Anordnung der beiden Hauptfragmente nach der stimmigen Rundung des rechten Orbitalrandes. Da der Gesichtsschädelteil in seiner Gesamtheit deformiert vorliegt, ist ein gleichzeitiges Anpassen der Kontaktstellen im basalen Teil, d. h. zwischen Caudalteil des Palatinums und linker Ala temporalis sowie innerhalb des Palatinums nicht möglich. Die entsprechenden Paßstellen klaffen um insgesamt 2-3 cm auseinander. Um eben diese Strecke wurde der basale Schädelteil postsedimentär auseinandergetrieben. Somit erscheint in der Montage die Neigung der Occipitalregion nach vorn etwas stärker, als es den natürlichen Verhältnissen entspricht. Bestätigung findet diese Tatsache beim Anlegen des isolierten Caudalteils des Palatinums an die linke Ala temporalis. Auch hier wird der ursprünglich etwas steilere Winkel zwischen Gaumen und Occipitalfläche belegt (vgl. Abb. 5, a).

Appendix

Isolierte Gehörknöchelchen liegen aus dem beschriebenen Schädelgrund IQW 1992/23 909 (Mei. 23 438) nicht vor. Es soll aber nicht unerwähnt bleiben, daß aus einem weitgehend vollständigen rechten Temporale [IQW 1994/24 639 (Mei. 24 168)], das am 27. Mai 1992 in Q 670 2,00-2,02 m unter 0-Niveau entdeckt wurde, drei derartige Stücke sichergestellt werden konnten.

Das genannte Schläfenbein stammt von einem noch sehr jungen Individuum, gehört aber keiner der bisher vorliegenden und beschriebenen Jungtier-Calvarien an [IQW 1980/16 072 (Mei. 15 583), IQW 1982/18 052 (Mei. 17 572), IQW 1984/20 280 (Mei. 19 800)] (R.-D. Kahlke 1987b, 35-37, Taf. I-II, 1997, 286, Taf. 45-46). Das Sterbealter des Tieres dürfte exakt dem des Individuums von IQW 1982/18 052

Untermaßfeld IQW 1992/23 909 (Mei. 23 438)		<i>H. amphibius antiquus</i> (nach Faure 1985) ¹			<i>H. amphibius</i> , rezent (nach Faure 1985)		
		n	Ø	Min.-Max.	n	Ø	Min.-Max.
1.	(142,0) ²	2	136,50	128,0-145,0	30	117,83	106,0-131,0
2.	327,5	10	310,50	254,0-331,0	30	277,07	249,0-310,0
3.	220,0	6	218,33	178,0-248,0	28	169,50	149,0-186,0
4.	195,5	8	182,50	162,0-211,0	27	136,18	110,0-141,0
5.	250,0	8	229,62	200,0-258,0	27	177,59	160,0-199,0
6.	(183,5)	9	185,55	154,0-205,0	25	143,80	124,0-173,0
7.	67,5	7	63,71	56,0- 69,0	20	57,40	40,0- 69,0
8.	469,0	8	457,37	420,0-483,0	30	393,18	361,0-444,0
9.	87,5	8	78,75	73,0- 85,0	30	63,03	53,0- 80,0
10.	89,5	9	82,67	68,0- 91,0	30	69,83	56,0- 80,0

Tab. 1 Schädelmaße (in mm). Zur Schädelvermessung wurden die von Faure (1985, 24-25) angegebenen Meßstrecken verwendet, soweit sie am vorliegenden Material abgreifbar sind. In den nachstehenden Klammern ist die dortige Streckennummerierung angegeben. – 1. Kleinste Breite des Gehirnschädels (13). – 2. Größte Occipitalbreite (14). – 3. Nackenbreite (15). – 4. Höhe zwischen oberem Rand des Foramen magnum und Occipitalkamm (16). – 5. Höhe zwischen unterem Rand des Foramen magnum und Occipitalkamm (17). – 6. Äußere Breite der Occipitalcondylen (18). – 7. Innerer Abstand der Occipitalcondylen (19). – 8. Äußere Breite über die Jochbögen (20). – 9. Gaumenbreite zwischen dM⁴ und M¹ (25, auf DM⁴ abgewandelt und darum nur näherungsweise vergleichbar). – 10. Gaumenbreite zwischen M¹ und M² (26).

(Mei. 17 572) entsprochen haben, somit darf der Gebrauch des (möglicherweise noch nicht vollständig eruptierten) Milchgebisses vorausgesetzt werden.

Bergungsbedingt war das betreffende Temporale mehrfach gebrochen. Aus dem Recessus epitympanicus im Inneren der Pars tympanica waren die Gehörknöchelchen herausgefallen. Sie konnten später dem Schlämmrückstand des Sedimentes der unmittelbaren Fundumgebung entnommen werden. Im einzelnen sind Hammer (Malleus), Amboß (Incus) und Steigbügel (Stapes) vorhanden.

3.2. Das Gebiß

Zur Beschreibung von Hippopotamidengebissen (P, M) wird mit Hooijer (1946, 312ff.; 1950) allgemein eine der Cope-Osborn'schen Trituberculartheorie entlehnte Terminologie verwendet. Dabei ist allerdings der unmittelbare phylogenetische Bezug zu vermeiden. Eine neutralere Benennung von Kuss (1957) konnte sich nicht durchsetzen. Die Bezeichnung der Prämolaren geschieht im folgenden nach Hooijer (1950, Pl. I), die der Molaren nach Boekschoten u. Sondaar (1966, 21) (vgl. auch R.-D. Kahlke 1989) (graphische Darstellung der vorliegenden Zahnreihen in Abb. 4 vorliegender Arbeit).

Dritte Prämolaren (P³)

Die beiden nach Form und Orientierung leicht asymmetrischen Zähne liegen (entsprechend ihres Abrasionsgrades) vollständig vor. Während die Längsachse des rechten Prämolaren mehr oder weniger der Richtung der übrigen Zahnreihe folgt, steht der linke Zahn schräg. Seine Vorderseite ist nach außen gerichtet, so daß sich eine Abweichung zur Längsachse des M¹ und M² sin. von ca. 25° ergibt. Labio-distal zur Hauptspitze (Paraconus) war je eine Nebensitze (Metaconus) ausgebildet, deren Anschnitte in die

¹ Die von Faure (u.a. 1985) als *Hippopotamus major* bezeichnete Form wird subspezifisch von der Rezentart abgetrennt und aus nomenklatorischen Gründen (R.-D. Kahlke 1990, 113) unter der Bezeichnung *Hippopotamus amphibius antiquus* geführt.

² Durch leichte Deformationen der Schädelknochen nur ungenau meßbare Strecken werden in Klammern angegeben.

von der Hauptspitze ausgehende und den P⁴ zugeneigte Abrasionsfläche einbezogen wurden. Vom labio-mesialen Schmelzansatz über der vorderen Zahnwurzel zieht sich ein zunächst noch schwach reliefiertes Cingulum über die Vorder- und Innenseiten der Prämolaren, das lingual bis zu 7 mm über die Kronenbasis aufsteigt und linguo-distal jeweils unter einem (asymmetrischen) Höckerfeld endet. Von der ursprünglichen Kronenhöhe der dritten Prämolaren dürften noch reichlich 60% erhalten sein. Die P³ wurden erst nach den dM⁴, M¹ und M² und etwa gleichzeitig mit den M³ in das Abrasionsgeschehen einbezogen. Da mesiale Pressionsmarken fehlen, bestand zu den P² kein unmittelbarer Kontakt.

