

Hippopotamus creutzburgi parvus n. ssp., ein pleistozänes Zwergflußpferd von der Insel Kreta

von

Siegfried E. Kuss, Freiburg i. Br.¹

mit 3 Tafeln und 2 Tabellen

Zusammenfassung

Zähne und Skeletreste eines Zwergflußpferdes, *Hippopotamus creutzburgi parvus* n. ssp., von Kreta werden beschrieben. Seine Größe liegt etwa zwischen derjenigen des kretischen *Hippopotamus creutzburgi* BOEKSCHOTEN & SONDAAR (1966) und des zypriotischen *Phanourios minor* (DESMAREST). Da trotz einiger Abweichungen weitgehende Ähnlichkeit mit *H. amphibius* und *H. creutzburgi* besteht, wird eine direkte Abstammung von *H. amphibius* über *H. creutzburgi* angenommen. Holstein-interglaziales Alter ist wahrscheinlich.

Summary

Teeth and skeletal rests of a dwarf hippopotamus, *Hippopotamus creutzburgi parvus* n. ssp., of Crete is described. Its size lies between that of *Hippopotamus creutzburgi* BOEKSCHOTEN & SONDAAR (1966) of Crete and the cypriot *Phanourios minor* (Desmarest). Despite some deviations, a great similarity exists between *H. amphibius* and *H. creutzburgi*. Therefore, a direct descent of *parvus* from *H. amphibius* over *H. creutzburgi* is assumed. Holstein-interglacial age is probable.

I. Einleitung

Erste Flußpferdreste von Kreta publizierte DE BLAINVILLE 1847. Sie stammten aus der Hochebene des Katharó im Lassithigebirge. 1904 führte D. BATE dort einige Grabungen durch und erbeutete ein umfangreiches Material, das sie 1905 nur kurz erwähnte, aber niemals selbst bearbeitete. Dies besorgten BOEKSCHOTEN & SONDAAR (1966) in einer ausführlichen Studie. D. BATE hat auf ihrer damaligen Kretareise noch zwei weitere *Hippopotamus*-Fundstellen entdeckt und 1905 signalisiert: Melató an der Nordostküste der Insel und in der Kharoumes-Bucht an der Ostküste. Das

¹ Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. S. Kuss, 78 Freiburg/Br., Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität, Hebelstraße 40.

Britische Museum (Nat. Hist.), in dem die BATESchen Kollektionen aufbewahrt werden, besitzt von der Kharoumes-Bucht lediglich ein Oberkieferfragment mit M^2-M^3 , von Melató aber überhaupt keine Belege.

Mein Versuch, die Fundstelle von Melató zu finden, blieb, abgesehen von der Entdeckung einer *Kritimys*-Lagerstätte, ohne Erfolg. Dagegen konnte ich im Sommer 1968 in der Kharoumes-Bucht gleich mehrere Plätze ausmachen, die neben *Hippopotamus* meist auch *Candiacervus cretensis* und *Kritimys* enthielten. Das Flußpferd hat hier gleiche Größe wie im Katharó und ist deshalb als *H. creutzburgi* zu bestimmen.

In Begleitung von Prof. Dr. N. CREUTZBURG folgte ich 1965 einem Hinweis H. PIEPERS (Kiel) auf fossile Säuger bei Stavrós/Akrotiri. Hier fanden wir außer *Kritimys* und *Candiacervus rethymnensis* geringfügige Reste eines kleinen Flußpferdes, das kleiner zu sein schien als *H. creutzburgi* BOESCHOTEN & SONDAAR. Noch im gleichen Jahr übergab mir Herr Kollege CREUTZBURG weitere Belege für diese kleine Form, die er in der Bucht von Kato Zakro an der Ostküste Kretas aufgespürt hatte. 1968 besuchte ich die Fundstelle und fügte dem vorhandenen weiteres Material hinzu. Trotz intensiver Bemühungen fand sich zunächst keine Spur einer Begleitfauna. Erst bei der Präparation stellte sich heraus, daß die Matrix doch einige Zähne von *Kritimys* enthielt. Damit war die Identität von Stavrós und Kato Zakro in geochronologischer Hinsicht hergestellt. Da *Kritimys* aber schon Zeitgenosse von *H. creutzburgi* war, benutzte ich 1970 den Größenunterschied beider Flußpferdformen dazu, um die „*Kritimys*-Stufe“ (= Stavrós-Stufe) in einen älteren Abschnitt mit *H. creutzburgi* und einen jüngeren mit der kleineren Form zu gliedern, die im folgenden beschrieben wird.

II. Die Erhaltung des Fundgutes

An beiden Fundstellen sind die Sedimente so hart, daß es einer speziellen Ausrüstung bedurft hätte, um ein reichhaltiges Material zu fördern. Diese stand mir jedoch nicht zur Verfügung. Aus dem gleichen Grunde gestaltete sich auch die Präparation schwierig und zeitraubend. Ein besonderer Mangel liegt darin begründet, daß nur an der Oberfläche liegende Stücke geborgen werden konnten, an denen die Verwitterung zumeist schon beträchtliche Schäden hervorgerufen hatte.

Bei der Präparation stellte sich heraus, daß einige Stücke von Kato Zakro Brüche und Quetschungen aufweisen, die schon im Sediment entstanden sein müssen. Wahrscheinlich hat nach Ablagerung einer beträchtlichen Auflast bereits wieder weitgehende Abtragung stattgefunden. Abrollungserscheinungen als Hinweis auf Verfrachtung wurden nicht beobachtet. Andererseits liegen aber ausschließlich Einzelfunde vor. Ein Materialtransport auf kurze Entfernung ist also nicht auszuschließen.

III. Fundbeschreibung

Hippopotamus creutzburgi parvus n. ssp.

