

Die unterpleistozänen Hippopotamus-Reste von Würzburg-Schalksberg

von Ralf-Dietrich Kablke, Weimar

In vorliegender Arbeit werden die 1966 aus der unterpleistozänen Fundstelle Würzburg-Schalksberg (Unterfranken, BRD) geborgenen Gebißreste von *Hippopotamus* beschrieben und nach Vergleichen mit Fossil- und Rezentmaterial in ihren individuellen Merkmalen diskutiert. Die Funde werden taxonomisch eingeordnet sowie in ihrer paläobiogeographischen Position erörtert.

The dental remains of *Hippopotamus* from the Lower Pleistocene site Würzburg-Schalksberg (Lower Franconia, FRG) are described. After a comparison with other fossil and recent material, these remains are discussed with respect to their individual characters, taxonomic determination and palaeobiogeographical position.

1. Vorbemerkung

Im Februar 1966 wurde am S-Hang des Schalksberges, ca. 400 m nördlich des Bahnhofes von Würzburg anlässlich erster Erdarbeiten zur Errichtung eines Neubaues der Universitäts-Nervenklinik Würzburg eine Fundstelle unterpleistozäner Wirbeltiere entdeckt (Lagerskizze bei Rutte 1967, Abb. 2), die unter der Bezeichnung „Würzburg-Schalksberg“ inzwischen Eingang in die Literatur gefunden hat. Eine erste Bekanntgabe des Vorkommens mit detaillierter Übersicht zur geologischen Situation, einer vorläufigen Beschreibung des Fossilinhaltes sowie Angaben zur Palökologie und Stratigraphie erfolgte durch Rutte (1967). Ergänzende Daten, die durch Neufunde aus der Baugrube des Hauptgebäudes der Klinik im Juni und September 1976 ermöglicht wurden, stellte Rutte (1976, 1977, 1982, 1983, 1987) zusammen. 1974 konnte Schütt die Ergebnisse einer Bearbeitung der Carnivoren von Würzburg-Schalksberg vorlegen. Es folgte eine ausführliche Darstellung von Geologie und Taphonomie sowie die Diskussion der einzelnen Faunenelemente durch Mäuser (1986, 1987) und die gesonderte Untersuchung der *Alces*-Reste (Mäuser, im Druck).

Bereits in der Grabungskampagne von 1966 konnten in Würzburg-Schalksberg Reste fossiler Flußpferde entdeckt werden, die von Rutte (1967, S. 17–18, 23–24, Abb. 7, 1971, S. 64, 1976 S. 29, 1977, S. 293, 1982, S. 27, 1983, S. 93, 1987, S. 99, im Druck) aufgeführt und in ihrer ökologischen Aussagefähigkeit gewürdigt wurden. Eine Beschreibung und Diskussion des inzwischen präparierten Materials, das sich im Besitz des Geologischen Instituts der Universität Würzburg befindet, soll an dieser Stelle erfolgen.

2. Die Fundstelle

2.1. Übersicht zur Geologie

Nachdem infolge tektonischer Absenkungen im plio-/pleistozänen Grenzbereich der Main aus Teilstücken älterer Flußabschnitte in seinem heutigen Verlauf angelegt worden war (Rutte 1987,

S. 72–73) fand ein kräftiger Eintiefungsprozeß statt, der, wie Rutte (1958, S. 748, 1971, S. 66–67, 1987, S. 73–74) aufzeigen konnte, ebenfalls hauptsächlich in tektonischen Bewegungen seine Ursache hatte. Im Mittelmain-Gebiet setzte das Erosionsgeschehen ca. 100 m über dem heutigen Flußlauf ein und war offenbar schon vor dem Cromerium (s. l.) in einem Niveau wenige Meter über der rezenten Talsohle abgeschlossen (Rutte & Wilczewski 1983, S. 82, Rutte 1987, S. 73). Eine im Sohlenniveau des heutigen Maintales oberhalb von Würzburg nachgewiesene fossile Bodenbildung (Valeton 1956) könnte nach Brunnacker (1964, S. 79–80) auf eine Stillstandsphase zwischen Abtragung und erneuter Sedimentation hindeuten.

Im Anschluß an die präcromerische Ausräumung erfolgte unter tektonischem Stillstand im Maindreieck und Mainviereck eine mehr oder weniger kontinuierlich verlaufende Talauffüllung durch einen bis zu 50 m mächtigen, faziell monoton ausgebildeten Sedimentkörper, bestehend aus fluviatilen Sanden und Schottern sowie Hangschuttmaterial (Körber 1962, Rutte & Wilczewski 1983, S. 82–83, Rutte 1987, S. 95 ff.). In Richtung zur Mainmündung ist ein leichtes Einfallen der Oberfläche sowie ein stärkeres Einfallen der Basis dieser Talaufschüttung feststellbar, so daß ihre Sedimentmächtigkeit talabwärts zunimmt (Höhenangaben bei Rutte 1967, S. 5, 1971, S. 59, 1987, S. 95).

In den vergangenen 30 Jahren gaben Erdarbeiten und Kies/Sand-Abbaue in der unterpleistozänen Talfüllung verschiedentlich Anlaß zu Fossilbergungen unterschiedlichen Ausmaßes. Flußaufwärts der Fundstelle Würzburg-Schalksberg sind die Wirbeltiervorkommen Volkach (Wurm 1956, S. 19, Rutte 1971, S. 59, 1987, S. 96, Abb. 43, Rutte & Wilczewski 1983, S. 193–194), Großmannsdorf (Rutte, 1967, S. 25, 1971, S. 59, 1987, S. 95–96, Abb. 44, Rutte & Wilczewski 1983, S. 189) und besonders Randersacker (Rutte 1958, 1959, 1967, S. 5–6, 1987, S. 95–96, Abb. 45, Schütt 1974, S. 63, H.-D. Kahlke 1975, S. 329, Nobis 1981, Rutte & Wilczewski 1983, S. 82, 104, 187) zu nennen. Flußabwärts schließen sich im Maindreieck die Lokalitäten Erlabrunn (Rutte 1965, S. 109, 1967, S. 6, 1971, S. 59, 1987, S. 9, Rutte & Wilczewski 1983, S. 118) und Karlstadt (Körber 1962, Rutte 1967, S. 6, 1971, S. 59, 1987, S. 95–96, Abb. 46, Rutte & Wilczewski 1983, S. 119) mit wirbeltierpaläontologischem Inhalt sowie im Mainviereck die paläobotanisch interessanten Torfe von Marktheidenfeld (unveröffentlichtes Manuskript von Heydenreich, zit. n. Brunnacker 1964, S. 76, Rutte & Wilczewski 1983, S. 112, Rutte 1987, S. 95) an. Aus faunistischen Gründen (vgl. 2.2.) wird der gesamte Komplex der genannten Talfüllung von Rutte als warmzeitliches „Mittelmain-Cromer“ zusammengefaßt und mit den Mosbacher Sanden im Mündungsgebiet des Flusses korreliert (Rutte 1958, S. 745–746, 1967, S. 24–25, 1971, S. 60, 1987, S. 73 ff.). Eine unmittelbare Gleichaltrigkeit der Mittelmain-Fundstellen innerhalb der möglicherweise recht schnell erfolgten Talaufschüttung ist nicht erwiesen.

In post-cromerischer Zeit fand eine erneute, allerdings nur geringe Taleintiefung statt, die bei relativer tektonischer Ruhe ein mittel- bis jungpleistozänes Terrassensystem schuf (Körber 1962). Da aber letzteres bis auf die Niederterrasse (z. B. Kirchner 1936) bisher ohne Fossilnachweise blieb, scheint eine genauere Fixierung des Erosionszeitraumes sowie eine Korrelation mit den Rhein-Terrassen problematisch (Rutte 1971, S. 61, Rutte & Wilczewski 1983, S. 84–85).

Das nach Rutte (1967, S. 7 ff., 1987, S. 96) bei ca. 210 m über N. N. bzw. ca. 32 m über der Rezenttaue auf Mittlerem Muschelkalk (Trias) (Mäuser 1987, S. 15) einsetzende Pleistozänprofil der Fundstelle Würzburg-Schalksberg schloß in ca. 11,5 m Mächtigkeit Unterpleistozän-Sedimente auf. Die geologische Dokumentation erfaßte auf 150 m Länge und 40 m Breite ein aus 19 Einheiten bestehendes Schichtenpaket, das sich in der Hauptsache aus lehmig-tonigen Verwitterungsbildungen sowie grobem Hangschutt der aus Hauptmuschelkalk (Oberer Muschelkalk) aufgebauten Talflanke zusammensetzt. Untergeordnet treten fluviatile Sande auf (Schicht 1 und 18, vgl. Rutte 1967, S. 13). Nach Rutte (1967, S. 8) erwies sich Schicht 3, ein brauner toniger Lehm mit geringem Sandgehalt und spärlicher Geröllführung als fossilreichster Horizont. Ihm entstammen u. a. die zu beschreibenden *Hippopotamus*-Funde.

Insgesamt handelt es sich bei dem Schichtenkomplex vom Schalksberg um ein in Ufernähe des Mains unter ruhigen Sedimentationsbedingungen akkumuliertes Niederungssediment, das unter Einflußnahme der Aufschüttung eines groben Hangschuttfächers stand (Rutte 1967, S. 13, Mäuser 1987, S. 16–17).

2.2. Übersicht zur Fauna

Als Begleitfauna der *Hippopotamus*-Reste werden von Mäuser (1987, S. 17–18) unter Berücksichtigung der Ergebnisse von Rutte (1967) und Schütt (1974) folgende Arten aufgeführt:

Rodentia

- Trogotherium cuvieri* FISCHER v. WALDHEIM, 1809
- Castor fiber* LINNAEUS, 1758

Carnivora

- Xenocyon lycaonoides* KRETZOI, 1938
- Canis lupus mosbachensis* SOERGEL, 1925
- Meles* sp.
- Hyaena* sp.
- Hyaena brevirostris* AYMARD, 1846
- Ursus deningeri* v. REICHENAU, 1904
- Felidae gen. et sp. indet.

Artiodactyla

- Alces latifrons* (JOHNSON, 1874)
- Cervidae gen. et sp. indet. (? *Praemegaceros*)
- Cervidae gen. et sp. indet. (? *Eucladoceros*)
- Cervus* sp.
- Capreolus suessenbornensis* KAHLKE, 1956
- Bison* sp. A (kleine Form)
- Bison* sp. B (große Form)

Perissodactyla

- Dicerorhinus* sp.
- Equus* sp. (? *suessenbornensis* WÜST, 1900)

Proboscidea

- Elephantidae gen. et sp. indet.

Rutte (1967, S. 16–17, 20, 1982, S. 27) nennt ergänzend *Unio*, *Pupilla*, Ostracoden, Fisch-Wirbel sowie Reste von Vögeln, *Homotherium moravicum* (WOLDŘICH, 1917), Igel, Schwein und einen Primaten.

Zur Klärung der spezifischen Zuordnung der Nashornreste von Würzburg-Schalksberg könnte eine Oberkiefer-Zahnreihe beitragen, die während der Präparation der *Hippopotamus*-Reste entdeckt und bisher nur teilweise freigelegt wurde. Sie konnte in die Untersuchungen von Mäuser (1987, S. 34) nicht einbezogen werden.

Die Equiden-Reste wurden von Rutte (1967, S. 16) zu *Equus mosbachensis* v. REICHENAU gestellt, die Boviden-Reste *Bison schoetensacki* FREUDENBERG und *Bison priscus* (BOJANUS) zugeordnet (Rutte 1967, S. 15). Eine spezielle Bearbeitung beider Tiergruppen steht noch aus. Für die Cerviden gibt

Schütt (1974, S. 63) eine mündliche Mitteilung von Sickenberg an, nach der sich unter dem geborgenen Material Reste von *Cervus elaphoides* KAHLKE befinden könnten.

2.3. Taphonomie

Nach Schätzungen von Mäuser (1987, S. 39) wurden während der Grabungsarbeiten am Schalksberg ca. 1400 Großsäuger-Reste geborgen. Dabei repräsentiert das vorliegende Fundgut allerdings nur einen Teil der in situ vorhanden gewesenen Fossilmasse, da die Grabungsarbeiten räumlich und zeitlich limitiert waren. Es handelt sich somit bei der Fundstelle um eine zumindest für fluviatil beeinflusste Sedimentationsräume ungewöhnlich reiche Knochenakkumulation. 80 % der Funde entstammen Boviden bzw. Cerviden (Mäuser 1987, S. 37–38). Carnivoren sind mit ca. 10 % überrepräsentiert (Schütt 1974, Mäuser 1987, S. 37–38).

Mäuser (1987, S. 43–47) unterscheidet im Sinne von Tobien (1983, S. 195) verschiedene Fragmentationszustände von artikulierten Knochenverbänden bis hin zu kleinsten Knochensplittern, die jeweils räumlich nebeneinander auftreten können. Nur ca. 30 % des Gesamtmaterials bilden vollständig überlieferte Skelettelemente (Mäuser 1987, S. 42).

Ein längerer fluviatiler Transport der Fossilien in Form weichteilfreier Einzelelemente kann auf Grund weitgehend fehlender Abrollungserscheinungen sowie des Auftretens artikulierter Verbandfunde in Übereinstimmung mit Mäuser (1987) ausgeschlossen werden. Eine Sortierung nach relativ stabilen Skelettelementen bzw. Fragmentationszuständen oder nach Gewichtsgruppen fand offenbar nicht statt. Der Antransport des Fundmaterials innerhalb aufgetriebener und somit schwimmfähiger Kadaver, wie dies für die Fundsituation von Untermaßfeld bei Meiningen mit bisher ca. 8000 bestimmbareren Großsäuger-Resten auf ca. 450 m² Fundfläche wahrscheinlich gemacht werden konnte (R.-D. Kahlke 1987a, S. 25–32), ist dagegen auch für den Schalksberg nicht in jedem Falle auszuschließen (vgl. Mäuser 1987, S. 73). Durchbewegungen, Verschleppungen über kürzere Entfernungen sowie Skelettierung und Fragmentierung durch die Aktivität von Carnivoren ereigneten sich wohl in den meisten Bereichen der Fundstelle. Mäuser (1987, S. 50–51, 55) konnte in der Hauptsache Lebensspuren der Hyäne dokumentieren. Mit Sicherheit förderte auch der Eintrag von Hangschutt die Dekompositionsvorgänge. Rutte (zuletzt 1987, S. 101–102) und Mäuser (1987, S. 51–55) diskutieren weiterhin, unterstützt durch das Vorhandensein von Muschelkalk-Stücken, die Rust (1978) als Artefakte beschreibt, Möglichkeiten unmittelbarer Einwirkung des fossilen Menschen.

Die von Mäuser (1987, S. 76) unter Beachtung aller dokumentierten Sachverhalte gegebene Charakterisierung der Fundstelle Würzburg-Schalksberg als parautochthones Fossilvorkommen dürfte den Tatsachen gerecht werden.