	Untermaßfeld IQW 1992/23 909 (Mei. 23 438)		<i>H. amphibius antiquus</i> (nach Faure 1985)			<i>H. amphibius</i> , rezent (nach Faure 1985)		
	sin.	dex.	n	Ø	Min.-Max.	n	Ø	Min.-Max.
1. Größte Länge	42,3	(33,0) ³	11	40,54	26,0-48,0	29	35,53	29,5-43,0
2. Größte Breite	26,7	28,1	11	30,54	26,0-38,0	29	27,57	22,0-34,0

Tab. 2 Maße P³ (in mm).

Vierte Milchzähne/Vierter Prämolare (dM⁴/P⁴)

Entlang der Labialseite weist der linke Milchzahn (dM⁴) flächige Beschädigungen bis in den Cingularbereich auf, leichte Aussplitterungen zeigen sich auch an der lingualen Schmelzkante seines rechten Pendants. Insgesamt sind beide Zähne bis unmittelbar über die Cingula abradiert, schließen aber im Sinne einer noch uneingeschränkten Funktionstüchtigkeit fest an die P³ und M¹ an. Die labial geneigten Occlusalflächen sind vollständig verschmolzen, lediglich die linguale Einschnürung des Schmelzbandes zeichnet sich deutlich ab.

	Untermaßfeld IQW 1992/23 909 (Mei. 23 438)		<i>H. amphibius antiquus</i> (nach Faure 1985)			<i>H. amphibius</i> , rezent (nach Faure 1985)		
	sin.	dex.	n	Ø	Min.-Max.	n	Ø	Min.-Max.
1. Größte Länge ⁴	(40,0)	(39,4)	4	43,50	39,0-52,0	8	37,94	34,0-40,0
2. Größte Breite ⁵	37,7+	37,7	3	34,00	32,0-38,0	8	33,19	29,0-38,0

Tab. 3 Maße P⁴ (in mm).

In unmittelbar lingualer Nachbarschaft des dM⁴ dex. findet sich als Anomalie ein weiterer, völlig selbständiger Zahn von ca. 17 mm basaler Länge. Die max. 20 mm hohe, leicht konische Bildung legt sich eng an den dM⁴ an. Eine die gesamte Länge der Occlusalfläche überspannende Abrasionsfacette paßt sich

³ Durch die Position eines Zahnes innerhalb der geschlossenen Zahnreihe nur ungenau meßbare Strecken werden in Klammern angegeben.

⁴ Gelegentlich finden sich in der Literatur Angaben zur »inneren« und »äußeren« Länge der letzten Milchmolaren und der Molaren von *Hippopotamus*. Da eine Festlegung der hierzu erforderlichen Meßpunkte an den ge-

rundeten Zähnen rein subjektiv erfolgen muß, werden in den Tabellen 3-6 lediglich die größten meßbaren Längen der jeweiligen Zähne angegeben (vgl. auch Faure 1985).

⁵ Die größten Zahnbreiten wurden bei den dM⁴ und M¹ naturgemäß über die Hinterspitzen, bei den M² und M³ dagegen über die Vorderspitzen gemessen.

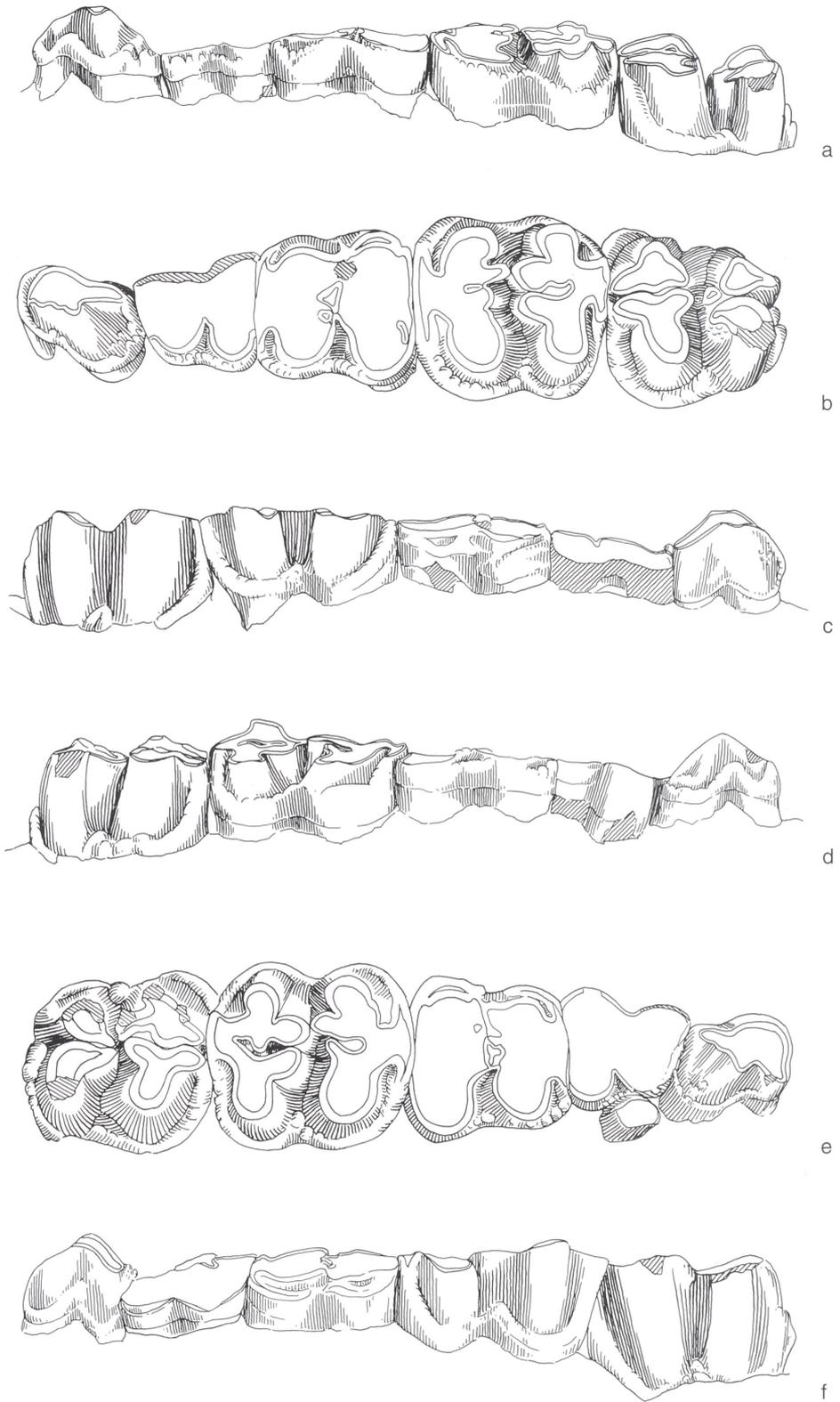


Abb. 4 *Hippopotamus amphibius antiquus* Desmarest, Untermaßfeld. – a-c Linke Zahnreihe IQW 1992/23 909 (Mei. 23 438) mit P³, dM⁴, M¹-M³, von lingual, occlusal, buccal. – d-f Rechte Zahnreihe IQW 1992/23 909 (Mei. 23 438) mit P³, dM⁴/P⁴, M¹-M³, von lingual, occlusal, buccal. – M = ca. 1:2.

der verbliebenen Höhe des nebenliegenden Milchzahns harmonisch an. Da das zerbrechliche Gesichtschädelpreparat den Gefahren eines Transportes nicht ausgesetzt werden sollte, mußte auf eine röntgenologische bzw. computertomographische Untersuchung der entsprechenden Maxillarpartie zur Klärung der Gebißverhältnisse verzichtet werden.