Holotypus: Doppelästiger Unterkiefer ohne Rami, rechts mit M_3 — M_2 , Alv. M_1 , P_4 — P_2 ; links mit M_3 — M_2 , P_4 , Alv. DM_1/P_1 und Alveolen der Frontzähne. — Nr. K.Z. 68/4 in der Sammlung des Geologisch-Paläontologischen Institutes der Universität Freiburg i. Br. — Abbildung auf Taf. I, Fig. 1 und 2.

Locustypicus Flächenhaft verbreitete Kalke 300 m südlich des Dorfes Kato Zakro an der Ostküste Kretas.

Stratum typicum Jüngere *Kritimys*-Stufe, wahrscheinlich = Holstein-Interglazial.

Derivatio nominis Lateinisch parvus = klein.

Diagnose: Kleinere Unterart des *Hippopotamus creutzburgi* BOEKSCHOTEN & SONDAAR 1966, die etwas größer ist als *Phanourios minor* (DESMAREST) von Zypern. Länge M^1 — M^3 um 75 bis 90 mm.

Materialverzeichnis

(K.Z. = Kato Zakro, Sta. = Stavros)

Nr. der Kollektion

K.Z. 68/1 Mittleres Calvariumfragment mit M^1 — M^3 sin. und Alv. P^4 , M^2 — M^3 dext. und Alv. M^1 .

K.Z. 68/2 Mittleres Calvariumfragment mit Resten von M^3 — M^2 dext. et sin. und Alv. M^1 .

K.Z. 65/3 Rechtes Oberkieferfragment mit fragm. C, P^2 — P^3 , Alv. DM^4 , M^1 .

K.Z. 65/7 Linkes Oberkieferfragment mit Resten von M^3 — M^2 .

K.Z. 68/8 Rechtes Oberkieferfragment mit M^3 — M^2 .

K.Z. 68/9 Oberkieferrest mit M^3 — M^2 fragm.

K.Z. 68/10 M^3 — M^2 , beide fragmentarisch.

K.Z. 68/4 Holotypus, vgl. oben.

K.Z. 65/5 Rechter Unterkieferast mit Resten oder Alveolen von M_3 — P_3 , C, I_2 , I_1 , I_1 .

K.Z. 65/6 Linkes Unterkieferfragment mit defektem M_3 .

K.Z. 68/11 Rechtes Unterkieferfragment mit M_3 .

K.Z. 68/12 Linkes Unterkieferfragment mit defektem M_3 .

K.Z. 65/18 M_3 dext.

K.Z. 65/19 M_3 dext.

K.Z. 65/22 Fragmentarischer M_3 dext.

K.Z. 65/27 Distales Scapulafragment dext.

K.Z. 68/28 Proximales Humerusfragment dext.

K.Z. 65/29 Proximales Humerusfragment sin.

K.Z. 68/30 Proximales Humerusfragment dext.

K.Z. 65/31 Distales Fragment des linken Antebrachiums.

K.Z. 65/32 Distales Fragment des rechten Antebrachiums.

K.Z. 68/13 Rechtes Acetabulum.

K.Z. 65/24 Proximales Fragment des rechten Femur.

K.Z. 65/25 Distales Fragment des linken Femur.

K.Z. 65/33 Distales Fragment des Metacarpale III sin. (?)

K.Z. 65/34 Linkes Metacarpale IV.

Sta. 65/2 Phalanx I.

Sta. 65/1 Phalanx I.

Der Schädel²

ist unvollkommen dokumentiert. Die beiden Calvarium-Fragmente K.Z. 68/1 und K.Z. 65/2 lassen jedoch einige Beobachtungen zu.

Das besser erhaltene Stück (K.Z. 68/1) gehört zu einem adulten Tier, dessen M³ bereits schwach usiert ist. Gravierende Unterschiede in der morphologischen Ausbildung der Stirn und im Verlauf der Knochensuturen ergeben sich gegenüber *H. amphibius* nicht. Das Lacrimale scheint an der Umrandung der Orbita beteiligt zu sein. Die beiden Zahnreihen stehen im Bereich der Hinterloben der M³ mit den Lingualseiten 33 mm voneinander entfernt. (Bei dem individuell kleineren Stück K.Z. 65/2 beträgt die gleiche Distanz 41 mm. Dies spricht für eine nicht unerhebliche Variabilität.) Das flache Gaumendach erreicht in Höhe von P³/P⁴ bei beiden Stücken die ansehnliche Dicke von 13–14 mm. Vor P⁴ mißt die Schnauzenbreite 76, die Schnauzenhöhe 75 mm.

Der Unterkiefer ist durch vier Fragmente belegt. Am besten erhalten ist der Holotypus, der sich auf ein adultes Tier bezieht. Sein linkes Corpus ist verdrückt. Über weitere Einzelheiten unterrichtet Tafel I, Fig. 1–2. Auffallendstes Merkmal ist die relativ geringe Breite im Bereich der Frontzähne. Sie mißt 142 mm und wird im unversehrten Zustand kaum nennenswert größer gewesen sein. Die Länge vom Hinterrand M₃ bis zum vorderen Schnauzenrand beträgt 221 mm, die sagittale Länge der Symphyse 100 mm. Unter M₂ hat das Corpus eine Höhe von 72 mm und eine Breite von 35 mm. Die Breite des Spatium mandibulae läßt sich nicht genau ermitteln; sie dürfte etwa 64 mm in Höhe der M₃ betragen haben.

Ein rechtes Corpus mit erhaltener Pars incisiva (K. Z. 65/5), wahrscheinlich ebenfalls von einem erwachsenen Tier stammend, zeigt eine stärkere Ausladung an im Bereich des Caninus und liefert damit den Hinweis, daß die gering entwickelte Breite des vorderen Kieferrandes am vorigen Stück nicht unbedingt repräsentativ ist.

An dem linken Kieferfragment K.Z. 65/6 mit mittelmäßig usiertem M₃ deutet sich das Vorhandensein eines kräftig entwickelten Processus angularis an.

² Maße in Tabelle 2 auf S. 12.