Für das Areal der tiefsten Funde aus der Grabungskampagne von 1966 (vgl. 1.), dem u. a. die *Hippopotamus*-Reste entstammen, rekonstruierte Mäuser (1987, S. 73) einem Flachwasserbereich, der dort angereicherten Skelettresten einen gewissen Schutz vor Aasfressern bot. Außer den heute vorliegenden Gebißresten des Flußpferdes waren in größerer Anzahl postcraniale Elemente vorhanden, die nicht geborgen werden konnten (Mäuser 1987, S. 43). Ihre Zugehörigkeit zu *Hippopotamus* kann nicht ausgeschlossen werden.

Bzüglich der genauen Anordnung der Gebißreste von *Hippopotamus* liegen keine Angaben vor. Lediglich fünf Unterkieferzähne (C inf. sin. (Wü 106/a), fragm. C inf. dex. (Wü 106/b), P₃ dex. (Wü 106/c), P₄ dex. (Wü 106/d), 2 fragm. M₂ sin. (Wü 106/f) sind durch die Herstellung eines Gipsblockes während der Grabungsarbeiten in ihrer relativen Position in situ fixiert (Abb. 1). Bei der Freilegung der Zähne aus der Gipspackung fielen kleinere Knochensplitter an, die möglicherweise der Mandibel entstammen.

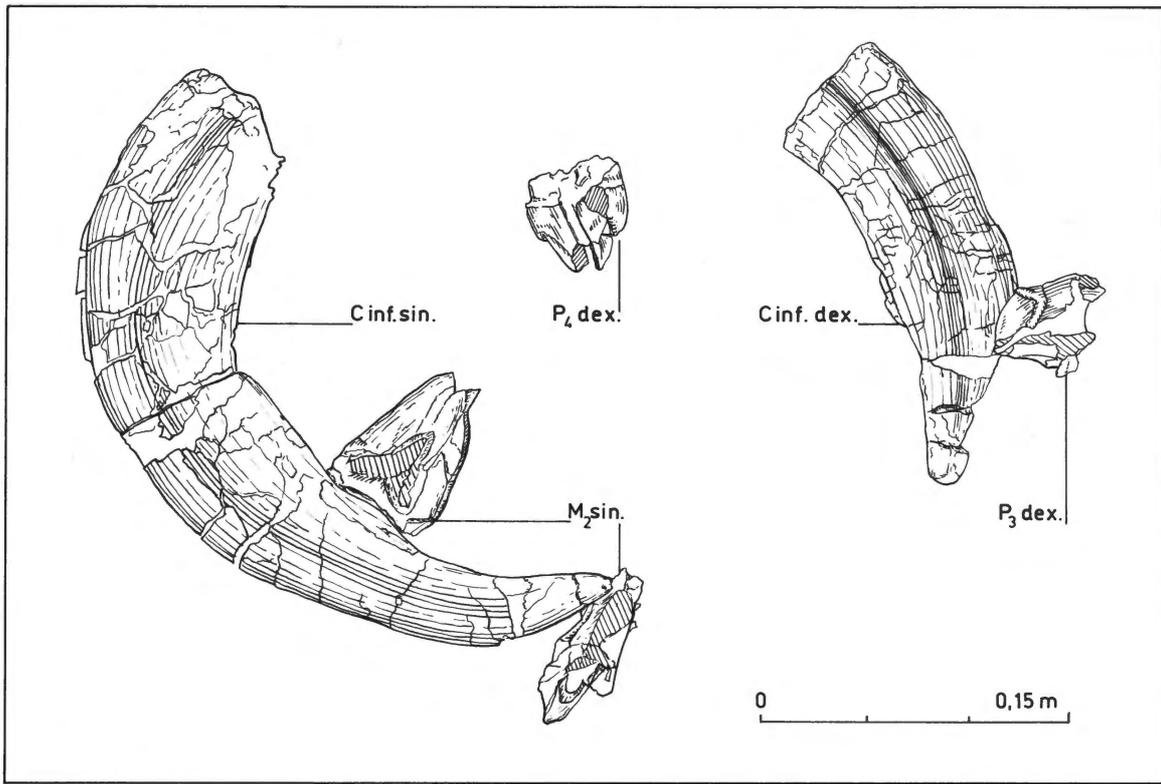


Abb. 1. Gebißreste von *Hippopotamus* (Individuum I) in situ: C inf. sin. (Wü 106/a), fragm. C inf. dex. (Wü 106/b), P₃ dex. (Wü 106/c), P₄ dex. (Wü 106/d), 2 fragm. M₂ sin. (Wü 106/f), Grabung Würzburg-Schalksberg, gezeichnet nach dem Fossilinhalt einer aufpräparierten Gipspackung.

Zur Klärung der ursprünglichen Lage des Unterkiefers eignen sich in erster Linie die relativ schweren Canini. Sie waren etwa parallel zueinander jeweils auf der Buccalseite liegend angeordnet. Bei Lage der Mandibel mit der Oclusalseite der Zahnreihen nach oben wären linker und rechter Eckzahn vor der endgültigen Einbettung in ihrer Position vertauscht worden – ein Vorgang, der zwar nicht auszuschließen ist (etwa durch Verdriften eines Zahnes in bewegtem Wasser), aber angesichts einer plausibleren Deutungsmöglichkeit nicht wahrscheinlich erscheint. Wesentlich einfacher erklärt sich der Grabungsbefund als Resultat des Zerfalls einer Mandibel, die als intaktes Skelettelement mit der Oclusalseite nach unten orientiert war. Eine solche Lage des Kiefers weist wegen der Ankerwirkung der exponierten Canini sowie der Fortsätze der Rami eine recht hohe Stabilität auf.

3. Die Funde

3.1. Präparation

Die noch relativ hohe Anzahl bisher unpräpariert vorliegender Fundstücke von Würzburg-Schalksberg (vgl. Mäuser 1987, S. 39) läßt es gerechtfertigt erscheinen, im folgenden eine kurze Beschreibung des für die *Hippopotamus*-Reste notwendigen Präparationsvorganges zu geben, der sich aufgrund des zumeist

konkretionären Charakters der das Fossilmaterial umgebenden Gesteinskörper (zum Bildungsmechanismus siehe Mäuser 1987, S. 40) als zeitlich recht aufwendig erwies.

Nach Freilegung der verhärteten Gesteinspartien aus dem die Konkretionen umhüllenden tonigen Lockermaterial erfolgte ein Abschleifen mittels Uni-Power-Hammer bzw. Diamantschleifkörpern bis zu einer verbleibenden Restmächtigkeit des anhaftenden Festgesteins von weniger als 1 mm. Ein durch unterschiedliche Härte der Konkretionsreste begünstigtes Einschleifen in den Fossilkörper war dadurch weitgehend vermeidbar. Es folgte die eigentliche Freilegung durch Abdrücken kleinster Bruchstücke des auflagernden Restgesteins. Lediglich auf mehr oder weniger ebenen Schmelzflächen gelangen Ablösungen größerer Partien. Erschwert wurde die endgültige Freilegung der Fossilien durch gelegentlich unter dem Zahnschmelz vorhandene kalzitbesetzte Hohlräume (vgl. Mäuser 1987, S. 40), zementierte Haarrisse im Zahnkörper sowie durch das Vorhandensein matrixumschlossener kieseliger Gerölle bis 15 mm Länge, die erst nach Umschleifen auslösbar wurden. Zur Herstellung der *Hippopotamus*-Präparate wurden ca. 200 Arbeitsstunden benötigt.

3.2. Beschreibung

Von *Hippopotamus* sind aus der Fundstelle Würzburg-Schalksberg bisher nur Gebißreste bekannt geworden, die Verf. von Herrn Prof. Dr. E. Rutte (Würzburg) zur Bearbeitung übergeben wurden.

Zur Beschreibung definitiver *Hippopotamus*-Molaren kommt heute in Anlehnung an Hooijer (1946, S. 312 ff., 1950) in der Regel die der Cope-Osborn'schen Trituberculartheorie entlehnte Terminologie zur Anwendung. Dabei ist allerdings ein unmittelbarer phylogenetischer Bezug zu vermeiden (vgl. Boekschoten & Sondaar 1966, S. 21). Eine neutralere Benennung von Kuss (1957) konnte sich nicht durchsetzen. Die Bezeichnung der definitiven Molaren geschieht im folgenden nach Boekschoten & Sondaar (1966, S. 21–22). Die für mesiale bzw. laterale Incisivi benutzten Symbole I1 und I2 können nach derzeitigem Kenntnisstand ebenfalls nicht im phylogenetischen Sinne gebraucht werden (R.-D. Kahlke, 1985b). Richtungsbezeichnungen innerhalb des Gebisses erfolgen nach Schumacher & Schmidt (1982).

3.2.1. Maxillarbezahnung

Erster Incisivus

Material: fragm. I¹ dex. (Inv.-Nr. Wü 106/17¹; Abb. 10, 1–2).

Das vorliegende leicht eingebogene Incisivenfragment wird von zahlreichen matrixgefüllten Längs- und Querbrüchen durchzogen, die den Zahnkörper an verschiedenen Stellen leicht auseinandertrieben. In seinem intraalveolaren Abschnitt sowie an der Spitze ist der Zahn gebrochen. Durch letzteres ist die leicht konkav geformte linguale Usurfacette nur noch auf ca. 21 mm der Zahnlänge erhalten. Im Querschnitt gestaltet sich der Incisivus gerundet rechteckig mit längs gerichteter größerer Achse und in Richtung Spitze zunehmender Rundung im mesio-vestibulären Bereich. Der 37–45 mm breite Schmelzstreifen (= „Schmelzband“ bei Kuss 1957, S. 303²) überspannt mit knapp einem Drittel des Gesamtumfangs die Vestibulärseite des Zahnes vollständig, wobei er distal etwas übergreift. Der Schmelz zeigt in ähnlicher Weise wie der des wahrscheinlich zugehörigen C sup. dex. Wü 106/1 (s. u.)

¹ Inventar-Nummern mit Endzahlen wurden vom Geologischen Institut der Universität Würzburg vergeben. Für nicht in dieser Weise bezeichnete Stücke wählte Verf. Kleinbuchstaben.

² Nach Einführung des Schmelzbanddifferenzierungsquotienten (SDQ) zur Untersuchung fossiler Arvicoliden-Reste durch Heinrich (1978, S. 9. ff.) erfuhr der für diese Tiergruppe bereits gebräuchliche Begriff „Schmelzband“ für den

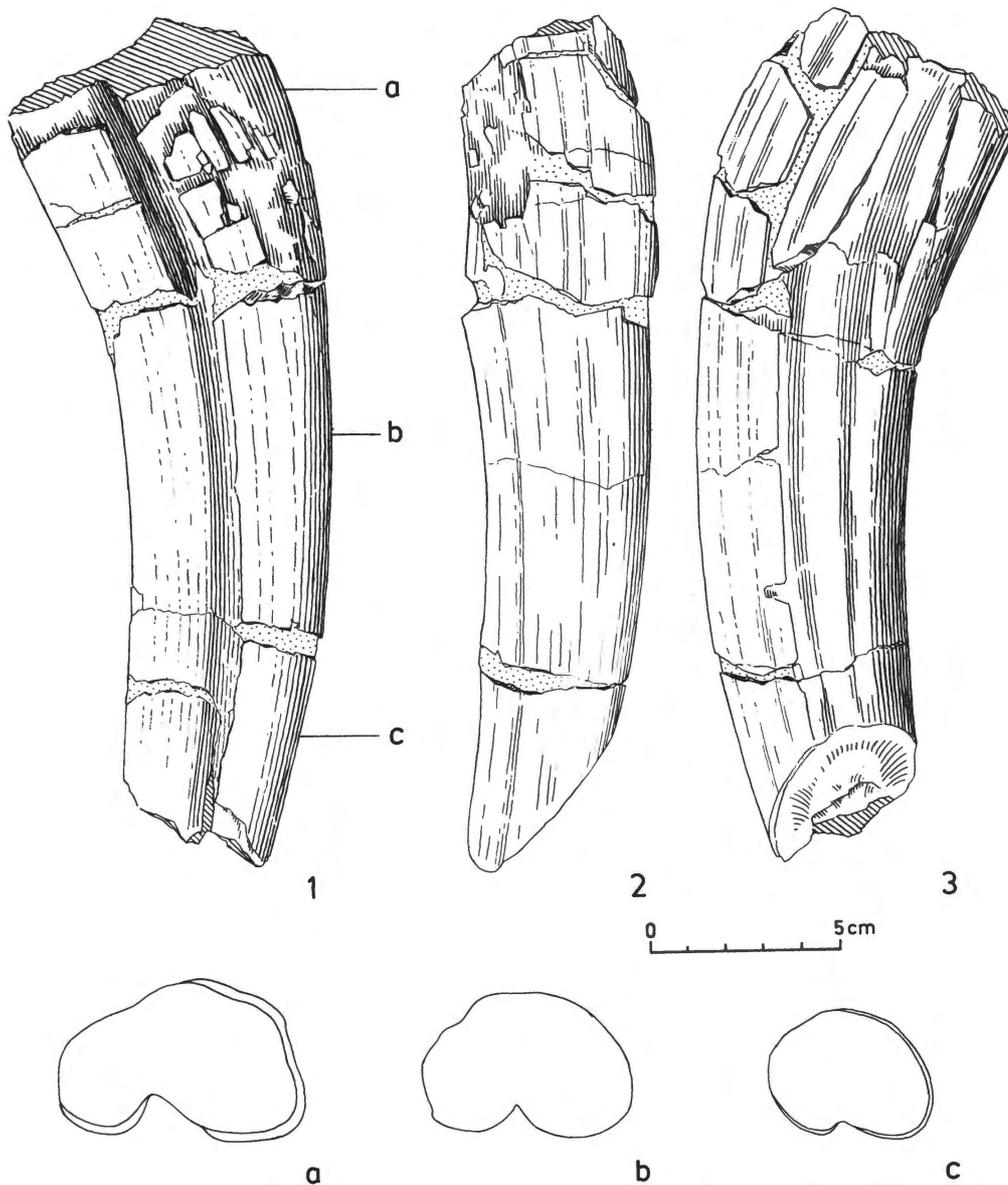


Abb. 2. 1-3. C sup. dex. (Wü 106/1), von distal, labial, mesial; a-c Querschnitte.

eine Längsriefung. Erhaltungsbedingt kann zur primären Gestaltung der schmelzfreien Zahnoberfläche keine Aussage getroffen werden. Weitere Messungen entfallen.

Zweiter Incisivus

Material: I² dex. (Inv.-Nr. Wü 106/16; Abb. 10, 3-4).

occlusalen Anschnitt der Schmelzprismenwände auf Grund seiner Bedeutung für die Quartärstratigraphie eine starke Aufwertung. Da der Begriff von zahlreichen Autoren in oben genanntem Sinne gebraucht wird, erweist sich für die flächige Ausbildung von Zahnschmelz auf der Oberfläche von Hippopotamiden-Incisivi die Bezeichnung „Schmelzstreifen“ als günstiger.