Eine abnorme dM_1 -Verdoppelung konnte bereits für ein rechtes Mandibelfragment von *Hippopotamus* aus Untermaßfeld wahrscheinlich gemacht werden (R.-D. Kahlke 1987b, 43, Taf. III, 4). Zu den möglichen Ursachen derartiger in der Regel durch Zahnkeimveränderungen veranlaßter Phänomene äußerte sich Wolsan (1984) prinzipiell.

Da der vorliegende vierte Milchzahn der rechten Zahnreihe keinerlei ungewöhnliche Veränderungen zeigt, erscheint die Deutung der ihm benachbarten Zahnbildung als dM^4 -Doppelung allerdings unwahrscheinlich. Vielmehr weist die Position nahe der vorderen dM^4 -Innenwurzel eher auf den P^4 hin. Gewöhnlich entwickelt sich die P^4 -Hauptspitze (Paraconus) unter Reduktion eben dieser Zahnwurzel des letzten Milchzahnes. Im vorliegenden Fall schmiegt sich die sehr schlank ausgeformte P^4 -Spitze offenbar lingual an die vordere Innenwurzel des aufsitzenden dM^4 an. Unter Schaffung einer beträchtlichen lingualen Alveolenerweiterung eruptierte der P^4 -Paraconus und schob sich bis zum Erreichen zumindest einer gewissen Kaufunktion in die Occlusalebene ein. Durch eine geringfügige linguale Abdrängung des verbliebenen Milchmolaren konnte die leichte Anomalie ausbalanciert werden.

Unter 84 durchgesehenen Rezenschädeln von *Hippopotamus* in der Sammlung des Zoologischen Museums Berlin (ZMB, Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin) konnte eine der Untermaßfelder Zahnanomalie entsprechende Parallele festgestellt werden. Ein aus dem nordöstlichen Tansania stammender Schädel (ohne Katalognummer, Etikettierung »Usambara, Mismahl«) weist an seiner linken Oberkieferzahnreihe in exakt den Verhältnissen am Untermaßfelder Stück entsprechender Position neben dem dM^4 eine weitgehend eruptierte P^4 -Spitze auf. Die zwangsläufig vorhandene Alveolenerweiterung läßt den Prämolaren bis hinab zum Cingulum erkennen, so daß seine Identifizierung zweifelsfrei erfolgen kann. Die leicht polierte Hauptspitze erreicht hier nur knapp die Höhe der Occlusalfläche des noch in Gebrauch gewesenen dM^4 .

Ein Vergleich des Untermaßfelder Fundes mit rezenten Flußpferdegebissen ähnlichen Individualalters zeigt, daß die Entwicklung der dM^4/P^4 -Region am Fossil etwas hinter der Molarenentwicklung zurückblieb. In der Regel werden die letzten Prämolaren des Oberkiefers bereits vor Einschub der letzten Molaren in die Abrasionsebene vollständig eruptiert. Das relativ lange Verbleiben der letzten Milchmolaren im Oberkiefergebiß von Untermaßfeld muß somit als eine Ursache der abnormen Ausbildung des P^4 dex. angesehen werden.

Erste Molaren (M^1)

Beide Zähne weisen je eine kleine Aussplittterung der Occlusalfläche auf, außerdem erlitt der coronale Abschnitt der hinteren Außenwurzel des M^1 sin. während der Freilegung eine leichte Beschädigung. Der fortgeschrittenen Abnutzung der Molaren fielen mesialer und distaler Cingularlobus zum Opfer. Das labiale Cingulum wurde links in seinem distalen Abschnitt und rechts auf der gesamten Länge in die labial geneigte Abrasionsebene einbezogen. Die Dentinanschnitte von Para- und Protoconus einerseits sowie Metaconus und Metaconulus andererseits verschmolzen abnutzungsbedingt vollständig.

	Untermaßfeld IQW 1992/23 909 (Mei. 23 438)		<i>H. amphibius antiquus</i> (nach Faure 1985)			<i>H. amphibius</i> , rezent (nach Faure 1985)		
	sin.	dex.	n	Ø	Min.-Max.	n	Ø	Min.-Max.
1. Größte Länge	46,3	(46,9)	19	46,63	36,0-60,0	33	42,00	33,0-53,0
2. Größte Breite	47,7	48,7	17	44,53	40,0-56,0	33	41,89	38,0-49,0

Tab. 4 Maße M^1 (in mm).

Zweite Molaren (M²)

Die beiden vollständig erhaltenen Molaren weisen einen mittleren Abnutzungsgrad auf, der den mesialen Cingularlobus links auf einer Breite von ca. 30mm und rechts auf ca. 34mm in die Abrasionsebene (labial abgeschrägt) einbezieht. Die schmalere Distalloben zeigen 18mm (links) und 12mm (rechts) breite, weniger stark polierte Usuren. Das besonders auf der lingualen Kronenseite kräftig entwickelte Cingulum läuft über den mesialen Zahnabschnitt bis etwa zur Mitte der labialen Basis des Paraconus, um unterhalb des Quertals vor dem Metaconus wieder einzusetzen. Ein ausgeprägtes Metastyl fehlt beidseitig. Protoconus und Metaconulus des M² sin. wurden etwas stärker abgenutzt als Para- und Metaconus. Am rechten Molaren fällt dagegen eine geringere Höhe des Paraconus gegenüber dem Protoconus auf. Während Proto- und Paraconus in beiden Zähnen annähernd parallel stehen, ist der Metaconulus gegenüber dem Metaconus leicht nach distal versetzt (vgl. auch M² dex. von Würzburg-Schalksberg: R.-D. Kahlke 1990, 75, Abb. 3. 1).

	Untermaßfeld IQW 1992/23 909 (Mei. 23 438)		<i>H. amphibius antiquus</i> (nach Faure 1985)			<i>H. amphibius</i> , rezent (nach Faure 1985)		
	sin.	dex.	n	Ø	Min.-Max.	n	Ø	Min.-Max.
1. Größte Länge	(57,8)	61,1	26	56,38	44,0-68,0	30	49,43	37,0-60,0
2. Größte Breite	54,8	54,5	28	52,79	40,0-59,0	31	47,85	42,0-54,0

Tab. 5 Maße M² (in mm).

Dritte Molaren (M³)

Abgesehen von einem geringen Schaden am mesialen Cingularlobus rechts sowie einigen vor der endgültigen Einbettung erfolgten Aussplitterungen der Kauflächen liegen die beiden mäßig stark, aber deutlich abgenutzten Molaren unbeschädigt vor. Links schritt die Abrasion bis unmittelbar an die höchste Erhebung des mesialen Cingularlobus fort. Der entsprechende rechte Lobus wurde dagegen noch nicht erreicht, die niedrigeren distalen Cingularloben blieben gleichfalls unversehrt. Das vom Mesiallobus ausgehende, sehr kräftige Cingulum endet lingual noch vor dem Metaconulus, labial auf halber Länge des Paraconus. Ein schwaches Metastyl ist an beiden Zähnen erkennbar. Die Dentinflächen aller Spitzen sind durch entsprechende Schmelzbänder getrennt. Para- und Metaconus des M³ sin. ragen etwas höher auf, als Protoconus und Metaconulus. Rechtsseitig sind die ursprünglichen Verhältnisse wegen der Aussplitterungen kaum einzuschätzen.

