

Palaeontology. — *Die Spezialisierung des Incisivengebisses bei den javanischen Hippopotamidae.* Von G. H. R. VON KOENIGSWALD.
(Communicated by Prof. L. RUTTEN.)

(Communicated at the meeting of October 27, 1934).

Die erfolgreichen Aufsammlungen von fossilen Vertebraten durch die „Javakaarteering van den Opsporingsdienst (Dienst van den Mijnbouw)“ haben zahlreiche Reste auch von *Hippopotamus* geliefert, die zeigen, dass diese Gattung im Pliocän und Pleistocän von Java durch mehrere gut unterschiedene Arten vertreten ist, welche nicht allein brauchbare Leitfossilien darstellen, sondern und überdies neue Einblicke in die Entwicklung dieser Tiergruppe erlauben. Eine Bearbeitung des wichtigen Materiales durch den Verf. ist. z.Z. im Gange. An dieser Stelle soll nur ein Problem behandelt werden, das auch zum Verständnis der lebenden *Hippopotamus*-Arten von besonderer Bedeutung ist: *die Spezialisierung des Incisivengebisses.*

Das rezente afrikanische *Hippopotamus amphibius* L. (mit zahlreichen Lokalformen) ist *tetraprotodont*, d.h. es besitzt im Unter- wie im Oberkiefer in jeder Hälfte nur noch je zwei Incisiven. Welcher Incisiv nun durch völlige Reduktion unterdrückt worden ist, darüber bestehen verschiedene Auffassungen. Meist wird angenommen, dass sowohl unten wie oben der äusserste Incisiv (I_3^3) verloren gegangen sei. Begründet wird diese Auffassung einmal durch Gebissanomalien an recentem Material — bei überzählig auftretenden Incisiven pflegt der äusserste der schwächste zu sein —, ferner glaubt REYNOLDS beim eben geborenen Tiere noch die Anlage eines dritten Incisiven im Unterkiefer nachweisen zu können. Bei einem von ihm abgebildeten Unterkiefer eines Neonatus erkennt man zwischen dem zweiten Incisiven (DI_2) und dem Eckzahn (DC) in der Tiefe einer Alveole nahe dem letzteren einen winzigen Zahnkeim, den er als DI_3 deutet, eine Auffassung, der sich auch M. WEBER in seinem Handbuch „Die Säugetiere“ (Bd. II, pg. 546) angeschlossen hat. W. O. DIETRICH jedoch bezweifelt die Richtigkeit der REYNOLDS'schen Deutung und erklärt überzeugender den in Frage stehenden Zahn für den Keim des bleibenden Eckzahns (C); im übrigen hält auch er an der Auffassung fest, dass bei *H. amphibius* die I_3^3 unterdrückt seien.

Eine andere Meinung vertritt LYDEKKER. Ausgehend von den Unterkiefern des indischen *H. namadicus* FALC. mit stark und des *H. palaeindicus* FALC. mit noch stärker reduziertem mittleren Incisiven (I_2) glaubt er schliessen zu dürfen, dass auch dieser Zahn bei *amphibius* der geschwundene sei. Vom oberen Incisivengebiss der indischen Arten lagen