Der in Biegung und Querschnitt durch zahlreiche Brüche deformierte Zahn war offenbar primär nur schwach gebogen. Am intra-alveolaren Ende sowie an der Zahnspitze fehlen geringe Teile. Die deutlich konkave Usurfacette liegt mesio-lingual. Sie blieb auf ca. 31 mm der Zahnlänge erhalten. Trotz Deformation ist ausgehend von der Usurfläche im unteren (incisalen) Drittel des Zahnes eine auch an rezenten Stücken beobachtbare schwache mesiolinguale Furche feststellbar. Vestibulär sind Reste des kräftig gerieften Schmelzstreifens vorhanden. Weitere Messungen müssen entfallen.

Caninus

Material: C sup. dex. (Inv.-Nr. Wü 106/1; Abb. 2, 1–3, a–c, Abb. 10, 7–10).
C sup. dex. (Inv.-Nr. Wü 106/6; Abb. 10, 5–6).

Während das etwas kräftigere Fundstück Wü 106/6 starke Deformationen aufweist, ist das kleinere Exemplar Wü 106/1 lediglich von einer Reihe glatter Brüche durchzogen, die die wesentlichen morphologischen Charakteristika nicht veränderten.

Das leicht gebogene Stück Wü 106/1 zeigt einen stumpf-dreieckigen Querschnitt ähnlich dem des von Kuss (1957, S. 321, Abb. 40b) abgebildeten Caninus von Jockgrim (Pfalz) (vgl. Abb. 2, a–c). Die Distalseite des Zahnes wird durch eine im alveolaren Bereich bis zu 11 mm tiefe Furche in einen breiten äußeren und einen schmalen inneren Abschnitt gegliedert. Über dem Außenschenkel der Distalfurche setzt der Zahnschmelz aus. Ebenfalls zieht sich über die mesio-linguale Seite ein für *Hippopotamus* typischer schmelzfreier Streifen. Der Schmelz zeigt sich in seiner Gesamtheit bei leicht undulierender Oberfläche gleichmäßig gerieft. Die Usurfläche ist in zwei nahezu gleichgroße Facetten gegliedert, die sich in einer konvexen, sagittal verlaufenden stumpfen Kante treffen.

Tab. 1. Maße C sup. (in mm)³

		<i>Hippopotamus amphibius antiquus</i> (Oberes Valdarno) (nach Leonardi 1948)		
	Wü 106/1	n	Ø	Min.—Max.
1. Größte Länge buccal	(214,0)+	3	276,66	212,0—326,0
2. Größte Länge lingual	(183,0)+			
3. Größte Breite apical	(70,5)			
4. Größte Breite incisal	42,5	8	43,12	33,0—53,0
5. Größter Durchmesser apical	(45,0)+			
6. Größter Durchmesser incisal	34,0			
7. Größter Umfang	(197,0)+			
8. Größte Breite schmelzfreier Streifen der Distalfurche	12,0			
9. Größte Breite mesio-lingualer schmelzfreier Streifen	(61,0)+			

³ In Klammern aufgeführte Meßwerte deuten hier und in den folgenden Tabellen auf eine erhaltungsbedingte Ungenauigkeit bei der Vermessung hin.

Der auf Grund seines Erhaltungszustandes nicht vermeßbare C sup. dex. Wü 106/6 dürfte ursprünglich einen ähnlich geformten Querschnitt, wie Wü 106/1 besessen haben. Deutlich erkennbar

ist die mit 21,5 mm entsprechend breitere Ausbildung des schmelzfreien Streifens der Distalfurche. Die Usur besteht aus nur einer ebenen Fläche.

Zweiter Molar

Material: M² dex, (Inv.-Nr. Wü 106/3; Abb. 3, 1–5, Abb. 11, 3–7).

Die bis auf leichte linguale Beschädigungen der Basis des Paraconus sowie des Metaconus vollständige Zahnkrone zeigt einen mittleren Abrasionsgrad, der den mesialen Cingularlobus auf einer Breite von ca. 30 mm in die Abrasionsebene einbezieht. Der niedrigere Distallobus weist eine erst beginnende Usur auf. Das Cingulum ist, soweit erkennbar, umlaufend kräftig ausgebildet. Ein noch stärkeres Cingulum besitzt ein M² sin. von Elis (Peloponnes), den Thenius (1955, S. 207–208) beschrieb und abbildete. Para- und Metaconus von Wü 106/3 erweisen sich wegen der normalen Innenneigung des Molaren im Gebiß als etwas geringer abgenutzt, als Protoconus und Metaconulus. Auf Grund einer geringfügig stärkeren Ausbildung des Protoconus gegenüber dem Paraconus ist die angeschnittene Dentinfläche der Occlusalseite bei ersterem größer. Ähnliche Verhältnisse bei geringerer Abkautung zeigen die beiden durch Alberdi & Ruiz Bustos (1985, Taf. I, 1) abgebildeten M² von Venta Micena. Während Proto- und Paraconus bei Wü 106/3 nahezu parallel stehen, ist der Metaconulus im Verhältnis zum Metaconus leicht nach distal versetzt (vgl. auch einen von Kuss 1957, S. 310, beschriebenen M² von Jockgrim). Das vordere Spitzenpaar ist vom hinteren scharf getrennt. Das mit ca. 15,5 mm recht hohe und spitze Mesostyl steht in gleichem Abstand zu Para- und Metaconus. Die mesiale Druckmarke des beschriebenen Zahnes zum M¹ zeigt einen nach labial verschobenen Schwerpunkt. Sämtliche Wurzeln gingen durch Bruch verloren.

Tab. 2. Maße M² (in mm)

	<i>Hippopotamus amphibius antiquus</i> ⁴ (nach Faure 1985) ⁵				<i>Hippopotamus amphibius</i> rezent (nach Faure 1985)		
	Wü 106/3	n	Ø	Min—Max.	n	Ø	Min.—Max.
1. Größte Länge	62,5	26	56,38	44,0—68,0	30	49,43	37,0—60,0
2. Breite distal	56,5	25	50,66	39,0—57,0	31	46,77	35,0—53,0

⁴ Die von Faure (1981, 1983, 1985) als *Hippopotamus major* bezeichnete Form wird vom Verf. als Subspecies der Rezentart angesehen und aus nomenklatorischen Gründen (R.—D. Kahlke 1987a, S. 111—112, im Druck b) mit *Hippopotamus amphibius antiquus* bezeichnet.

⁵ Wie aus der Dissertation von Faure (1983) hervorgeht, wurden von ihr die wichtigsten fossilen *Hippopotamus*-Reste Europas berücksichtigt, so daß in der vorliegenden Arbeit lediglich die entsprechenden von Faure (1985) publizierten Werte zu Vergleichszwecken aufgeführt werden.

Dritter Molar

Material: fragm. M³ dex. (Inv.-Nr. Wü 106/14; Abb. 11, 1–2).

Es liegt ein mesiales Molarenbruchstück mit vollständigem Paraconus und geringen Resten des Protoconus vor. Die verbliebene Abrasionsfläche neigt sich nach lingual. Offenbar war der Protoconus niedriger als der Paraconus. Der mesiale Abschnitt des Cingulums fehlt bergungsbedingt. Das labial vorhandene, ungleichmäßig ausgebildete Cingulum ist schwächer entwickelt als an entsprechender Stelle des M² Wü 106/3. Das Lateralprisma des Paraconus zeigt eine leichte mesiale Neigung. Die ca. 62 mm lange zugehörige Zahnwurzel biegt im apicalen Drittel nach distal ab. Messungen entfallen.

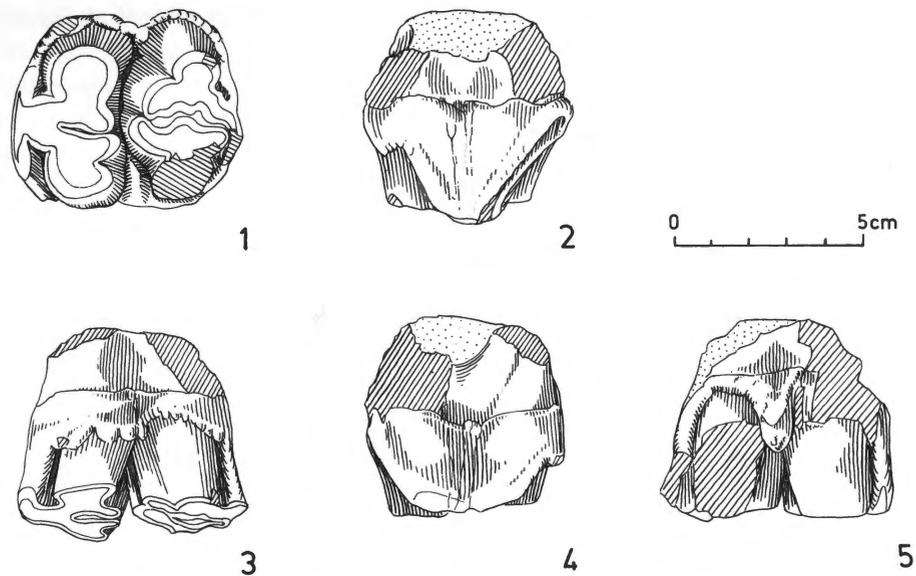


Abb. 3. 1–5. M² dex. (Wü 106/3), von occlusal, distal, lingual, mesial, labial.

3.2.2. Mandibularbezahnung

Zweiter Incisivus

Material: I₂ sin. vel dex. (Inv.-Nr. Wü 106/10; Abb. 11, 8–9).

fragm. I₂ sin. vel dex. (Inv.-Nr. 106/11).

Mit Wü 106/10 liegt ein nahezu vollständiges, aber diagenetisch stark verformtes Stück vor. Über die Zahnspitze verläuft eine für I₂ typische Usurfacette, deren Neigung allerdings keine Auskunft über die Körperseite erlaubt. Vergleiche mit genügend großen Serien rezenter Materials zeigen, daß die Verhältnisse hier so stark variieren, daß praktisch jede Neigungsrichtung möglich ist. Da im Spitzenbereich des Fundstückes erhaltungsbedingt auch der Zahnschmelz weitgehend fehlt, muß eine Seitenbezeichnung für den genannten Zahn offen bleiben. Sein Querschnitt war wohl auch primär oval. Im extraalveolaren Bereich finden sich Reste eines rugosen Schmelzes.

Ein weiteres Bruchstück (Wü 106/11), das sich durch einige wenige Schmelzreste als zu *Hippopotamus* gehörig ausweist, wurde ebenfalls als I₂ bestimmt, da es wegen seines geringen Durchmessers ohne Anzeichen einer Usur weder einen oberen Incisiven noch einen I₁ repräsentieren kann. Messungen verbieten sich an beiden Stücken.

Caninus

Material: C inf. sin. (Inv.-Nr. Wü 106/a; Abb. 4, Abb. 5, Abb. 11, 12).

fragm. C inf. dex. (Inv.-Nr. Wü 106/b; Abb. 11, 10–11).

Der bis auf den Bereich der Pulpenbasis vollständig erhaltene linke Hauer wurde durch Druckdeformation in Scherben zerlegt, die matrixverkittet in einem Stück vorliegen. Das Pulpencaevum ist ebenfalls mit Sediment gefüllt. Die morphologische Vorderkante des Zahnes bildet das Bogenstück eines Kreises von ca. 210 mm Radius. Matthes (1939a, S. 202, 1939 b, S. 9, Tab. 2) gibt für entsprechende Kreisbögen rezenter Mandibularcanini Radien zwischen 116 und 222 mm an. Die im oberen Abschnitt nahezu ebene

distal gelegene Kaufläche von Wü 106/a biegt in ihrem unteren Teil konkav leicht nach außen um. In seinem Querschnitt gestaltet sich der Zahn stumpf dreieckig bis oval mit lingualer Furche (vgl. Matthes 1939 f, Fig. 3). Diese konvergiert ebenso wie die Riefung des Zahnschmelzes in Richtung auf die Zahnspitze. Die schmelzfreie Distalseite weist, soweit erkennbar, keinerlei Riefen auf.

Das vordere Bruchstück eines rechten Caninus ist dem gleichen Individuum zuzurechnen (vgl. 3.3.). Es liegt in ähnlicher Weise deformiert vor, wie sein linkes Pendant und dürfte diesem ursprünglich symmetrisch gewesen sein. Ein kleineres Bruchstück (Wü 106/b 2) könnte nach der kräftigen Schmelzriefung zu urteilen dem alveolaren (?labialen) Abschnitt des gleichen Zahnes entstammen.

Tab. 3. Maße C inf. (in mm)

	<i>Hippopotamus amphibius</i> rezent (nach Matthes 1939b)			
	Wü 106/a	n	Ø	Min.—Max.
1. Länge Vorderkante	(425,0)+	25	558,0	340,0—800,0
2. Länge Kaufläche buccal	(137,0)+			

Ausführliche Maßangaben zu fossilen Unterkiefer-Eckzähnen des *amphibius*-Kreises aus Europa finden sich bei Reynolds (1922, S. 16), Leonardi (1948, S. 22), Kuss (1957, S. 307), Cuscani Politi (1966, S. 9 ff.), Blandamura & Azzaroli (1977, S. 179) sowie Koenigswald & Löscher (1982, S. 334 ff.). Ein unmittelbarer Vergleich dieser z. T. höheren Meßwerte (z. B. Funde aus dem Oberen Valdarno) mit dem Maß des vorliegenden Fundstückes Wü 106/a ist wegen der meist unvollständigen Erhaltung der Zähne im Bereich der zerbrechlichen Pulpenbasis nicht möglich. Umfangsmaße können wegen der beträchtlichen Deformation des Würzburger Materials ebenfalls nicht verglichen werden.

Ausgehend von 25 Meßwerten für Kreisbögen, die von der Vorderkante vollständiger Unterkiefercanini rezenter Flußpferde überspannt werden (Matthes 1939b, S. 9, Tab. 2), wurde der Mittelwert von 178,4° zur Berechnung der ursprünglichen Vorderkantenlänge des Stückes Wü 106/a benutzt. Demnach müßte die vollständige Länge des Zahnes, dessen vorliegender Teil noch einen Kreisbogen von 148° überdeckt, etwa 512 mm betragen haben. Somit liegt der Caninus in seiner Länge noch unter dem vorliegenden Durchschnittswert für rezente Flußpferde. Der extraalveolare Teil des Zahnes würde nach Tischendorf (1952, S. 321) rund ein Drittel der Gesamtlänge, also etwa 171 mm betragen haben. Dieser Wert erscheint angesichts der Kauflächenlänge allerdings als zu gering. Für rezente Tiere ist nach 25 Messungen von Matthes (1939b, S. 9, Tab. 2) zuzüglich 28 Messungen von Hooijer (1950, Tab. IA) ein Mittelwert von 208,6 mm zu errechnen.

Da die unterpleistozänen *Hippopotamus*-Reste Europas durchschnittlich größere Dimensionen aufweisen, als heutige Individuen, verschiebt sich die Position des in erster Näherung berechneten Gesamtlängenwertes von Wü 106/a noch weiter in Richtung Minimum der Variationsbreite.