	Untermaßfeld IQW 1992/23 909 (Mei. 23 438)		<i>H. amphibius antiquus</i> (nach Faure 1985)			<i>H. amphibius</i> , rezent (nach Faure 1985)		
	sin.	dex.	n	Ø	Min.-Max.	n	Ø	Min.-Max.
1. Größte Länge	(59,5)	(57,0)	25	56,52	52,0-61,0	28	48,61	41,0-56,0
2. Größte Breite	57,4	52,4	23	53,74	48,0-63,0	26	46,81	38,0-52,0

Tab. 6 Maße M³ (in mm).

4. Vergleich

Für vergleichende Beobachtungen stehen aus dem europäischen Pleistozän sieben mehr oder weniger vollständige Schädel von Hippopotamiden zur Verfügung. Zu den stratigraphisch ältesten Nachweisen europäischer Flußpferde der Gattung *Hippopotamus* zählen zwei Schädel aus dem Oberen

Valdarno Italiens. Neben dem im Nationalmuseum für Naturgeschichte Paris ausgestellten Valdarno-Exemplar (A. C. 3864) (Faure 1985, 27 ff.) befindet sich der entsprechende zweite, aus Figline stammende Schädel (IGF 1043) als Teil eines montierten Skelettes im Paläontologischen Museum der Universität Florenz (Leonardi 1948, Taf. II-III; Blandamura u. Azzaroli 1977). Ebenfalls dem italienischen Unterpleistozän entstammt der Fund eines Teilskelettes mit Schädel von S. Oreste nördlich von Rom, der im Paläontologischen Museum der Universität »La Sapienza« Rom (M. P. U. R. /V 1950) aufbewahrt wird (Caloi et al. 1980, 105 ff.; Mazza 1991, 154).

Dem Frühmittelpleistozän (Galerian) ordnen Caloi et al. (1980, 112 ff.) einen mit zugehöriger Mandibel aufgefundenen Schädel von Tor di Quinto (Cava »Montanari«, Rom) in der Sammlung der Universität Rom (M. P. U. R. /V 149) zu. Ein weiterer, bereits von Cuscani Politi (1965, 17, 22) sowie von Caloi et al. (1980, 103, 105) behandelte Schädel mit Mandibel von Maglianella an der Via Aurelia südwestlich von Rom (Museum für Naturgeschichte der Certosa di Calci bei Pisa, C. 601) ist nach Mazza (1991, 154) gleichfalls in das Galerian zu stellen.

Zwei stratigraphisch jüngere Flußpferdschädel liegen aus letztinterglazialen (Ipswichian) Kiesen von Barrington bei Cambridge in England vor (Sedgwick Museum Cambridge, D 3980, D 13 938). Angaben zu D 3980 finden sich u. a. bei Reynolds (1922, 10), Caloi et al. (1980, 92 ff.) sowie Faure (1984, 1985, 27). Letztendlich ist noch ein Gehirnschädelfragment aus (?) eemzeitlichen Rheinschottern der Grube Büttel bei Eich zu nennen (Naturhistorisches Museum Mainz, 1972/87) (Mazza 1991, 163).

Ein metrischer Vergleich mit den von Faure (1985, 26) berücksichtigten Schädelresten des *Hippopotamus amphibius antiquus* vornehmlich unterpleistozänen Alters deutet die recht kräftige Ausbildung des Untermaßfelder Fundes an. Seine Maße liegen in der Regel über den von Faure angegebenen Durchschnittswerten für das süd-, west- und nordwesteuropäische Material, wenngleich dortige Extremwerte die Untermaßfelder Verhältnisse übertreffen (Tab. 1). Ähnliche Tendenzen zeichnen sich bei den postcranialen Skelettresten ab.

Gegenüber dem Lectotypus von *Hippopotamus amphibius antiquus* aus dem Oberen Valdarno von Figline (Blandamura u. Azzaroli 1977, dort als *H. major* bezeichnet; vgl. Fußn. 1 vorliegender Arbeit) weist der beschriebene Untermaßfelder Schädel eine stärkere Elevation der Orbitae sowie eine deutlich kürzere postorbitale Region auf (vgl. Blandamura u. Azzaroli 1977, Fig. 1a; Caloi et al. 1980, Fig. 3B; Mazza 1991, Pl. 3, Fig. 1a). Entsprechend kürzer gestaltet sich der nur schwach ausgebildete Sagittalkamm. Sein Parietalprofil senkt sich dagegen kaum stärker ab. Das Occiput zeigt im Vergleich zu Figline eine etwas stärkere Neigung nach vorn (s. o.). Am Schädel von Untermaßfeld treten die Occipitalcondylen etwas stärker hervor, als am Fundstück von Figline (Abb. 5).

Die Elevation der Orbitae des Untermaßfelder Stückes erreicht knapp die Verhältnisse des Schädels von S. Oreste (Caloi et al. 1980, Fig. 3A; Mazza 1991, Text-fig. 1b) mit dort ähnlich kurzer postorbitaler Region. Das Fundstück aus S. Oreste besitzt aber gegenüber Untermaßfeld ein deutlich stärker nach vorn geneigtes Occiput sowie kräftiger hervorspringende Condylen.

Der mittelpleistozäne Schädelfund von Tor di Quinto (Caloi et al. 1980, Fig. 3C) ähnelt in seinen Proportionen dem Typusexemplar aus Figline. Seine postorbitale Region übertrifft in der Länge die Verhältnisse am Untermaßfelder Stück, die entsprechenden Orbitae sind weniger aufgewölbt. Das nur geringfügig abfallende Parietalprofil formt sich, bedingt durch die ausgedehntere Scheitelregion, flacher, als am Untermaßfelder Schädel. Wie auch am Lectotypus von Figline zu beobachten, neigt sich das Hinterhaupt des Stückes von Tor di Quinto nur wenig nach vorn. Im Gegensatz zu Untermaßfeld und Figline ist sein Occipitale in der Nackenregion stark eingezogen. Allen drei Schädeln sind die im Vergleich zu S. Oreste wenig (Figline, Tor di Quinto) bzw. mäßig (Untermaßfeld) exponierten Occipitalcondylen gemeinsam.

In der Ausbildung seiner morphologischen Merkmale vermittelt der *Hippopotamus*-Schädel von Untermaßfeld somit zwischen den Funden aus dem Oberen Valdarno und (mit einigen Abweichungen) Tor di Quinto einerseits sowie S. Oreste andererseits. Zu letzterem besteht nach den Merkmalen des Gehirnschädels die größere morphologische Nähe.

Markante Unterschiede ergeben sich dagegen zu dem frühmittelpleistozänen Schädel aus Maglianella (Caloi et al. 1980, Fig. 7a; Mazza 1991, Pl. 1, Fig. 1a), der gegenüber den bislang behandelten Funden eine spezialisiertere Merkmalskombination aufweist. Seine Orbitae sind höher aufgewölbt, als am Untermaßfelder Stück. Das Parietalprofil fällt – in ähnlicher Weise wie bei den spätesten Vertretern des afrikanischen *Hippopotamus gorgops* – vom aufragenden Supraoccipitalkamm steil ab. Das Occiput neigt sich im Gegensatz zum Untermaßfelder Schädel sehr deutlich nach vorn. Außerdem springen die Occipitalcondylen am Fundstück von Maglianella wesentlich stärker hervor. Gemeinsam aber ist beiden die relative Kürze der postorbitalen Region. Mazza (1991) begründete auf den Schädel von Maglianella eine neue Art, *Hippopotamus tiberinus* (s.u.).