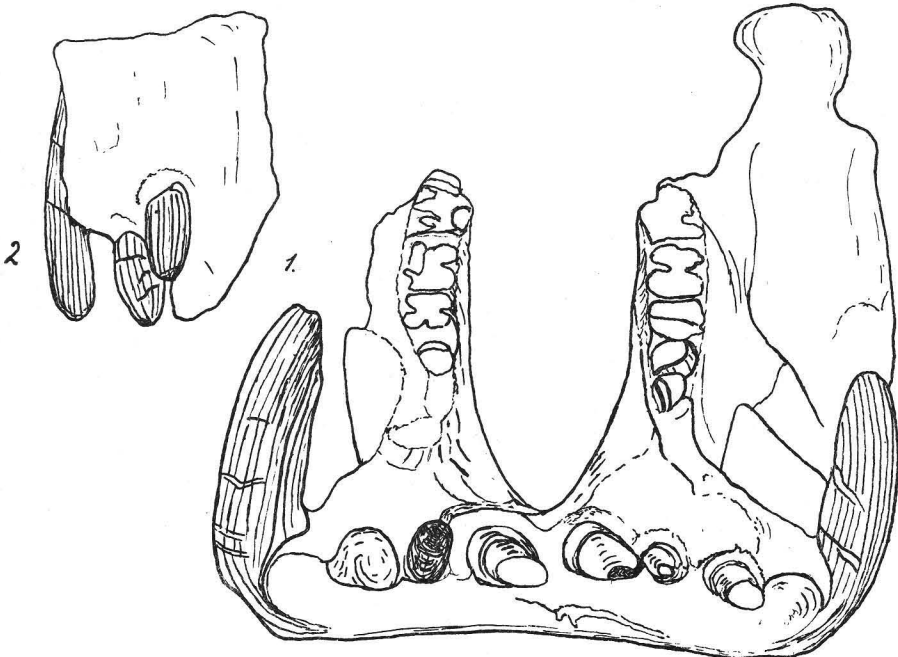
ihm keine Reste vor, er vermutet aber, dass auch hier und entsprechend bei *H. amphibius* der mittelste Incisiv der unterdrückte wäre. Seine Ansicht wird aber, soweit ich die Literatur übersehe, von fast niemandem geteilt, von DIETRICH sogar heftig angegriffen, obwohl die Richtigkeit seiner Auffassung für die Unterkiefer der *asiatischen* Formen zweifellos zutrifft; im Oberkiefer liegen die Verhältnisse dagegen, wie wir noch sehen werden, etwas anders.

Die javanischen Funde ergeben hier neue Gesichtspunkte. Das Incisivengebiss der verschiedenen Arten — die alle, wie auch die indischen Formen, sechs Schneidezähne aufweisen, d.h. *hexaprotodont* sind — weist die folgenden Eigenheiten auf:

Hippopotamus simplex v. KOENIGSWALD.

Unterkiefer: Die Austrittsstellen der unter sich etwa gleich starken Incisiven sind in einer Reihe angeordnet. Bei dem hier abgebildeten Kiefer ist I_3 etwas stärker, I_2 etwas schwächer als I_1 .

Oberkiefer: Die drei Incisiven weisen in dem einzigen bekanntgewordenen Schnauzenstück keine besonderen Grössenunterschiede auf.



Hippopotamus simplex v. KOENIGSWALD.

Abb. 1. Unterkiefer mit I_1 rechts und I_1-3 links. Von I_2 und I_3 rechts sind nur die Alveolen vorhanden. Breite zwischen den Eckzähnen 24.5 cm.

Abb. 2. Rechtes Praemaxillare mit I^1-3 . Grösste Länge 10.8 cm. Beide Stücke von K. Glagah, Boemiajoe: (Unterer Wirbeltierhorizont).

Hippopotamus antiquus v. KOENIGSWALD.

Unterkiefer: Die Incisiven sind alle von gleicher Grösse, doch liegen die Austrittsstellen der I_2 höher als für die daneben stehenden Zähne.

Oberkiefer: Ein Schnauzenfragment lässt erkennen, dass I^3 nur etwa halb so gross ist wie I^2 , der vermutlich von I^1 in der Grösse noch wenig übertroffen wurde.

*Hippopotamus antiquus* v. KOENIGSWALD.

Abb. 3. Unterkieferfragment mit den Austrittsstellen des rechten C und der sechs gleich grossen I, alle abgebrochen. Grösste Breite der Schnauze 22.1 cm.