Dritter Prämolare

Material: P₃ dex. (Inv.-Nr. Wü 106/c; Abb. 6, 1–4, Abb. 12, 1–5).

Das einzig vorliegende Fundstück wird von einer transversalen Kluft durchzogen, die den Zahnkörper in Längsrichtung ca. 3,5 mm auseinandertrieb. Leichte Beschädigungen finden sich weiterhin an der Hauptspitze sowie im lingualen Abschnitt der Kronenbasis. Von den Wurzeln ist lediglich noch der mesiale Ansatz erhalten. Ausgehend von der Hauptspitze des im Querschnitt nahezu rechteckigen

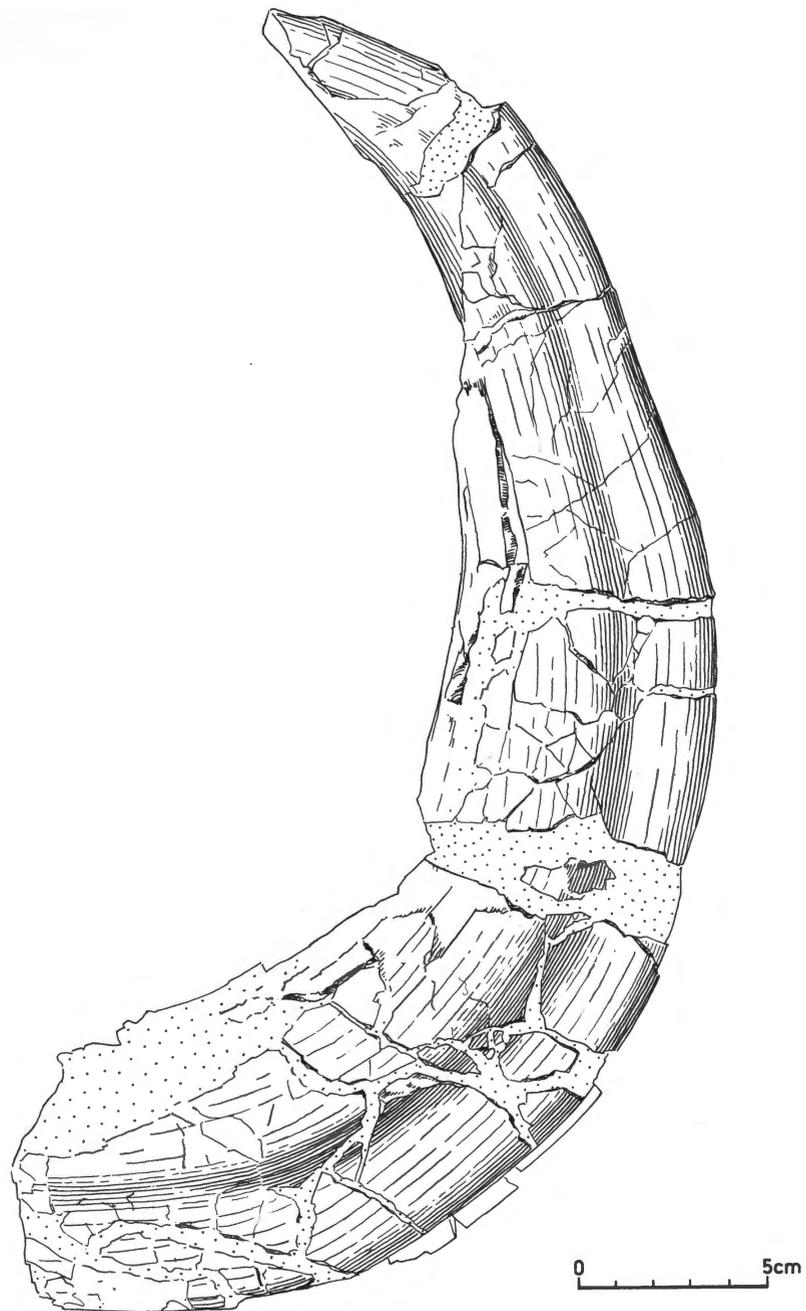


Abb. 4. C inf. sin. (Wü 106/a), von lingual.

Zahnes zieht ein kräftiger Grat auf den mesialen Cingularlobus, wo er labial der mit 15 mm höchsten Erhebung des Cingulums endet. Die Usuren des mesialen Grates greifen labial weiter nach hinten zurück, als lingual. Dies weist auf eine auch in rezenten Gebissen häufige Schrägstellung des P_3 mit nach innen gerichteter Vorderseite hin. Hinter der höchsten Erhebung der Hauptspitze setzt lingual eine ca. 15,5 mm über das Cingulum aufragende accessorische rundliche Spitze an, deren Schmelz durch

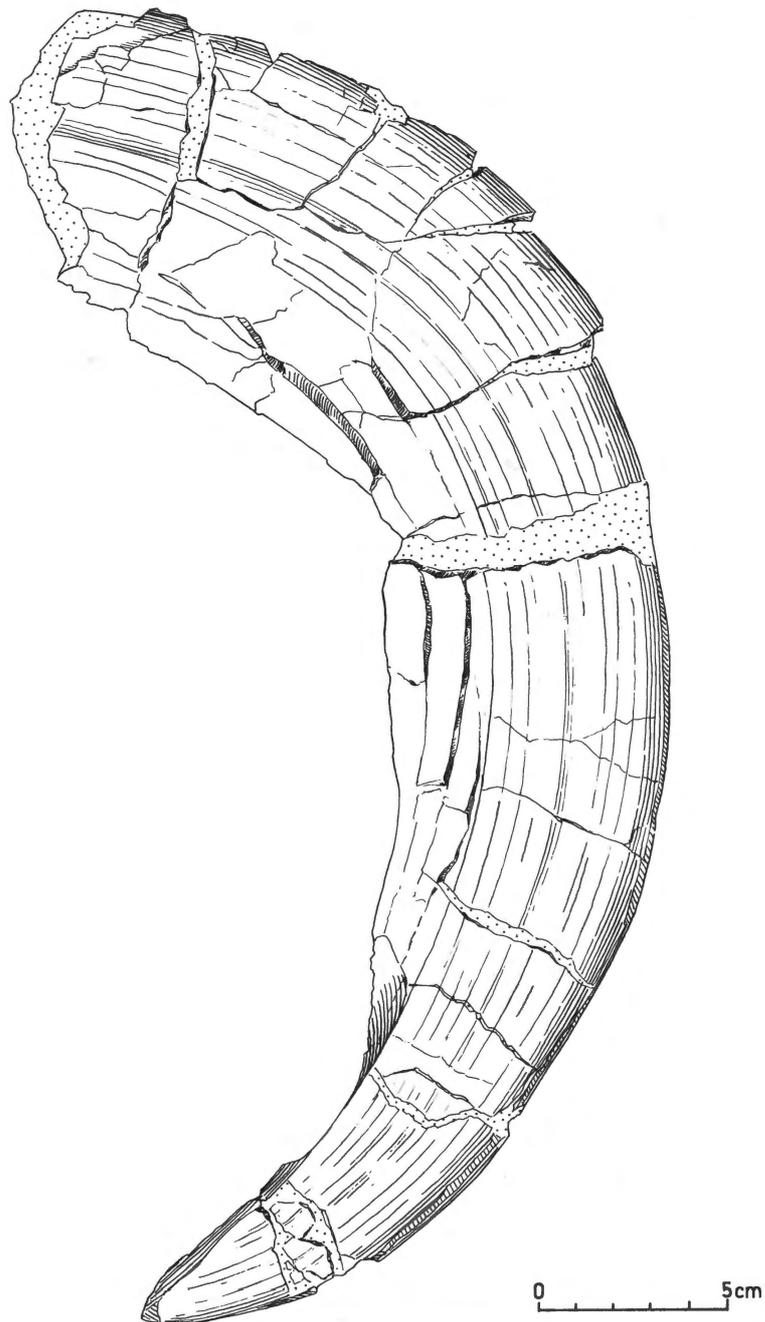
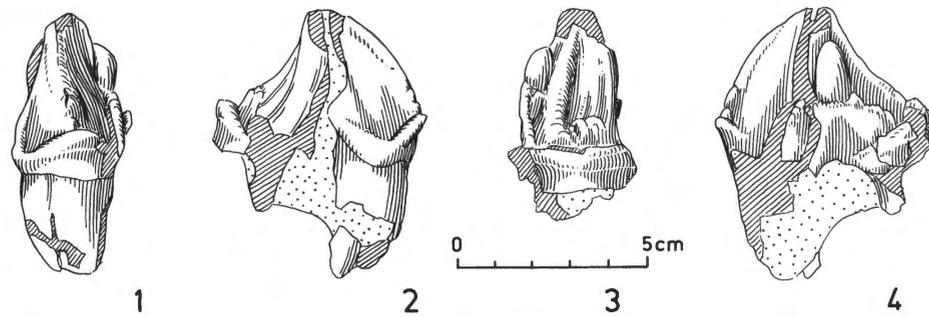


Abb. 5. C inf. sin. (Wü 106/a), von labial.

Abnutzung besonders im oberen Abschnitt einen entsprechenden Glanz angenommen hat. Nach Coryndon (1970, S. 140–141) ist eine solche Spitze als altertümliches Merkmal zu werten, das bei rezenten Flußpferden nur noch sehr selten ausgebildet wird (z. B. unter 700 durch Coryndon (1970) aus dem Murchison Falls Park in Uganda untersuchten Mandibeln nur an einem Stück). Auf der Distalseite der Hauptspitze von Wü 106/c verläuft ein lingualer Grat, der sich oberhalb des distalen Cingularlobus

Abb. 6. 1–4. P_3 dex. (Wü 106/c), von mesial, labial, distal, lingual.

in zwei knotenförmigen Erhebungen fortsetzt. Das distale Cingulum weist auf zwei Dritteln seiner Breite zum lingualen Rand hin eine konkave Usur auf, die ebenfalls als Hinweis auf die Schrägstellung des Zahnes im Kiefer angesehen werden muß. Eine Pressionsmarke zum P_4 existiert nicht. Im mesialen Abschnitt der Labialseite ist ein Cingulum vorhanden, im distalen wohl ausgebrochen.

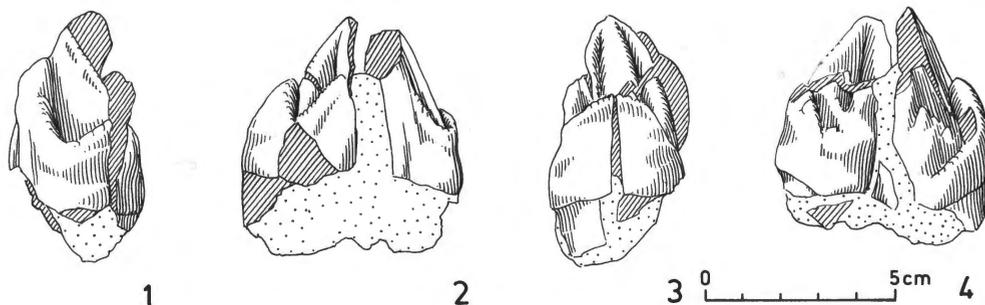
Tab. 4. Maße P_3 (in mm)

	Wü 106/c	<i>Hippopotamus amphibius antiquus</i> (nach Faure 1985)			<i>Hippopotamus amphibius</i> rezent (nach Faure 1985)		
		n	Ø	Min.—Max.	n	Ø	Min.—Max.
1. Größte Länge	(47,0)	11	42,00	38,0—46,0	22	36,29	32,0—43,0
2. Größte Breite	33,0	11	26,73	20,0—33,0	22	22,36	18,0—31,0

Leonardi (1948, S. 22) nennt als Längenmaß für einen P_3 aus dem Oberen Valdarno (Fi. 1043 des Museums für Geologie und Paläontologie der Universität Florenz) ebenfalls 47,0 mm. Nachmessungen an beiden P_3 der entsprechenden Mandibel (heutige Inv.-Nr. IGF 1043), die ein Bestandteil der im genannten Museum aufbewahrten kombinierten Skelettrekonstruktion eines *Hippopotamus* ist (Abbildung bei Leonardi 1948, Taf. II–III, R.-D. Kahlke 1987 b, Abb. 2), bestätigten mit jeweils 46,5 mm das Maß in etwa (Breite: sin. – 29, 0 mm, dex. – 28,5 mm).

Vierter Prämolare

Material: P_4 dex. (Inv.-Nr. Wü 106/d; Abb. 7, 1–4, Abb. 12, 6–10).

Abb. 7. 1–4. P_4 dex. (Wü 106/d), von mesial, labial, distal, lingual.

Das wiederum einzig vorhandene Stück weist ähnlich wie der oben beschriebene P_3 eine Transversalkluft auf, die den Zahnkörper im Spitzenbereich ca. 15 mm auseinandertrieb. Zusätzlich durchzieht den Zahn eine Longitudinalkluft, die besonders am mesialen und distalen Lobus deutlich wird. Das Fundstück weist weiterhin am lingualen Prisma der Hauptspitze sowie disto-labial Beschädigungen auf, außerdem fehlen die Wurzeln. Der im Querschnitt längsoval gestaltete Zahn besitzt einen kräftigen mesialen Grat, der ausgehend von der Hauptspitze unmittelbar an der mit ca. 22,5 mm höchsten Erhebung des Vorderlobus endet. Labial sind an diesem Grat Spuren einer beginnenden Abrasion erkennbar. Der distale Grat der Hauptspitze endet labial der mit ca. 27 mm höchsten Erhebung des sehr stark entwickelten Distallobus (vgl. dagegen einen P_4 bei Reynolds 1922, Taf. V, 13, aus dem Ipswichian von Barrington mit wesentlich niedrigerem Cingulum). Linguo-distal wurde zwischen Hauptspitze und Hinterlobus eine kleine accessorische Schmelzspitze angelegt. Der ebenfalls kräftige labiale Schmelzlobus reicht mit ca. 50 % der ursprünglichen Gesamthöhe der Krone ungewöhnlich weit nach oben. Pressionsmarken sind nicht vorhanden.

Tab. 5. Maße P_4 (in mm)

	Wü 106/d	<i>Hippopotamus amphibius antiquus</i> (nach Faure 1985)			<i>Hippopotamus amphibius</i> rezent (nach Faure 1985)		
		n	Ø	Min.—Max.	n	Ø	Min.—Max.
1. Größte Länge	(45,0)	15	39,33	33,0—47,0	24	35,15	29,0—40,0
2. Größte Breite	(32,0)	15	30,47	26,0—33,0	23	27,35	23,0—37,0

Erster Molar

Material: fragm. M_1 sin. (Inv.-Nr. Wü 106/e; Abb. 12, 11–13).