Der in zahlreichen Publikationen abgebildete Flußpferdschädel D 3980 aus dem Ipswichian von Barrington (u.a. Reynolds 1922, Pl. I-II; Caloi et al. 1980, Fig. 3D; Faure 1984, Pl. 1, 1985, Pl. 1, Fig. 1) weicht in vielerlei Hinsicht vom Untermaßfelder Stück und noch mehr von den italienischen *tiberinus*-Formen (Maglianella, S. Oreste) ab, ähnelt aber bereits recht deutlich rezenten Schädeln. Faure (1984) begründete auf ihn die Art *Hippopotamus incognitus*, die zumindest nach ihren Körperdimensionen zwischen dem älteren *H. amphibius antiquus* und der Rezentform *H. amphibius amphibius* steht. Der postorbitale Anteil des bezeichneten Schädels von Barrington nimmt einen beträchtlichen Anteil seiner Gesamtlänge ein und übertrifft hierin das Untermaßfelder Stück. Seine Augenhöhlen ragen nur mäßig empor – weniger als beim Schädel von Untermaßfeld. Ähnlich zahlreichen Rezentschädeln fällt das Parietalprofil nur leicht nach vorn ab, um kurz hinter den Orbitae erneut sanft anzusteigen. Das Hinterhaupt neigt sich kaum nach vorn, entsprechend wenig exponiert sind die Occipitalcondylen ausgeformt. Wie bereits von Mazza (1991, 163) festgestellt, ähnelt das Schädelfragment aus der Grube Büttel bei Eich insbesondere durch sein stark aufragendes Occiput, das entsprechend tief abfallende Parietalprofil und den sehr kurzen Sagittalkamm eher dem frühmittelpleistozänen Schädel von Maglianella, als den eemzeitlichen Funden aus Barrington.

Anhand der Zahngrößen der recht variablen Gebisse pleistozäner Hippopotamiden Kontinentaleuropas zeigen sich generell kaum signifikante Merkmale zur sicheren Unterscheidung der bislang bekannten Formen. Es existiert lediglich ein mit fortschreitender Reduzierung der Körpergröße korrespondierender Trend zur Zahnverkleinerung.

Der Vergleich des Untermaßfelder Fundes mit den von Faure (1985) vermessenen Gebißresten vornehmlich unterpleistozäner *H. amphibius antiquus* (vgl. Tab. 2-6 vorliegender Arbeit) belegt eine ähnliche Größenrelation, wie sie auch die entsprechenden Schädel- und postcranialen Skelettmaße aufweisen. Insbesondere die Dimensionen der Molaren des Untermaßfelder Schädels liegen zumeist über den von Faure angegebenen Durchschnittswerten, erreichen aber dortige Maxima nicht. Während sich die Untermaßfelder P³ relativ schmal gestalten, fallen die in der Zahnreihe folgenden dM⁴ recht breit aus. Hier könnte eine Ursache für das relativ lange Verbleiben der letzten Milchmolaren in den Oberkiefern vermutet werden (vgl. Abschn. 3.2., dM⁴/P⁴-Region).

Aus dem Untermaßfeld geographisch am nächsten gelegenen pleistozänen *Hippopotamus*-Vorkommen von Würzburg-Schalksberg in Unterfranken (R.-D. Kahlke 1989) liegt lediglich ein vermessbarer Oberkieferzahn, der M² dex. eines vermutlich masculinen Individuums vor. Das Fundstück gehört einer gegenüber Untermaßfeld jüngeren, vielleicht spätestunterpleistozänen Fauna an. Es gestaltet sich etwas größer, als seine Entsprechungen am Untermaßfelder Schädel.

Im Vergleich zu rezenten Oberkiefergebissen (Faure 1985) liegen die Untermaßfelder Zahngrößen zumeist knapp unter den dortigen Maxima (vgl. Tab. 2-6) bzw. gehen bei den M² und M³ etwas darüber hinaus.

Da der Schädelfund von Untermaßfeld beidseitig die vollständigen Zahnreihen P³, dM⁴, M¹-M³ aufweist, bietet sich eine zumindest annähernde Schätzung seines Sterbealters an. Für die Bestimmung des individuellen Lebensalters rezenter afrikanischer Flußpferde (*Hippopotamus amphibius*) erarbeitete Laws (1968) einen Schlüssel, der in Abhängigkeit von Aufbau und Abnutzung der Unterkieferbezahnung 20 Altersklassen (0-43 Lebensjahre) unterscheidet. Grundlage seiner in den Jahren 1961-1966

durchgeführten Untersuchungen waren ca. 3000 *Hippopotamus*-Mandibeln aus dem Queen Elizabeth Park in Uganda. Eine Übertragung der genannten Altersklassen auf Gebißreste normalwüchsiger Flußpferde des europäischen Pleistozäns (Würzburg-Schalksberg) wurde von R.-D. Kahlke (1989, 87-88) diskutiert und vorsichtig praktiziert.

Da sich die Angaben von Laws (1968) auf die mandibulare Gebißentwicklung beziehen, der zum Untermaßfelder Schädel gehörige Unterkiefer aber bislang fehlt, mußte anhand rezenter Stücke eine Vergleichsbasis geschaffen werden. Dazu wurden 84 Rezentenschädel mit zugehöriger Mandibel im Zoologischen Museum Berlin (ZMB, Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin) durchgesehen. Drei der Präparate weisen einen den Untermaßfelder Verhältnissen zumindest ähnlichen individuellen Entwicklungsgrad ihrer Oberkiefergebisse auf:

A – ZMB 30188, Beschriftung »Chinde Zamb., K. Herrmann V., A5619« (d.h. Herkunft aus dem Zambesi-Mündungsgebiet in Mocambique);

B – ZMB 42707, Beschriftung »Kinganimündung oder W. . . [unleserlich], D. O. A., 16. 3. 1884, Ipu T, Admiral Valocs v.« (d.h. Herkunft aus Tansania);

C – ZMB 43132, Beschriftung »Umgebung von Quelimane, Port. O. A., C. Asthausen V.« (d.h. Herkunft aus dem Küstengebiet nordöstlich der Zambesi-Mündung in Mocambique).

Anhaltspunkt für einen individuellen Altersvergleich mit dem Schädel Fund von Untermaßfeld waren die in den genannten Rezentpräparaten (z.T. erhaltungsbedingt nur einseitig) vorhandenen stark abgenutzten dM^4 . Wie bereits festgestellt (vgl. Abschn. 3.2., dM^4/P^4 -Region) weisen die Molarenreihen am Fossilfund ein bezüglich der beidseitigen dM^4 -Persistenz recht fortgeschrittenes Abkautstadium auf. Entsprechend geringer gestaltet sich die Abrasion der M^1-M^3 an den rezenten Vergleichspräparaten. So sind beispielsweise deren M^2 -Kronen stets noch um 5-8mm höher, als ihre Entsprechungen am Untermaßfelder Stück.

Die Gebißmerkmale der Mandibeln aller bezeichneten Rezentpräparate ordnen die entsprechenden Individuen in die Altersklassen XII-XIII nach Laws (1968, 21 ff.) ein. Klasse XII ist durch deutliche Abnutzung der P_2-P_4 , starke Abnutzung der M_1 , mäßige Abnutzung der M_2 , Freilegung des Dentins an der ersten sowie leichte Abnutzung der zweiten Spitze der M_3 gekennzeichnet (Laws 1968, Fig. 2, XII). Dies entspricht etwa 22 ± 3 erreichten Lebensjahren. Die folgende, auf Individuen von 24 ± 3 Lebensjahren bezogene Altersklasse XIII zeichnet sich durch tiefe Abnutzung der M_1 mit allerdings noch erhaltener Schmelzeinschnürung zwischen Vorder- und Hinterspitzen, fortgeschrittene Abnutzung der M_2 sowie freigelegtes Dentin an Vorder- und Hinterspitzen der M_3 aus (Laws 1968, Fig. 3, XIII). Danach sind für die Vergleichspräparate folgende Sterbedaten anzugeben:

A – Altersklasse XII-XIII, d. h. 23 ± 3 Lebensjahre;

B – Altersklasse XII, d. h. 22 ± 3 Lebensjahre;

C – Altersklasse XII in fortgeschrittenem Stadium, d. h. $22 \pm \frac{3}{2}$ Lebensjahre.