Abb. 4. Schnauzenpartie. Rechts ein sehr abgebrauchter P^2 , P^1 abgebrochen, der Eckzahn ausgefallen. Von I^3 erkennt man die untiefe, oben geschlossene kleine, von I^2 die grössere, unten offene (beschädigte) Alveole. Von I^1 rechts wie von I^2 links ist nur noch ein Teil der unteren Begrenzung des Alveolenrandes erhalten (a und b). I^3 links ist in der Alveole abgebrochen. Zwischen diesen und der Alveole des ausgefallenen Eckzahnes ein zufällig bei der Fossilisierung dort festzementierter Zahn (c). Es folgen die Reste von P^1 und P^2 . Grösste Breite des Fragmentes 24.4 cm. Beide Stücke von Sidorjol nördlich Modjokerto, Ostjava.

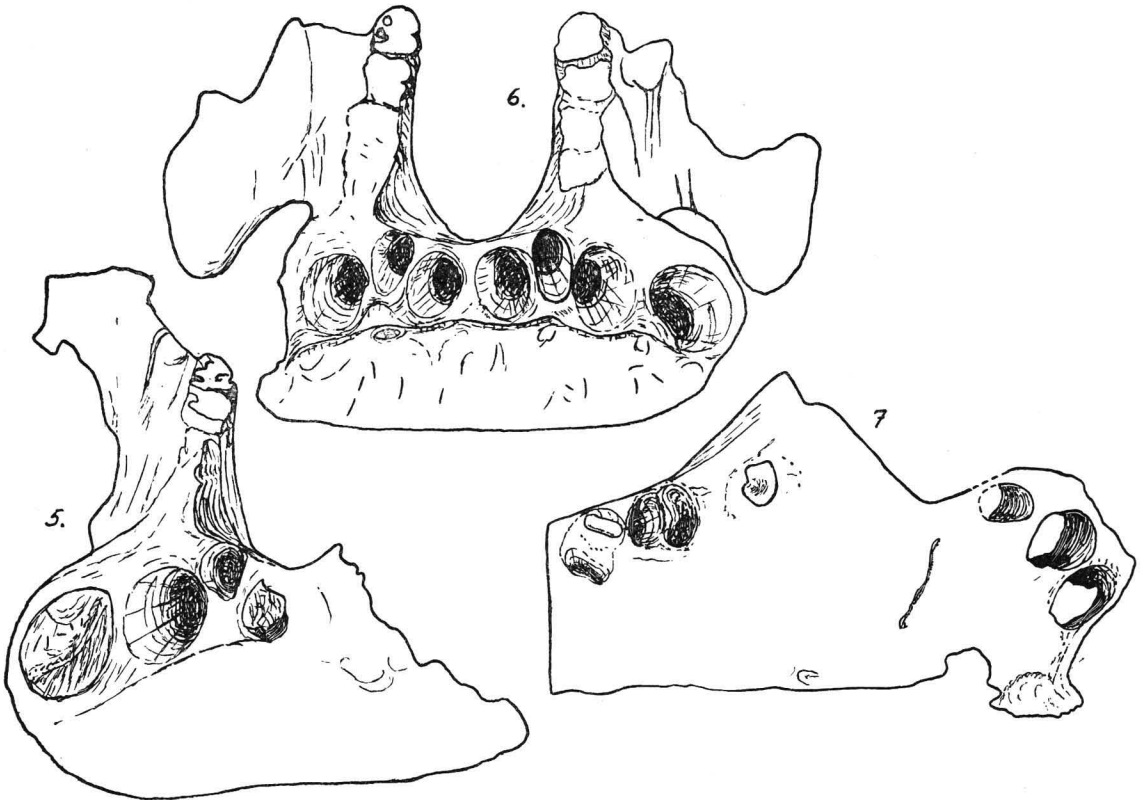
Hippopotamus namadicus FALCONER.

Dieses in den jüngeren Schichten nicht seltene *Hippopotamus* kommt so sehr mit dem aus Indien beschriebenen *H. namadicus* aus den Narbadas

überein, dass ich es damit für identisch halte (früher von mir mit *H. palaeindicus* verglichen). Für die Berechtigung einer Abtrennung als besondere Art, *H. sivajanicus* DUBOIS, kann ich keine Gründe finden.