Die Zähne³

Für den Unterkiefer läßt sich anhand der Alveolen der Besitz von beiderseits zwei Incisiven belegen. I_1 war größer als I_2 , jedoch erscheint der Größenunterschied gemäßiger als bei *H. amphibius*. Für den Oberkiefer läßt sich die Zahl von zwei Schneidezähnen pro Kieferhälfte nicht direkt beweisen, jedoch gibt es keinen Zweifel, daß *parvus* ein Tetraprotodontier war. Das Vorhandensein von unteren und oberen Caninen ist belegbar. Auch die Zahl von jeweils drei Molaren steht außer Frage. Ein DM_1/P_1 ist nicht belegt. Kleine Gruben in der entsprechenden Region könnten eventuell als Alveolenreste dieses Zahnes gedeutet werden. Die Oberkieferhälfte K.Z. 65/3 mit eben durchbrechenden P_2 — P_3 besitzt ebenfalls nur eine ganz vage Andeutung der Alveole. Demnach wäre DM_1/P_1 , falls er überhaupt ausgebildet wurde, schon viel früher als bei *H. amphibius* eliminiert worden. — Im Hinblick auf das zypriotische Zwergflußpferd, das die 4. oberen Prämolaren nicht mehr in das Gebiß einschob, ist festzustellen, daß *parvus* den unteren P_4 noch normal ausbildete. Der obere P_4 ist an keinem Stück überliefert. An seinem Platz befinden sich auf dem juve-

Tabelle 1: Maße der Zähne (mm)

Nr.	K.Z. 68/1	K.Z. 68/2	K.Z. 65/3	K.Z. 68/8	K.Z. 65/7	K.Z. 68/9	K.Z. <i>Phanourios</i> 68/10	Zypern
Länge M^1 — M^3	88,3	75,5	—	—	—	—	—	70,0
Länge M^1	25,3	21 ±	28,7	—	—	—	—	21,0
Breite M^1	23,6	—	24,6	—	—	—	—	21,5
Länge M^2	31,1	25,6	—	32,2	—	—	32,8	24,3
Breite M^2	28,3	—	—	29,8	—	—	—	23,3
Länge M^3	34,2	32,8	—	32,0	30,4	33,1	34,5	24,6
Breite M^3	31,0	—	—	29,8	—	27,1	—	25,9

Nr.	K.Z. 68/4	K.Z. 65/6	K.Z. 68/12	K.Z. 65/18	K.Z. 65/19	K.Z. <i>Phanourios</i> 65/22	Zypern
Länge M_1 — M_3	98,0	—	—	—	—	—	—
Länge M_2	32,6	—	—	—	—	—	—
Breite M_2	23,0	—	—	—	—	—	—
Länge M_3	48,6	37,8	45,5	43,8	42,5	45,2	34,2
Breite M_3	24,9	—	—	—	21,6	—	18,5

$P_4 = 24,7 \times 19,3$; $P_3 = 27,2 \times 17,2$; $P_2 = 24,5 \times 14,5$.

nilen Maxillare (K.Z. 65/3) mit eben einrückenden P^2 — 3 und in Funktion stehenden M^1 noch die vier Alveolen des DM^4 . Das Calvarium-Fragment K.Z. 68/1 mit bereits in Tätigkeit getretenen M^3 zeigt beiderseits vor M^1 zunächst die Reste einer Doppelwurzel in Gestalt einer schräg stehenden 8 und lingual davor eine separate Alveole. Diese Bildungen können nur vom P^4 herrühren. Deshalb muß man aus der vorliegenden Dokumentation den Schluß ziehen, daß P^4 im Gegensatz zu *Phanourios* bei *parvus* noch normal ausgebildet wurde. Im Dauergebiß besaß *parvus* demnach noch die komplette Zahnformel der tetraprotodonten Hippopotamen — vielleicht mit Ausnahme des DM^1/P^1 .

Die Backenzähne P^2 — M^3 stehen in geschlossener Reihe, teilweise etwas gedrängt. An der adulten Mandibel K.Z. 68/4 sind P^3 — 4 kulissenartig verdreht. M^1 fehlt auf beiden Seiten. An seinem Platz finden sich nur schwache Alveolen-Reste, die andeuten, daß er schon zu Lebzeiten des Tieres eliminiert wurde oder zumindest bald ausgeworfen worden wäre, obwohl M^3 noch relativ frisch ist. Es könnte sein, daß sich bei umfangreicherem Material Besonderheiten in der Zahnfolge nachweisen lassen werden.

Die Frontzähne sind überaus dürtig belegt. In der Typusmandibel steckt der defekte Stumpf des I_2 dext. Er zeigt einen querovalen Umriss des Zahnes an mit maximalem Durchmesser von etwa 18 mm. Nach der Form der unbeschädigten linken Alveole wird I_2 einen nahezu runden Querschnitt von 10—12 mm Durchmesser besessen haben. In dem Mandibelrest K.Z. 65/5 scheinen I_1 und I_2 annähernd gleich groß und ebenfalls rund gewesen zu sein ($I_1 = 12$ mm Dm.). Die rechte Alveole der Typus-Mandibel weist auf einen birnenförmigen Querschnitt des C inf. hin. Ein Fragment des C sup. im Oberkiefer K.Z. 65/3 beweist lediglich, daß vorn-außen eine Schmelzbedeckung Platz hatte.

Die Prämolaren der Typus-Mandibel unterscheiden sich morphologisch nicht von denen des *H. amphibius*. Sie besitzen jeweils zwei Wurzeln, ferner eine rauhe, am Hinterrand eine Kante bildende Schmelzkappe mit oral und aboral kräftig entwickeltem Cingulum. Ihr Querschnitt ändert ab von nahezu längsoval bis gerundet-dreieckig. Die eben durchbrechenden P^2 und P^3 im Oberkiefer K.Z. 65/3 ordnen sich in dieses Bild ein.

