

Evolutionstadien der Kaufunktionen früher Artiodactyla

Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.)

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

vorgelegt von

Leonie C. Schwermann, geb. Lenssen

aus Münster

Bonn 2016

Anfertigung mit Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

1. Gutachter: Prof. Dr. Thomas Martin

2. Gutachter: Prof. Dr. em. Wighart von Koenigswald

Tag der Promotion: 12.07.2016

Erscheinungsjahr: 2016

Inhaltsverzeichnis

1. Kurzfassung.....	7
2. Zielsetzung.....	13
3. Einleitung.....	14
3.1. Rezente und fossile (Cet)Artiodactyla und ihre Phylogenie.....	14
3.1.1. Untersuchte Taxa.....	18
3.2. Zahnform- und -funktion der Mammalia und speziell der Artiodactyla	33
3.3. Facetten	37
3.3.1. Abrasion und Attrition	39
3.3.2. Facettennomenklatur	42
3.4. Mastikation	44
3.4.1. Der Mastikationszyklus.....	47
3.4.2. Funktionen der Mastikation	51
4. Material	53
5. Methoden.....	54
5.1. Erstellen von Formen und Abgüssen.....	54
5.2. Digitalisierung von Fossilien und Abgüssen.....	56
5.3. Software	57
5.4. Orientierung von Modellen in PolyWorks.....	58
5.5. Virtuelle Simulation der Kaubewegung im OFA.....	59
5.6. Terminologie	61
5.7. Analyse, Quantifizierung und Darstellung von Ergebnissen.....	64
5.7.1. Facetten	64
5.7.2. Der Okklusale Kompass	65
5.7.3. Quantifizierung des rekonstruierten Kaufades	67
5.7.4. Der Mastikationskompass	70
5.7.5. Schmelzkanten-Index	71
6. Ergebnisse	73
6.1. Dentale Morphotypen der frühen Artiodactyla.....	73
6.2. Dentaler Morphotyp 1	75
6.2.1. <i>Diacodexis</i>	76
6.3. Dentaler Morphotyp 2.....	89
6.3.1. <i>Dichobune</i>	90
6.3.2. <i>Helohyus</i>	101

6.4. Dentaler Morphotyp 3.....	112
6.4.1. <i>Gobiohyus</i>	113
6.5. Dentaler Morphotyp 4.....	125
6.5.1. <i>Elomeryx</i>	126
6.6. Dentaler Morphotyp 5.....	139
6.6.1. <i>Caenomeryx</i>	140
6.7. Dentaler Morphotyp 6.....	154
6.7.1. <i>Agriochoerus</i>	155
6.8. Dentaler Morphotyp 7.....	169
6.8.1. <i>Poebrotherium</i>	170
7. Diskussion	183
7.1. Kaufunktion der dentalen Morphotypen im Vergleich.....	183
7.1.1. Stereotypie des Kauschlages	183
7.1.2. Funktionelle Analyse des <i>power stroke</i> der untersuchten Taxa.....	185
7.1.3. Entwicklung und Wirkung funktioneller Strukturen.....	198
7.2. Hypsodontie und Kaubewegung moderner Artiodactyla.....	212
7.3. Der Hypocon – oder: der distolinguale Höcker	216
7.4. Ökologie und Ernährung.....	220
7.5. Vergleich zu den frühen Hippomorpha	230
7.5.1. <i>Hyracotherium</i> versus <i>Diacodexis</i>	231
7.5.2. Lophodontie versus Selenodontie.....	233
7.6. Das Konzept der dentalen Morphotypen.....	235
7.6.1. Morphotypen innerhalb der Artiodactyla.....	238
8. Zusammenfassung und Schlussfolgerungen	242
9. Danksagung	249
10. Literaturverzeichnis.....	251
11. Anhang	266
11.1. Materialliste	266
11.2. Farbkonzept Adobe Illustrator	269
11.3. Farbkonzept PolyWorks	271
11.4. Messwerte Okklusaler Kompass	272
11.5. Messungen Schmelzkanten-Index.....	275

1. Kurzfassung

Ein differenziertes Gebiss mit spezialisierten Molaren und deren Mastikation sind Merkmale der Säugetiere. Besonders die postcanine Bezahnung zeigt spezifische Anpassungen an eine effiziente Zerkleinerung der jeweiligen Nahrung. Bereits in der paläogenen Radiation der Artiodactyla treten zahlreiche unterschiedliche Zahnformen auf, die als Anpassungen an herbivore Lebensweisen zu sehen sind. Dabei kommt es mehrfach zu der konvergenten Entwicklung von selenodonten Höckern.

Sieben dentale Morphotypen wurden definiert, um die Vielfalt der Molarenformen in der frühen Artiodactyla-Evolution zu beschreiben und die damit verbundenen Kaufunktionen zu analysieren. An der evolutiven Basis der Artiodactyla steht *Diacodexis* mit einem wenig abgeleiteten Gebiss, das dem tribosphenischen ähnelt. *Diacodexis* zeigt einen zweiphasigen, funktionell differenzierten *power stroke*, dessen zwei Phasen sich in der Neigung und Bewegungsrichtung des Unterkiefers unterscheiden. Eine starke laterale Komponente in der Bewegung zeigt eine Effizienzminderung der quetschenden Funktion durch das Höcker-Becken-System bei gleichzeitiger Verstärkung der schneidendscherenden Funktion an den bukkalen Höckern der oberen Molaren. Das deutet darauf hin, dass strukturelle Pflanzenteile wie Blätter und Äste genauso Bestandteil des Nahrungsspektrums waren, wie Früchte, Samen, Nüsse und ähnliches. *Dichobune* und *Helohyus* haben auf ihren oberen Molaren einen kleinen Hypocon entwickelt und unterscheiden sich dadurch vom ursprünglich tribosphenischen Habitus. Der *power stroke* ähnelt dem von *Diacodexis*. Stumpfer Höcker und die gesteigerte Effizienz der quetschenden Funktion durch den Hypocon deuten auf einen höheren Anteil von reproduktiven Pflanzenteilen wie Früchten, Samen und Nüssen an der Nahrung hin. *Gobiohyus* hat

einen vergrößerten und nach lingual verschobenen Metaconulus. Die bukkalen Höcker sind ectolophartig entwickelt und die Schmelzkanten durch ein kräftiges Parastyl verlängert. Trotz einer ähnlichen Kaubewegung wie bei *Diacodexis*, *Dichobune* und *Helohyus* haben Blätter bei *Gobiohyus* vermutlich einen größeren Anteil an der Nahrung gebildet. Durch den distolingualen Metaconulus ist gleichzeitig eine Effizienzsteigerung der quetschenden Funktion gegeben, ein Hinweis darauf, dass auch Früchte, Samen und Nüsse Bestandteil des Nahrungsspektrums waren. Die Molaren von *Elomeryx* stellen ein Übergangsstadium zwischen bunodonten und selenodonten Formen dar. Die bukkalen Höcker der oberen Molaren von *Elomeryx* sind selenodont und durch Abnutzung kommt es zur Schmelzkantenverdoppelung. Die lingualen Höcker sind bunodont. Das Trigonbecken ist teilweise, das Talonidbecken vollständig reduziert. Der *power stroke* ist zweiphasig und ähnelt dem von *Diacodexis*, *Dichobune*, *Helohyus* und *Gobiohyus*. Die strukturellen Veränderungen der Zahnoberflächen deuten auf einen erhöhten Anteil von Blättern in der Nahrung hin. Die Reduktion der Beckenstrukturen zeigt eine verringerte Bedeutung der quetschenden Funktion an. *Caenomeryx* unterscheidet sich in seiner Kaufunktion von den übrigen Taxa mit einem zweiphasigen *power stroke*. Alle Höcker sind selenodont, die Beckenstrukturen sind vollständig reduziert. Es gibt keine zentrale Okklusion, aber dennoch eine Neigungsänderung nach der maximalen Verzahnung und eine Phase II, die durch einen Zahn-Zahn-Kontakt charakterisiert ist. Insgesamt deuten die Zähne auf eine Ernährung von strukturellen Pflanzenteilen hin. Aufgrund der geringen Körpergröße und dem damit verbundenen Energiebedarf waren jedoch vermutlich auch Früchte, Samen, Sprossen und eventuell Insekten im Nahrungsspektrum enthalten. *Agriochoerus* und *Poebrotherium* zeigen mit ihren (buno-)selenodonten Gebissen einen ähnlichen *power stroke*, der sich durch eine einheitliche Bewegung und damit eine Kom-

bination der Phasen I und II auszeichnet. Eine funktionelle Differenzierung ist kaum gegeben. Durch doppelte Schmelzkanten an allen vier Höckern ist die schneidende Funktion in ihrer Effizienz erheblich gesteigert. Das deutet darauf hin, dass Blätter und Gras die Hauptbestandteile der Nahrung beider Gattungen bildeten.

Mit der Selenodontie kommt es zu einer Vereinheitlichung der Kaubewegung. Die komplexen Höckerstrukturen bedingen eine stark ausgeprägte Stereotypie der Kaubewegung, die in einer gleichförmigen Ausbildung von Facetten resultiert und eine Effizienzsteigerung des einzelnen Kauschlags bewirkt. Mit der Veränderung der Zahnform wird die Quetschfunktion, welche in der tribosphenischen Konfiguration durch Protocon/Talonidbecken und Hypoconid/Trigonbecken ausgeführt wird, auf andere Strukturen verlagert. Insgesamt tritt die Quetschfunktion am selenodonten Zahn gegenüber der schierend-schneidenden Komponente in den Hintergrund. Die Funktionalität der Molaren verschiebt sich mit der Entwicklung selenodonter Höcker von der primären zu der sekundären Kronenform, welche die Voraussetzung für Hypsodontie ist. Neben der Vereinheitlichung des *power stroke* geht mit der Entwicklung der Selenodontie eine Verschiebung im Nahrungsspektrum von eher reproduktiven Pflanzenteilen zu einer von strukturellen Pflanzenteilen dominierten Nahrung einher.

Abstract

A differentiated dentition with specialized molars and mastication are characteristic for mammals. In particular, the postcanine dentition shows specific adaptations for an efficient food processing. During the Paleogene radiation of artiodactyls numerous tooth shapes evolve as adaptations to an herbivorous diet. This includes convergent evolution of a selenodont dental pattern within several early artiodactyls.

In this study seven dental morphotypes were defined to describe the molar diversity of early artiodactyls and to analyze the specific chewing functions. The basally divergent artiodactyl *Diacodexis* exhibits a less derived dentition, similar to the tribosphenic tooth pattern of early therians. *Diacodexis* shows a functional differentiated power stroke with two phases, which differ in inclination and directional movement of the lower jaw. The detected strong lateral component of the power stroke indicates a decrease in efficiency of the crushing function of the cusp-basin system and a concurrent increase of the cutting-shearing function on the buccal cusps of the upper molars. This indicates that structural plant elements were part of the dietary spectrum as well as reproductive plant elements. *Dichobune* and *Helohyus* have a small hypocone on their upper molars and thus differ from the tribosphenic dental pattern. The power stroke is similar to *Diacodexis*. The blunter cusps, and possible increased efficiency of the crushing function due to the presence of the hypocone, suggest that reproductive plant elements constituted a greater proportion of their diet. *Gobiohyus* has an enlarged and lingually shifted metaconule. The buccal crests of the upper molars show the beginning of a developing ectoloph and the enamel edge is extended by a large parastyle. Despite the fact that the chewing motion is similar to *Diacodexis*, *Dichobune*, and *Helohyus*, structural plant elements probably constituted the greater part of the dietary spectrum. The disto-

lingually positioned metaconule leads to an increase in efficiency of the crushing function compared to *Diacodexis*, suggesting that reproductive plant elements are also part of the dietary spectrum. The molars of *Elomeryx* are intermediate between bunodont and selenodont dentitions. *Elomeryx* has selenodont buccal cusps on the upper molars on which wear produces doubled enamel edges. The lingual cusps are bunodont. The trigon basin is partly reduced, while the talonid basin is completely reduced. The power stroke has two phases and resembles that of *Diacodexis*, *Dichobune*, *Helohyus*, and *Gobiohyus*. The structural changes of the tooth surface indicate a greater portion of structural plant parts in the dietary spectrum. The reduction of the basins suggests a decreased importance of the crushing function. *Caenomeryx* differs in its chewing function from the two-phased power stroke of the other taxa. All molar cusps of *Caenomeryx* are selenodont and the basins are completely reduced. There is no centric occlusion, but a change of inclination is present following maximum intercuspation. Phase II is characterized by tooth-tooth-contact. Overall the dentition suggests a diet composed mainly of structural plant elements. In contrast, the small body size indicates rather fruits, seeds, sprouts and possibly insects were also part of the dietary spectrum. *Agriochoerus* and *Poebrotherium* have (buno-) selenodont dentitions with four-cusped molars and a power stroke characterized by a uniform movement and combination of phase I and II. There is no functional differentiation. Doubled enamel edges on all cusps of the upper and lower molars seem to have an impact on efficiency of the cutting-shearing function. Leaves and grass were main parts of the diet of both genera.

The selenodont dentition results in a unified, single chewing motion. The complex cusp morphology produces a distinctive stereotypical chewing motion that results in a homogeneous development of wear facets and increases the efficiency of each single

power stroke. Through changes in the occlusal surface, the crushing function, which in tribosphenic teeth is performed by the protocone/talonid basin and hypoconid/trigon basin, is reduced and displaced to other structures. In the selenodont dentition, the crushing function becomes less important compared to the cutting-shearing function. The functionality of the molars shifts from its primary crown shape in the bunodont dentition to the secondary crown shape in the selenodont dentition. This is a precondition for hypsodonty. In addition to the uniform chewing motion, the evolution of selenodont cusps occurs with a shift from a more reproductive part of plants dominated diet to a dietary spectrum with emphasis on structural plant elements.

2. Zielsetzung

Diese Arbeit ist ein Projekt der DFG-Forschergruppe 771, die sich mit der Funktion und Leistungssteigerung von Säugetiergebissen beschäftigt. In einem vorangegangenen Projekt (D2) wurde die evolutive Veränderung des Mastikationszyklus bei frühen Hippomorpha untersucht (vgl. Engels 2011). Darauf aufbauend widmet sich diese Arbeit den Veränderungen der Bezahnung und des Mastikationszyklus der frühen Artiodactyla im Hinblick auf die Entwicklung der Selenodontie.

Eine Gebissanalyse des eozänen Paarhufers *Diacodexis* soll durch die Kombination klassisch deskriptiver und moderner 3D-Methoden zum einen den Vergleich zu dem basalen Hippomorphen *Hyracotherium*, zum anderen zu weiteren basalen Vertretern der Artiodactyla ermöglichen. Dabei sollen sowohl verschiedene bunodonte, als auch selenodonte Taxa und Übergangsformen berücksichtigt werden. Für die Vergleichbarkeit der Molarengebisse soll eine systematisch unabhängige Methode der Funktionsanalyse entwickelt werden. Der Mastikationszyklus wird mit 3D-Modellen virtuell rekonstruiert, so dass eine detaillierte Analyse der Bewegung und der stattfindenden Kontakte sowie funktionellen Prozesse zwischen antagonistischen Zähnen möglich ist. Die Kaufunktionen der Gebisse werden vergleichend analysiert und im Hinblick auf die Ernährung, bzw. die Verschiebung im Nahrungsspektrum diskutiert. So soll ein umfassendes Bild der dentalen Vielfalt der frühen Artiodactyla entstehen, das den Einfluss unterschiedlicher Strukturen auf die Mastikationsbewegung und die funktionellen Prozesse mit besonderem Blick auf die Umwandlung zur Selenodontie aufzeigt.

3. Einleitung

3.1. Rezente und fossile (Cet)Artiodactyla und ihre Phylogenie

Das nach einer auf molekularen Daten basierenden, phylogenetischen Analyse von Montgelard et al. (1997) aufgestellte Taxon Cetartiodactyla umfasst die Artiodactyla und die Cetacea. In dieser Studie liegt der Fokus auf den Artiodactyla, und die Cetacea (Wale, Delphine), die eine spezielle (Zahn-)Entwicklung durchlaufen haben, werden nicht mit einbezogen. Mit etwa 190 Arten sind die rezenten Artiodactyla die artenreichste Großsäuger-Gruppe auf der Erde. Ihre weltweite Verbreitung dokumentiert die evolutive Erfolgsgeschichte der Gruppe, obwohl die Vorkommen in Australien und Neuseeland anthropogenen Ursachen zugrunde liegen (Westheide und Rieger 2010). Die Diversität der Artiodactyla spiegelt sich in ihrer äußeren Gestalt (Größe variiert von 30 cm (Kleinkantschil) bis 6 m (Giraffe), das Gewicht von wenigen Kilogramm bis tonnenschwer), ihrer Lebensweise (terrestrisch bis semiaquatisch) und dem Vorkommen in nahezu allen Vegetationsgebieten und Klimazonen der Erde (Wüste, Regenwald, Hochgebirge, Arktis) wider (Westheide und Rieger 2010). Die Artiodactyla werden traditionell in die Suina (Tayassuidae, Suidae), die Tylopoda (Camelidae), die Ruminantia (Bovidae, Tragulidae, Antilocapridae, Giraffidae, Cervidae, Moschidae) und die Hippopotamidae gegliedert (Marcot 2007). Letztere bilden, in etlichen molekularen und auch morphologischen phylogenetischen Analysen nachgewiesen (z.B. Irwin und Arnason 1994, Montgelard et al. 1997, Gatesy et al. 1999, Geisler et al. 2007), die Schwestergruppe der Cetacea (Wale, Delphine) und werden gemeinsam mit diesen nach Waddell (1999) als Whippomorpha oder nach Arnason et al. (2000) als Cetancodonta bezeichnet.

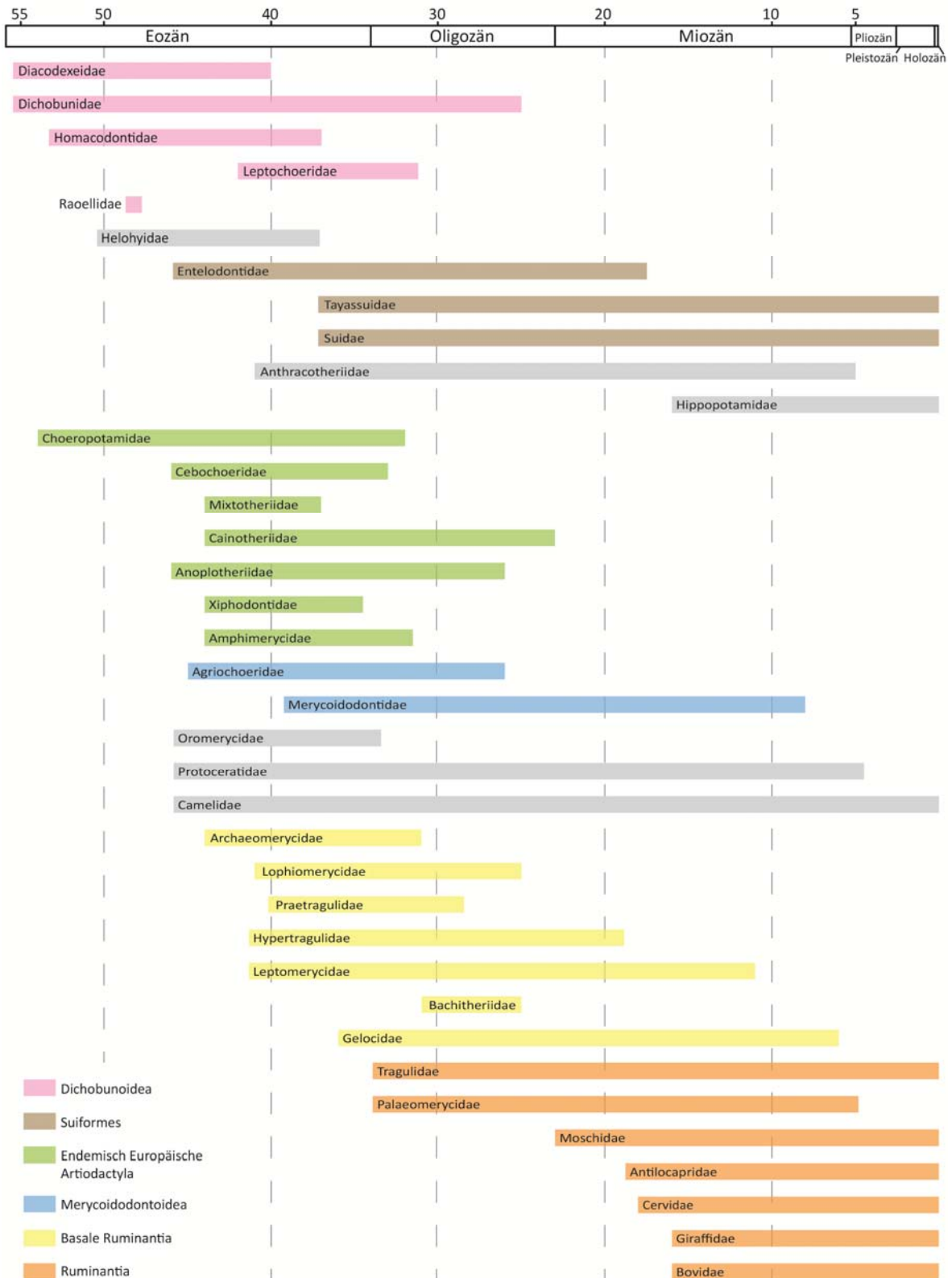


Abb. 1: Stratigraphisches Vorkommen der Artiodactyla auf Familien-Niveau. Der Fossilbericht beginnt im Frühen Eozän mit den Dichobunoidea, deren ältester Vertreter *Diacodexis* ist. Von einigen rezent vertretenen Gruppen sind basale Vertreter bereits im Eozän vorhanden. Die Einteilung in höhere Ordnungen folgt Prothero und Foss (2007). Zeitliche Angaben nach Janis et al. (1998b) und Prothero und Foss (2007).

Kaufunktion früher Artiodactyla

Der Fossilbericht der Artiodactyla beginnt im frühesten Eozän (MP 7 in Europa, Wasatchian in Nordamerika) mit *Diacodexis*, dem bislang ältesten und primitivsten bekannten Paarhufer (Abb. 1). *Diacodexis* wird zu den Dichobunoidea gestellt, eine Gruppe, die etliche primitive Taxa aus dem frühen Eozän von Nordamerika, Europa und Asien hervorgebracht hat. Die verwandtschaftlichen Zusammenhänge sind unklar, wie auch der geographische Ursprung, und die Dichobunoidea müssen somit als paraphyletische Gruppe von Stammlinienvertretern betrachtet werden (Theodor et al. 2007). Im Laufe des Eozäns treten bereits zahlreiche Taxa auf, die zum Teil auch in einen phylogenetischen Kontext mit den rezent vertretenen Gruppen gebracht werden können. Spätestens ab dem Miozän sind Vertreter aller rezenten Gruppen im Fossilbericht vertreten (Abb. 1). Die zahlreichen, auf molekularen Daten basierenden, phylogenetischen Untersuchungen der Cetartiodactyla, in denen es meist darum geht die verwandtschaftliche Stellung der Cetacea zu bestimmen (z.B. Irwin und Arnason 1994, Montgelard et al. 1997, Gatesy et al. 1999, Matthee et al. 2001), zeigen deutlich, dass sich die Zusammenhänge zwischen den Gruppen innerhalb der Artiodactyla, im Gegensatz zu der traditionellen Klassifizierung und den bisherigen, auf morphologischen Daten beruhenden Phylogenien, stark unterscheiden (Marcot 2007). So sind in den letzten zwei Jahrzehnten zahlreiche phylogenetische Analysen durchgeführt worden, die entweder auf morphologischen Daten (z.B. Thewissen 1994, O'Leary und Geisler 1999, Geisler 2001, Geisler und Uhen 2003, Theodor und Foss 2005, Geisler et al. 2007), auf molekularen Daten (z.B. Irwin und Arnason 1994, Montgelard et al. 1997, Gatesy et al. 1999, Arnason et al. 2000, Matthee et al. 2001) oder auf kombinierten Datensätzen (z.B. Gatesy et al. 1996, Lockett und Hong 1998, O'Leary und Geisler 1999, Geisler und Uhen 2005, Spaulding et al. 2009) basieren, um die offenen Fragen zu beantworten. Marcot (2007) veröffentlichte eine auf molekular-

laren Daten basierende Supermatrix-Analyse der rezenten Artiodactyla, in der er die Datensätze zahlreicher Arbeiten aus den letzten zwanzig Jahren vereinte (z.B. Gatesy et al. 1999, Hassanin und Douzery 1999, Matthee und Robinson 1999, Gatesy und Arctander 2000, Matthee et al. 2001, Hassanin und Douzery 2003). Besonders die phylogenetischen Zusammenhänge der basalen Taxa, insbesondere der basalen selenodonten Taxa, sind nach Geisler et al. (2007) problematisch. Während die rezenten selenodonten Taxa, Tylopoda und Ruminantia, in rein morphologischen Analysen bisher als Schwestergruppen auftraten (Selenodontia), hat die Hinzunahme molekularer Daten die Interpretation erschwert. Die Tylopoda wurden als paraphyletische Gruppe erkannt, da die Protoceratidae zu den basalen Ruminantia gestellt wurden. Außerdem wurden die Oromerycidae, die bislang als Schwestergruppe der Camelidae betrachtet wurden (Janis et al. 1998a), ebenfalls paraphyletisch (*Eotylopus* ist demnach nah verwandt mit den Camelidae, *Protylopus* dagegen nah verwandt mit den Ruminantia). Geisler et al. (2007) postulieren, dass die Paraphylie der weithin anerkannten Taxa durch den Mangel an verfügbaren bzw. genutzten morphologischen Daten verursacht wird. Es muss zukünftig weiter daran gearbeitet werden, die Kodierung der bisher verwendeten Merkmale zu vervollständigen, sowie neue Merkmale einfließen zu lassen.

Aufgrund der Untersuchung vieler basaler, eozäner Taxa in dieser Studie, war eine Phylogenie, die auch fossile Arten einbezieht, als Grundlage wichtig. Geisler et al. (2007) präsentieren eine Phylogenie, die auf einem kombinierten Datensatz von 217 morphologischen und 37.868 molekularen Merkmalen basiert, die größtenteils aus bestehenden Datensätzen übernommen wurden. Auch die stratigraphischen Daten der fossilen Taxa von Geisler und Uhen (2005) wurden in diese Analyse einbezogen. Zusätzlich wurden sechs neue morphologische Merkmale aufgestellt.

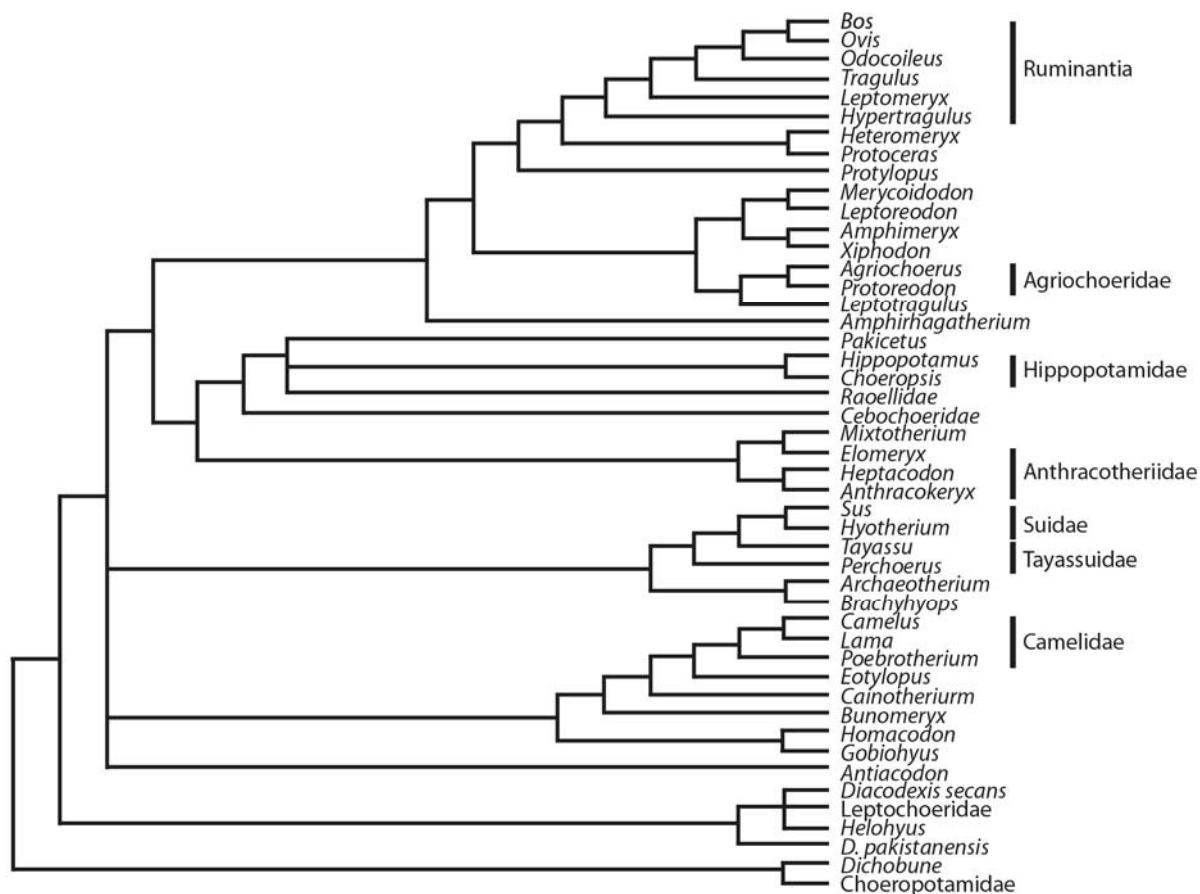


Abb. 2: Phylogenie der Artiodactyla, verändert nach Geisler et al. (2007). Dargestellt werden hier nur die Artiodactyla ohne die Außengruppen und Cetacea bis auf *Pakicetus*.

Es wurden insgesamt 86 Taxa kodiert, 59 davon Cetartiodactyla inklusive 13 fossiler und rezenter Vertreter der Cetacea. Das daraus entstandene Kladogramm wird in dieser Studie als Grundlage für die phylogenetische Stellung der betrachteten fossilen Taxa verwendet (Abb. 2).

3.1.1. Untersuchte Taxa

An dieser Stelle wird zunächst ein kurzer Überblick über die untersuchten Taxa und ihre phylogenetische Stellung innerhalb der Artiodactyla nach Geisler et al. (2007) gegeben. Es wurden einige basale Taxa betrachtet, um die ursprünglichen Anpassungen im Molarengebiss und deren evolutive Entwicklung im Laufe der Zeit zu verstehen. Ein Fokus

wurde auf Taxa gelegt, die eine teilweise bis vollständig selenodonte Molarenform aufweisen, um die funktionellen Veränderungen in der Funktion des ursprünglichen bunodonten Zahnes hin zur selenodonten Form und den entsprechenden Übergangsstadien zu erfassen. Die ausgewählten Taxa zeigen keine direkte Evolutionslinie auf. Dies ist innerhalb der basalen Artiodactyla schwierig, da die genauen phylogenetischen Zusammenhänge vieler Taxa nicht geklärt sind. Es wurde versucht mit den ausgewählten Taxa die Formenvielfalt der Zähne der frühen Paarhufer, die damit verbundene Kaufunktion und der – in einigen Linien erstaunlich ähnlich ablaufende – Übergang zu dem selenodonten Zahn, den auch viele rezente Paarhufer besitzen, aufzuzeigen. Es wurden dabei sieben verschiedene Zahntypen ausgewählt, die sich in ihrer Höckerkonfiguration und der Form der Höcker unterscheiden. Die untersuchten Gattungen werden im Folgenden kurz vorgestellt.

***Diacodexis* COPE, 1882**

In Nordamerika tritt *Diacodexis* (Abb. 3) häufig im Fossilbericht des frühen Eozäns auf. Das in dieser Arbeit untersuchte Material wurde in dem fossilreichen Bighorn Basin in Wyoming gesammelt, große Teile entstammen der Bown-Rose Collection aus dem National Museum of Natural History in Washington D.C. und dem Center for Functional Anatomy and Evolution der Johns Hopkins University in Baltimore.



Abb. 3: Obere (oben) und untere (unten) Zahnreihe von *Diacodexis* (P3-M3, AMNH 15671; p4-m3, CM 62046). Das Gebiss ist vollständig bunodont. Die oberen Molaren haben drei Haupthöcker und einen triangulären Umriss. Der Orientierungspfeil zeigt nach mesial (links) und bukkale (oben) (siehe auch Kapitel 5.6). Maßstab 2 mm. (SCAN, ABGUSS)

Diacodexis gehört in die Gruppe der Diacodexidae GAZIN, 1955, die neben den Dichobunidae TURNER, 1849, Homacodontidae MARSH, 1894, Leptochoeridae MARSH, 1894 und Raoellidae SAHNI ET AL., 1981 in der übergeordneten Gruppe der Dichobunoidea GILL, 1872 stehen. Diese umfasst die primitivsten Mitglieder der Artiodactyla und kann als paraphyletische Gruppe von Stammlinienvertretern betrachtet werden (Theodor et al. 2007). Es wird betont, dass die systematische Zusammenstellung dieser basalen Taxa nicht zwangsläufig phylogenetische Zusammenhänge reflektiert (Theodor et al. 2007). Unzweifelhaft stehen die Dichobunoidea jedoch stratigraphisch und evolutiv am Beginn der Erfolgsgeschichte der Paarhufer und sind daher von essenzieller Bedeutung für das Verständnis der Entwicklungsgeschichte dieser Gruppe. Deshalb und aufgrund der hohen Quantität des Materials nimmt *Diacodexis* eine zentrale Rolle mit Modellcharakter in dieser Arbeit ein. Mit dem Auftreten im frühen Eozän in Europa, Nordamerika und Asien (Abb. 11) stellt die Gattung den ältesten bekannten Vertreter der Artiodactyla im Fossilbericht dar (Gazin 1955, Krishtalka und Stucky 1985, Estravis und Russell 1989, Kondrashov et al. 2004). Die Typusart ist *D. secans* COPE, 1882 aus dem Wind River Basin, Wyoming, USA. Der früheste Fund, *D. antunesi* ESTRAVIS & RUSSELL, 1989, stammt aus dem MP 7 (Schmidt-Kittler 1987) von Silveirinha, Portugal. In Nordamerika treten die ersten Funde in Schichten des basalen Wasatchiums (NALMA, Woodburne 1988) auf und sind damit geringfügig jünger. Aufgrund des nahezu gleichzeitigen Auftretens von *Diacodexis* in Europa, Nordamerika und Asien gibt es wenig Hinweise auf die geographische Herkunft des ersten Paarhufers. Auch der phylogenetische Zusammenhang zu anderen Gruppen ist weitgehend ungeklärt. Aufgrund von dentalen und teilweise auch postcranialen Ähnlichkeiten wird jedoch die Abstammung von paleozänen Ungulaten aus der Gruppe

der Condylarthra vermutet (Rose 1996). Theodor et al. (2007) merkt an, dass es sich bei *Diacodexis* unter Umständen um ein paraphyletisches Taxon handelt, welches dringender Überarbeitung bedarf, da der Name weitreichend für die frühesten bekannten Funde von Paarhufern verwendet wurde. *Diacodexis* war etwa hasengroß und zeigt im Skelett bereits einige Paarhufer-typische Anpassungen, wie einen Astragalus mit proximaler und distaler Gelenkrolle, der die eindeutige Zuordnung zu den Artiodactyla ermöglicht. Die Diacodexidae kommen bis zum Auftreten der Dichobunidae an der Basis des mittleren Eozäns vor, auf welches eine rasche Radiation dieser Gruppe folgte (Theodor et al. 2007). Die Molaren von *Diacodexis* stellen in dieser Studie die basale Form innerhalb der Paarhuferevolution dar, die dem tribosphenischen Grundmuster nahe kommt.

***Dichobune* CUVIER, 1822**

Das in dieser Arbeit untersuchte Material der Gattung *Dichobune* stammt aus der paläontologischen Sammlung des Naturhistorischen Museums in Basel. Die Stücke stammen aus eozänen Ablagerungen bei Egerkingen in der Schweiz. Auch bei *Dichobune* handelt es sich um ein innerhalb der Artiodactyla sehr basal stehendes Taxon (Abb. 2). *Dichobune* wird von Theodor et al. (2007) zu den Dichobunidae gestellt, die ebenso wie die Diacodexidae innerhalb der Dichobunoidea stehen. Die Dichobunidae umfassen eine Reihe von Unterfamilien, die im europäischen und im asiatischen Raum vorkommen, wobei gerade bei den asiatischen Formen von Theodor et al. (2007) darauf hingewiesen wird, dass sich die systematische Einordnung aufgrund von sehr limitiertem, fast ausschließlich dentalem Material, zum Teil schwierig gestaltet. Das hier untersuchte Taxon *Dichobune cf. robertiana* (Abb. 4) gehört der Untergruppe („Familie“) der Dichobuninae TURNER, 1849 an, die weitestgehend auf Europa beschränkt ist.

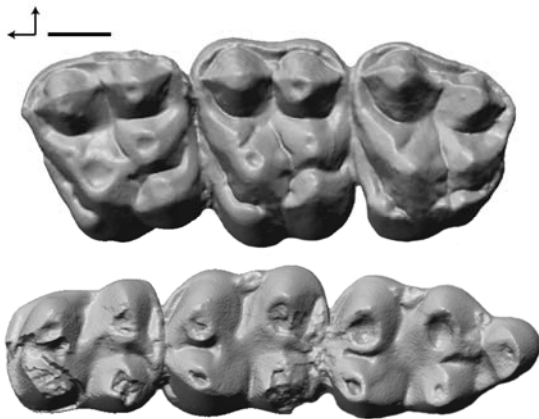


Abb. 4: Obere (oben) und untere (unten) Molarenreihe von *Dichobune cf. robertiana* (M1-3, NBM Eh480; m1-3, NMB Eg511). Die Molaren sind bunodont und an M1 und M2 ist ein deutlicher Hypocon ausgebildet. Maßstab 2 mm. (SCAN, ABGUSS)

Lediglich zwei Funde aus China werden unter Umständen *Dichobune* zugeordnet (Theodor et al. 2007). Der Ursprung der Dichobuninae in bunodonten Linien von *Diacodexis* oder ähnlichen Formen wird von Theodor et al. (2007) als Möglichkeit erachtet.

Die Gattung *Dichobune* umfasst insgesamt fünf Arten. Neben der Typusart *D. leporina* CUVIER, 1822 sind das *D. robertiana* Gerval, 1848-1852, *D. fraasi* SCHLOSSER, 1902, *D. sigei* SUDRE, 1978 und *D. jehenni* BRUNET & SUDRE, 1980. Die Ausbildung eines Hypocons ist variabel innerhalb der Dichobuninae und reicht von einem nicht vorhandenen Hypocon über einen kleinen Höcker bis hin zu einem vollständig als Haupthöcker ausgebildeten Hypocon (Theodor et al. 2007). *Dichobune* hat an M1 und M2 einen kräftig entwickelten, aus dem Postprotocingulum entstandenen Hypocon, und unterscheidet sich so von den basalen Molaren von *Diacodexis*.

***Helohyus* Marsh, 1872a**

Helohyus steht innerhalb der Helohyidae, die ebenso wie die Diacodexidae eine relativ basale Position innerhalb der Artiodactyla einnehmen (Abb. 2). Das untersuchte Material wurde in der paläontologischen Sammlung des American Museum of Natural History in New York abgeformt und anhand der später erstellten Abgüsse untersucht. Es wurde in der Bridger Formation in Wyoming gesammelt.



Abb. 5: Obere (oben) und untere (unten) Bezahnung von *Helohyus plicodon* (P4-M3 und m1-2, AMNH 12147). Die Molaren sind bunodont und an M1 und M2 ist ein Hypocon ausgebildet. Eine vollständige untere Molarenreihe mit m3 stand nicht zur Verfügung. Maßstab 2 mm. (SCAN, ABGUSS)

Foss (2007) beschreibt die Helohyidae als kleine, aber wichtige Gruppe, da hier die frühesten Entwicklungen in Gestalt, Habitat und möglicherweise Verhalten auftreten, die auf eine omnivore Ernährung hinweisen.

Diese Entwicklung hat später bei den Suina konvergent stattgefunden. Die Gruppe umfasst hauptsächlich nordamerikanische Taxa und ein südamerikanisches Taxon. Die zunächst kleinen Formen nahmen rasch an Größe zu und brachten mit dem etwa Schwarzbär-großen *Achaenodon* auch bereits im Eozän die ersten großen Paarhufer hervor (Foss 2007). Die Zugehörigkeit der beiden asiatischen Taxa *Gobiohyus* und *Pakkokuhyus* ist umstritten. Während Coombs und Coombs (1977a) beide Taxa den Helohyidae zuordnen und die ganze Gruppe als Schwestergruppe der Anthracotheriidae ansehen, lehnt Stucky (1998) diesen Zusammenhang ab. Die genaueren phylogenetischen Zusammenhänge der Gruppe bleiben somit ungeklärt. In dieser Studie wurde die Typusart *H. plicodon* untersucht (Abb. 5). Neben dieser enthält die Gattung die Arten *H. lentus* MARSH, 1871 und *H. milleri* SINCLAIR, 1914. *Helohyus* hat an M1 und M2 einen Hypocon, der etwas weniger kräftig ausgebildet ist, als bei *Dichobune*.

***Gobiohyus* MATTEW & GRANGER, 1925**

Gobiohyus wurde von Matthew und Granger (1925) beschrieben und den Helohyidae MARSH, 1877 zugeordnet. Es wurden dabei die drei Spezies *G. orientalis*, *G. pressidens* und

G. robustus aufgestellt. Coombs und Coombs (1977a) untersuchten zusätzliches Material von *G. orientalis* und bestätigten die Stellung dieses Taxons innerhalb der Helohyidae. Des Weiteren knüpften sie anhand verschiedener dentaler Merkmale einen engen phylogenetischen Zusammenhang zwischen den Helohyidae und den Anthracotheriidae und stellten beide Gruppen als Schwestergruppen gemeinsam in die Anthracotherioidea (Gill 1872). Diese Zugehörigkeit wird von Stucky (1998) aufgrund der Tatsache, dass es sich bei den gemeinsamen Merkmalen der beiden Gruppen ausschließlich um abgeleitete Merkmale handelt, abgelehnt. Auch die Zugehörigkeit von *Gobiohyus* zu den Helohyidae wird von Stucky (1998) angezweifelt. In der Phylogenie von Geisler et al. (2007) steht *Gobiohyus* basal in dem Stamm der zu den Camelidae führt (Abb. 2). Letztendlich ist die exakte phylogenetische Stellung von *Gobiohyus* ungeklärt. Das Typmaterial von *Gobiohyus* wurde in der Inneren Mongolei (Autonomes Gebiet der Volksrepublik China) in der Irdin Manha Formation geborgen. Weiteres Material wurde zu einem späteren Zeitpunkt in der Ulan Shireh Formation, ebenfalls in der Inneren Mongolei, gefunden. Beide Formationen sind stratigraphisch in das Späte Eozän einzuordnen (Abb. 11). Das für diese Studie untersuchte Material gehört der Typusart *G. orientalis* an (Abb. 6).

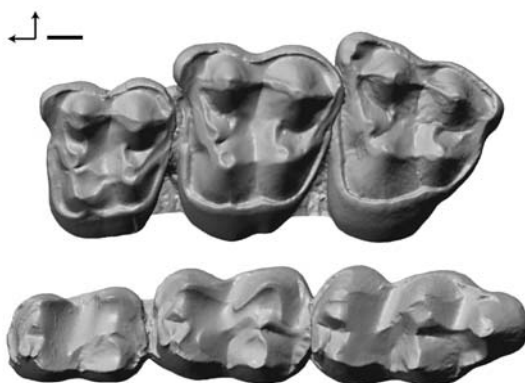


Abb. 6: Obere (oben) und untere (unten) Molarenreihe von *Gobiohyus orientalis* (M1-3, AMNH 26279; m1-3, AMNH 26283, gespiegelt). Das Gebiss ist bunodont, die oberen Molaren sind fünfhöckerig. Maßstab 2 mm. (SCAN, ABGUSS)

Es wurde in der Ulan Shireh Formation gesammelt und liegt in der paläontologischen Sammlung des American Museum of Natural History in New York. *Gobiohyus* hat einen distolingualen Höcker, bei dem es sich sich jedoch um den nach lingual verschobenen und etwas vergrößerten Metaconulus handelt. Der Ursprung des Höckers unterscheidet sich damit von dem bei *Dichobune* und *Helohyus*.

***Elomeryx* MARSH, 1894a**

Die Anthracotheriidae LEIDY, 1869 treten im Fossilbericht erstmals mit der Gattung *Siamotherium* SUTEETHORN ET AL., 1988 im späten Eozän in Thailand auf. Die Gruppe überlebte bis in das späte Pliozän und war global verbreitet, mit Ausnahme von Südamerika, Australien und der Antarktis. Mit 37 beschriebenen Gattungen waren die Anthracotheriidae unter den basalen Paarhufern recht divers (Lihoreau und Ducrocq 2007). Einige Jahrzehnte zuvor waren etliche weitere Taxa eingeschlossen, die jedoch zwischenzeitlich revidiert und mit anderen bestehenden Taxa synonymisiert wurden. Weitere, vor allem eurasische Taxa, bedürfen einer detaillierten Untersuchung und phylogenetischen Analyse im Kontext der gesamten Anthracotheriidae (Lihoreau und Ducrocq 2007). Phylogenetisch wurden die stets als „suiform“ bezeichneten Anthracotheriidae lange mit den Suina in Verbindung gebracht, doch neuere Studien haben ergeben, dass ein verwandtschaftlicher Zusammenhang zu den Hippopotamidae besteht. Die Anthracotheriidae könnten demnach die Stammgruppe der Hippopotamidae sein (Boisserie 2005, Boisserie und Lihoreau 2006, Geisler et al. 2007). Der Ursprung der Anthracotheriidae wird von den meisten Autoren in Asien gesehen (z.B. Beard 1998, Kron und Manning 1998), einige sehen speziell die asiatischen Helohyidae, insbesondere *Gobiohyus*, als direkte Vorfahren an (Coombs und Coombs 1977b, Ducrocq et al. 1997). Die Zugehörigkeit von *Gobiohyus* zu den Helohyidae wird

jedoch von Stucky (1998) angezweifelt. Somit bleiben die phylogenetischen Zusammenhänge ungeklärt. Zumindest in der dentalen Morphologie gibt es dennoch einige Gemeinsamkeiten zwischen *Gobiohyus* und den Anthracotheriidae. Innerhalb der Anthracotheriidae gibt es die drei Unterfamilien Anthracotheriinae LEIDY, 1869, Microbunodontinae LIHOREAU & DUCROCQ, 2007 und Bothriodontinae SCOTT, 1940, die aufgrund von dentalen Merkmalen unterschieden werden. Die untersuchte Gattung *Elomeryx* (Abb. 7) gehört zu den Bothriodontinae und beinhaltet neben der Typspezies *E. crispus* GERVAIS, 1849 drei weitere Spezies: *E. armatus* MARSH, 1894a, *E. cluai* DEPÉRET 1906, und *E. borbonicus* GEAIS 1934. Das untersuchte Material stammt aus der paläontologischen Sammlung des Naturhistorischen Museums in Basel. Es wurde in oberoligozänen Schichten in Frankreich (St. André, Bouches-du-Rhône) gesammelt. *E. armatus* ist die einzige in Nordamerika auftretende Art, die dort vom späten Eozän bis zum frühen Ober-Oligozän vorkommt (Abb. 11, Mittleres Chadronian bis spätes Frühes Arikareean, NALMA, Woodburne (1988)). Bei den drei übrigen handelt es sich um europäische Arten, die dort frühestens im späten Eozän (*E. crispus*) auftreten und im frühen Miozän wieder verschwinden (*E. borbonicus*). Nach Ducrocq und Lihoreau (2006) gibt es auch starke Hinweise auf ein Vorkommen von *Elomeryx* in Asien.

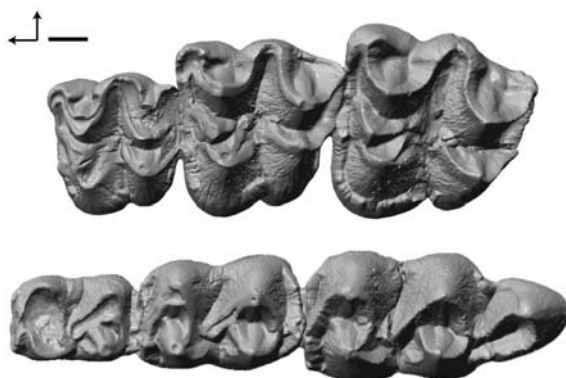


Abb. 7: Obere (oben) und untere (unten) Molarenreihe von *Elomeryx borbonicus* (M1-3 und m1-3, Mar 620). Die Molaren sind bunosenodont und die oberen Molaren sind fünfhöckerig. Maßstab 5 mm. (SCAN, AB-GUSS)

Lihoreau und Ducrocq (2007) erstellten eine phylogenetische Analyse der Anthracotheriidae. *Elomeryx* ist dort paraphyletisch und wird von den Autoren als mögliche Stammgruppe unterschiedlicher Anthracotherien-Linien auf verschiedenen Kontinenten betrachtet. Die Molaren von *Elomeryx* ähneln in ihrer Höckerkonfiguration den Molaren von *Gobiohyus*. Auch hier bildet der nach lingual verschobene und etwas vergrößerte Metaconulus den distolingualen Höcker. Die bukkalen Höcker sind jedoch selenodont ausgebildet und auch die lingualen Höcker sind weniger bunodont als die von *Gobiohyus*.

***Caenomeryx* HÜRZELER, 1936**

Die Cainotheriidae CAMP & VAN DER HOOF, 1940 sind eine europäische endemische Gruppe und treten im Fossilbericht mit der basalsten Gattung *Robiacina* SUDRE, 1969 erstmals im Mittleren Eozän (Bartonium, MP 16 (Schmidt-Kittler 1987)) auf. *Caenomeryx* steht gemeinsam mit *Cainotherium* BRAVARD, 1828 und *Plesiomeryx* GERVAIS, 1873 in der Gruppe der Cainotheriinae. Die Gruppe zeichnet sich durch eine spezielle Ausbildung der Molaren aus, die von keinem außerhalb stehenden Taxon bekannt ist. Die Molaren sind im Wesentlichen durch zwei Merkmale charakterisiert, die sie von allen anderen Artiodactyla unterscheiden: Die Position des Protocons und die Ausbildung des Paraconulus. Bei den Oxacroninae, der basalen Gruppe innerhalb der Cainotheriidae, nimmt der Protocon eine subzentrale Position ein. Bei den Cainotheriinae wird der Protocon sukzessive nach distal verschoben und steht schließlich in einer Reihe mit den distalen Höckern Metacon und Metaconulus. Er nimmt so die ansonsten übliche, distale Position des Hypocons, bzw. Metaconulus, ein. Dieser Zustand ist auch bei *Caenomeryx* zu beobachten (Abb. 8).



Abb. 8: Obere (oben) und untere (unten) Molarenreihe von *Caenomeryx filholi* (P2-M3 und p2-m3, BSP 1952II1138). Das Gebiss ist vollständig selenodont und die oberen Molaren sind subquadratisch im Umriss mit einem nach distal gerückten Protocon. Maßstab 2 mm. (SCAN, ABGUSS)

Der Paraconulus nimmt im Laufe der Evolution der Cainotheriidae an Größe zu und bildet bei den Cainotheriinae schließlich einen kräftigen mesiolingualen Höcker, der die bei den übrigen Artiodactyla übliche Position des Protocons einnimmt. Somit sind die Höcker der oberen Molaren in ihrer Anordnung spiegelverkehrt zu den Molaren von *Elo-meryx* und außerdem vollständig selenodont. Für diese Arbeit stand sehr reichhaltiges Material der Art *Caenomeryx filholi* aus der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie zur Verfügung, welches entliehen und daher anhand von Originalen bearbeitet werden konnte. Es stammt aus Spaltenfüllungen aus Gaimersheim bei Ingolstadt und ist stratigraphisch in das obere Oligozän einzuordnen.

***Agriochoerus* LEIDY, 1850**

Die sehr diverse Gruppe der Oreodontoidea ist unterteilt in die frühen und eher basalen Agriochoeridae LEIDY, 1869 und die höher abgeleiteten Merycoidodontidae THORPE, 1923 (Ludtke 2007). Der Fossilbericht beginnt mit den Agriochoeridae, die vom frühen mittleren Eozän bis in das späte Oligozän vorkamen (Abb. 11, spätes Bridgerian/frühes Uintan bis spätes, frühes Arikareean (NALMA, Woodburne 1988). Die Merycoidodontidae traten erstmals im späten Eozän auf und überlebten bis zum späten Miozän (spätes Duchesnan bis frühes Hemphillian, (NALMA). Die phylogenetische Stellung der Oreodontoidea innerhalb der Artiodactyla ist bislang nicht endgültig geklärt. Im Laufe der

Wissenschaftsgeschichte wurden die Oreodontoidea bereits allen rezent vertretenen großen Gruppen der Artiodactyla zugeordnet. Ludtke (2007) stellt die Forschungsgeschichte übersichtlich dar: Leidy (1869) stellte sie aufgrund der Ausbildung des Gebisses zu den Ruminantia, die Form des Astragalus erbrachte ihnen die Zuordnung zu den Suiformes (Simpson 1945, McKenna und Bell 1997), und wiederum andere betrachteten sie als basale Mitglieder oder nahe Verwandte der Tylopoda (Scott 1940, Romer 1966, Carroll 1988, Janis et al. 1998a). Auch in aktuelleren phylogenetischen Analysen herrscht noch Uneinigkeit über die Position der Oreodontoidea. Von einigen Autoren werden sie als basale Mitglieder zu den Tylopoda gestellt (z.B. Gentry und Hooker 1988, Norris 1999), andere sehen in ihnen die Schwestergruppe der Neoselenodontia WEBB & TAYLOR, 1980 (Ruminantia und Tylopoda) (z.B. Geisler 2001, Thewissen et al. 2001, Geisler und Uhen 2003, 2005). Nach Geisler et al. (2007) sind die Oreodontoidea Mitglieder des sehr basalen Zweiges der Klade, die die Ruminantia enthält (Abb. 2). Die Agriochoeridae umfassen insgesamt acht Gattungen, wobei neben *Agriochoerus* innerhalb der Agriochoerinae GILL, 1872 eine unbenannte Gattung steht (unnamed genus E) und neben *Protoreodon* SCOTT & OSBORN, 1887 innerhalb der Protoreodontinae SCOTT, 1890 fünf unbenannte Gattungen stehen (unnamed genera A-D, F, Lander 1998). Insgesamt lassen sich alle Gattungen der Agriochoeridae durch einige primitive Merkmale im Gebiss, im Schädel und im Postcranium von den Merycoidodontidae abgrenzen. Ein besonderes Merkmal von *Agriochoerus* (Abb. 9) waren die zu Krallen umgestalteten Hufe, aufgrund derer dem Tier eine scansoriale Lebensweise zugesprochen wird (Matthew 1911, Scott 1940, Coombs 1983, Lander 1998). Lander (1998) beschreibt *Agriochoerus* als „browser“ (Ernährung von Blättern, Rinde etc.) und mutmaßlichen Galeriewaldbewohner.



Abb. 9: Obere (oben) und untere (unten) Zahnreihe von *Agriochoerus* (USNM 215024, P2-M3 und p2-m3). Die Molaren sind bunoselenodont und die P4/p4 molarisiert. Maßstab 1 cm. (SCAN, ABGUSS)

Agriochoerus zeigt vierhöckerige obere Molaren und selenodonte bukkale Höcker. Durch die bunoselenodonten lingualen Höcker unterscheidet *Agriochoerus* sich von den vierhöckerigen, vollständig selenodonten Zähnen, die bei vielen fossilen und rezenten Vertretern der Ruminantia und der Tylopoda auftreten. Das untersuchte Material stammt aus dem obersten Eozän (Chadronian) von Wyoming (White River Formation) und dem untersten Oligozän (Orellan) von South Dakota (Brule Formation). In den paläontologischen Sammlungen des National Museum of Natural History in Washington D.C. und des American Museum of Natural History in New York wurden die Originale abgeformt.

***Poebrotherium* LEIDY, 1847**

Die Gattung *Poebrotherium* umfasst drei Spezies. Neben der Typusart *P. wilsoni* LEIDY, 1847 sind dies *P. eximium* HAY, 1902 und *P. chadronense* PROTHERO, 1996. *Poebrotherium* nimmt eine basale Stellung innerhalb der Camelidae ein (Abb. 2). Die Gattung ist keiner speziellen Untergruppe zugeordnet, sondern wird unter dem Überbegriff „Primitive Cameliden“ gemeinsam mit *Poebrodon*, *Paratylopus* und *Paralabis* geführt (Honey et al. 1998). Der Fossilbericht reicht vom späten Eozän bis ins mittlere Oligozän (Abb. 11, Spätes Chadronian bis Frühes Arikareean, NALMA). Damit ist *Poebrotherium* Teil der ersten

von insgesamt vier Radiationen der Camelidae und wird von Honey et al. (1998) als archaischer Vertreter der Gruppe bezeichnet. Das in dieser Arbeit untersuchte Material wurde in den Sammlungen des National Museum of Natural History in Washington D.C. und des American Museum of Natural History in New York abgeformt. Es entstammt unteroligozänen Schichten (Orellan, Brule Formation) aus Wyoming. *Poebrotherium* weist keine besonderen abgeleiteten Merkmale auf und wird als kleiner, weniger hypsodont und primitiver als alle anderen Taxa, außer *Poebrodon*, beschrieben (Honey et al. 1998). *Poebrotherium* hat vollständig selenodonte Molaren und wurde beispielhaft als Taxon ausgewählt, das einen Zahntyp repräsentiert, der sich bei vielen fossilen und rezenten Artiodactyla entwickelt hat.