Unterkiefer: Wie bei *H. antiquus* liegen die Austrittsstellen der aber bei dieser Art in ihrer Grösse bereits reduzierten mittleren Incisiven höher. I_1 und I_3 pflegen untereinander gleich gross zu sein. Eine Ausnahme macht ein Unterkiefer von Ngandong, bei welchem I_3 fast doppelt so gross ist wie I_1 , der bei *H. amphibius* stets der grösste ist.

Oberkiefer: Aus Indien sind leider noch keine Schnauzenteile von *H.*



Hippopotamus namadicus FALCONER.

Abb. 5. Unterkieferfragment mit rechtem Ramus horizontalis. Rechts der in seiner Alveole abgebrochene C, dann die Alveole für einen auffallend grossen I_1 , daneben die Alveole für den höher austretenden kleinen I_2 . I_3 , kleiner als I_1 , ist in der Alveole abgebrochen. Die linke Kieferhälfte ist sehr beschädigt und lässt weiter keine Details erkennen. Grösste Breite des Fragments 29.5 cm.

Abb. 6. Unterkiefer mit beiden Ästen. Die Umgrenzung des rechten C ist fortgebrochen; vom linken wie von allen sechs I sind die Alveolen gut erkennbar, unter denen die höher liegenden der kleineren I_2 deutlich auffallen. Grösste Breite 27.6 cm.

Abb. 7. Partie des rechten vorderen Gaumens mit den Alveolen von P^3-1 , C und I^1-3 . Die Alveolen der drei I sind oben aufgebrochen. Grösste Breite des Fragments 12.2 cm. Die Originale von Abb. 5 und 6 stammen von Ngandong, das von Abb. 7 von Watoelang (Mitteljava).

namadicus bekannt geworden. Zwei javanische zeigen deutlich und übereinstimmend den in seiner Grösse reduzierten letzten Incisiven.

Ausser im Vordergebiss sind diese Arten noch durch eine ganze Reihe weiterer Merkmale unterschieden, auf die hier nicht eingegangen werden soll; die sehr verschiedene Form der Unterkiefer geht schon aus den Abbildungen hervor. *H. simplex* und *antiquus* kommen an einer Fundstelle auch nebeneinander vor und sind typisch für die älteren Ablagerungen; *namadicus* charakterisiert wie in Indien die jüngeren Schichten (Ngandong, Watoealang).

Bei *H. simplex* (wie bei dem sehr ähnlichen indischen *H. sivalensis* FALC.) zeigt das Schnauzengebiss noch keinerlei Spezialisationserscheinungen. Wohl glaubt man bei beiden Formen bereits in seltenen Fällen, — siehe die Abbildungen bei FALCONER und VAN DER MAAREL — ein beginnendes Hinaufrücken des mittleren untern Incisiven wahrnehmen zu können, doch ist dies nicht ausgesprochen und ausserdem von keiner besonderen Bedeutung für die weitere Entwicklung der asiatischen Flusspferde, da neben *H. simplex* in Boemiajoe bereits *H. antiquus* erscheint, dessen Unterkiefer nicht nur deutlicher die Verlagerung der I_2 zeigt, sondern der auch schon den abgestutzten steil abfallenden Vorderrand ausgebildet hat, den *namadicus* und *palaeindicus* gleichfalls besitzen. Bei *H. antiquus* ist I_2 gleich gross, bei *namadicus* etwa $\frac{3}{4}$, bei *palaeindicus* weniger als $\frac{1}{2}$ mal so gross wie die beiden anderen Incisiven. Wenn FALCONER *H. palaeindicus* erst als *Tetraprotodon* beschrieb, so lag das an der Dürftigkeit des ihm vorliegenden Restes. LYDEKKER hat nachgewiesen, dass diese Art hexaprotodont ist.