Molaren liegen in größerer Anzahl vor. Berücksichtigt man die Variabilität in der Zahnmorphologie von *H. amphibius*, so lassen die Molaren der kretischen Zwergform keinerlei relevante Unterschiede erkennen: Höckerform, Ausgestaltung des Cingulums, Ausbildung des Zementbelages und schließlich die Abkauungsweise stimmen vollkommen überein. Von einem einfacheren Schmelzmuster, wie es BOEKSCHOTEN & SONDAAR an den oberen Molaren von *H. creutzburgi* im Vergleich zu *H. amphibius* bemerkt haben wollen, ist hier nichts festzustellen. Wichtig ist die Tatsache, daß

trotz annähernd gleicher Größe die gravierenden Unterschiede in den Molaren von *Phanourios* nicht sichtbar werden. — Bei vier Fundstücken, an denen die Längen von M^2 und M^3 in situ zu erfassen sind, erweist sich M^3 als der längere Zahn. Vielleicht könnte sich bei umfangreicherem Material in diesem Punkte eine Konstanz ergeben. Bei *H. amphibius* ist M^2 in etwas weniger als 50 % der Fälle größer als M^3 . Von *H. creutzburgi* ist mir bisher nur ein Exemplar bekannt, bei dem M^3 den M^2 an Größe übertrifft.

Postcraniales Skelet

Die *Scapula* ist mit einem rechtsseitigen Fragment vertreten, das einem kleinen Exemplar angehört haben dürfte. Die Fossa articularis ist im medialen Bereich erhalten.

Der *Humerus* wird durch drei proximale und zwei schlecht erhaltene distale Fragmente dokumentiert. Alle proximalen Stücke sind medio-lateral eingedrückt, so daß die Vergleichbarkeit stark beeinträchtigt ist. Unberührt davon zeigt sich, daß das Tuberculum majus bemerkenswert schwächer mediad gekrümmt ist als bei *H. amphibius* und *Phanourios*. Dadurch erhält der Sulcus intertubercularis ungewöhnliche Weite. Wahrscheinlich deutet dies auf relativ kräftigere Ausbildung des Musculus biceps brachii hin. Eine Vertiefung in der Mitte zwischen Caput und beiden Tubercula ist sehr viel seichter ausgebildet als bei *Phanourios*. — Vom *Humerus* des *H. creutzburgi* fehlt bisher jede Kenntnis.

Radius und *Ulna* (Antebrachium) sind durch zwei distale Fragmente (dext. et sin.) belegt. Sie zeigen die enge Verwachsung beider Knochen, die sich auf den Außenseiten in unterschiedlich tiefen Furchen, auf den Innenseiten hingegen kaum noch zu erkennen gibt. Während meiner Kenntnis nach bei *H. amphibius* die Längsachse des Antebrachiums mit der distalen Doppelgelenkfläche etwa einen rechten Winkel bildet, weisen die kretischen Stücke einen etwas spitzeren Winkel auf. Deshalb könnte es sein, daß der Ellenbogen etwas weiter nach außen und/oder die Hand mehr nach innen gestellt wurde als bei *H. amphibius*.

Metacarpalia: Ein distales Fragment von Mc III sin. (?) und Mc IV sin. sind unmittelbar vergleichbar mit den entsprechenden Elementen des *H. creutzburgi* (BOEKSCHOTEN & SONDAAR 1966, Taf. VII, Fig. 1). Morphologisch besteht gute Übereinstimmung. MELENTIS (1965), der trotz widersprüchlicher Bezeichnungen im Text ein Mc IV des kretischen „*H. minor*“ beschrieben hat, erwähnt die undeutliche Trennung zwischen Trochlea und Corpus. Das trifft auf *parvus* ebenfalls zu. Falls mit der Bemerkung: „Der Sagittalkamm der Trochlea ist sehr deutlich und auf ihrem hinteren Teil vorspringend“ gemeint sein sollte, daß der Sagittalkamm

Tabelle 2: Skeletmaße (mm)

Calvarium Nr.	K.Z. 68/1	K.Z. 68/2	K.Z. 65/3
Abstand Innenränder der M ³	33,6	40,5	—
Schnauzenhöhe üb. P ⁴ (Nas.-Mandib.)	75,6	—	—
Diastemlänge P ² -C sup.	—	—	43,0
Scapula (K.Z. 65/27): Höhe der Fossa artic.: ca. 45			

Antebrachium	K.Z. 65/31	K.Z. 65/32
Distale Breite	77,5	90,0
Distale Dicke (Radius)	36,0	38,0

Humerus Nr.	K.Z. 65/29	K.Z. 68/30
Sagittaler Durchmesser (Caput — Tub. majus)	91,0	96,0
Breite des Caput	± 42	+ 52

Acetabulum (K.Z. 68/13)

Durchmesser quer: ± 46

Durchmesser längs: 48

Femur

Proximales Ende (K.Z. 65/24):

Breite (üb. Caput — Troch. maj.) = 100

Durchmesser des Caput = 44,3

Dicke d. Troch. major = 47,8

Distales Ende (K.Z. 65/25): Schaftbreite üb. Fossa plantaris

sagittal = 33,5

transversal = 41,7

Sagittaler Dm. am Cond. medialis = 94,8

Transv. Dm. über den Condylus = 79,5

Metapodien und Phalangen

	Mc IV	Mc III?	mittl. Phal.	äußere Phal.
Gesamtlänge	71	—	31,6	31,5
Proximale Breite	28	—	27,5	23,6
Distale Breite	26	27,4	± 26	+ 22,5

auch in Dorsalansicht sehr deutlich in Erscheinung tritt, muß ich darauf verweisen, daß dies bei den Mc IV von *parvus* nicht der Fall ist. Hingegen besteht volle Übereinstimmung für den zweiten Teil des Satzes, daß nämlich der Kamm auf dem hinteren Teil der Trochlea vorspringt. Die Höhe des Kammes ist jedoch gering.