Unter heutigen Bedingungen treten stark abradierte dM^4 also etwa zwischen dem 19. und dem 26. Lebensjahr auf. Da für den Untermaßfelder Schädel auf ein recht langes Beibehalten der letzten Milchmolaren geschlossen wurde (s.o.), dürfte zur Abschätzung seines Sterbealters ein Näherungswert nahe der Obergrenze dieses für Rezentverhältnisse ermittelten Zeitintervalls, also etwa das 25. Lebensjahr, angemessen sein. Bei Übernahme der von Laws zu den Altersgruppen XII und XIII angegebenen Streubreite ergibt sich für den Untermaßfelder Schädel Fund somit ein ungefähres Individualalter von 25 ± 3 Jahren.

5. Phylogenetische und stratigraphische Stellung

Gegenüber dem *Hippopotamus*-Schädel aus dem Oberen Valdarno von Figline (Abb. 5, b) erweist sich der Untermaßfelder Schädel Fund (Skizze mit graphischer Korrektur der Deformation Abb. 5, a) durch eine stärkere Elevation seiner Orbitae, eine kürzere postorbitale Region, die etwas stärkere Neigung seines Hinterhauptes sowie die exponierteren Occipitalcondylen als fortgeschrittener. In abgeschwächter Form gilt dies allerdings auch im Vergleich mit dem frühmittelpleistozänen (Galerian) Stück von Tor di Quinto (Abb. 5, d). Die für Untermaßfeld genannten Progressivmerkmale treten am unterpleistozänen

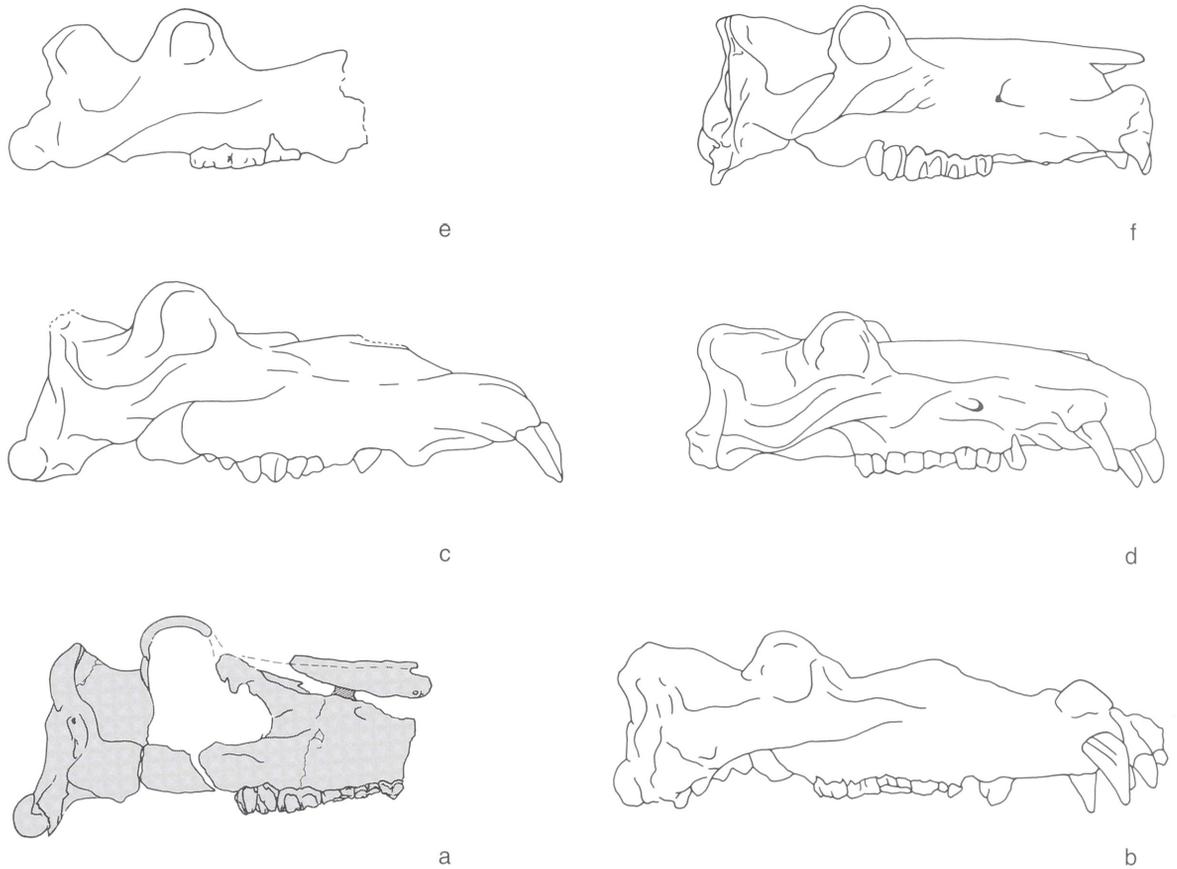


Abb. 5 *Hippopotamus*-Schädel aus dem europäischen Pleistozän. – a Untermaßfeld (Deformation leicht korrigiert), Unterpleistozän [IQW 1992/23 909 (Mei. 23 438)], grau unterlegt. – b Figline, Oberes Valdarno (IGF 1043), spiegelbildlich. – c S. Oreste, Unterpleistozän (M. P. U. R. / V 1950), spiegelbildlich. – d Tor di Quinto, Frühmittelpleistozän (M. P. U. R. / V 149), spiegelbildlich. – e Maglianella, Frühmittelpleistozän (C. 601). – f Barrington, Oberpleistozän (D 3980). – (b-d, f nach Caloi et al. 1980; e nach Mazza 1991).

Schädel von S. Oreste noch ausgeprägter hervor (Abb. 5, c). Neben den dort gegenüber Untermaßfeld noch etwas höher über das Schädeldach aufragenden Orbitae neigt sich das Hinterhaupt stärker nach vorn, entsprechend exponierter fallen die Condylen aus. Extreme Ausbildung zeigen die genannten Merkmale an dem jüngeren (frühmittelpleistozänen) Schädelrest aus Maglianella (Abb. 5, e) mit sehr hohen Orbitae, geneigterem Hinterhaupt und stark hervorspringenden, kräftigen Condylen. Wesentlich unспеzialisierter tritt uns dagegen der letzterglaziale Schädel von Barrington (Abb. 5, f) mit konservativ steilem Hinterhaupt und relativ flacher Profillinie entgegen.