Da *H. antiquus* und *namadicus*, wie schon die Unterkieferform zeigt, nahe verwandt sein müssen (*H. antiquus* ist auch die geologisch ältere Form), so wird dies durch die gleichartige Veränderung beider im Oberkiefergebiss bestätigt: bei beiden ist I^3 der kleinste der Reihe.

Aus der oben gemachten Aufstellung ergibt sich somit deutlich das sehr überraschende Resultat, dass die javanischen Hippopotamidae den tetraprotodonten Zustand durch die weitergehende Reduktion ungleichwertiger Incisiven nach der Formel $\frac{I^1 I^2}{I_1 I_3}$ erreicht haben würden.

An sich ist die Rückbildung ungleichwertiger Incisiven, — wobei ich als Wertmesser die Nummer in der natürlichen Reihenfolge der Zähne annehme — nichts ungewöhnliches. Sie kommt bei fast allen Ordnungen der Säugetiere vor und kann zu sehr verschiedenen Resultaten führen. So hat *Tapirus* einen sehr grossen oberen bei einem fast völlig reduzierten unteren I_3 . Die Chiroptera haben oben (immer) nur zwei, unten (meist) aber drei Schneidezähne; die Anthropoidea haben unten wie oben je zwei Incisiven in jeder Kieferhälfte. Bei *Galeopithecus* wird angenommen, dass I^3 oben, unten aber I_1 fehle. *Choeropsis* hat oben zwei, unten nur einen, *Dicerorhinus* oben einen, unten keinen, die Cerviden und Boviden oben keinen, unten noch alle drei Incisiven in jeder Kieferhälfte. Die Annahme

LYDEKKERS, dass bei *Hippopotamus* oben und unten stets der gleiche Incisiv unterdrückt sein müsste, hatte an sich von vorne herein nur einen geringen Grad von Wahrscheinlichkeit.

Ob wir nun berechtigt sind, die oben aus einer angestrebten Tetraprotondie der asiatischen Hippopotamidae zu folgernde Formel der Incisivenreduktion ohne weiteres auch auf die afrikanischen Vertreter dieser Gruppe zu übertragen, können wir leider nicht sicher angeben. Denn die asiatischen Formen sind niemals aus dem hexaprotodonten Stadium herausgekommen, und sie unterscheiden sich durch eine ganze Reihe weiterer Eigentümlichkeiten (Lacrymale stets getrennt vom Nasale; völlige Reduktion des P^4 individuell bei *H. namadicus* etc.) sehr wohl von den afrikanischen, die mit *H. hipponensis* GAUDRY bereits im Mittelpliocän tetraprotodont geworden sind. Die beiden Gruppen haben sich demnach sicherlich früh getrennt, vermutlich schon im Unterpliocän, und es ist a priori nicht auszuschliessen, dass sie bei der Spezialisierung ihres Vordergebisses verschiedene Wege eingeschlagen haben, was an sich sehr wohl möglich ist (Beispiele oben). Wir müssen allerdings zugeben, dass der Beweis, dass es gerade die $\frac{I^3}{I_3}$ sein sollen, die bei *H. amphibius* unterdrückt werden, besonders nach der Widerlegung der REYNOLDS'schen Deutung eines noch im Milchgebiss auftretenden DI_3 durch DIETRICH in Zweifel gezogen werden kann und auf sehr schwachen Füßen steht. Auch die aus den Gebissanomalien gezogenen Schlussfolgerungen wären einmal an einer grösseren Serie nachzuprüfen. Wie DIETRICH hervorhebt, ist *H. amphibius* bereits als Neonatus ein *Tetraprotodon*, und man müsste versuchen durch eine Untersuchung von Foeten Klarheit in dieses interessante Problem zu bringen.