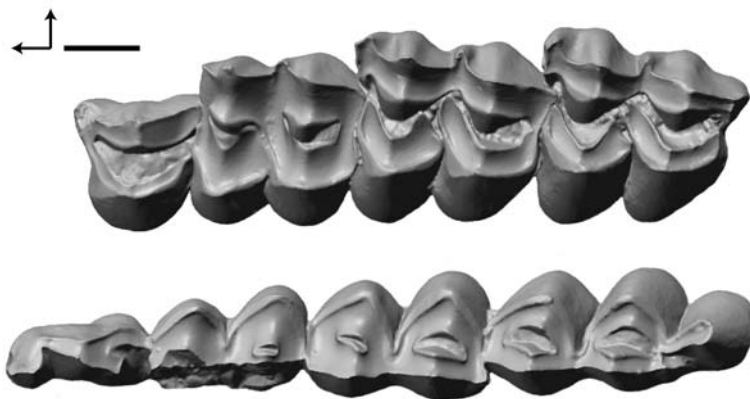


Abb. 10: Obere (oben) und untere (unten) Zahnreihe von *Poebrotherium* (P4-M3 und p4-m3, AMNH 63821). Die Molaren sind vollständig selenodont und weisen vier Höcker auf. Maßstab 5 mm. (SCAN, ABGUSS)

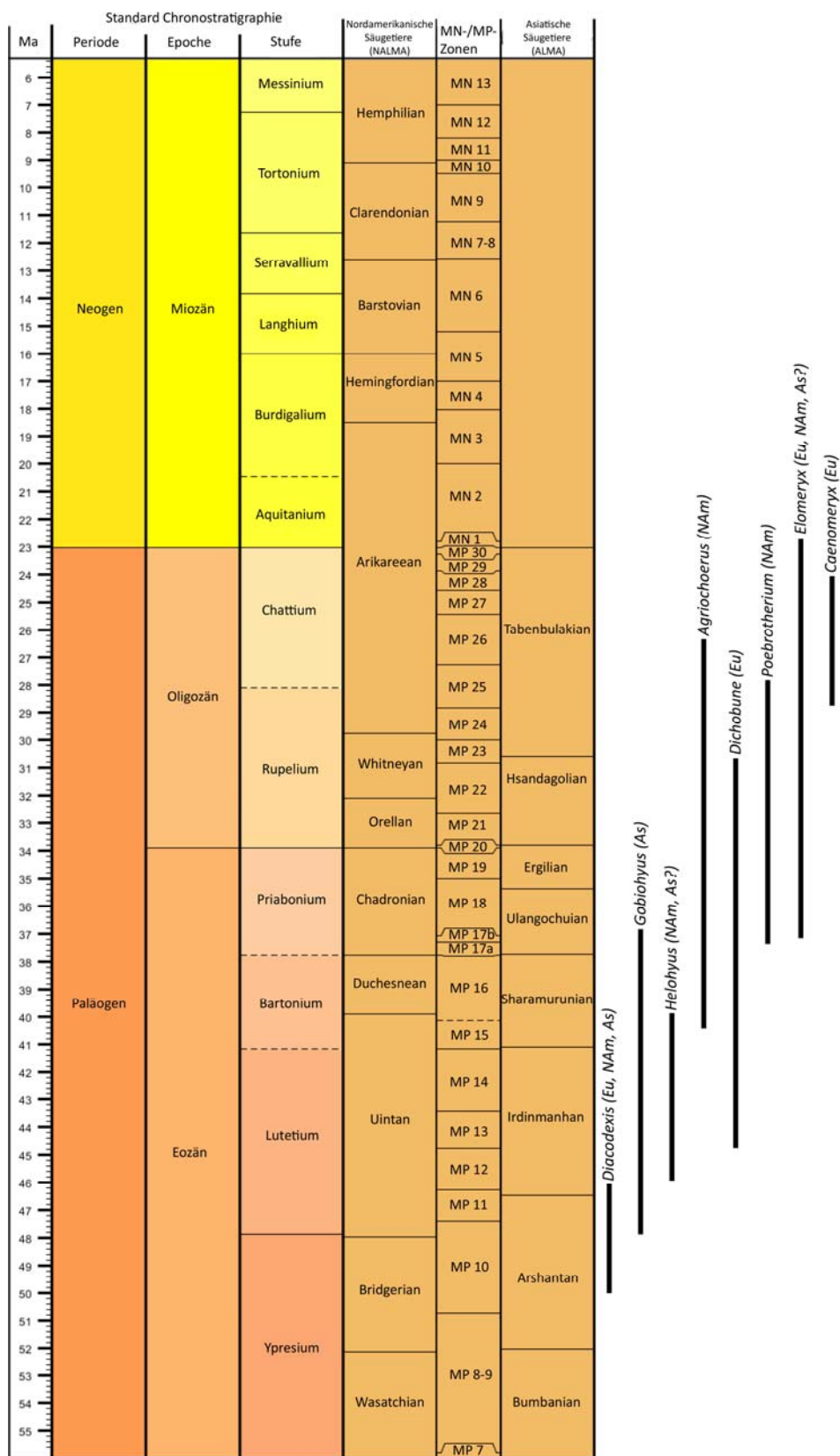


Abb. 11: Stratigraphisches Auftreten der untersuchten Taxa (Tabelle erstellt mit Timescale Creator 6.4, zeitliche Angaben aus Prothero und Foss (2007) und Janis et al. (1998b)).

3.2. Zahnform- und -funktion der Mammalia und speziell der Artiodactyla

Das differenzierte Gebiss der Mammalia und die Mastikation spielen eine wesentliche Rolle im gesamten Nahrungszerkleinerungs- und -verarbeitungsprozess und stellen eine herausragende Innovation in der Evolution der Säugetiere dar. Zähne, die zuvor meist nur dem Einfangen und Festhalten oder höchstens dem Zerschneiden von Beute dienten, wurden zu wichtigen Werkzeugen bei der Zerkleinerung von Nahrung (Koenigswald et al. 2012). Sie weisen, ihrer wichtigen Rolle und der verschiedenen Nahrungspräferenzen entsprechend, eine Vielfalt an unterschiedlich geformten Oberflächen auf, die als Anpassungsstrukturen betrachtet werden können (Maier 1980) (Abb. 12).

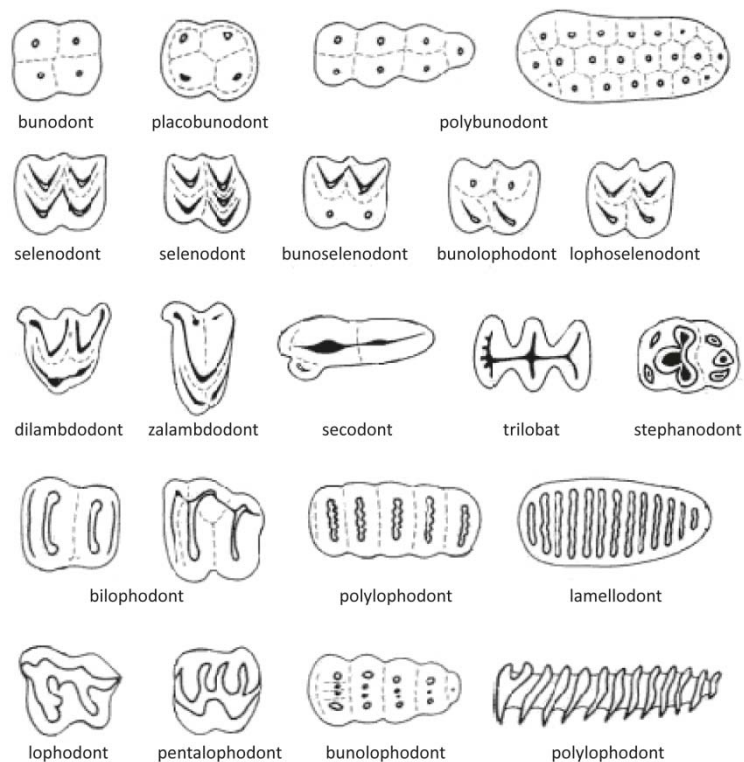


Abb. 12: Unterschiedliche Molarenmuster der Mammalia. Innerhalb der Artiodactyla treten bunodonte, selenodonte und bunoselenodonte, in seltenen Fällen auch bilophodonte (*Listriodon*) und polybunodonte (*Phacochoerus*) Molaren auf. Nach Thenius (1989).

Bei den meisten Säugetieren ist eine transversale Komponente in der Kaubewegung enthalten, die der orthalen Bewegung beim reinen Scheren und Schneiden gegenübersteht (Mills 1966, Butler 1972). Diese transversale Komponente ist unterschiedlich stark ausgeprägt; während sie bei carnivoren und insektivoren Taxa eher gering ist, zeigen viele herbivore Taxa (z.B. Ungulaten) eine intensiv ausgeprägte Transversalbewegung (Butler 1972).

Butler (1972) unterscheidet in der Evolution der Säugetiere drei Grade des okklusalen Kontakts. Dies ist erstens der scherende (*shearing*) Grad, der in der späten Trias auftritt und im Jura durch Veränderungen von Scherwinkeln und die Orientierung von Scherebenen modifiziert wird. Hier findet hauptsächlich eine vertikale Bewegung des Unterkiefers statt, die eine rein scherende Funktion der Molaren mit sich bringt. Mit der Evolution des tribosphenischen Molars im mittleren Jura (*Juramaia* LUO ET AL., 2011) bzw. in der Frühen Kreide (*Tribactonodon* SIGOGNEAU-RUSSEL et al., 2001) entsteht als nächstes der quetschende (*crushing*) Grad, der durch das gegenseitige Ineinandergreifen vom Protocon in das Talonid, und in der späteren Kreide auch vom Hypocon in das Trigonid, charakterisiert ist. Dabei wird die in den Becken eingeschlossene Nahrung zerquetscht. Insektivore und carnivore Säugetiere sowie einige Beuteltiere haben diesen Grad, bzw. diese Molarenform bis heute beibehalten. Crompton und Hiiemae (1970) beschreiben diesen Grad ausführlich mit der Analyse der Okklusion bei *Didelphis* LINNAEUS, 1758. Primaten, Nagetiere, Ungulaten und einige herbivore Beuteltiere jedoch erreichten im Paläogen, vermutlich unabhängig voneinander, den mahlenden (*grinding*) Grad (Butler 1972). Es wird nun eine nahezu horizontale Bewegung ausgeführt, wodurch sich die Kontaktfläche zwischen den antagonistischen Molaren vergrößert; zusätzliche Attritionsfacetten bilden sich. Außerdem ist zu beobachten, dass die auf den zusätzlichen

Facetten entstehenden Striationen am Protocon und Hypoconid, sowie Hypocon und Protoconid, eine andere Orientierung aufweisen, als die Mehrzahl der Facetten auf der Okklusalfäche. Die zusätzlichen Facetten unterschiedlicher Orientierung zeigen, dass ein Richtungswechsel in der Bewegung des Unterkiefers stattfindet. Diese funktionellen Unterschiede gehen mit morphologischen Unterschieden der okklusalen Oberfläche der Zähne einher. Es ist generell zu beobachten, dass die Molaren in der Evolution der Säugetiere eine zunehmend komplexe Oberflächenmorphologie entwickelt haben (Janis 1979), die wiederum Einfluss auf die Okklusions- und Kaubewegung hatte.

Die Diversität der Artiodactyla spiegelt sich auch in ihrem Gebiss wieder, welches innerhalb der Gruppe zahlreiche Ausprägungen zeigt. Als ältestes bekanntes Fossil steht *Diacodexis* an der Basis der bekannten Evolution der Paarhufer. Hier ist ein relativ basales tribosphenisches Gebiss mit vollständiger Zahnformel und brachydonten, bunodonten Molaren und triangulären oberen Molaren ausgebildet. Einige basale Taxa der Artiodactyla zeigen ähnliche Gebisse. Doch auch bereits in der frühen Evolution der Gruppe, im Laufe des Eozäns, kommt es zu einer Veränderung der Höckerform. Es entstehen unabhängig voneinander in verschiedenen Linien, zunächst vor allem bukkal, doch bald auch lingual, crescentiforme Höcker. Die Zahnformel reicht vom vollständigen eutherischen Gebiss (3.1.3.4/3.1.4.3) bis zu deutlich reduzierten Gebissen (z.B. *Myotragus balearicus*, 0.0.2.3/1.0.1-2.3) (Thenius 1989). Die basalen Taxa weisen in der Regel die vollständige eutherische Zahnformel auf. Es sind der omnivoren bis herbivoren Nahrung entsprechend vor allem im Molarengebiss verschiedene Zahnformen ausgebildet, die entsprechende funktionelle Unterschiede in Okklusion und Kaubewegung mit sich bringen. Während sehr basale Taxa, sowie rezent die Suidae, bunodonte Molaren aufweisen, sind auch bunosenodonten, bunolophodonten, lophodonten, lophosenodonten und rein

selenodonte Muster zu finden (Abb. 12) (Thenius 1989). Unter den rezenten Artiodactyla zeigt der Großteil der Taxa (Tylopoda, Ruminantia) selenodonte Molaren. Die Abgrenzung zu den lophodonten Molaren, die zum Beispiel bei Perissodactyla vorkommen, ist dabei in der ursprünglichen Erklärung der Begriffe nicht eindeutig (Osborn 1907). Romer (1970) führt als wesentlichen Unterschied zwischen beiden an, dass die selenodonten Zähne individuelle crescentiform abgeflachte Höcker haben, während es bei den lophodonten durch Verschmelzungen von Höckern zur Bildung von Lophen kommt. Fortelius (1985) stellt einen weiteren Unterschied heraus: Während lophodonte Zähne longitudinale und transversal verlaufende Grate aufweisen, sind es bei selenodonten Zähnen lediglich longitudinal verlaufende Grate. Er führt zudem an, dass selenodonte Zähne möglicherweise ausschließlich innerhalb der Artiodactyla vorkommen. Allerdings gibt es auch Fälle von Selenodontie innerhalb der Marsupiala (*Phascolarctos cinereus*) und den Rodentia (*Selenomys mimicus*). Zusätzlich zur Selenodontie ist häufig auch Hypsodontie bei den Artiodactyla entwickelt. Beides ist als Anpassung an die herbivore und zum Teil stark abrasive Nahrung zu betrachten (Janis und Fortelius 1988). Die crescentiform ausgebildeten Höcker mit ihren langen, wechselseitig gebogenen Schmelzkanten dienen der optimalen Zerkleinerung von faseriger Nahrung, während die Hochkronigkeit der Abrasivität entgegenwirkt. Quarz kommt als externer Staub vor und hat einen großen Einfluss auf die Abnutzung der Zähne terrestrischer, sowie arborealer Säugetiere (Lucas 2004). Besonders für herbivore Tiere spielen die in Pflanzen enthaltenen abrasiven Partikel eine Rolle. Dies sind nach Lucas (2004) vor allem Opalphytolithe, aber auch Kalziumsalzkristalle (z.B. Kalziumkarbonat, Kalziumoxalat). Janis (1988) stellt fest, dass auf Pflanzen abgelagerter Staub und Sand möglicherweise einen größeren Einfluss

auf die Abnutzung der Zähne haben, als die in den Pflanzen selbst enthaltenen abrasiven Materialien.

3.3. Facetten

Facetten sind Abnutzungserscheinungen auf der Zahnoberfläche, die durch die Benutzung der Zähne entstehen. Sie zeigen große individuelle Variabilität und verändern sich durch die Benutzung der Zähne stetig im Verlauf des Lebens eines Individuums. Die exakte Okklusion antagonistischer Zähne wird durch diese anhaltende Nutzung und die dabei entstehende Usur erst ermöglicht, so dass das Facettenrelief der Zähne als voll entwickelte Funktionsstruktur des Zahnreliefs betrachtet werden kann (Maier 1980). Aufgrund dieser exakten Beziehung der oberen Zähne zu den unteren, können die Facetten Aufschluss über die Okklusion zwischen antagonistischen Zähnen und relative Bewegungen des Unterkiefers während des Kauvorgangs geben, so dass sie von großer Bedeutung für die Rekonstruktion der Kaubewegung an fossilen Taxa sind (Butler 1952a, 1973). Im Fossilbericht sind häufig keine vollständigen Schädel, sondern lediglich Zahnreihen, Fragmente von Zahnreihen oder gar Einzelzähne überliefert, so dass die Zähne die einzige Möglichkeit bieten einen Rückschluss auf die Funktion und die Bewegung während des Kauvorgangs zu ziehen. Auch wenn es sich bei Facetten nicht um primär angelegte Strukturen handelt, zeigte Butler (1952b), dass eine Homologisierung von Facetten innerhalb der Perissodactyla möglich ist. Mills (1955, 1966) konnte zeigen, dass ebenso eine Homologisierung der Facetten bei Primaten und Insektivoren möglich ist. Butler (1973) schlägt vor, den Begriff *wear facet* auf die Facetten zu beschränken, die durch den sehr nahen oder tatsächlichen Kontakt antagonistischer Zähne entstehen. Diese bilden sich demnach früh am Zahn, sobald

dieser in Benutzung ist, und nehmen mit zunehmender Abnutzung an Größe zu. Es handelt sich dabei um ebene Flächen, die Licht reflektieren und auf deren Oberfläche sich feine, parallele Striationen befinden, die die relative Bewegung des Zahns, der sie erzeugt hat, anzeigen. Außerdem existiert zu jeder Facette eines oberen Zahns eine entsprechende Facette auf dem antagonistischen unteren Zahn. Butler (1973) schlägt also vor, sich bei der Betrachtung von Facetten auf die auf dem Schmelz angelegten Attritionsfacetten zu beschränken. Maier (1980) im Gegensatz bezeichnet Facetten als transitorische Strukturen, da es durch Abrieb des Schmelzes mehr oder weniger schnell zur Exponierung von Dentin kommt. Da zumindest bis zu einem gewissen Grad der Abnutzung durch das freigelegte Dentin eine kaumechanische Effizienzsteigerung gegeben ist, geht Maier (1980) davon aus, dass der Entstehungsmodus weitgehend selektiv gesteuert ist. Auch gibt es Taxa mit schmelzlosen Zähnen unter den Säugetieren, die dennoch deutliche Usuren zeigen können (Kalthoff 2011). Demnach erscheint es sinnvoll die Gesamtheit der Abnutzung auf Schmelz und Dentin zu betrachten, und den Begriff der (Attritions-)Facette nicht auf die Schmelzfacette zu begrenzen.

Bei der Betrachtung der Facetten der Artiodactyla sind entsprechend der Formenvielfalt der Molaren große Unterschiede innerhalb der Gruppe festzustellen. Mit einer Veränderung der okklusalen Oberfläche, der Höckerform, -anzahl, und -anordnung und den damit verbundenen funktionellen Unterschieden, verändert sich selbstverständlich auch die Ausbildung der Facetten, ihre Form, Größe, Anzahl und Orientierung. So unterscheiden sich die Facetten von *Diacodexis*, mit seinen wenig abgeleiteten, bunodonten, triangulären oberen Molaren, deutlich von den basalen, jedoch vollständig selenodonten, quadrotuberculären oberen Molaren von *Poebrotherium*. Die Facetten *Poebrotheriums* wiederum unterscheiden sich deutlich von denen, die im hoch abgeleiteten

selenodonten Gebiss von *Bos* entstehen. Für alle untersuchten Taxa folgt im Ergebnisteil eine ausführliche Beschreibung der Facetten auf den Molaren.

3.3.1. Abrasion und Attrition

Generell ist zwischen zwei verschiedenen Formen der Abnutzung zu unterscheiden. Dies ist zum einen die Attrition, zum anderen die Abrasion. Attritionsfacetten werden von vielen Autoren als polierte, ebene Flächen auf der Schmelzoberfläche des Zahnes beschrieben, die durch den direkten Kontakt mit dem Antagonisten entstehen (Grippe et al. 2004, Barbour und Rees 2006). Wie bereits im vorangegangenen Abschnitt beschrieben, muss jedoch auch Dentin in vielen Fällen als funktionell unerlässlicher Teil der Attritionsfacette betrachtet werden. Hiiemae und Kay (1973) postulieren, dass Attrition bei direktem Zahn-Zahn-Kontakt, aber auch bei Zahn-Zahn-Kontakt durch einen dünnen Film von Nahrung und assoziiertem Material hindurch, erfolgen kann. Auch Eccles (1982) definiert die Attrition als physikalischen Prozess, bei dem die Zahnoberfläche durch die Bewegung zweier Zähne gegeneinander an den jeweiligen Kontakten abgetragen wird, räumt jedoch ein, dass die Beteiligung abrasiven Materials durchaus möglich ist. Bei der Attrition entstehen durch kleine, harte Nahrungspartikel oder assoziiertes Material, wie z.B. Sandkörner oder Opalphytolithe aus pflanzlicher Nahrung, „Schleifspuren“ auf den Attritionsfacetten, die als Striationen bezeichnet werden (Hiiemae und Kay 1973, Kay und Hiiemae 1974). Diese Striationen sind subparallel zur relativen Bewegungsrichtung des Unterkiefers orientiert, so dass aus ihnen die Orientierung der Kaubewegung während des Kontakts zwischen den oberen und unteren Zähnen möglich ist (z.B. Butler 1973, Rensberger et al. 1984, Rensberger 1986). Die Striationen allein geben jedoch zunächst nur Auskunft über die Orientierung,

nicht aber über die Richtung der Kaubewegung (Greaves 1973, Costa und Greaves 1981).

Zur Abrasion hingegen kommt es durch den Kontakt vom Zahn mit einem exogenen Stoff, z.B. der Nahrung (Grippio et al. 2004, Barbour und Rees 2006). Es kommt z.B. bei dem Zerquetschen von Samen oder Früchten, bei dem die antagonistischen Zähne selbst nicht im Kontakt stehen, zur apikalen Abtragung der Höckerspitzen, was in einer allgemeinen Abflachung der Zahnkrone resultiert (Butler 1973). Es entstehen dabei nicht unbedingt ebene Flächen, wie bei der Attrition, und auch Kratzer auf der Oberfläche sind zufällig verteilt und nicht parallel zur Bewegung ausgerichtet. Auch Hiiemae und Kay (1973) beschreiben die Abrasion auf diese Weise und verbinden sie mit einer bestimmten Funktion, dem *puncture crushing*, welche von Crompton und Hiiemae (1970) beschrieben wurde. Dabei wird die grobe Nahrung von einem Höcker in ein Becken gequetscht und zerfasert, ohne dass die Zähne in Kontakt miteinander geraten. Dieser Prozess findet vor dem eigentlichen *power stroke* statt. Die Attrition dagegen findet beim *chewing* statt, währenddessen die Zähne wesentlich näher beieinander oder in direktem Kontakt miteinander stehen. Durch den Kontakt mit der Nahrung, auf die beim *puncture crushing* Druck ausgeübt wird, kommt es zu einer charakteristischen Form der Abnutzung. Die Höckerspitzen werden stumpf, der Schmelz wird nach und nach abgetragen, so dass das Dentin an die Oberfläche tritt. Das nun exponierte, weichere Dentin wird mit fortlaufender Benutzung der Zähne ausgekolkt, so dass eine deutliche Stufe zwischen Dentin und Schmelz entsteht. Diese Stufe entsteht vor allem sehr deutlich an einer Seite des Dentinfeldes und zeigt so die Bewegungsrichtung des Unterkiefers in der Kaubewegung an (Greaves 1973, Rensberger 1973). Greaves (1973) unterscheidet die Schmelzkanten, die sich um das Dentinfeld herum befinden, in

leading edge und *trailing edge*. Die *leading edge*, die Führungskante, ist dabei diejenige, die zuerst mit dem gegenüberliegenden Zahn oder der Nahrung in Kontakt kommt, die *trailing edge*, die Hinterkante, als zweites. Das dazwischenliegende Dentin ist weicher als der Schmelz, und wird somit schneller abgetragen als dieser. Jedoch ist das Dentin direkt hinter der Führungskante durch den Schmelz geschützt, so dass hier ein bündiger Übergang zwischen beiden Materialien besteht. Vor der Hinterkante dagegen werden Nahrungspartikel von dem harten Schmelz zurückgehalten, so dass das davorliegende Dentin ausgekolkt wird. Es entsteht die charakteristische Stufe. Ein experimenteller Nachweis der Entstehung der Stufe zwischen Dentin und Schmelz auf diese Art und Weise erfolgte durch Costa und Greaves (1981). Besonders deutlich und funktionell wirksam ist der Höhenunterschied zwischen den verschiedenen Materialien an den Graten selenodonter Höcker (Abb. 13).



Abb. 13: *Leading edge* (Führungskante) und *trailing edge* (Hinterkante) an einem Höckergrat von *Agriochoerus* (NMNH 210524, M1). Vor der trailing edge entsteht die charakteristische Stufe, die sich durch sich vor der Schmelzkante ansammelndes Material zustande kommt. Die Stufe ist ein Anzeiger für die Bewegungsrichtung des Unterkiefers. (ABGUSS, FOTO)
Foto: Georg Oleschinski

3.3.2. Facettennomenklatur

Für die Facetten auf den Zähnen von Säugetieren wurden in den letzten Jahrzehnten mit Bezug auf verschiedene Tiergruppen eine Reihe von Nomenklaturen aufgestellt (Butler 1952a, Mills 1964, Crompton 1971, Butler 1973, Maier 1980, Maier und Schneck 1981). Teilweise ergänzen diese sich, doch sind auf diese Weise schließlich zahlreiche Bezeichnungen für homologe Strukturen entstanden. In dieser Arbeit wurde der Facettennomenklatur von Butler (1952a, 1973) gefolgt. Butler (1952a) stellte seine Nomenklatur an Perissodactylen auf. Eine Übertragung auf die vier- oder mehrhöckerigen Artiodactyla ist unproblematisch. Die basalen Paarhufer, die eher basal tribosphenisch anmutende Zahnoberflächen aufweisen, lassen sich gut mit der Nomenklatur von Butler (1973) beschreiben. Er hat diese an den Molaren tertiärer Primaten aufgestellt, die morphologisch eine große Ähnlichkeit zu den Molaren von *Diacodexis* aufweisen. Es handelt sich in beiden Fällen um trianguläre obere Molaren, die drei Haupthöcker und zwei intermediäre Höcker aufzeigen, und die lingual nur einen Höcker besitzen. Diese Nomenklatur ist ohne Probleme vereinbar mit der von Butler (1952a) an Perissodactylen aufgestellten Facettennomenklatur. In Tabelle 1 sind die Gemeinsamkeiten und Unterschiede der beiden Nomenklaturen aufgelistet. Hier ist zu erkennen, dass die Bezeichnungen weitgehend übereinstimmen. Die Facetten 4 und 8 nach Butler (1952a) existieren jedoch in der Nomenklatur nach Butler (1973) nicht, da der Hypocon, an dem diese beiden Facetten angelegt werden, auf den Zähnen nicht vorhanden sind. Die Facette 5 befindet sich an einer anderen Position.

Die Facettennomenklatur für tribosphenische Molaren von Crompton (1971) ist für die Molaren der Artiodactyla nicht geeignet, da bei diesen – abgesehen von einigen sehr

basalen Taxa wie *Diacodexis* – mehr Höcker und damit auch mehr Facetten ausgebildet sind, als an basalen tribosphenischen Zähnen. Wie in der Tabelle 1 zu sehen ist, sind bei Crompton (1971), der seine Nomenklatur anhand der Molaren von *Didelphis*, einem rezenten Taxon mit relativ ursprünglichem tribosphenischem Grundmuster, aufgestellt hat, lediglich sechs Facettenpaare beschrieben. Diese unterscheiden sich in ihrer Bezeichnung von Butlers (1952a, 1973) Nomenklatur, obwohl alle Facettenpositionen auch bei ihm vorkommen und bereits nummeriert sind. Maier (1980) führte eine weitere Facettennomenklatur an Primaten ein, die später um einige weitere Facettenpositionen an hominoiden Primaten ergänzt wurde (Maier und Schneck 1981). Beide Nomenklaturen bauen auf Crompton (1971) auf, enthalten jedoch zusätzliche Facettenpaare. Zu der Nomenklatur von Butler gibt es dabei kaum Überschneidungen.

Bärmann und Rößner (2011) sprechen das Problem der Homologisierung des distolingualen Höckers der oberen Molaren mit dem Hypocon oder Metaconulus und der Uneinigkeit der Benennung des Höckers in der Literatur in Bezug auf die Ruminantia an. Auch außerhalb der Ruminantia besteht dieses Problem (z.B. Coombs und Coombs 1977b). Es wird daher auch bei den primitiven Paarhufern dem Vorschlag von Bärmann und Rößner (2011) gefolgt, den posterolingualen Höcker des oberen Molaren generell nicht mehr als Hypocon, sondern als Metaconulus zu bezeichnen. Die Facetten 4, 5 und 8, die sich nach Butler (1952a) distal, bukkal und mesial am Hypocon befinden, behalten ihre ursprüngliche Nummerierung bis auf die Voranstellung eines e (steht für entspricht) bei, befinden sich aber nun distal, bukkal und mesial am Metaconulus. Sollten ein eindeutiger Hypocon und Metaconulus ausgebildet sein, wird die normale Nummerierung von Butler (1952a) ohne das vorangestellte e für die Facetten auf dem Hypocon genutzt (Tabelle 1).

Tabelle 1: Übersicht über die Facettenbezeichnungen nach verschiedenen Autoren und in dieser Arbeit.

Untere Molaren	Obere Molaren	Butler 1952	Butler 1973	Crompton 1971	Maier 1980, 1981	Diese Arbeit
Protoconid, mesial	Metacon, distal	1	1	2	2	1
Protoconid, distal	Paracon, mesial	2	2	1	1	2
Metaconid, distal	Protocon, mesial	3	3	5	5	3
Metaconid, mesial	Hypocon / Metaconulus, distal	4	-	-	7	4/e4
Protoconid, lingual	Hypocon / Metaconulus, distobukkal	5	-	-	10	-
Hypoconid, mesial	Paracon, distal	6	6	3	3	6
Hypoconid, distal	Metacon, mesial	7	7	4	4	7
Entoconid, distal	Hypocon / Metaconulus, mesial	8	-	-	8	8/e8
Entoconid, mesial	Protocon, distal	9	9	6	6	9
Hypoconid, lingual	Protocon, bukkal	10	10	-	9	10
Protoconid, lingual/ Paraconidspitze	posterolinguales Cingulum	-	5	-	-	5
Protoconid, distolingual	Protocon, mesio-bukkal	-	-	-	11	-
Hypoconid, distolingual	Hypocon, mesio-bukkal	-	-	-	12	-
Hypoconulid, mesial	Protocon, distobukkal	-	-	-	13	-

3.4.Mastikation

Die Mastikation der Mammalia, das Zerkauen von Nahrung, ist einzigartig innerhalb der Vertebrata. Sie bewirkt die mechanische Zerkleinerung von Nahrung durch die Zähne und spielt damit eine wichtige Rolle im Prozess der Nahrungsaufbereitung. Auf diese Weise wird die Nahrung bereits im Mund, noch bevor sie zur chemischen Zerkleinerung in den Gastrointestinaltrakt gelangt, optimal für die Verdauung vorbereitet. Denn durch

das Zerkauen der Nahrung wird eine größere Oberfläche geschaffen, die wiederum mehr Ansatzfläche für die Verdauungsenzyme im Gastrointestinaltrakt bietet (Rensberger 1973, Janis 1990). Dies ist besonders für herbivore Säugetiere, die von faserreicher und energiearmer Nahrung leben, von hoher Bedeutung (Sanson 2006). Ihre speziell geformten Zähne und das Zerkauen der Nahrung mit diesen ermöglichen ihnen eine ideale Vorbereitung der schwieriger aufzuschließenden Nahrung und damit eine hohe Energieaufnahme, die für den homoiothermen Stoffwechsel von Nöten ist (Janis und Fortelius 1988, Janis 1990) Die Entwicklung eines effizienten Mastikationssystems war für die Säugetiere ein Vorteil, und wahrscheinlich auch eine Notwendigkeit, um die Anforderungen der katabolen Aktivitäten des Verdauungstraktes erfüllen zu können (Lumsden und Osborn 1977).

Seit über sechzig Jahren wird über die Mastikation der Säugetiere geforscht. Butler (1952a) betrachtete die Facetten, die bei der Benutzung der Zähne auf der okklusalen Oberfläche entstehen, und stellte fest, dass diese eine Rekonstruktion der Mastikationsbewegung ermöglichen. Er erkannte, dass die Position der Facetten, sowie die Orientierung von Striationen auf diesen Facetten, die relative Bewegung des Unterkiefers während der Mastikation anzeigen. Er hatte somit eine Methode entwickelt, die relative Mastikationsbewegung anhand der Zähne zu rekonstruieren und setzte mit seiner Arbeit einen Meilenstein in der Forschung über die Mastikation. Butler (1952a) wendete die Methode zunächst sowohl auf rezente, als auch auf fossile Perissodactyla (*Hyracotherium*) an. Es folgten in den nächsten Jahrzehnten zahlreiche Arbeiten über die Mastikation verschiedener, meist rezenter, aber auch einiger fossiler Säugetiere, die zum Teil unter Einsatz von Röntgentechniken an lebenden Organismen entstanden, um die Bewegungen des Kiefergelenks und die Muskelaktivitäten des Kiefers zu dokumentieren

(z.B. Kallen und Gans 1972, Herring und Scapino 1973, Hiiemae und Kay 1973, Rensberger 1973, Kay und Hiiemae 1974, Luschei und Goodwin 1974, Hiiemae 1976, Hiiemae 1978, Rensberger 1978, Janis 1979, Rensberger et al. 1984). Die Röntgen-Methoden sind jedoch an rezente Taxa gebunden und auf fossile Taxa selbstverständlich nicht übertragbar. Doch auch Butlers Methode, die Facetten auf der Zahnoberfläche für die Bewegungsrekonstruktion zu kartieren, fand in zahlreichen Studien Verwendung (Mills 1955, 1967, Crompton und Hiiemae 1970, Crompton 1971, Butler 1973, Hiiemae und Kay 1973). Die Mastikationsbewegung als Ganzes, und auch zerlegt in ihre einzelnen Komponenten, wurde während der letzten fünfzig Jahre mit zahlreichen Begrifflichkeiten und Definitionen belegt. Diese wurden recht übersichtlich von Hiiemae (1978) zusammengefasst (Abb. 14).

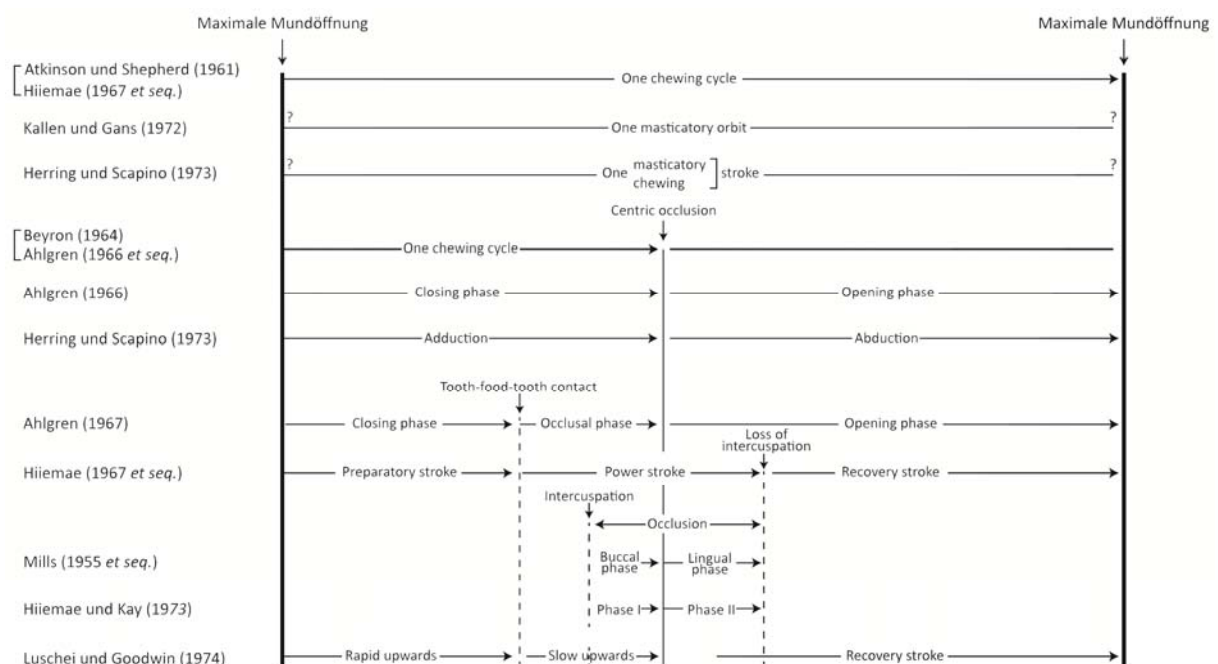


Abb. 14: Darstellung der zahlreichen unterschiedlichen Begrifflichkeiten und Definitionen, um die Mastikation und die einzelnen Komponenten der ablaufenden Bewegung zu beschreiben. Sämtliche Begriffe stammen aus englischsprachigen Publikationen, auf eine Übersetzung ins Deutsche wurde verzichtet, um weiteren Unklarheiten vorzubeugen. Verändert nach Hiiemae (1978).

Für die Untersuchung der Mastikation an Fossilien ist letztendlich nur der Teil von Bedeutung, der im untersten Drittel der Abbildung unter *power stroke* aufgeführt ist. Der *power stroke* bezeichnet den Abschnitt des Kauzyklus, in dem sich die antagonistischen Zähne des Ober- und Unterkiefers im okklusalen Kontakt befinden, bzw. die Zähne und die dazwischen befindliche Nahrung (Hiemae 1978). Durch diesen Kontakt entstehen die Facetten auf den Zahnoberflächen, die später der Bewegungsrekonstruktion dienen können (Butler 1952a). Da Muskelaktivitäten und Kiefergelenksbewegungen, die die Bahn des *preparatory stroke* und *recovery stroke* maßgeblich bestimmen, an fossilen Taxa schwer zu rekonstruieren sind, beschränkt sich die Rekonstruktion der Bewegung hier also über die Untersuchung von Facetten und Striationen auf der Zahnoberfläche auf den *power stroke*. Trotz der zahlreichen Arbeiten über den Kauprozess und die Untersuchung von fossilen Zähnen im Hinblick auf Nahrungsrekonstruktion und Funktionalität (z.B. Butler 1952a, Butler 1961, Butler 1973, Kay 1975, Kay 1977, Rensberger et al. 1984) ist bisher wenig an der Mastikation im evolutiven Kontext geforscht worden (Engels 2011, Schultz 2012). In dieser Studie wird die funktionelle Veränderung der Zähne, bzw. der Kaufunktion, innerhalb einer Tiergruppe untersucht und, wenn möglich, in einen evolutiven Kontext gestellt.

3.4.1. Der Mastikationszyklus

Als Mastikationszyklus wird die vollständige Abfolge von Bewegungen bezeichnet, die während des Kauprozesses ablaufen. Wesentlich ist dabei die Bewegung des Unterkiefers. Nach Mills (1967) kann jedes Wirbeltier, das eine Mandibel hat, diese in vertikaler Richtung bewegen, um den Mund zu öffnen und schließen. Es ist jedoch ein spezielles Merkmal der Säugetiere, diese Fähigkeit mit einer horizontalen Bewegung zu

kombinieren. Diese horizontale Bewegung ist in den verschiedenen Gruppen innerhalb der Säugetiere unterschiedlich stark ausgeprägt und hängt mit der Ausbildung des Kiefergelenks (Smith und Savage 1959, Mills 1967), sowie des Gebisses zusammen (Butler 1972, Koenigswald et al. 2012). Bei den herbivoren Vertretern spielt die horizontale Bewegung des Unterkiefers eine wesentliche Rolle im Kauprozess. Sie kann als proale oder palinale Bewegung ausgeprägt sein, wie bei vielen Nagetieren, Multituberculaten und den Elefanten, oder als transversale Bewegung, wie bei den Ungulaten, einigen Nagetieren und einigen herbivoren Beuteltieren (z.B. *Phascolarctos*). Nach Janis (1990) ist die spezielle Bewegung des Unterkiefers, also der Grad der Neigung und der mesialen Bewegung weitgehend abhängig von der Nahrung des Tieres.

Wie bereits im vorangegangenen Kapitel kurz erläutert, besteht der Mastikationszyklus aus mehreren aufeinander folgenden Bewegungen, die nach Hiiemae (1967) als *preparatory stroke*, *power stroke* und *recovery stroke* bezeichnet werden. Der *preparatory stroke* bezeichnet die hauptsächlich vertikal gerichtete Aufwärtsbewegung des Unterkiefers, die vor dem *power stroke* zur Vorbereitung auf diesen stattfindet (Hiiemae 1978). Die nach dem *power stroke* folgende Abwärtsbewegung bis zum Punkt der maximalen Öffnung des Mundes wird als *recovery stroke* bezeichnet. Da nur während des *power stroke* ein Kontakt zwischen den antagonistischen Zähnen, oder den Zähnen und der zugeführten Nahrung, besteht, kann auch nur dieser an fossilem Material rekonstruiert werden. Insbesondere dann, wenn es sich bei den untersuchten Objekten um Einzelzähne oder isolierte, fragmentarische Zahnreihen handelt. Um dennoch eine Vorstellung von der Bewegungsbahn des Unterkiefers vor und nach dem *power stroke* zu bekommen, können rezente Analoga, die ein ähnliches Kiefergelenk und eine vergleichbare Ernährungsweise aufzeigen, zum Vergleich herangezogen werden.

Crompton und Hiiemae (1970) zeigten erstmals, dass die Abnutzung auf den Zähnen das Resultat zweier unterschiedlicher Arten der Mastikation ist. Zu Beginn des Prozesses, nach der Nahrungsaufnahme, wird diese in einer Reihe von sogenannten *puncture crushing*-Zyklen zunächst ohne Zahn-Zahn-Kontakt zerkleinert. Bei herbivoren Säugetieren ist das *puncture crushing* weitgehend bis vollständig reduziert (Janis 1990). Das darauf folgende Kauen (*chewing*), bei welchem Zahn-Zahn-Kontakt auftritt und Attritionsfacetten entstehen, schließt sich an das *puncture crushing* an. Der *power stroke* des Mastikationszyklus bezeichnet genau diese Kaubewegung, bei der die antagonistischen Zähne im direkten Kontakt oder mit wenig Nahrung dazwischen zumindest nahe beieinander sind. Es handelt sich dabei um eine durch die Form der Zahnoberfläche bestimmte Bewegung (Kay und Hiiemae 1974). Der *power stroke* teilt sich bei vielen Säugetiergruppen in zwei Abschnitte, eine bukkale Phase und eine linguale Phase (Mills 1955). Diese beiden Phasen sind durch die zentrale Okklusion voneinander getrennt. Hiiemae und Kay (1973) bezeichnen die bukkale Phase als Phase I, die linguale Phase als Phase II. Es wird hier der Bezeichnung von Hiiemae und Kay (1973) gefolgt.

Phase I beginnt mit dem Zahn-Nahrung-Zahn-Kontakt oder dem Zahn-Zahn-Kontakt zwischen den antagonistischen Molaren durch die mesiolinguale und gleichzeitig aufwärts gerichtete Bewegung des Unterkiefers. Die bukkale Seite der Oberkiefermolaren, mit den mesialen und distalen Facetten an Paracon und Metacon, tritt dabei in Kontakt mit dem lingualen Bereich der Unterkiefermolaren, den mesialen und distalen Facetten von Protoconid und Hypoconid. Etwas zeitversetzt beginnt dann der Kontakt zwischen den bukkalen Facetten der Oberkiefermolaren und den bukkalen Facetten der Unterkiefermolaren. Dabei kontaktieren die mesialen und distalen Flanken von Paracon und

Metacon mit den mesialen und distalen Flanken von Metaconid und Entoconid. Zwischen den bukkalen Höckern des Oberkiefermolaren, Paracon und Metacon, ist eine mehr oder weniger stark ausgeprägte, vertikale W-förmige Struktur ausgebildet, das Mesostyl, welches eine starke Führungsschiene für das Hypoconid des unteren Molaren bildet. Auch bei Taxa, die kein deutlich ausgebildetes Mesostyl aufzeigen, ist die W-förmige Struktur gelegentlich so ausgeprägt, dass sie eine Führung bildet und daher als mesostylartig bezeichnet werden kann (Engels 2011). Diese Struktur bestimmt maßgeblich die Richtung des Unterkiefers beim Eintritt in den Oberkiefer. Auch die Inklination, also die Neigung des Unterkiefers während der Bewegung, lässt sich mit Hilfe dieser Struktur nachvollziehen (Engels 2011). Das Ende der Phase I wird in der zentralen Okklusion erreicht, wenn die antagonistischen Höcker- und Beckenstrukturen (Protocon/Talonidbecken und Hypoconid/Trigonbecken) ineinander verzahnt sind.

Phase II bezeichnet die Austrittsbewegung des Unterkiefers aus dem Oberkiefer. Dabei treten vor allem die lingualen Höcker der oberen Molaren, Protocon und (wenn vorhanden) Hypocon, mit den bukkalen Höckern der Unterkiefermolaren in Kontakt. Im primitiven tribosphenischen Zahn ist die Phase II mit einer Veränderung von Bewegungsrichtung und Inklination verbunden. Es kommt in der Regel zu einer Umkehr der Inklination, von einer aufwärts zu einer abwärts geneigten Bewegung, verbunden mit einer stärker nach mesial orientierten Bewegungsrichtung. Dieses Bewegungsmuster ist auch bei *Diacodexis* zu beobachten. Bei modernen Herbivoren, z.B. *Bos*, ist der *power stroke* nicht mehr in Phase I und II zu untergliedern, da es keine zentrale Okklusion gibt. Stattdessen bewegt der Unterkiefermolar sich in einer einförmigen, fortlaufenden Bewegung, ohne Veränderung von Richtung oder Inklination, durch den Oberkiefermolar, bis der Kontakt schließlich wieder abreißt.

3.4.2. Funktionen der Mastikation

Die Säugetiere zeigen eine bemerkenswerte Formenvielfalt in der Ausbildung ihrer Gebisse und speziell der Molaren. Diese Unterschiede können als Anpassung an eine bestimmte Nahrung und eine gesteigerte Effizienz beim Aufschluss dieser gedeutet werden. Dementsprechend kann die Zahnoberfläche in ihrer Gesamtheit als funktionelle Struktur betrachtet werden, die in der Regel in einzelne Elemente untergliedert werden kann, die z.T. unterschiedliche Funktionen ausüben. Es sind im Wesentlichen vier Funktionen, die durch unterschiedliche Strukturen auf den Zähnen erfüllt werden können: Schneiden, Scheren, Quetschen und Reiben. Je nach Beschaffenheit der Oberfläche sind Übergangsformen oder Kombinationen dieser Funktionen möglich. Die Begriffe werden in der Literatur nicht einheitlich verwendet, es soll hier der Definition von Engels (2011) gefolgt werden, da in der Diskussion auch der funktionelle Vergleich zu den in der Studie von Engels (2011) bearbeiteten Hippomorpha gezogen wird. Die vier Funktionen sind dort dem Schema in Abb. 15 entsprechend definiert und werden im Folgenden kurz beschrieben.

Es kommt zur Scherung von Nahrung, wenn zwei geneigte, parallel zueinander stehende Kontaktflächen aufeinander treffen (Abb. 15 A). Die antreibende Kraft kommt dabei aus vertikaler Richtung. Ab einem Winkel von 45° ist das Scheren die vorwiegende Funktionskomponente. Ist der Winkel steiler als 45° nimmt die scherende Wirkung weiter zu, während bei flacheren Winkeln eine reibende bis quetschende Komponente zum Tragen kommt.

Nahrung wird gequetscht, wenn zwei parallel zueinander stehende, flache Kontaktflächen aufeinander treffen (Abb. 15 B). Die Neigung der Flächen ist nicht relevant, jedoch muss die antreibende Kraft senkrecht auf die Kontaktflächen einwirken.

Die reibende Funktion tritt dann auf, wenn zwei nicht geneigte, parallel zueinander stehende Kontaktflächen aneinander vorbeigleiten (Abb. 15 C). Die einwirkende Kraft greift hier – im Gegensatz zu der scherenden Funktion – ebenfalls parallel zu den Kontaktflächen an. Das Reiben enthält somit sowohl scherende, als auch quetschende Komponenten, hebt sich jedoch im dabei stattfindenden Bewegungsablauf von den beiden anderen Funktionen ab.

Das Schneiden von Nahrung erfolgt an zwei aufeinander treffenden, bzw. sich übereinander schiebenden Kanten (Abb. 15 D). Der nachfolgende Bewegungsablauf und die damit verbundene Funktion kommen dem Scheren nahe. Wie auch da kommt die antreibende Kraft aus vertikaler Richtung. Das entscheidende Kriterium für das Schneiden sind die vor dem Aufeinandertreffen der Kontaktflächen zusammentreffenden Kanten.

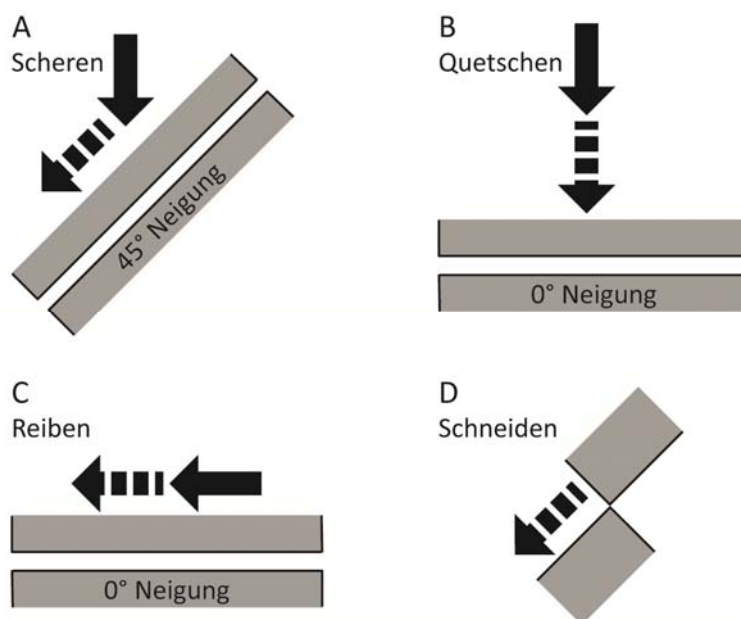


Abb. 15: Schematische Darstellung der vier Hauptfunktionen, die während der Mastikation stattfinden können. A: Nahrung wird beim Aufeinandertreffen zweier geneigter, parallel zueinander stehender Kontaktflächen zerschert. Ab einer Neigung von 45° ist das Scheren die vorwiegende Komponente, während bei flacheren Winkeln eine reibende bis quetschende Wirkung hinzukommt. B: Ein Quetschen der Nahrung erfolgt dann, wenn zwei parallel zueinander stehende Kontaktflächen aufeinandertreffen und die wirkende Kraft senkrecht auf diese Flächen einwirkt. C: Das Reiben ist eine Kombination aus Scheren und Quetschen. Entscheidend ist hier, dass sowohl die flachen Kontaktflächen zueinander, als auch die einwirkende Kraft, parallel verlaufen. D: Beim Schneiden wird die Nahrung an zwei sich übereinander schiebenden Kanten zerschnitten. Nach Engels (2011).

4. Material

Für die Analyse der Kaufunktion verschiedener Gebisstypen früher Artiodactyla wurden in dieser Studie hauptsächlich fossile Molarenreihen untersucht. Es wurden Taxa mit unterschiedlichen Molaren in Bezug auf Höckerkonfiguration und -form ausgewählt. Dabei wurden bunodonte und selenodonte Molaren sowie Übergangsformen zwischen diesen beiden Ausprägungen ausgewählt. Die Auswahl der Taxa wurde auch durch die Verfügbarkeit von Material in den besuchten Sammlungen mitbestimmt. Das Material stammt aus den folgenden Institutionen:

AMNH = American Museum of Natural History, New York

BSPG = Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München

CMNH = Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh

FAE = Center for Functional Anatomy and Evolution, Johns Hopkins University, Baltimore

NMNH = National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D.C.

NMB = Naturhistorisches Museum Basel

Informationen zu der stratigraphischen und geographischen Herkunft der Fossilien, sowie einer systematischen Einordnung der untersuchten Taxa findet sich in der Einleitung (siehe Kapitel 3.1.1). In den meisten Fällen wurden von dem Originalmaterial in den Sammlungen Silikonformen hergestellt, aus denen später Replikate angefertigt wurden (siehe Kapitel 5.1). Insgesamt wurden 102 Stücke untersucht, die acht Gattungen zugeordnet sind. Eine Auflistung der verwendeten Stücke findet sich im Anhang 11.1.

5. Methoden

In dieser Studie hat eine Vielzahl von Methoden Anwendung gefunden, um die Molaren der untersuchten Taxa und ihre Kaufunktion zu analysieren. Neben klassischen Methoden wie der Auflichtmikroskopie stand dabei vor allem die moderne, auf μ -CT-Daten basierende 3D-Technologie im Vordergrund. Besonders hervorzuheben ist die virtuelle Rekonstruktion der Kaubewegung während des *power stroke* mit dem Occlusal Fingerprint Analyser (siehe Kapitel 5.5).

5.1. Erstellen von Formen und Abgüssen

Als Grundlage für die Digitalisierung und Analyse der fossilen Zähne und Zahnreihen am Steinmann-Institut in Bonn wurden von dem in den Sammlungen ausgewählten Material Abgussformen hergestellt. Auf diese Weise war es möglich später im Labor Replikate anzufertigen und von diesen μ -CT-Scans zu erstellen, um später dreidimensionale Oberflächenmodelle zu erhalten. Das für die Abformung verwendete Material des Herstellers Heraeus Kulzer GmbH, Hanau wurde ursprünglich für den industriellen Gebrauch entwickelt, wird aber z.B. auch von Zahnärzten für die Entnahme von Gebissabdrücken an ihren Patienten genutzt (www.kulzer-technik.de).

Es wurden zwei verschiedene Silikone, Provil novo light und Provil novo putty, verwendet. Provil novo ist ein Vinylpolysiloxan Präzisionsabformmaterial mit speziellen Materialeigenschaften, die es ermöglichen Oberflächen mit einer Genauigkeit von Abweichungen $<1 \mu\text{m}$ wiederzugeben (www.kulzer-technik.de). So können mit Provil novo Abformmasse exakte Kunstharz-Replikate der abgeformten Oberflächen erzeugt werden, so dass die Untersuchung von Mikrostrukturen auf der Schmelzoberfläche fossiler Zähne anhand der Replikate möglich ist. Provil novo light ist ein Silikon mit

einer recht niedrigen Viskosität, dessen zwei Komponenten in Doppelkartuschen geliefert werden. Das Applikationssystem des Herstellers sorgt für eine sichere und fehlerfreie Anwendung: Die Doppelkartuschen werden in die Dispensing Gun (Heraus Kulzer GmbH) eingesetzt, am vorderen Ende der Kartusche wird eine Mischkanüle aufgesetzt. Zusätzlich kann eine feine Spitze angebracht werden, die auch bei kleinen Objekten oder bei stark unregelmäßigen Oberflächen ein exaktes Aufbringen des Materials ermöglicht. Druck auf den Hebel der Dispensing Gun bringt das Silikon automatisch homogen durchmischt auf die Oberfläche des abzuformenden Objekts auf. Die niedrige Viskosität von Provil novo light macht das Silikon zum idealen Material für das Abformen solch schwieriger geometrischer Formen wie Zahnoberflächen. Es wurde direkt auf die zuvor gereinigte Zahnoberfläche aufgebracht. Die große Flexibilität des Materials, sowie die Kohäsion, sorgten dafür, dass Provil novo light nach dem Aushärten (4-5 Minuten, abhängig von Luftfeuchtigkeit und Temperatur) einfach von dem fossilen Material entfernt werden konnte, ohne die Oberfläche zu beschädigen oder Spuren des Silikons zu hinterlassen. Vor der Verwendung von Provil novo putty wurde die ausgehärtete Schicht Provil novo light mit einer Präpariernadel vom Fossil gelöst, um das Entfernen der kompletten Form im Anschluss zu erleichtern. Anschließend wurde Provil novo putty als Deckmantel darüber aufgebracht. Es handelt sich dabei um ein höher viskoses Material, das ebenfalls aus zwei Komponenten besteht, einer Basis und einem Katalysator, die mit der Hand verknetet werden (Verhältnis 1:1). Nach gründlichem Verkneten der beiden Komponenten, wurde die Masse verwendet, um die Schicht Provil novo light, die sich bereits auf dem Fossil befand, zu bedecken, so dass ein stabilisierender Mantel entstand. Nach 4-5 Minuten war auch dieses Material ausgehärtet und konnte vorsichtig vom Fossil entfernt werden. Trotz seiner

stabilisierenden Funktion wurde auch das zweite Silikon nach dem Aushärten nicht starr, so dass ein problemloses Abheben möglich war.

Mit den so gefertigten Formen wurden im Anschluss Abgüsse hergestellt. Die Formen wurden dafür zunächst mit Druckluft gründlich gereinigt. Im Anschluss wurden sie mit einem Epoxitharz, Renlam M-1, mit dem Härter (REN HY 956) im Verhältnis 5:1 angemischt, ausgegossen. Da die Oberflächenuntersuchung auf transparenten Modellen schwierig ist, wurde zusätzlich Araldit DW 0137-grau beigemischt, um die Replikate grau einzufärben. Um den Einschluss von Luftbläschen und einer daraus resultierenden löchrigen Oberfläche der Replikate zu verhindern, wurde zunächst ein Bodensatz des Harzes mit einem Pinsel in die Formen gebracht. So befüllt wurden die Formen in den Exsikkator gebracht, wo das Harz von Lufteinschlüssen befreit wurde. Anschließend wurden die Formen mit Harz aufgefüllt und konnten über Nacht aushärten. Eine Beschleunigung dieses Vorgangs ist im Trockenschrank bei Temperaturen von ca. 50°C möglich, führt jedoch zu einer schnelleren Zerstörung des Silikons, aus dem die Formen gefertigt sind und ist daher zu vermeiden.

5.2. Digitalisierung von Fossilien und Abgüssen

Für die digitale Analyse der ausgewählten Fossilien und hergestellten Replikate war die Digitalisierung der Objekte notwendig. Diese wurde hauptsächlich mit dem im Steinmann-Institut der Universität Bonn vorhandenen Mikro-Computertomographen (GE Measurement & Control Solutions, Phoenix|x-ray, Modell v|tome|x s 240) vorgenommen. Die elektrische Spannung und Stromstärke während des Scans, sowie die spätere Auflösung variierten dabei je nach Eigenschaften und Größe des gescannten Materials. Nach der Aufnahme eines Objektes mit dem μ -CT wurden aus den so gewonnenen

Schnittbildern, bei denen es sich in der Regel um große Datensätze handelt, Oberflächenmodelle erzeugt. Die dreidimensionalen Modelle wurden für die Weiterverarbeitung als STL-Dateien gespeichert.

Bei einem Teil der Stücke, vor allem bei den größeren Taxa, wurde mit dem Oberflächenscanner optoTOP-HE von Breuckmann gearbeitet, der ebenfalls im Steinmann-Institut verfügbar ist. Das Gerät, welches die Oberfläche des Objektes mit einer hochauflösenden Digitalkamera erfasst, reagiert empfindlich auf reflektierende Bereiche der Oberfläche. Daher wurden die Stücke vor der Aufnahme mit Ammoniumchlorid bedampft, wodurch eine matte Oberfläche geschaffen wurde. Die weitere Bearbeitung gescannter Objekte erfolgte mit der Breuckmann Software Optocat 2007 R3. Es stellte sich jedoch heraus, dass die Qualität der Modelle, die mit dem μ -CT gescannt wurden, wesentlich besser, bzw. der Aufwand der Nachbearbeitung für den Erhalt eines einwandfreien Modells, wesentlich geringer war. Daher wurde nach einigen Versuchen auf die weitere Verwendung des Breuckmann Oberflächenscanners verzichtet und ausschließlich mit dem μ -CT gearbeitet.

5.3. Software

Für die Erzeugung von Oberflächenmodellen aus den μ -CT-Daten wurde die Software VGStudio MAX (Version 2.1, Volume Graphics, Heidelberg, Deutschland) verwendet. Mit ihr wurden STL-Dateien der 3D-Modelle exportiert und anschließend in dem Programm PolyWorks® (Version 11.05, Version 12.1.21 und Version 2014, InnovMetric Software Inc., Quebec, Kanada) bearbeitet. PolyWorks ist für die Verarbeitung und Auswertung optisch digitalisierter, dreidimensionaler Daten vorgesehen und bietet zahlreiche Möglichkeiten der Nach- und Weiterverarbeitung und Optimierung von Polygonmodellen,

sowie der Ausrichtung, Vermessung und Analyse dieser. Konkret wurden mit PolyWorks (Module IMEdit und IMInspect) die Modelle an den Achsen eines kartesischen Systems ausgerichtet, für den OFA (siehe Kapitel 5.5) optimiert (Zuschneidung, Auflösungsoptimierung), die Facetten auf den Zahnoberflächen markiert und eingefärbt, der okklusale Kompass erstellt, und die im OFA rekonstruierten Kaupfade als Punktwolken eingelesen und nach entsprechender Nachbearbeitung vermessen.

Die Bildbearbeitung und Erstellung von Abbildungen erfolgte mit den Programmen Adobe Photoshop (CS5, Version 12.1) und Adobe Illustrator (CS5, Version 15.1.0).

Für die Rekonstruktion des Bewegungspfad es während des Kauvorgangs wurde die in der Forschergruppe 771 entwickelte Software Occlusal Fingerprint Analyser (OFA) (verschiedene Versionen, ZiLox IT Heiko Zimmermann und Stephan Lorsbach GbR, Wallhausen, Deutschland) verwendet (siehe Kapitel 5.5).