Phalangen Zwei 1. Phalangen von Stavros auf der Akrotiri-Halbinsel ordnen sich auf Grund ihrer geringen Größe ebenfalls der Subspezies *parvus* zu. Eine von ihnen (Nr. Sta 65/1) könnte eine mittlere, die andere eine äußere sein. Nr. St. 65/1 entspricht der Feststellung von BOEKSCHOTEN & SONDAAR, daß die vorliegenden Phalangen von *H. creutzburgi* „typically more slender in the median part of the bone“ seien. Nr. Sta. 65/2 hat hingegen einen mehr rundlichen Querschnitt. Eine Furche für den Saggittalkamm des proximal anschließenden Metapodiums ist nicht vorhanden.

Femur Der Oberschenkelknochen ist mit einem proximalen Fragment der rechten und einem distalen Fragment der linken Seite vertreten. Der proximale Teil weicht wegen seines schlankeren und stärker abgespreizten Collums des Caput und eines relativ kompakteren Trochanter major von jenem des *H. amphibius* ab. Hierin besteht große Ähnlichkeit zu *Phanourios*, der überdies zwischen Caput und großem Trochanter eine ebenso tiefe Einbuchtung aufweist wie *parvus*. Die Region des Trochanter minor, die nach BOEKSCHOTEN & SONDAAR (1966) bei *H. creutzburgi* besonders stark entwickelt ist, läßt wegen eines Defektes keine Aussage zu. Craniodistal vom Trochanter major besitzt das Fragment von *parvus* einen mächtig entwickelten Knorren, der den übrigen hier erwähnten Formen nicht in derselben Weise eigen zu sein scheint. — Das distale Fragment zeichnet sich aus durch eine relativ flache Fossa suprapatellaris und weite Fossa intercondylica. — Die distale Partie des Femur von *H. creutzburgi* ist bisher nicht bekannt.

Diskussion

Hippopotamus creutzburgi parvus ist kleiner als *H. creutzburgi* und größer als *Phanourios minor*. Extremwerte zur einen und anderen Seite könnten sich überschneiden. In morphologischer Hinsicht besteht weitgehende Übereinstimmung mit *H. amphibius* und *H. creutzburgi*. Dagegen weicht *Phanourios*, besonders in den Zahnmerkmalen, deutlich ab. Deshalb ist eine enge verwandtschaftliche Beziehung zu *H. creutzburgi* offenkundig. Da von Kreta weitere Flußpferd-Formen nicht bekannt sind und die Wahrscheinlichkeit dafür denkbar gering ist, halte ich mich für berechtigt zu folgern, daß *parvus* nur als Repräsentant einer chronologisch jüngeren Flußpferd-Population betrachtet werden kann, die sich von *H. creutzburgi* herleitet. Dieser dürfte wiederum Nachkomme einer ehemals

unverzweigten Population sein, die sich auf Kreta nach Einwanderung zunächst entwickelt haben dürfte. Zeugnisse dieser Tiere sind bisher nicht gefunden worden. Deshalb liegt auch der Einwanderungszeitpunkt bisher im Dunkeln. Verschiedene paläogeographische Fakten sprechen aber für die Annahme einer Einwanderung von Griechenland her während des älteren Pleistozäns (Kuss 1973). 1970 (S. 41) erwähnte ich bereits einen im Britischen Museum (Nat. Hist.) aufbewahrten *M₃*, dessen Größe diejenige von *H. creutzburgi* übertrifft, die Größe von *H. amphibius* aber nicht mehr erreicht. Es ist also zu erwarten, daß sich eines Tages der vollständige Prozeß der endemischen Entwicklung des Flußpferdes auf Kreta nachweisen lassen wird. Dennoch scheint mir der Einwand LEONARDIS (1954), *Hippopotamus* könnte Kreta schon als Zwergform erreicht haben, nach der Auffindung von *parvus* bereits hinreichend widerlegt, denn die These, daß man die Entwicklung in umgekehrter Weise zu betrachten habe, dürfte kaum ernsthaft zu vertreten sein. Bei einer inadaptiven Gruppe wie den Flußpferden ist es nicht verwunderlich, wenn auch der letzte und jüngste Repräsentant die wesentlichen Merkmale seiner Ausgangsform bewahrte.

Große Bedeutung kommt in diesem Zusammenhang dem Vergleich von *parvus* mit *Phanourios minor* von Zypern zu. *Ph. minor* ist nur wenig kleiner als *parvus*. Daß auch er einem endemischen Verwerfungsprozeß unterlegen hat, ergibt sich schon aus den wenigen Zeugnissen größerer Repräsentanten, die von Zypern bisher bekannt sind (Kuss 1973). Dennoch spricht der überschaubare Entwicklungsgang von *H. creutzburgi* zu *parvus* durchaus dagegen, daß *parvus* in einem theoretisch vorstellbaren weiteren Verzweigungsschritt zum Ebenbild von *Phanourios* geworden wäre. Vorstellbar wäre der Verlust von *P⁴* im Zuge einer weiteren Schnauzenverkürzung. Die relative Umproportionierung der Extremitäten, die *Phanourios* charakterisiert, scheint mir für *parvus* nicht mehr im Rahmen erreichbarer Entwicklungsmöglichkeiten gelegen zu haben. Dies wird letztlich belegt durch das frühe Aussterben.

BOESCHOTEN & SONDAAR (1966) betrachten *H. amphibius* als Stammform von *H. creutzburgi*. Ich teile diese Ansicht, allerdings mit der Einschränkung, daß dafür mit mindestens der gleichen Wahrscheinlichkeit auch *H. antiquus* DESMAREST infrage kommt (Kuss 1957). Eine Entscheidung darüber müßte sich allerdings auf ein günstigeres Material stützen können. — Wenn nun bei dem kretischen Entwicklungszweig des konservativen *Hippopotamus* alle wesentlichen Züge der Ausgangsform beim jüngsten Glied erhalten blieben, wird man folgern müssen, daß *Phanourios minor* eben nicht auf *H. amphibius* zurückgeführt werden kann. Auch BOESCHOTEN & SONDAAR stellen dies in Frage, ohne sich allerdings festzulegen (1966, 1972). Insofern erscheint die generische Trennung von *Hippopotamus* und *Phanourios* gerechtfertigt.