Auf die absurde Auffassung von JOLEAUD, der *Hippopotamus* von dem oberoligocänen *Aprotodon Smith-woodwardi* FORSTER COOPER der Bugti-Hügel in Belutschistan ableiten will, das, wie schon durch den Namen angedeutet ist, überhaupt keine Schneidezähne (mehr) besitzt, und der die sechs Incisiven der indischen Formen als Neuerwerbung auffasst und den ganzen Gang der Entwicklung umkehren möchte, brauchen wir hier nicht einzugehen. Eine derartige Vorstellung ist unsinnig; der Gang der Umformung des Incisivengebisses verläuft bei den Hippopotamidae im Prinzip nach den gleichen bekannten Gesetzmässigkeiten wie bei den übrigen Säugetieren. Die ersten Arten treten im Unterpliocän auf; über die praepliocäne Geschichte des Stammes sind wir sehr schlecht unterrichtet und nur auf Vermutungen angewiesen.

Zusammenfassung.

An neuem auf Java gefundenem Material fossiler Hippopotamidae wird nachgewiesen, dass die asiatischen Formen die Tendenz erkennen lassen, im Unterkiefer den mittleren (I_2), im Oberkiefer den letzten (I^3) — nicht

wie LYDEKKER vermutete, ebenfalls den mittleren — Incisiven zu reduzieren.

Ob die Reduktion des Incisivengebisses bei dem tetraprotodonten lebenden afrikanischen *Hippopotamus amphibius* L. etwa auf dem gleichen Wege erreicht worden ist — bei dieser Art wird angenommen, dass im Ober- wie im Unterkiefer $\frac{I^3}{I_3}$ verschwunden sei, wofür die gewöhnlich meist angeführten Beweise sehr schwach und z.T. widerlegt sind — ist vorläufig nicht zu beweisen und kann ohne weiteres nicht gefolgert werden, da die afrikanischen Flusspferde sich schon sehr früh von den asiatischen getrennt haben müssen, so dass nicht ausgeschlossen werden kann, dass sie bei der Reduktion des Incisivengebisses einen anderen Weg eingeschlagen haben.

*Palaeontologisch Laboratorium bij den Opsporingsdienst.
(Dienst van den Mijnbouw.)*

Bandoeng, Juni 1934.

Die Originale zu Abb. 1—3, 5—7 befinden sich im palaeontologischen „Museum van den Dienst van den Mijnbouw“ in Bandoeng; das Original zu Abb. 4 wurde mir von Dr. J. H. COERT, Soerabaja, aus seiner Sammlung freundlichst zur Bearbeitung abgestanden, wofür ich ihm auch an dieser Stelle bestens danken möchte. — Alle Zeichnungen nach Photos vom Verfasser.

ZITIERTE LITERATUR :

- DIETRICH, W. O. Pleistocäne deutschostafrikanische *Hippopotamus*-Reste. Wiss. Erg. Oldoway-Exp. N. F. H. 3. — Leipzig 1928.
- FALCONER, H. & P. T. CAUTLEY. Fauna antiqua sivalensis. — London 1845.
- JOLEAUD, L. Contribution à l'étude des Hippopotames fossiles. Bull. Soc. Géol. France (4) 20. — Paris 1920.
- Considérations sur le système dentaire des Hippopotames. Bull. Soc. Zool. France 46. — Paris 1921.
- KOENIGSWALD, G. H. R. VON. Beitrag zur Kenntnis der fossilen Wirbeltiere Javas. I. Teil. Wet. Mededeel. Dienst van den Mijnbouw N^o. 23. — Batavia 1933.
- Kort verslag van den Dienst van den Mijnbouw over het 4de kwartaal 1933. Javasche Courant 9 Maart 1934, N^o. 20, pag. 11. — Batavia.
- LYDEKKER, R. Siwalik and Narbada bunodont Suina. Pal. Indica Ser. X, Vol. III. — Calcutta 1886.
- MAAREL, H. F. VAN DER. Contribution to the knowledge of the fossil mammalian fauna of Java. Wet. Mededeel. Dienst v. d. Mijnbouw N^o. 15. — Batavia 1932.
- REYNOLDS, S. H. A monograph on the British Pleistocene Mammalia: *Hippopotamus*. Pal. Soc. Monogr. 74. — London 1922.
- WEBER, M. Die Säugetiere. — Jena 1927.