5.4. Orientierung von Modellen in PolyWorks

Um eine Vergleichbarkeit der untersuchten Objekte im Hinblick auf die Ausrichtung der Facetten zu gewährleisten, ist eine gleichartige Orientierung im Koordinatensystem nötig. Auch für die Weiterverwendung von Modellen im OFA ist eine einheitliche Orientierung der Zahnmodelle sinnvoll. Diese Orientierung wurde in Polyworks in dem Modul IMEdit vorgenommen. Zunächst wurde eine Ebene an der Kronenbasis des zweiten Molaren erstellt. Diese stellt auch für Messungen ein wichtiges Referenzobjekt dar und wurde nach Kullmer et al. (2002) über gesetzte Punkte entlang des Übergangs von der schmelzbedeckten Krone zur schmelzlosen Wurzel als *Best-Fit*-Ebene generiert. Dazu wurden Punkte entlang des Krone-Wurzel-Übergangs markiert und eine Ebene aus diesen erzeugt. Diese Ebene wird im Folgenden „Kronenbasis“ genannt. Anschließend

wurde eine x-y-Ebene erzeugt und das 3D-Modell in Bezug zu dieser Ebene orientiert. Jetzt konnte über die manuelle Ausrichtung die mesiodistale Achse des Zahnes, die so liegt dass die mesial und distal breiteste Stelle des M2 in einer Linie liegen, parallel zur x-Achse orientiert werden. Das so ausgerichtete Modell steht senkrecht zur z-Achse und parallel zur x-Achse.

5.5. Virtuelle Simulation der Kaubewegung im OFA

Der in der DFG Forschergruppe 771 entwickelte „Occlusal Fingerprint Analyser“ (OFA) ermöglicht die Rekonstruktion des Kaupfades anhand dreidimensionaler Modelle von Einzelzähnen oder Zahnreihen. Das Programm stellt einen virtuellen Kontakt zwischen antagonistischen Zähnen her und detektiert Kollisionen, die in der Regel die Facetten auf den Zahnoberflächen widerspiegeln. Die Bewegungsbahn des Unterkiefers wurde dabei zunächst durch gesetzte Punkte vorgegeben, die entsprechend der Topographie der Zähne und Striationen auf den Facetten angenommen wurden. Der untere Zahn oder die Zahnreihe wurde entlang dieser Punkte bewegt, das Programm korrigierte und berechnete den Pfad entsprechend der Topographie der Zähne neu, wenn es an einer Stelle stoppte. Auf diese Weise entstand ein topographiegeführter Bewegungspfad, die stattfindenden Kollisionen wurden auf den Zahnoberflächen farbig dargestellt. Es ist möglich einzelne Modelle transparent anzeigen zu lassen, so dass die auf der gesamten Zahnoberfläche stattfindenden Kollisionen betrachtet werden konnten. Nach Beendigung der Pfadberechnung wurden beide Pfade – der angenommene und der tatsächlich berechnete – dargestellt, so dass Abweichungen sichtbar wurden. Der rekonstruierte Kaupfad wurde als eine Aneinanderreihung von Punkten dargestellt, jeder Punkt stellte dabei die Position des Unterkiefers zu einem Zeitschritt in der Bewegung dar. War eine

Kaufadrekonstruktion abgeschlossen, so konnte die Punktwolke exportiert und in PolyWorks importiert werden. Das Modul IMInspect ermöglichte dann die Quantifizierung des rekonstruierten Pfades durch die Messung von Eintritts- und Austrittswinkeln und der Neigung (siehe Kapitel 5.7.3). Eine Kaufadrekonstruktion und die anschließende Quantifizierung wurden für jedes untersuchte Taxon an mindestens einem Exemplar durchgeführt. In den Fällen, in denen keine antagonistischen Zahnreihen oder Zähne verfügbar waren, wurden obere und untere Molaren in einem ähnlichen Abnutzungszustand ausgewählt und, wenn nötig, mit dem PolyWorks Modul IMInspect auf eine zueinander passende Größe gebracht. Im Zuge der Weiterentwicklung des Programms während der Entstehung dieser Arbeit ist es mittlerweile möglich geworden Einzelzahnbewegungen und Kiefergelenksrotationen in die Rekonstruktion des Kaufades mit einzu beziehen. Diese Option ist jedoch nur für die Arbeit mit vollständigen Gebissen und idealerweise auch Schädeln sinnvoll und nutzbar und wurde daher nicht verwendet. Die Rekonstruktion des Kaufades mit dem OFA über den Zeitraum des Zahn-Zahn-Kontakts bzw. des Zahn-Nahrungs-Kontakts war ein wichtiger Aspekt dieser Arbeit. Entgegen den bisher verwendeten Methoden, Facetten und Striationen zu analysieren (Butler 1952a, Mills 1967, Butler 1973) oder Strukturen wie Höcker, Rinnen und Facetten auf fossilen Zähnen mittels Referenzobjekten (Ebenen, Vektoren) zu vermessen (Engels 2011) und daraus die Mastikationsbewegung abzuleiten, wurde in dieser Studie direkt der mit dem OFA rekonstruierte Kaufad vermessen. Die stattfindenden Kollisionen der Kaufad-Rekonstruktionen wurden den jeweiligen Facettenpositionen zugeordnet und sind am Ende der Beschreibung des *power stroke* für die untersuchten Taxa in einem Diagramm dargestellt. Für dieses wurde ein Farbkonzept im Adobe Illustrator entwickelt, welches dem PolyWorks Farbkonzept der Facetten nahe kommt (siehe Anhang 11.2).

5.6. Terminologie

In dieser Arbeit werden Oberkieferzähne mit einem Großbuchstaben, Unterkieferzähne mit einem Kleinbuchstaben bezeichnet. Die Zahnposition wird durch die nachfolgende Nummer angegeben. Um die Orientierung des Zahns oder die Lage von Strukturen auf der Zahnoberfläche zu beschreiben, werden die folgenden Begriffe verwendet:

- mesial: zur Mitte des Zahnbogens hin
- distal: zum Ende des Zahnbogens hin
- bukkal: backenseitig
- lingual: zungenseitig
- apikal: zur Höckerspitze hin
- zervikal: zur Zahnwurzel hin

Die Terminologie für die Höcker- und Beckenstrukturen auf den Zahnoberflächen wurde teilweise von Gentry und Hooker (1988), teilweise von Lihoreau und Ducrocq (2007) übernommen sowie eigenständig ergänzt (Abb. 16). Das basale Taxon *Diacodexis* hat keinen distolingualen Höcker, sondern nur einen subzentral positionierten Protocon. Bei den übrigen Taxa ist die Bezeichnung des distolingualen Höckers davon abhängig, ob ein eindeutiger Hypocon vorhanden ist, so wie es in Abb. 16 zu sehen ist. Ist der Hypocon nicht als neu gebildeter Höcker auf der Zahnoberfläche entwickelt, so wird der distolinguale Höcker generell als Metaconulus bezeichnet (siehe auch Kapitel 3.3.2 und 7.3). Eine Ausnahme bildet das untersuchte Taxon *Caenomeryx*. Hier ist der distolinguale Höcker der Protocon und der mesiolinguale Höcker Paracon, die Homologie beider Höcker ist fossil belegt. Es wird somit der Benennung von Hürzeler (1936) gefolgt.

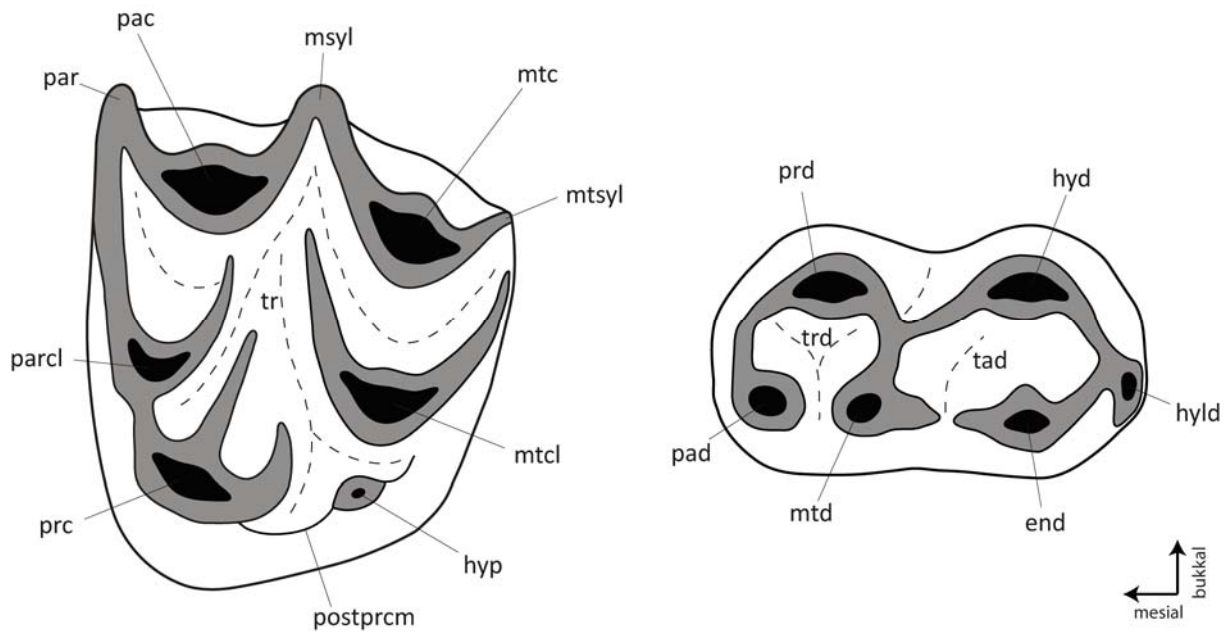


Abb. 16: Schematische Darstellung eines generalisierten oberen (links) und unteren (rechts) Molaren eines Paarhufers. Der Hypocon ist als neu gebildeter Höcker auf dem Postprotocingulum entstanden. Der Richtungspfeil zeigt stets wie hier eingetragen nach mesial und bukkal und ist in allen weiteren Abbildungen als Orientierung enthalten (für Abkürzungen siehe Tabelle 2). Verändert nach Gentry und Hooker (1988).

Das Paraconid ist bei mehreren der untersuchten Taxa reduziert und das Metaconid weiter nach mesial gerückt. Auch das Hypoconulid ist in vielen Fällen teilweise oder vollständig reduziert. Eine Ausnahme bildet dabei der m3, der bei den Artiodactyla häufig mit einem kräftigen Hypoconulid ausgestattet ist, welches antagonistische Kontaktflächen für die distale Seite des M3 bereitstellt. Zu jedem Taxon wurde eine schematische Übersichtszeichnung erstellt, in der die Merkmale der Zahnoberfläche und Abweichungen von den generalisierten Molaren eingetragen sind. Die Übersichtszeichnungen basieren auf den dreidimensionalen Oberflächenmodellen der Zähne. Die Zähne sind in sämtlichen Abbildungen so ausgerichtet, dass die mesiale Richtung nach links und die bukkale Richtung nach oben zeigen. Ein Orientierungspfeil wie in Abb. 16 zeigt dies an. Die in den Schemata verwendeten Abkürzungen für Höcker- und Beckenstrukturen wurden von Schwermann (2015) übernommen oder eigenständig ergänzt (Tabelle 2).

Tabelle 2: Verwendete Abkürzungen für Höcker- und Beckenstrukturen.

cgh	Cingularhöcker	pac	Paracon
end	Entoconid	pad	Paraconid
ensyd	Entostylid	par	Parastyl
hyd	Hypoconid	parcl	Paraconulus
hyld	Hypoconulid	postprcm	Postprotocingulum
hyp	Hypocon	prc	Protocon
msyl	Mesostyl	prd	Protoconid
mtc	Metacon	tad	Talonid
mtcl	Metaconulus	tr	Trigon
mtd	Metaconid	trd	Trigonid
mtsyl	Metastyl		

Bei den Überlegungen zu den Ernährungsgewohnheiten der untersuchten Taxa werden zur Zusammenfassung bestimmter Pflanzenteile die Begriffe „strukturelle Pflanzenteile“ und „reproduktive Pflanzenteile“ in Anlehnung an die Arbeit von Engels (2011) verwendet. Reproduktive Pflanzenteile sind dabei diejenigen Teile der Pflanze, die zu Reproduktionszwecken gebildet werden – z.B. Nüsse, Früchte, Samen und Blüten. Die strukturellen Pflanzenteile umfassen dagegen die Wurzeln, Blattstiele, Äste und Blätter oder auch Gräser. Eine Unterscheidung zwischen „Browsern“ (Laubfresser) und „Grazern“ (Grasfresser) findet in dieser Studie nicht statt, da dafür weiterführende Methoden (z.B. Microwear) erforderlich wären.

Die graphischen Darstellungen des untersuchten Materials basieren zum größten Teil auf mit dem μ -CT (SCAN) gescannten Abgüssen (ABGUSS). Teilweise sind auch Fotografien mit dem Fotobinokular (FOTO) von Abgüssen oder Originalen (ORIGINAL) entstanden. Die in den Klammern stehenden Stichworte geben in der Abbildungsbeschriftung einen Hinweis auf die Entstehungsweise der Abbildung.

5.7. Analyse, Quantifizierung und Darstellung von Ergebnissen

5.7.1. Facetten

Die Facetten spielen eine zentrale Rolle bei der funktionellen Untersuchung von Säugerzähnen. Für jedes untersuchte Taxon erfolgte eine Beschreibung der jeweiligen Facetten in Bezug auf die Position, Form und Größe, die Anzahl, das beteiligte Material (Schmelz, Dentin) und die vorhandenen Mikrostrukturen (Striationen, Schmelzstufen). Das Material wurde dazu unter dem Stereomikroskop untersucht und die beobachteten Facetten wurden in PolyWorks (Modul IMEdit) auf den digitalen 3D-Modellen eingezeichnet und farbig markiert (Abb. 17 A). Es wurden dabei nur die Bereiche auf dem Schmelz markiert, um das Dentin vom Schmelz optisch abzugrenzen. Um eine Vergleichbarkeit zu schaffen, wurde das Farbkonzept von Engels (2011) übernommen (siehe Anhang 11.3). Die Bezeichnung der Facetten erfolgt nach Butler (1952a). Es wird Engels (2011) im Hinblick auf zwei- oder mehrfach geteilte Facetten gefolgt, indem in diesen Fällen ein Apostroph hinter die Facettennummer gesetzt wird (z.B. Facette 1 und Facette 1'). Auf vielen Facetten konnte unter dem Stereomikroskop eine deutliche Striation beobachtet werden (Abb. 18). Diese ist ein Anzeiger für die relative Bewegungsrichtung des Unterkiefers und wurde bei Rekonstruktion des Kaupfades als Indikator für die gesetzten Pfadpunkte verwendet.

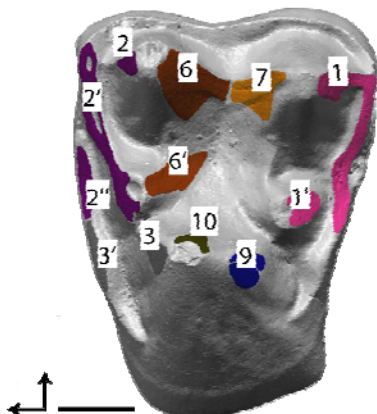


Abb. 17: A: Facetten auf einem oberen Molaren von *Diacodexis* (NMNH 16101, M2). Die Facetten wurden nach der Beobachtung unter dem Stereomikroskop mittels PolyWorks auf dem digitalen Modell markiert und eingefärbt. Maßstab 1 mm. (ABGUSS, SCAN)

Abb. 18: Striationen auf der Facette 2 eines oberen Molaren von *Diacodexis* (NMNH 525163, M3). Die Schleifspuren bilden sich häufig auf den Attritionsfacetten und zeigen die relative Bewegungsrichtung des Unterkiefers an. (ABGUSS, FOTO) Foto: Georg Oleschinski



5.7.2. Der Okklusale Kompass

Eine übersichtliche Darstellung für einen Vergleich der Facetten verschiedener Taxa in Bezug auf ihre Orientierung und Neigung ist der okklusale Kompass nach Kullmer et al. (2009). Er wurde für alle untersuchten Taxa mit PolyWorks erstellt. Der erste Teil der Erstellung des okklusalen Kompasses erfolgte im Modul IMEdit. Es wurden zunächst alle auf der okklusalen Oberfläche vorhandenen Facetten durch Kurven markiert. Im Anschluss erfolgte die Generierung von *Best-Fit*-Ebenen auf den Facetten, die die Ausrichtung und Neigung der Facetten wiedergeben. Dazu wurden alle Netzpunkte innerhalb der jeweiligen Facetten-Kurve markiert und im Anschluss eine *Best-Fit*-Ebene aus allen markierten Elementen erstellt. Als Referenzebene zu dem Zahn, zu dem der okklusale Kompass erstellt werden sollte, wurde die Kronenbasis des jeweiligen Zahnes verwendet (siehe Kapitel 5.4). In diesem Zustand wurde das Projekt im IMEdit-Modul gespeichert und anschließend in das IMInspect-Modul importiert. Hier wurden nun zu sämtlichen Ebenen die Normalen-Vektoren gebildet und auf die Referenzebene Kronenbasis projiziert. Im nächsten Schritt wurden die Vektoren erneut projiziert, zurück auf die

jeweiligen Best-Fit-Ebenen der einzelnen Facetten. Nun erfolgte eine numerische Bearbeitung aller Vektoren, wobei zum einen der Ursprung der Vektoren in den Ursprung des Koordinatensystems gelegt, zum anderen die Länge auf 1 gesetzt wurde (Abb. 19 A). Abschließend wurde numerisch ein Kreis mit einem Radius von 1 erstellt, der seinen Mittelpunkt im Ursprung des Koordinatensystems hatte und in der x-y-Ebene lag. Damit war der okklusale Kompass in der +z-Ansicht als Kreisdiagramm sichtbar. Für die Messung der Neigungen und Orientierung der einzelnen Facetten waren einige weitere Schritte notwendig. Um die Neigung zu messen wurden die in den Ursprung versetzten und auf Länge 1 normierten Normalenvektoren zunächst verdoppelt. Diese doppelten Vektoren wurden anschließend auf die Referenzebene Kronenbasis projiziert (Abb. 19 A). Nun konnte zwischen dem Normalenvektor und seinem verdoppelten, auf die Kronenbasis projizierten Vektor der Neigungswinkel der Facette gemessen werden. Um die Ausrichtung zu messen wurde ein weiteres Element benötigt, und zwar ein mesialer Referenzvektor, der entsprechend der Ausrichtung des Modells in mesiale Richtung zeigt. Dies war, je nachdem ob es sich um eine linke oder rechte Zahnreihe handelte, +x oder -x. Der Richtungswinkel der Facetten wurde dann zwischen dem mesialen Referenzvektor und den doppelten, auf die Kronenbasis projizierten Normalenvektoren gemessen. 0° bzw. 360° gab dabei eine mesiale Orientierung an, 90° lingual, 180° distal und 270° bukkal. Nach der Fertigstellung des Kompasses in PolyWorks wurde für die grafische Darstellung eine Nachbearbeitung in Adobe Illustrator vorgenommen (Abb. 19 B). Das Farbkonzept für die Facettendarstellung in Adobe Illustrator findet sich im Anhang 11.2.

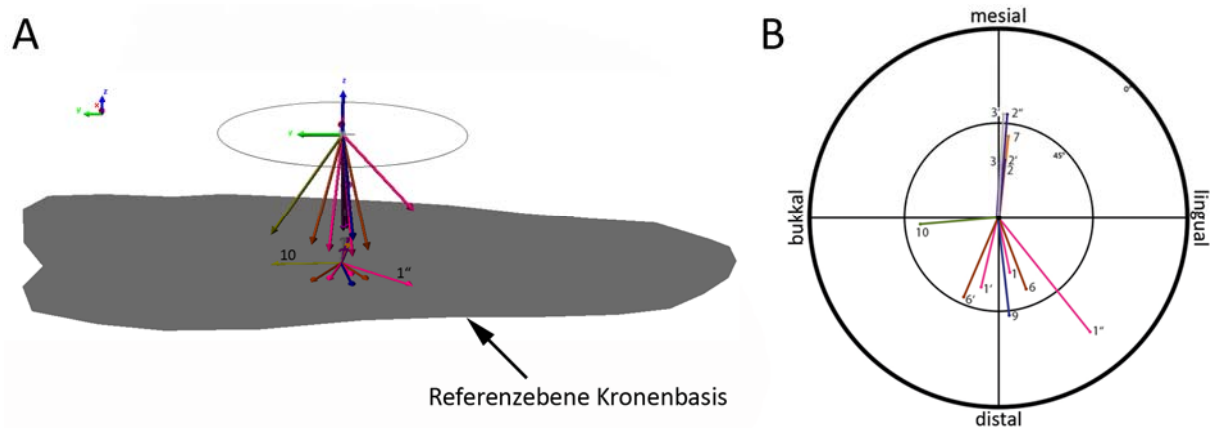


Abb. 19: A: Erstellung des okklusalen Kompasses in PolyWorks. Hier sind die rückprojizierten, in den Nullpunkt des Koordinatensystems versetzten und auf Länge 1 normierten Normalenvektoren zu sehen, die die Neigung der Facetten anzeigen. Auf der Ebene Kronenbasis (grau) sind die verdoppelten und auf die Ebene projizierten Vektoren zu sehen. Zur Orientierung wurden die Facetten 1" und 10 gekennzeichnet. B: Grafische Darstellung des okklusalen Kompass nach der Nachbearbeitung in Adobe Illustrator.

5.7.3. Quantifizierung des rekonstruierten Kaupfades

Nach der Rekonstruktion eines Kaupfades mit dem OFA erfolgte eine Quantifizierung des Ergebnisses. Dazu wurden die Punkte des ermittelten Kaupfades aus dem OFA exportiert und als Punktwolke in PolyWorks in das IMInspect-Modul importiert. Da die importierten Punkte keine messbaren Objekte in PolyWorks darstellen, mussten sie „nachgezeichnet“ werden. Dazu wurde auf jeden Punkt des Kaupfades ein Punkt gesetzt. Anschließend wurde für jede Phase des Kauschlages ein Vektor gesetzt. Dazu wurden die zu einer Phase gehörigen Punkte markiert und ein mittlerer Vektor erzeugt. Des Weiteren wurden eine x-y-Ebene und ein auf der x-Achse liegender Vektor, der mesiale Referenzvektor, als Referenzobjekte erstellt. Die x-y-Ebene entspricht dabei der Kronenbasis, der mesiale Referenzvektor der Mesialrichtung des Zahns. Die Kaupfad-Vektoren wurden verdoppelt und jeweils einmal auf die x-y-Ebene projiziert.

Mithilfe dieser Referenzobjekte wurden die folgenden Winkel gemessen (Abb. 20, Abb. 21):

Eintrittswinkel (E): Der Winkel, in dem der untere Molar in okklusaler Ansicht von bukkal in das Mesostyl des Oberkiefermolaren hineingreift. Gemessen zwischen dem projizierten Vektor der Phase I und dem mesialen Referenzvektor.

Austrittswinkel (A): Der Winkel, in dem der untere Molar in okklusaler Ansicht von der zentralen Okklusion ausgehend aus dem oberen Molaren herausfährt. Gemessen zwischen dem projizierten Vektor der Phase II und dem mesialen Referenzvektor.

Neigungswinkel bei Inkursion (N_i): Dieser Winkel beschreibt die Neigung des Unterkiefers während der Phase I in Relation zu der Kronenbasis des Zahns. Gemessen zwischen dem Vektor der Phase I und dem projizierten Vektor der Phase I.

Neigungswinkel bei Exkursion (N_e): Dieser Winkel beschreibt die Neigung des Unterkiefers während der Phase II in Relation zu der Kronenbasis des Zahns. Gemessen zwischen dem Vektor der Phase II und dem projizierten Vektor der Phase II.

A und N_e sind nur messbar, wenn es sich um einen zweiphasigen *power stroke* handelt.

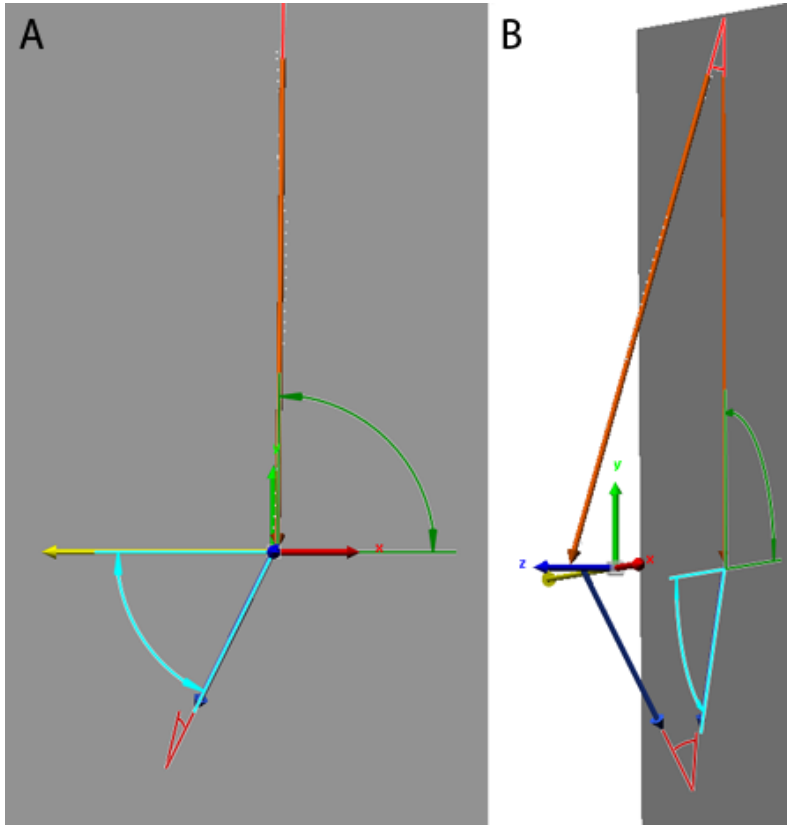


Abb. 20: Winkelmessungen am Kaupfad von *Diacodexis* in Poly-Works. A: okklusale Ansicht; B: distale Ansicht. Der lange, orange-farbene Vektor repräsentiert die Phase I, der kürzere, dunkelblaue Vektor die Phase II des Kauschlages. Der mesiale Referenzvektor ist gelb eingefärbt, die x-y-Ebene grau. E = grün; A = hellblau; Ni/Ne = rot.

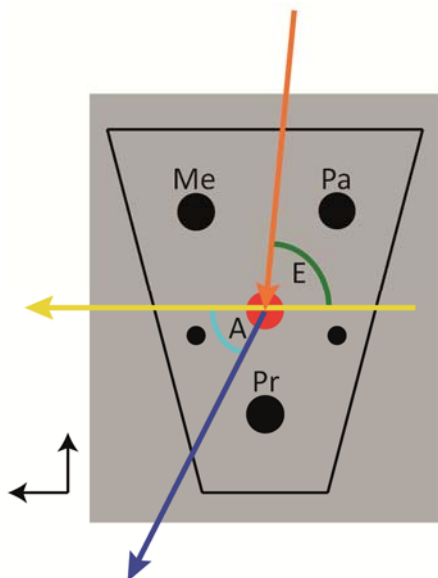
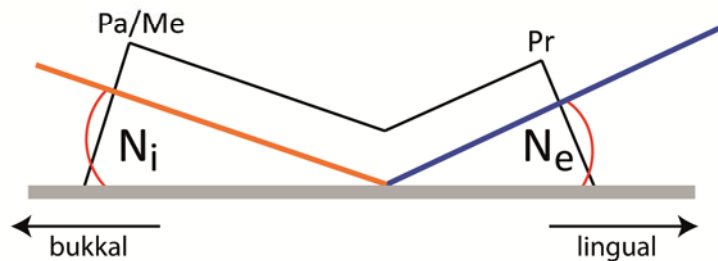


Abb. 21: Schematische Darstellung der Winkelmessung am rekonstruierten Kaupfad in okklusaler und mesialer Ansicht. Farbschema wie in Abb. 20.



5.7.4. Der Mastikationskompass

Der Mastikationskompass nach Koenigswald et al. (2012) ist ein Werkzeug zur Visualisierung der Mastikationsbewegung (Abb. 22). Dargestellt wird dabei grundsätzlich die Bewegung des linken Unterkiefers. Es wird zum einen die Bewegungsrichtung, gemessen in Relation zur Sagittalebene, abgebildet. Eine mesiale Bewegungsrichtung findet bei einem Winkel von 0° oder 360° , eine linguale bei 90° , eine distale bei 180° und eine bukkale Bewegungsrichtung bei 270° statt. Im Kompass wird die Bewegungsrichtung durch die Ausrichtung der Pfeile angezeigt (die verlängerte Pfeilspitze zeigt auf die jeweilige Gradzahl). Der Pfeil im dritten Quadranten (rot markiert in Abb. 22) repräsentiert die Bewegung der Phase I (gemessen über den Eintrittswinkel, siehe Kapitel 5.7.3), der Pfeil im ersten Quadranten (grün markiert in Abb. 22) die Bewegung in der Phase II (gemessen über den Austrittswinkel, siehe Kapitel 5.7.3). Der Punkt im Mittelpunkt des Kompasses, der zwischen den beiden Pfeilen liegt, repräsentiert die zentrale Okklusion. Zum anderen wird die Inklination angezeigt, also die Neigung des Unterkiefers in Relation zu einer Ebene, die sich zwischen den Zervikalebene von M1 bis M3 in den Zahnreihen beider Seiten aufspannt.

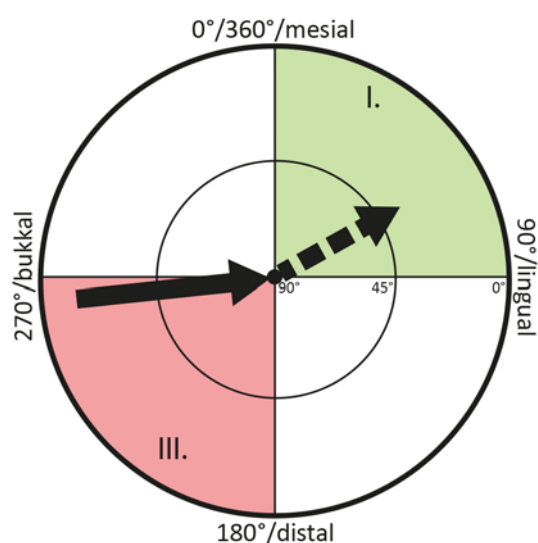


Abb. 22: Beispiel für einen zweiphasigen Mastikationspfad, dargestellt im Mastikationskompass. Der Pfeil in Quadrant III. (rot) repräsentiert die Bewegungsrichtung des linken Unterkiefers in Phase I des *power stroke*, der sich mit leicht mesialer Tendenz in einem Winkel von 87° von bukkal nach lingual bewegt. Der Mittelpunkt des Kompasses markiert die zentrale Okklusion. Der Pfeil in Quadrant I. (grün) zeigt die Bewegung in Phase II, in der eine stärker mesial gerichtete Bewegung (56°) stattfindet. Die Länge der Pfeile zeigt die Neigung an, die hier in Phase II (41°) steiler ist als in Phase I (18°). Der gestrichelte Pfeil in Phase II markiert eine invers gerichtete Neigung - während in Phase I eine Aufwärtsbewegung stattfindet, ist es in Phase II eine abwärts gerichtete Bewegung.

An den untersuchten fossilen Stücken ist es nicht immer möglich, die Winkel für Richtung und Inklination auf diese Weise zu messen, daher wird auf die im vorangegangenen Kapitel beschriebene Methode der Messung der Winkel im OFA zurückgegriffen. Im Mastikationskompass wird die Neigung durch die Länge der Pfeile dargestellt. Im Kreismitelpunkt liegt ein Neigungswinkel von 90° , während an der Außengrenze des Kreises der Neigungswinkel 0° beträgt. Eine steile Neigung wird also durch einen kurzen Pfeil dargestellt, während eine flache Neigung durch einen langen Pfeil repräsentiert wird. Eine inverse Neigung wird durch eine gestrichelte Linie angezeigt (Abb. 22). Durch die Darstellung des Kaufpades im Mastikationskompass lassen sich die Kaubewegungen unterschiedlicher Taxa nebeneinander darstellen, so dass ein direkter, optischer Vergleich der Bewegungen möglich ist.

5.7.5. Schmelzkanten-Index

Der Schmelzkanten-Index wurde von Kay (1975), (1978) benutzt, um Nahrungspräferenzen verschiedener Primaten mit bestimmten Zahnstrukturen zu korrelieren. Er zeigte, dass folivore Primaten einen höheren Index und damit längere Schmelzkanten besitzen, als frugivore Taxa. Bei Kay wurde der Index als Scherkanten-Index bezeichnet, erhält in dieser Studie jedoch den neutralen Namen Schmelzkanten-Index, um nicht direkt eine Funktion zu implizieren. Zahlreiche Autoren verwendeten die Methode seitdem, ebenfalls meist an verschiedenen Primatengruppen (Kay und Hylander 1978, Kay und Covert 1984, Anthony und Kay 1993, Kirk und Simons 2001).

Der Schmelzkanten-Index ist nach Kay (1978) der Quotient aus der Summe der Schmelzkanten auf der Okklusalfäche eines Zahnes und der mesiodistalen Länge desselben Zahnes, ist also somit ein größenunabhängiger Wert, der einen Vergleich der

Schmelzkantenlängen zwischen unterschiedlich großen Taxa möglich macht. Strait (1993) hat gezeigt, dass auch Verhältnisse aus Körpermasse und Schmelzkantenlänge sowie Zahnoberfläche und Schmelzkantenlänge nutzbar sind. Die besten Werte zeigte der Index aus Schmelzkantenlänge und Körpermasse, der jedoch an fossilen Taxa nicht durchführbar ist. Hier muss also auf die Zahnlänge oder die Zahnoberfläche zurückgegriffen werden.

In dieser Arbeit soll der Schmelzkanten-Index nicht der Rekonstruktion der Nahrungspräferenz dienen, sondern vielmehr darstellen, in wie weit sich die bukkalen Schneidkanten bei den untersuchten Artiodactyla unterscheiden. Er wurde aus der Schmelzkantenlänge und der mesiodistalen Länge des Zahnes gebildet. Die Schmelzkanten wurden als Linien in PolyWorks im Modul IMEdit auf das Modell aufgetragen. Anschließend wurde ihre Länge im Modul IMInspect vermessen und die gesamte Länge der bukkalen Schmelzkanten anschließend zusammengerechnet. Die mesiodistale Zahnlänge wurde ebenfalls im Modul IMInspect am ausgerichteten Zahn entlang der X-Achse an der breitesten Stelle des Zahns gemessen. Für die Ermittlung der Indizes wurde die Summe der Schmelzkantenlänge durch die mesiodistale Länge des Zahns dividiert.

6. Ergebnisse

6.1. Dentale Morphotypen der frühen Artiodactyla

In der frühen Evolution der Artiodactyla, der paläogenen Radiation dieser Gruppe, kommt es vor allem in den oberen Molaren zu zahlreichen Konfigurationen von Höckern in Bezug auf ihre Anzahl, Anordnung und Gestalt. Dies geschieht unabhängig voneinander in unterschiedlichen Linien auf ähnliche Art und Weise. Für eine übersichtliche Darstellung und Unterscheidung der untersuchten Taxa wurden diese, unabhängig von der Systematik, anhand ihrer oberen Molaren in eine Reihe schematischer dentaler Morphotypen eingeordnet. Es handelt sich grundsätzlich um brachydonte Zähne. Bei der Zuordnung spielen vier Kriterien eine Rolle:

- (1) Der Umriss des Zahns in okklusaler Aufsicht (subtriangulär, triangulär, subrectangulär, rectangulär, subquadratisch, quadratisch).
- (2) Die Anzahl der Höcker, wobei zwischen Haupt- und Intermediärhöckern unterschieden wird.
- (3) Die Anordnung der Höcker auf der okklusalen Oberfläche.
- (4) Die Gestalt der Höcker (bunodont, bunosenodont, selenodont).

Die untersuchten Taxa lassen sich unter Einbezug dieser vier Kriterien in sieben dentale Morphotypen unterscheiden (Abb. 23), die in den folgenden Kapiteln näher beschrieben werden. Der Morphotyp 1 stellt die basale Morphologie innerhalb der Artiodactyla dar, der Morphotyp 7 die am stärksten abgeleitete Form. Es handelt sich jedoch von Morphotyp 1 bis 7 nicht um eine direkte Entwicklungslinie.

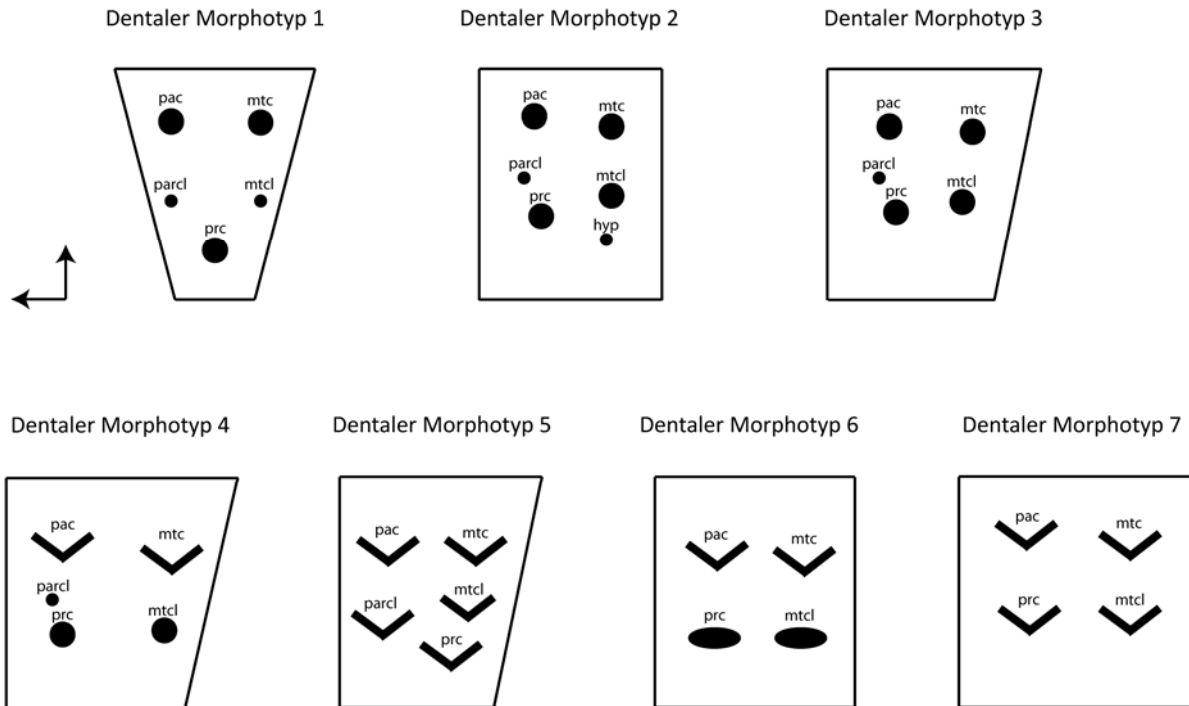


Abb. 23: Die dentalen Morphotypen 1 bis 7 repräsentieren Evolutionsstadien der Molarenform innerhalb der frühen Paarhufer. Sie unterscheiden sich durch den Umriss in okklusaler Aufsicht, sowie Anzahl, Anordnung und Morphologie der Höcker. Die Homologie von Höckern spielt für die funktionelle Betrachtung der unterschiedlichen Morphotypen keine Rolle. Die Morphotypen 1 bis 7 stehen nicht in einer direkten Entwicklungslinie, obwohl es sich bei Morphotyp 1 um die basalste und bei Morphotyp 7 um die am weitesten abgeleitete Morphologie handelt.

Vielmehr sollen die Morphotypen einzelne Evolutionsstadien der Zahnoberflächengestalt und damit verbundene Kaufunktionen in Bezug auf die Bewegung und die Effizienz in der frühen Entwicklung der Artiodactyla aufzeigen.

Es sind drei bunodonte Morphotypen (1 bis 3), die jeweils unterschiedliche Konfigurationen der lingualen Höcker zeigen: ein lingualer Höcker (Protocon) und zwei linguale Höcker unterschiedlichen Ursprungs (Protocon und Hypocon/Protocon und Metaconulus). Die Morphotypen 4 und 5 repräsentieren bunosenodonte und selenodonte fünfhöckerige obere Molaren, während die Morphotypen 6 und 7 bunosenodonte und selenodonten vierhöckerige obere Molaren einschließen. Der Morphotyp 7 entspricht im Wesentlichen der Kronenform, die auch bei vielen rezenten Vertretern der Artiodactyla

zu finden ist. Allerdings haben die untersuchten paläogenen Taxa ausschließlich brachydonte Zähne, während bei späteren Formen häufig die Kronenform des Morphotyp 7 mit Hypsodontie kombiniert ist. Eine detaillierte Beschreibung der einzelnen Morphotypen erfolgt im Ergebnisteil, zusammen mit den jeweils zugehörigen Taxa, die in den folgenden Kapiteln in das Konzept der dentalen Morphotypen eingebettet sind.

6.2. Dentaler Morphotyp 1

Der dentale Morphotyp 1 repräsentiert die basale Zahnmorphologie im Fossilbericht der Artiodactyla und kommt dem tribosphenischen Molaren am nächsten (Abb. 24). Der obere Molar zeigt die zwei bukkalen Höcker Paracon und Metacon und den lingualen Protocon. Diese drei Haupthöcker bilden ein gleichschenkliges Dreieck, wobei der linguale Höcker die Spitze darstellt. Zwischen dem Protocon und den beiden bukkalen Höckern ist jeweils ein intermediärer Höcker ausgebildet. Diese beiden, Paraconulus und Metaconulus, sind etwa gleich groß, aber deutlich kleiner als die Haupthöcker. Alle Höcker sind bunodont. Der Umriss der Molaren ist triangulär mit einer stumpfen Spitze an der lingualen Seite. *Diacodexis* wird diesem dentalen Morphotyp zugeordnet, des Weiteren fallen einige andere basale eozäne Vertreter der Dichobunoidea (z.B. *Bunophorus* SINCLAIR, 1914, *Protodichobune* LEMOINE, 1878, *Messelobunodon* FRANZEN & KRUMBIEGEL, 1980) in diese Gruppe.

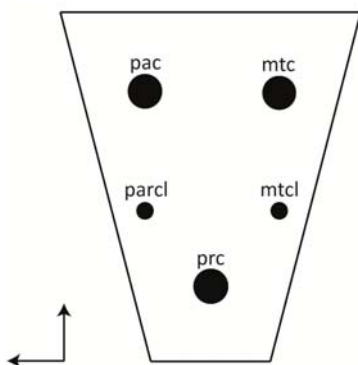


Abb. 24: Der dentale Morphotyp 1 ist durch einen triangulären Umriss gekennzeichnet. Die drei Haupthöcker bilden ein gleichschenkliges Dreieck und die zwei Nebenhöcker sind symmetrisch darin angeordnet. Sämtliche Höcker sind bunodont.

6.2.1. Diacodexis

Eine systematische und stratigraphische Einordnung sowie Beschreibung von *Diacodexis* erfolgte in der Einleitung (siehe Kapitel 3.1.1).

Morphologie

Diacodexis besitzt wenig spezialisierte, tribosphenische Molaren (Abb. 25). Das brachydonte und bunodonte Gebiss weist eine vollständige eutherische Zahnformel (3.1.4.3) im Ober- und Unterkiefer auf. Ein kurzes Diastema trennt die vorderen Prämolaren von den mesial angrenzenden Zähnen. Die Incisiven sind klein und unspezialisiert, während die Caninen etwas größer ausgebildet sind und erstere überragen. Die unteren Caninen können je nach Spezies reduziert und incisiviform sein, während der p1 caniniform ausgebildet ist (Rose 1996). Die Prämolaren sind einfach gebaut, länger als breit und spitz, der p3 ist länger als der p4.

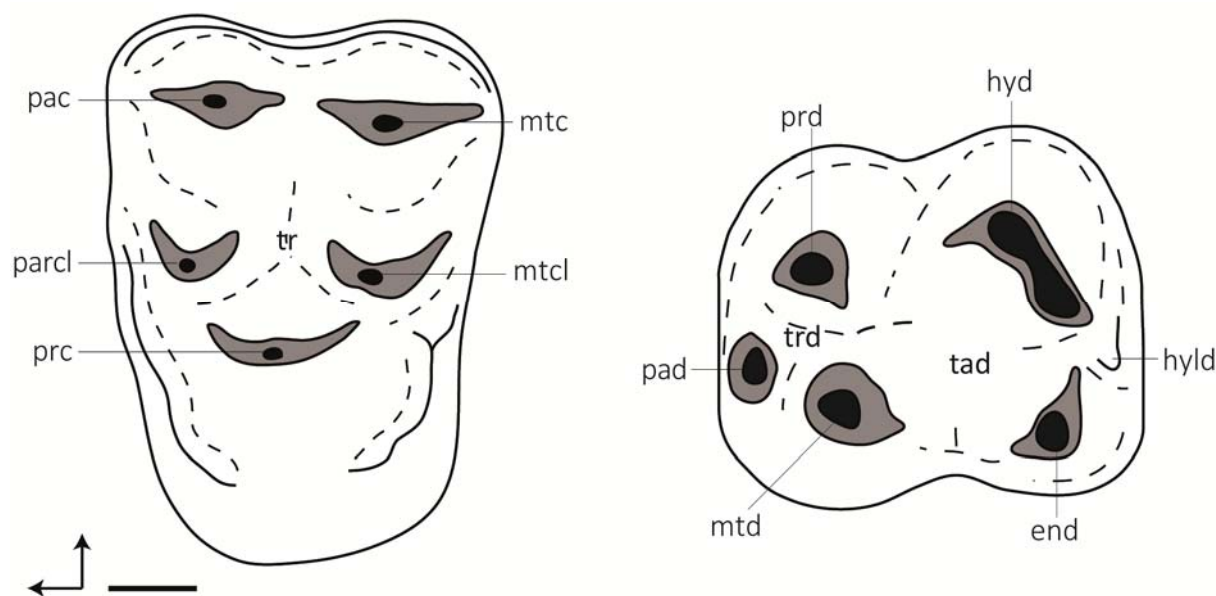


Abb. 25: Schematische Zeichnung eines oberen (links) und unteren (rechts) Molaren von *Diacodexis*. Das Hypoconulid in den unteren Molaren ist an m1 und m2 unterschiedlich stark ausgebildet und nicht immer vorhanden. Maßstab 1 mm.

Die oberen Molaren besitzen drei Haupthöcker, die ein gleichschenkliges Dreieck bilden (Abb. 25). Bukkal gelegen sind Paracon und Metacon, lingual der Protocon. Zwischen den bukkalen und dem lingualen Höcker befinden sich zwei kleinere Zwischenhöcker, Paraconulus und Metaconulus. Ein Hypocon ist nicht vorhanden. Der Umriss der Molaren ist dreieckig. An der bukkalen Zahnseite ist ein deutliches Cingulum ausgebildet. Ein Mesostyl dagegen, ist nicht ausgebildet, jedoch kann die Rinne zwischen Paracon und Metacon, die als Führungsschiene für das Hypoconulid des unteren Molars fungiert, als mesostylartige Struktur betrachtet werden. An den unteren Molaren bauen Protoconid, Paraconid und Metaconid das mesiale Trigonidbecken auf, während Hypoconid und Entoconid das distale, recht große und eingetiefte Talonidbecken bilden. Das Hypoconulid ist an m1 und m2 meist vorhanden aber sehr klein ausgebildet. Am m3 dagegen ist das Hypoconulid groß ausgeprägt, wodurch der Zahn weit nach distal ausgezogen wird.

Abnutzung und Facettenbildung

An den oberen und unteren Molaren von *Diacodexis* bilden sich durch die Be- und Abnutzung der Zähne beim Kauvorgang typische Attritionsfacetten aus. Insgesamt können bis zu acht Facettenpaare unterschieden werden (Abb. 26). Zusätzlich dazu ist ein abrasiver, vor allem apikaler Abtrag der Zähne zu beobachten. Nach der Terminologie von Butler (1973) treten die Attritionsfacetten 1, 2, 3, 5, 6, 7, 9 und 10 auf. Bei der Untersuchung von 55 Exemplaren zeigte sich, dass oft nicht alle der acht möglichen Facetten ausgebildet sind und die Abnutzung einzelner Facetten ebenso recht variabel sein kann. Dies liegt in der Individualität des Kauvorgangs begründet, die besonders bei bunodonten Zähnen eher hoch ist. Auch variieren Form und Größe aller Facetten stark mit dem Grad der Abkautung. Die Facetten 5 und 10 entstehen in der Phase II des Mastikationsvorgangs, während die übrigen Facetten in Phase I gebildet werden. Die

Lage der jeweiligen Facetten ist in Abb. 26 zu sehen und wird im Folgenden detailliert beschrieben.

Facette 1 entsteht im oberen Molaren an der distalen Flanke des Metacons. Der Metacon weist sowohl mesial als auch distal recht scharf abgegrenzte, schmale Flanken auf, so dass von einem Grat gesprochen werden kann. Entlang dieses distalen Grates entsteht Facette 1 zunächst auf dem Schmelz, bis es mit zunehmender Abkauung zur Dentinfreilegung zwischen einem bukkalen und einem lingualen Schmelzband kommt. Es entsteht so eine langgezogene Dentinfläche zwischen den Schmelzbändern, die unterschiedlich stark ausgekolkt werden kann und so zwei funktionelle Scherkanten entstehen lässt. Es können Teilfacetten auf der distalen Flanke des Metaconulus (Facette 1'), sowie auf dem distobukkalen Cingulum (Facette 1'') entstehen. Facette 1, 1' und 1'' können mit zunehmender Abkauung zu einer großen miteinander verbundenen Fläche verschmelzen. Im unteren Molaren entsteht die Facette 1 mesial am Protoconid und erstreckt sich über die ganze mesiale Zahnseite bis unter das Paraconid. Mit der Facette 1 des oberen Molaren kollidiert dabei hauptsächlich der Teil unterhalb des Protoconids, später kommt es dann zum Kontakt zwischen Facette 1' und Facette 1'' des oberen Molaren und dem mesialen Paraconid. Am unteren Molaren ist keine Differenzierung der Facette 1 festzustellen. Am unteren m3 ersetzt das prominente und weit nach distal ausgezogene Hypoconulid die mesiale Flanke des nächsten Molaren und bietet die Kontaktfläche für die Facette 1 des M3.

Facette 2 entsteht an der mesialen Flanke des Paracons, die aufgrund ihrer ebenfalls gratartigen Ausbildung als Präparacrista bezeichnet werden kann. Auch hier bildet sich, wie bei Facette 1, die Facette entlang der Crista auf dem Schmelz, bis es zu einer länglichen Dentinfreilegung zwischen einem bukkal und einem lingual gelegenen

Schmelzband kommt. So entstehen auch hier mit zunehmender Auskolkung des Dentins zwei funktionale Schmelzkanten. Es werden Teilfacetten der Facette 2 auf der mesialen Flanke des Paraconulus (Facette 2') und auf dem mesiobukkalen Cingulum (Facette 2'') angelegt. Facette 2, 2' und 2'' können mit zunehmender Abkautung zu einer großen zusammenhängenden Fläche verschmelzen. Im unteren Molaren entsteht Facette 2 an den distalen Flanken des Protoconids und Metaconids. Mit zunehmender Abnutzung dehnt sie sich vor allem an der Protoconidflanke bis zu der Rinne zwischen Protoconid und Hypoconid aus und kann so eine große Fläche einnehmen.

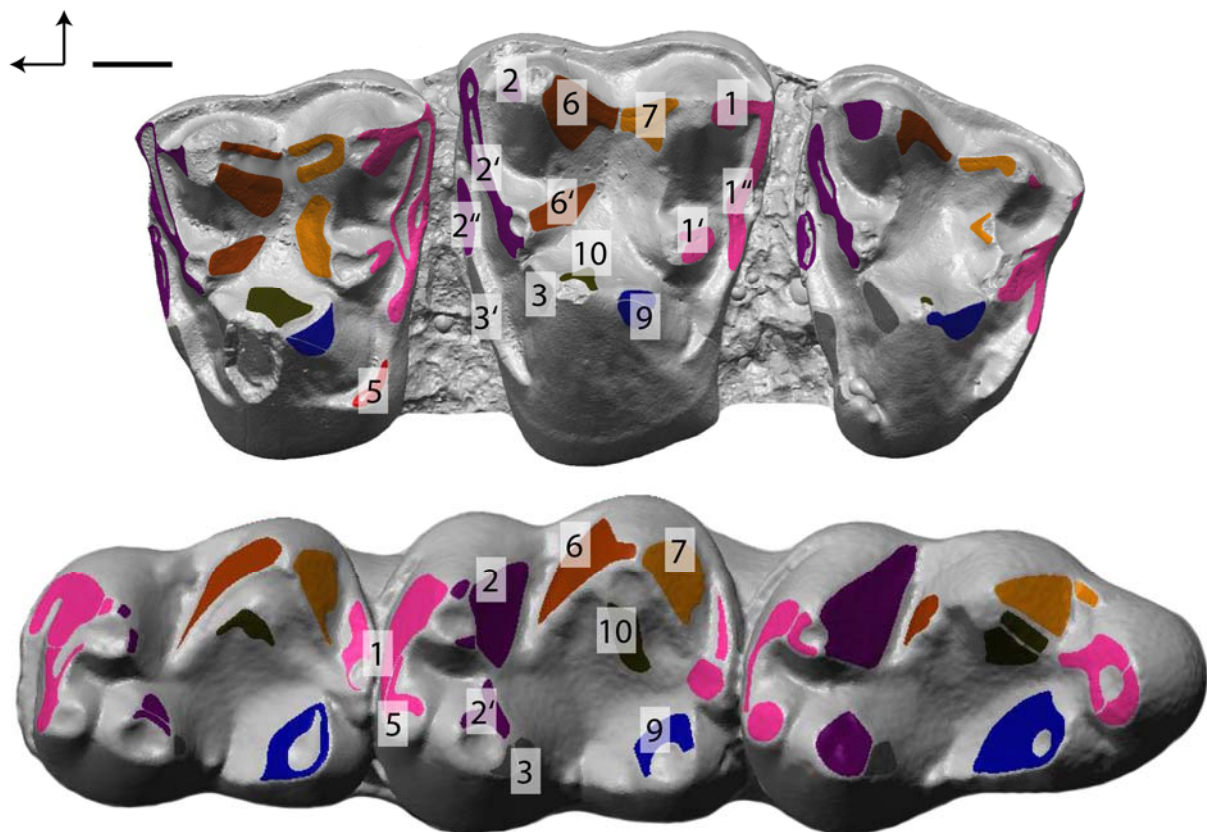


Abb. 26: Obere (USNM Cat. No. 16101, M1-3) und untere Molarenreihe (CM 62046, m1-3) von *Diacodexis* mit den acht möglichen Facettenpositionen. Die Facetten 1, 1' und 1'', sowie 2, 2' und 2'' und 3 und 3' werden jeweils als funktionale Einheit betrachtet, da sie in der Regel nur eine Facettenposition im antagonistischen unteren Molaren kontaktieren und mit zunehmender Abnutzung zu einer Fläche verschmelzen können. Die Facette 5 wurde an dem unteren Molaren nicht beobachtet, ihre Position jedoch trotzdem eingetragen. Maßstab 1 mm. (ABGUSS, SCAN)

An der mesialen Flanke des Protocons wird Facette 3 angelegt. Eine Teilfacette kann auf dem mesiolingualen Cingulum entstehen (Facette 3'), eine Fusion der Facetten 3 und 3' wurde nur bei stark abgenutzten Zähnen beobachtet. Facette 3 entsteht nicht entlang des mesialen Protocongrates, sondern lingual von diesem. Eine Freilegung von Dentin wurde hier auch bei starker Abkautung nicht beobachtet. Die Facette wird durch die apikale Abtragung des Protocons ebenfalls abgetragen. Im unteren Molaren liegt die Position der Facette 3 an der distalen Flanke des Metaconids. Die Differenzierung der Facetten 3 und 2 ist mit fortschreitender Abkautung auf den unteren Molaren nicht mehr eindeutig möglich.

Facette 5 entsteht auf dem distolingualen Cingulum. Bei vielen Individuen ist sie nicht vorhanden. An den unteren Molaren wird die Facette 5, wenn vorhanden, mesial am Paraconid angelegt.

Entlang der distalen Flanke des Paracons wird die Facette 6 gebildet. Sie ist zunächst schmal, kann sich mit zunehmender Abkautung jedoch über die gesamte distale Seite des Paracons ausbreiten, wobei es dann in der Regel auch zur Dentinfreilegung im Bereich des dann abgetragenen Grates kommt. Auf der distalen Flanke des Paraconulus kann eine Teilfacette 6' entstehen, die im Zuge der Abnutzung mit der Facette 6 verschmelzen kann. Im unteren Molaren entsteht die Facette 6 an der mesialen Flanke des Hypoconids, unterhalb des Grates.

Facette 7 entsteht an der mesialen Flanke des Metacons. Die Entwicklung ist ähnlich wie bei Facette 6; zunächst schmal, kann sie sich mit zunehmender Abkautung und fortschreitender Dentinfreilegung, die im Bereich des Grates beginnt, über die gesamte mesiale Seite des Metacons ausdehnen. Auf der mesialen Flanke des Metaconulus kann die Teilfacette 7' angelegt werden, die in einem späteren Stadium der Abnutzung mit

Facette 7 verschmelzen kann. Die antagonistische Facette im unteren Molaren ist an der distalen Flanke des Hypoconids positioniert und dehnt sich dort über die gesamte Höckerseite aus.

Unterhalb des Grates an der distalen Flanke des Protocons liegt Facette 9. Sie ist klein und sichelförmig und wandert mit dem apikalen Abtrag des Protocons auf der Höckerflanke nach zervikal bis sie ebenfalls abgetragen wird. Die entsprechende Facette im unteren Molaren entsteht mesial am Entoconid und fällt von da aus in das Talonidbecken ein.

Facette 10 entsteht an der bukkalen Flanke des Protocons. Mit zunehmender Abkautung und dem damit verbundenen apikalen Abtrag des Protocons kann es zur Abtragung der Schmelzfacette kommen, so dass ein ausgekolktes Dentinfeld an dieser Position entsteht. Die antagonistische Kontaktfläche im unteren Molaren ist die linguale Flanke des Hypoconulids bei der Exkursivbewegung des Unterkiefers.

Im Zuge der Abkautung kommt es auf den Attritionsfacetten zum Abtrag von Schmelz und zu der Freilegung von Dentin. Diese kann durchaus funktional sein, wie die unter der Entstehung von Facette 1 und 2 beschriebene Bildung zweier funktionaler Scherkanten an den Flanken von Paracon und Metacon. Außerdem bewirkt die Abrasion einen apikalen Abtrag, der jedoch an verschiedenen Höckern unterschiedlich stark ausfallen kann. Auch die Nahrungspräferenzen des jeweiligen Individuums haben einen Einfluss auf diese Entwicklung (siehe Kapitel 7.4). Je weiter die Abkautung fortschreitet, desto größer werden auch die Dentinfreilegungen, die durch den abrasiven apikalen Abtrag entstehen. Zuerst betroffen ist davon bei *Diacodexis* im oberen Molaren in der Regel der Protocon, anschließend die Spitzen von Paraconulus und Metaconulus.