Die aus dem europäischen Pleistozän bisher nur vereinzelt vorliegenden Schädel- oder gar Skelettfunde von *Hippopotamus* lassen eine sichere Rekonstruktion der phylogenetischen Verhältnisse noch nicht zu. Es erscheint verlockend, für die Reihe der Fundstücke aus Figline, Untermaßfeld, S. Oreste und Maglianella einen phylogenetischen Gradualismus entsprechend ihrer stratigraphischen Abfolge zu postulieren (Abb. 5, b-a-c-e). Eine morphologische Veränderung des Schädelbaues im oben beschriebenen Sinne hätte sich dann seit dem frühesten Auftreten der Gattung im südeuropäischen Spätvillafranchium (Oberes Valdarno, Tasso Unit, 1,5-1,2 Ma B. P.; Azzaroli et al. 1988, 84) über das Epivillafranchium von Untermaßfeld (um 1,0 Ma B. P.; zusammenfassend R.-D. Kahlke 1997, 2001) sowie das (?) späteste Unterpleistozän von S. Oreste (jünger als Jaramillo, möglicherweise um 0,8 Ma B. P.; Mazza 1991, 168) bis

hin zum Frühmittelpleistozän von Maglianella (Galerian, um 0,7 Ma B. P; Mazza 1991, 154,168) vollzogen.

Problematisch erweist sich bei einer solchen Gedankenführung der mit relativ ursprünglichen Merkmalen ausgestattete und damit dem Fundstück von Figline nicht unähnliche Flußpferdschädel aus dem Galerian von Tor di Quinto. Er deutet ein quasi-synchrones Auftreten morphologisch unterschiedlicher *Hippopotamus*-Formen während des Frühmittelpleistozäns zumindest in Italien an. Daraus ergeben sich zwei Möglichkeiten der Erklärung:

1. Zunächst wäre es denkbar, daß während des Unterpleistozäns in Afrika oder Europa von ursprünglichen Vertretern des *Hippopotamus gorgops* (Olduvai, Bed I-II; Coryndon 1970, 143) bzw. *H. amphibius antiquus* eine Formengruppe abspaltete, die zu einer neuen Art führte. Diese Auffassung vertritt Mazza (1991), der auf den Schädel sowie einen zugehörigen Unterkiefer von Maglianella die Spezies *Hippopotamus tiberinus* begründete [Paratypus: unvollständiges Skelett mit Schädel von S. Oreste, von Mazza (1991) als *H. cf. tiberinus* geführt]. Mazza sieht den Entstehungsraum von *H. tiberinus* eher in Europa, schließt also unmittelbare Beziehungen zu evoluierten *gorgops*-Formen von Olduvai, Bed IV (Coryndon 1970, 143) aus. Parallele Entwicklungslinien, die während des Neogens bzw. Pleistozäns einander morphologisch ähnliche Endglieder hervorbrachten, müssen beispielsweise auch innerhalb des asiatischen Zweiges der Hippopotamidengattung *Hexaprotodon* vermutet werden (Lit. bei R.-D. Kahlke 1990, 108-110). Da Mazza (1991, 165) ein Überdauern des *H. tiberinus* in Europa bis zum letzten Interglazial für möglich hält, hätte die Art zumindest im Zeitraum zwischen Obergrenze des Jaramillo und früher Brunhes-Epoche mit *H. antiquus* (bzw. *H. amphibius antiquus*) gemeinsam existiert. Eine längerfristige Sympatrie von zwei sich phylogenetisch sehr nahe stehenden *Hippopotamus*-Arten muß angesichts gleicher potentieller Biotope und entsprechender Nahrungsressourcen sowie außerdem übereinstimmender Migrationsbahnen und -barrieren allerdings fraglich erscheinen.
2. Eine vielleicht schlüssigere Deutung des quasi-synchronen Auftretens morphologisch unterschiedlicher *Hippopotamus*-Formen im italienischen Frühmittelpleistozän ergibt sich aus der Möglichkeit, daß die von Mazza (1991) beschriebenen *tiberinus*-Formen in die intraspezifische Variationsbreite von *Hippopotamus amphibius antiquus* (bzw. *H. antiquus*) fallen. Es wäre denkbar, daß seit dem ausgehenden Unterpleistozän innerhalb der süd- und mitteleuropäischen Flußpferd-Populationen progressive Morphotypen neben konservativeren Formen existierten. Die Möglichkeit des Eindriftens von genetischem Material (gene flow) aus Afrika (*gorgops*-Linie) sollte dabei zumindest nicht ausgeschlossen werden. *Hippopotamus gorgops* müßte gegebenenfalls allerdings enger in den *amphibius*-Kreis eingeschlossen werden (*H. amphibius gorgops*). Sollten neue Funde die sukzessive Zunahme von *tiberinus*-Merkmalen innerhalb der unter- bis frühmittelpleistozänen *Hippopotamus*-Populationen Süd- und Mitteleuropas bestätigen, könnte zur Kennzeichnung eines entsprechenden zeitlich und räumlich gerichteten Prozesses eine gesonderte Unterart (*Hippopotamus amphibius tiberinus* oder *H. antiquus tiberinus*) akzeptiert werden.

Der beschriebene Untermaßfelder Schädel fund unterscheidet sich – wie bereits festgestellt – insbesondere durch seine weniger über das Schädeldach aufgewölbten Orbitae, ein deutlich steileres Hinterhaupt und geringer exponierte Occipitalcondylen in markanter Weise vom stratigraphisch jüngeren Holotypus der *tiberinus*-Formen aus Maglianella. In der Ausprägung dieser Progressivmerkmale bleibt das Fundstück auch noch hinter dem Schädel von S. Oreste zurück, der von Mazza (1991, 154) als *Hippopotamus cf. tiberinus* geführt wird. Somit wird für die Flußpferd-Funde von Untermaßfeld auch nach Untersuchung des nunmehr vorliegenden Schädels eines Adultus bis zur Klärung der phylogenetischen Beziehungen innerhalb des unter- bis frühmittelpleistozänen *amphibius*-Kreises (s. o.) der Name *Hippopotamus amphibius antiquus* beibehalten. Es kann allerdings nicht übersehen werden, daß der Untermaßfelder Schädel eine gegenüber dem Lectotypus von *H. amphibius antiquus* aus Figline (Oberes Valdarno) evoluiertere Form verkörpert.

Sowohl bei Voraussetzung einer beträchtlichen Variationsbreite unter- bis frühmittelpleistozäner *Hippopotamus*-Formen Süd- und Mitteleuropas, die konservative und evoluiere Formen innerhalb einer Art vereint, als auch bei Annahme eines phylogenetischen Gradualismus, der zur Entstehung zweier Arten führte, läßt sich der Untermaßfelder Schädel fund einem stratigraphischen Niveau des Epivillafranchiums oberhalb der Jaramillo-Basis problemlos zuordnen. Insbesondere seine gegenüber dem Schädel von S. Oreste (um 0,8 Ma B. P.) etwas weniger intensiv ausgeprägten Progressivmerkmale würden bei tatsächlich vorhandenem Gradualismus die Untermaßfelder Population in zeitliche Nähe zum Jaramillo-Event setzen.

Zusammenfassung

Unter den seit 1979 regelmäßig aus der Komplexfundstelle Untermaßfeld geborgenen *Hippopotamus*-Resten fand sich erst 1989 der Schädel eines Adultus. Das in zwei Hauptfragmente zerborstene und diagenetisch leicht verformte Fundstück dürfte vor seiner Einbettung im unteren Teil der Oberen Fluvialen Sande (Rinnenfüllung) einem kurzen Fäulnisprozeß sowie sanfter Wasserdurchspülung ausgesetzt gewesen sein. Sein individuelles Sterbealter wird nach Rezentvergleichen auf 25 ± 3 Jahre geschätzt.

Schädel- und Gebißmorphologie der Zahnreihen P³, dM⁴, M¹-M³ werden beschrieben und mit *Hippopotamus*-Funden hauptsächlich des süd- und westeuropäischen Pleistozäns verglichen. In der Ausbildung seiner Schädelmerkmale vermittelt der recht großwüchsige Fund von Untermaßfeld insbesondere zwischen einem spätvillafrankischen Stück aus Figline (Oberes Valdarno) und dem etwas jüngeren Schädel von S. Oreste bei Rom.