Das Fragment des linken Molaren weist an Proto- und Hypoconid Beschädigungen auf. Das Entoconid wird von einem klaffenden Bruch durchzogen. Mesiale und distale Kronenbasis sind jeweils ausgebrochen. Lediglich die hintere Innenwurzel liegt nahezu vollständig vor. Die Zahnkrone ist abrasionsbedingt mit reichlich zwei Dritteln ihrer ursprünglichen Höhe erhalten. Ein Cingulum wurde an der unbeschädigten lingualen Kronenbasis nicht ausgebildet. Die Abrasionsfläche des Molaren sinkt leicht nach außen ab. Meta- und Entoconid sind gegenüber Proto- und Hypoconid jeweils leicht nach distal versetzt, so daß sich Meta- und Hypoconid im Quertal der Krone berühren, wie dies beispielsweise auch Melentis (1965, S. 410) an einem mittelpleistozänen Zahnpaar aus dem Becken von Megalopolis beobachtete. Besonders deutlich zeigt dieses Merkmal ein M_1 dex. aus pleistozänen Schottern von Rheinhausen im Oberrheintal, den Adam (1965, Taf. 32, Fig. 1) abbildete.

Das Bruchstück des rechten M_1 (Wü 106/14) weist so starke Deformationen auf, daß Beobachtungen zur Morphologie, die über das oben Gesagte hinausgehen, nicht anzustellen sind. Eine Vermessung verbietet sich an beiden Stücken.

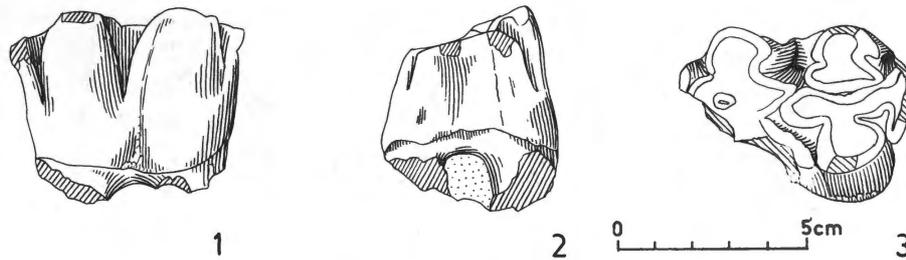
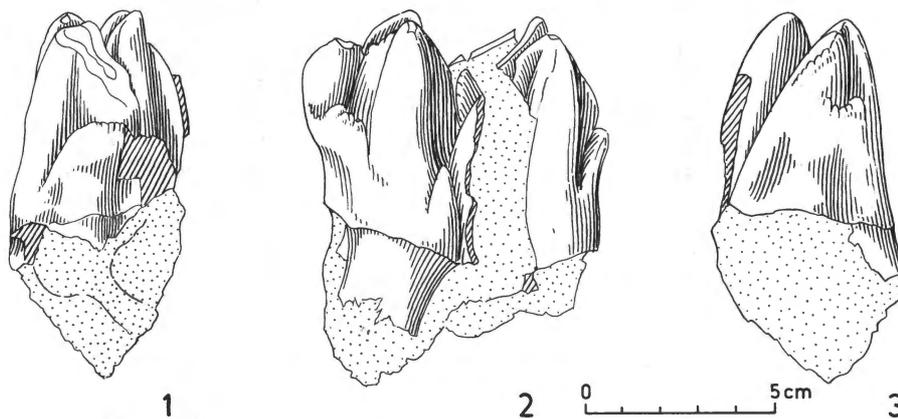
Zweiter Molar

Material: 2 fragm. M_2 sin. (Inv.-Nr. Wü 106/f; Abb. 12, 14).

M_2 sin. (Inv.-Nr. Wü 106/2; Abb. 8, 1–3, Abb. 12, 15–17).

M_2 dex. (Inv.-Nr. Wü 106/4; Abb. 9, 1–3, Abb. 12, 18–22).

Einem linken M_2 (Wü 106/f) zugehörig sind zwei erhaltungsbedingt wurzellose Zahnfragmente, die mittels einer labialen Paßstelle im Quertal zu verbinden sind. Zunächst liegt ein undeformiertes

Abb. 8. 1-3. M_2 sin. (Wü 106/2), von lingual, distal, occlusal.Abb. 9. 1-3. M_2 dex. (Wü 106/4), von mesial, labial, distal.

Protoconid, dazu der labiale Teil des entsprechenden Metaconids sowie der lingual ca. 42 mm hohe Vorderlobus vor. Das distal anschließende zweite Bruchstück umfaßt mehrfach von Brüchen durchzogene Teile von Ento- und Hypoconid sowie des Talonids. Der Zahn war noch nicht in die Abrasionsebene einbezogen, stand in seiner Entwicklung aber wohl kurz davor. Während Meta- und Protoconid parallel stehen, setzt das leicht nach vorn gebogene Entoconid etwas weiter mesial an, als das Hypoconid. Eine mesiale Druckmarke ist noch nicht vorhanden. Maße können nicht abgenommen werden.

Der linke Molar Wü 106/2 wurde bereits von Rutte (1967, S. 18, Abb. 7) abgebildet. Er ist bis auf Protoconid und Wurzeln vollständig erhalten. Die Abrasion beträgt knapp 50 % der Ursprungshöhe des Zahnes. Sein distaler Lobus ist auf einer Breite von ca. 25 mm in die Abrasionsebene einbezogen. Labial findet sich am Hypoconid ein ca. 4,5–5,5 mm hoher, allerdings nur schwach reliefierter Cingularansatz, lingual fehlt er. Die Occlusalfläche des Zahnes sinkt kräftig nach außen ab, so daß zwischen lingualer Entoconidbegrenzung und Labialseite des Hypoconid bei Senkrechthstellung des Zahnes ein Höhenunterschied von ca. 18 mm entsteht. Meta- und Hypoconid treffen sich in einer breiten Berührungsfläche (vgl. auch einen M_2 sin. in geringerem Abkaustadium aus dem Unterpleistozän von Jockgrim (Pfalz) bei Freudenberg (1914, Taf. 9, Fig. 8) sowie einen M_2 dex. aus pleistozänen Schottern von Rheinhausen (Oberhrental) bei Adam (1965, Taf. 32, Fig. 1 bzw. Taf. 36, Fig. 3). Die Druckmarken von Wü 106/2 zum M_3 konzentrieren sich in je einer Zone über dem distalen Schmelzansatz sowie unmittelbar unterhalb der Kaufläche.

Das vollständigste Fundstück, ein rechter Molar (Wü 106/4) weist auf der gesamten Lingualfläche sowie im lingualen Abschnitt des Vorderlobus flächige Beschädigungen auf. Eine breite Kluft durchzieht das Protoconid. Sie ist, wie auch die Brüche im Metaconid mit verfestigtem Sediment gefüllt. Somit

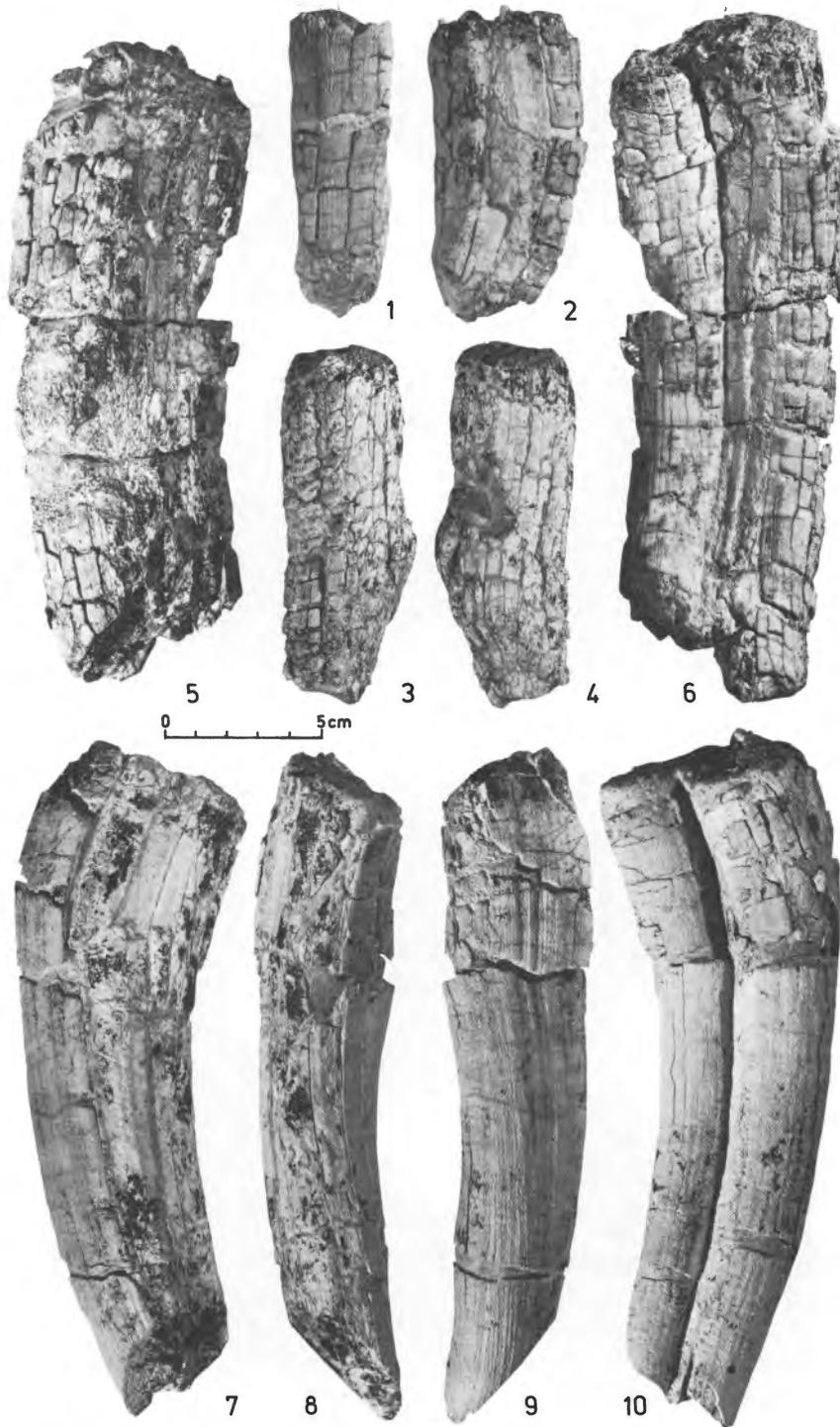


Abb. 10. 1-2. fragm. I¹ dex. (Wü 106/17), von vestibulär, distal; 3-4. I² dex. (Wü 106/16), von vestibulär, lingual; 5-6. C sup. dex. (Wü 106/6), von mesial, distal; 7-10. C sup. dex. (Wü 106/1), von mesial, lingual, labial, distal.

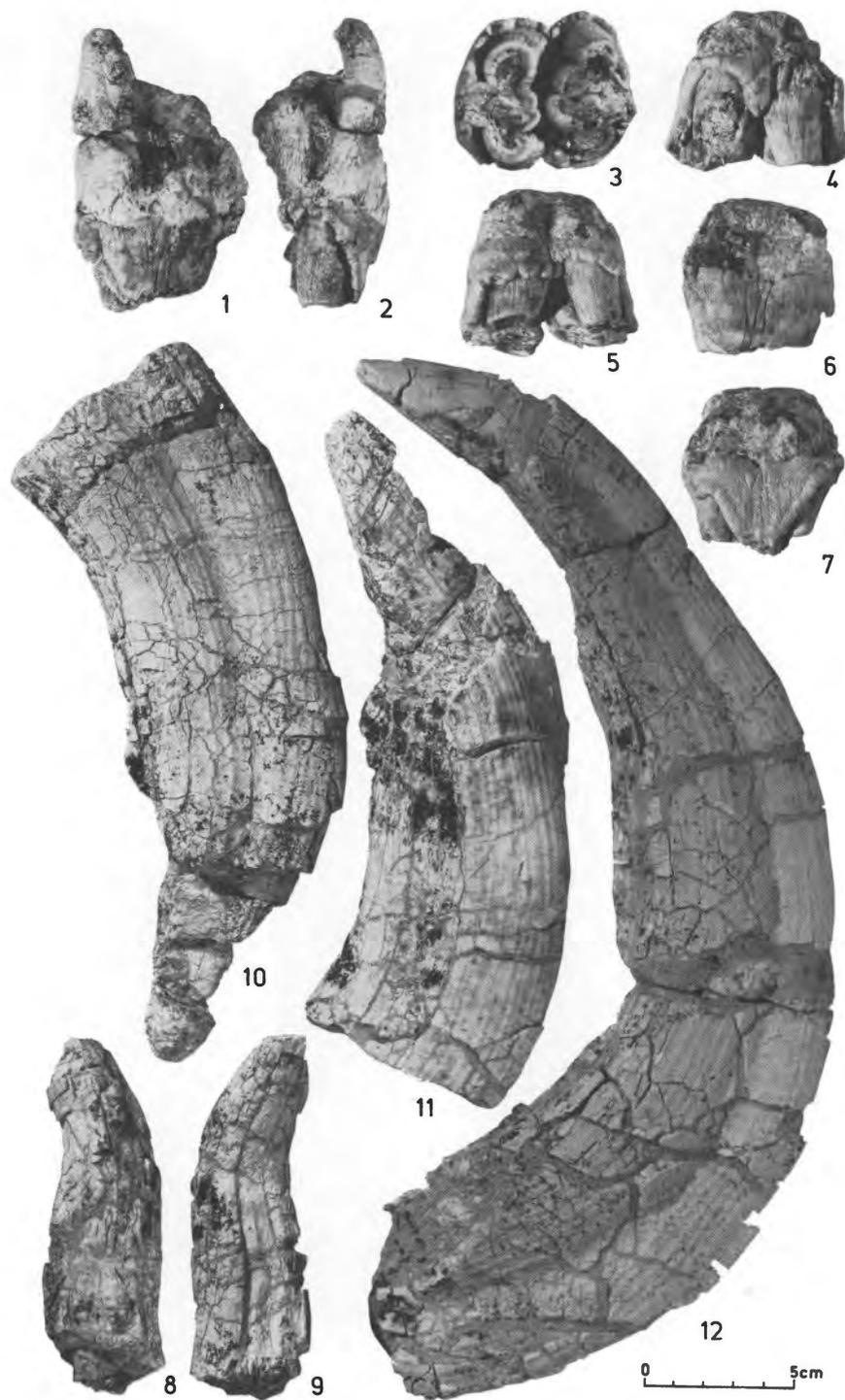


Abb. 11. 1–2. fragm. M^3 dex. (Wü 106/14), von mesial, labial; 3–7. M^2 dex. (Wü 106/3), von occlusal, labial, lingual, mesial, distal; 8–9. I_2 sin. vel dex. (Wü 106/10); 10–11. fragm. C inf. dex. (Wü 106/b), von lingual, labial; 12. C inf. sin. (Wü 106/a), von lingual.