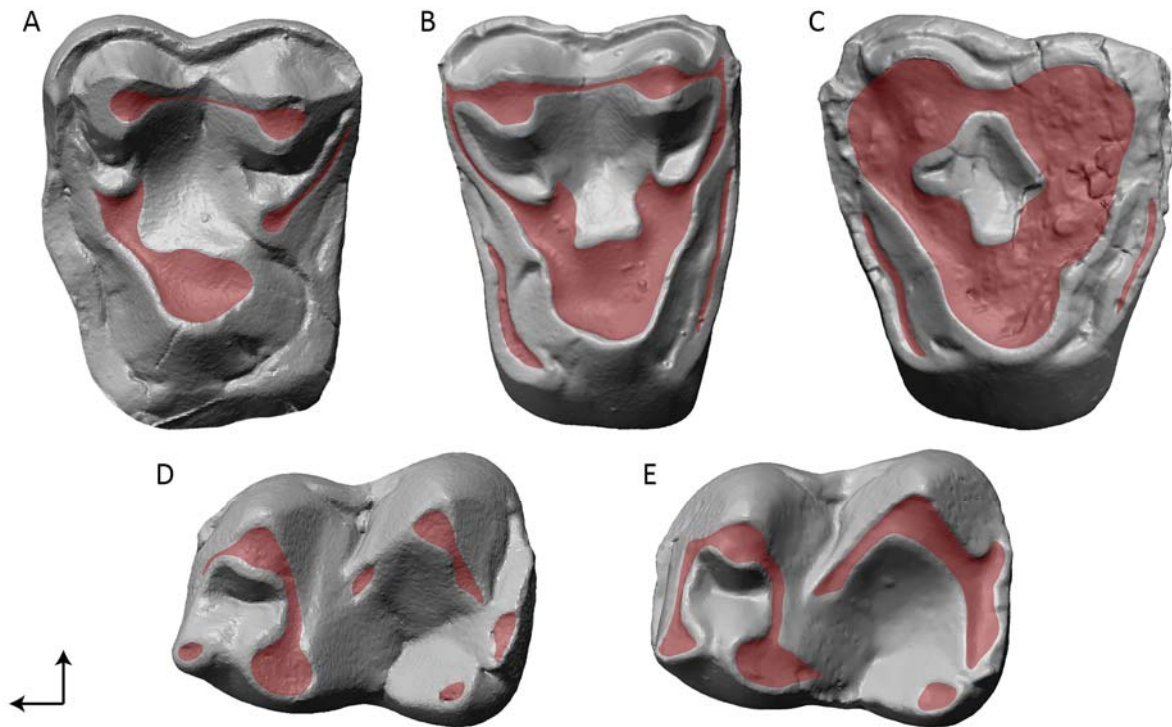


Abb. 27: Abnutzung und Dentinfreilegung (rot) bei *Diacodexis*. A: Zunächst verbinden sich die Dentinfelder von Protocon und den Intermediärhöckern, hier Paraconulus (M2, USNM 493160). B: Die Dentinfelder des Protocons und der Intermediärhöcker sind verschmolzen, über die Außenflanken von Paraconulus und Metaconulus ist auch die Verbindung zu den bukkalen Dentinfeldern gegeben. Das Relief und damit die funktionellen Strukturen sind bukkal noch vorhanden. (M2, Cat. No. 6695 (USNM)). C: Das Relief des Zahns ist vollständig eingeebnet, sämtliche funktionellen Strukturen sind abgetragen. Bis auf eine kleine Schmelzinsel im tiefsten Punkt des Trigons ist der Schmelz abgetragen (M1, USNM 525079). D: An den unteren Molaren verbinden sich zuerst die Dentinfelder der Trigonidhöcker, hier die von Metaconid und Protoconid (m1, USNM 493491). E: Sämtliche Dentinfelder der Trigonidhöcker sind verschmolzen, auch um das Talonid herum entstehen lange, sich verbindende Dentinfelder (m1, USNM 524262). Nicht maßstabsgetreu. (ABGUSS, SCAN)

An den bukkalen Höckern findet der Schmelzabtrag in der Regel mehr von den Seiten durch Attrition statt, als von den Höckerspitzen durch Abrasion, jedoch kommt es früher oder später auch hier zu apikalem Abtrag. Mit fortschreitender Abnutzung kommt es zu einer Verschmelzung der Dentinfelder von Protocon, Paraconulus und Metaconulus (Abb. 27 A). Der Protocon ist dann bereits relativ weit abgetragen, doch die bukkalen Höcker sind noch deutlich als solche zu erkennen. Im weiteren Verlauf der Abnutzung verbinden sich auch die Dentinfelder der bukkalen Höcker mit dem Dentinfeld im lingualen Bereich des Zahns (Abb. 27 B). Schließlich werden die bukkalen Höcker

abgetragen (Abb. 27 C). Zu diesem Zeitpunkt ist das Relief des gesamten Zahns deutlich eingeebnet und die funktionellen Strukturen der Höcker und Grate sind nicht mehr vorhanden. An den unteren Molaren kommt es nach dem Abtrag an den Höckerspitzen zunächst zu einer Verbindung der Dentinfelder der Trigonidhöcker miteinander (Abb. 27 D). Im weiteren Verlauf wird der Schmelz entlang der mesialen und distalen Grate des Hypoconids abgetragen, so dass es auch hier zur Fusion der Dentinfelder kommt (Abb. 27 E).

OFA-Rekonstruktion der Kaubewegung

Für die Rekonstruktion der Kaubewegung von *Diacodexis* wurden m2 und m3 des Unterkiefers CM 62046 und der M2 von NMNH Cat. No. 5611 verwendet. Antagonistische Zähne aus Ober- und Unterkiefer standen nicht zur Verfügung. Die Rekonstruktion im OFA zeigt, dass die beiden Stücke realistische Kollisionen aufzeigen. Fast alle Facettenpositionen zeigen Kollisionen im Laufe des *power strokes*. Der rekonstruierte Kaupfad ist deutlich in zwei Phasen geteilt, die durch die zentrale Okklusion voneinander getrennt sind und sich in Bewegungsrichtung und Neigung voneinander unterscheiden.

In der **Phase I** des *power stroke* bewegt sich der Unterkiefer mit einem flachen Winkel aufwärts und gleichzeitig von bukkal nach lingual. Die erste Kollision der Phase I findet im oberen Molaren an der Außenflanke des Paracons (Facette 2) statt (Zeitschritt 12). Die Kontaktfläche des unteren Molaren liegt an der Position der Facette 2 auf der distalen Flanke des Metaconids. Als nächstes treten die Zähne an der Position der Facette 1 in Kontakt, die im oberen Molaren auf der distalen Flanke des Metacons und im unteren Molaren an der mesialen Flanke des Paraconids liegt (Abb. 28 A, Zeitschritt 17). Während der weiteren Bewegung des Unterkiefers nach lingual vergrößert sich die Kontaktfläche der Facette 1 am oberen Molaren, während sie in den unteren Molaren auf das

Hypoconulid des mesial angrenzenden m2 übergreift (Zeitschritt 27). Im Folgenden wandert die Kontaktfläche auf dem m3 über die mesiale Flanke des Paraconids in bukkale Richtung bis zur Mesialflanke des Protoconids bis der Kontakt schließlich abbricht (Zeitschritt 44). Gleichzeitig wandert sie auf dem m2 über das Hypoconulid in bukkale Richtung und greift dann auf die distale Flanke des Hypoconids über (Facette 7, Abb. 28 B, Zeitschritt 35). Die Kollisionen im Bereich der Facetten 1 und 7 sind zunächst nicht voneinander zu trennen. Der Facette 2-Kontakt, der auf dem unteren Molaren auf der distalen Flanke des Metaconids begonnen hat, wandert im Zuge der Bewegung nach bukkal. Zu dem Zeitpunkt, zu dem der Facette 2-Kontakt etwa zwischen Metaconid- und Protoconidflanke angekommen ist, kontaktiert der obere Molar mit der Außenflanke des Paraconulus erneut die distale Metaconidflanke (Facette 2', Zeitschritt 29). Im Folgenden vergrößert sich der Facette 2'-Kontakt, während der Facette 2-Kontakt weiter über die distale Flanke des Protoconids nach bukkal wandert und dabei auf die mesiale Flanke des Hypoconids übergreift (Facette 6, Zeitschritt 31). Ähnlich wie bei Facette 1 und 7 sind auch Facette 2 und 6 zunächst nicht voneinander zu trennen. Die Facette 1- und Facette 2-Kontakte brechen schließlich fast zeitgleich ab (Zeitschritt 43 und 42), die mittlerweile klar getrennten Kontaktflächen im Bereich von Facette 6 und Facette 7 bleiben noch erhalten (bis Zeitschritt 51 und 56). Unmittelbar nach dem Abbrechen des Kontakts an Facette 1 findet eine neue Kollision zwischen der distalen Flanke des Protoconids im oberen Molaren und dem bukkalen Entoconid des unteren Molaren statt (Facette 9, Abb. 28 B, Zeitschritt 44). Der Facette 9-Kontakt vergrößert sich rasch und wandert über die gesamte bukkale Entoconidflanke in das Talonidbecken hinein. Währenddessen kommt es zu einer kleinen Kollision zwischen der äußeren Metaconulusflanke und der distalen Paraconidflanke des m3 (Facette 1', Zeitschritt 47). Zusätzlich

kollidiert das mesiale Cingulum mit der distalen Metaconidflanke (Facette 3', Zeitschritt 47). Bei Zeitschritt 50 bricht der Facette 2'-Kontakt schließlich ab. Es kommt erneut zu einer Kollision der Facette 1' des oberen Molaren, die diesmal mit dem Hypoconulid des m2 kontaktiert (Zeitschritt 53). Im Folgenden wandert dieser Kontakt, vergleichbar zum Facette 1-Kontakt, auf die mesiale Metaconulusflanke im oberen und die distale Hypoconidflanke im unteren Molaren (Facette 7', Zeitschritt 57). Im unteren Molaren wird die Facette 7 damit zweimal hintereinander durch den oberen Molaren kontaktiert – einmal durch die mesiale Flanke des Metacons und im Anschluss durch die des Metaconulus. Währenddessen kollidieren das distale Cingulum des oberen Molaren und die mesiale Paraconidflanke des m3, was dem Facette 5-Kontakt entspricht (Zeitschritt 54). In Zeitschritt 60 kommt es zu einer kleinen Kollision zwischen dem distolingualen Cingulum, unterhalb der Facette 9, und der Entoconidspitze. Da an keinem der untersuchten Stücke eine Facette an dieser Stelle ausgebildet war, wird diese Kollision als Artefakt der Rekonstruktion betrachtet. Kurz danach ist die **zentrale Okklusion** erreicht (Abb. 28 C, Zeitschritt 61). Zu diesem Zeitpunkt gibt es Kontakte an den Facettenpositionen 3', 5, 7', 9 und 10. Der Kontakt an Facette 10 löst den der Facette 9 direkt ab und wird ab dem Zeitpunkt, wo sich der Kontakt mittig im Talonidbecken befindet als Facette 10 angesprochen. Auch zeigt der Verlauf des rekonstruierten Kaupfades, dass mit Zeitschritt 61 die zentrale Okklusion erreicht ist und es im weiteren Bewegungsablauf zu einer Richtungs- und Neigungsänderung der Unterkieferbewegung kommt. Die bisher nur leicht nach mesial gerichtete Aufwärtsbewegung des Unterkiefers verändert sich in der nun folgenden **Phase II** des *power stroke* zu einer stärker nach mesial gerichteten Abwärtsbewegung. Während dieser finden nun ab Zeitschritt 64 zunächst noch zwei Kollisionen statt (Abb. 28 D). Dies ist zum einen der Kontakt im

Bereich der Facette 10, der sich im oberen Molaren von bukkal nach lingual über die Protoconflanke bzw. -spitze bewegt, während er im unteren Molaren aus dem Talonidbecken über die linguale Flanke des Hypoconids wandert. Zum anderen ist es der Facette 5-Kontakt, der sich auf dem Cingulum des oberen Molaren in bukkale Richtung bewegt. Im unteren Molaren bleibt er auf der Mesialflanke des Paraconids. Nachdem der Facette 5-Kontakt in Zeitschritt 73 abbricht, bleibt einzig der Kontakt im Bereich der Facette 10 erhalten (Abb. 28 E), bis auch dieser schließlich abbricht und damit der *power stroke* beendet ist (Zeitschritt 83). Das Diagramm in Abb. 29 zeigt das sukzessive Auftreten der Facettenkontakte des rekonstruierten *power stroke*.

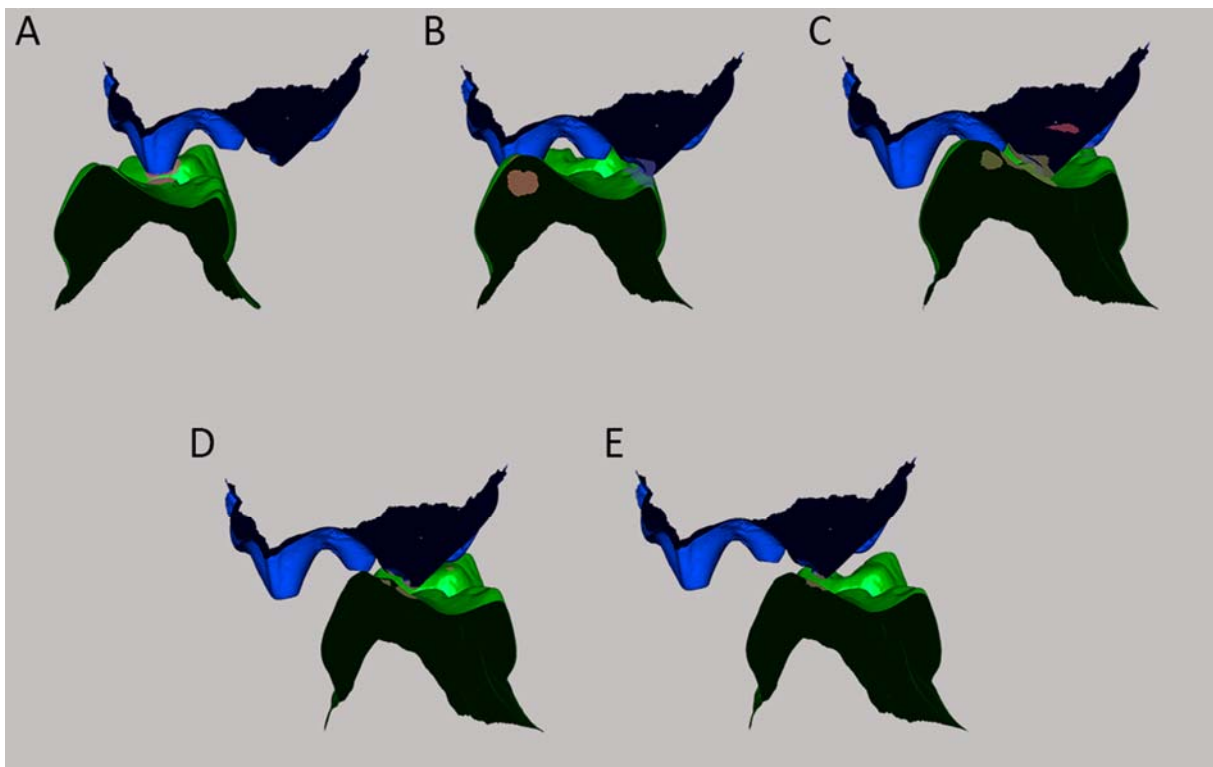


Abb. 28: Kauschlag von *Diacodexis* (M2, Cat. No. 5611 (NMNH); m2-3, CM 62046) im bukkolingualen Profil, Ansicht von mesial. A: Beginn der Phase I; Facette 1-Kontakt zwischen distaler Metaconflanke, mesialer Paraconidflanke (m3) und Hypoconulid (m2). B: Phase I; Facette 7-Kontakt zwischen mesialer Metaconflanke und distaler Hypoconidflanke, Facette 9-Kontakt zwischen Protocon und Entoconid. C: Zentrale Okklusion; Protocon im Talonidbecken (Facette 10). D: Phase II; Facette 10-Kontakt zwischen Protocon und Hypoconid, Facette 5-Kontakt zwischen distalem Cingulum und mesialer Paraconidflanke (m3). E: Ende der Phase II; Facette 10-Kontakt zwischen Protocon und Hypoconid.

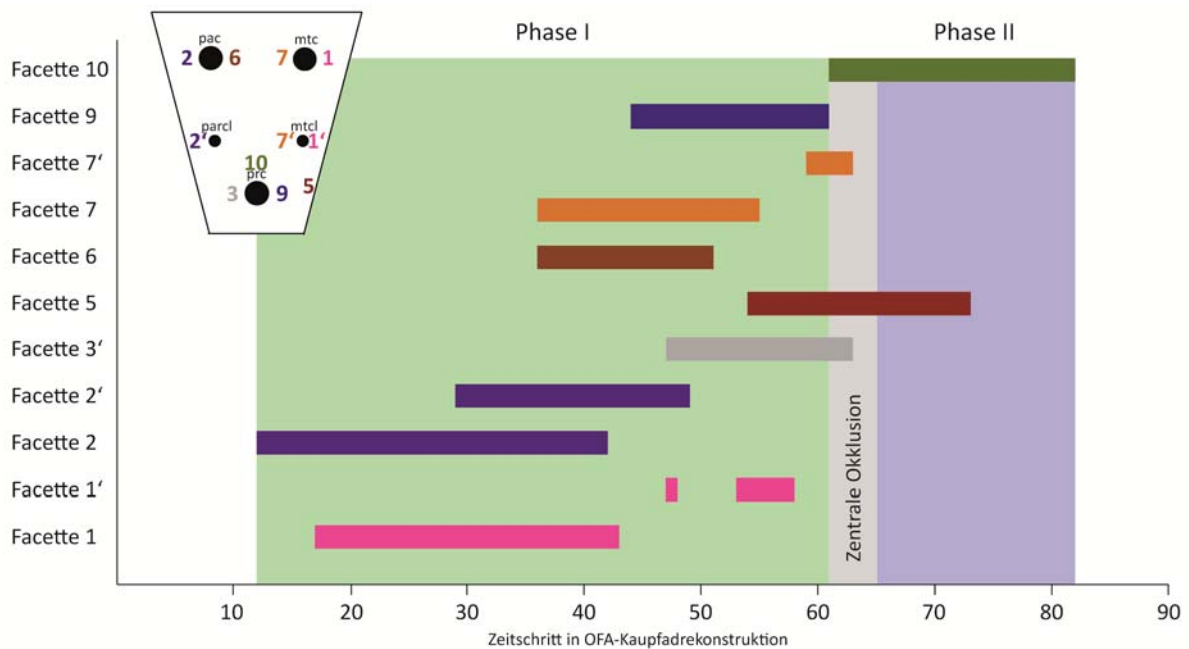


Abb. 29: Facettenkontakte der rekonstruierten Kaubewegung von *Diacodexis*. In der Phase I dominieren zunächst die bukkal am oberen Molaren liegenden Facetten 1 und 2, und etwas später auch 6 und 7. Später in der Phase I kommen die lingual liegenden Facetten 3 und 9 hinzu, sowie 6' und 7'. Der Kontakt auf der Facette 5-Position beginnt bereits am Ende der Phase I, bleibt während der zentralen Okklusion und auch darüber hinaus bestehen. Im Bereich der Facette 10 kommt es während der zentralen Okklusion zur Kollision, die dann in der Phase II erst gemeinsam mit Facette 5 und schließlich als einziger Kontakt fortbesteht. Mit dem Abbrechen dieses Kontakts endet der *power stroke*.

Quantitative Analyse

Eintritts- und Neigungswinkel

Die Vermessung des im OFA rekonstruierten Kaupfades in PolyWorks hat ergeben, dass der Unterkiefer in der Phase I mit einem Eintrittswinkel von 87° in den Oberkiefer eingreift und dabei eine Neigung (N_i) von etwa 17° aufweist. Nach der zentralen Okklusion kommt es zu einer Veränderung von Richtung und Neigung. In Phase II bewegt sich der Unterkiefer in dem Austrittswinkel von 61° jetzt deutlich stärker nach mesial als in Phase I. Die Neigung (N_e) ist invers und mit -30° wesentlich steiler als zuvor (Abb. 30).

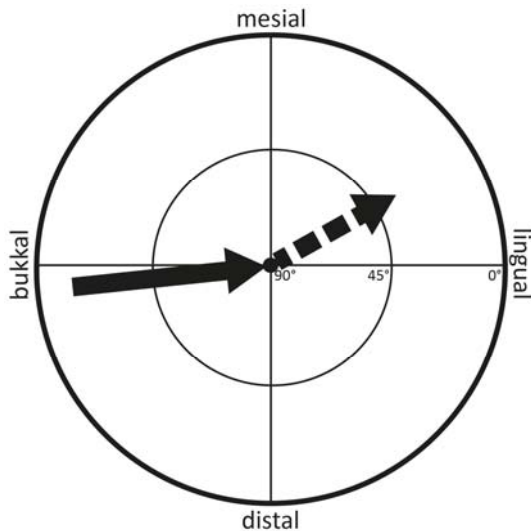
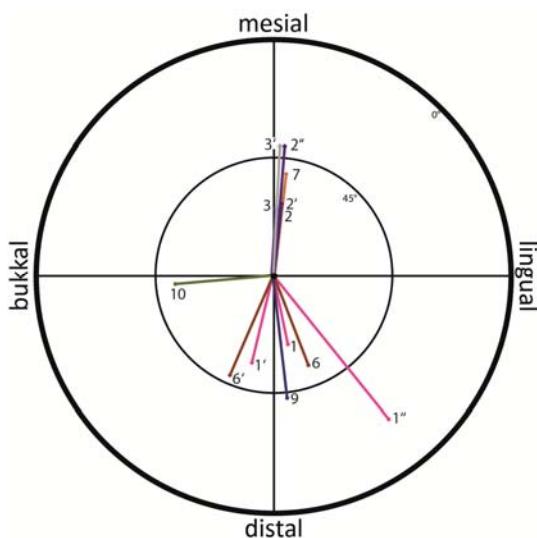


Abb. 30: Der Mastikationskompass für *Diacodexis*. Die beiden Phasen des *power stroke* sind deutlich voneinander zu unterscheiden. Die Bewegung in Phase II ist im Vergleich zu Phase I stärker nach anterior gerichtet und deutlich steiler und invers geneigt.

Okklusaler Kompass

Der okklusale Kompass für *Diacodexis* (Abb. 31) zeigt, dass es zum einen stark mesial orientierte Facetten (Facette 2, 2', 2'', 3, 3' und 7), zum anderen deutlich distal orientierte Facetten (Facette 1, 1', 1'', 6, 6' und 9) gibt. Bei sämtlichen dieser Facetten handelt es sich um Kontakte der Phase I. Die Facette 10, die in der Phase II des *power stroke* entsteht, zeigt eine bukkale Orientierung. Auch die Facette 5, die ebenfalls eine Phase II-Facette ist, jedoch nur an wenigen Stücken beobachtet wurde, hat eine bukkal gerichtete Tendenz. Es wurde an insgesamt neun M2 von *Diacodexis* die Ausrichtung der Facetten vermessen. Die Messwerte für die Orientierung und Neigung der Facetten an allen ver-



messenen Exemplaren befinden sich im Anhang 11.4.

Abb. 31: Okklusaler Kompass für *Diacodexis* (M2, FAE Cat. No. 16101). Auffällig ist die deutlich nach bukkal orientierte Facette 10 der Phase II. Die Facette 5 ist bei diesem Individuum nicht angelegt.

6.3. Dentaler Morphotyp 2

Der dentale Morphotyp 2 ist neben den drei Haupthöckern des tribosphenischen Molaren durch einen zusätzlichen lingualen Höcker, den Hypocon, gekennzeichnet (Abb. 32). Dieser ist kleiner ausgebildet, als der bukkal davon positionierte Metaconulus, der von seiner subzentralen Position (vgl. Morphotyp 1) nach mesial gerückt und vergrößert ist. Insgesamt sind sechs Höcker ausgebildet. Paracon, Metacon, Protocon und Metaconulus bilden die Haupthöcker, während mesial der Paraconulus als intermediärer Höcker zwischen den beiden Haupthöckern liegt. Der Hypocon, der auf dem Postprotocingulum des Zahns entstanden ist, ähnelt in seiner Größe dem Paraconulus. Der Umriss des Zahns verändert sich durch ihn zu einer rechteckigen bis quadratischen Form. Sämtliche Höcker sind bunodont. Die Anordnung der Höcker ist, obwohl mesial und distal je drei Höcker vorhanden sind, asymmetrisch. Die in dieser Arbeit untersuchten Taxa *Dichobune* und *Helohyus* sind diesem Morphotyp zugeordnet. Daneben gibt es im Fossilbericht der basalen Artiodactyla einige weitere Taxa, die diesem Morphotyp angehören (z.B. *Homacodon* MARSH, 1872b, *Hyperdichobune* STEHLIN, 1910, *Mouillacitherium* FILHOL, 1882, *Antiacodon* MARSH, 1872b). Die Größe des Hypocons ist bei diesen Taxa variabel, aber er bleibt stets so klein, dass er nicht als Haupthöcker betrachtet werden kann.

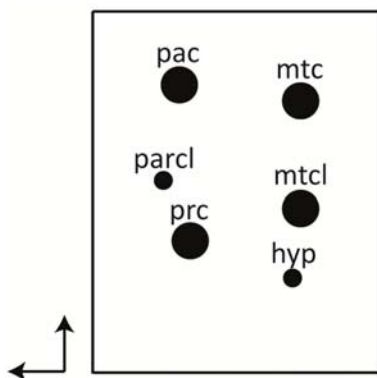


Abb. 32: Der dentale Morphotyp 2 ist durch vier Haupthöcker, einen mesialen Zwischenhöcker und einen distolingual gelegenen kleinen Hypocon gekennzeichnet. Alle Höcker sind bunodont und asymmetrisch auf der rechteckigen Zahnoberfläche angeordnet.

6.3.1. Dichobune

Die systematische und stratigraphische Einordnung von *Dichobune* erfolgte in der Einleitung (siehe Kapitel 3.1.1).

Morphologie

Das Gebiss von *Dichobune cf. robertiana* ist brachydont und bunodont. Die Zahnformel ist aufgrund des Fehlens vollständiger Gebisse nicht bekannt, es sind jedoch im Ober- wie im Unterkiefer jeweils drei Molaren und vier Prämolaren ausgebildet. Die oberen Molaren sind mit insgesamt sechs Höckern ausgestattet (Abb. 33). Bukkal liegen Paracon und Metacon, lingual Protocon und Hypocon. Paraconulus und Metaconulus sind mesial und distal dazwischen angesiedelt. Paracon, Metacon, Protocon und Metaconulus bilden die Haupthöcker auf der Zahnoberfläche, gegenüber den kleiner ausgebildeten Höckern Paraconulus und Hypocon. Der Hypocon kann hier eindeutig als solcher angesprochen werden, da auch der Metaconulus vorhanden ist. Der Hypocon ist auf dem Postprotocingulum entstanden und ist bei *Dichobune* etwas stärker entwickelt als bei *Helohyus*, das dem gleichen Morphotyp zugeordnet ist. Der Protocon ist im Vergleich zu seiner basalen Position bei *Diacodexis* nach mesial verschoben. Dadurch und durch den neu entwickelten Hypocon entsteht ein quadratischer Umriss. Die Höcker sind eher stumpf im Vergleich zu *Diacodexis* (siehe Kapitel 6.2.1) und *Helohyus* (siehe Kapitel 6.3.2), dem zweiten Vertreter dieses Morphotyps. Bukkal sowie mesial ist ein deutliches Cingulum ausgebildet, distal dagegen kaum. Parastyl und Mesostyl sind kaum vorhanden.

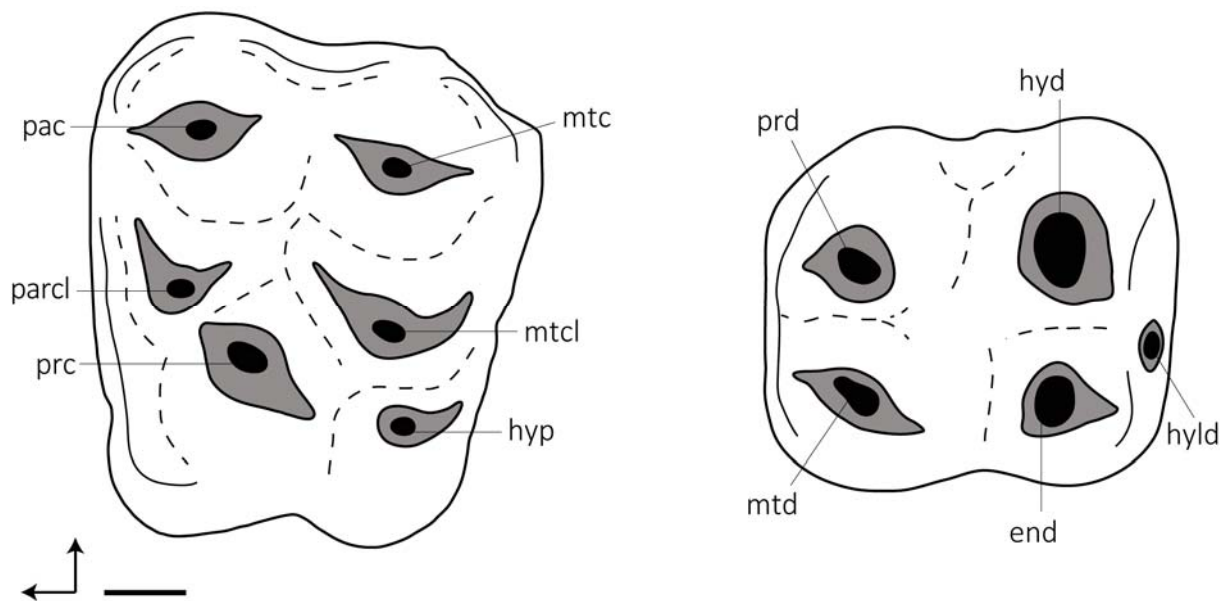


Abb. 33: Schematische Zeichnung eines oberen (links) und unteren (rechts) Molaren von *Dichobune*. Maßstab 1 mm.

Die unteren Molaren weisen fünf Höcker auf (Abb. 33). Im Gegensatz zu *Diacodexis* sind von den ursprünglichen Trigonidhöckern nur Metaconid und Protoconid vorhanden, während das Paraconid vollständig reduziert ist.

Mesial liegen das linguale Metaconid und das bukkale Protoconid nebeneinander. Ihre distalen Flanken bilden gemeinsam eine relativ ebene Wand, die den mesialen Bereich des Zahnes deutlich vom distalen trennt. Distal sind bukkal das Hypoconid und lingual das Entoconid stark ausgebildet, während das auf dem Postcingulum liegende Hypoconulid nur sehr klein ist. Am m3 ist das Hypoconulid deutlich größer als an m1 und m2 und nach distal ausgezogen. An m1 und m2 ist jeweils ein Prä- und Postcingulum ausgebildet, während das Postcingulum am m3 fehlt.

Abnutzung und Facettenbildung

Durch den zusätzlichen lingual gelegenen Hypocon auf der Zahnoberfläche der oberen Molaren von *Dichobune* entstehen im Vergleich zu *Diacodexis* zwei zusätzliche Facetten. Die Facette 5 am distobukkalen Cingulum fällt dagegen weg. Insgesamt können so bei

Dichobune bis zu neun Facettenpaare ausgebildet sein (1, 2, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10). Die Facettenpositionen gleichen grundsätzlich denen von *Diacodexis* (siehe Kapitel 6.2.1) und sind in Abb. 34 dargestellt. Zusätzlich sind die Facetten 4 und 8 ausgebildet, die distal bzw. mesial am Hypocon angelegt werden. Es stand nur ein Exemplar eines Unterkiefers zur Verfügung (NMB Eg 511), welches zum einen bereits eine starke Abkauung zeigt und zum anderen einige Beschädigungen an einzelnen Höckern aufweist. Der m2 zeigt jedoch – wenn auch teilweise nicht vollständig – alle neun möglichen Facettenpositionen. Grundsätzlich sind die Facetten auf den Molaren weniger scharf abgegrenzt als bei *Diacodexis*. Dies wird auf die stumpfere Form der Höcker zurückgeführt.

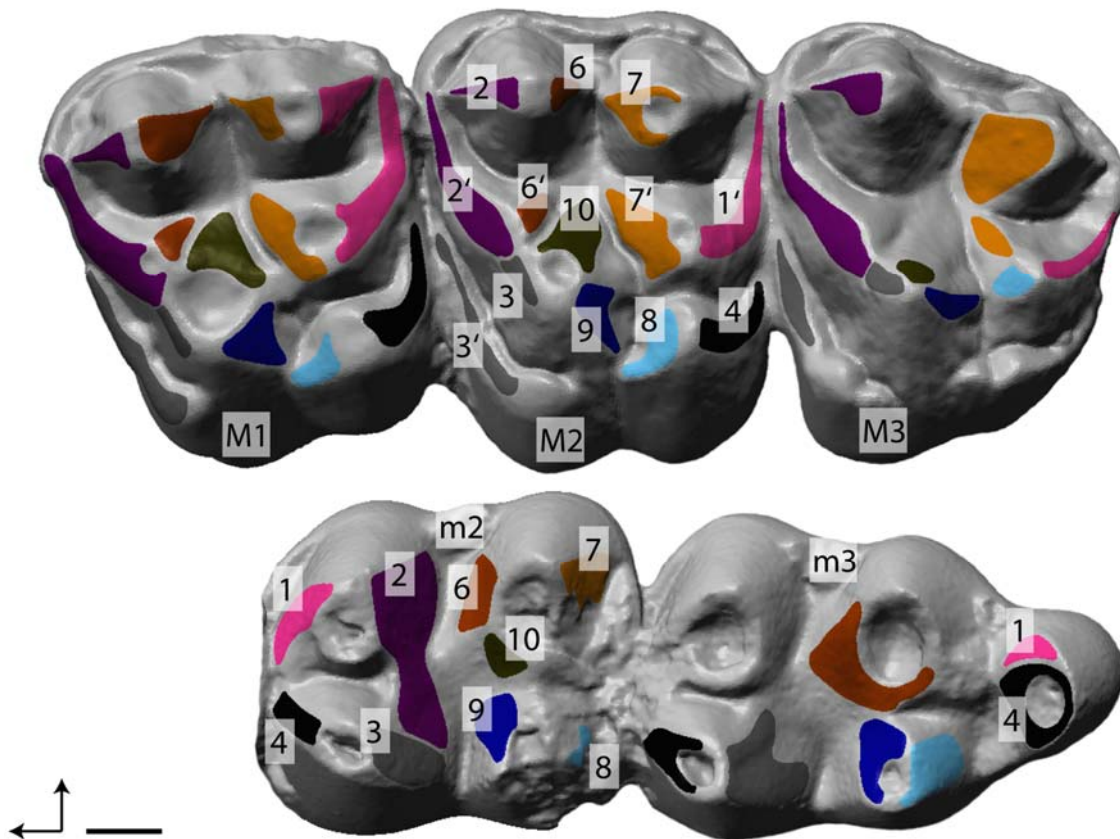


Abb. 34: Obere und untere Molaren von *Dichobune cf. robertiana* mit den neun möglichen Facettenpositionen (M1-3, NMB Eh 480; m2-3, NMB Eg 511). Wie bei *Diacodexis* entstehen auf den oberen Molaren einige Teilfacetten (1', 2', 3', 6', 7') die als funktionelle Einheit mit den jeweiligen Facetten betrachtet werden. Maßstab 1mm. (ABGUSS, SCAN)

Der eher stumpfe Metacon hat mesial und distal einen deutlichen Grat, auf letzterem entsteht die Facette 1. Durch zunehmende Abnutzung wird der Grat abgetragen und die Facette dehnt sich, leicht nach lingual gerichtet, weit über die distale Höckerseite aus. Auf der distalen Flanke des Metaconulus wird die Teilfacette 1' angelegt. Diese verläuft langgezogen über die Metaconulusflanke bis zum Fuß des Grates am Metacon und verschmilzt bei zunehmender Abnutzung mit Facette 1. Am unteren Molaren ist die Facette 1 mesial am Protoconid des jeweils nachfolgenden Molaren positioniert. Die Rekonstruktion mit dem OFA hat gezeigt, dass sich der Zahn-Zahn-Kontakt an der Position der Facette 1 auf dem unteren Molaren über die ganze mesiale Seite des Trigonids bewegt und es dabei zu Überschneidungen mit der Facette 4 kommt, so dass eine Differenzierung der beiden Facetten nicht möglich ist. Für die Facette 1 des M3 liegt die Kontaktfläche der unteren Zahnreihe am m3 bukkal auf dem prominenten, weit nach distal ausgezogenen Hypoconulid.

Auf der mesialen Flanke des Paracons entsteht die Facette 2. Auf der mesialen Flanke des Paraconulus bildet sich eine Teilfacette aus (Facette 2'). Ausbildung und Ausdehnung bei zunehmender Abnutzung sind vergleichbar mit der Facette 1 bzw. 1', es kommt zur Verschmelzung der Facetten bei zunehmender Abkautung. Der untere Molar trägt die Facette 2 auf der distalen Seite des Protoconids. Sie kann sich hier über die gesamte Flanke erstrecken und sich auch bis auf die mesiale Seite des Metaconids ausdehnen, wo es zu einem Verschmelzen mit der Facette 3 kommen kann. In diesem Fall liegt auf der gesamten Distalseite des Trigonids eine große Facettenfläche und die Facetten 2 und 3 sind nicht zu differenzieren.

Die Facette 3 entsteht auf den oberen Molaren kleinflächig mesial am Protocon. Auf dem unterhalb des Protocons liegenden kräftigen Cingulum entsteht eine Teilfacette, die sich langgezogen über das mesiolinguale Cingulum erstreckt (Facette 3'). Die Facette 3 lässt sich am Protocon nur schwer oder gar nicht von der Facette 2' abgrenzen, die von der Paraconulusflanke aus mit der Facette auf dem Protocon verschmilzt. Der untere Molar

trägt die Facette 3 auf der distalen Seite des Metaconids. Wie bereits bei Facette 2 beschrieben kommt es bei zunehmender Abnutzung zu einem Verschmelzen der beiden Facetten, dass eine Differenzierung schwierig macht.

Facette 4 entsteht distal am Hypocon und stellt damit neben den Kontakten am Protocon einen zusätzlichen lingualen Kontakt dar. Sie verläuft sichelförmig über die distale Flanke und weitet sich spitz zulaufend bis unter den Metaconulus aus. Auf dem unteren Molaren ist die Facette 4 mesial am Metaconid positioniert. Die Facetten 1 und 4 sind hier nicht klar voneinander zu trennen, da die Facette 1 des oberen Molaren sich so an der mesialen Seite des Zahns entlang bewegt, dass sie den Bereich der Facette 4 ebenfalls trifft. Wie auch die Facette 1 kontaktiert die Facette 4 durch ihre Position auf der distalen Seite des Zahns mit dem jeweils nachfolgenden unteren Molaren. Im Falle des M3 ist die Kontaktfläche des unteren Molaren lingual auf dem Hypoconulid angelegt.

Auf der distalen Flanke des Paracons bildet sich die Facette 6. Sie ist zunächst schmal auf dem Grat des Höckers angelegt und läuft nach zervikal spitz zu. Mit zunehmender Abkautung verliert sich die Gratstruktur und die Facette dehnt sich über die gesamte Höckerseite aus. Eine Teilfacette bildet sich auf der distalen Paraconulusflanke (Facette 6'). Ein Verschmelzen der Facetten 6 und 6' wurde nicht beobachtet. Im unteren Molaren liegt die Facette 6 mesial am Hypoconid, wo eine Fusion mit der Facette 10 möglich ist.

Die Facette 7 ist auf der mesialen Flanke des Metacons positioniert. Wie die Facette 6 bildet sie sich zunächst klein auf dem Grat und weitet sich dann mit zunehmender Abkautung über die gesamte Mesialseite des Höckers aus. Auf der mesialen Flanke des Metaconulus wird die Teilfacette Facette 7' angelegt. Ein Verschmelzen der Facetten 7 und 7' wurde nicht beobachtet. Der untere Molar trägt die Facette 7 auf der distalen Seite des Hypoconids.

Facette 8 entsteht im oberen Molaren, ebenso wie Facette 4, an dem zusätzlichen lingualen Höcker, dem Hypocon. Sie liegt auf dessen mesialer Seite und ist, der Höckerform

entsprechend, klein und sichelförmig. Auf dem unteren Molaren entsteht die Facette 8 distal am Entoconid.

Die Facette 9 wird distal am Protocon angelegt. Zunächst über die ganze Höhe des Protocons entwickelt, verliert sie bei zunehmender Abkautung durch die Einebnung des Protocons an Größe. Auf dem unteren Molar ist die Facette 9 auf der mesialen Seite des Entoconids positioniert und fällt von da aus in das Talonidbecken ein.

Die Facette 10 liegt bukkal am Protocon. Sie weitet sich von der Spitze des Höckers ausgehend bis in das Trigonbecken aus und wird dabei nach unten zunehmend spitzer. Durch den apikalen Abtrag des Protocons wird ihr Dentinanteil bei fortschreitender Abkautung zunehmend größer. Die Facette 10 des unteren Molaren wird lingual am Hypoconid angelegt und fällt zum Talonidbecken hin ein.

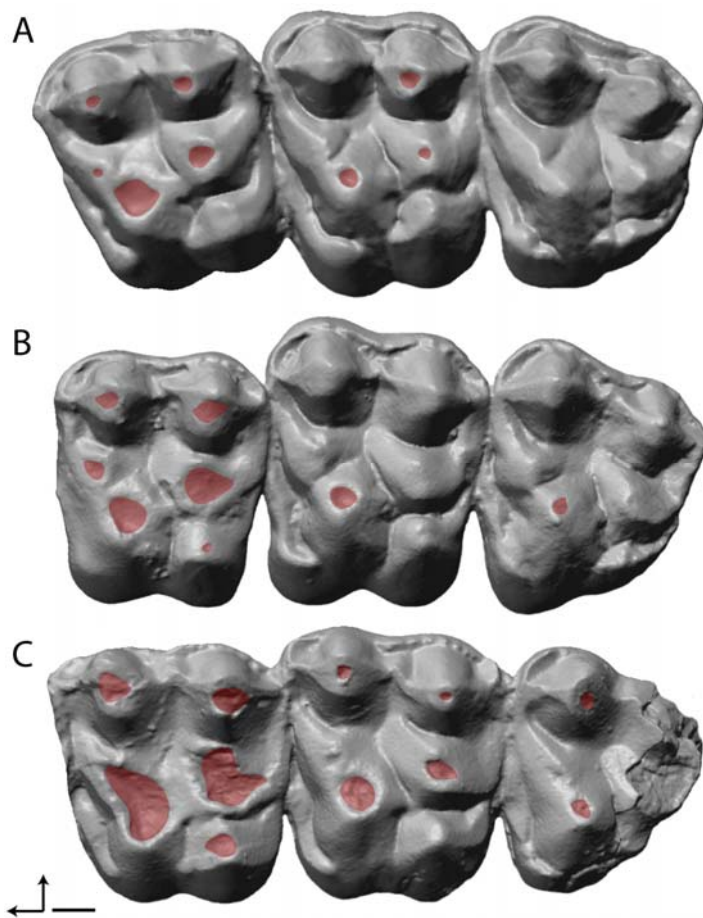


Abb. 35: Abtrag an den oberen Molaren von *Dichobune cf. robertiana*. Es kommt im Laufe der Abkautung zu einem deutlich stärkeren apikalen Abtrag an Protocon und Metaconulus als an den bukkalen Höckern. A: An M1 ist mit Ausnahme des Hypocons an allen Höckern Dentin freigelegt. Dabei sind die Dentinfelder an Protocon und Metaconulus größer. An den bukkalen Höckern ist die vergleichsweise stärkere Abnutzung der seitlichen Flanken zu erkennen. M2 zeigt noch wenig Dentin, jedoch sind auch hier Protocon und Metaconulus bereits betroffen, während bukkal nur auf dem Metacon Dentin freigelegt wurde (NMB Eh 480). B: Der M1 zeigt ein ähnliches Muster wie in A, M2 und M3 zeigen, dass sich auf dem Protocon das erste Dentinfeld bildet (NMB ohne Nummer). C: Der stärker abgenutzte M1 zeigt, dass sich die Dentinfelder auf Protocon und Metaconulus deutlich vergrößern, während sie auf den bukkalen Höckern nur geringfügig wachsen (NMB Eg 204). (ABGUSS, SCAN)

Zusätzlich zu der Anlage von Attritionsfacetten findet auf den Molaren von *Dichobune* eine deutliche Abrasion statt, die hauptsächlich apikalen Abtrag bewirkt. Besonders betroffen sind davon der Protocon und der Metaconulus, während die bukkalen Höcker stärker von den Seiten als von oben abgetragen werden (Abb. 35). Eine weiterführende Analyse des Abnutzungsmusters war aufgrund der eingeschränkten Materialverfügbarkeit nicht möglich.

OFA-Rekonstruktion der Kaubewegung

Für die Rekonstruktion des Kaupfades wurden der obere M2 von NMB Eh 480 und die unteren m2-3 von NMB Eg 511 verwendet, da keine antagonistischen Zahnreihen zur Verfügung standen. Aufgrund des leichten Größenunterschiedes wurde der M2 mit der Software PolyWorks um den Faktor 1,2 vergrößert. Die in der Rekonstruktion stattfindenden Kollisionen sind daher nur als Annäherung an die tatsächlichen Kontakte zu sehen, geben aber nach den Facetten auf den Zahnoberflächen eine realistische Darstellung wieder. Bis auf die Facetten 3 und 8 wurden an allen Facettenpositionen Kollisionen detektiert. Der rekonstruierte Kaupfad zeigt deutlich zwei Phasen, die sich in Richtung und Neigung der Unterkieferbewegung voneinander unterscheiden.

In der **Phase I** des *power stroke* bewegt sich der Unterkiefer mit einer flachen Aufwärtseigung schwach nach mesial gerichtet zum oberen Molar. Der erste Kontakt zwischen M2 und m2 findet an der mesialen Flanke des Paracons und distal am Metaconid, und damit an der Position der Facette 2 statt (Zeitschritt 6, Abb. 36 A). Die Kontaktfläche vergrößert sich im Laufe der weiteren Bewegung. Nachfolgend kommt ein Kontakt an der Position der Facette 1 hinzu, die distal am Metacon und mesial am Metaconid des m3 liegt (Zeitschritt 11). In der weiteren Bewegung bleiben diese beiden Kontakte bestehen und vergrößern sich bis Zeitschritt 28, bevor sie wieder kleiner werden. Die Kontaktfläche der Facette 2 wandert dabei auf dem unteren m2 von der distalen Metaconidflanke

in Richtung der distalen Protoconidflanke. Auch die Kontaktfläche der Facette 1 bewegt sich, von der mesialen Metaconidflanke des m3 hin zur mesialen Protoconidflanke. Ab Zeitschritt 32 greift die Kollisionsfläche auf der Facette 2-Position im oberen Molar auf die distale Seite des Paracons über und bezieht somit die Facette 6 ein (Abb. 36 B). Auf dem unteren m2 liegt die antagonistische Kontaktfläche mesial am Hypoconid. Der nächste Kontakt findet zwischen der distalen Metaconulusflanke des oberen Molaren und dem m3 mesial am Metaconid statt und liegt damit auf der Position der Facette 1' (Zeitschritt 35). Ab Zeitschritt 40 tritt ein weiterer Kontakt auf, der mesial am Metacon und distal am Hypoconid des m2 auf der Position der Facette 7 liegt. Die übrigen Kontakte bestehen weiterhin, ab Zeitschritt 44 sind die Kollisionen der Facetten 2 und 6 voneinander getrennt. Schließlich bricht der Facette 1-Kontakt ab (Zeitschritt 45), der Facette 1'-Kontakt bleibt weiter bestehen. In Zeitschritt 46 kommt es zur ersten lingualen Kollision zwischen der distalen Protoconflanke und der mesialen Seite des Entoconids (m2) im Bereich der Facette 9. Bereits im nächsten Zeitschritt kommt eine weitere Kollision auf den linguale Höckern hinzu. Sie findet zwischen der distalen Flanke des Hypoconids und der mesialen Metaconidflanke des unteren m3 statt und markiert damit die Position der Facette 4. Bis zum Zeitschritt 49 bestehen die Kontakte auf den Facetten 1', 2, 4, 6, 7 und 9 fort, werden jedoch im Bereich der bukkalen Höcker des oberen Molaren zunehmend kleiner, bis die Kontakte der Facetten 6 und 7 in Zeitschritt 50 und der Facette 2 in Zeitschritt 51 schließlich abbrechen. Es folgt nun bis zum Zeitschritt 56 die **zentrale Okklusion**, während derer der Protocon sich im Talonidbecken des m2 befindet (Abb. 36 C). Während dieser Phase bestehen weiterhin die Kontakte der Facetten 1', 4 und 9.

Es folgt die **Phase II** des *power stroke*, die durch einen Wechsel der Bewegungsrichtung und auch der Neigung des Unterkiefers gekennzeichnet ist. Es findet nun eine stärker nach mesial orientierte Bewegung mit einer inversen, steileren Neigung statt. Der Unterkiefer bewegt sich nun also abwärts. Es kommt ein weiterer Kontakt hinzu, der auf der Spitze des Protocons liegt und am m2 auf der bukkalen Seite des Hypoconids. Er liegt damit auf der Position der Facette 10 (Zeitschritt 58). Gleich im nächsten Zeitschritt reißt der Facette 9-Kontakt ab. Noch einen Zeitschritt später reißt der Facette 4-Kontakt ab und in Zeitschritt 63 schließlich auch der Kontakt der Facette 1'. Die Kollision auf der Facette 10 vergrößert sich (Abb. 36 D), bis sie ab Zeitschritt 67 wieder kleiner wird und schließlich abbricht (Zeitschritt 72). Damit ist der *power stroke* abgeschlossen. Das Diagramm in Abb. 37 zeigt die Faktenkontakte des rekonstruierten *power stroke*.

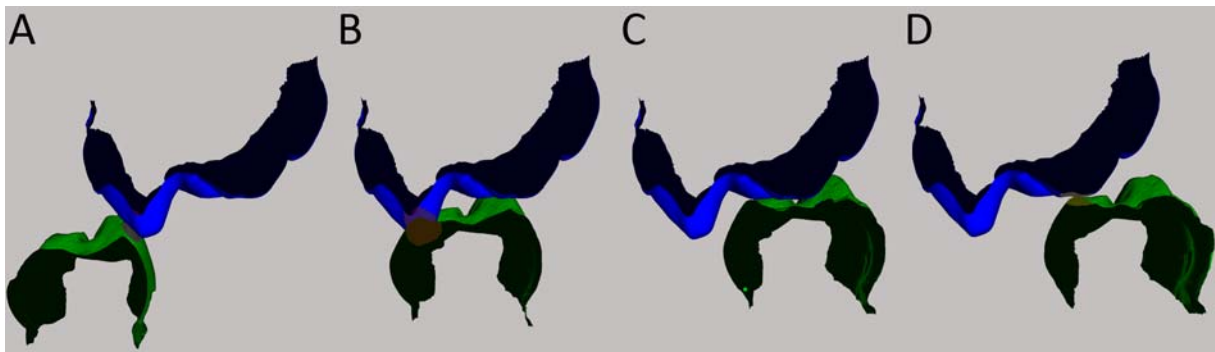


Abb. 36: Die rekonstruierte Kaubewegung von *Dichobune* im bukkolingualen Profil, Ansicht von distal. Der Schnitt verläuft im oberen Molar zwischen Paracon und Metacon, sowie durch den Protocon, die unteren Molaren bewegen sich nach mesial, der Schnitt wandert daher mit. A: Der erste Kontakt in Phase I besteht zwischen der mesialen Paracon- und der distalen Metaconidflanke (Facette 2). B: Phase I; Kontakt zwischen den bukkalen Höckern des oberen und unteren Molaren, der Paracon kontaktiert mesial mit dem distalen Protoconid (Facette 2) und distal mit der mesialen Hypoconidseite (Facette 6). C: Zentrale Okklusion; der Protoconid befindet sich im Talonidbecken, seine distale Seite kollidiert mit dem Entoconid (mesial). D: In der Abwärtsbewegung der Phase II findet der Facette 10-Kontakt bukkal am Protoconid und lingual am Hypoconid statt.

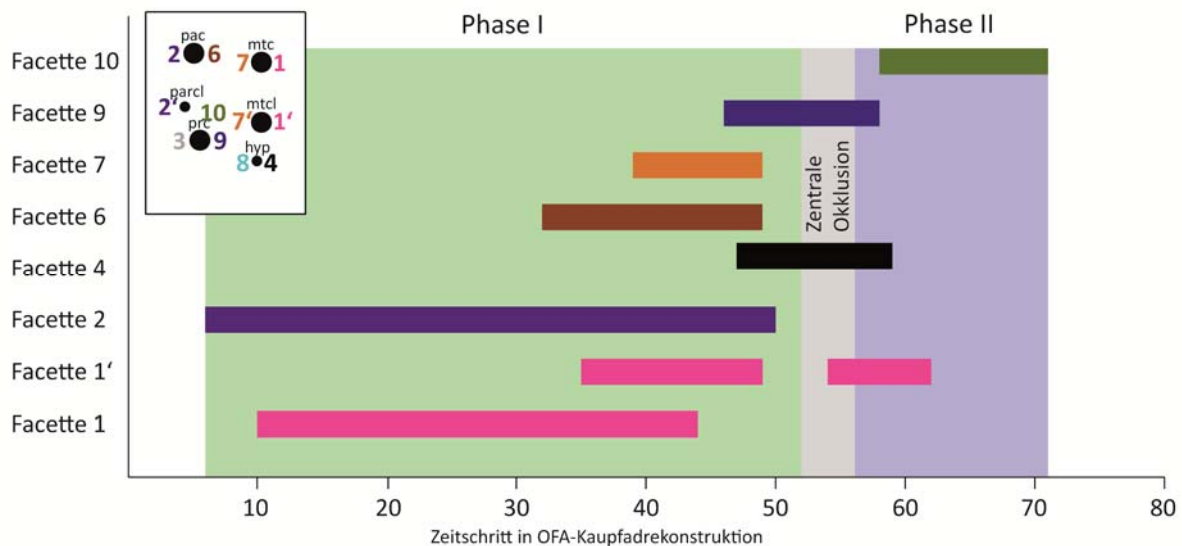


Abb. 37: Facettenkontakte in der Kauwegsrekonstruktion von *Dichobune*. In der Phase I des *power stroke* dominieren zunächst die bukkal am oberen Molaren gelegenen Facetten 1, 1', 2, 6 und 7. Zum Ende der Phase I, während der zentralen Okklusion und zu Beginn der Phase II kontaktieren dann die Facetten 1', 4 und 9, die lingual auf den oberen Molaren liegen. Die Facette 10 bildet den einzigen Kontakt in der Phase II des *power stroke*.

Quantitative Analyse

Eintritts- und Neigungswinkel

Die Vermessung des im OFA rekonstruierten Kaufades hat ergeben, dass sich der Unterkiefer in der Phase I des *power stroke* mit einem Eintrittswinkel von 88° in den Oberkiefer bewegt und dabei eine aufwärts gerichtete Neigung (N_i) von 6° hat. Nach der zentralen Okklusion erfolgt eine Umkehr der Neigung (N_e), die nun -11° beträgt. Die Bewegung ist mit einem Austrittswinkel von 76° stärker nach mesial gerichtet als in der Phase I (Abb. 38).

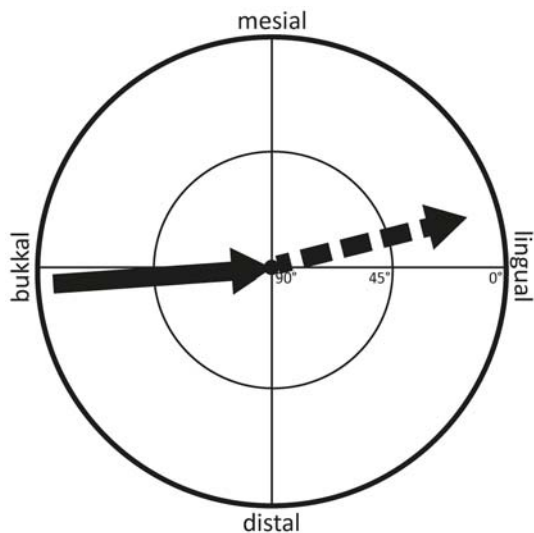


Abb. 38: Mastikationskompass für *Dichobune*. Der *power stroke* besteht aus zwei Phasen, die durch die zentrale Okklusion voneinander getrennt sind. Sie unterscheiden sich in Bewegungsrichtung und Neigung voneinander.

Okklusaler Kompass

Die Attritionsfacetten von *Dichobune* zeigen hauptsächlich nach mesial (Facetten 2, 2', 3, 3', 7, 7' und 8) oder distal (1', 4, 6, 6' und 9) (Abb. 39). Die Facette 10, die in der Phase II des *power stroke* kontaktiert, hat eine deutlich nach bukkal gerichtete Orientierung. Die Neigung der meisten Facetten ist steil mit Werten zwischen 40 und 48°. Facette 8 ist mit etwa 37° am flachsten geneigt, während die Facette 6 mit 56° am steilsten angelegt ist. Es wurden an drei M2 von *Dichobune* die Facetten vermessen, die Messwerte befinden sich im Anhang 11.4.

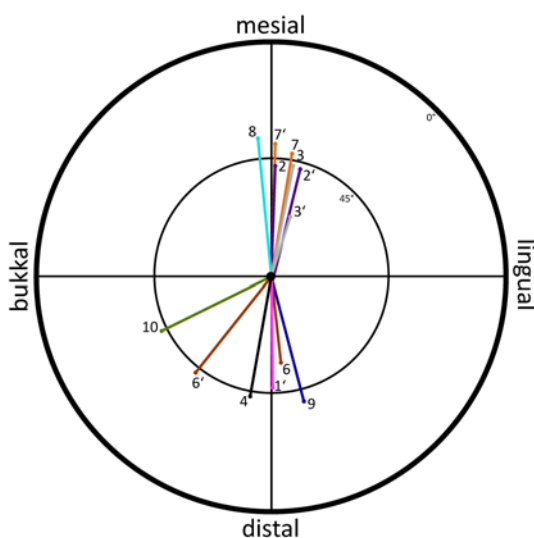


Abb. 39: Okklusaler Kompass für *Dichobune* (NMB Eh 480, M2). Zwischen den hauptsächlich nach mesial und distal orientierten Facetten fällt vor allem die deutlich nach bukkal gerichtete Facette 10 der Phase II auf.

6.3.2. Helohyus

Die systematische und stratigraphische Einordnung von *Helohyus* erfolgte in der Einleitung (siehe Kapitel 3.1.1).

Morphologie

Das Gebiss von *Helohyus* ist brachydont und bunodont. Die Zahnformel ist nicht vollständig bekannt, wird jedoch von Sinclair (1914) zumindest soweit beschrieben: $?.?.4?.3./?.?.4.3$. Die oberen Inzisiven und Caninen sind nicht bekannt. Der P1 ist ebenfalls nicht bekannt, die übrigen Prämolaren sind zweiwurzellig. Der P4 zeigt zwei Höcker, Paracon und Protocon, und ein deutliches Postcingulum. *Helohyus* hat vier untere Prämolaren, p1 ist einwurzellig, während die übrigen drei zweiwurzellig sind (Foss 2007).

Die oberen Molaren haben vier Haupthöcker, die als Paracon, Metacon, Protocon und Metaconulus angesprochen werden (Abb. 40). Zusätzlich sind zwei kleinere Höcker vorhanden; mesial befindet sich zwischen Paracon und Protocon der Paraconulus und distolingual der Hypocon. Der Metaconulus ist gegenüber dem Paraconulus vergrößert und leicht nach lingual verschoben. Die Größe des Hypocons ist variabel, jedoch eher etwas kleiner als der Hypocon von *Dichobune* (siehe Kapitel 6.3.1). Er ist auf dem Postprotocingulum entstanden und ist somit zusätzlich zum Metaconulus vorhanden, daher ist die Bezeichnung der Höcker eindeutig. Die Höcker haben eine stumpfe Form und die Schmelzoberfläche zeigt eine deutliche Krenulation. Ein Cingulum umrandet die Molaren fast vollständig und bildet mesial eine weitere, eher schwach entwickelte Erhebung aus, die hier als Cingularhöcker bezeichnet wird. Die Abwesenheit von Usur spricht für die funktionelle Unbedeutsamkeit der Struktur. Parastyl und Mesostyl sind nicht vorhanden, dennoch kann von einer mesostylartigen Struktur zwischen Para- und Metacon gesprochen werden, die als Führungsbahn für das Hypoconid des Unterkiefermolars fungiert.