Andererseits stellt sich die Frage, ob nanifizierte Populationen, die das Bild der Ausgangsform nur wenig verändert haben, den taxonomischen Rang von Spezies verdienen. BOEKSCHOTEN & SONDAAR haben dies für *H. creutzburgi* und ACCORDI für *H. pentlandi* ausdrücklich bejaht. Wenn man sich, eingedenk der paläontologischen Artdefinition (z. B. SCHINDEWOLF 1962), ausschließlich auf morphologische Kriterien stützt, dürfte man den Tatsachen damit kaum gerecht werden. *H. creutzburgi* und die neue Unterart *parvus* als Subspezies von *H. amphibius* zu werten, wäre wahrscheinlich die angemessenere Lösung. Aus praktischen Gründen sehe ich zunächst davon ab, den taxonomischen Rang von *H. creutzburgi* im genannten Sinne zu verändern.

BOEKSCHOTEN & SONDAAR schrieben (1966) *H. creutzburgi* eine von *H. amphibius* abweichende Lebensweise zu, die sich in einer an das Laufen auf dem Lande angepassten Extremität dokumentieren soll. Dieser weitreichende Schluß basiert auf einem einzigen Metapodium in der Beschreibung von MELENTIS, das die Autoren offenbar nicht einmal gesehen haben, und der spekulativen Erwartung, daß das Flußpferd vom Katharó saisonal vom Flachland ins Hochland gependelt sei. *H. cr. parvus* weist die behaupteten Anpassungen nicht auf. Andere Adaptionen bedürfen hingegen noch einer genaueren Analyse an geeigneterem Material.

Die Fundstelle von Kato Zakro⁴ hat mit derjenigen im Katharó eines gemeinsam: *Hippopotamus* kommt hier als einziges Großsäugetier vor. Außerdem handelt es sich in beiden Fällen nicht um Karstfüllungen, sondern um Oberflächensedimente. — Ich glaube nicht daran, daß ethologische Ursachen für das alleinige Vorkommen an beiden Fundorten verantwortlich zu machen sind, wie BOEKSCHOTEN & SONDAAR 1966 meinten, denn die Karstfüllungen sprechen gegen solche Verallgemeinerung. Vielmehr dürfte es sich hier um Sedimente handeln, die in den Lebensräumen der Flußpferde entstanden. (Daß die Flußpferd-Reste im Katharó inzwischen umgelagert worden sind, spricht nicht dagegen.) In Karstfüllungen habe ich *Hippopotamus* mehrfach neben *Candiacervus cretensis* gefunden (Kuss 1970). Von ihnen wurde alles aufgenommen, was im Einzugsgebiet der Karstspalten vorkam. Deshalb halte ich es für durchaus wahrscheinlich, daß auch *Elephas antiquus* eines Tages mit *Hippopotamus* zusammen gefunden

⁴ Der örtlichen Topographie nach würde man sich die Vorstellung machen, daß die Bucht von Kato Zakro zu Lebzeiten der Flußpferde überflutet war und den Tieren als Lebensraum gedient hat. Die Sedimente erweisen sich — nach freundlicher Auskunft von Herrn Prof. Dr. H. Genser/Freiburg — unter dem Mikroskop jedoch als Gemenge, das überwiegend aus durch Kalk verfestigter Roterde besteht und durchmischt ist mit unregelmäßig geformten Aggregaten hellgrauen und gelblichen Kalksteins. Abgesehen von den erwähnten *Kritimys*-Zähnen fanden sich darin keine Fossilien. Limnische oder marine Entstehung des Sediments erscheint deshalb nahezu ausgeschlossen.

werden wird, denn die BATESche Fundstelle von *El. antiquus* ist nur etwa 80 m entfernt von einer weiteren, an der *Hippopotamus* häufig vorkommt. Es ist sicherlich nur eine Frage der Zeit, wenn man beide zusammen am gleichen Ort nachweisen wird.

Die Altersfrage

Über die Einstufung der Funde von Stavrós und dem Katharó habe ich mich bereits 1970 geäußert. Beide Fundkomplexe wies ich wegen des höheren Verzweigungsgrades von *Hippopotamus* der „jüngeren Stavrós-Stufe“ zu, deren älterer Abschnitt durch *H. creutzburgi* charakterisiert ist. Leitend für die gesamte Stufe ist das Genus *Kritimys*. Konnte ich damals die Fundstelle Kato Zakro nur durch den Vergleich mit Stavrós einstufen, so kann ich mich nunmehr auf den direkten Nachweis von *Kritimys* berufen. Geochronologisch möchte ich meiner bisherigen Übersicht nach *H. creutzburgi* in das Mindel-Glazial und die Subspezies *parvus* in das Mindel/Riß-Interglazial (= Holstein-I.) einstufen. An der Fundstelle Kharoumes IV fand ich *H. creutzburgi* in einem fossilen Dünensandstein. Die Richtigkeit dieser Einstufungen vorausgesetzt, ließe sich bei angenommen gleichbleibender Verzweigungsgeschwindigkeit annähernd der Zeitraum abschätzen, der für die Verringerung der Größe des *H. amphibius* über *H. creutzburgi* bis zu *H. cr. parvus* benötigt wurde. Dies dürfte ein kontinuierlicher Prozeß gewesen sein, dessen scheinbare Diskontinuität auf dem Altersunterschied der Fundstellen beruht. Auch hier werden die Kenntnislücken im Laufe der Zeit ausgefüllt werden.

Danksagung

Herr Prof. Dr. N. CREUTZBURG in Freiburg i. Br. wies mich auf die Fundstelle bei Kato Zakro hin und überließ mir eine Aufsammlung von Flußpferd-Resten von dort und von Zypern. Mein Freund Charalambos TSICALAS aus Sisses/Kreta half mir bei der Bergung weiteren Materials. Die Herren Dr. Jens FRANZEN und Dr. P. KLÖCKER, damals Wissenschaftliche Assistenten am Geologisch-Paläontologischen Institut Freiburg i. Br., unterstützten mich bei der mühevollen Präparation des Fundgutes. Herr Prof. Dr. H. GENSER am gleichen Institut erteilte mir Auskünfte über die Genese der Sedimente bei Kato Zakro.