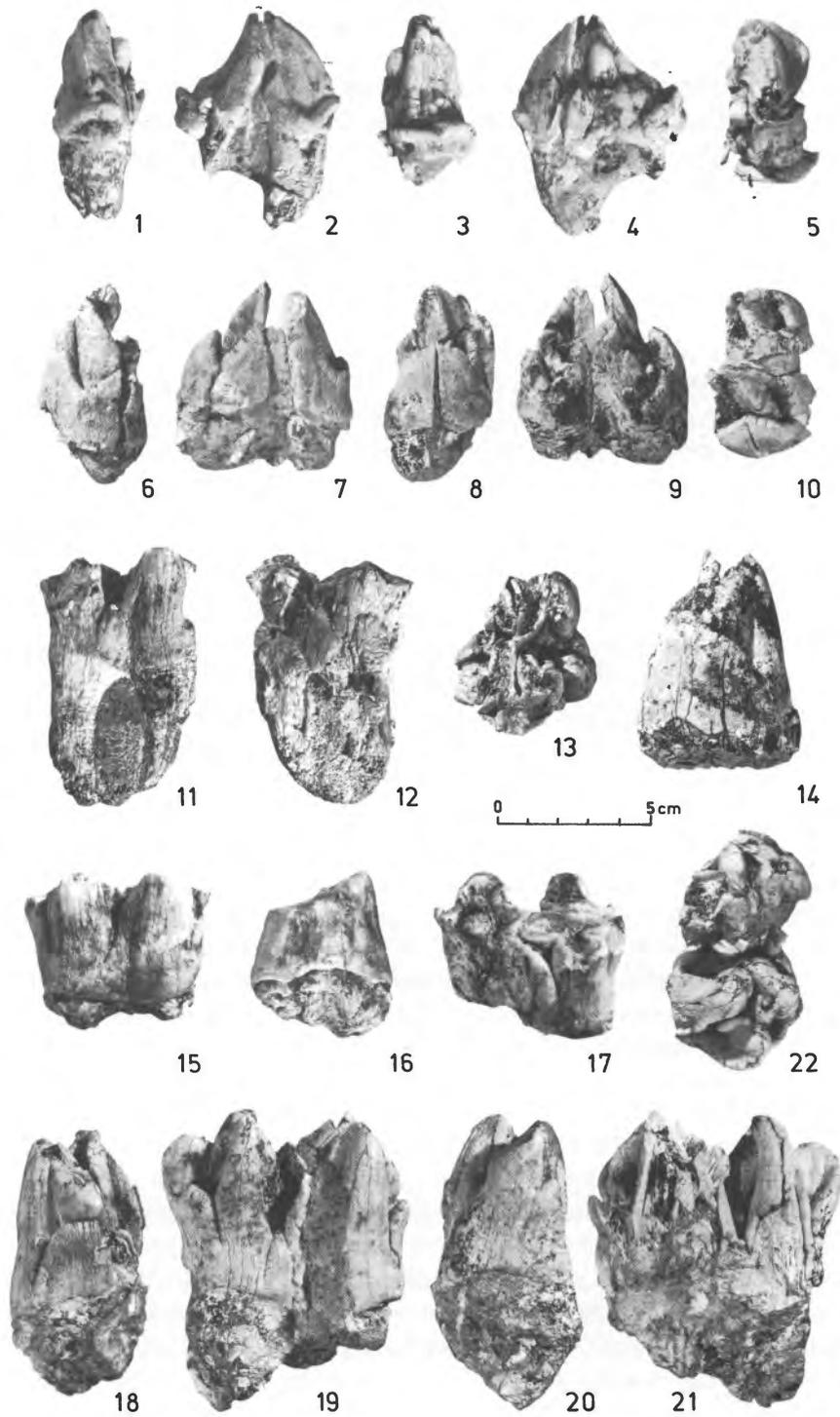


Abb. 12. 1-5. P_3 dex. (Wü 106/c), von mesial, labial, distal, lingual, occlusal; 6-10. P_4 dex. (Wü 106/d), von mesial, labial, distal, lingual, occlusal; 11-13. fragm. M_1 sin. (Wü 106/e), von lingual, labial, occlusal; 14. fragm. M_2 sin. (Wü 106/f), von mesial; 15-17. M_2 sin. (Wü 106/2), von lingual, distal, mesio-occlusal; 18-22. M_2 dex. (Wü 106/4), von mesial, labial, distal, lingual, occlusal.

verbietet sich eine genaue Längenmessung. Hypoconid und Talonid liegen dagegen unversehrt vor. Die Zahnwurzeln sind bis auf einen Rest unter dem Hypoconid abgebrochen. Eine beginnende Abrasion des Zahnes dokumentiert sich deutlich in seinem mesialen Bereich. Vorderprisma und Spitze des Protoconids sowie in geringerem Maße das Vorderprisma des Metaconids weisen Usuren auf. Ebenfalls die Spitzen von Ento- und Hypoconid sowie das Talonid haben bereits die primäre Rauigkeit des Schmelzes verloren und zeigen einen beginnenden Glanz. Ein Cingulum wurde labial am Hypoconid im Gegensatz zu Wü 106/2 nicht ausgebildet (vgl. auch Kuss 1957, S. 310). Adam (1965, Taf. 32, Fig. 1) bildet dagegen einen M_2 dex. von Rheinhausen ab, der an seinem Hypoconid offenbar einen recht kräftigen Cingularansatz aufweist. Der Vorderlobus von Wü 106/4 erhebt sich maximal ca. 30 mm über den mesialen Schmelzansatz. Das Hypoconid greift mit seinem Vorderprisma etwas weiter nach vorn, als das Metaconid. Mit Vorder- und Hinterprisma ist das Hypoconid länger, als das nach vorn geneigte Entoconid. Das kräftige Talonid faltet sich lingual ein. Die accessorische Spitze auf der Labialseite des Zahnes befand sich vor der Deformation des Stückes offenbar in etwa gleichem Abstand zu Proto- und Hypoconid. Im Quertal artikulieren Meta- und Hypoconid. Druckmarken sind nicht erkennbar.

Tab. 6. Maße M_2 (in mm)

			<i>Hippopotamus amphibius antiquus</i> (nach Faure 1985)			<i>Hippopotamus amphibius</i> rezent (nach Faure 1985)		
	Wü 106/2	Wü 106/4	n	Ø	Min.—Max.	n	Ø	Min.—Max.
1. Größte Länge	—	(65,0)	34	58,50	46,0—67,0	23	54,63	47,0—64,0
2. Größte Breite	47,5	—	33	43,74	36,0—48,0	23	39,59	34,0—47,0

3.3. Schlußfolgerungen

Nach frdl. mdl. Mitteilung von Herrn Prof. E. Rutte wurden alle *Hippopotamus*-Reste der Grabung Würzburg-Schalksberg aus Schicht 3 des Gesamtprofils (vgl. 2.1.) im gleichen Bereich des Aufschlusses geborgen, so daß für die Ausgräber zunächst der Eindruck einer individuellen Zusammengehörigkeit aller Funde entstand. Nach dem dokumentierten Grabungsbefund (vgl. 2.3.) sowie der einheitlich geringen bzw. fehlenden Abkautung der Prämolaren und des Molaren (vgl. 3.2.2.) ist mit Sicherheit festzustellen, daß folgende Fundstücke einem Tier angehörten: C inf. sin. (Wü 106/a), fragm. C inf. dex. (Wü 106/b), P_3 dex. (Wü 106/c), P_4 dex. (Wü 106/d), 2 fragm. M_2 sin. (Wü 106/f) (vgl. Abb. 1). Ebenfalls zu diesem unmittelbaren Fundkomplex gehört nach Information durch Herrn Prof. Rutte das Fragment eines M_1 sin (Wü 106/e).

Über die genaue Lage der übrigen Funde im Sediment existieren keine Angaben, da die Geländearbeiten zur Zeit der Fundbergung den Charakter einer Rettungsgrabung hatten. Trotzdem darf auf Grund des bis in Details identischen Erhaltungszustandes, der sich in der Farbschattierung des Zahnschmelzes, der Intensität von aufgelagerten Manganoxid-Ausscheidungen und dem Muster der Bruchdeformation dokumentiert, sowie der geringen Abkautung als relativ sicher angenommen werden, daß der M_2 dex. (Wü 106/4) der gleichen Zahnreihe angehörte, wie die beiden Prämolaren. In seiner Größe entspricht er dem linken Pendant. Allerdings erweisen sich die Abnutzungsspuren, insbesondere am Protoconid, bei Wü 106/4 gegenüber dem linken Gegenstück Wü 106/f als etwas intensiver. Derartige Unterschiede in der Abkautung zwischen linker und rechter Mandibelseite sind allerdings in rezenten Gebissen, besonders

während der Einschubphase des jeweiligen Molaren in die Abrasionsebene keine Seltenheit (vgl. auch Heller 1939, S. 123).

Die Zugehörigkeit des stark beschädigten M_1 dex. (Wü 106/14) zu behandeltem Gebiß ist nicht zu beweisen, darf aber auch nicht ausgeschlossen werden.

Weiterhin kann mit einiger Berechtigung vermutet werden, daß die beiden I_2 -Reste (Wü 106/10, Wü 106/11) ebenfalls der gleichen Mandibel entstammen, da sie in ihrer Größenrelation (besonders an Wü 106/10 feststellbar) den Canini entsprechen sowie im Erhaltungszustand übereinstimmen. Ein frischer Bruch an Wü 106/11 läßt das ursprüngliche Vorhandensein weiteren Materials vermuten.

In wiederum gleichem Erhaltungszustand und deutlichem farblichen Unterschied zu einem weiteren C sup. (s. u.) liegen die Zähne der rechten oberen Frontpartie vor: I^1 dex. (Wü 106/17), I^2 dex. (Wü 106/16), C sup. dex. (Wü 106/1). Die Schliffacetten des kaum deformierten oberen Caninus artikuliert zwanglos mit der des C inf. dex. (Wü 106/b). Eine Zusammengehörigkeit ist auch hier sehr wahrscheinlich.

Somit liegen aus der Fundstelle Würzburg-Schalksberg von einem Tier (Individuum I) mit Sicherheit Reste von 6 Zähnen, mit hoher Wahrscheinlichkeit aber von 12–13 Zähnen vor, nämlich: I^1 – C dex., I_2 – C sin., M_1 – M_2 sin., I_2 – C dex., P_3 – P_4 dex., ? M_1 dex., M_2 dex.

Nach dem morphologischen Gesamteindruck der Prämolaren und Molaren zu urteilen, handelt es sich bei Individuum I um ein recht kräftiges Tier. Die wenigen gewinnbaren Meßwerte der genannten Zähne (Tab. 4–6) verteilen sich um das Maximum der von Faure (1985) für unterpleistozäne *antiquus*-Formen angegebenen Werte. Es liegt darum nahe, Individuum I als männliches Tier anzusprechen. In scheinbarem Widerspruch dazu steht die relativ geringe Größe der Canini (Tab. 1, 3), deren signifikant stärkere Ausbildung sowohl im Unter- als auch im Oberkiefer als ein sekundäres Geschlechtsmerkmal gilt (Coryndon 1970, S. 140, Boekschoten & Sondaar 1972, S. 330–331): Zur Klärung dieser Frage trägt die Ermittlung des Individualalters bei.

Grundlage zur Feststellung des Individualalters sind die Ergebnisse von Laws (1968), dem in den Jahren 1961–1966 ca. 3000 rezente *Hippopotamus*-Mandibeln aus dem Queen Elizabeth Park (Uganda) zur Untersuchung vorlagen. Er konnte in Abhängigkeit von Zahnaufbau und -abnutzung im Unterkiefer zwanzig Altersklassen unterscheiden, die jeweils durch leicht erkennbare Merkmale voneinander getrennt sind, und diesen eine bestimmte Spanne des Individualalters zuordnen. Bei Voraussetzung prinzipiell gleicher Nahrungszusammensetzung rezenter afrikanischer und unterpleistozäner europäischer Flußpferde sind diese Daten auf das Fundmaterial von Würzburg-Schalksberg übertragbar (Angaben zum Ernährungsverhalten rezenter Tiere bei Lock 1972). Eine solche Übertragung dürfte angesichts des in seiner Entwicklung recht inadaptiven (normalwüchsigen) *amphibius*-Formenkreises gerechtfertigt sein. Die von Kuss (1957, S. 324 ff.) diskutierte Möglichkeit geringfügig hypsodonterer Molaren der Rezentform ist angesichts der von Laws (1968) berücksichtigten Schwankungsgrenzen innerhalb der einzelnen Altersklassen hier zu vernachlässigen.

Für die Altersklasse VIII nach Laws (1968, S. 21 ff.), also für ein Individualalter von 11 ± 2 Jahren, gelten folgende Merkmale: vollständige Eruption von P_2 und P_3 ; in einigen Fällen leichte Usur an den Spitzen; Vorhandensein des dM_4 wenigstens noch auf einem Mandibelast, aber P_4 bereits eruptiert; leichter Anschliff des M_2 an der ersten Spitze. Die nach Laws (1968, S. 21 ff.) folgende Altersklasse IX, die für ein Lebensalter der Tiere von 15 ± 2 Jahren definiert ist, wird charakterisiert durch: vollständige Eruption von P_2 – P_4 ; stärkere Abnutzung des M_1 , allerdings ohne kontinuierliche Dentinfläche zwischen den Spitzen; Abnutzung der beiden Vorderspitzen des M_2 ; Eruption des M_3 .

Das Individuum I von Würzburg-Schalksberg hatte zweifellos rechts P_2 – P_4 vollständig eruptiert (P_2 fehlt im Fundgut). Auf der Spitze des vierten Prämolaren wird eine beginnende Usur erkennbar (vgl. 3.2.2.). Ein Milchmolar war zumindest auf dieser Kieferhälfte nicht mehr vorhanden. Der rechte M_2 zeigt das Merkmal der Gruppe IX, der linke dagegen noch das der Gruppe VIII. Der vorliegende M_2 sin.

fügt sich mit seinem Abkautungsstadium in Gruppe IX ein. M_3 -Reste liegen nicht vor. Es wird deutlich, daß Individuum I mit seinen Gebißmerkmalen zwischen den Altersgruppen VIII und IX nach Laws (1968) steht. Eine Altersangabe von 13 ± 2 Jahren dürfte darum den Tatsachen gerecht werden.

Aus dieser Altersangabe heraus wird die verhältnismäßig geringe Größe der Eckzähne von Individuum I erklärlich. *Hippopotamus*-Canini wachsen zeitlebens. Das Größenverhältnis von Ober- und Unterkiefereckzahn wird dabei im Rahmen des Gesamtgebisses von einem Antagonisten-Mechanismus gesteuert, der bei normaler Zahnentwicklung einen kontinuierlichen Abschleiß gewährleistet. Auf Grund der konischen Grundform der Canini erfolgt mit steigendem Lebensalter eine Zunahme des Zahnumfanges und somit der Länge der für Vergleichszwecke gemessenen Außenkrümmung. Ob im Laufe der Individualentwicklung adulter Individuen noch zusätzlich eine Vergrößerung der von der Außenkrümmung überdeckten Bogenstrecke in Abhängigkeit vom entsprechenden Kreisbogenwinkel erfolgt, ist Verf. nicht bekannt. Trotzdem muß in dem noch niedrigen (jungadulten) Lebensalter von Individuum I die Erklärung für die im Verhältnis zu Prämolaren und Molaren recht kleinen Canini gesehen werden.