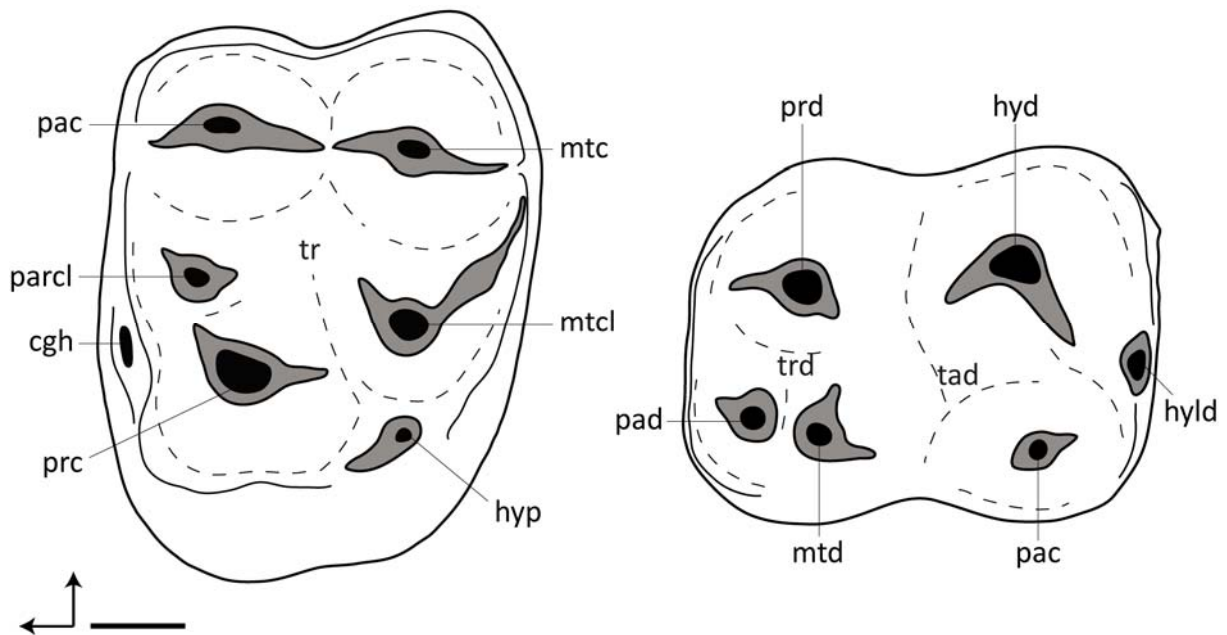


Abb. 40: Schematische Zeichnung eines oberen (links) und eines unteren Molaren (rechts) von *Helohyus plicodon*. Der obere Molar besitzt einen Hypocon, der auf dem Postprotocingulum entstanden ist. Maßstab 2 mm.

An den unteren Molaren sind sechs Höcker ausgebildet. Paraconid, Metaconid und Protoconid bauen im mesialen Bereich ein kleines Trigonidbecken auf, während das größere Talonidbecken distal zwischen Hypoconid, Entoconid und Hypoconulid aufgespannt wird. Am m3 ist das Hypoconulid deutlich größer und weiter nach distal ausgezogen als an m1 und m2 und nach Foss (2007) auch häufig in mehrere kleine Höcker unterteilt. Das konnte an dem einen m3, der für diese Arbeit zur Verfügung stand, nicht beobachtet werden. Mesial und distal ist jeweils ein Cingulid ausgebildet. Auch an den unteren Molaren ist eine Krenulation auf dem Schmelz zu beobachten.

Abnutzung und Facettenbildung

An den Molaren von *Helohyus* können, wie auch bei *Dichobune*, die Facetten 1, 2, 3, 4, 6, 7, 8, 9 und 10 auftreten (Abb. 41, Abb. 42). Insgesamt sind die Facetten eher großflächig ausgebildet. Eine Ausnahme davon bilden bei geringer Abkautung die Facetten an den bukkalen Höckern.

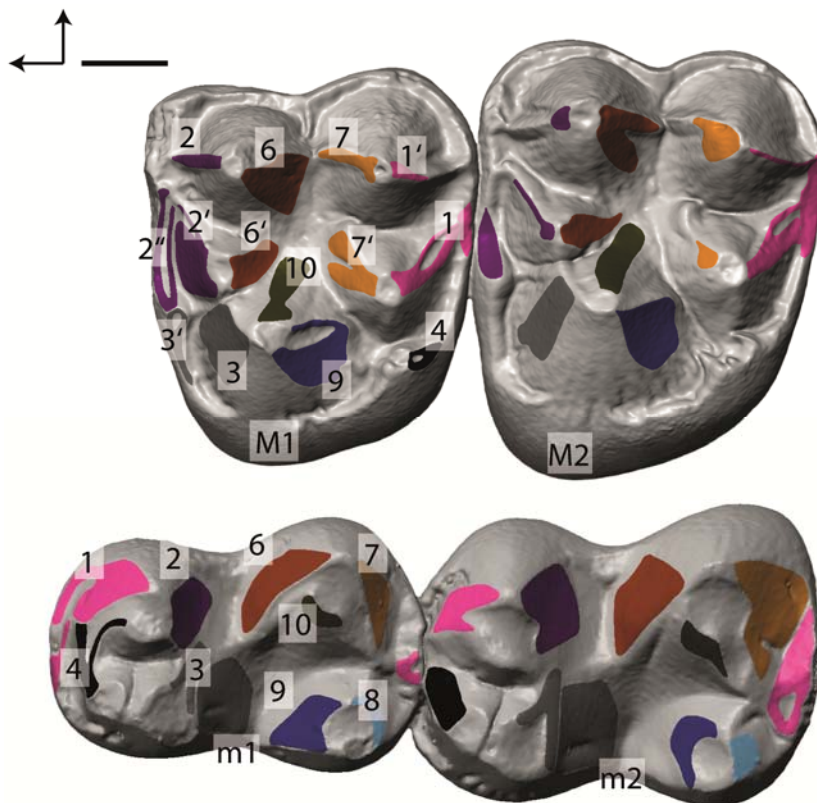


Abb.41: Facetten auf den Molaren von *Helohyus plicodon* (oben: M1-2, AMNH 13128; unten: m1-2, AMNH 12149). Facette 8 ist an den oberen Molaren bei diesem Exemplar nicht vorhanden. Dies hängt vermutlich mit der kleinen Ausbildung des Hypocons zusammen (vgl. Abb. 42). Die unteren Molaren dagegen zeigen eine deutliche Facette 8 auf der distalen Seite des Entoconids. Maßstab 2 mm. (ABGUSS, SCAN)

Facette 1 entsteht auf der distalen Flanke des Metaconids und ist bei den untersuchten Stücken von *Helohyus* relativ klein. Es können Teilfacetten der Facette 1 auf der distalen Flanke des Metaconulus (Facette 1') und dem Postcingulum (Facette 1'') entstehen. Mit zunehmender Abnutzung kommt es zur Verschmelzung der drei Facetten (Abb. 41, M2). Auf dem unteren Molar ist die Facette 1 mesial am Protoconid positioniert. Eine Fortsetzung der Facette 1 auf dem mesial angrenzenden unteren Molaren entsteht auf dem Hypoconulid. Die antagonistische Facette der Facette 1 des M3 liegt auf dem weit nach distal ausgezogenen Hypoconulid des m3.

Die Facette 2 entsteht auf der mesialen Flanke des Paraconulus. Sie ist an allen untersuchten Stücken recht klein und schmal. Außerdem wurde sie an unterschiedlichen Positionen beobachtet – apikal, an der Höckerbasis oder über die ganze Flanke entwickelt. Teilfacetten der Facette 2 können auf der mesialen Seite des lingual angrenzenden Paraconulus (Facette 2') und dem Präcingulum (Facette 2'') entstehen. Die Facette 2 des

unteren Molaren befindet sich auf der distalen Seite des Protoconids. Sie ist an den untersuchten unteren Molaren unterschiedlich ausgebildet, von einer sehr kleinen Fläche bis zu einer Facette, die sich über die gesamte Mesialseite des Höckers erstreckt.

Auf der mesialen Flanke des Protocons entsteht die Facette 3, die eine Teilfacette auf dem lingualen Bereich des Präcingulums ausbilden kann (Facette 3'). Während es sich bei Facette 3' stets, der Position auf dem Cingulum entsprechend, um eine schmale, langgezogene Facette handelt, kann die Facette 3 flächig über die Mesialseite des Protocons ausgedehnt sein. Die Facette 3 des unteren Molaren wird auf der distalen Flanke des Metaconids angelegt.

Facette 4 entsteht auf der distalen Flanke des Hypocons. Ihre Ausbildung ist abhängig von der Größe des Hypocons, die variabel ist. Ist er zu klein, so kommt es nicht zur Entstehung der Facette 4 (Abb. 41, M2). An M1 und M2 von AMNH 12147 ist auf dem Hypocon deutlich eine Facette 4 zu erkennen (Abb. 42). Es ist stets eine kleine Facette und auf dem M3 ist sie grundsätzlich nicht vorhanden, da der Hypocon hier so klein ausgebildet ist, dass er nicht in Kontakt mit dem Antagonisten kommt. Auf dem unteren Molaren wird die Facette 4 auf der mesialen Seite des Paraconids angelegt. Es kommt hier, wie auch bei *Dichobune*, zu Überschneidungen mit der Facette 1. Die beiden Facetten der oberen Molaren nutzen die gleichen Kontaktflächen im unteren Molaren und sind nicht voneinander zu differenzieren.

Die Facette 6 ist auf dem oberen Molaren an der distalen Flanke des Paracons positioniert. Eine Teilfacette der Facette 6 kann auf der distalen Seite des Paraconulus entstehen (Facette 6'). Facette 6 ist bei der Entstehung auf dem Grat des Höckers eher lang und schmal, wird dann bei zunehmender Abnutzung breiter und kann sich über die gesamte Höckerseite ausdehnen. Bei weiterer Abkautung kommt es zur Freilegung von Dentin zwischen zwei Schmelzbändern. Eine Verschmelzung von Facette 6 und 6' ist in einem sehr fortgeschrittenen Zustand der Abkautung denkbar, wahrscheinlicher ist der vorherige Abtrag der Facette 6' durch den apikalen Abtrag des Paraconulus.

Entsprechend weit abgenutzte Exemplare konnten nicht ausfindig gemacht werden. Auf dem unteren Molar ist die Facette 6 auf der mesialen Flanke des Hypoconids positioniert. Sie ist relativ großflächig und kann sich über die gesamte Mesialseite ausdehnen. Auf der Mesialseite des Metacons entsteht auf dem oberen Molar die Facette 7 (Abb. 41). Sie befindet sich zunächst schmal auf dem Grat, der entlang der Mesialseite läuft und in einem Zwickel auf den Grat der Distalseite des Paracons trifft. Mit zunehmender Abkauung wird der Grat abgetragen und die Facette dehnt sich auf die ganze Mesialseite des Metacons aus. Es kommt, wie auch bei Facette 6, zur Dentinfreilegung zwischen zwei Schmelzbändern. Mesial am Metaconulus kann die Teilfacette 7' entstehen, die jedoch schneller als die Facette am Metacon durch die apikale Abnutzung des Metaconulus abgetragen wird. Die Facette 7 des unteren Molaren liegt auf der distalen Seite des Hypoconids. Sie verläuft zunächst schmal unterhalb des distalen Grates, weitet sich bei zunehmender Abkauung über die gesamte Distalseite aus und grenzt dann an den auf dem Hypoconulid liegenden Teil der Facette 1 an.

Facette 8 kann mesial am Hypocon entstehen. Von den beiden untersuchten Stücken weist AMNH 13128 keine, AMNH 12147 dagegen an M1 und M2 eine Facette 8 auf (Abb. 41, Abb. 42). Die Entstehung von Facette 8 ist abhängig von der Größe des Hypocons, die variabel ist. Die Facette 8 des unteren Molaren befindet sich auf der distalen Seite des Entoconids. Sie ist eher klein ausgebildet.

Die Facette 9 entsteht auf der distalen Flanke des Protocons. Sie kann sich dort über die gesamte Distalseite ausdehnen. Mit der apikalen Abnutzung des Protocons wird die Facette 9 ebenfalls abgetragen. Auf dem unteren Molaren bildet sich die Facette 9 auf der Mesialseite des Entoconids.

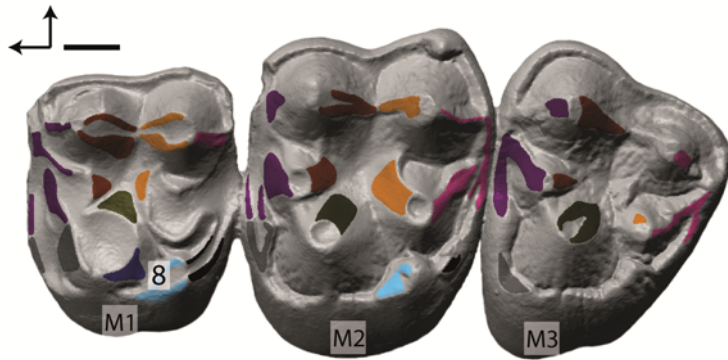


Abb. 42: M1 und M2 von *Helohyus plicodon* (AMNH 12147) zeigen eine deutliche Facette 8 auf der mesialen Flanke des Hypocons. Dieser ist an diesem Exemplar größer ausgebildet, als an AMNH 13128 (vgl. Abb. 41). An dem M1 ist deutlich zu sehen, wie die Schmelzfacetten im lingualen Bereich des Zahns durch die apikale Abtragung der Höcker an Fläche verlieren. Maßstab 2 mm. (ABGUSS, SCAN)

Am oberen Molaren entsteht die Facette 10 bukkal am Protocon. Sie verläuft von der Protoconspitze ausgehend bis in das zentrale Trigonbecken hinein. Mit der apikalen Abtragung des Protocons wird auch die Facette 10 zunehmend kleiner (Abb. 42, M1). Die Facette 10 ist auf dem unteren Molaren lingual am Hypoconid positioniert.

Das Abkautmuster ist bei *Helohyus* vergleichbar mit dem von *Dichobune*. Während es an den bukkalen Höckern Paracon und Metacon eher zu einer Abnutzung an den mesialen und distalen Flanken kommt, findet an den lingualen Höckern eine verstärkte apikale Abrasion mit zunächst kreisrunder Dentinfeldbildung statt (Abb. 43). Paraconulus, Protocon und Metacon werden hauptsächlich von oben abgetragen, wobei große, nach und nach miteinander verschmelzende Dentinfelder entstehen. Währenddessen kommt es an den bukkalen Höcker durch den Abtrag von den Seiten zur Entstehung länglicher Dentinfelder zwischen zwei Schmelzbändern entlang der Höckerflanken.

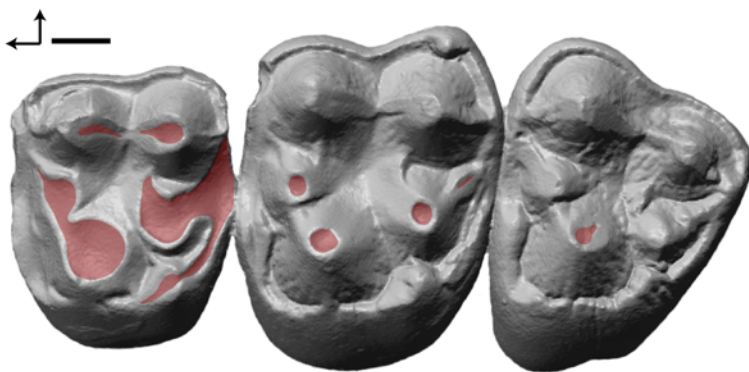


Abb. 43: Dentinfreilegung auf den oberen Molaren von *Helohyus plicodon* (AMNH 12147). Der M1 zeigt, dass der apikale Abtrag im Bereich der lingualen Höcker deutlich intensiver ist als an Paracon und Metacon. Dort findet die Abnutzung eher von den Seiten statt und hat die Bildung länglicher Dentinfelder auf den Höckerflanken zur Folge. Maßstab 2 mm (ABGUSS, SCAN)

OFA-Rekonstruktion der Kaubewegung

Der Kaupfad von *Helohyus* wurde anhand des M1-2 und m2 von AMNH 12147 rekonstruiert. Es zeigt sich ein eindeutig zweiphasiger *power stroke*, der durch eine Änderung der Bewegungsrichtung und Neigung des Unterkiefers nach der zentralen Okklusion gekennzeichnet ist. Es ist in der Rekonstruktion nicht gelungen, die Facette 9 in Kontakt zu bringen. Diese Facette wurde auf dem oberen Zahn (M2) nicht beobachtet, war also bei diesem Individuum nicht oder noch nicht angelegt.

Die **Phase I** des *power stroke* ist durch eine lingual gerichtete Bewegung mit einer eher flachen aufwärts orientierten Neigung gekennzeichnet. Die erste Kollision findet zwischen der mesialen Flanke des Paracons und der distalen Seite des Metaconids statt und markiert damit die Position der Facette 2 (Abb. 44 A, Zeitschritt 7). In Zeitschritt 10 kommt eine weitere Kollision hinzu, die zwischen der mesialen Seite des Metacons und der distalen Entoconidseite stattfindet. Sie liegt damit im oberen Molaren auf der Position der Facette 7, im unteren allerdings auf der Position der Facette 8, so dass es sich möglicherweise um ein Artefakt der Rekonstruktion handelt. Als nächstes tritt ein Kontakt auf, der distal am Metacon des M1 und mesial am Paraconid des m2 liegt, und damit auf der Position der Facette 1 (Zeitschritt 13). In Zeitschritt 17 tritt ein weiterer Facette 1-Kontakt zwischen der Metaconspitze des M2 und dem Hypoconulid des m2 auf. Der Facette 7-Kontakt zwischen Metacon und Entoconid bricht in Zeitschritt 22 ab, tritt aber in Zeitschritt 27 wieder auf und liegt diesmal auch auf dem unteren Molaren auf der Facette 7-Position, dem distalen Hypoconid. Der Kontakt der Facette 2 bricht in Zeitschritt 24 ab, es folgt jedoch ab Zeitschritt 25 eine Kollision im Bereich der Facette 2', der im unteren Molaren die gleiche Fläche kontaktiert wie zuvor die Facette 2 und im oberen Molaren auf der mesialen Paraconulusflanke liegt. Ab dem Zeitschritt 25

ist der Kontakt der Facette 6 aktiv (Abb. 44 B). Dieser findet zwischen der distalen Paraconflanke und der mesialen Hypoconidflanke statt, und beginnt dabei am Fuß der Hypoconidflanke im Zwickel zwischen Hypoconid und Protoconid. Im weiteren Verlauf wandert die Kontaktfläche über die Hypoconidflanke in Richtung der Höckerspitze. Bei Zeitschritt 28 tritt auch die Facette 2 des oberen Molaren noch einmal in Kontakt mit dem unteren Molaren und kollidiert dieses Mal mit der distalen Protoconidseite. Zeitgleich brechen die Kontakte der Facette 1 mesial am m2 und distal auf dem Hypoconulid ab (Zeitschritt 33). Die mesial am m2 liegende Kontaktfläche nimmt bei Zeitschritt 36 wieder Kontakt zu der distalen Metaconspitze des M1 auf bis die Kollision in Zeitschritt 46 erneut beendet ist. Zeitgleich brechen die Kontakte der Facetten 6 und 2' schließlich ab (Zeitschritt 41). Der Facette 2'-Kontakt keimt in Zeitschritt 48 erneut auf, dabei liegt die Kontaktfläche auf dem unteren Molaren jetzt, wie auch die der Facette 2, auf der distalen Protoconidseite. Distal am Metaconid findet im gleichen Zeitschritt zunächst die Kollision mit dem mesiolingualen Cingulum des M2 (Facette 3') und im nächsten Zeitschritt mit der mesialen Protoconflanke (Facette 3) statt. Die Kollisionen der Facetten 2 und 2' verschmelzen von Zeitschritt 49 bis 53, bevor die Kontaktfläche am distalen Paracon abbricht und nur noch der Facette 2'-Kontakt auf der Paraconulusflanke fortbesteht. Eine neue Kollisionsfläche kommt in Zeitschritt 51 hinzu, wo die mesiale Hypoconseite des M2 mit der distalen Flanke des Entoconids kontaktiert und damit die Facette 8 markiert. Gleichzeitig tritt auch die mesiale Metaconulusflanke mit der distalen Hypoconidflanke in Kontakt. Dies ist die Facette 7', die sich hier fast sofort mit der Facette 7 verbindet. Zwischen Zeitschritt 51 bis 53 findet die **zentrale Okklusion** statt, während derer die Facetten 2, 3, 7 und 8 kontaktieren (Abb. 44 C). Gleich zu Beginn der **Phase II** des *power stroke*, die sich durch eine stärker nach mesial

und deutlicher invers geneigte Bewegung von der Phase I abgrenzt, brechen die Kontakte der Facette 3' (Zeitschritt 53) und der Facette 3 (Zeitschritt 54) ab. Im nächsten Zeitschritt ist auch der Facette 7-Kontakt beendet, dann der Facette 7'-Kontakt und darauf schließlich der Facette 2'-Kontakt (Zeitschritt 57). Von Zeitschritt 61 bis 88 ist in der Phase II nur noch der Kontakt der Facette 10 aktiv, der sich im oberen Molaren von der tieferen bukkalen Protoconflanke ausgehend bis zur Protoconspitze und im Antagonisten aus dem Talonidbecken heraus lingual am Hypoconid bis zur Höckerspitze hin bewegt (Abb. 44 D). Mit dem Abbrechen des Facette 10-Kontakts ist der *power stroke* beendet. Das Diagramm in Abb. 45 zeigt die während der rekonstruierten Kaubewegung stattfindenden Facettenkontakte.

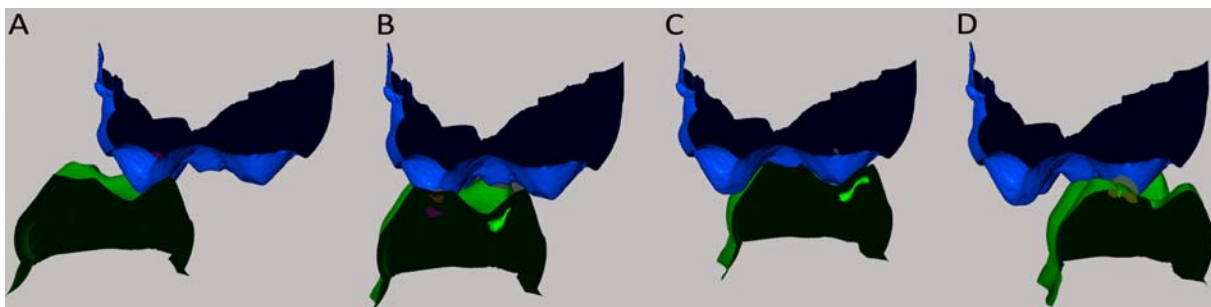


Abb. 44: Kaubewegung von *Helohyus* im bukkolingualen Profil. Ansicht von distal auf Paracon und Protocon des M2 und das angeschnittene Entoconid und Hypoconid des m2. A: Phase I; auf der mesialen Seite des Paracons findet der Facette 2-Kontakt mit der distalen Flanke des Metaconids statt. B: Phase I; Facette 6-Kontakt zwischen Paracon und Hypoconid, Facette 2-Kontakt zwischen Paracon und Protoconid und Facette 2'-Kontakt zwischen Paraconulus und Metaconid. C: Zentrale Okklusion; der Protocon befindet sich im Talonidbecken, das Hypoconid im Trigonbecken. D: Phase II; Facette 10-Kontakt zwischen Protocon und Hypoconid.

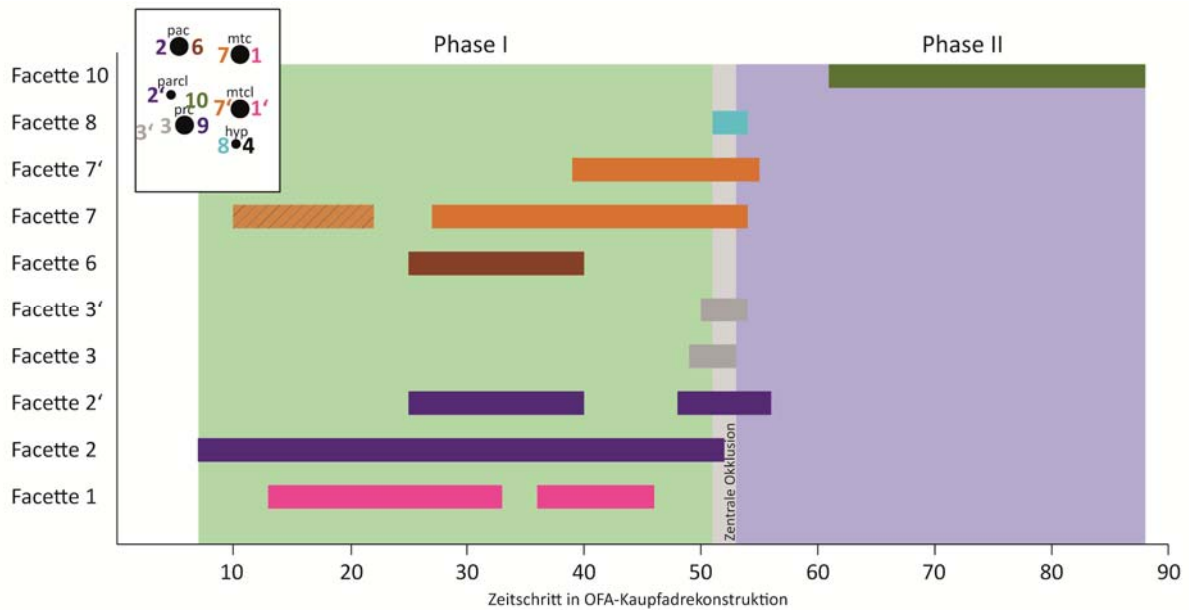


Abb. 45: Facettenkontakte in der Kauwegsrekonstruktion von *Helohyus*. In der Phase I des *power stroke* dominieren zunächst die bukkal am oberen Molaren gelegenen Facetten 1, 2, 2', 6 und 7. Der erste Abschnitt des Facette 7-Kontakts (Zeitschritt 10-22) ist schraffiert dargestellt, da die Kontaktfläche auf dem unteren Molaren im Bereich der Facette 8 liegt. Die Kollision könnte ein Artefakt der Rekonstruktion sein. Zum Ende der Phase I, während der zentralen Okklusion und zu Beginn der Phase II kontaktieren dann die Facetten 2', 3, 3', 7, 7' und 8. Die Facette 10 bildet den einzigen Kontakt in der Phase II des *power stroke*.

Quantitative Analyse

Eintritts- und Neigungswinkel

Die Vermessung des rekonstruierten Kaupfades hat einen Eintrittswinkel von 89° ergeben – *Helohyus* bewegte seine Unterkiefermolaren fast im rechten Winkel in die Oberkiefermolaren hinein. Die Neigung während der Inkursionsbewegung (N_i) ist mit 9° recht flach. Nach der zentralen Okklusion erfolgt die Bewegung der Phase II, die mit einem Austrittswinkel von 62° stärker nach mesial gerichtet und deren invers gerichtete Neigung (N_e) -17° steiler ist (Abb. 46).

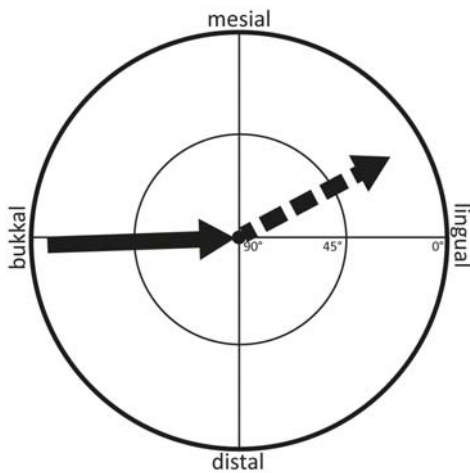


Abb. 46: Mastikationskompass für *Helohyus*. Die zwei Phasen des *power stroke* sind durch unterschiedliche Bewegungsrichtungen und Neigungen deutlich voneinander zu trennen. In Phase II bewegt sich der Unterkiefer mit inverser Neigung steiler und stärker nach mesial.

Okklusaler Kompass

Die okklusalen Kompassse der M2 von AMNH 13128 und AMNH 12147 zeigen mesial (Facetten 2, 2', 2'', 3, 7, 7', 8) und distal orientierte Facetten (1, 1', 1'', 6, 6', 9, 4) (Abb. 47). Auf beiden Seiten gibt es Ausschläge nach bukkal und lingual. Dies sind die Facetten der Phase I. Die deutlich nach bukkal gerichtete Facette 10 steht in der Phase II in Kontakt mit dem Antagonisten. Die meisten Facetten von AMNH 13128 sind mit einer Neigung von 45° oder mehr eher steil, mit Ausnahme der Facetten 2'', 7 und 7'. Die Neigung der Facetten von AMNH 12147 fällt etwas flacher aus, was auf die etwas weiter fortgeschrittene Abnutzung des Zahns zurückzuführen ist. Die Messwerte der Facetten beider Individuen befinden sich im Anhang 11.4.

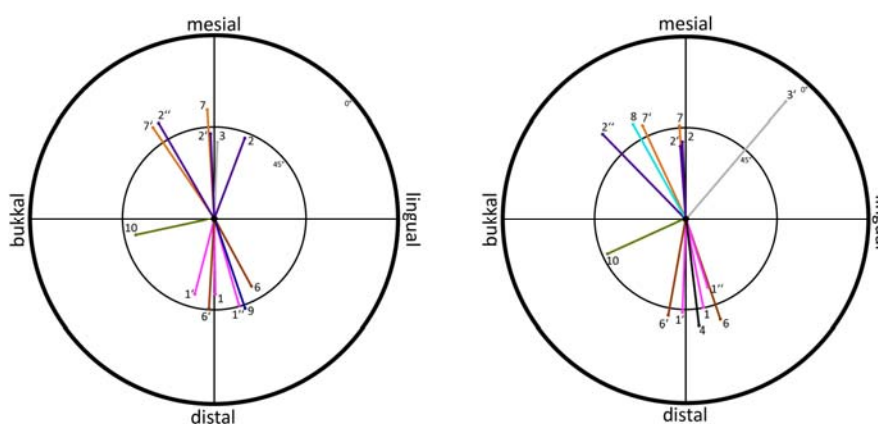


Abb. 47: Okklusale Kompassse für *Helohyus* (links: AMNH 13128, M2; rechts: AMNH 12147, M2). Die Facette 10 der Phase II hebt sich durch ihre bukkale Orientierung deutlich von den übrigen Facetten ab.

6.4. Dentaler Morphotyp 3

Der dentale Morphotyp 3 ist im Vergleich zum primitiven Morphotyp 1 durch einen vergrößerten Metaconulus gekennzeichnet, und ähnelt damit dem Morphotyp 2. Im Gegensatz zu diesem ist jedoch kein Hypocon entwickelt, weshalb ein subrectangulärer Umriss entsteht (Abb. 48). Durch den vergrößerten Metaconulus sind insgesamt vier Haupthöcker vorhanden. Zwischen den beiden mesialen Haupthöckern Paracon und Protocon liegt als kleinerer Zwischenhöcker der Paraconulus. Der mesiolinguale Protocon ist etwas größer und weiter lingual positioniert, als der distolinguale Metaconulus. Wie in der Einleitung und Diskussion beschrieben, ist die Homologie des distolingualen Höckers problematisch und er wird generell als Metaconulus angesprochen, sofern dieser nicht eindeutig zusätzlich zu einem distolinguale Höcker vorhanden ist. Alle Höcker sind bunodont. Die Anordnung der Höcker auf der okklusalen Oberfläche ist asymmetrisch. Dieser Zahntyp ist z.B. bei *Gobiohyus*, *Pentacemylus* und *Choeropotamus* ausgeprägt und kommt damit sowohl in Asien und Amerika, als auch bei endemisch europäischen Arten vor.

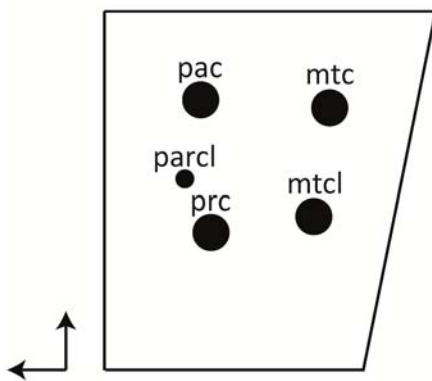


Abb. 48: Der dentale Morphotyp 3 ist durch vier Haupthöcker und einen mesialen Zwischenhöcker gekennzeichnet. Die Höcker sind bunodont und asymmetrisch auf der subrectangulären Zahnoberfläche angeordnet.

6.4.1. Gobiohyus

Die systematische und stratigraphische Einordnung von *Gobiohyus* erfolgte in der Einleitung (siehe Kapitel 3.1.1).

Morphologie

Das Gebiss von *Gobiohyus orientalis* ist brachydont und bunodont. Es entspricht der vollständigen eutherischen Zahnformel (3.1.4.3). Thenius (1989) beschreibt die Caninen als kräftig und leicht gekrümmt, die Prämolaren als einfach. Zwischen Caninen und Prämolaren, sowie zwischen P1/p1, P2/p2 und P3/p3 liegen verschieden lange Diastemata. Die oberen Molaren haben die vier Haupthöcker Paracon, Metacon, Protocon und Metaconulus (Abb. 49). Bukkal liegen Paracon und Metacon, deren Grate klar nach distal, respektive mesial gerichtet sind. Die Grate bilden eine Linie und treffen im Zwickel zwischen den beiden Höckern direkt aufeinander, so dass sich eine durchgängige Schmelzkante über die bukkale Zahnseite erstreckt. Dies wird als Ectoloph in einem frühen Entwicklungsstadium betrachtet. Die drei lingualen Höcker dagegen weisen nach bukkal gewinkelte Flanken auf. Der Metaconulus ist gegenüber dem Paraconulus vergrößert und nach lingual verschoben und bekommt dadurch den Charakter eines Haupthöckers. Insgesamt sind die Höcker spitzer ausgebildet, als bei den zuvor beschriebenen Taxa. Vor allem *Dichobune* und *Helohyus* haben deutlich stumpfere Höcker. Ein Cingulum umrandet den oberen Molar mit nur kleinen Unterbrechungen fast vollständig. Dem Paracon ist ein kräftiges Parastyl vorgelagert, dass am M3 etwas weniger stark ausgeprägt ist als an M1 und M2. Ein Mesostyl ist nicht ausgebildet, es kann jedoch von einer mesostylartigen Struktur zwischen Para- und Metacon gesprochen werden, die als Führungsbahn für das Entoconid und Hypoconid des Unterkiefermolaren fungiert.

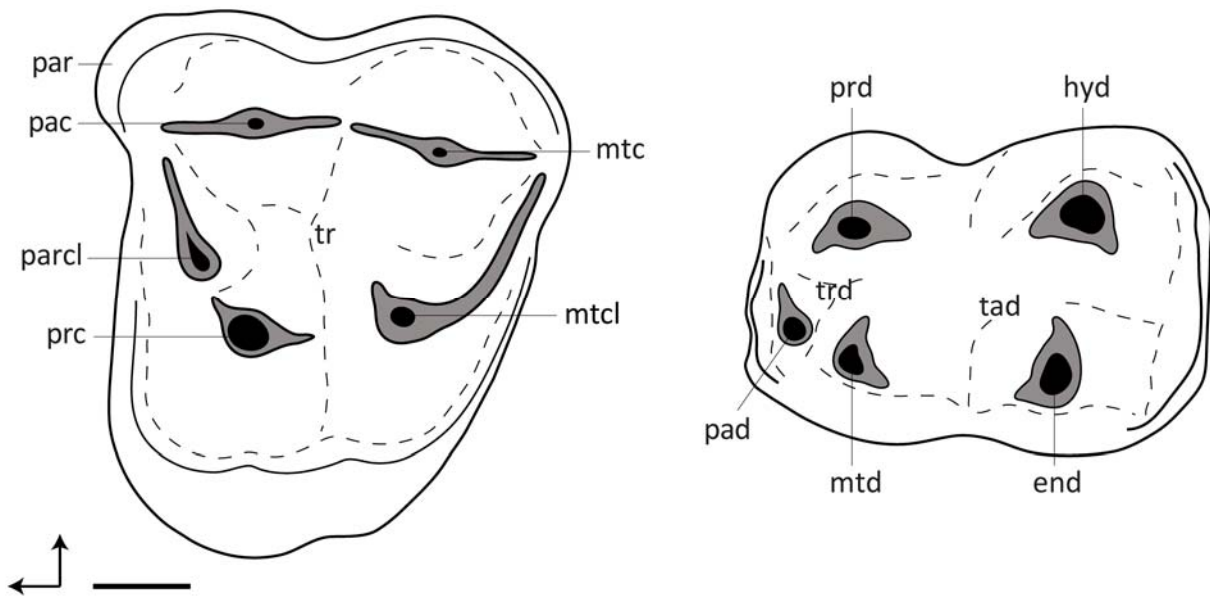


Abb. 49: Schematische Zeichnung eines oberen (links) und unteren (rechts) Molaren von *Gobiohyus*. Maßstab 2 mm.

Auf den unteren Molaren sind fünf Höcker ausgebildet (Abb. 49). Bukkal liegen Protoconid und Hypoconid, während sich lingual Paraconid, Metaconid und Entoconid befinden. Das Paraconid ist teilweise reduziert und damit recht klein ausgebildet. Es baut mit Metaconid und Protoconid im mesialen Bereich des Zahns ein kleines Trigonidbecken auf. Distal befinden sich Hypoconid und Entoconid, deren linguale und mesialen Höckerflanken in ein kleines Talonidbecken einfallen. Ein Hypoconulid ist nur am m3 vorhanden, wo es weit nach distal ausgezogen ist. Mesial und distal ist jeweils ein schwaches Cingulid ausgebildet.

Abnutzung und Facettenbildung

Auf den Molaren von *Gobiohyus* wurden insgesamt neun Facettenpaare beobachtet. Nach der verwendeten Facettennomenklatur sind dies die Facetten 1, 2, 3, e4, 6, 7, e8, 9 und 10 (Abb. 50). Es standen lediglich zwei obere und eine untere Molarenreihe zur Verfügung. Die beiden oberen Molarenreihen zeigen eine ähnliche Ausbildung der Facetten, so dass keine Aussagen über die Variabilität gemacht werden können. Ausgehend von

Beobachtungen an anderen Taxa (z.B. *Diacodexis*) sind leichte Unterschiede in der Bewegung des Unterkiefers, die zu einer variablen Ausbildung der Facetten führen, wahrscheinlich. Im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Taxa besitzt *Gobiohyus* jedoch bukkal mit dem beginnenden Ectoloph und dem starken Parastyl Strukturen, die eine striktere Führung des Unterkiefers in diesem Bereich erwarten lassen.

Die Facette 1 des oberen Molaren liegt auf der distalen Flanke des Metacons. Auf dem Parastyl des distal angrenzenden Molaren setzt sie sich fort und wird dort als Facette 1b bezeichnet. Der M1 in Abb. 50 zeigt, dass es im Laufe der Abnutzung zu einer langgezogenen Dentinfreilegung zwischen zwei Schmelzbändern kommt, und auf diese Weise eine Verdoppelung der Schmelzkanten im Bereich der Facette 1 stattfindet. Auf dem unteren Molaren befindet sich die Facette 1 an der Mesialseite des Zahns unterhalb von Paraconid und Protoconid. Eine Differenzierung der Facetten 1 und e4 ist nicht eindeutig möglich, da sich beide Kontaktflächen über die Mesialseite des Zahns ausbreiten.

Facette 2 ist im oberen Molaren auf der mesialen Flanke des Paracons positioniert. Es kommt zur Bildung einer Teilfacette auf der mesialen Flanke des lingual angrenzenden Höckers, des Paraconulus (Facette 2'). Wie bei Facette 1 entsteht eine längliche Dentinfreilegung zwischen zwei Schmelzbändern, wodurch eine Verdoppelung der Schmelzkanten stattfindet (Abb. 50, M1). Auf dem unteren Molaren befindet sich die Facette 2 auf der distalen Flanke des Protoconids und dehnt sich bis tief in die Rinne zwischen Protoconid und Hypoconid aus.

Auf dem oberen Molaren liegt mesial am Protocon die Facette 3. Sie erstreckt sich von dem nach mesiobukkal gewinkelten mesialen Grat des Protocons schmal in Richtung des Cingulums. Eine Teilfacette kann auf dem mesialen Cingulum angelegt werden (Facette 3'). Die Facette 3 des unteren Molaren ist auf der distalen Flanke des Metaconids

ositioniert. Im Laufe der Abnutzung des Zahns kommt es zu einer Verschmelzung der Facetten 2 und 3, die dann gemeinsam eine große Kontaktfläche auf der Distalflanke des Trigonids bilden (vgl. m3 in Abb. 50).

Facette e4 entsteht am oberen Molaren auf und unterhalb des distalen Metaconulusgrates. Es kommt auch hier zur länglichen Dentinfreilegung zwischen zwei Schmelzkanten und damit zur Schmelzkantenverdoppelung. Auf dem unteren Molaren ist die Facette e4 an der mesialen Paraconidflanke positioniert und erstreckt sich von da aus weiter nach bukkal. Dadurch ist, wie bereits für Facette 1 beschrieben, die Differenzierung zwischen den Kontaktflächen dieser beiden Facetten nicht eindeutig möglich.

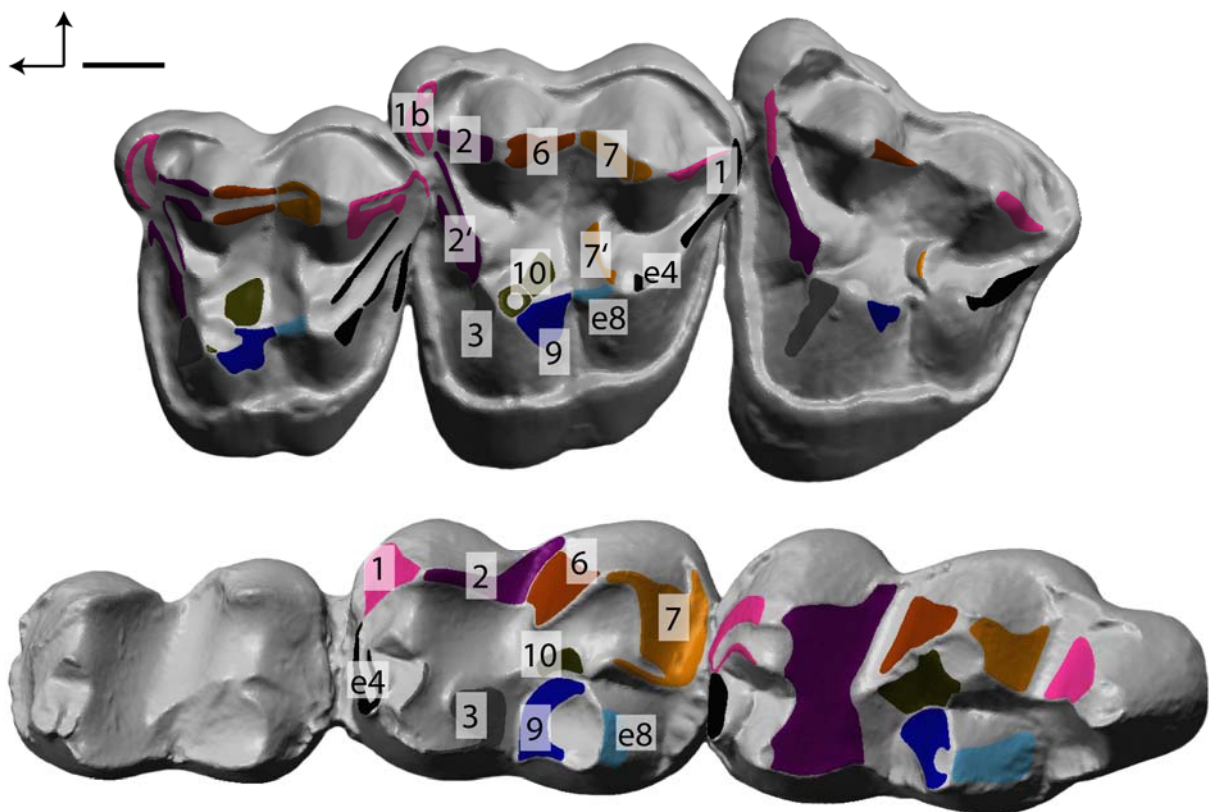


Abb. 50: Facetten auf den Molaren von *Gobiohyus orientalis* (oben: M1-3, AMNH 26278; unten: m1-3, AMNH 26283). Insgesamt werden neun Facettenpaare angelegt. Die Facette 1 setzt sich auf dem Parastyl des distal angrenzenden Molaren fort und wird dort als Facette 1b bezeichnet. An dem vergrößerten und nach lingual verschobenen Metaconulus sind die Facetten e4 und e8 ausgebildet, die funktionell den Facetten 4 und 8 auf dem Hypocon entsprechen. Maßstab 2 mm. (ABGUSS, SCAN)

Die Facette 6 befindet sich auf der distalen Flanke des Paracons im oberen Molaren. Bei zunehmender Abnutzung entsteht mittig ein langgezogenes Dentinfeld zwischen zwei Schmelzbändern, die Schmelzkanten werden verdoppelt. Am unteren Molaren liegt die Facette 6 auf der mesialen Flanke des Hypoconids und ist dort großflächig ausgebildet.

Auf der mesialen Flanke des Metaconulus ist die Facette 7 des oberen Molaren positioniert. Es kommt bei zunehmender Abnutzung auch hier zur Verdoppelung der Schmelzkanten durch die Freilegung von Dentin zwischen zwei Schmelzbändern. Der untere Molar trägt die Facette 7 großflächig ausgebildet auf der distalen Flanke des Hypoconids.

Facette e8 entsteht auf dem oberen Molaren mesial am Metaconulus. An den untersuchten Exemplaren ist sie nur klein und schmal auf der mesiolingualen Höckerflanke ausgebildet. Die Facette e8 des unteren Molaren liegt auf der Distalseite des Entoconids.

Die Facette 9 ist auf dem oberen Molaren distal am Protocon zu finden, wo sie sich von der oberen Kante über die distale Flanke ausdehnt. Der untere Molar zeigt eine recht großflächig angelegte Facette 9 auf der mesialen Seite des Entoconids. Diese ist nahezu komplett von der Facette 9 eingenommen.

Facette 10 befindet sich auf dem oberen Molaren bukkal am Protocon. Sie verläuft von der Spitze des Protocons bis in das zentrale Becken des Zahns und ist dabei an der Protoconspitze breiter als im Becken. Auf dem unteren Molar wird die Facette 10 lingual am Hypoconid angelegt, wo sie sich großflächig bis in das Talonidbecken hinein ausdehnt. Der fortschreitende Abtrag und die Dentinfreilegung konnten bei *Gobiohyus* aufgrund der geringen Menge verfügbaren Materials nur eingeschränkt beobachtet werden. Aus den M1 und M2 der zwei oberen Molarenreihen ließ sich jedoch eine Abfolge zusammenstellen, die die Entwicklung bei zunehmender Abkautung zeigt (Abb. 51).

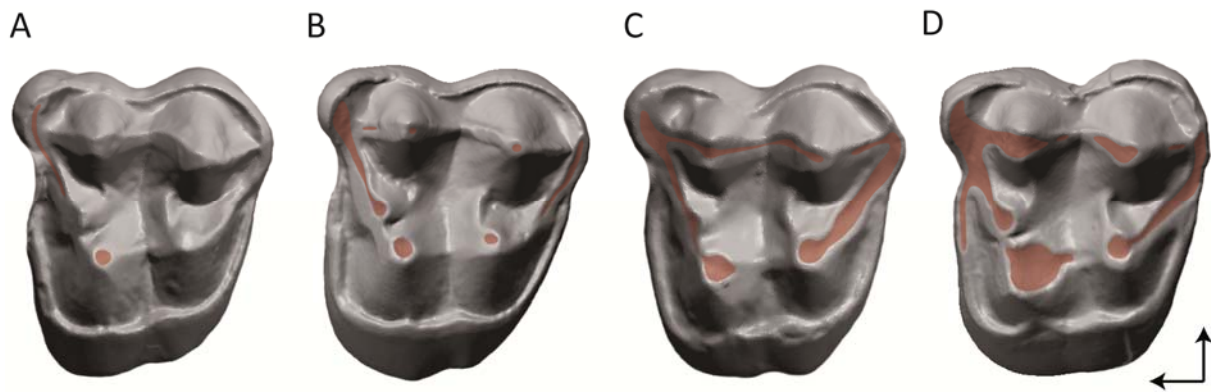


Abb. 51: Abkautung an den oberen Molaren von *Gobiohyus*. A: Kreisrundes Dentinfeld auf der Protoconspitze; langes, schmales Dentinfeld vom Parastyl ausgehend über die mesiale Paraconulusflanke (AMNH 26278, M2). B: Vergrößerung der bereits bestehenden Dentinfelder und apikaler Abtrag auch auf dem Metaconulus; distal entsteht ein längliches Dentinfeld. Geringfügige Dentinfreilegungen auf den bukkalen Höckerspitzen und dem mesialen Paracongrat (AMNH 26279, M2). C: Der apikale Abtrag an Protocon und Metaconulus ist bereits deutlich fortgeschritten. An den bukkalen Höckerflanken bilden sich lange Dentinfelder zwischen zwei Schmelzbändern (AMNH 26278, M1). D: Der Protocon ist fast eingeebnet und auch an den bukkalen Höckern kommt es mit zunehmender Abkautung auch zu apikalem Abtrag (AMNH 26279, M1). Nicht maßstabsgetreu. (ABGUSS; SCAN)

Es kommt zunächst durch apikalen Abtrag zu einer kreisrunden Dentinfreilegung an der Protoconspitze. Gleichzeitig entsteht ein längliches Dentinfeld, das sich vom Parastyl über die mesiale Paraconulusflanke zieht (Abb. 51 A). Im weiteren Verlauf ist auch die Metaconulussspitze vom apikalen Abtrag betroffen und das mesiale Dentinfeld am Parastyl/Paraconulus vergrößert sich so weit, dass auch die Paraconulussspitze betroffen ist. Distal entsteht ebenfalls ein längliches Dentinfeld, beginnend unterhalb des Metacons und auf der Höckerflanke in Richtung der Metaconulussspitze verlaufend. Die bukkalen Höcker zeigen geringfügige Dentinfreilegungen auf den Höckerspitzen und auf dem mesialen Grat des Paracons (Abb. 51 B). Die bestehenden Dentinfelder dehnen sich mit fortschreitender Abnutzung zunehmend aus und zeigen vor allem an Protocon und Metaconulus einen deutlichen Abtrag der Höckerspitzen. Der Abtrag an den bukkalen Höckern dagegen findet mehr von den Seiten als von oben statt, wodurch sich lange Dentinfelder zwischen zwei Schmelzbändern auf den Graten bilden (Abb. 51 C). Im letzten, an den untersuchten Stücken zu beobachtenden, Schritt dehnen sich die bereits

beschriebenen Dentinfelder zunehmend aus. Mesial greift das Dentinfeld auf das Cingulum über. Der Protocon ist fast eingeebnet und auch an den bukkalen Höckern kommt es schließlich zu apikalem Abtrag (Abb. 51 D). Es wird deutlich, dass bei *Gobiohyus* an den bukkalen Höckern der Schmelzabtrag eher von den Seiten stattfindet, während es an den lingualen Höckern verstärkt zum apikalen Abtrag kommt. An der einen unteren Molarenreihe, die zur Verfügung stand, war eine weiter fortgeschrittene Abkautung zu beobachten. Der m1 ist weitgehend schmelzfrei und auch an m2 sind die Dentinfelder im mesialen Bereich des Zahns vollständig miteinander verschmolzen. Das Dentinfeld am Hypoconid ist mit dem Dentinfeld auf der Distalflanke des Trigonids verbunden.

OFA-Rekonstruktion der Kaubewegung

Die Rekonstruktion des Kaupfades von *Gobiohyus* erfolgte anhand des M1 von AMNH 26279 und m1-3 von AMNH 26283. Die Zusammenstellung ist nicht ideal, da es sich bei dem Unterkiefer um deutlich stärker abgekaute Zähne als bei den oberen Molaren handelt. Da kein anderer Unterkiefer zur Verfügung stand, wurde eine Rekonstruktion dennoch versucht. Es zeigt sich, dass während des rekonstruierten *power stroke* zahlreiche Facetten in Kontakt treten, so dass die Rekonstruktion als gute Annäherung betrachtet werden kann. Der *power stroke* ist deutlich in zwei Phasen getrennt, die sich durch eine veränderte Bewegungsrichtung und Neigung des Unterkiefers unterscheiden.

In der **Phase I** des *power stroke* bewegt sich der Unterkiefer mit einer leichten Aufwärtsneigung und einer schwachen mesialen Tendenz in linguale Richtung. Der erste Kontakt findet zwischen dem Parastyl des M2 und der mesialen Flanke des Metaconids des m2 statt und markiert die Position der Facette 1b (Zeitschritt 5). Gleich im nächsten Zeitschritt kommt eine Kollision zwischen der distalen Seite des Metaconids und dem

mesialen Grat des Paracons des M2 hinzu, die damit im Bereich der Facette 2 liegt (Abb. 52 A). Ab Zeitschritt 11 findet eine dritte Kollision statt, die im oberen Molaren auf der distalen Metaconflanke, unten auf der mesialen Seite des Paraconids liegt. Dies ist der Facette 1-Kontakt. Bei Zeitschritt 15 verliert die Facette 1b ihren Kontakt mit dem Metaconid, nimmt ihn aber in Zeitschritt 17 mit der mesialen Seite des Protoconids wieder auf. Der Kontakt wandert damit auf dem unteren Molaren über die ganze Mesialseite des m2. Ein neuer Kontakt zwischen der mesialen Flanke des Metacons und der distalen Seite des Hypoconids des m2 kommt in Zeitschritt 20 hinzu und markiert die Position der Facette 7. Gleichzeitig weitet sich der Facette 1-Kontakt auf das distale Cingulum des oberen Molaren und die mesiale Protoconidspitze des m3 aus. Der Facette 2-Kontakt ist währenddessen über die gesamte Distalseite des Metaconids gewandert und greift nun auf die Distalseite des Protoconids über. In Zeitschritt 21 kommt dann der Facette 2'-Kontakt hinzu, der im unteren Molaren wieder weit lingual an der distalen Metaconidseite ansetzt und im oberen Molaren auf der mesialen Flanke des Paraconulus liegt. Gleichzeitig weitet sich der Facette 1-Kontakt weiter aus und greift im Unterkiefer auf das Hypoconulid des m2 über. Zeitweise sind dadurch die Kollisionen der Facetten 1 und 7 in dem rekonstruierten *power stroke* nicht voneinander zu trennen (Zeitschritt 21/22). Der nächste Kontakt findet zwischen dem distalen Grat des Paracons und der mesialen Hypoconidflanke statt und liegt damit auf der Position der Facette 6 (Abb. 52 B, Zeitschritt 24). Gleichzeitig bricht der Facette 2'-Kontakt ab und im darauffolgenden Zeitschritt auch der Kontakt der Facette 2. In Zeitschritt 28 bricht auch der Facette 1b-Kontakt zwischen dem Parastyl und der mesialen Protoconidspitze des m2 ab. Gleichzeitig kommt ein neuer Kontakt auf, der zwischen der distalen Metaconulusflanke und der Mesialseite des Paraconids des m3 stattfindet und damit die Facette e4

markiert. In Zeitschritt 30 bricht der Kontakt der Facette 6 ab und gleich im nächsten Zeitschritt kommt ein neuer Kontakt hinzu. Dieser liegt auf der Mesialseite des Metaculus und auf der distalen Flanke des Entoconids des m2 im Bereich der Facette e8. In Zeitschritt 33 kommt ein weiterer, auf dem oberen Molaren lingual gelegener Kontakt dazu. Es ist die Facette 9, die auf der distalen Seite des Protocons und auf der mesialen Entoconidseite des m2 liegt. Der Facette 1-Kontakt, der sich ab Zeitschritt 32 deutlich verkleinert hatte, bricht in Zeitschritt 34 schließlich ab. Von Zeitschritt 36 bis 38 folgt nun die **zentrale Okklusion**, während derer die Facetten e4, 7, e8 und 9 kontaktieren (Abb. 52 C). In der folgenden **Phase II** des *power stroke* verändert sich die Bewegung des Unterkiefers zu einer stärker mesial orientierten und deutlicher invers geneigten Bewegung. In Zeitschritt 39 bricht der Facette 7 Kontakt und in Zeitschritt 41 die Kontakte der Facette e8 und 9 ab. Gleichzeitig findet in Zeitschritt 41 eine neue Kollision statt, die am M2 an der distobukkalen Protoconspitze und am m2 lingual der Hypoconidspitze positioniert ist. Damit markiert sie die Facette 10 (Abb. 52 D). In den folgenden 13 Zeitschritten sind die Facetten e4 und 10 der oberen und unteren Molaren weiterhin in Kontakt, bis der Facette 10-Kontakt in Zeitschritt 54 und der Facette e4-Kontakt in Zeitschritt 63 schließlich abbricht. Es kommt in Zeitschritt 61/62 erneut zu einem kurzen Kontakt der Facette 10. Dies wird durch die starke Abnutzung des unteren Molaren erklärt – der Kontakt der Facette 10 findet in der OFA-Rekonstruktion nur zwischen dem Schmelz lingual und später dann bukkal des Dentinfeldes auf dem Hypoconid statt. Wäre das Hypoconid weniger stark abgenutzt, so würde der Kontakt der Facette 10 vermutlich durchgängig von Zeitschritt 41 bis 62 bestehen. Mit dem Abbrechen des Kontakts an den Facetten e4 und 10 ist der *power stroke* beendet. Die stattfindenden Kollisionen der Kaupfadrekonstruktion sind in Abb. 53 dargestellt.

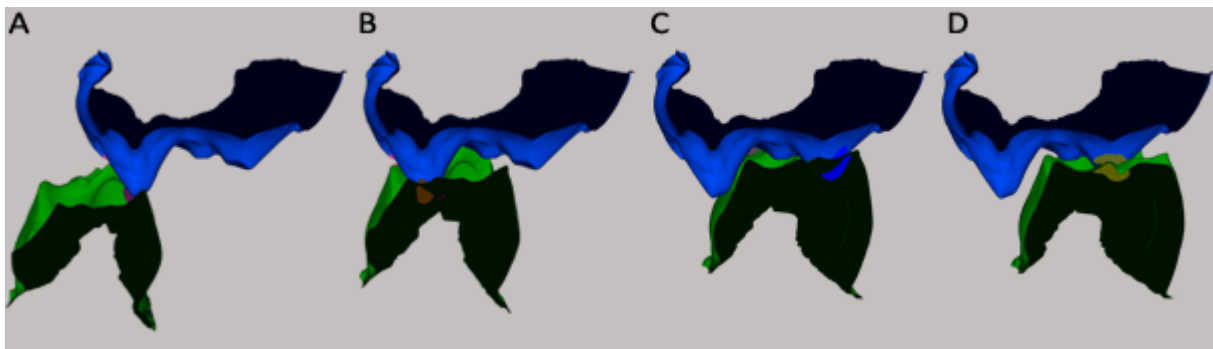


Abb. 52: Kaubewegung von *Gobiohyus* im bukkolingualen Profil. Ansicht von distal auf Paracon und Protocon des M2 und Hypoconid und Entoconid des m2 im Schnitt. Die starke Abnutzung der unteren Molaren wird hier deutlich. A: Phase I; Facette 2-Kontakt zwischen Paracon (mesial) und Metaconid (distal), Facette 1b-Kontakt zwischen dem Parastyl und der Metaconidspitze. B: Phase I; Facette 6-Kontakt zwischen Paracon (distal) und Hypoconid (mesial), Facette 1b-Kontakt zwischen dem Parastyl und der Protoconidspitze. C: Zentrale Okklusion; Facette 9-Kontakt zwischen Protocon (distal) und Entoconid (mesiobukkal), Protocon im Talonidbecken und Hypoconid im Trigonbecken. D: Phase II; Facette 10-Kontakt zwischen Protocon (distobukkal) und Hypoconid (bukkal).