Vor dem Hintergrund weitgehend unklarer phylogenetischer Beziehungen innerhalb der unter- bis frühmittelpleistozänen Hippopotamiden Europas wird der bereits früher für das Untermaßfelder Material verwendete Name *Hippopotamus amphibius antiquus* beibehalten. Allerdings verkörpert der beschriebene Schädel eine gegenüber dem Valdarno-Fund von Figline evoluiere Form.

Sowohl bei Voraussetzung einer beträchtlichen Variationsbreite unter- bis frühmittelpleistozäner *Hippopotamus*-Formen Süd- und Mitteleuropas innerhalb nur einer validen Art, als auch bei Annahme eines phylogenetischen Gradualismus, der zur Entstehung zweier sympatrischer Arten führte, läßt sich der Untermaßfelder Schädel fund problemlos einem stratigraphischen Niveau des Epivillafranchiums oberhalb der Jaramillo-Basis zuordnen.

Summary

Among the remains of *Hippopotamus*, which have been found regularly since 1979 at the complex site of Untermaßfeld, is the skull of an adult found in 1989. The specimen comprises two main fragments of a disintegrated and diagenetically deformed skull which, before its incorporation into the Upper Fluvial Sands (channel fill), was probably exposed to a short period of decay and slow water flow. The age of the individual at death is estimated at 25 ± 3 years.

The skull and the morphology of the maxillary tooth rows P³, dM⁴, M¹-M³ are described and compared with material of Pleistocene *Hippopotamus* mainly from southern and western Europe. Characteristics of the particularly large Untermaßfeld skull occupy a position intermediate between a late Villafranchian specimen from Figline (Upper Valdarno) and a slightly younger specimen from S. Oreste near Rome. In view of the largely unclear phylogenetic relationships between European Lower and Middle Pleistocene hippopotami the name *Hippopotamus amphibius antiquus*, which has been used previously for the Untermaßfeld material, is retained here. However, the described specimen is more evolved than the Valdarno find.

Whether the Lower and Middle Pleistocene European forms of *Hippopotamus* are interpreted as demonstrating a wide range of variation within a single valid species or as representing a phylogenetic gradualism leading to the formation of two sympatric species, the Untermaßfeld skull can be assigned unproblematically to a stratigraphic level of the Epivillafranchian above the base of the Jaramillo Event.

Danksagung

Für die Erlaubnis, die umfangreiche Sammlung rezenter *Hippopotamus*-Schädel des Zoologischen Museums Berlin (ZMB, Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität

Berlin) als Vergleichsmaterial nutzen zu dürfen, danke ich Frau Dr. R. Angermann.

Literatur

- Azzaroli, A., Giuli, C. de, Ficcarelli, G. u. Torre, D. 1988: Late Pliocene to Early Mid-Pleistocene Mammals in Eurasia: Faunal succession and dispersal events. – *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.* 66, 77-100, Amsterdam.
- Blandamura, F. u. Azzaroli, A. 1977: L' »Ippopotamo Maggiore« di Filippo Nesti. *Atti Acad. Naz. dei Lincei (Ser. 8)* 14, 5, 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.
- 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.
- Coryndon, S. C. 1970: The extent of variation in fossil *Hippopotamus* from Africa. *Symp. zool. Soc. Lond.* 26, 135-147, London.
- 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. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch.* B 80, 2, 61-71, Amsterdam.
- Cusani Politi, P. 1965: L'Ippopotamo (*Hippopotamus amphibius* var. *major*) di Poggio ai Venti (Massa Marittima). *Atti Accad. Fisiocr. Siena (sez. agraria)* 2, 11, 1-71, Siena. (n. v.)
- Ellenberg, J. u. Kahlke, R.-D. 1997: Die quartärgeologische Entwicklung des mittleren Werratals und der Bau der unterpleistozänen Komplexfundstelle Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen)*. Teil 1. *Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr.* 40, 1, 29-62 + Taf. 1-18, Mainz.
- Faure, M. 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.
- Hooijer, D. A. 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.
- Kahlke, H.-D. 1982: *Hippopotamus antiquus* DESMAREST, 1822 aus dem Pleistozän von Meiningen in Südthüringen (Bezirk Suhl). *Z. geol. Wiss.* 10, 7, 943-949, Berlin.
- Kahlke, R.-D. 1985a: Altpleistozäne *Hippopotamus*-Reste von Untermaßfeld bei Meiningen (Bezirk Suhl, DDR) (Vorläufige Mitteilung). *Säugetierkd. Inf.* 2, 9, 227-233, Jena.
- 1985b: Untersuchungen zur Incisivenreduktion an altpleistozänen *Hippopotamus*-Mandibeln von Untermaßfeld bei Meiningen (Bezirk Suhl, DDR). *Biol. Rdsch.* 23, 5, 315-321, Jena.
- 1987a: On the Occurrence of *Hippopotamus* (Mammalia, Artiodactyla) in the Pleistocene of Achalkalaki (Gruzianian SSR, Soviet Union) and on the Distribution of the Genus in South-East Europe. *Z. geol. Wiss.* 15, 3, 407-414, Berlin.
- 1987b: 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. + 21 Anl. + 102 Tab. + 27 Abb. + 17 Taf., Greifswald.
- 1989: 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.
- 1991: Grabungssituation in Untermaßfeld. *Cranium* 8, 1, 13-14, Dieren.
- 1997: Die *Hippopotamus*-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen)*. *Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr.* 40, 1, 277-374 + Taf. 45-62, Mainz.
- 1999: Overview and first quantitative data on the taphonomy of the Lower Pleistocene fossil site of Untermaßfeld (Thuringia, Germany). In: *The role of early humans in the accumulation of European Lower and Middle Palaeolithic bone assemblages*. *Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr.* 42, 7-19, Mainz.

- 2001: Die unterpleistozäne Komplexfundstelle Untermaßfeld – Zusammenfassung des Kenntnisstandes sowie synthetische Betrachtungen zu Genesemodell, Paläoökologie und Stratigraphie. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 3. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 3, 931-1030 + Anl. I-XV, Mainz.
- Kahlke, R.-D. u. Mania, D. 1994: Komplexe Interglazialfundstellen Thüringens. In: L. Eissmann u. T. Litt (Hrsg.): Das Quartär Mitteldeutschlands. Ein Leitfaden und Exkursionsführer. Mit einer Übersicht über das Präquartär des Saale-Elbe-Gebietes. Altenbg. nat. wiss. Forsch. 7, 27. DEUQUA-Tagg. in Leipzig, 357-377, Altenburg.
- Keiler, J.-A. 1995: Bergung und Präparation pleistozäner Wirbeltierreste unter Berücksichtigung des Fossilmaterials der Komplexfundstelle Untermaßfeld/Südthüringen. Restaurierung und Museumstechnik 11, 31 S. + 24 Taf., Weimar.
- Kuss, S. E. 1957: Altleistozäne 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, Nairobi.
- 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. Palaeontograph. Ital. 43 (n. ser. 13), 17-43, Pisa.
- Mazza, P. 1991: Interrelations between Pleistocene hippopotami of Europe and Africa. Boll. Soc. Paleont. Ital. 30, 2, 153-186, Modena.
- Reynolds, S. H. 1922: A Monograph on the British Pleistocene Mammalia. Vol. III. Part I. *Hippopotamus*. 38 S., Palaeontograph. Soc.; London.
- Wolsan, M. 1984: The Origin of Extra Teeth in Mammals. Acta Theriol. 29, 10, 128-133, Białowieża.