Allen genannten Herren danke ich verbindlichst für ihre wertvolle Hilfe.

Der DEUTSCHEN FORSCHUNGSGEMEINSCHAFT verdanke ich finanzielle Unterstützung bei den Kreta-Aufenthalten.

Angeführte Schriften

- ACCORDI, B.: *Hippopotamus Pentlandi* von MEYER del Pleistocene della Sicilia. — Palaeontogr. Ital., L, III, Mem. 1, 1—52, 1 Abb., 10 Taf., Pisa 1955.
- BATE, D.: Four and a half month in Crete in search of Pleistocene Mammalian Remains. — Geol. Mag., N. S. 5, 2, 193 — 202, London 1905.
- BLAINVILLE, H. M. D., de: Ostéographie, 22, *Hippopotamus* et *Sus*. — Paris 1847
- BOEKSCHOTEN, G. J., & SONDAAR, P. Y.: The Pleistocene of the Katharo Basin (Crete) and its *Hippopotamus*. — Bijdr. Dierk., 36, 17 — 44, 8 Abb., 7 Taf., Amsterdam 1966.
- On the fossil mammalia of Cyprus. — Proc. Kon. Akad. Wetensch. (Ser. B), 75, 306 — 338, Taf., 10 Abb., Amsterdam 1972.
- KUSS, S. E.: Altpleistozäne Reste des *Hippopotamus antiquus* DESMAREST vom Oberrhein. — Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, 2, 299 — 331, 6 Abb., 2 Taf., Freiburg i. Br. 1957.
- Abfolge und Alter der pleistozänen Säugetierfaunen der Insel Kreta. — Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br., 60, 35 — 83, 21 Abb., Freiburg 1970.
- Die pleistozänen Säugetierfaunen der ostmediterranen Inseln. — Ihr Alter und ihre Herkunft. — Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. 63, 49 — 71, Freiburg 1973.
- LEONARDI, P.: Les Mammifères nains du Pléistocène méditerranéen. — Ann. Paléont. 40, 189 — 201, 7 Abb., Paris 1954.
- MELENTIS, J. K.: Studien über fossile Vertebraten Griechenlands. — 5. Über *Hippopotamus antiquus* DESMAREST aus dem Mittelpleistozän des Beckens von Megalopolis im Peloponnes (Griechenland). — Ann. Géol. Pays. Hellén. 16, 403—435, 6 Abb., 3 Taf., Athen 1965.
- SCHINDEWOLF, O. H.: „Neue Systematik“ — Paläont. Z. 36, 1/2, 59 — 78, Stuttgart 1962.

T a f e l I

Hippopotamus creutzburgi parvus n. ssp.

Fig. 1: Unterkiefer in Occlusalansicht, Holotypus, Nr. K.Z. 68/4 (1:2).

Fig. 2: Rechte Unterkieferzahnreihe des Holotypus in Buccalansicht (1:1).

Fig. 3: Rechter M_3 Nr. K.Z. 65/19 (1:1), a) occlusal, b) lingual, c) buccal.

Fig. 4: M_3 des *Phanourios minor* von Aghia Irini/Zypern zum Vergleich, Buccalansicht (1:1).



T a f e l II

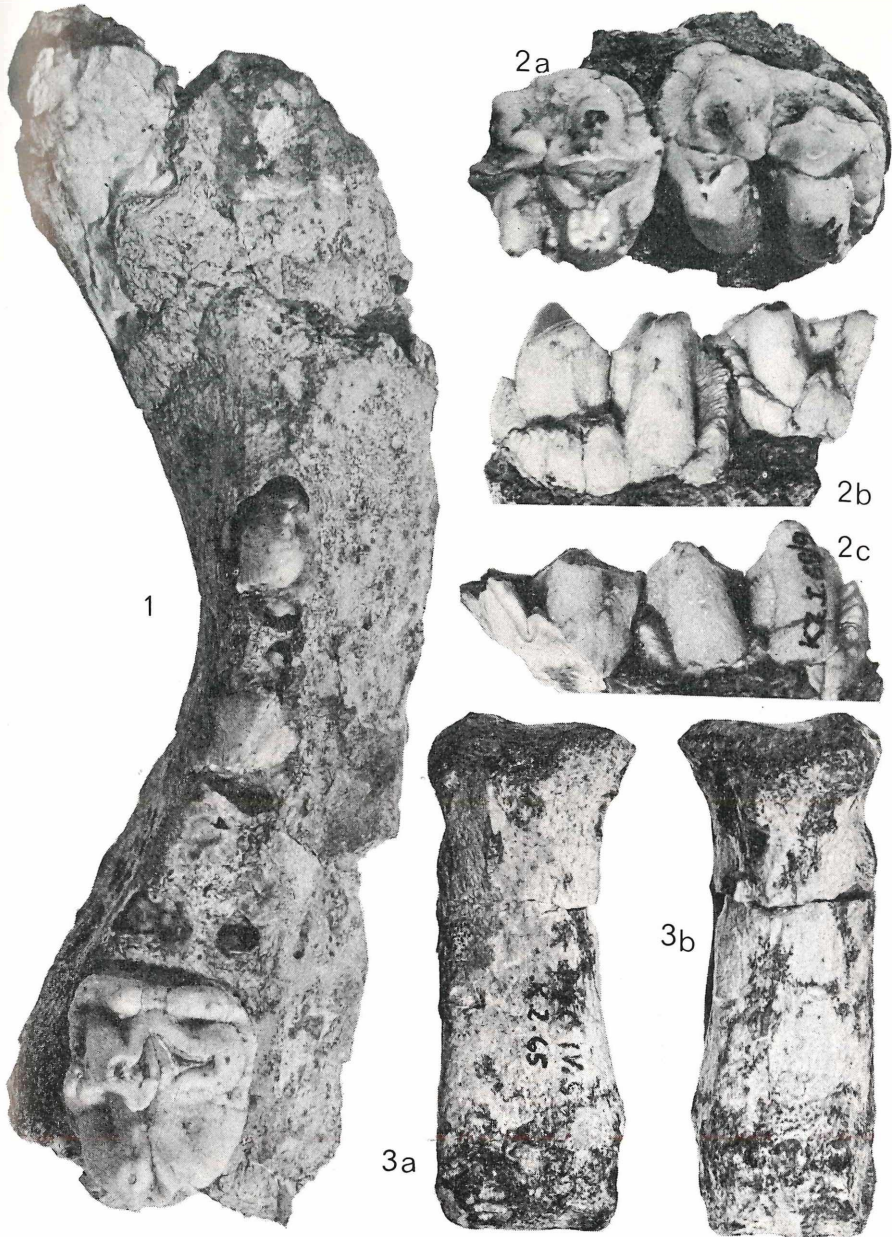
Hippopotamus creutzburgi parvus n. ssp.