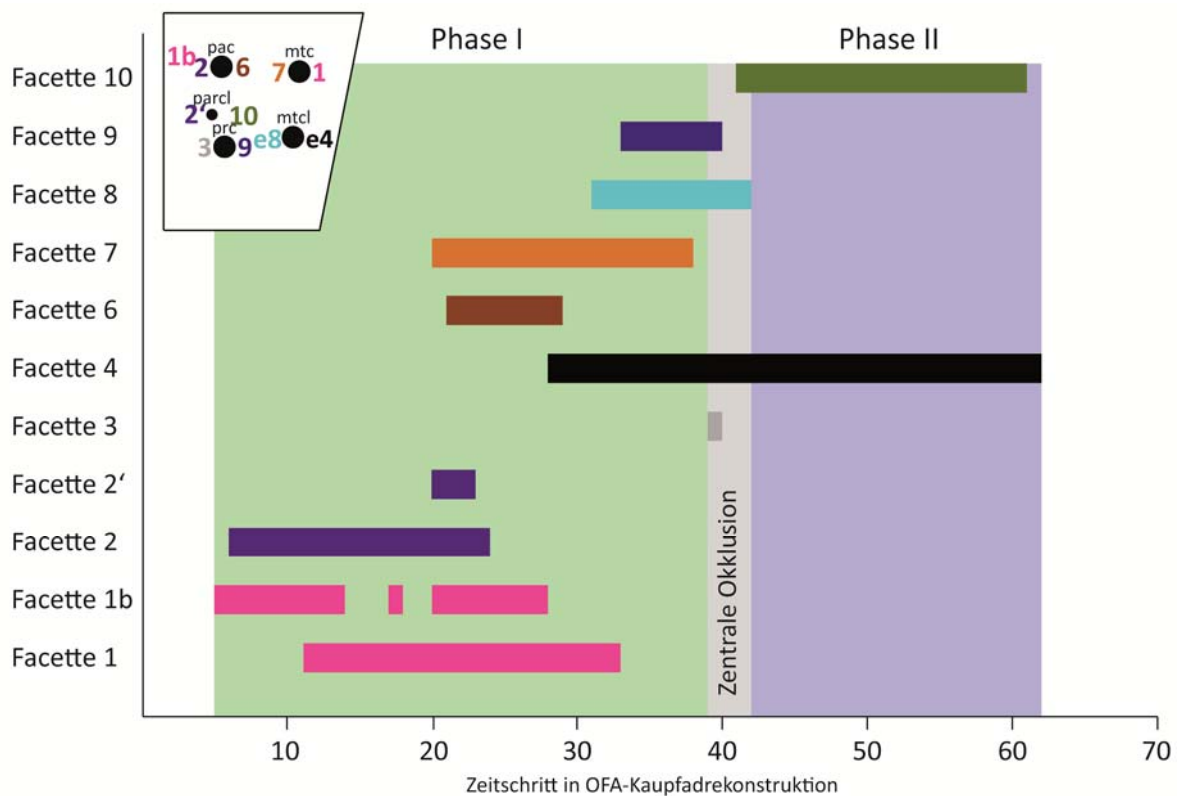


Abb. 53: Facettenkontakte der Kauwegsrekonstruktion von *Gobiohyus*. In der Phase I des *power stroke* dominieren erst die bukkal am oberen Molaren gelegenen Facetten 1, 1', 2 und 2'. Ab Zeitschritt 20 treten auch die Facetten 6 und 7 in Kontakt. Zum Ende der Phase I und in der zentralen Okklusion kontaktieren die Facetten 3, e4, 8 und 9, die lingual auf den oberen Molaren liegen. Die Facette e4 tritt bereits während der Phase I in Kontakt, dieser bleibt während der zentralen Okklusion und in der gesamten Phase II bestehen. Hinzu kommt in der zentralen Okklusion der Facette 10-Kontakt, der fast gemeinsam mit der Facette e4 abbricht und damit den *power stroke* beendet.

Quantitative Analyse

Eintritts- und Neigungswinkel

Die Vermessung des rekonstruierten Kaupfades hat einen Eintrittswinkel von 82° bei einer Neigung (N_i) von 9° ergeben. Nach der zentralen Okklusion beträgt der Austrittswinkel 62° bei einer invers gerichteten, steileren Neigung (N_e) von 18° . Damit ist der *power stroke* in zwei deutlich unterscheidbare Phasen getrennt. Die Phase I ist durch eine leicht nach mesial und aufwärts gerichtete Bewegung charakterisiert, während es in der Phase II zu einer stärkeren Mesialbewegung mit einer steileren Abwärtsbewegung kommt (Abb. 54).

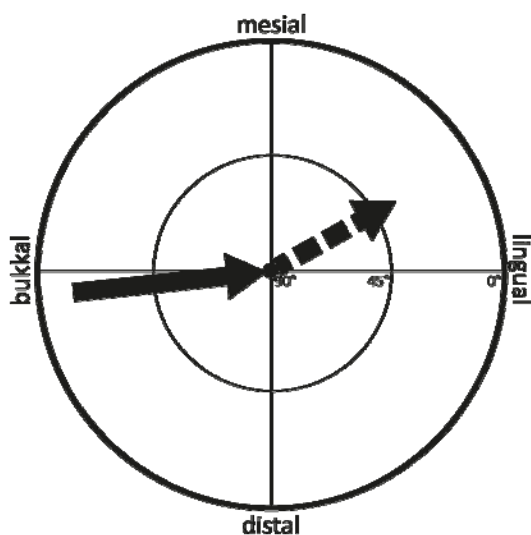


Abb. 54: Mastikationskompass für *Gobiohyus*, nach der Kaupfadrekonstruktion mit AMNH 26283 (m1-3) und AMNH 26279 (M2). Die Phase I ist durch eine leicht nach mesial gerichtete, schwach geneigte Aufwärtsbewegung gekennzeichnet, während es nach der zentralen Okklusion in Phase II zu einer stärker nach mesial gerichteten, steileren Abwärtsbewegung kommt.

Okklusaler Kompass

Die okklusalen Kompassse für *Gobiohyus* zeigen mesial (Facetten 2, 3, 7, 7', e8) und distal orientierte Facetten (1, 6, 9) (Abb. 55). Die Facette 1b liegt auf dem Parastyl, einer im Vergleich zu den Höckern relativ flach ausgebildeten Struktur mit einer Orientierung in leicht linguale Richtung. Dies spiegelt sich in der Orientierung und Neigung der Facette 1b wider. Neben der Facette 10 weist auch die Facette e4 eine Tendenz in bukkale Richtung auf, die jedoch an den beiden vermessenen Molaren unterschiedlich stark ausgeprägt ist. Die Facette e4 tritt, ebenso wie die Facette 10, in der Phase II des *power stroke* in Kontakt. Besonders die Facetten der bukkalen Höcker (1, 2, 6, 7) sind relativ steil (Werte zwischen 46° und 61°). Dies ist auf die spitze Form der bukkalen Höcker zurückzuführen. Es wurden an zwei M2 von *Gobiohyus* die Facetten vermessen (Messwerte siehe Anhang 11.4).

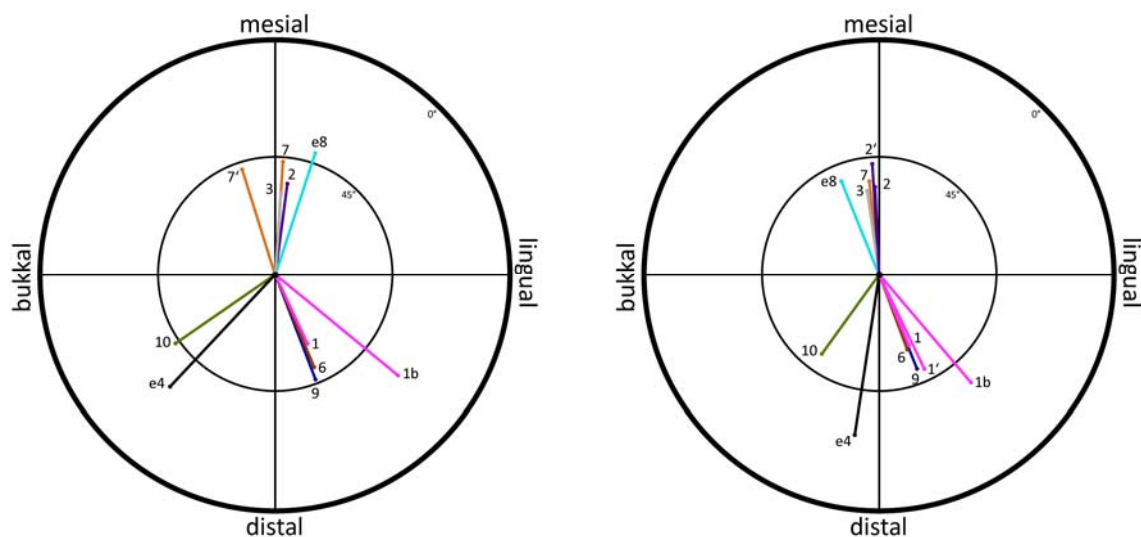


Abb. 55: Okklusale Kompassse für *Gobiohyus* (links: AMNH 26278, M2; rechts: AMNH 26279, M2). Die bukkale Orientierung der Facetten e4 und 10, die in der Phase II des *power stroke* kontaktieren, ist bei beiden Exemplaren unterschiedlich stark ausgeprägt. Die Facetten der bukkalen Höcker (Facetten 1, 2, 6 und 7) sind in beiden Fällen relativ steil (Winkel über 45°).

6.5. Dentaler Morphotyp 4

Der dentale Morphotyp 4 ähnelt in Anzahl und Position der einzelnen Höcker dem Morphotyp 3, ist jedoch etwas länger und hat somit einen subquadratischen Umriss. Es sind insgesamt fünf Höcker vorhanden. Paracon, Metacon, Protocon und Metaconulus sind die vier Haupthöcker, während der Paraconulus als Zwischenhöcker mesial zwischen Paracon und Protocon liegt. Paracon und Metacon sind selenodont, während die übrigen Höcker bunodont sind. Die Anordnung der Höcker ist asymmetrisch und dem Morphotyp 3 ähnlich. Die Anthracotheriidae wie *Elomeryx* sind diesem dentalen Morphotyp zuzuordnen, ebenso einige endemisch europäische Formen wie z.B. *Dacrytherium*, *Catodontherium*, *Leptotheridium*.

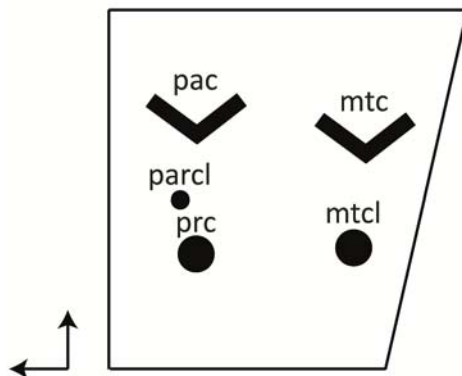


Abb. 56: Der dentale Morphotyp 4 hat vier Haupthöcker und einen mesialen Zwischenhöcker. Die beiden bukkalen Höcker sind selenodont, die übrigen bunodont. Die Höcker sind asymmetrisch auf der subquadratischen Oberfläche verteilt. Der Morphotyp 4 ähnelt dem Morphotyp 3 in Anzahl und Anordnung der Höcker. Wesentlicher Unterschied sind die selenodont ausgebildeten bukkalen Höcker.

6.5.1. Elomeryx

Die systematische und stratigraphische Einordnung von *Elomeryx* erfolgte in der Einleitung (siehe Kapitel 3.1.1).

Morphologie

Das Gebiss von *Elomeryx* weist die vollständige eutherische Zahnformel auf (3.1.4.3/3.1.4.3). Die Molaren nehmen in ihrer Größe von vorne nach hinten zu. Die oberen Molaren besitzen fünf Höcker (Abb. 57). Haupthöcker sind Paracon, Metacon, Protocon und der vergrößerte und nach lingual verschobene Metaconulus, während der Paraconulus zwischen Paracon und Protocon in der mesialen Zahnhälfte einen kleineren Intermediärhöcker bildet. Die mesialen und distalen Grate sämtlicher Höcker verlaufen deutlich in bukkale Richtung. Besonders deutlich ist dies bei den beiden bukkalen Höckern. Auch sind Paracon und Metacon deutlich selenodont und ihre Schmelzkanten sind über die ganze bukkale Zahnseite miteinander verbunden, so dass sie einen Ectoloph bilden. Durch die weit nach bukkal geschwungenen, halbmondförmigen Höckergrate entsteht am Ectoloph eine sehr lange Schmelzkante. Schon in einem frühen Stadium der Abnutzung kommt es durch den Abtrag von Schmelz und der Exponierung von Dentin zu einer Schmelzkantenverdoppelung. Mesiobukkal ist ein starkes Parastyl ausgebildet und im Zwickel der zusammenlaufenden distalen und mesialen Grate zwischen Paracon und Metacon liegt ein deutliches, geschwungenes Mesostyl. Es ist mesiodistal zusammengedrückt und bekommt dadurch einen schlaufenförmigen Charakter. Ein distales Metastyl ist kaum vorhanden. Paraconulus und Metaconulus sind bunosenodont, die Höckergrate zeigen ebenfalls eine bukkal gerichtete Orientierung auf, sind jedoch weniger scharf ausgebildet. Der Metaconulus ist vergrößert und nach

lingual gerückt und besetzt damit die distolinguale Position eines Hypocons. Der Protocon bildet den größten lingualen Höcker und ist bunodont. Auch hier verlaufen die Höckerflanken nach bukkal. Der Metaconulus wird von der Postprotocrista nicht erreicht. Mesial befindet sich ein langes Cingulum und lingual ist ein weiteres, kurzes Cingulum vorhanden, das zwischen den lingualen Höckern liegt. Am M3 ist das Cingulum nicht unterbrochen, sondern läuft vom Parastyl vollständig um den Protocon herum und endet mesial am Metaconulus.

Die unteren Molaren von *Elomeryx* sind vierhöckerig (Abb. 57). Mesial liegen bukkal das Protoconid und lingual das Metaconid, während distobukkal das Hypoconid und distolingual das Entoconid angeordnet sind. Die Grate der bukkalen Höcker sind deutlich halbmondförmig und verlaufen in linguale Richtung, entgegen den nach bukkal gerichteten Höckergraten der oberen Molaren.

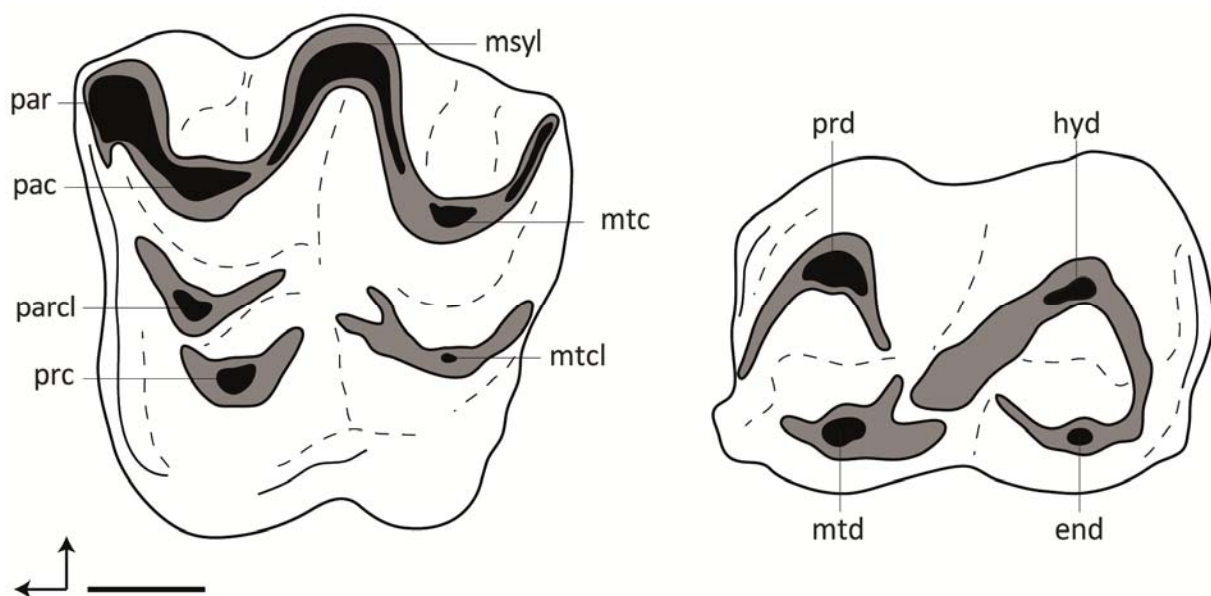


Abb. 57: Schematische Zeichnung eines oberen (links) und eines unteren (rechts) Molaren von *Elomeryx*. Der obere Molar bekommt durch die Größe und distolinguale Position des Metaconulus einen subquadratischen Umriss. Maßstab 5 mm.

Die Höckergrate von Metaconid und Entoconid sind weniger stark gekrümmt, sondern verlaufen eher nach mesial respektive distal. Das Metaconid besitzt drei Grate – einen mesialen, einen distalen und einen bukkalen. Der mesiale Hypoconidgrat verläuft zur distalen Trigonidflanke unterhalb des Metaconids. Der m3 weist ein kräftiges Hypoconulid auf, welches zwei nach mesial verlaufende Grate hat. Der bukkale dieser beiden Grate trifft sich im Zwickel der distalen Grate von Hypoconid und Entoconid mit diesen. Sowohl mesial als auch distal tragen die unteren Molaren ein kurzes Cingulid.

Abnutzung und Facettenbildung

Das Abnutzungsmuster auf der okklusalen Oberfläche der Molaren von *Elomeryx* zeigt neun Facettenpaare. Es sind die Facetten 1, 2, 3, e4, 6, 7, e8, 9 und 10 (Abb. 58) und damit entspricht das Muster dem von *Gobiohyus*, was sich durch die ähnliche Höckerkonfiguration erklärt. Auf den selenodonten, bukkalen Höckern der oberen und unteren Molaren wird schon bei geringer Abnutzung Dentin entlang der Höckergrate zwischen zwei Schmelzbändern freigelegt, so dass es zu einer Schneidkantenverdoppelung und damit zu einem Gewinn an funktionellen Strukturen kommt.

Facette 1 entsteht auf dem distalen Grat des Metacons. Durch die Abnutzung kommt es schon früh zur Schmelzkantenverdoppelung durch die Exponierung von Dentin. Die Fortsetzung der Facette 1 auf dem Parastyl des sich distal anschließenden Zahns wird als Facette 1b bezeichnet. Beide kollidieren mit der Facette 1 des unteren Molaren, die auf der mesialen Flanke des Protoconids entsteht. Am m3 wird die Kontaktfläche für die Facette 1 des M3 auf dem prominenten, weit nach distal ausgezogenen Hypoconulid angelegt und kompensiert so das Fehlen eines weiteren unteren Molaren.

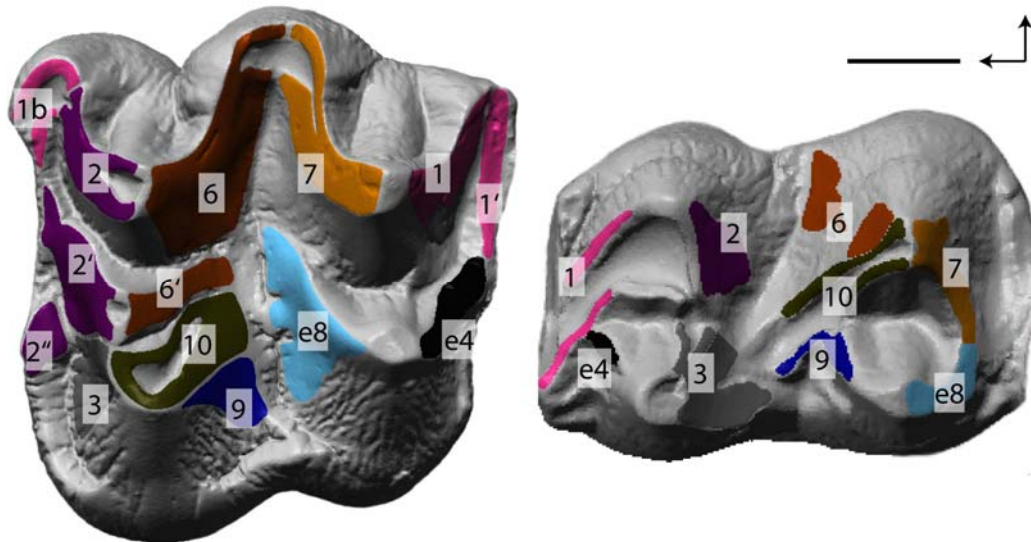


Abb. 58: Facetten auf den Molaren von *Elomeryx borbonicus* (links: M2, NMB Mar 630; rechts: m2, NMB Mar 550). Es sind insgesamt neun Facettenpaare ausgebildet, wobei die Facette 1, die auf dem distalen Grat des Metacons entsteht, sich auf dem Parastyl des distal anschließenden Molaren fortsetzt (Facette 1b). Maßstab 5 mm. (ABGUSS, SCAN)

Facette 2 entsteht am oberen Molaren auf dem mesialen Grat des Paracons. Mit gleicher Orientierung entsteht auf der mesialen Flanke des Paraconulus die Teilfacette 2', die während des Kauschlages die gleiche Kontaktfläche auf dem unteren Molaren trifft wie Facette 2. Bei beiden kommt es bereits durch geringe Abnutzung zur länglichen Dentinfreilegung zwischen zwei Schmelzbändern, die eine Verdoppelung der Scherkanten mit sich bringt (Abb. 59). Eine weitere Teilfacette kann auf dem mesialen Cingulum unterhalb von Paracon und Paraconulus (Facette 2''). Am unteren Molar ist die Facette 2 relativ großflächig auf der distalen Flanke des Protoconids ausgebildet. Mit zunehmender Abnutzung kommt es zur Fusion der Facetten 2 und 3 auf den unteren Molaren, die dann gemeinsam eine M-förmige Facette auf der gesamten distalen Trigonidflanke bilden.

Mesial am Protocon wird am oberen Molaren die Facette 3 angelegt, die eher klein und schmal ist. Es kann eine Teilfacette auf dem mesiolingualen Cingulum entstehen (Facette 3'). Die Facette 3 des unteren Molars entsteht an der distalen Flanke des Metaconids und weist bedingt durch die Morphologie des Höckers, bzw. der Höckergrate, eine A-Form auf. Die Kontaktfläche der Facette 2 (Facette 2') verläuft während des *power stroke* über

die gesamte Distalseite des Trigonids, so dass es Überschneidungen mit der Facette 3 gibt. Eine Differenzierung der beiden Facetten ist vor allem bei fortgeschrittener Abnutzung nicht mehr möglich.

Die Facette e4 entsteht an der distalen Flanke des Metaconulus. Am unteren Molaren entsteht die Facette e4 auf dem mesialen Grat des Metaconids, oberhalb der Facette 1. Ihr Schmelzanteil bekommt dort im Zuge der Abkautung durch die Dentinfreilegung zur Höckerspitze hin eine V-Form. Auf dem prominenten Hypoconulid des m3 wird die Facette e4 angelegt, die als Kontaktfläche für die Facette e4 des M3 fungiert und ebenso wie für die Facette 1 das Fehlen eines weiteren Molaren kompensiert.

Auf dem distalen Grat des Paracons entsteht zunächst länglich und schmal die Facette 6. Mit zunehmender Abnutzung kann sie sich großflächig über die gesamte distale Flanke erstrecken, bevor es schließlich zur Dentinfreilegung und damit zur Verdoppelung der Schmelzkanten kommt (Abb. 59). Distal entsteht am Paraconulus mit gleicher Orientierung die Teilfacette 6'. Beide kontaktieren mit der Facette 6 des unteren Molaren, die dort relativ großflächig an der mesialen Flanke des Hypoconids unterhalb des Grates entsteht.

Facette 7 entsteht auf dem mesialen Grat des Metacons und entwickelt sich ähnlich wie Facette 6. Auch hier kommt es schon bei geringer Abnutzung zu einer Schmelzkantenverdoppelung durch Dentinfreilegung (Abb. 59). Auf dem unteren Molaren findet sich Facette 7, ebenfalls recht großflächig ausgebildet, auf und unterhalb des distalen Hypoconidgrates.

Die Facette e8 wird auf der mesialen Flanke des Metaconulus ausgebildet und kann dort die gesamte Höckerflanke einnehmen. Am unteren Molar verläuft die Facette e8 auf dem distalen Grat des Entoconids und erstreckt sich dort sichelförmig über den Grat.

Auf der distalen Flanke des Protocons wird die Facette 9 angelegt, die bei zunehmender Abnutzung durch die Abtragung des Protocons an Größe verliert. Am unteren Molaren

wird die Facette 9 auf der mesialen Flanke des Entoconids gebildet und kann sich bis auf den lingualen Bereich des mesialen Hypoconidgrates erstrecken.

Die Facette 10 entsteht an der distobukkalen Flanke des Protocons und erstreckt sich von da auf den Bereich, in dem die zum Zentrum des Zahnes gerichteten Grate der drei lingualen Höcker zusammenkommen. Mit zunehmender Abnutzung verliert Facette 10 durch die Abtragung des Protocons an Größe. Auf dem unteren Molaren liegt die Facette 10 auf dem mesialen Grat des Hypoconids, oberhalb der Facette 6, und grenzt lingual an die Facette 9 an.

Generell ist bei der Beobachtung der Abnutzungsspuren an den Molaren von *Elomeryx* festzustellen, dass es vor allem bei den selenodonten, bukkalen Höckern der oberen Molaren schon bei geringer Abnutzung zum Schmelzabtrag und damit verbundener Dentinfreilegung mit einer starken Auskolkung des freigelegten Dentins kommt (Abb. 59). Die lingualen Höcker sind ebenfalls von apikalem Abtrag betroffen und es entstehen von den Höckerspitzen ausgehende Dentinfelder.

Der Abtrag ist hier vergleichsweise jedoch deutlich geringer als an den bukkalen Höckern (Abb. 59 A, B). Durch die Bildung zunächst schmaler Dentinfelder entlang der halbmondförmigen Höckergrate von Paracon und Metacon kommt es zu einer Verdoppelung der Schmelzkanten (Abb. 59 B, C). Das Dentin wird weiterhin ausgekolkelt und die Dentinfelder werden größer. Ab einem gewissen Punkt der Abnutzung sind die bukkalen Höcker soweit abgetragen, dass die ursprünglichen Strukturen kaum mehr erhalten sind und nur noch wenig Schmelz auf der Zahnoberfläche vorhanden ist (Abb. 59 D).

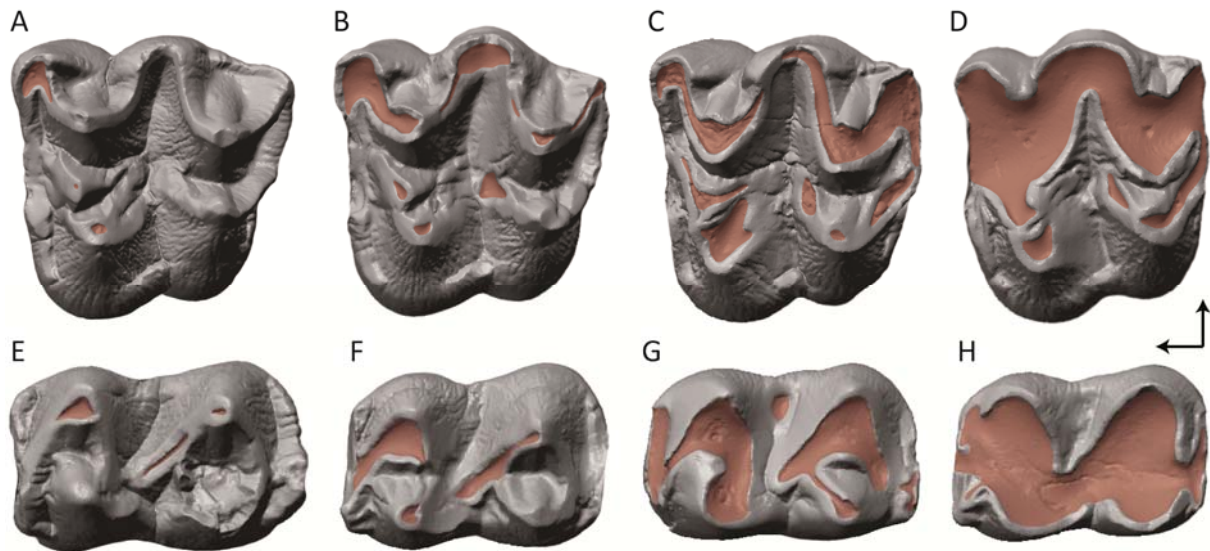


Abb. 59: Abnutzung an den oberen (A-D) und unteren (E-H) Molaren von *Elomeryx*. A: Deutliche Schmelzfacetten auf den meisten Höckergraten, Dentin liegt am Parastyl und minimal an den Höckerspitzen von Protocon und Paraconulus frei (NMB Mar 620, M2 sinistral). B: Bukkal sind an Parastyl und Mesostyl aber auch entlang der Grate große Dentinfelder entstanden. Lingual sind die Dentinfelder etwas weniger stark gewachsen (NMB Mar 550, M2). C: Die Grate der bukkalen Höcker sind fast vollständig freigelegt und zeigen deutlich ausgekolkte Dentinfelder; auch lingual ist der apikale Abtrag fortgeschritten, jedoch weniger intensiv (NMB Mar 620, M1 sinistral). D: Die bukkalen Höcker sind fast vollständig eingeebnet, ein großes Dentinfeld verbindet Paracon, Metacon, Paraconulus und Metaconulus miteinander. Protocon und Metaconulus sind auch von apikalem Abtrag betroffen, die Höckerstruktur ist aber noch erhalten. E: Entlang der Höckergrate haben sich vor allem bukkal Schmelzfacetten gebildet; an den bukkalen Höckerspitzen und entlang des mesialen Hypoconidgrates kommt es zu ersten Dentinfreilegungen (NMB Mar 620, m2 sinistral). F: Die von den bukkalen Höckerspitzen ausgehenden Dentinfelder weiten sich aus; auch an der Metaconidspitze kommt es zu apikalem Abtrag und Dentinfreilegung. G: Die Dentinfelder der bukkalen und lingualen Höcker haben sich deutlich vergrößert und sind fusioniert. Das Dentin ist stark ausgekolk. H: Der Schmelz ist vollständig abgetragen, es bleibt lediglich ein umlaufender Schmelzrand. Die Höckerstrukturen sind nicht mehr vorhanden und das Dentin ist stark ausgekolk. Nicht maßstabsgetreu. (ABGUSS, SCAN)

Die lingualen Höcker Protocon und Metaconulus sind in diesem Stadium vergleichsweise gering abgetragen und haben ihre ursprüngliche Form weitgehend erhalten. Auch an den unteren Molaren sind die bukkalen Höcker zunächst stärker von der Abnutzung betroffen und es kommt früher zu Dentinfreilegungen als an den lingualen Höckern (Abb. 59 E, F). Nachdem auch lingual Dentin freigelegt wurde, kommt es im weiteren Verlauf der Abnutzung zur Fusion der lingualen und bukkalen Dentinfelder (Abb. 59 G). Dabei sind die Dentinfelder der mesialen und bukkalen Höcker zunächst noch durch Schmelz voneinander getrennt. Im letzten beobachteten Stadium ist schließlich die gesamte Zahnoberfläche von einem großen Dentinfeld eingenommen und der Schmelz ist,

bis auf ein umlaufendes Schmelzband, vollständig abgetragen (Abb. 59 H). Die Höcker sind vollständig eingeebnet. Eine weitere Beobachtung an den Molaren von *Elomeryx* ist ein hoher Abnutzungsgradient von den ersten zu den letzten Molaren. Während die ersten Molaren bereits stark abgetragen und ausgekolkt sind, zeigen die dritten Molaren gerade die ersten leichten Abnutzungserscheinungen (Abb. 60).

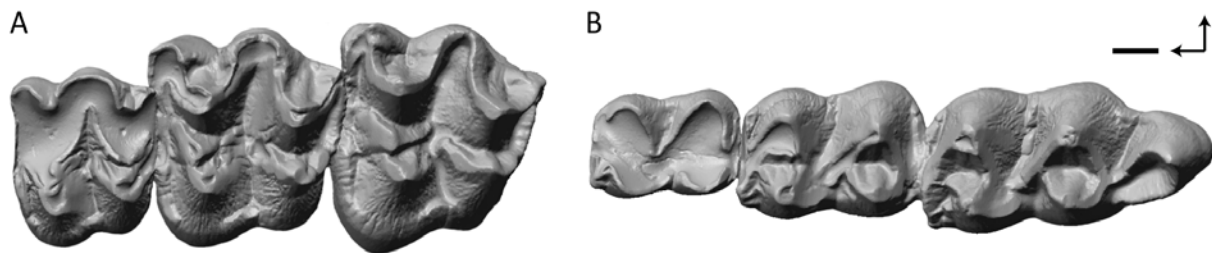


Abb. 60: Abkaugradient an einer oberen (A) und unteren (B) Molarenreihe von *Elomeryx borbonicus* (NMB Mar 550). Die ersten Molaren sind bereits stark abgenutzt, großflächig schmelzfrei und stark ausgekolkt, während M3 und m3 gerade die ersten Attritionsfacetten und noch keine Dentinfreilegung zeigen. Maßstab 5 mm. (ABGUSS, SCAN)

OFA-Rekonstruktion der Kaubewegung

Die Rekonstruktion des Kaupfades im OFA erfolgte anhand des M2 von NMB Mar550 und den dazugehörigen unteren Molaren (m1-3). Es ergab sich ein, durch Richtungs- und Neigungswechsel gekennzeichnet, in zwei Phasen unterteilter *power stroke*.

Die **Phase I** des rekonstruierten *power stroke* ist durch eine flach aufwärts geneigte und leicht nach mesial gerichtete Bewegung des Unterkiefers charakterisiert. Die erste Kollision findet zwischen der mesialen Flanke des Paracons und der distalen Metaconidspitze statt und liegt damit im Bereich der Facette 2 (Zeitschritt 7, Abb. 61 A). Gleich im nächsten Zeitschritt kommt eine zweite Kollision hinzu, die zwischen dem Parastyl des M2 und der mesialen Metaconidspitze des m2 stattfindet und damit die Position der Facette 1b markiert. Bei Zeitschritt 13 brechen beide Kontakte ab, die nächsten Kollisionen

erfolgen erst in Zeitschritt 23. Hier ist erneut die Facette 2 aktiv, zusätzlich kollidieren die distale Paraconflanke und die mesiale Hypoconidflanke (Facette 6, Abb. 61 B). In Zeitschritt 26 kommt es zu einer weiteren Kollision, die zwischen der mesialen Metaconflanke und dem distalen Grat des Hypoconids stattfindet. Sie liegt damit auf der Position der Facette 7. Die Kollision spielt sich am oberen Molaren zunächst nahe am Mesostyl ab, im weiteren Verlauf wird auch der weiter apikal gelegene Bereich der Metaconflanke einbezogen (Zeitschritt 30). Dieser kontaktiert jedoch nicht die distale Hypoconidflanke, sondern die distale Entoconidflanke. In Zeitschritt 32 kollidieren im Bereich der Facette 1 die distale Metaconflanke im eher apikalen Bereich und die mesiale Flanke des m3. Der mesiale Grat des Protoconids ist an den unteren Molaren von *Elomeryx* soweit nach lingual ausgezogen, dass er vor dem Metaconid liegt und die Kontaktfläche für die Facette 1 bietet. Die Kontaktfläche der Facette 2 expandiert zeitgleich - der untere Molar ist nicht nur mit der Mesialseite des Metaconids, sondern auch mit der mesialen Flanke des Protoconids im Kontakt mit der Facette 2 des M2 (vgl. Facette 7). In Zeitschritt 39 reißt der Facette 2-Kontakt ab. Der Facette 1-Kontakt vergrößert sich zeitgleich und kontaktiert nicht mehr nur mit dem lingualen Ende des mesialen Protoconidgrats, sondern auch mit der mesialen Spitze des Höckers. In Zeitschritt 42 reißt der Facette 6-Kontakt ab. Gleichzeitig kommt es zur Kollision zwischen der mesialen Paraconulusflanke und der distalen Metaconidseite (Facette 2'). Auch die Facette 2 am Paracon tritt noch einmal in Kontakt mit der distalen Protoconidflanke. Eine weitere Kollision kommt in Zeitschritt 46 hinzu. Diese findet zwischen der mesialen Flanke des Metaconulus und der distalen Entoconidflanke statt und markiert damit die Position der Facette e8. Der Facette 2'-Kontakt geht in Zeitschritt 48 über in den Facette 3-Kontakt, der zwischen der mesialen Protoconflanke und der mesialen Seite des Metaconids stattfindet. In Zeitschritt

49 reißen die Facette 1- und 2'-Kontakte ab. Der Facette e8-Kontakt bricht in Zeitschritt 51 ab, kollidiert jedoch erneut in Zeitschritt 53. Zeitgleich kollidiert der distale Grat des Protocons mit dem mesialen Grat des Entoconids. Diese Kollision liegt auf der Position der Facette 9. In Zeitschritt 56 kommt es zum Kontakt im Bereich der Facette e4, die an dem M2 auf dem distalen Metaconulusgrat und auf dem m3 lingual auf dem mesialen Grat des Protoconids liegt. Damit überschneidet sie sich auf dem unteren Molaren mit der Kontaktfläche der Facette 1. Es folgt nun die **zentrale Okklusion** (Zeitschritt 57, Abb. 61 C). Zu diesem Zeitpunkt kontaktieren die Facetten 2, e4, 7, e8 und 9.

Die **Phase II** des *power stroke* ist durch eine Umkehr der Neigung bei einer gleichzeitig etwas stärker nach mesial gerichteten Bewegung des Unterkiefers gekennzeichnet. In Zeitschritt 58 brechen die Facette e4- und Facette e8-Kontakte ab. Einen Zeitschritt später auch die Kontakte der Facetten 7 und 9. In Zeitschritt 65 kommt der Facette e4-Kontakt erneut auf und in Zeitschritt 72 ein weiterer Kontakt, der zwischen der distobukkalen Flanke des Protocons und dem mesiolingualen Grat des Hypoconids stattfindet. Er markiert die Facette 10 (Abb. 61 D). In Zeitschritt 82 reißt zunächst der Facette 4-Kontakt ab, bevor in Zeitschritt 87 auch der Kontakt der Facette 10 abbricht. Damit ist der *power stroke* abgeschlossen. Das Diagramm in Abb. 63 **Fehler! Verweisquelle konnte nicht gefunden werden.** zeigt die während der rekonstruierten Kaubewegung stattfindenden Facettenkontakte. Da die Unterbrechungen der Kollisionen in den Bereichen der Facetten 2, e4, 6 und e8 während eines echten Kauvorgangs unwahrscheinlich wären, werden sie als Artefakte der digitalen Rekonstruktion bewertet. In dem Diagramm wurden die Unterbrechungen daher durch blässere, schraffierte Balken gekennzeichnet, um ein Bild der Kontakte ohne diese Fehlstellen darzustellen (Abb. 62).

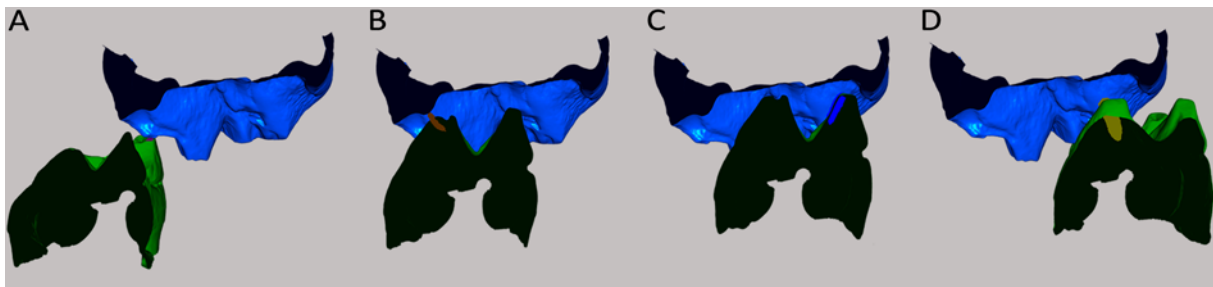


Abb. 61: Kaubewegung von *Elomeryx* im bukkolingualen Profil. Ansicht von distal auf Paracon, Paraconulus und Protocon des M2 und Entoconid und Hypoconid des m2 im Schnitt. A: Phase I; Facette 2-Kontakt zwischen dem mesialen Paracongrat und der distalen Metaconidspitze. B: Phase I; Facette 6-Kontakt zwischen der distalen Paraconflanke und der mesialen Hypoconidflanke. C: Zentrale Okklusion; hier sichtbar ist der Facette 9-Kontakt zwischen der distalen Protoconidflanke und dem mesialen Grat des Entoconids. D: Phase II; Facette 10-Kontakt zwischen der distobukkalen Protoconflanke und der mesiolingualen Hypoconidflanke.

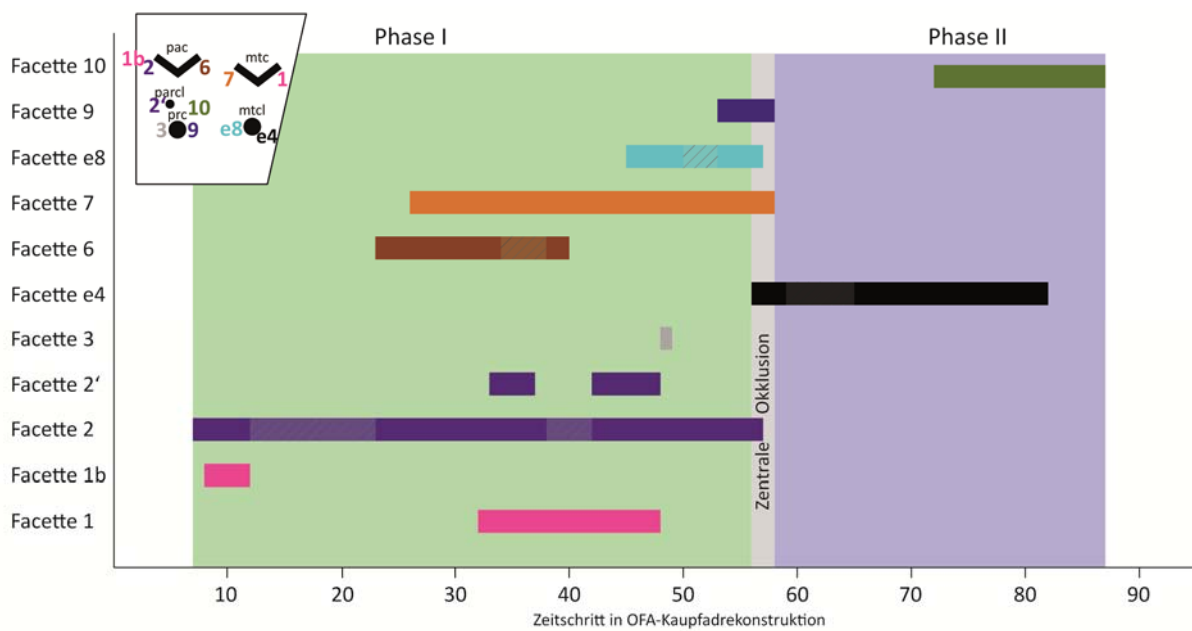


Abb. 62: Facettenkontakte in der Kauwegsrekonstruktion von *Elomeryx*. In der Phase I des *power stroke* dominieren zunächst die bukkal am oberen Molaren gelegenen Facetten 1, 2, 2', 6 und 7. Zum Ende der Phase I, während der zentralen Okklusion und zu Beginn der Phase II treten dann Facette e8, 9 und e4 in Kontakt, die im lingualen Bereich der oberen Molaren liegen. Während der zentralen Okklusion kontaktieren die Facetten 2, e4, 7, e8 und 9. Die Facetten e4 und 10 kontaktieren in der Phase II des *power stroke*, der mit dem Abbruch der Facette 10 beendet wird. Die blässeren, schraffierten Bereiche sind ergänzt und finden in der Rekonstruktion an diesen Stellen nicht statt.

Quantitative Analyse

Eintritts- und Neigungswinkel

Die Vermessung des rekonstruierten Kaupfades von *Elomeryx* zeigt, dass sich die beiden Phasen des *power stroke* in Bewegungsrichtung und Neigung unterscheiden (Abb. 63). In Phase I findet eine um 13° aufwärts geneigte (N_i) Bewegung mit einem Eintrittswinkel von etwa 84° statt. Nach der zentralen Okklusion kommt es in Phase II dagegen zu einer Abwärtsbewegung mit einer Neigung (N_e) von -11° . Mit einem Austrittswinkel von 68° ist die Bewegung dabei stärker nach mesial orientiert.

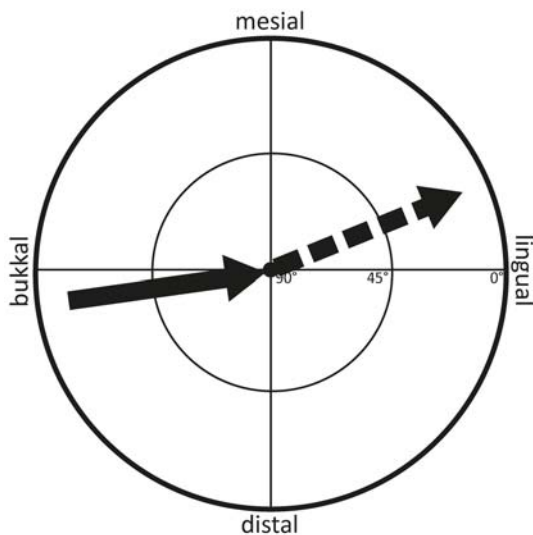


Abb. 63: Der Mastikationskompass für *Elomeryx* nach dem rekonstruierten Kaupfad im OFA. Der *power stroke* ist in zwei Phasen unterteilt. Die Phase II ist dabei durch eine stärker nach mesial gerichtete Bewegung bei inverser Neigung gekennzeichnet.

Okklusaler Kompass

Es wurden die Facettenorientierungen an insgesamt fünf Molaren von *Elomeryx* vermessen (siehe Anhang 11.4). Die Darstellung im okklusalen Kompass zeigt zum einen deutlich mesial gerichtete Facetten (2, 3, 7, e8), zum anderen deutlich distal orientierte Facetten (1, 6, 9) (Abb. 64). Die Facetten e4 und 10, die beide in der Phase II des Kauschla- ges kontaktieren, zeigen eine leicht bukkale Ausrichtung, die an den untersuchten Mola- ren unterschiedlich stark ausgeprägt ist. Die Facette 1b, die eine Fortsetzung der Facette 1 auf dem Parastyl des distal angrenzenden Molaren darstellt, zeigt in zwei Fällen eine deutlich linguale Orientierung. Dies ist durch die flache Neigung des Parastyls zu erklä- ren, welches im Zuge der Abkauung eine Orientierung nach lingual erhält. Auch die in Abb. 64 zu sehende distale Neigung der Facette 2'' ist durch die Lage auf dem flachen Cingulum zu erklären, welches durch die Abkauung schnell eine Orientierung in eine andere Richtung, als die ursprünglich mesiale, erhalten kann. Die Facetten der bukkalen Höcker (1, 2, 6, 7), sowie die Facetten 3, e8 und 9 sind relativ steil mit Neigungswerten über 50°.

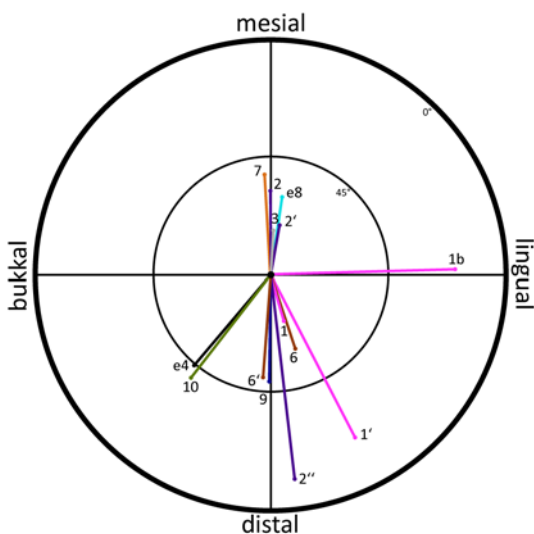


Abb. 64: Okklusaler Kompass für *Elomeryx* (NMB Mar 630, M2 sinistral). Die Facetten sind insge- samt recht steil, Ausnahme bilden die auf dem Cingulum und Parastyl liegenden Facetten 1', 1b und 2''. Die stark linguale Orientierung der Facette 1b sowie die distale Orientierung der Facette 2'' erklärt sich durch die Lage auf dem flach liegenden Parastyl bzw. Cingulum.

6.6. Dentaler Morphotyp 5

Der dentale Morphotyp 5 zeigt fünf vollständig selenodonte Höcker und kommt ausschließlich innerhalb der Cainotheriidae vor (Abb. 65). Von den fünf ausgebildeten Höckern liegen zwei mesial und drei distal. Mesial befinden sich die zwei etwa gleichgroßen Haupthöcker Paracon und Paraconulus. Distal liegt bukkal der Metacon und lingual der Protocon, während sich zwischen diesen der etwas kleinere Metaconulus befindet. Insgesamt zeigt der Zahn einen subrectangulären Umriss. Innerhalb der Cainotheriidae findet die Verschiebung des Protocons von einer erst zentralen bis zu der distalen Position sukzessive statt und ist fossil belegt, weshalb der distolinguale Höcker hier auch trotz des zusätzlich vorhandenen Metaconulus nicht als Hypocon angesprochen wird. In dieser deutlich distalen Position befindet sich der Protocon bei den späteren oligozänen Formen wie *Caenomeryx*.

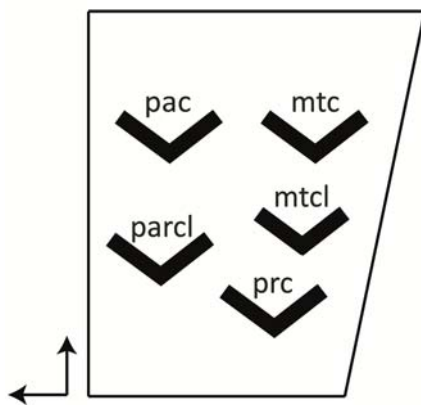


Abb. 65: Der dentale Morphotyp 5 repräsentiert einen vollständig selenodonten Zahn. Es sind fünf Höcker vorhanden; zwei Haupthöcker im mesialen, zwei Haupthöcker und ein dazwischenliegender Zwischenhöcker im distalen Bereich des Zahns. Die Höcker sind asymmetrisch auf der rechteckigen Zahnoberfläche angeordnet.

6.6.1. Caenomeryx

Die systematische und stratigraphische Einordnung von *Caenomeryx* erfolgte in der Einleitung (siehe Kapitel 3.1.1).

Morphologie

Die Bezahnung von *Caenomeryx* ist hochspezialisiert und stark abgeleitet vom ursprünglichen tribosphenischen Gebiss. Die Höcker der Molaren sind vollständig selenodont ausgebildet (Abb. 25). Das brachydonte Gebiss zeigt eine vollständige eutherische Zahnformel (3.1.4.3) im Ober- und Unterkiefer. Zwischen dem ersten und den drei folgenden Prämolaren besteht im Oberkiefer ein kurzes Diastema. Die Incisiven des Oberkiefers sind unspezialisiert und einfach, der Caninus unterscheidet sich zwar in seiner Form von diesen, ragt dabei jedoch nicht aus dem Niveau der Zahnreihe heraus. P1 bis P3 sind länger als breit und wie die Molaren mit Schneidkanten ausgestattet. P1 und P2 sind einhöckerig, während am P3 bereits ein kleiner lingualer Höcker ausgebildet ist, wodurch der Zahn an Breite gewinnt. Am P4 ist der linguale Höcker deutlich größer ausgebildet und der Zahn ist breiter als lang. Die drei Molaren sind sich in Größe und Ausbildung recht ähnlich. Sie sind fünfhöckerig mit zwei mesial und drei distal liegenden Höckern (). Über die Homologisierung und entsprechende Bezeichnung der lingualen und intermediären Höcker herrscht Uneinigkeit in der Literatur (Stehlin 1906, Hürzeler 1936, Thenius 1989). Nach Hürzeler (1936) ist der mesiolinguale Höcker der Paraconulus, während die beiden distolingualen Höcker Metaconulus und Protocon sind. Thenius (1989) dagegen bezeichnet den mesiolingualen Höcker als Protocon, während distal Metaconulus und Hypocon liegen. Es wird hier der Bezeichnung von Hürzeler (1936) gefolgt, der die sukzessive Verschiebung des Protocons nach distal in seiner Arbeit beschreibt. Bukkal

liegen mesial der Paracon und distal der Metacon. Der Paracon ist etwas höher als der Metacon, wobei dieser Unterschied von M1 zu M3 zunimmt. Die beiden Höcker sind über ihre halbmondförmigen Grate miteinander verbunden und bilden so einen longitudinalen Loph, den Ectoloph. Parastyl, Mesostyl und Metastyl sind vorhanden, wenn auch nicht besonders kräftig. Vom M1 zum M3 hin sind sie zunehmend schwächer ausgebildet. Mesial ist ein kleines Cingulum ausgebildet.

Die untere Zahnreihe ist durch einfach gebaute Incisiven und einen incisiviformen Caninus gekennzeichnet. Zwischen dem sehr kleinen p1 und den folgenden Prämolaren ist ein kleines Diastema ausgebildet. p1 bis p3 sind langgezogen und einhöckerig, der p4 ist distal verbreitert und hat einen zusätzlichen lingualen Höcker. Die unteren Molaren sind fünfhöckerig (Abb. 66). Bukkal liegen die selenodonten Höcker Protoconid und Hypoconid, deren Halbmondarme zu den Tiefpunkten der Höckergrate von Metaconid und Entoconid verlaufen. Das Hypoconid ist größer als das Protoconid und mit längeren Graten versehen, vom mesialen Grat aus zweigt etwa mittig ein schräg nach distolingual verlaufender „Sporn“ (nach Hürzeler 1936) ab. Dieser verliert sich im Zuge der Abnutzung der Zähne rasch. Lingual sind Metaconid und Entoconid eher kegelförmig ausgebildet, jedoch mit parallel zur Sagittalebene verlaufenden Graten versehen, auf denen sich im Laufe der Abnutzung scharfe Schmelzkanten ausbilden. Distal vom Entoconid liegt ein weiterer Höcker, der den Zahn aus lingualer Ansicht dreizackig erscheinen lässt (Abb. 67). Dieses wurde von Hürzeler (1936) als hervorstechendstes Merkmal der Zähne von *Caenotherium* beschrieben, und auch bei *Caenomeryx* ist es augenfällig. Über die Homologisierung dieses Höckers herrscht wiederum Uneinigkeit. Hürzeler (1936) bezeichnet ihn als Hypoconulid, während Thenius (1989) ihn Entostylid nennt. Der m3 ist, wie üblich bei den Artiodactyla, verlängert und besitzt ein Talonid, welches vom

Hypoconulid aufgebaut wird. Dieses ist zusätzlich zum Entostylid vorhanden (Abb. 67), daher wird in diesem Fall der Bezeichnung von Thenius (1989) gefolgt. Die drei lingu-
alen Höcker nehmen von mesial nach distal in ihrer Höhe ab (Abb. 67). Mesial und distal
ist jeweils ein Cingulid ausgebildet, sowie ein recht kleines Cingulid bukkal zwischen
den beiden Außenhöckern.

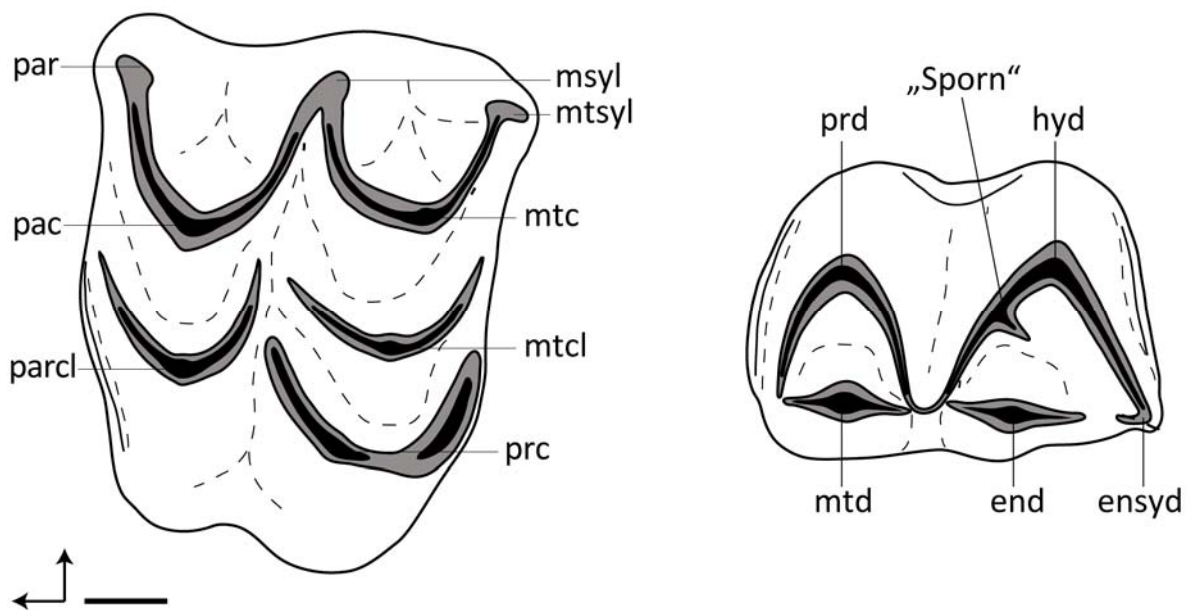


Abb. 66: Schematische Zeichnung eines oberen (links) und eines unteren (rechts) Molaren von *Caenomeryx*. Die Besonderheit der oberen Molaren liegt in der Verschiebung des Protocons in die distale Höckerreihe. Durch eine gleichzeitige Vergrößerung des Paraconulus kommt es zu einem subquadratischen Umriss des oberen Molaren. Maßstab 1 mm.

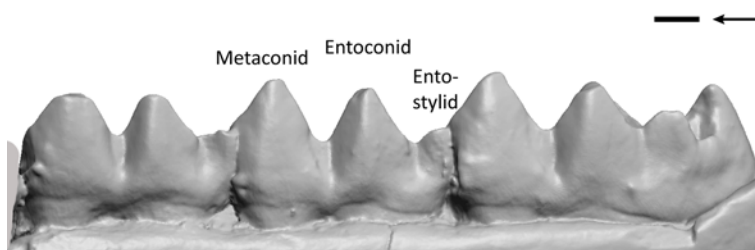


Abb. 67: m1 von *Caenomeryx filholi* in lingualer Ansicht (BSP 1952II1038, m1-3). Das Entostylid bewirkt eine dreizackige Silhouette. Die lingu-
alen Höcker nehmen von mesial nach distal in ihrer Höhe ab. Am m3 ist
zusätzlich ein Hypoconid ausgebildet. Maßstab 1 mm. (ABGUSS, SCAN)

Abnutzung und Facettenbildung

Im Zuge der Be- und Abnutzung der Zähne beim Kauvorgang bilden sich typische Facetten auf den Molaren von *Caenomeryx* aus. Durch die selenodonte Höckerform entsteht ein charakteristisches Bild mit zahlreichen Schmelzkanten. Insgesamt können bis zu sieben Facettenpaare ausgebildet sein (Abb. 68). Es sind dies die Facetten 1, 2, 3, 6, 7, 9 und 10 nach der Terminologie von Butler (1952a). An den untersuchten Stücken von *Caenomeryx* zeigte sich, dass alle genannten Facetten in der Regel auch ausgebildet sind, sofern der Zahn bereits in Nutzung gewesen ist. Dies spiegelt eine arttypische, recht stereotype Kaubewegung wieder. Die Facetten entstehen größtenteils, wie bei selenodonten Zähnen typisch, auf den halbmondförmigen Graten der Höcker. Hier entstehen schnell längliche Dentinfelder entlang der Grate, wodurch es zu einer Verdoppelung der Schmelzkanten kommt. Durch die Abnutzung gewinnt der Zahn so funktionelle Strukturen hinzu.