Einem weiteren Tier (Individuum II) zugehörig sind nach entsprechendem Abnutzungsgrad und übereinstimmendem Erhaltungszustand (Einfärbung von Schmelz und Dentin, keine Deformation) folgende Molaren bzw. Bruchstücke von ihnen: M^2 dex. (Wü 106/3), fragm. M^3 dex. (Wü 106/14), M_2 sin. (Wü 106/2). Leider existiert zwischen M_2 und M_3 wegen der mesialen Beschädigung des letztgenannten Molaren keine Paßstelle über die Druckmarken. Nach Größe und Einfärbung ist Individuum II weiterhin ein deformierter C sup. dex. (Wü 106/6) zuzuordnen, der wegen seiner kräftigen Entwicklung wiederum auf ein masculines Tier hindeuten könnte (s. o.). Dem widersprechen die Meßwerte von M^2 (Tab. 2) und M_2 (Tab. 6) nicht.

Zur Fixierung des Lebensalters von Individuum II nach Laws (1968) kann lediglich der M^2 sin (Wü 106/2) herangezogen werden, so daß bei Gültigkeit oben genannter Voraussetzungen eine weniger genaue Angabe, als sie zu Individuum I möglich ist, hingenommen werden muß. Während zwischen Meta- und Protoconid des genannten Molaren nur eine „Schmelzinsel“ verblieben ist, sind Ento- und Hypoconid noch durch die jeweiligen Schmelzbänder getrennt. Die Abnutzungsintensität des M_2 liegt im Vergleich mit den Darstellungen von Laws (1968, S. 24–25) zwischen den Altersgruppen XII (22 ± 3 Jahre) und XIII (24 ± 3 Jahre). Da weitere nutzbare Angaben zum Mandibulargebiß von Individuum II nicht vorliegen, muß für sein Individualalter das Zeitintervall zwischen 19. und 27. Lebensjahr angenommen werden.

4. Diskussion

Eine exakte Zuordnung der fragmentarischen *Hippopotamus*-Gebißreste von Würzburg-Schalksberg zu *H. amphibius antiquus* DESMAREST, 1822 oder *H. amphibius incognitus* FAURE, 1984 ist anhand metrischer Vergleiche nicht sicher vorzunehmen. Die wenigen am Fundmaterial abgreifbaren Meßstrecken gestatten eine Nutzung der von Faure (1985, S. 32, Fig. 6, S. 34, Fig. 7) gegebenen Vergleichsdiagramme nicht. Bedauerlicherweise ist auch ein unmittelbarer Vergleich mit den zwar sehr reichlich geborgenen *Hippopotamus*-Funden von Untermaßfeld bei Meiningen (DDR) mit derzeit ca. 750 Einzelstücken von mindestens 24 Individuen aller Altersstadien (H.-D. Kahlke 1982, R.-D. Kahlke 1985a, 1987a, im Druck a, b, in Vorbereitung) nicht möglich, da von dort fast ausnahmslos Milchgebisse vorliegen. Eine gewisse Übereinstimmung zwischen den Funden von Würzburg-Schalksberg und Untermaßfeld liegt lediglich in der relativ kräftigen Entwicklung der jeweiligen Gebiß- bzw. Skelettelemente. Diese Tatsache deutet für Würzburg-Schalksberg auf *H. amphibius antiquus* hin, ohne allerdings einen schlüssigen Beweis zu erbringen.

Der europäische Festlandsraum wurde während des Pleistozäns von mehreren, zeitlich aufeinanderfolgenden normalwüchsigen *Hippopotamus*-Einwanderungswellen erreicht (Koenigswald & Löscher 1982,

R.-D. Kahlke 1987a, im Druck b, c). Die Dynamik unterpleistozäner (sensu H.-D. Kahlke 1965a, 1965b), also prälsterzeitlicher Immigrationen, die ausgehend vom afrikanischen Kontinent West- bzw. Mitteleuropa erreichten, ist derzeit nicht in allen Einzelheiten geklärt. Als sicher kann gelten, daß die frühesten Besiedlungsphasen durch die Ausbreitung von *antiquus*-Populationen charakterisiert waren, die später durch die Einwanderung von *incognitus*-Formen ersetzt wurden. Ein gleichzeitiges Auftreten von zwei *Hippopotamus*-Arten (oder auch Unterarten), wie dies Faure (1985, S 53, Fig. 21) für das ausgehende Unterpleistozän Westeuropas annimmt, erscheint aus paläobiogeographischen Gründen (gleiches Herkunftsgebiet der Einwanderer, fehlende Isolation entlang der Migrationsbahnen) fraglich.

Da die fossilen Flußpferd-Reste von Würzburg-Schalksberg zweifelsfrei einem prälsterzeitlichen, also frühen Einwanderungsschub angehören und zudem recht groß sind, werden sie zu *Hippopotamus amphibius antiquus* DESMAREST, 1822 gestellt. Einen Beitrag zur Klärung zeitlicher Beziehungen zu den Faunen von Jockgrim, Mauer, Mosbach und Untermaßfeld vermögen sie nicht zu erbringen.

Die Bedeutung der unterpleistozänen *Hippopotamus*-Reste von Würzburg-Schalksberg liegt also weniger in ihrer stratigraphischen Aussagefähigkeit, sondern vielmehr in ihrer paläobiogeographischen Position. Der zentraleuropäische Festlandsraum stand während der pleistozänen Warmzeiten immer wieder unter einem von SW ausgehenden gemäßigten (atlantischen) Klimaeinfluß einerseits und einer von NE wirkenden kontinentalen Beeinflussung andererseits. Die fossilen Faunengemeinschaften spiegeln in Abhängigkeit von ihrer geographischen Lage diese genannten Tendenzen wider. H.-D. Kahlke (1960, S 10, 1961, S. 499, 513, 1975, S. 311, 316) sowie Gromov et al. (1977, S. 151–152, 156) unterscheiden für das späte Unterpleistozän eine atlantische von einer kontinentalen Fazies (Biofazies) mit Übergangszone im Rhein-Main-(Mündungs-)Gebiet. Auf die Existenz von klimatisch gemäßigteren Lebensräumen mit episodischer Einwanderung borealer Faunenelemente hatte bereits Soergel (1939, 1940a, 1940b) hingewiesen.

Rezente Flußpferde zeigen keine jahreszeitlich bedingten Arealverschiebungen, sie sind in gewissen Grenzen standorttreu. Am Tage bevorzugen sie seichte, offene und zum Teil schlammige Gewässer mit nicht zu dichter Uferbewaldung (Lock 1972, S. 472 ff.). Nachts verlassen sie ihre Wasserstandorte, um in Entfernungen von einigen Kilometern zu weiden (Lock, 1972, S. 454, Sala 1977, S. 283, Dorst & Dandelot 1973, S. 125). Dabei werden in der Uferzone ganze Systeme von Wechsellagen angelegt und markiert (Bourlière & Verschuren 1960, Taf. XXIV, Frädlich 1967, S. 6–8, Abb. 7–8). Entscheidend für das Überleben der Populationen sind Wassertemperaturen permanent über 0° C, also das Fehlen harter Winter. Da sich das rezente Flußpferd und die europäischen Unterpleistozän-Formen anatomisch sehr nahe stehen, ist diese Klimaindikation ohne Bedenken auf fossile Lebensräume zu übertragen.

Nach dem geologischen Befund zu urteilen (vgl. 2.1.) sind die topographischen Erfordernisse für ein Flußpferd-Biotop in unmittelbarer Nähe der Fundstelle durchaus gegeben. Rutte (1987) rekonstruierte für den Ausgrabungsbereich eine amphibische Uferpartie mit trockenen, begehbaren Streifen, Zungen und Inseln neben stehendem Flachwasser. Schütt (1974, S. 81) unterschied aus dem ökologischen Charakter der Fauna heraus Vertreter zweier Biotope, nämlich der eigentlichen Flußau und der sich anschließenden trockeneren (Muschelkalk-)Hochfläche. Ausdrücklich hebt sie die Einbindung der Fauna in den genannten Übergangsbereich von atlantischer zu kontinentaler (bzw. „subkontinentaler“) Faunenprovinz hervor (Schütt 1974, S. 62), der sich mit dem *Hippopotamus*-Nachweis auf den fränkischen Raum ausdehnt.

Bis zur Entdeckung der unterpleistozänen Flußpferd-Reste von Untermaßfeld im Jahre 1979 repräsentierte Würzburg-Schalksberg das östlichste Vorkommen (unter-)pleistozäner Hippopotamiden westlicher Einwanderung⁶ nördlich der Alpen. Heute nun liegt der Schlüssel zur Erklärung der Verbreitung des

⁶ Zum Modell westlicher und östlicher Einwanderungswege von *Hippopotamus* aus dem afrikanischen Herkunftsgebiet nach Europa siehe R.-D. Kahlke (1987c, im Druck b, c).

Flußpferdes im mittleren Werra-Tal in der Kenntnis der Würzburger Funde. Sie deuten, wenn auch nicht mit der Schlußfolgerung einer biostratigraphischen Gleichaltrigkeit, den Wanderweg der Flußpferde vom Oberrheintal über den Main und seine Nebenläufe östlich der Rhön in die Werra an. Nach NE wirkte der Thüringer Wald auf Grund seiner geomorphologischen Gegebenheiten (Steinmüller & Unger 1974, S. 846) als ökologische Migrationsbarriere, so daß nach bisherigem Kenntnisstand eine Einwanderung der Flußpferde in das Thüringer Becken (auch in späterer Zeit) nicht erfolgte. Der Höhenzug des Thüringer Waldes bildet somit einen Teil der NE-Begrenzung der atlantischen Faunenprovinz des späten Unterpleistozäns bzw. ihres Übergangsbereichs zu kontinentaler geprägten Räumen.

5. Zusammenfassung

Die Gebißreste von *Hippopotamus* aus der spätunterpleistozänen (Cromerium s. l.) Fundstelle Würzburg-Schalksberg (Unterfranken, BRD) werden beschrieben und mit europäischen Fossilfunden sowie mit rezentem Material verglichen. Dabei werden Allometrien im Wachstum der Canini diskutiert. Unter Nutzung der Ergebnisse von Laws (1968) können die Fossilien vom Schalksberg auf Grund des taphonomischen Befundes sowie ihrer individuellen Gebißmerkmale mit hoher Wahrscheinlichkeit zwei masculinen Individuen im Sterbealter von 11–15 bzw. 19–27 Jahren zugerechnet werden. Nach der kräftigen Ausbildung der Gebißreste sowie dem präelsterzeitlichen Alter ihrer Begleitfauna, das die Zugehörigkeit der Flußpferd-Population zu einer frühen Einwanderungswelle der Gattung nach Europa anzeigt, werden die Funde zu *Hippopotamus amphibius antiquus* DESMAREST, 1822 gestellt.

Die Bedeutung des Vorkommens spätunterpleistozäner Flußpferd-Reste am Mittelmain liegt vornehmlich in seiner paläobiogeographischen Position im Übergangsbereich von atlantischer zu kontinentaler Biofazies. Die Funde bilden den Schlüssel zur Rekonstruktion der Migrationsbahnen unterpleistozäner *Hippopotamus*-Populationen aus dem Oberrhein-Gebiet bis zum mittleren Werra-Tal südwestlich des als Migrationsbarriere wirksamen Thüringer Waldes.

Summary

The dental remains of *Hippopotamus* from the late Lower Pleistocene (Cromerian s. l.) site Würzburg-Schalksberg (Lower Franconia, FRG) are described, and compared with fossil finds from other European sites as well as with recent material. Allometrical differences within the growth of the canines are discussed.

According to the taphonomical situation and the individual dental characters, and by comparing these data with the results of Laws (1968), the *Hippopotamus* fossils from Schalksberg can be referred with high probability to two masculine individuals aged 11–15 and 19–27 years respectively.

The relatively robust dental remains as well as the pre-Elsterian age of the associated fauna indicate that this *Hippopotamus* population belongs to an early immigration-wave into Europe. The fossil remains of this locality, therefore, have been referred to *Hippopotamus amphibius antiquus* DESMAREST, 1822.

The occurrence of late Lower Pleistocene *Hippopotamus* remains in the middle reaches of the Main river is important in showing the palaeobiogeographical position of the transitional zone between the Atlantic and the Continental biofacies. These fossils form a key to reconstructing the migration routes of Lower Pleistocene *Hippopotamus* populations between the Upper Rhine area and the Middle Werra valley southwest of the Thüringer Wald mountains. The latter acted as a barrier to further migration.

Danksagung

Herrn Professor Dr. E. Rutte (Geologisches Institut der Julius-Maximilians-Universität Würzburg) bin ich für die freundliche Erlaubnis zur Bearbeitung des vorliegenden Materials zu Dank verpflichtet. Ihm sowie Herrn Dr. M. Mäuser (Naturkundliches Museum Bamberg) danke ich für zahlreiche Auskünfte, Diskussionen sowie für Unterstützungen bei der Literaturbeschaffung. Weiterhin gilt mein Dank Herrn H.-J. Wolfram† (Weimar) für die mühevollen Präparation der Fundstücke sowie Herrn K. Steiner (Weimar) für die Erledigung der notwendigen Fotoarbeiten. Herr H. Wöllner (Weimar) fertigte mit bewährter Hand die Zeichnungen zum Fundgut, Herr J. Podschun (Weimar) die Reinzeichnung für Abb. 1. Für die Ermöglichung des Zuganges zu den Sammlungen des Naturkunde-Museums der Humboldt-Universität zu Berlin, Bereich Zoologisches Museum und des Museo di Geologia e Paleontologia dell'Università di Firenze bin ich Frau Dr. R. Angermann (Berlin) sowie Herrn Professor Dr. A. Azzaroli (Florenz) dankbar. Herr Dr. A. Lister (University of Cambridge) besorgte in freundlicher Weise die Korrektur des englischen Textes.

Nachtrag während der Drucklegung

Bei der Diskussion zur stratigraphischen Stellung der *Hippopotamus*-Reste von Würzburg-Schalksberg wurde in Ermangelung einer international gültigen Großgliederung des Pleistozäns die Grenze Unter-/Mittelpleistozän zwischen Cromer und Elster-Glazial gelegt. Nach dem während der Drucklegung bekanntgegebenen Vorschlag der INQUA-Arbeitsgruppe zur Großgliederung des Pleistozäns wird nun die genannte Grenze mit der Grenze Matuyama/Brunhes gleichgestellt (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. 913, Denver, Colorado). Diese provisorische Grenzziehung wurde durch die Stratigraphische Kommission, das Internationale Council sowie durch den XII. INQUA Kongreß 1987 in Ottawa bestätigt. Somit kommt den Funden von Würzburg-Schalksberg frühmittelpleistozänes Alter zu.