Fig. 1: Rechtes Oberkieferfragment mit C fragm., durchbrechenden P²⁻³, Alveole DM⁴ und M¹ (1:1).

Fig. 2: M² fragm. und M³ dext. (1:1), a) occlusal, b) buccal, c) lingual.

Fig. 3: Linkes Metacarpale IV (1:1), a) dorsal, b) volar.

HIPPOPOTAMUS CREUTZBURGI PARVUS N. SSP.



T a f e l III

Hippopotamus creutzburgi parvus n. ssp.

Fig. 1: Phalanx I Nr. Sta. 65/1, (1:1).

Fig. 2: Phalanx I Nr. Sta. 65/2, (1:1).

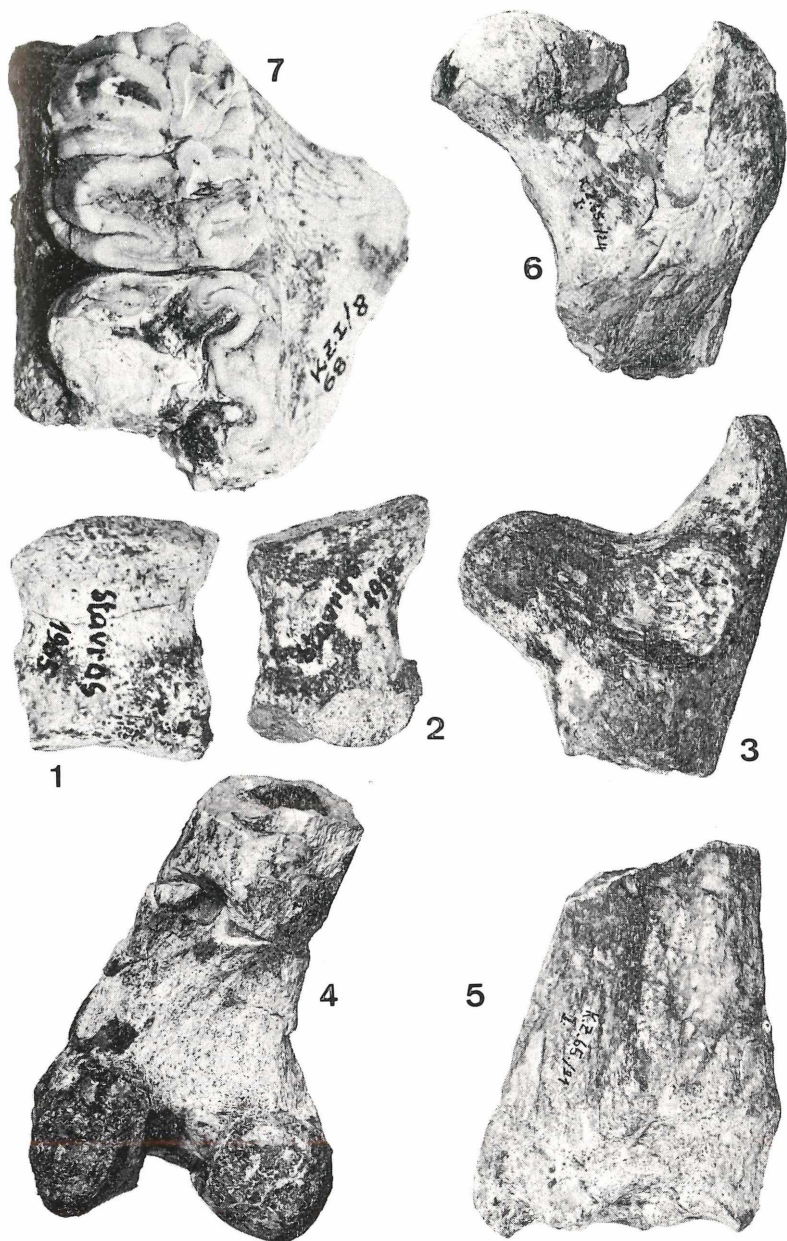
Fig. 3: Proximales Fragment des rechten Femur Nr. K.Z. 65/24, caudal (1:2).

Fig. 4: Distales Fragment des linken Femur Nr. K.Z. 65/25, caudal (1:2).

Fig. 5: Distales Fragment des linken Antebrachium Nr. K.Z. 65/31 (1:2).

Fig. 6: Proximales Fragment des linken Humerus Nr. K.Z. 65/29 (1:2).

Fig. 7: Rechtes Oberkieferfragment mit M³ und M² fragm. Nr. K.Z. 68/8 (1:1).



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau](#)

Jahr/Year: 1975

Band/Volume: [65](#)

Autor(en)/Author(s): Kuss Siegfried Ernst

Artikel/Article: [Hippopotamus creutzburgi parvus n. ssp., ein pleistozänes Zwergflußpferd von der Insel Kreta 5-23](#)