Facette 1 entsteht im oberen Molaren distal am Metacon entlang der Postmetacrista. Die Facette wird zunächst leicht unterhalb der Crista auf dem Schmelz angelegt, bis es mit zunehmender Abkauung rasch zur Dentinfreilegung zwischen einem bukkalen und einem lingualen Schmelzband kommt. Die Schmelzkanten werden so verdoppelt und die langgezogene Dentinfläche wird durch die fortschreitende Abnutzung zunehmend ausgekolkt. Facette 1 weitet sich distal auf das Metastyl aus. Auf dem distalen Grat des Metaconulus entsteht eine weitere Facette, die als Facette 1' bezeichnet wird, da es mit zunehmender Abkauung zu einer Verschmelzung dieser beiden Facetten kommen kann (Abb. 68, M1). Im unteren Molaren bildet sich die Kontaktfläche der Facette 1 zahnübergreifend. Die Facette 1 des M2 kollidiert zum einen mit dem Entostylid des m2, zum anderen mit der kompletten mesialen Flanke des m3, beginnend am Metaconid und

über den mesialen Protoconidgrat laufend. Die Kollision mit der Facette 1' des M2 findet mit dem Entostylid des m2 und dem lingualen Ausläufer des mesialen Protoconidgrates des m3 statt.

Die Facette 2 bildet sich am oberen Molaren auf dem mesialen Grat des Paracons,. Auch hier kommt es früh zur Dentinfreilegung zwischen zwei Schmelzbändern und damit zur Verdoppelung der Schneidkanten. Auf dem mesialen Grat des Paraconulus entsteht eine Teilfacette (Facette 2'). Im unteren Molaren ist die Facette 2 entlang der distalen Grate der mesialen Höcker von Protoconid und Metaconid positioniert. Facette 2 und Facette 2' des oberen Molaren sind im unteren Molaren nicht voneinander zu trennen, sondern bewegen sich nacheinander über die distalen Grate von Metaconid und Protoconid.

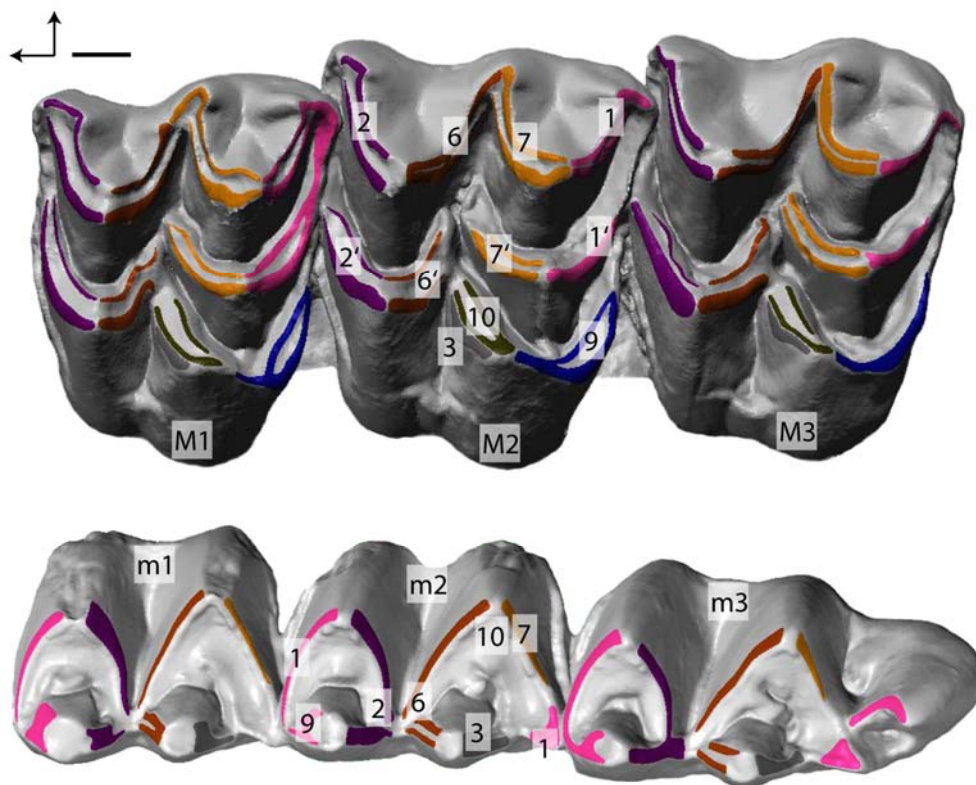


Abb. 68: Facettenpositionen an den oberen (oben) und unteren (unten) Molaren von *Caenomeryx filholi* (BSPG 19521153a, M1-3; BSPG 1952II1038, m1-3). Die Facetten 1 und 9 sind an den unteren Molaren nicht voneinander zu trennen. Die Facette 9 des oberen Molaren kontaktiert mit dem mesialen Grat des Metaconids, die Facette 1 jedoch ebenso. Die Facette 10 ist im unteren Molaren nur an wenig benutzten Zähnen zu erkennen (Abb. 69), die Markierung auf dem unteren m2 soll hier dennoch die Position der Facette anzeigen. Maßstab 1 mm. (ABGUSS, SCAN)

Facette 3 liegt im oberen Molaren unterhalb des mesialen Grats des Protocons. Damit ist die Position von Facette 3 im Vergleich zu anderen Artiodactyla nach distal versetzt, da üblicherweise der Protocon den mesiolingualen Höcker bildet. Facette 3 entsteht nicht, wie die meisten anderen Facetten des Zahns auf dem Grat, sondern unterhalb von diesem. Somit kommt es hier nicht zur Dentinfreilegung und Schmelzkantenverdoppelung. Im unteren Molaren liegt die entsprechende Kontaktfläche distal am Entoconid.

Auf dem distalen Grat des Paracons entsteht die Facette 6. Durch die Dentinfreilegung zwischen zwei Schmelzbändern kommt es auch hier zu einer Verdoppelung der Schmelzkanten. Auf dem distalen Grat des Paraconulus bildet sich eine Teilfacette, die als Facette 6' bezeichnet wird. Auch hier findet eine Schneidkantenverdoppelung statt. Im unteren Molaren liegt die antagonistische Kontaktfläche der Facetten 6 und 6' auf der mesialen Flanke des Hypoconids. Die im oberen Molaren klar voneinander getrennten Facetten sind dabei nicht zu unterscheiden, sondern haben nacheinander Kontakt mit derselben Fläche.

Die Facette 7 liegt auf dem mesialen Grat des Metacons. Auch hier kommt es rasch zu Dentinfreilegung und Schmelzkantenverdoppelung. Auf dem lingual angrenzenden mesialen Grat des Metaconulus entsteht Facette 7. Die entsprechende Kontaktfläche des unteren Molaren liegt distal am Hypoconid. Wie bei Facette 6 und 6' sind die Kontaktflächen der Facetten 7 und 7' nicht voneinander zu trennen, sondern haben nacheinander Kontakt mit derselben Fläche.

Am distalen Grat des Protocons entsteht die Kontaktfläche der Facette 9. Mit fortschreitender Abnutzung bildet sich auch hier ein Dentinfeld zwischen zwei Schmelzbändern, die hier jedoch durch die sichelförmige Form des Dentinfeldes weniger

parallel verlaufen als an den bukkalen Höckern. Dennoch kann auch hier von einer verdoppelten Schmelzkante gesprochen werden. Die antagonistische Facette 9 des unteren Molaren wird an der mesialen Flanke des Metaconids angelegt und ist nicht von der Kontaktfläche der Facette 1 zu differenzieren. Auch hier kommt es zur Schmelzkantenverdoppelung.

Am Protocon entsteht zusätzlich zu den bereits beschriebenen Facetten 3 und 9 eine weitere, mesiobukkal orientierte Facette. Dies ist die Facette 10, die in der zweiten Phase des *power stroke* entsteht. Sie wird oberhalb des mesialen Grates gebildet und liegt damit auf dem Höcker, im Gegensatz zu den Facetten 3 und 9, die sich unterhalb der Höckergrate bilden. Die Kontaktfläche ist durch ihre Lage auf dem Protocon starker Abrasion ausgesetzt und ist daher am Zahn schwer als plane Schmelzfacette zu erkennen. Die Kontaktfläche im unteren Molaren liegt bukkal am Hypoconid und ist ebenso der Abrasion ausgesetzt, so dass der Schmelz schnell abgetragen ist. An einigen gering abgenutzten Zähnen wurde sie beobachtet (Abb. 69).



Abb. 69: Die Facette 10 der unteren Molaren liegt bei *Caenomeryx* auf der nach bukkal gerichteten Höckerflanke des Hypoconids. Der Schmelz ist an dieser Stelle hauchdünn, so dass die Schmelzbänder der mesialen und distalen Höckerflanken durchscheinen. Aus diesem Grund wird die Schmelzfacette sehr schnell abgetragen und ist dann auf dem zunehmend ausgekolkten Dentin nicht mehr zu erkennen. (*Caenomeryx filholi*, BSP 1952II1084, m2) (ORIGINAL, FOTO).

Foto: Georg Oleschinski

Durch die selenodonte Höckerform entsteht bei der Nutzung der Zähne ein charakteristisches Abkaumuster, welches durch die Verdoppelung von Schmelzkanten an den halbmondförmigen Höckergraten gekennzeichnet ist. Die Dentinfreilegung entlang der Höckergrate beginnt früh im Abnutzungsprozess und findet an sämtlichen Höckern der oberen Molaren im gleichen Maße statt (Abb. 70 B). Entlang des Ectolophs entsteht ein langes, zusammenhängendes Dentinfeld, während die Dentinfelder an den lingualen Höckern zunächst getrennt bleiben. Auch die Schmelzkanten der bukkalen Höcker sind über die gesamte Zahnlänge verbunden.

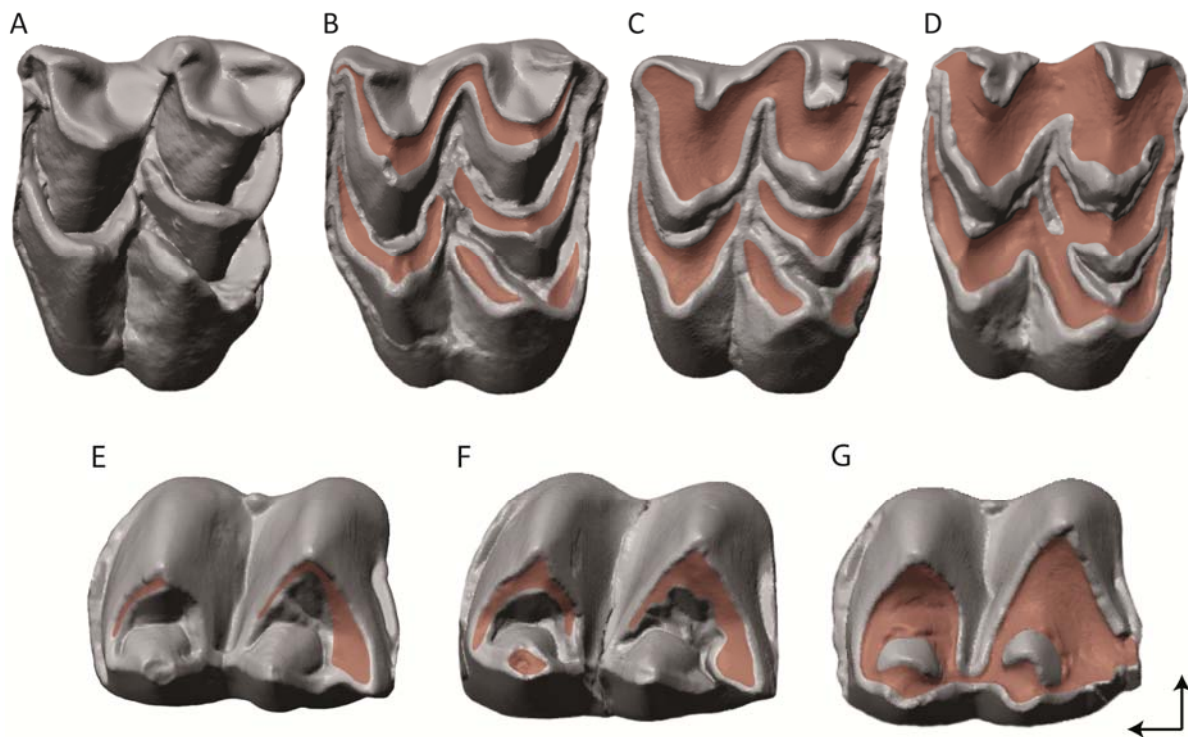


Abb. 70: Abnutzung an den oberen (A-D) und unteren (E-G) Molaren von *Caenomeryx filholi*. A: Frischer Zahn mit geringer Abnutzung. Entlang der Höckergrate entstehen Schmelzfacetten, Dentin ist noch nicht freigelegt (BSPG 1952II1227, M2). B: Entlang der Höckergrate wird an allen Höckern im gleichen Maße Dentin freigelegt. Die Dentinfelder an den bukkalen Höckergraten fusionieren (BSPG 1952II1263, M2). C: Bukkal kommt es früher zur Abtragung der Höcker und Ausweitung der Dentinfelder als lingual. Die lingualen Dentinfelder bleiben noch unverbunden (BSPG 1952II1679, M1). D: Die Dentinfelder der lingualen Höcker sind fusioniert und über den distalen Grat des Metaconulus auch mit dem bukkalen Dentinfeld verbunden. Paracon und Metacon sind bereits stark abgetragen. Das Dentin ist an allen Stellen deutlich ausgekolkt (BSPG 1952II1249, M2). E: Beginnende Dentinfreilegung an den bukkalen Höckergraten (BSPG 1952II1347, m1). F: Die bukkalen Dentinfelder weiten sich aus; auch lingual kommt es zu apikalem Abtrag und damit verbundener Dentinfreilegung (BSPG 1952II1073, m2). G: Die lingualen und bukkalen Dentinfelder sind fusioniert; auch das mesiale und das distale Dentinfeld sind verschmolzen (BSPG 1952II1078, m1). Nicht maßstabsgetreu. (ABGUSS, SCAN)

Im weiteren Verlauf der Abnutzung zeigt sich am Ectoloph eine verstärkte Abnutzung. Die Dentinfelder weiten sich hier schneller aus und die Höcker werden eher abgetragen als lingual (Abb. 70 C). Erst im letzten beobachteten Stadium sind auch die Dentinfelder der lingualen Höcker fusioniert (Abb. 70 D). Über den distalen Grat von Metacon und Metaconulus sind die bukkalen und lingualen Dentinfelder ebenfalls miteinander verbunden. Paracon und Metacon sind bereits stark abgetragen, das Dentin ist deutlich ausgekolkt. An den unteren Molaren kommt es zunächst bukkal entlang der langen, halbmondförmigen Höckergrate zu Dentinfreilegungen (Abb. 70 E). Diese weiten sich im weiteren Verlauf der Abnutzung zunehmend aus, während auch an den lingualen Höckern ein apikaler Abtrag mit Dentinfreilegung zu beobachten ist (Abb. 70 F). Im letzten nachgewiesenen Abnutzungsstadium sind die Dentinfelder der lingualen und bukkalen Höcker fusioniert, und auch das mesiale und das distale Dentinfeld sind über einen schmalen Steg miteinander verbunden (Abb. 70 G). Lediglich die bukkalen Wände der lingualen Höcker sind als Schmelzinseln in dem großen Dentinfeld erhalten.

OFA-Rekonstruktion der Kaubewegung

Die Rekonstruktion der Kaubewegung von *Caenomeryx* erfolgte anhand des M1 und M2 von BSPG 1952II1153a und des m2 und m3 von BSPG 1952II1153b. Es handelt sich dabei um einen zusammengehörigen Ober- und Unterkiefer. Es kommt an fast allen Facettenpositionen im Laufe des rekonstruierten *power strokes* zu Kollisionen. Die Bewegung ist in zwei Phasen zu unterteilen, die sich durch eine veränderte Neigung in der zweiten Phase voneinander unterscheiden.

In der **Phase I** des *power stroke* bewegt sich der Unterkiefer mit einer flachen Aufwärtswinkelung fast rechtwinklig zur Sagittallinie nach lingual. Die ersten Kollisionen der Phase I finden im oberen Molaren (M2) an den Außenflanken von Paracon (Facette 2) und

Metacon (Facette 1) statt (Zeitschritt 12). Sie beginnen zunächst bukkal im Bereich von Parastyl und Metastyl. Die Kontaktflächen im unteren Molaren liegen für die Facette 1 auf der mesialen Flanke des Metaconids des m3 und für die Facette 2 auf der distalen Flanke des Metaconids des m2. Die Facette 1 auf der distalen Flanke des Metaconids des m3 greift während der folgenden Bewegung auf das Entostylid des m2 über (Zeitschritt 24). Während sich die Kontakte von Facette 1 und Facette 2 im Zuge der weiteren Bewegung des Unterkiefers nach lingual über die Höckergrate von bukkal nach lingual verschieben, kommt es zu einem weiteren Facette 1-Kontakt zwischen dem Metastyl des M1 und der mesialen Metaconidflanke des m2 (Zeitschritt 17). Der nächste Kontakt findet zwischen dem distalen Grat des Paracons und der mesialen Flanke des Entoconids, und damit an der Position der Facette 6, statt (Zeitschritt 19, Abb. 71 A). Während die Kontaktflächen sich weiter nach lingual verschieben, kommt es zuerst am Metastyl und gleich im Anschluss am Parastyl (Zeitschritt 25 und 26) zu erneuten Kontakten. Diese finden nun mit den bukkalen Höckern der unteren Molaren statt, der Distalflanke des Protoconids vom m2 (Facette 2) und der Mesialflanke des Protoconids vom m3 (Facette 1, Abb. 71 A). Die nächste Kollision findet zwischen dem Mesostyl des M2 und der Hypoconidspitze des m2 statt (Zeitschritt 33). Von da aus bewegen sich im Folgenden zwei Kollisionsflächen über die innenliegenden Grate von Paracon (Facette 6) und Metacon (Facette 7) im oberen Molaren und den mesialen (Facette 6) und distalen (Facette 7) Graten des Hypoconids im unteren Molaren (Abb. 71 B). Am M2 kommt es nun zum ersten Kontakt mit einem der lingualen Höcker. Die Mesialflanke des Paraconulus kollidiert mit dem distalen Grat des Metaconids vom m2. Dieser Kontakt findet auf der Position der Facette 2' im oberen Molaren statt (Zeitschritt 39). Im unteren Molaren sind jedoch Facette 2 und Facette 2' nicht voneinander zu trennen, die Facette 2' des oberen Molaren

kollidiert hier mit dem distalen Grats des Metaconids, mit dem auch bereits die Facette 2 kollidierte. Zu diesem Zeitpunkt und in den folgenden Zeitschritten (bis Zeitschritt 44) stehen die bukkalen Schneidkanten der oberen und unteren Molaren nahezu vollständig in Kontakt (Facetten 1, 2, 6 und 7). Es kommt nun auch zur Kollision im Bereich der Facette 1' des oberen Molaren auf der distalen Flanke des Metaconulus (Zeitschritt 43). Auf dem unteren Molaren ist die Kontaktfläche, wie bei den Facetten 2 und 2', nicht von Facette 1 zu trennen. Mesial am Protocon des M2 kommt es zur Kollision mit dem distalen Grat des Entoconids des m2 (Zeitschritt 46). Dieser Kontakt liegt im Bereich der Facette 3. Während der folgenden Zeitschritte brechen sämtliche Kontakte im Bereich des Ectolophs auf den oberen Molaren ab. Auch auf der distalen Flanke des Protocons kommt es dann zur Kollision (Zeitschritt 55). Diese liegt im Bereich der Facette 9. Der Antagonist wird auf dem mesialen Grat des Metaconids kontaktiert. Damit befindet sich die Kontaktfläche an der gleichen Position wie Facette 1 und Facette 1' und ist nicht eindeutig von diesen zu differenzieren. Der rekonstruierte Kaupfad erreicht nun den Punkt, an dem sich die bisherige Aufwärtsneigung des Unterkiefers umkehrt und nun deutlich flacher abwärts geneigt ist. Der Umkehrpunkt markiert die maximale Verzahnung (Zeitschritt 56, Abb. 71 C). Eine zentrale Okklusion findet im eigentlichen Sinne – der Protocon greift in das Talonidbecken – nicht statt. Ein Talonidbecken ist nicht vorhanden. Dennoch ist aufgrund der Neigungsänderung des Unterkiefers und des Phase II-Kontakts in Form der Facette 10 von einem zweiphasigen *power stroke* zu sprechen. Zum Zeitpunkt der maximalen Verzahnung kollidieren die Facetten 2', 3, 7' und 9 miteinander.

In der **Phase II** des *power stroke* kommt es rasch zum Abbruch der zuvor bestehenden Zahn-Zahn-Kontakte (Zeitschritt 61). Es erfolgt dann eine weitere Kollision, die im

oberen Molaren mesiobukkal am Protocon und damit im Bereich der Facette 10 liegt (Zeitschritt 65, Abb. 71 D). Die antagonistische Kontaktfläche des unteren Molaren befindet sich distolingual am Hypoconid. Nach dem Abreißen dieses letzten Kontakts ist der *power stroke* beendet (Zeitschritt 74). Das Diagramm in Abb. 72 zeigt die während des rekonstruierten Kauschlages stattfindenden Facettenkontakte.

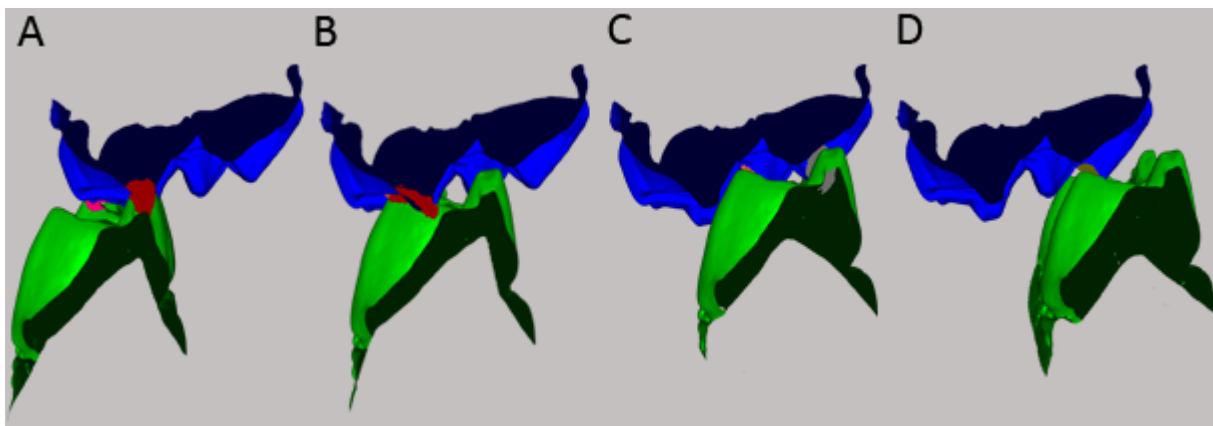


Abb. 71: Kauschlag von *Caenomeryx* (M1-2, BSPG 1952II1153a; m2-3, BSPG 1952II1153b) im bukkolingualen Profil. Ansicht von mesial auf Metacon, Metaconulus und Protocon des oberen Molaren und Hypoconid und Entoconid des unteren Molaren (von links nach rechts). A: Beginn der Phase I; Facette 1-Kontakt zwischen distaler Metaconflanke, Entostylid (m2) und mesialer Metaconid- und Protoconidflanke (m3); Facette 6-Kontakt zwischen distalem Paracongrat und mesialer Metaconidflanke. B: Phase I; Facette 6-Kontakt zwischen distaler Paraconflanke und mesialer Hypoconidflanke. C: Maximale Verzahnung; Protocon befindet sich zwischen den lingualen Höckern des m2; Facette 3-Kontakt zwischen mesialer Protoconflanke und distalem Entoconidgrat; Facette 7'-Kontakt zwischen mesialer Metaconulusflanke und distaler Protoconidflanke. D: Phase II; Facette 10-Kontakt zwischen Protocon und Hypoconid.

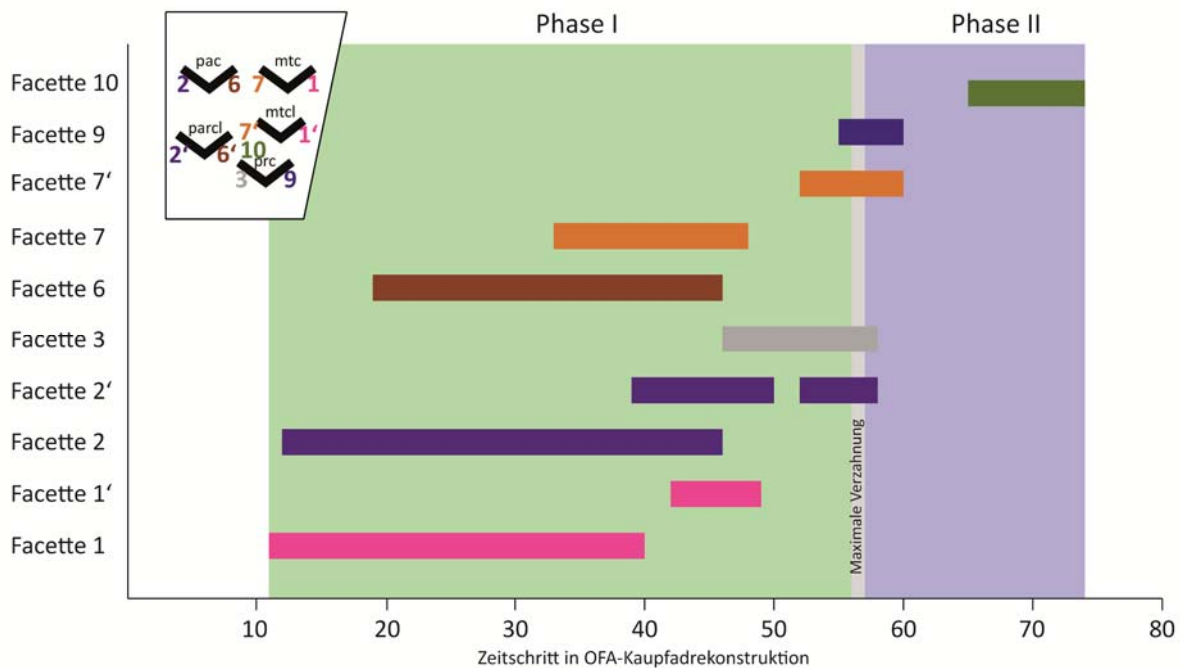


Abb. 72: Facettenkontakte in der Kauwegsrekonstruktion von *Caenomeryx*. In der Phase I des *power stroke* dominieren zunächst die bukkal am oberen Molaren gelegenen Facetten 1, 2, 6 und 7, etwas später dann die weiter lingual gelegenen Facetten 1', 2', 3, 7' und 9. Zum Ende der Phase I und während der maximalen Verzahnung und zu Beginn der Phase II sind die Facetten 2', 3, 7' und 9 in Kontakt. Sie liegen alle im lingu- alen Bereich der oberen Molaren. In der Phase II kommt es zum Kontakt im Bereich der Facette 10, mit dessen Abbruch der *power stroke* schließlich beendet wird.

Quantitative Analyse

Eintritts- und Neigungswinkel

Die quantitative Auswertung der rekonstruierten Bewegungsbahn hat ergeben, dass der Unterkiefer in der Phase I mit einem Eintrittswinkel von 90° in den Oberkiefer eingreift und dabei eine aufwärts gerichtete Neigung (N_i) von 15° aufweist (Abb. 73). Nach der maximalen Verzahnung kommt es zu einer Veränderung der Neigung, während die Richtung fast unverändert beibehalten wird. In Phase II bewegt sich der Unterkiefer in dem Austrittswinkel von 89° zur Sagittallinie weiter in linguale Richtung. Die Neigung ist in- vers und mit $-4^\circ(N_e)$ deutlich flacher als zuvor (Abb. 73).

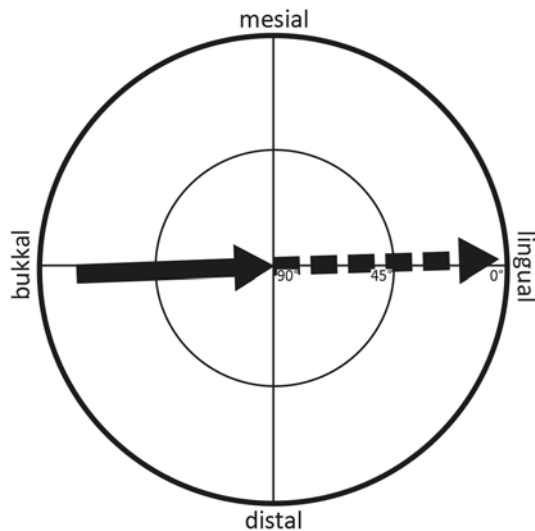


Abb. 73: Der Mastikationskompass für *Caenomeryx*. Die beiden Phasen des *power stroke* unterscheiden sich durch eine in Phase II deutlich flachere und invers gerichtete Neigung voneinander. Der Mittelpunkt markiert im Falle von *Caenomeryx* nicht die zentrale Okklusion, sondern die maximale Verzahnung.

Okklusaler Kompass

Der okklusale Kompass für *Caenomeryx* (Abb. 74) zeigt, dass der Großteil der Facetten stark mesial (2, 3, 7) oder distal (1, 6, 9) orientiert ist. Es handelt sich dabei um Facetten, die in der Phase I des Kauschlages entstehen. Die Facette 10, die in der Phase II des *power stroke* mit dem Antagonisten kontaktiert, zeigt eine bukkale Orientierung. Dies ist ähnlich wie bei den bisher besprochenen Taxa mit zweiphasigem *power stroke*, obwohl sich der Protocon mit der Facette 10 bei *Caenomeryx* in der distolingualen Position befindet. Insgesamt sind die Facetten eher steil. Die Facetten wurden an vier M2 von *Caenomeryx* vermessen. Die Messwerte für die Orientierung und Neigung der Facetten sind dem Anhang 11.4 zu entnehmen.

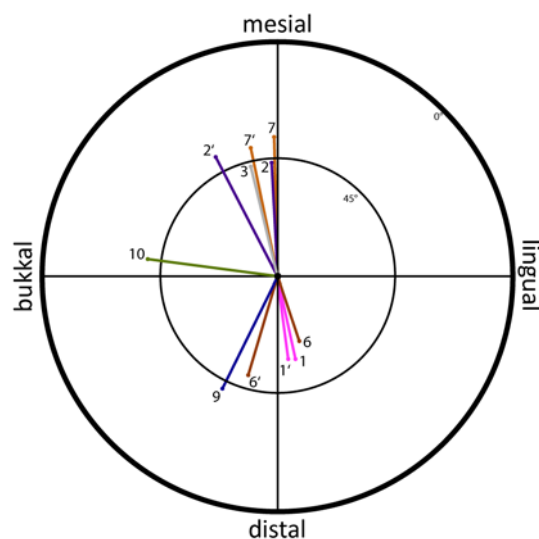


Abb. 74: Okklusaler Kompass für *Caenomeryx* (M2, BSP 1952II1153a). Die deutlich nach bukkal orientierte Facette 10 entsteht in der Phase II des *power stroke* und ähnelt der Facette 10 der anderen Taxa mit zweiphasigem *power stroke* trotz der veränderten Position des Protocons.

6.7. Dentaler Morphotyp 6

Der dentale Morphotyp 6 ist durch eine reduzierte Höckeranzahl gekennzeichnet (Abb. 75). Es sind bukkal und lingual jeweils zwei Haupthöcker gleicher Größe vorhanden, intermediäre Höcker gibt es nicht. Die bukkalen Höcker, Paracon und Metacon, sind vollständig selenodont und bilden einen longitudinalen Ectoloph. Die lingual gelegenen Höcker Protocon und Metaconulus sind bunosenodont. Alle vier Höcker sind sich in ihrer Größe ähnlich und sind weitestgehend symmetrisch auf der rechteckigen Zahnoberfläche angeordnet. Der dentale Morphotyp 6 ist bei basalen Taxa verschiedener Linien innerhalb der Artiodactyla zu beobachten, z.B. bei *Agriochoerus*, *Archaeomeryx*, *Dorcabune* und *Protylopus*. *Agriochoerus* wurde in dieser Arbeit als Vertreter des Morphotyp 6 untersucht.

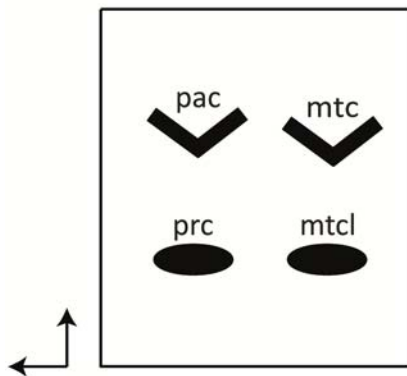


Abb. 75: Der dentale Morphotyp 6 hat vier Höcker, die symmetrisch auf der rechteckigen Oberfläche angeordnet sind. Die bukkalen Höcker sind selenodont, während die lingualen Höcker bunosenodont sind.

6.7.1. Agriochoerus

Die systematische und stratigraphische Einordnung von *Agriochoerus* erfolgte in der Einleitung (siehe Kapitel 3.1.1).

Morphologie

Agriochoerus hat ein vollständiges eutherisches Gebiss (3.1.4.3/3.1.4.3). Die prämolaren Zähne sind an den untersuchten Stücken nicht vorhanden. Thenius (1989) beschreibt die Incisiven als klein, der untere Caninus ist incisiform und der p1 dafür caniniform als Antagonist für den oberen Caninus. Die vorderen Prämolaren sind einhöckerig, der P4 wird als zweihöckerig beschrieben. Dies mag für manche Oreodontoidea zutreffen, *Agriochoerus* jedoch zeigt einen dreihöckerigen P4 mit zwei bukkalen und einem lingualen Höcker. Zusätzlich ist distal eine kleine Erhebung auf dem Cingulum ausgebildet (siehe Abb. 9, Kapitel 3.1.1). Auch der p4 zeigt molariforme Tendenzen mit drei vollwertigen Höckern. Zwei Höcker liegen bukkal, einer lingual. Zusätzlich ist auf dem lingualen Cingulid eine kleine Erhebung ausgebildet (siehe Abb. 9 Kapitel 3.1.1).

Die oberen Molaren sind vierhöckerig (Abb. 76). Bukkal liegen mesial der Paracon und distal der Metacon, während mesiolingual der Protocon und mesiodistal der Metaconulus angeordnet sind. Die vier Höcker sind sich in ihrer Größe ähnlich. Die bukkalen Höcker sind vollständig selenodont und ihre Höckergrate bilden vom Parastyl bis zum distalen Ende des Metacongrates eine geschlossene Einheit, den Ectoloph. M1 und M2 zeigen ein kräftiges Parastyl, während es an M3 deutlich schwächer ausgebildet ist. Ein nicht so kräftiges, dennoch deutliches Mesostyl ist ebenfalls vorhanden, während ein Metastyl fehlt. Protocon und Metaconulus zeigen eine bunosenodonten Höckerform. Die Grate beider Höcker sind zwar deutlich nach bukkal gewinkelt, doch insgesamt sind die

Höcker eher konisch geformt. Während der mesiale Protocongrat sich lang nach bukkal bis zum Parastyl zieht, ist der distale Protocongrat kürzer als die übrigen Höckergrate und endet in einer Rinne zwischen Protocon und Metaconulus. Der mesiale Grat des Metaconulus reicht ebenfalls weit nach bukkal und reicht in die Rinne zwischen Paracon und Metacon hinein. Distal läuft der Metaconulusgrat in das Cingulum hinein. Mesial ist ein Cingulum ausgebildet, welches lingual vollständig um die beiden Höcker laufen kann, jedoch an den untersuchten Exemplaren variabel ausgebildet ist.

Distal reicht das Cingulum, ebenfalls variabel, entweder bis auf die Höhe des distalen Grades des Metaconulus oder über die ganze distale Seite des Zahnes bis zum Ende des distalen Metacongrates. Die unteren Molaren sind ebenfalls vierhöckerig und bunosenodont (Abb. 76). Mesiobukkal liegt das Protoconid, distal schließt sich das Hypoconid an. Lingual ist mesial das Metaconid und distal das Entoconid positioniert.

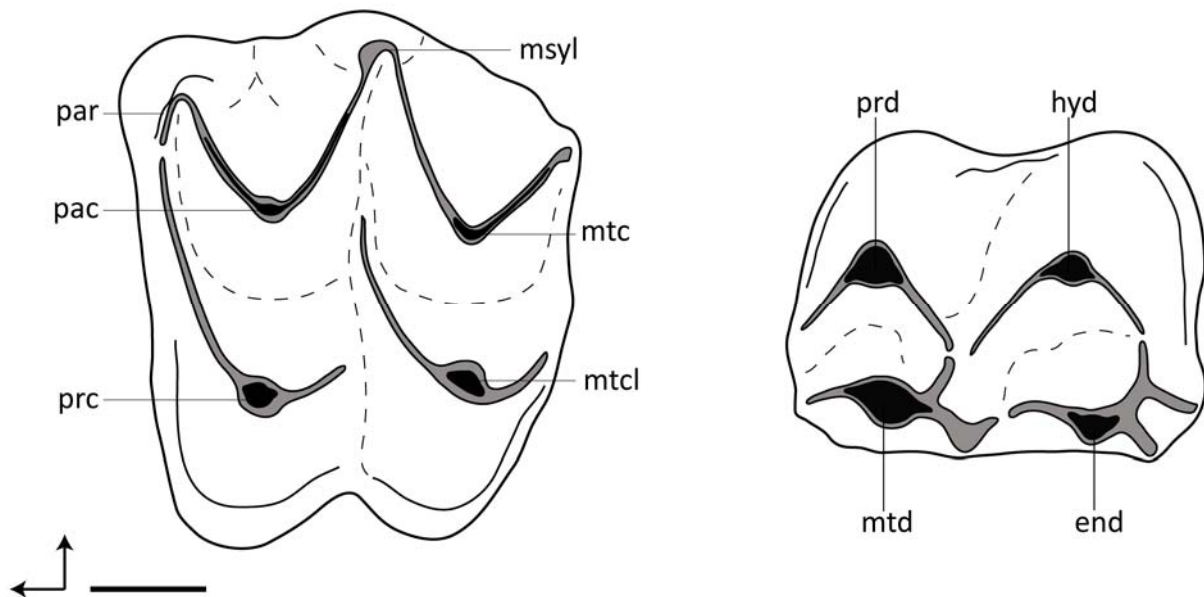


Abb. 76: Schematische Darstellung eines oberen (links) und unteren Molaren (rechts) von *Agriochoerus*. Maßstab 5 mm.

Die bukkalen Höckerspitzen sind weit nach bukkal ausgezogen und die Grate sind halbmond förmig nach lingual gewinkelt und verlaufen damit gegenläufig zu den Graten der Höcker der oberen Molaren. Metaconid und Entoconid sind dagegen spitzer und etwas höher und ihre Grate laufen mehr nach mesial, respektive distal. Sowohl am Metaconid, als auch am Entoconid teilt sich der distale Grat in zwei Arme, von denen jeweils einer nach bukkal verläuft und sich dort mit dem distalen Grat des gegenüberliegenden Höckers verbindet. An m1 und m2 zweigt am distalen Entoconidgrat ein dritter Grat ab, der bis zum distalen Rand der Zahnoberfläche läuft und dort endet. Mesial ist ein kurzes Cingulid ausgebildet. Auch distal ist ein Cingulid vorhanden, dass variabel ausgebildet ist. Es verläuft entweder um das Hypoconid herum und über die Rinne zwischen diesem und dem Protoconid hinaus bis an den distalen Rand des Protoconids oder es ist um das Hypoconid herum unterbrochen.

Abnutzung und Facettenbildung

Auf den okklusalen Oberflächen der Molaren von *Agriochoerus* entstehen durch die Abnutzung der Zähne typische Attritionsfacetten. Es sind insgesamt acht Facettenpaare zu finden, und zwar die Facetten 1, 2, 3, e4, 6, 7, e8 und 9 (Abb. 77). Entlang der Höckergrate kommt es auch schon bei geringer Abnutzung zu Dentinfreilegungen und damit verbundenen Schmelzkantenverdoppelungen.

Facette 1 entsteht im oberen Molaren auf dem distalen Grat des Metacons. Mit zunehmender Abnutzung breitet sie sich auf die distale Höckerseite aus. Im Bereich des Grates kommt es zur länglichen Dentinfreilegung zwischen zwei Schmelzbändern, so dass es Schmelzkantenverdoppelung stattfindet. Auf dem Parastyl des distal angrenzenden Molaren setzt sich die Facette fort (Facette 1b). Im unteren Molaren wird die Facette 1 auf dem mesialen Protoconidgrat angelegt und kann sich auch hier auf die

Höckerseite unterhalb des Grates ausweiten. Es findet ebenfalls recht früh eine Dentinfreilegung statt, die mehr von den Höckerspitzen ausgeht als im oberen Molaren. Es kommt zwar auch hier zur Bildung länglicher Dentinfelder, die im Bereich der Höckerspitze in ein größeres Dentinfeld laufen, welches durch apikalen Abtrag entsteht. Am m3 ist auf dem bukkalen Grat des Hypoconulids eine zusätzliche Facette 1 angelegt, die als Kontaktfläche für die Facette 1 des M3 dient und so das Fehlen eines weiteren Molaren kompensiert.

Auf dem mesialen Grat des Paracons wird im oberen Molaren die Facette 2 angelegt. Auch hier kommt es im Zuge der Abnutzung recht früh zu einer Freilegung von Dentin zwischen zwei Schmelzbändern und der damit verbundenen Schmelzkantenverdoppelung. Die Facette 2 des unteren Molaren bildet sich auf dem distalen Grat des Protoconids. Es wird ebenfalls Dentin zwischen zwei Schmelzbändern freilegt, jedoch wird das zervikal gelegene Schmelzband durch apikalen Abtrag recht früh abgetragen, so dass sich die Schmelzfacette eher auf den Bereich unterhalb des Grates konzentriert.

Die Facette 3 entsteht auf dem mesialen Grat des Protocons. Sie nimmt den Grat über seine gesamte Länge ein und kann sich auch auf die Höckerflanke unterhalb des Grates ausweiten. Im Bereich des Grates kommt es zur Bildung länglicher Dentinfelder zwischen zwei Schmelzbändern und damit zur Schmelzkantenverdoppelung. Auf dem unteren Molaren bildet sich die Facette 3 auf dem distalen Grat des Metaconids. Durch die fortschreitende Abnutzung wird die Schmelzfacette kleiner und kann mit Facette 2 verschmelzen.

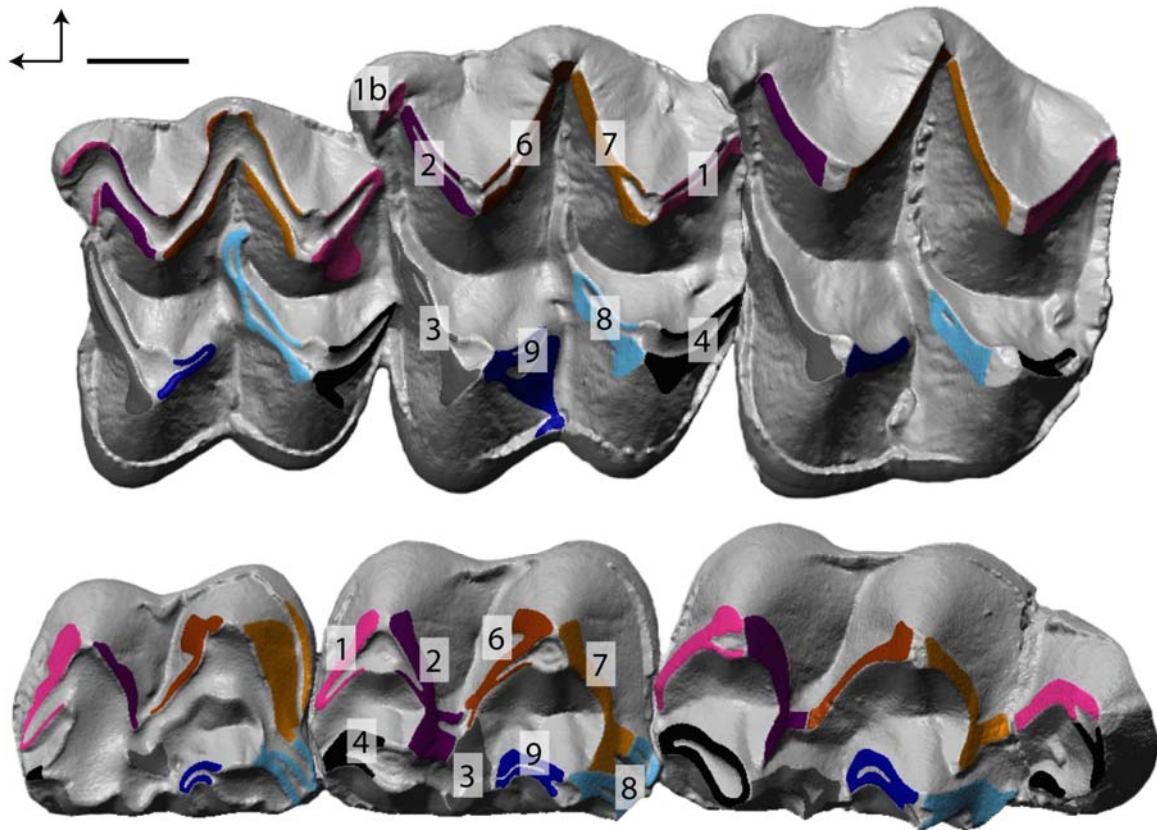


Abb. 77: Facetten auf den Molaren von *Agriochoerus* (NMNH 215024, M1-3 und m1-3). Es sind acht Facettenpaare ausgebildet, wobei die Facette 1 der oberen Molaren die Teilfacette 1b beinhaltet. 1b ist die Fortsetzung der Facette 1 auf dem Parastyl des distal angrenzenden Molaren. Maßstab 5 mm. (ABGUSS, SCAN)

Auf dem distalen Grat des Metaconulus wird die Facette e4 angelegt. Es entsteht schon nach geringer Nutzung des Zahns ein längliches Dentinfeld, umgeben von zwei Schmelzbändern. Die Facette e4 weitet sich nicht besonders stark auf die Höckerflanke unterhalb des Grates aus. Am unteren Molaren entsteht die Facette e4 auf der mesialen Flanke des Metaconids. Auch hier kommt es zur Schmelzkantenverdoppelung durch Dentinfreilegung. Eine zusätzliche Facette e4 bildet sich auf dem lingualen Grat des Hypoconulids des m3, die als Kontaktfläche für die Facette e4 des M3 dient.

Facette 6 entsteht auf dem distalen Paracongrat. Es bildet sich auch hier ein längliches Dentinfeld zwischen zwei Schmelzkanten, das schon bei geringer Abnutzung mit dem Dentinfeld der Facette 2 und bei etwas weiter fortgeschrittener Abnutzung mit dem Dentinfeld der Facette 7 fusioniert. Die Schmelzfacette beschränkt sich auf den Bereich

des Grates und weitet sich darüber hinaus nicht weiter aus. Auf dem unteren Molaren liegt die Facette 6 auf dem mesialen Grat des Hypoconids. Auch hier verdoppeln sich die Schmelzkanten früh durch Dentinfreilegung. Die Facette kann sich hier auf die mesiale Höckerseite unterhalb des Grates ausweiten.

Die Facette 7 bildet sich auf dem mesialen Grat des Metacons. Wie bei Facette 6 beschrieben bildet sich ein längliches Dentinfeld zwischen zwei Schmelzbändern aus, welches sich früh mit dem der Facette 1 und etwas später dann mit dem der Facette 6 verbindet. Am unteren Molar ist die Facette 7 auf dem distalen Hypoconidgrat positioniert und kann sich dort auf die ganze Höckerflanke ausweiten. In einem Fall wurde auch die Ausdehnung auf das distale Cingulid beobachtet (Abb. 77, m1). Lingual grenzt die Facette 7 direkt an die Facette e8 an.

Auf dem mesialen Grat des Metaconulus entsteht die Facette e8 des oberen Molaren. Sie reicht über die gesamte Gratlänge bis in den Bereich zwischen Paracon und Metacon hinein. Es entsteht auch hier ein Dentinfeld zwischen zwei Schmelzbändern entlang des Grates. Im unteren Molaren wird die Facette e8 auf dem distalen Grat des Entoconids angelegt. Eine Teilfacette bildet sich auf dem zweiten distalen Grat, der im lingualen Bereich des Zahns von dem distalen Hypoconidgrat abzweigt und nach lingual verläuft (Abb. 76). Bei fortschreitender Abkauung fusionieren die beiden Teilfacetten.

Facette 9 bildet sich auf dem distalen Grat des Protocons und kann sich auch auf den unterhalb des Grates liegenden Bereich der distalen Höckerflanke ausweiten. Entlang des Grates entsteht ein Dentinfeld zwischen zwei Schmelzbändern. Auf dem unteren Molaren wird die Facette 9 auf dem mesialen Grat des Entoconids angelegt. Auch hier kommt es zur Schmelzkantenverdoppelung durch Dentinfreilegung.

An den oberen Molaren kommt es im Zuge der Abnutzung zunächst im Bereich der Höckerspitzen zur Dentinfreilegung (Abb. 78 A). Es erfolgt dann eine Dentinfreilegung zwischen zwei Schmelzbändern entlang der Höckergrate. An den lingualen Höckern ist dabei der Abtrag der Höckerspitzen stärker ausgeprägt, während er am Ectoloph gleichmäßig über die Grate verteilt stattfindet (Abb. 78 B). Die Dentinfelder und Schmelzbänder der bukkalen Höcker verbinden sich mit zunehmendem Abtrag vom Parastyl bis zum distalen Ende des Metacongrates. Auch an den lingualen Höckern ist Dentin entlang der Höckergrate freigelegt worden. Hier kommt es im Bereich der Höckerspitzen ebenfalls zur Bildung stärker ausgedehnter Dentinfelder (Abb. 78 C). Während die bukkalen Höcker im weiteren Verlauf der Abnutzung deutlich abgetragen werden und das Dentinfeld sich zunehmend verbreitert, ist der weitere Abtrag an den lingualen Höckern geringer ausgeprägt (Abb. 78 D). Im letzten beobachteten Abnutzungsstadium ist schließlich die gesamte Zahnoberfläche von einem großen Dentinfeld eingenommen (Abb. 78 E). Während die Erhebungen der bukkalen Höcker noch in geringem Maße erhalten sind, sind Protocon und Metaconulus vollständig eingeebnet. Der Protocon ist als Umriss noch erkennbar und nur über den mesialen Grat mit dem bukkalen Dentinfeld verbunden. Am Metaconulus ist dagegen die komplette bukkale Seite bis unter das Niveau der Rinne zwischen Metacon und Metaconulus abgetragen, so dass eine große Dentinfläche freigelegt wurde. An den unteren Molaren beginnt die Dentinfreilegung an allen vier Höckerspitzen und teilweise entlang der Grate (Abb. 78 F).

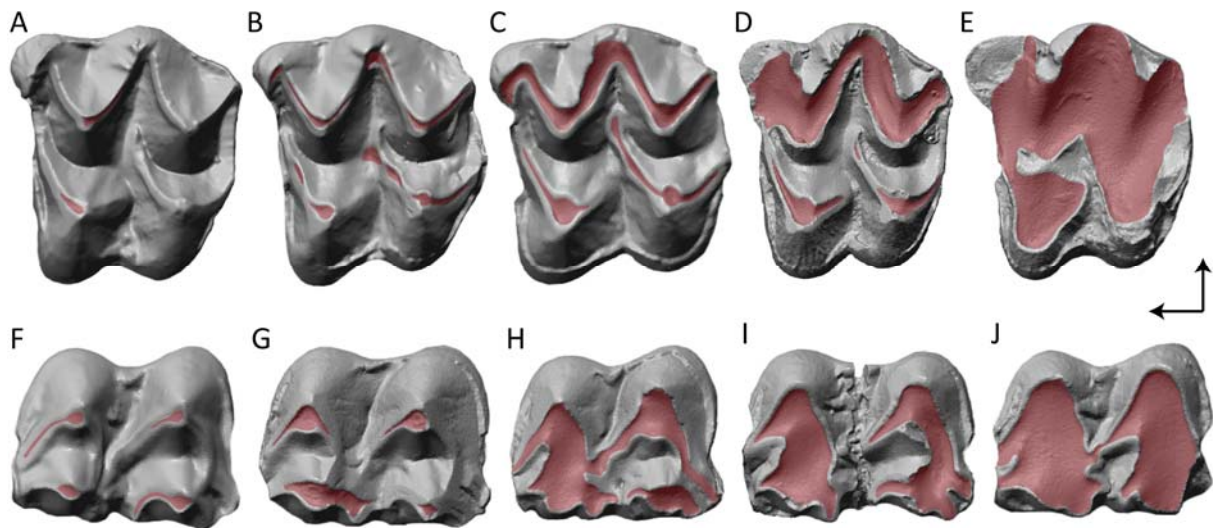


Abb. 78: Abnutzung an den oberen (A-E) und unteren (F-J) Molaren von *Agriochœrus*. A: Erste Dentinfreilegungen im Bereich der Höckerspitzen von Paracon und Protocon (AMNH 9808, M2). B: Weitere Dentinfelder vor allem entlang der Höckergrate (NMNH 215024, M2 sinistral). C: Die Dentinfelder auf den bukkalen Höckergraten sind fusioniert; lingual findet verstärkt apikaler Abtrag an den Höckerspitzen statt (NMNH 215024, M1 sinistral). D: Die bukkalen Höcker sind bereits stark abgenutzt, die Dentinfelder breiten sich aus. Die lingualen Höcker sind noch nicht so stark vom Abtrag betroffen (NMNH 2497, M2). E: Alle Höcker sind stark abgetragen und die Dentinfelder vollständig fusioniert (NMNH 2497, M1). F: Erste Dentinfreilegungen an allen vier Höckerspitzen und teilweise entlang der Grate (AMNH 9808, m1). G: Ausbreitung der von den Höckerspitzen ausgehenden Dentinfelder (NMNH 215024, m2 dextral). H: Fusion der Dentinfelder an Protoconid und Metaconid (NMNH 215024, m1 dextral). I: Fusion der Dentinfelder an Hypoconid und Entoconid (NMNH 2497, m2). J: Die Dentinfelder aller vier Höcker sind fusioniert und die Höcker vollständig eingeebnet (NMNH 2497, m1). Nicht maßstabsgetreu. (ABGUSS, SCAN)

Im weiteren Verlauf weiten sich die Dentinfelder von den Höckerspitzen ausgehend aus (Abb. 78 G). Das Metaconid wird stark abgetragen und hinterlässt ein großes Dentinfeld, das sich mit dem Dentinfeld des Protoconids verbindet (Abb. 78 H). Im distalen Bereich des Zahns sind die bukkalen und mesialen Dentinfelder zu diesem Zeitpunkt noch nicht fusioniert. Im nächsten Stadium erfolgt jedoch auch hier die Fusion und es ist nun mesial und distal jeweils ein zusammenhängendes Dentinfeld über die gesamte Zahnbreite vorhanden (Abb. 78 I). Sämtliche Höcker sind bereits stark abgetragen und stehen maximal als leichte Erhebung hervor. Im letzten beobachteten Abnutzungsstadium sind schließlich auch das mesiale und distale Dentinfeld fusioniert (Abb. 78 J). Die Höcker sind zu diesem Zeitpunkt vollständig eingeebnet.

OFA-Rekonstruktion der Kaubewegung

Die Rekonstruktion des *power stroke* erfolgte mit dem M2 und m2-3 von NMNH 215024. Dabei ergab sich ein einphasiger *power stroke*, der dennoch eine Neigungsänderung beinhaltet. Eine zentrale Okklusion gibt es bei *Agriochœrus* nicht. Es kommt zum Ende der Phase I zur Umkehr der Neigung, jedoch reißt kurz danach der Kontakt zwischen den Antagonisten ab. Es sind keine Facetten der Phase II auf den Zähnen zu beobachten und auch die Rekonstruktion im OFA zeigt keine neuen Kollisionen in diesem Abschnitt an. Somit wird dieser kurze Abschnitt mit umgekehrter Neigung nicht als Phase II interpretiert, sondern als zweiter Teil der Phase I. Diese ist somit in Phase Ia und Ib unterteilt.

Der Unterkiefer bewegt sich in der **Phase I** des *power stroke* nahezu im rechten Winkel bei gleichzeitiger Aufwärtsneigung auf den Oberkiefer zu. Der erste Kontakt findet zwischen dem Mesostyl des oberen Molaren und der mesialen Hypoconidspitze statt (Zeitschritt 8). Er liegt somit im Bereich der Facette 6 (Abb. 79 A). Während der folgenden 17 Zeitschritte wandert die Kontaktfläche auf der Facette 6 des oberen Molaren vom Mesostyl aus entlang des distalen Paracongrates in linguale Richtung, während sie sich auf dem unteren Molaren von der Hypoconidspitze aus auf dem mesialen Grat nach lingual bewegt. Im unteren Molaren weitet sie sich dabei auch auf den Bereich unterhalb des Grates auf der Höckerflanke aus. Bei Zeitschritt 26 kommt ein weiterer Kontakt hinzu, der im oberen Molaren auf dem Parastyl und im unteren Molaren auf der mesialen Protoconidspitze des m2 liegt, und damit auf der Position der Facette 1 bzw. 1b des oberen Molaren. In Zeitschritt 34 bricht der Kontakt im bukkalen Bereich der Facette 6 auf dem oberen und unteren Molaren ab, kommt jedoch in Zeitschritt 37 erneut auf. Nun ist jedoch der linguale Bereich der Facette aktiv, der im oberen Molaren im Bereich der Paraconspitze und im unteren Molaren im Bereich des Zwickels zwischen mesialem

Hypoconid- und distalem Protoconidgrat liegt. Im weiteren Verlauf dehnt sich die Kontaktfläche über die gesamte Facette 6 aus. Bei Zeitschritt 36 kommt es zur Kollision zwischen dem mesialen Metacongrat und dem distalen Grat des Hypoconids. Sie liegt somit im Bereich der Facette 7. Es ist zunächst ein kleiner Kontakt im bukkalen Bereich der Facette, der sich jedoch schnell ausdehnt und dann zusehends nach lingual wandert. Eine weitere Kollision findet bei Zeitschritt 43 zwischen dem mesialen Paracongrat und dem distalen Protoconidgrat statt. Sie liegt damit auf der Position der Facette 2. Die Kontaktfläche ist zunächst klein im bukkalen Bereich der Facetten, wird dann jedoch schnell größer und wandert im weiteren Verlauf über die gesamte Fläche der Facette 2 in linguale Richtung. Zu einer kurzen Kollision kommt es im Bereich der Facette 1, auf dem distalen Metacongrat des oberen Molaren und dem mesialen Protoconidgrat des m3 (Zeitschritt 45 bis 52). Die Kontaktfläche bleibt in der Rekonstruktion klein und findet nur im bukkalen Bereich der Facetten statt. Bei Zeitschritt 48 kommt es zur ersten Kollision an den lingualen Höckern. Der distale Metaconulusgrat kollidiert dabei mit dem mesialen Metaconidgrat und markiert damit die Facette e4. Bereits im nächsten Zeitschritt erfolgt ein weiterer Kontakt zwischen den lingualen Höckern, der auf der Position der Facette 9 auf dem distalen Grat des Protocons und dem mesialen Grat des Entoconids liegt (Abb. 79 B). Bei Zeitschritt 53 brechen die Facette 1- und 1b-Kontakte gleichzeitig ab. Der Kontakt im Bereich der Facette 6 reißt als nächstes bei Zeitschritt 58 ab. Zeitgleich kommt es zu einer neuen Kollision auf den lingualen Höckern, die zwischen dem mesialen Metaconulusgrat und den beiden distalen Entoconidgraten stattfindet. Damit liegt er im Bereich der Facette e8. Der mesiale Metaconulusgrat reicht bis in die Rinne zwischen Paracon und Metacon hinein und es findet auch am bukkalen Ende dieses Grates ein Kontakt statt, der im oberen Molaren dementsprechend der Facette e8 zugeordnet

werden müsste. Die Kontaktfläche im unteren Molaren liegt jedoch an der distalen Hypoconidspitze, im Bereich der Facette 7 (Abb. 79 C). Die Kontaktfläche der Facette 7, die zu diesem Zeitpunkt immer noch aktiv ist, ist mittlerweile an der distalen Höckerflanke nach zervikal gewandert und liegt damit deutlich unterhalb des Kontakts auf dem Grat. In Zeitschritt 61 kommt es auch auf der vierten lingualen Kontaktfläche zur Kollision. Diese liegt im Bereich der Facette 3, auf dem mesialen Grat des Protocons und dem distalen Grat des Metaconids. Bei Zeitschritt 65 erfolgt eine Änderung zu einer umgekehrten Neigung bei einer geringen Änderung der Richtung nach mesial. Der folgende Abschnitt des *power stroke* wird als Teil der Phase I betrachtet, da es in diesem keine neu auftretenden Facettenkontakte gibt. Der zeitgleiche Abbruch der Facette 3- und e4-Kontakte erfolgt in Zeitschritt 68. Bei Zeitschritt 71 reißt dann auch der Facette 9-Kontakt ab und einen Zeitschritt später der Kontakt im Bereich der Facette 7. Nach deutlicher Verkleinerung ist der Kontakt der Facette 2 in Zeitschritt 74 beendet und zwei Zeitschritte später bricht auch der letzte Kontakt im Bereich der Facette e8 ab. Bei der weiteren Auswärtsbewegung des Unterkiefers erfolgen keine weiteren Kollisionen (Abb. 79 D). Der *power stroke* ist somit beendet. Das Diagramm in Abb. 80 zeigt die während der rekonstruierten Kaubewegung stattfindenden Kontakte.