Literatur

- ADAM, K. D., 1965: Neue Flußpferd-Funde am Oberrhein. Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg 7, 621–631, Freiburg i. Br.
- ALBERDI, M. T., RUIZ BUSTOS, A., 1985: Descripción y significado biostratigráfico y climático del *Equus* e *Hippopotamus*, en el yacimiento de Venta Micena (Granada). Estud. geol. 41, 251–261, Madrid.
- BLANDAMURA, F., AZZAROLI, A., 1977: L'„Ippopotamo Maggiore“ di Filippo Nesti. Atti Accad. Naz. dei Lincei, Ser. 8, 14, 169–188, Roma.
- BOEKSCHOTEN, G. J., 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. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch., Ser. B 75, 4, 326–338, Amsterdam.
- BOURLIÈRE, F., VERSCHUREN, J., 1960: Exploration du Parc National Albert, fasc. 1. Introduction à l'écologie des Ongulés du Parc National Albert. 158 S., Inst. Parcs Nation. Congo Belge, Hayez, Bruxelles.
- BRUNNACKER, K., 1964: Über Ablauf und Altersstellung altquartärer Verschüttungen im Maintal und nächst dem Donautal bei Regensburg. Eiszeitalter u. Gegenw. 15, 72–80, Öhringen.
- CORYNDON, S. C., 1970: The extent of variation in fossil *Hippopotamus* from Afrika. Symp. zool. Soc. London 26, 135–147, London.
- CUSCANI POLITI, P., 1966: Resti di ippopotami provenienti dalla zona di Chiusi. Atti Accad. Fisiocritici in Siena, Sez. Agraria, Ser. 2, 12, 1–32, Siena.
- DORST, J., DANDELLOT, P., 1973: Säugetiere Afrikas. 252 S., Parey, Hamburg, Berlin.
- FAURE, M., 1981: Répartition des Hippopotamidae (Mammalia, Artiodactyla) en Europe occidentale. Implications stratigraphiques et paléocéologiques. Géobios 14, 2, 191–200, Lyon.
- , 1983: Les Hippopotamidae (Mammalia, Artiodactyla) d'Europe occidentale. Diss. Univ. Claude Bernard Lyon, 233 S., Anl.-Bd., Lyon.
- , 1984: *Hippopotamus incognitus*, 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.
- FRÄDRICH, H., 1967: Das Verhalten der Schweine (Suidae, Tayassuidae) und Flußpferde (Hippopotamidae). In: HELMCKE, J.-G., LENGERKEN, H. v., STARCK, D., WERMUTH, H. (Hrsg.): Handbuch der Zoologie, 8. Band, 42. Lfg., 1–42, de Gruyter, Berlin.
- FREUDENBERG, W., 1914: Die Säugetiere des Älteren Quartärs von Mitteleuropa mit besonderer Berücksichtigung der Fauna von Hundsheim und Deutschaltenburg in Niederösterreich nebst Bemerkungen über verwandte Formen anderer Fundorte. Geol. u. Paläont. Abh. N. F. 12, 4, 453–672, Jena.
- GROMOV, V. I., NIKIFOROVA, K. V., KAHLKE, H.-D., 1977: Großsäugerstratigraphie im Gebiet der skandinavischen Vereisungen. Schriftenr. geol. Wiss. 9, 145–160, Berlin.
- HEINRICH, W.-D., 1978: Zur biometrischen Erfassung eines Evolutionstrends bei *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) aus dem Pleistozän Thüringens. Säugetierk. Inform. 2, 3–21, Jena.
- HELLER, F., 1939: Über einige *Hippopotamus*-Zähne aus dem älteren Diluvium des Rheintals. Badische Geol. Abh. 10, 1/2, 122–125, Karlsruhe.
- 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., 1960: Die Cervidenreste aus den altpleistozänen Sanden von Mosbach (Biebrich-Wiesbaden). Teil I. Die Geweihe, Hörne und Gebisse. Mit einem Beitrag von cand. geol. K. A. HÜNERMANN, Darmstadt. Abh. Deutsch. Akad. Wiss. Berlin, Kl. Chem., Geol. u. Biol. 7, 1–75, Berlin.
- , 1961: Revision der Säugetierfaunen der klassischen deutschen Pleistozän-Fundstellen von Süßenborn, Mosbach und Taubach. Geologie 10, 4/5, 493–532, Berlin.
- , 1965: Zur Grenze Unterpleistozän/Mittelpleistozän. Ber. geol. Ges. DDR 10, 1, 5–6, Berlin. (1965a)
- , 1965: Die stratigraphische Stellung der Faunen von Voigtstedt. Zur Grenze des kontinentalen Unterpleistozän/Mittelpleistozän im zentral-europäischen Raume. Paläont. Abh. A, 2, 2/3, 691–692, Berlin. (1965b)
- , 1975: The Macro-faunas of Continental Europe During the Middle Pleistocene: Stratigraphical Sequence and Problems of Intercorrelation. In: BUTZER, K. W., ISAAC, G. L. (Eds.): After the Australopithecines. Stratigraphy, Ecology, and Culture Change in the Middle Pleistocene, 309–374, Mouton Publ., The Hague, Paris.

- , 1982: *Hippopotamus antiquus* DESMAREST, 1822 aus dem Pleistozän von Meiningen in Südthüringen (Bezirk Suhl). –Z. geol. Wiss., 10, 7, 943–949, Berlin.
- KÄHLKE, R.-D., 1985: Altpleistozäne *Hippopotamus*-Reste von Untermaßfeld bei Meiningen (Bezirk Suhl, DDR) (Vorläufige Mitteilung). Säugetierk. Inf. 2, 9, 227–233, Jena. (1985a)
- , Untersuchungen zur Incisivenreduktion an altpleistozänen *Hippopotamus*-Mandibeln von Untermaßfeld bei Meiningen (Bezirk Suhl, DDR). Biol. Rdsch. 23, 5, 315–321, Jena (1985b)
- , 1987: Die unterpleistozänen *Hippopotamus*-Reste von Untermaßfeld bei Meiningen (Bezirk Suhl, DDR) – Ein Beitrag zur Forschungs-, Entwicklungs- und Verbreitungsgeschichte fossiler Hippopotamiden in Europa. Diss. Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald, 167 S., Anl.-Bd., Greifswald. (1987a)
- , Übersicht zur Geschichte der Erforschung fossiler Hippopotamiden in Europa (Mammalia, Artiodactyla). Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierkd. Dresden 43, 4, 25–40, Dresden. (1987b)
- , 1987: 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. (1987c)
- , im Druck seit 1985: Fötus-Reste von *Hippopotamus* aus der unterpleistozänen Komplexfundstelle Untermaßfeld bei Meiningen (Bezirk Suhl, DDR). Freiburger Forsch.-H., A.–H. MÜLLER-Festschrift, Leipzig. (im Druck a)
- , im Druck seit 1987: Zum Stand der Erforschung fossiler Hippopotamiden (Mammalia, Artiodactyla) – Eine Kurzübersicht. Quartärpaläontologie 8, Berlin. (im Druck b)
- , im Druck seit 1987: Zur Biogeographie und Ökologie von *Hippopotamus* im europäischen Pleistozän. Ethnograph.-Archäol. Z. 30, Berlin. (im Druck c)
- , in Vorbereitung: Die *Hippopotamus*-Reste aus dem Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen. Quartärpaläontologie 9, Berlin.
- KIRCHNER, H. 1936: Mainfränkische Riesenhirsch-Reste nebst Untersuchungen über Rassenunterschiede, Geweihform, Bedeutung der Gefäßrillen bei Riesenhirschen. Paläont. Z. 18, 3/4, 227–256, Berlin.
- KOENIGSWALD, W. v., LÖSCHER, M., 1982: Jungpleistozäne *Hippopotamus*-Funde aus der Oberrhein-Ebene und ihre biogeographische Bedeutung. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 163, 3, 331–348, Stuttgart.
- KÖRBER, H., 1962: Die Entwicklung des Maintals. Würzburger Geogr. Arb. 10, 1–170, Würzburg.
- KUSS, S. E., 1957: Altpleistozäne Reste des *Hippopotamus antiquus* DESMAREST vom Oberrhein. Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg 2, 299–331, Freiburg i. Br.
- LAWES, R. M., 1968: Dentition and ageing of the hippopotamus. E. Afr. Wildl. J. 6, 19–52, s. 1.
- LEONARDI, P., 1948: L'Ippopotamo del Valdarno. Palaeontogr. Ital. 43, n. ser. 13, 17–43, Pisa.
- LOCK, J. M., 1972: The effects of hippopotamus grazing on grasslands. J. Ecol. 60, 445–467, London.
- MATTHES, E., 1939: Abnorme Mandibularcanini bei *Hippopotamus*. Z. Anatomie u. Entwicklungsgesch. 110, 2, 181–211, Berlin. (1939a)
- , 1939: Dimensões, forma e posição dos caninos inferiores do hipopótamo. Rev. Fac. Ciên. Univ. Coimbra 8, 5–26, Coimbra. (1939b)
- MÄUSER, M., 1986: Geologische und paläontologische Untersuchungen an der altpleistozänen Säugetier-Fundstelle Würzburg-Schalksberg. Diss. Julius-Maximilians-Universität Würzburg, 148 S., Würzburg.
- , 1987: Geologische und paläontologische Untersuchungen an der altpleistozänen Säugetier-Fundstelle Würzburg-Schalksberg. Münchner Geowiss. Abh. A, Geol. Paläont. 11, 1–77, München.
- , im Druck seit 1987: *Alces latifrons* (JOHNSON, 1874) (Cervidae, Mammalia) von der altpleistozänen Säugetierfundstelle Würzburg-Schalksberg (Unterfranken, BRD). Quartärpaläontologie 8, Berlin.
- MELENTIS, J. K. 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, Athènes.
- NOBIS, G., 1981: *Equus mosbachensis* v. REICHENAU aus Ablagerungen des cromerzeitlichen Mains von Randersacker bei Würzburg. Quartärpaläontologie 4, 93–104, Berlin.
- REYNOLDS, S. H., 1922: A Monograph on the British Pleistocene Mammalia. Vol. III. Part. I *Hippopotamus*. 38 S., Palaeontograph. Soc., London.
- RUST, A., 1978: Ein frühpleistozänes Kalkartefakt von Würzburg-Schalksberg. Eiszeitalter u. Gegenw. 28, 195–199, Öhringen.
- RUTTE, E., 1957: Einführung in die Geologie von Unterfranken 168 S., Laborarztverl., Würzburg.
- , 1958: Die Fundstelle altpleistozäner Säugetiere von Randersacker bei Würzburg. Geol. Jb. 73, 737–754, Hannover.
- , 1959: Neue Beobachtungen in der Fundstelle altpleistozäner Säugetiere von Randersacker bei Würzburg. Fränkische Natur u. Landschaft 2, 30–35, Würzburg.
- , 1965: Mainfranken und Rhön. Slg. geol. Führer 43, 221 S., Borntraeger, Berlin.

- , 1967: Die Cromer-Wirbeltierfundstelle Würzburg-Schalksberg. Abh. Naturwiss. Ver. Würzburg 8, 1–26, Würzburg.
- , 1971: Pliopleistozäne Daten zur Änderung der Hauptabdachung im Main-Gebiet, Süddeutschland. Z. Geomorphol., N. F., Suppl. Bd. 12, 51–72, Berlin, Stuttgart.
- , 1976: Würzburg-Schalksberg, eine Fossilfundstätte der Superlative. Inf. Mitt.-Bl. Bayer. Julius-Maximilians-Univ. Würzburg 10, 7, 26–30, Würzburg.
- , 1977: Bemerkungen zur Formation Quartär. Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br., PFANNENSTIEL-Gedenkbld., 67, 287–296, Freiburg i. Br.
- , 1982: Ein Aasfresserdepot aus der altpleistozänen Fossilfundstelle Würzburg-Schalksberg. In: SCHRAPPE, O., NISSEN, G. (Hrsg.): Universitäts-Nervenlinik Würzburg – Beiträge anlässlich der Inbetriebnahme des Neubaus, 23–48, Würzburg.
- , 1983: Dokumentationen zum Heidelberger in der Altpleistozän-Fundstelle Würzburg-Schalksberg. Archäol. Inf. 5, 93–97, Köln.
- , 1987: Rhein – Main – Donau. Wie – wann – warum sie wurden. Eine geologische Geschichte. 154 S., Thorbecke, Sigmaringen.
- , im Druck: Die Fossilfundstellen des Mittelmaincromer im stratigraphischen Vergleich mit den benachbarten Fundstellen. Quartärpaläontologie 8, Berlin.
- RUTTE, E., WILCZEWSKI, N., 1983: Mainfranken und Rhön. Slg. Geol. Führer Bd. 74, 217 S., Borntraeger, Berlin, Stuttgart.
- SALA, B., 1977: L'ippopotamo nel Pleistocene superiore in Italia. Considerazioni paleoecologiche. Riv. Sci. Preist. 32, 1–2, 283–286, Firenze.
- SCHUMACHER, G.-H., SCHMIDT, H., 1982: Anatomie und Biochemie der Zähne. 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 Wirbeltierfaunen vom Mittelmain (Unterfranken). N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 147, 1, 61–90, 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. Deutsch. Geol. Ges. 91, 11, 828–835, Berlin.
- , 1940: Der Klimacharakter des Mammuts. Paläont. Z. 22, 1, 29–55, Berlin. (1940a)
- , 1940: Zur biologischen Beurteilung diluvialer Säugetierfaunen. Sitzungsber. Heidelberger Akad. Wiss., Math.-nat.Kl. 4, 1–39, Heidelberg. (1940b)
- STEINMÜLLER, A., UNGER, K. P., 1974: Känozoikum. Paläogeographisch-fazielle und morphologische Entwicklung. In: HOPPE, W., SEIDEL, G. (Hrsg.): Geologie von Thüringen, 845–855, Haack, Gotha, Leipzig.
- THENIUS, E., 1955: Studien über fossile Vertebraten Griechenlands. V. *Hippopotamus* aus dem Astien von Elis (Peloponnes). Ann. Géol. Pays Hellén. 6, 206–212, Athènes.
- TISCHENDORF, F., 1952: Quantitativ-vergleichende Untersuchungen zur funktionellen Morphologie des Hippopotamidengebisses. Anatom. Anzeiger 98, 317–323, Jena.
- TOBIEN, H., 1983: Bemerkungen zur Taphonomie der spättertiären Säugetierfauna aus den Dinotheriensanden Rhein Hessens (Bundesrepublik Deutschland). Weltenburger Akademie, ERWIN RUTTE-Festschrift, 191–200, Kelheim, Weltenburg.
- VALETON, I., 1956: Fossile Bodenbildungen an der Sohle des Maintals. Ein Beitrag zur Flußgeschichte des Mains. Geol. Bavar. 25, 44–50, München.
- WURM, A., 1956: Beiträge zur Flußgeschichte des Mains und zur diluvialen Tektonik des Maingebietes. Geol. Bavar. 25, 1–21, München.