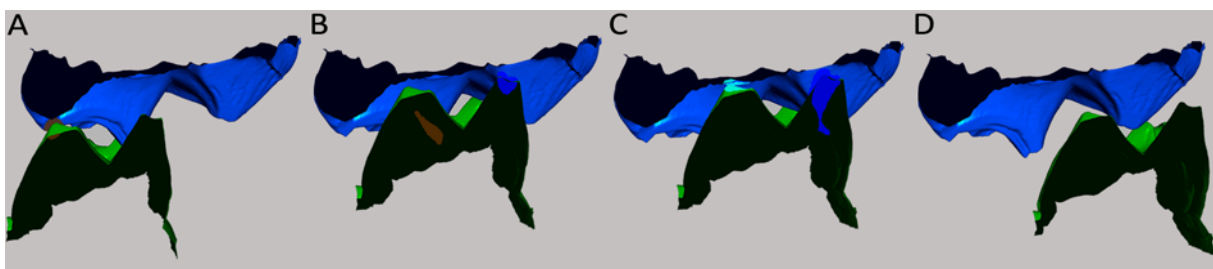


Abb. 79: Rekonstruierte Kaubewegung von *Agriochoerus* im bukkolingualen Profil. Ansicht von distal auf Paracon und Protocon des oberen Molaren und Hypoconid und Entoconid des unteren Molaren im Anschnitt. A: Erster Kontakt im Bereich der Facette 6 zwischen dem distalen Paracongrat und dem mesialen Hypoconidgrat. B: Facette 6-Kontakt wie in A und Facette 9-Kontakt zwischen distalem Protocongrat und mesialen Entoconidgrat. C: Facette 9- und Facette 8-Kontakt zwischen dem bukkalen Ende des Metaconulusgrates und der distalen Hypoconidspitze. D: Die Auswärtsbewegung des Unterkiefers findet mit inverser Neigung, jedoch ohne weitere Kollisionen mit dem Oberkiefer statt.

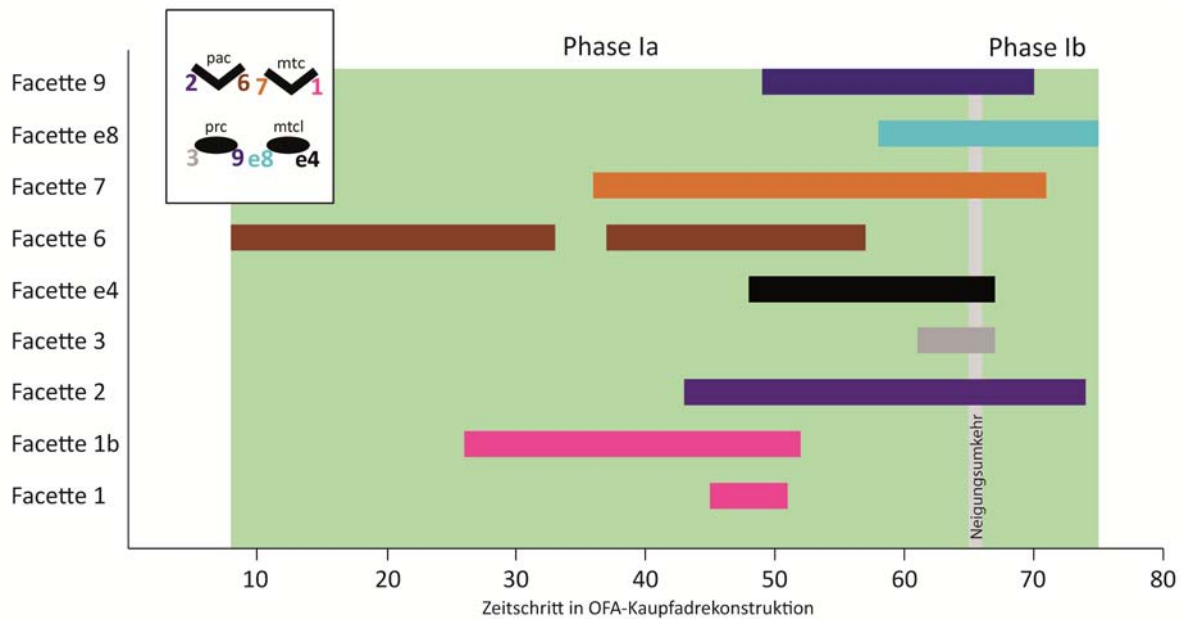


Abb. 80: Facettenkontakte während des rekonstruierten *power stroke* von *Agriochoerus*. In der Phase I des *power stroke* kollidieren zuerst die bukkal gelegenen Strukturen Mesostyl und Hypoconidspitze (Facette 6) und etwas später Parastyl und Protoconidspitze (Facette 1b). Es folgen die ebenfalls an den bukkalen Höckern liegenden Kontakte der Facetten 2 und 7. Ab Zeitschritt 48 treten die linguale Facetten in Kontakt, zunächst die Facetten 4 und 9, etwas später dann die Facetten 8 und 3. Eine zentrale Okklusion gibt es bei *Agriochoerus* nicht. Auch eine Phase II mit neuen Facettenkontakten ist nicht zu beobachten. Es gibt jedoch am Ende der Phase I (Zeitschritt 65) einen kurzen Abschnitt mit inverser Neigung und geringfügig veränderter Richtung (grauer Balken). Danach kommen keine neuen Kollisionen mehr hinzu, sondern die bestehenden Kontakte brechen nach und nach ab. Mit dem Abreißen des Facette 8-Kontakts ist der *power stroke* beendet.

Quantitative Analyse

Eintritts- und Neigungswinkel

Die Vermessung des rekonstruierten Kaupfades ergab einen Eintrittswinkel von 91° für den unteren Molaren bei einer Aufwärtsneigung (N_i) von 26° . Nach dem Umkehrpunkt, der in diesem Fall nicht durch die zentrale Okklusion markiert ist, bewegt sich der untere Molar im Winkel von 85° bei einer inversen Neigung von -20° aus dem oberen Molar heraus. Da es sich nicht um die Phase II handelt, werden diese Werte nicht als Austrittswinkel und Neigung bei Exkursion (N_e) bezeichnet. Es gibt keine neu auftretenden Kontakte und dieser kurze Abschnitt veränderter Richtung und Neigung wird als

zweiter Abschnitt der Phase I gedeutet und Phase Ib genannt. Sie wird in dem Mastikationskompass durch den grauen Pfeil in der rechten Kreishälfte dargestellt (Abb. 81).

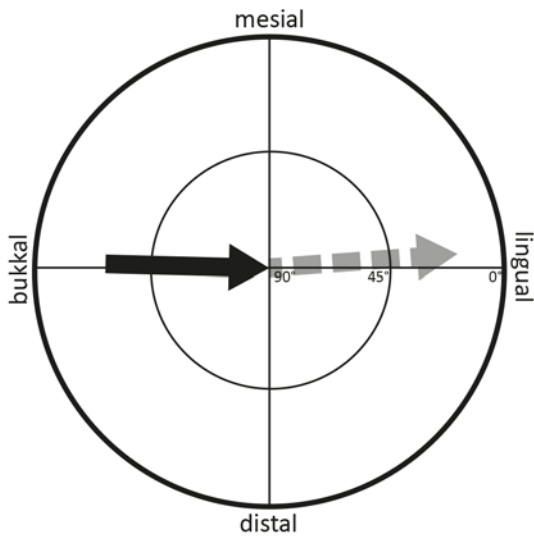


Abb. 81: Mastikationskompass für *Agriochoerus*. Der *power stroke* ist durch eine zweigeteilte Phase I gekennzeichnet. Der linke, schwarze Pfeil zeigt die Bewegung in Phase Ia an, während der rechte, graue Pfeil auf der rechten Seite die Phase Ib darstellt. Die Richtungsänderung von Phase Ia und Ib ist gering, es kommt jedoch zu einer inversen Neigung.

Okklusaler Kompass

Es wurden die Facettenneigungen und -orientierungen an drei M2 von *Agriochoerus* gemessen (siehe Anhang 11.4). Im okklusalen Kompass zeigen sich zum einen mesial orientierte (Facetten 2, 3, 7 und 8), zum anderen distal orientierte Facetten (Facetten 1, 1b, 4, 6 und 9) (Abb. 82). Die Facetten sind meist eher steil mit Neigungswinkeln über 50°. Die okklusalen Kompassse der drei vermessenen M2 zeigen insgesamt ein ähnliches Bild der Facetten. Dies spricht für eine stereotype Kaubewegung, die auf die strikte Führung des Unterkiefers durch die selenodonten Höcker zurückzuführen ist.

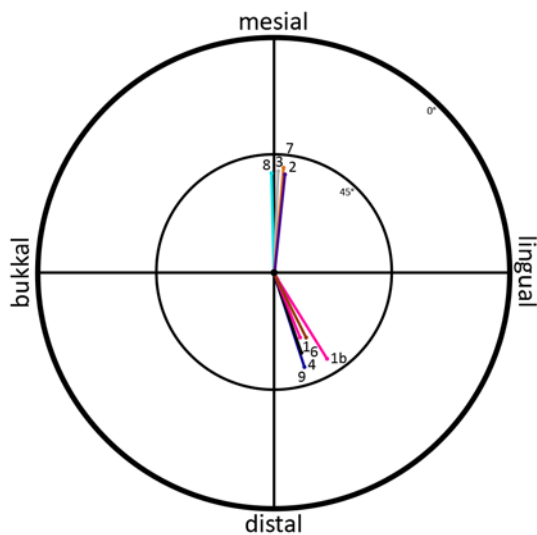


Abb. 82: Okklusaler Kompass für *Agriochoerus* (AMNH 9808, M2). Die Facetten sind nach mesial und distolingual ausgerichtet und weisen insgesamt eher steile Neigungswerte auf.

6.8. Dentaler Morphotyp 7

Der dentale Morphotyp 7 ähnelt dem Morphotyp 6 (Abb. 83). Er weist die gleiche Anzahl Höcker in ähnlicher Anordnung auf. Die Unterschiede liegen zum einen in der vollständig selenodonten Ausbildung aller vier Höcker, zum anderen in der eher quadratischen als rechteckigen Umrissform des Morphotyps 7. Die Zähne sind also etwas länger. Die Anordnung der Höcker auf der Zahnoberfläche ist symmetrisch. Dieser Morphotyp ist bei einigen primitiven Paarhufern (z.B. Merycoidodontidae, Protoceratidae) und auch bei den basalen Taxa aller rezent noch vertretenen selenodonten Gruppen zu beobachten. Auch bei vielen rezenten Taxa der Artiodactyla ist dieser Morphotyp zu finden und ist da häufig mit Hypsodontie verbunden. *Poebrotherium*, basales Mitglied der Camelidae, wurde in dieser Arbeit als Vertreter des Morphotyp 7 untersucht.

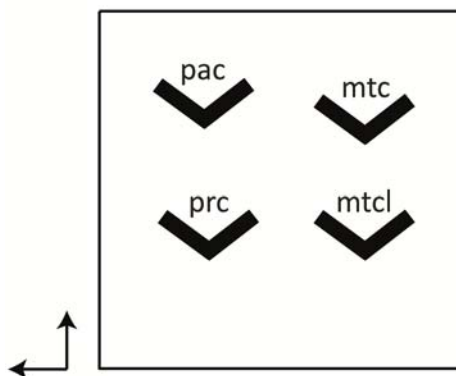


Abb. 83: Der dentale Morphotyp 7 ist durch vier selenodonten Höcker gekennzeichnet, die symmetrisch auf der quadratischen Zahnoberfläche angeordnet sind.

6.8.1. Poebrotherium

Die systematische und stratigraphische Einordnung des primitiven Cameliden *Poebrotherium* erfolgte in der Einleitung (siehe Kapitel 3.1.1).

Morphologie

Das Gebiss von *Poebrotherium* entspricht der vollständigen eutherischen Zahnformel (3.1.4.3/3.1.4.3). Die Zähne sind brachydont. Das prämolare Gebiss zeigt nach Thenius (1989) verschiedene Diastemata, die auf einen verlängerten Fazialschädel zurückzuführen sind. Die Incisiven sind vollständig vorhanden und klein, die Caninen spitz und leicht erhöht gegenüber den Incisiven. Die Prämolaren sind bis P3/p3 einhöckerig, P4/p4 sind zweihöckerig. Die oberen Molaren sind vierhöckerig und vollständig selenodont entwickelt (Abb. 84). Bukkal bilden Paracon und Metacon einen Ectoloph, mesiolingual liegt der Protocon und distolingual der Metaconulus. Die bukkalen Höcker sind höher und spitzer ausgebildet als die lingualen. Ein Parastyl ist vorhanden, das von M1 zu M3 zunehmend kräftiger ausgebildet ist. Auch ein Mesostyl ist ausgebildet und am M3 zusätzlich ein kleines Metastyl entwickelt. Die am unbenutzten Zahn noch voneinander getrennten Grate der selenodonten Höcker verschmelzen bei beginnender Abkautung schnell. So entstehen longitudinal verlaufende, von zwei Schmelzbändern umgebene Dentinfelder, die an den lingualen Höckern stärker nach bukkal gebogen sind als am Ectoloph. Ein Cingulum ist nicht entwickelt.

Die unteren Molaren sind ebenfalls vierhöckerig (Abb. 84). Mesiobukkal liegt das Protoconid und distal davon das Hypoconid, während lingual Metaconid und Entoconid zu finden sind.

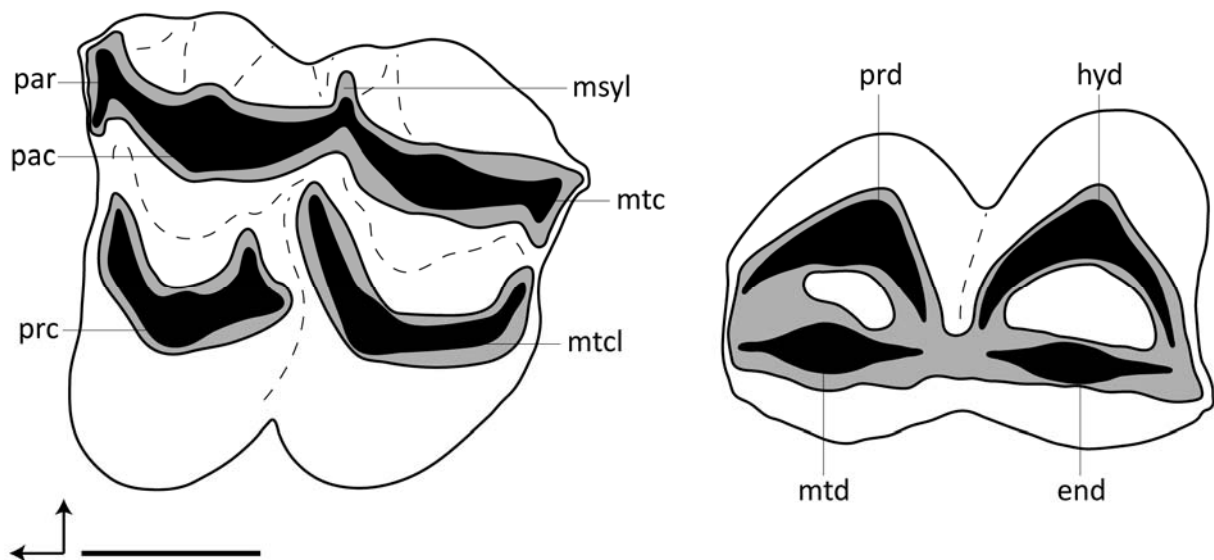


Abb. 84: Schematische Darstellung eines oberen (links) und unteren (rechts) Molaren von *Poebrotherium*. Maßstab 5 mm.

Metaconid und Entoconid sind höher und spitzer entwickelt als die beiden bukkalen Höcker. Die Höckergrate der lingualen Höcker sind relativ gerade nach mesial, respektive distal gerichtet, während sie an den bukkalen Höckern stark nach mesial gebogen sind und so gegenläufig zu den Graten der oberen Molaren verlaufen. Auch an den unteren Molaren verbinden sich die zunächst getrennten Grate der Höcker bei geringer Abnutzung miteinander, so dass zusammenhängende Dentinfelder und Schmelzgrate entstehen. Ein Cingulid ist nicht vorhanden.

Abnutzung und Facettenbildung

Auf der okklusalen Oberfläche der Molaren von *Poebrotherium* entsteht durch die Be- und Abnutzung der Zähne ein typisches Facettenmuster. Es besteht aus insgesamt acht Facettenpaaren. Dies sind die Facetten 1, 2, 3, e4, 6, 7, e8 und 9 (Abb. 85). Durch den Abtrag von Schmelz und die damit verbundene Freilegung von Dentin entsteht ein charakteristisches Abnutzungsmuster auf den selenodonten Molaren, welches durch fusionierte Dentinfelder und Schmelzbänder gekennzeichnet ist (Abb. 86). So ist an allen

Facettenpositionen eine rasche Dentinfreilegung zu beobachten, die gleichmäßig auf dem Höckergrat zwischen zwei Schmelzbändern stattfindet. Die recht einheitliche Ausbildung der Facetten spiegelt eine stereotype Kaubewegung wider. Auffällig ist der geringe Schmelzanteil der Facetten gegenüber dem recht großen Dentinbereich zwischen den Schmelzbändern, der ebenfalls als Teil der Facette angesehen wird.

Die Facette 1 entsteht auf dem distalen Grat des Metacons. Schon bei geringer Abnutzung wird Dentin zwischen zwei Schmelzbändern freigelegt. Der Schmelzbereich der Facette beschränkt sich dann auf zwei sehr schmale Schmelzbänder, während der dazwischenliegende Dentinbereich zunehmend größer wird. Durch die Fortsetzung auf dem Parastyl des distal angrenzenden Molaren entsteht die Teilfacette 1b. Auf dem unteren Molaren liegt die Facette 1 auf dem mesialen Grat des Protoconids und entwickelt sich dort ähnlich. Die Facette 1 des M3 kollidiert mit dem weit nach distal ausgezogenen Hypoconulid des m3, das so das Fehlen eines weiteren unteren Molaren kompensiert. Die Kontaktflächen der Facetten 1 und 4 überschneiden sich dort und sind nicht voneinander zu differenzieren.

Auf dem mesialen Grat des Paracons wird die Facette 2 des oberen Molaren angelegt. Sie entwickelt sich ähnlich wie die Facette 1. Auf dem unteren Molaren bildet sich die Facette 2 auf dem distalen Grat des Protoconids.

Facette 3 liegt auf dem mesialen Grat des Protocons des oberen Molaren. Während das Schmelzband bukkal vom Dentinfeld sehr schmal ist, ist es lingual davon deutlich breiter. Im unteren Molaren entsteht die Facette 3 auf dem distalen Grat des Metaconids. Die Schmelzflächen sind hier, vor allem im Bereich der innenliegenden Schmelzinseln, sehr schmal und kurz.

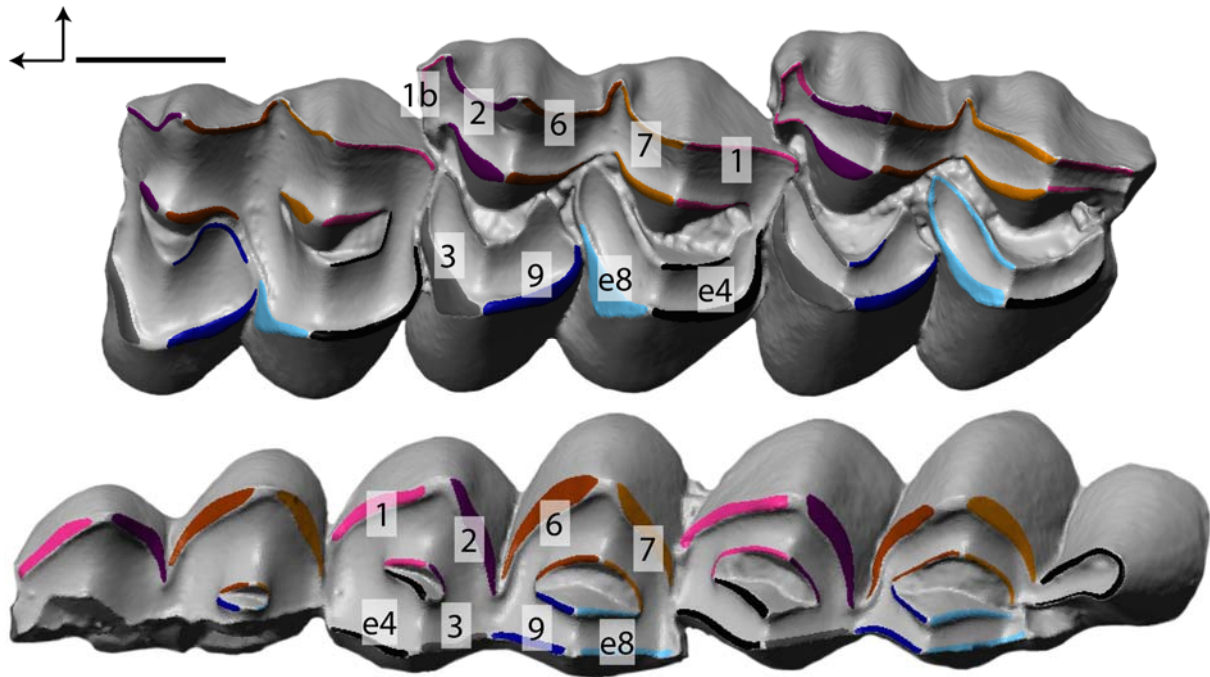


Abb. 85: Facetten auf den Molaren von *Poebrotherium* (AMNH 63821, M1-3 und m1-3). Es entstehen insgesamt acht Facettenpaare. Die Facette 1 setzt sich auf dem Parastyl des distal angrenzenden Molaren fort und wird dort als Facette 1b bezeichnet. Maßstab 5 mm. (ABGUSS, SCAN)

Die Facette e4 bildet sich auf dem distalen Grat des Metaconulus. Auch hier ist das linguale Schmelzband breiter als das bukkale. Auf dem unteren Molaren liegt die Facette e4 gegenüber der Facette 3 auf dem mesialen Grat des Metaconids und hat einen ähnlich kleinen Schmelzanteil.

Auf dem distalen Grat des Paracons entsteht die Facette 6. Da die Schmelzbänder auch hier recht schmal sind, nimmt sie auf dem Schmelz nur eine kleine Fläche ein. Auf dem unteren Molaren liegt die Facette 6 auf dem mesialen Grat des Hypoconids. Sie ist dort bukkal des Grates deutlich breiter als lingual von diesem.

Facette 7 wird auf dem mesialen Grat des Metacons angelegt und ist dort ähnlich ausgebildet wie die übrigen Facetten auf den bukkalen Höckergraten. Aufgrund der schmalen Schmelzbänder ist auch bei ihr der Schmelzanteil gering. Auf dem unteren Molaren ist die Facette 7 auf dem distalen Grat des Hypoconids positioniert. Sie ist dort bukkal des Grates deutlich breiter als auf dem lingual davon gelegenen Schmelzband.

Die Facette e8 liegt auf dem mesialen Grat des Metaconulus. Sie ist lingual des Grates deutlich breiter ausgebildet als bukkal. Auf dem unteren Molaren wird die Facette e8 auf dem distalen Grat des Entoconids angelegt und nimmt dort auf dem Schmelz nur eine kleine Fläche gegenüber dem größeren Dentinbereich zwischen den Schmelzbändern ein.

Facette 9 bildet sich auf dem distalen Grat des Protocons und zeigt, wie auch die anderen Facetten der lingualen Höcker, ein lingual deutlich breiter ausgebildetes Schmelzband als bukkal. Auf dem mesialen Grat des Entoconids des unteren Molaren sind die Schmelzbänder auf beiden Seiten des Dentinfeldes recht schmal und die Facette 9 nimmt eine entsprechend kleine Fläche auf dem Schmelz ein.

Die Abnutzung bringt auf den Zahnoberflächen der oberen und unteren Molaren von *Poebrotherium* ein für selenodonte Zähne charakterisches Muster hervor. Die am frisch durchgebrochenen Zahn getrennten Grate der vier Höcker verschmelzen schon bei geringer Abnutzung der Zähne miteinander. Die Dentinfreilegung findet auf allen Höckergraten recht gleichmäßig statt. Zunächst fusioniert an den oberen Molaren der distale Paracongrat mit dem mesialen Metacongrat im Bereich des Mesostyls (Abb. 86 A). Als nächstes erfolgt die Fusion der distalen Grate von Metacon und Metaconulus am distalen Rand des Zahns (Abb. 86 B). Im nächsten Schritt verschmilzt das vordere Ende des mesialen Metaconulusgrates mit dem bukkalen Dentinfeld im Zwickel zwischen Paracon und Metacon (Abb. 86 C). Zuletzt verbinden sich auch das bukkale und das linguale Dentinfeld im mesialen Bereich des Zahnes an den vorderen Enden der mesialen Grate von Paracon und Protocon (Abb. 86 D, E).

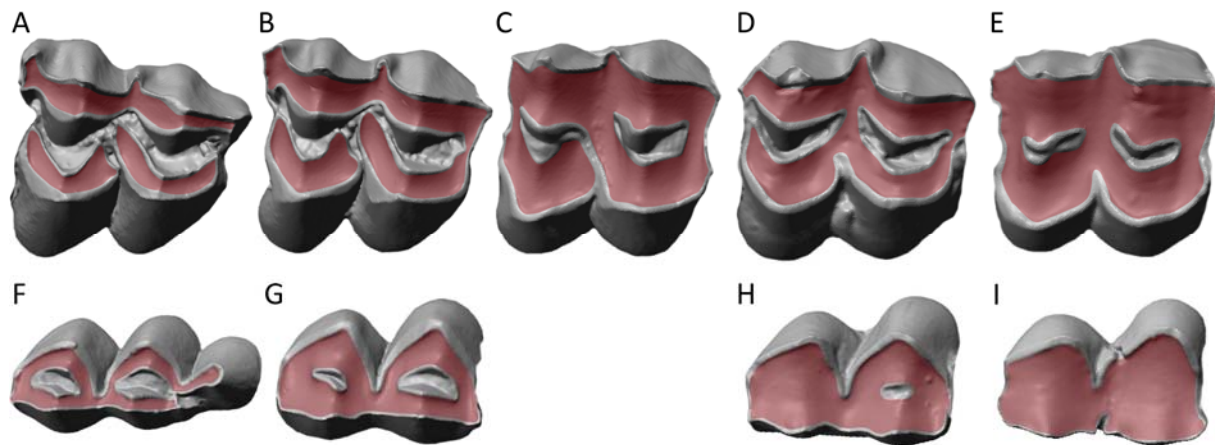


Abb. 86: Abnutzung an den oberen (A-E) und unteren (F-I) Molaren von *Poebrotherium*. A: Gleichmäßige Dentinfreilegung an allen Höckergraten; Fusion des bukkalen Dentinfeldes im Bereich des Mesostyls (AMNH 63821, M3). B: Vergrößerung der Dentinfelder und Fusion der distalen Grate von Metacon und Metaconulus (AMNH 63821, M2). C: Fusion der bukkalen und lingualen Dentinfelder zwischen den Schmelzinseln (AMNH 63821, M1). D: Das Dentinfeld des Protocons fusioniert im Zentrum des Zahns mit dem mesialen Metaconulusgrat (NMNH 226-42, M2 dextral). E: Die mesialen Grate von Paracon und Protocon sind verschmolzen; damit ist die ganze Zahnoberfläche mit Ausnahme der beiden Schmelzinseln von Dentin bedeckt (NMNH 226-42, M1). F: Bis auf den distalen Grat des Entoconids sind bereits alle Höckergrate miteinander verbunden. Der antagonistische obere Molar (A) zeigt dagegen erst an den bukkalen Höckern Dentinfeldfusionen (AMNH 63821, m3). G: Sämtliche Höckergrate sind fusioniert, im antagonistischen oberen Molar dagegen steht das Dentinfeld am Protocon noch für sich (AMNH 63821, m2). H: Die mesiale Schmelzinsel ist bereits vollständig abgetragen. Am antagonistischen oberen Molar (D) dagegen sind sie noch erhalten (NMNH 226-42, m2 dextral). I: Auch die distale Schmelzinsel ist abgetragen. Der antagonistische obere Molar (E) hat immer noch beide Schmelzinseln (NMNH 226-42, m1 dextral). Nicht maßstabsgetreu. (ABGUSS, SCAN)

So ist schließlich ein über die gesamte Zahnoberfläche verbundenes Dentinfeld entstanden, welches vollständig von einem Schmelzband umgeben ist. Zwischen den bukkalen und den lingualen Höckern ist mesial und distal jeweils eine Schmelzinsel erhalten, die auf der Zahnoberfläche ebenfalls von einem umlaufenden Schmelzband umgeben ist.

Auf den jeweils zu den oberen Zahnreihen passenden Unterkieferzahnreihen konnte die Abfolge der Fusion der Höckergrate miteinander nicht beobachtet werden. Der Zustand der unteren Molaren lässt jedoch darauf schließen, dass die Fusion hier schneller stattfindet, als an den oberen Molaren. Die übereinander stehenden oberen und unteren Molaren in Abb. 86 sind jeweils Antagonisten – der deutlich schneller voranschreitende Schmelzabtrag der unteren Molaren ist gut erkennbar. Zuletzt kommt es zur Fusion der distalen Grate von Hypoconid und Entoconid am hinteren Ende (Abb. 86 F). Ein früheres

Abnutzungsstadium war auf den vorhandenen Exemplaren nicht zu beobachten. Auch die Schmelzinseln zwischen den lingualen und bukkalen Höckern werden an den unteren Molaren schneller abgetragen. An den antagonistischen Zahnreihen von NMNH 226-42 sind an m1 (Abb. 86 I) die Schmelzinseln bereits komplett und an m2 (Abb. 86 H) die mesiale Schmelzinsel bereits abgetragen, während sie an den oberen Molaren noch vollständig erhalten sind (Abb. 86 E, I).

OFA-Rekonstruktion der Kaubewegung

Die Rekonstruktion des *power stroke* von *Poebrotherium* erfolgte anhand des M2 und m2-3 von AMNH 63821. Dabei zeigte sich ein *power stroke*, der mit einer uniformen Bewegung einhergeht. Richtungs- und Neigungswechsel gibt es nicht, ebenso keine zentrale Okklusion. Es kann somit von einem einphasigen *power stroke* gesprochen werden. Auffällig ist, dass die Kollisionen nur zwischen den Schmelzbändern stattfinden und das dazwischenliegende Dentin kaum beteiligt ist.

Die erste Kollision findet zwischen dem bukkalen Schmelzband der Paraconspitze und dem Schmelzband im Zwickel zwischen Protoconid und Hypoconid statt (Zeitschritt 12). Sie liegt damit zwischen den Positionen der Facetten 2 und 6 und spaltet sich im weiteren Verlauf auf (Abb. 87 A). Ab Zeitschritt 18 sind die Facetten 2 und 6 auf dem m2 und auf dem M2 ab Zeitschritt 22 voneinander getrennt. Die nächste Kollision erfolgt zwischen dem lingualen Schmelzband der distalen Paraconspitze und dem lingualen Schmelzband des mesialen Entoconidgrates (Zeitschritt 18). Sie liegt damit auf dem oberen Molaren im Bereich der Facette 6, im unteren Molaren dagegen auf der Facette 9-Position. Dieser Kontakt bricht nach vier Zeitschritten wieder ab, während zeitgleich eine erneute Kollision zwischen dem bukkalen Schmelzband des mesialen Protoconids (m2) und dem Parastyl des oberen Molaren erfolgt. Sie liegt damit im Bereich der Facette 1,

respektive 1b. Gleich im nächsten Zeitschritt (Zeitschritt 23) finden zwei weitere Kollisionen statt. Eine liegt im oberen Molaren auf der bukkalen Schmelzkante des mesialen Metacongrates und im unteren Molaren auf der bukkalen Schmelzkante des distalen Hypoconidgrates. Damit liegt sie im Bereich der Facette 7. Die andere erfolgt zwischen der lingualen Schmelzkante der mesialen Paraconspitze und der Schmelzkante im Zwickel zwischen Protoconid und Hypoconid und liegt damit auf der Position der Facette 2. In Zeitschritt 30 spaltet sich die Kontaktfläche an der Metaconspitze und dem distalen Hypoconidgrat auf. Am oberen Molaren verläuft der eine Teil des Kontaktes wie bisher weiter auf dem mesialen (Facette 7), der andere auf dem distalen Metacongrat (Facette 1). Auf dem unteren Molaren wird dabei neben dem Facette 7-Kontakt auf dem distalen Hypoconidgrat das bukkale Schmelzband des mesialen Protoconidgrates kontaktiert, welches im Bereich der Facette 1 liegt. In Zeitschritt 30 kommt es auch zu der ersten Kollision im Bereich der lingualen Höcker. Das linguale Schmelzband des mesialen Protocongrates kollidiert dabei mit dem lingualen Schmelzband des distalen Metaconidgrates und liegt damit auf der Position der Facette 3. Gleich im nächsten Zeitschritt erfolgt eine weitere Kollision im lingualen Bereich zwischen dem lingualen Schmelzband des mesialen Metaconulusgrates und dem lingualen Schmelzband des distalen Entoconidgrates. Sie liegt im Bereich der Facette 8. In Zeitschritt 36 greifen die Facette 6- und 7-Kontakte im oberen Molaren vom bukkalen auf das linguale Schmelzband über (Abb. 87 B). Der Dentinbereich dazwischen steht nicht in Kontakt mit dem unteren Molar. Auf dem unteren Molaren liegen beide Kontaktpunkte auf den bukkalen Schmelzbändern der Hypoconidgrate – einer im lingualen Bereich, einer im bukkalen Bereich an der Höckerspitze. Das linguale Schmelzband des Hypoconids ist nicht an den Facette 6- und 7-Kontakten beteiligt. Zeitgleich bricht der Facette 1b-Kontakt ab. In Zeitschritt 40

kommt eine Kollision im Bereich der Facette 9 hinzu, die im oberen Molaren auf dem distalen Grat des Protocons (linguales Schmelzband) liegt und im unteren Molaren auf dem bukkalen Schmelzband des mesialen Entoconidgrates (Abb. 87 C). In Zeitschritt 43 bricht der Facette 2-Kontakt ab. In Zeitschritt 45 reißen auch die Kontakte an den Facetten 9, 7 und 3 ab und noch einen Zeitschritt später auch die Facette 1- und 7-Kontakte. Im folgenden Zeitschritt greift die Kontaktfläche der Facette 8 des unteren Molaren auf dem bukkalen Schmelzband des distalen Entoconidgrates auf das linguale Schmelzband des distalen Hypoconidgrates über, und wandert damit in den Bereich der Facette 7. Im oberen Molaren bleibt die Kontaktfläche auf der Facette 8. Im nächsten Zeitschritt bricht der Kontakt am distalen Entoconid ganz ab und liegt nun nur noch auf dem distalen Hypoconidgrat. Hier sind jetzt beide Schmelzbänder der Facette 7 im Kontakt mit der Facette 8 des oberen Molaren. In Zeitschritt 49 tritt die Facette 3 des oberen Molaren auf dem mesialen Grat des Protocons mit der Facette 2 des unteren Molaren in Kontakt. Von Zeitschritt 62 bis 65 findet eine Kollision zwischen dem distalen Metaconulusgrat und dem mesialen Grat des Protoconids des m3 statt. Sie liegt damit auf dem oberen Molaren im Bereich der Facette e4, im unteren dagegen im Bereich der Facette 1. Die Facette 3/2- und 8/7-Kontakte bleiben bis zum Zeitschritt 68 und 69 erhalten. Mit ihrem Abbruch ist der *power stroke* beendet und der untere Molar bewegt sich ohne eine Veränderung der Richtung oder Neigung aus dem oberen Molar heraus (Abb. 87 D). Die Diagramme in Abb. 88 zeigen die Facettenkontakte des oberen und des unteren Molaren getrennt voneinander, da es hier zu Abweichungen voneinander kommt. Während es an den linguale Höckern des oberen Molaren in den Bereichen der Facetten 3 und 8 einen durchgängigen Kontakt zu dem unteren Molaren gibt, springen die Kontaktflächen auf diesem bei Zeitschritt 45 (Facette 8) und 49 (Facette 3) auf die Facetten 7 und 2 über.

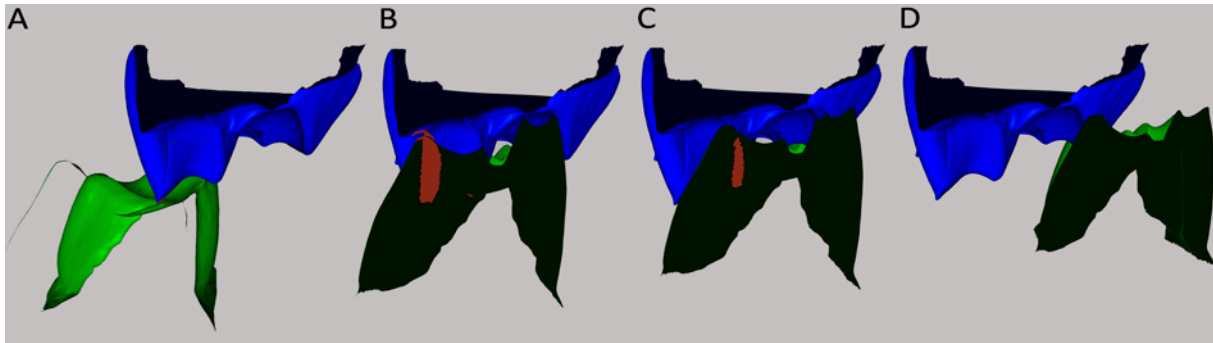


Abb. 87: Rekonstruierter Kauschlag von *Poebrotherium* im bukkolingualen Profil. Ansicht von distal auf Paracon und Protocon des oberen Molaren und Entoconid und Hypoconid des unteren Molaren im Anschnitt (von links nach rechts). A: Erster Kontakt im Bereich zwischen Facette 2 und 6 zwischen der Paraconspitze und dem Zwickel zwischen distalem Protoconid und mesialem Hypoconidgrat. Zur verbesserten Sichtbarkeit wurde der untere Molar teilweise transparent gemacht. B: Facette 6-Kontakt zwischen dem distalen Paracongrat und dem mesialen Hypoconidgrat. Der Kontakt greift gerade von dem bukkalen Schmelzband (große Kontaktfläche) auf das linguale Schmelzband (kleine Kontaktfläche) des Paracongrates über. C: Facette 6-Kontakt zwischen dem linguale Schmelzband des distalen Paracongrates und dem mesialen Hypoconidgrat; Facette 9-Kontakt zwischen dem distalen Protocongrat und dem mesialen Entoconidgrat. D: Der untere Molar fährt mit unveränderter Bewegungsbahn aus dem oberen Molaren raus, ohne dass es zu weiteren Kollisionen kommt.

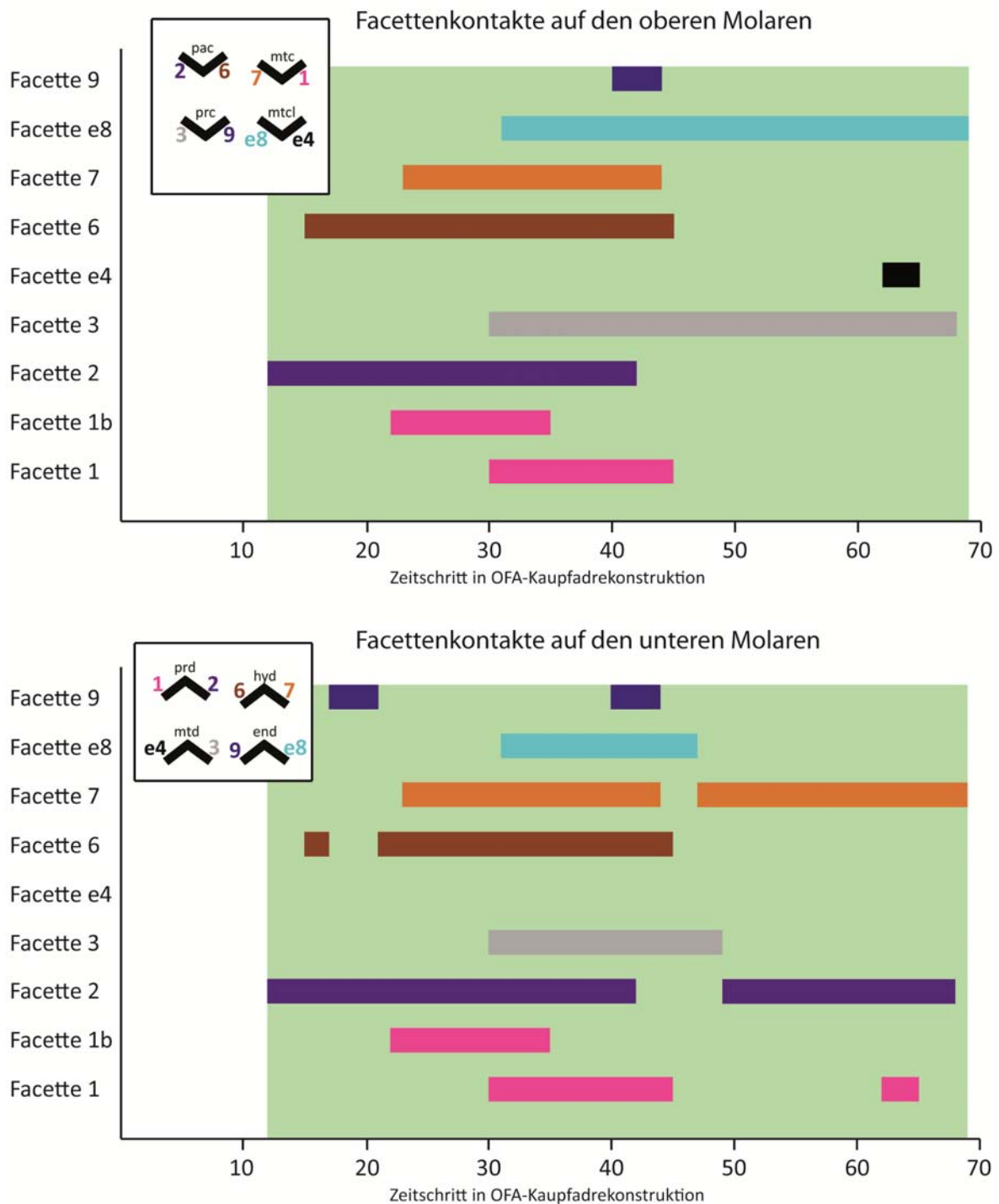


Abb. 88: Facettenkontakte der Kauwegrekonstruktion von *Poebrotherium*. Die Kontakte des oberen und unteren Molaren werden jeweils getrennt dargestellt. Zu Beginn des Kauschlages dominieren die Kontakte im bukkalen Bereich (Facetten 2, 6, 1b, 7 und 1). Ab Zeitschritt 30 kommen nach und nach auch die Facetten auf den lingualen Höckern in Kontakt miteinander (Facetten 3, e8, 9 und e4). Auf dem unteren Molaren kommt es zur Doppelnutzung von Kontaktflächen. Die Facetten 3 und e8 des oberen Molaren kollidieren zunächst mit den Facetten 3 und e8 des unteren Molaren. Im unteren Molaren wechseln die Kontaktflächen jedoch auf die bukkalen Höcker, so dass die Facette 3 des oberen Molaren mit der Facette 2 des unteren Molaren und die Facette e8 des oberen Molaren mit der Facette 7 des unteren Molaren kollidiert. Auch der Kontakt im Bereich der Facette e4 des oberen Molaren findet seine Kontaktfläche auf dem unteren Molaren auf der Facette 1.

Quantitative Analyse

Eintritts- und Neigungswinkel

Bei der Vermessung des Kaupfades von *Poebrotherium* ergab sich ein Eintrittswinkel von 80° bei einer Aufwärtsneigung (N_i) von 12° . Die beiden Phasen des *power stroke* sind bei *Poebrotherium* zu einer einheitlichen Bewegung kombiniert.

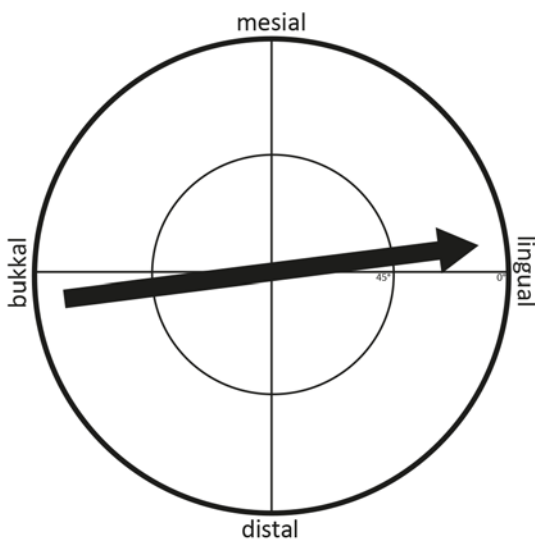


Abb. 89: Mastikationskompass von *Poebrotherium*. Ein langer Pfeil, der über den Mittelpunkt des Kreises hinweg verläuft, zeigt an, dass es sich um einen einphasigen *power stroke* handelt. Eine zentrale Okklusion gibt es nicht und es kommt nicht zu Veränderungen der Bewegungsrichtung oder Neigung.

Okklusaler Kompass

An drei M2 von *Poebrotherium* wurden die Facetten im Hinblick auf ihre Orientierung und Neigung vermessen (siehe Anhang 11.4). Im okklusalen Kompass zeigen sich zum einen nach mesial orientierte (Facetten 2, 3, 7 und e8), zum anderen nach distal orientierte Facetten (1, e4, 6 und 9) (Abb. 90). Zudem ist zu beobachten, dass die bukkalen Facetten (1, 2, 6 und 7) eine leichte Tendenz nach lingual zeigen, während die lingualen Facetten (3, e4, e8 und 9) eine Tendenz nach bukkal zeigen. In Bezug auf ihre Neigung sind die Facetten der bukkalen und lingualen Höcker deutlich voneinander zu trennen. Während die Facetten 1, 2, 6 und 7 recht steile Neigungen aufweisen (mindestens 45° , meist über 50°), sind die Facetten 3, e4, e8 und 9 der bukkalen Höcker flacher geneigt (meist unter 45°). Dies ist durch die höheren und spitzeren Höcker der bukkalen Zahnseite zu erklären. Die vermessenen Molaren zeigen eine ähnliche Ausprägung der Facetten. Das bestätigt den Eindruck, der bereits bei der Beschreibung der Facetten entstand und spricht für eine stereotype Kaubewegung.

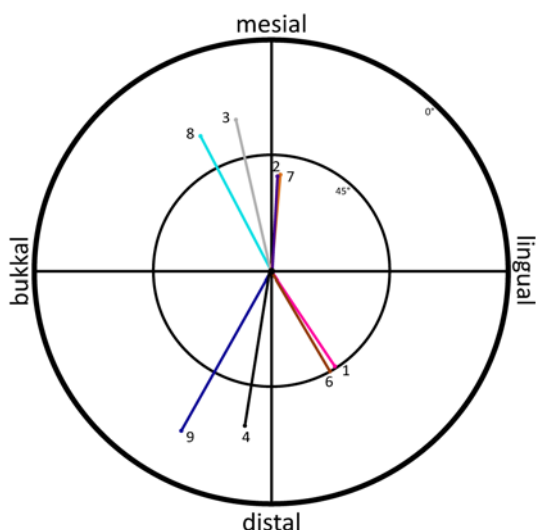


Abb. 90: Okklusaler Kompass für *Poebrotherium* (NMNH 226-42, M2). Die bukkalen Facetten 1, 2, 6 und 7 zeigen eine leichte Tendenz nach mesial, während die lingualen Facetten 3, e4, e8 und 9 eine Tendenz nach bukkal zeigen. Auch sind die bukkalen Facetten steiler, was sich auf die höheren, spitzeren Höcker zurückführen lässt.

7. Diskussion

7.1. Kaufunktion der dentalen Morphotypen im Vergleich

7.1.1. Stereotypie des Kauschlages

Die Bewegungsbahn des *power stroke* wird im Wesentlichen durch die Form der Zahnoberfläche und die Höhe des Reliefs bestimmt (Koenigswald et al. 2012). Engels (2011) betont, dass die formabhängige Führung mit zunehmender Komplexität der Zahnoberfläche stärker und abweichende Bewegungen eingeschränkt werden. Ihre Studie befasst sich mit der Veränderung der Molaren früher Hippomorpha im Hinblick auf den Mastikationsprozess. Die Facettenanalyse der untersuchten Taxa zeigt, dass diese funktionelle Aussage auch auf die frühen Artiodactyla zutrifft. Je komplexer die funktionalen Oberflächen der Zähne mit zunehmender Selenodontie gestaltet sind, desto einheitlicher ist die Ausbildung von Facetten. Besonders bei den vollständig selenodonten Taxa *Caenomeryx* und *Poebrotherium* wird dies deutlich. Diese regelmäßigen Abkaumuster weisen auf eine stereotype Kaubewegung hin, die durch die strikte Führung durch die komplexen Oberflächen bestimmt wird. Bei *Diacodexis* konnte aufgrund des reichhaltigen Materials beobachtet werden, dass die Facetten recht unterschiedliche Ausprägungen zeigen. Während sie an einem Exemplar sehr stark auf den distal orientierten Höckerflanken und auf den mesialen Flächen dagegen kaum oder nur schwach ausgebildet sind, ist es bei einem anderen Individuum genau umgekehrt (Abb. 91). An zahlreichen Exemplaren sind nicht alle möglichen Facettenpaare angelegt, auch wenn die Zähne bereits deutliche Spuren der Benutzung zeigen. Die meisten Individuen zeigen eine Abnutzung, die an den bukkalen Höckern mehr von den Seiten als apikal stattfindet.

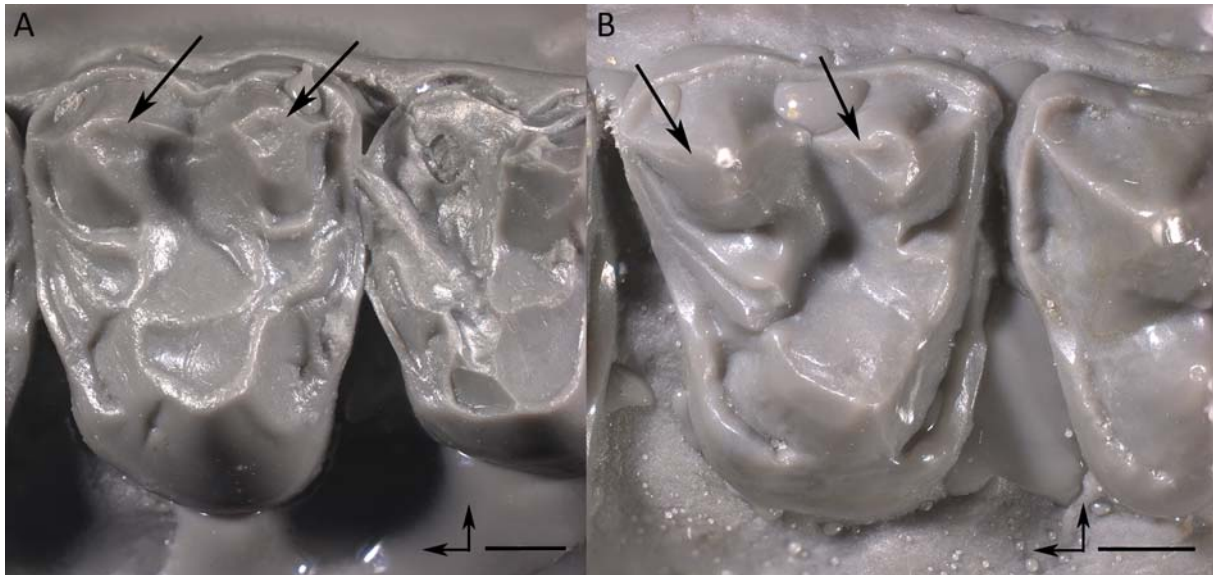


Abb. 91: Ungleiche Abnutzung der Molaren zweier Individuen von *Diacodexis*. A: Starke Abnutzung an den distalen Höckerflanken der bukkalen Höcker und vergleichsweise gering abgenutzte mesiale Höckerseiten (NMNH 525210, M2). Maßstab 1 mm. B: Deutlich intensivere Abnutzung der mesialen Höckerflanken im Vergleich zu den gering abgenutzten distalen Höckerflanken (AMNH 15671, M2). Maßstab 1 mm. (ABGUSS, FOTO). Fotos: Georg Oleschinski

Einige Individuen zeigen dagegen auch bukkal stark apikal abgenutzte Höcker, so dass zusätzlich zu der wenig stereotypen Kaubewegung ein variables Nahrungsspektrum angenommen wird (siehe Abb. 107 A, Kapitel 7.4). Auch bei *Helohyus* konnte an nur zwei zur Verfügung stehenden oberen Molarenreihen beobachtet werden, dass die Facetten nicht in gleicher Weise angelegt wurden (siehe Kapitel 6.3.2, Abb. 41, Abb. 42). Die bunosenodonten Formen (Morphotyp 4 (*Elomeryx*) und 6 (*Agriochoerus*)), die bukkal durch selenodonte Höcker und teilweise kräftige Parastyle und Mesostyle komplexe Führungsstrukturen besitzen, zeigen ein recht einheitliches Abkaumuster. Noch deutlicher wird es bei den vollständig selenodonten Morphotypen 5 (*Caenomeryx*) und 7 (*Poebrotherium*). Von *Caenomeryx* stand reichhaltiges Material zur Verfügung. An ihm konnte beobachtet werden, dass die Ausbildung der Facetten sowie die Abnutzung der Zähne einheitlich stattfinden. Basierend auf diesen Beobachtungen wird geschlossen, dass der Kauschlag bei den bunodonten Morphotypen weniger stereotyp durchgeführt wurde als

bei den bunosenodonten und selenodonten Morphotypen. Mit der strikten Führung des Unterkiefers, die die selenodonte Kronenform mit sich bringt, ist nach Engels (2011) eine Effizienzsteigerung des Mastikationsvorgangs verbunden. Es muss weniger Muskelenergie in die Führung des Unterkiefers investiert werden, da diese passiv durch die Form der Zahnoberfläche bestimmt wird.

Inwieweit sind nun die mit dem OFA durchgeführten Kauwegsrekonstruktionen der Morphotypen 1 bis 3 aussagekräftig? Die Kaufadpunkte wurden nicht allein von der Form der Zahnoberfläche abgeleitet, sondern auch die Striationen auf den Facetten als Richtungsanzeiger wurden in die Analyse eingebunden. Es kann daher davon ausgegangen werden, dass eine durchaus realistische Rekonstruktion der Unterkieferbewegung während des *power stroke* für die jeweiligen Individuen analysiert wurde. Auch wird in den Rekonstruktionen die striktere Führung des Unterkiefers bei den selenodonten Taxa, die zur Stereotypie des Kauschlages führt, deutlich.

7.1.2. Funktionelle Analyse des *power stroke* der untersuchten Taxa

In der frühen Evolution der Artiodactyla treten drei unterschiedlich verlaufende Kaufpfade auf. So sind die Morphotypen 1 bis 5 (Abb. 92 A-F) durch einen zweiphasigen *power stroke* gekennzeichnet. Während es bei den Morphotypen 1 bis 4 (Abb. 92 A-E) zu einer Änderung der Bewegungsrichtung wie auch der Neigung des Unterkiefers kommt, zeigt der Morphotyp 5 (Abb. 92 F) nur eine Änderung der Neigung. Bei den Morphotypen 6 und 7 ist eine zweite Phase nicht vorhanden. Der Morphotyp 6 zeigt jedoch eine zweigeteilte Phase I, die durch einen kurzen Abschnitt veränderter Bewegung zum Ende des *power stroke* gekennzeichnet ist (Abb. 92 G). Der Kauschlag des Morphotyp 7 ist durch eine gleichförmige Bewegung charakterisiert, in der die beiden Phasen kombiniert sind (Abb. 92 H).

Wenn der Verlauf des *power stroke* im Wesentlichen durch die Form der Molaren bestimmt wird, was genau bestimmt dann die drei unterschiedlichen Kaufpfade? Ein wichtiges Element des ursprünglichen tribosphenischen Gebisses – das Ineinandergreifen von Höcker- und Beckenstrukturen – verliert sich mit der Entwicklung selenodonter Molaren. Im oberen Molaren ist dies das Trigonbecken, in das das Hypoconid des unteren Molaren bei der zentralen Okklusion hineingreift. Gleichzeitig greift der Protocon in das Talonidbecken des unteren Molaren. Bei den Morphotypen 1, 2 und 3 sind beide Becken vorhanden (Abb. 93 A-D). *Elomeryx*, als Vertreter des Morphotyp 4, zeigt eine Beckenstruktur auf dem oberen Molaren, jedoch kein Talonidbecken auf dem unteren Molaren (Abb. 93 E). Der Morphotyp 5 zeigt weder im oberen noch im unteren Molaren Trigon- bzw. Talonidbecken (Abb. 93 F). Er unterscheidet sich dennoch von den Morphotypen 6 und 7 in seiner mehr subzentralen Position des distolingualen Höckers. Dadurch verläuft die transversale Rinne von bukkal gesehen leicht nach mesial. Auch die Morphotypen 6 und 7 haben weder Trigon- noch Talonidbecken (Abb. 93 G, H). Nur die Abwesenheit dieser Strukturen erlaubt eine gleichförmige, einphasige Bewegung während des *power stroke*. Außerdem entwickelt sich eine weitere Struktur auf den Molaren der selenodonten Paarhufer immer deutlicher: Eine transversale Rinne, die am bukkalen Zahnrand im Mesostyl zwischen Paracon und Metacon beginnt und von da über die ganze Zahnbreite verläuft und zwischen Protocon und Metaconulus/Hypocon endet. Diese Rinne fungiert bei den vierhöckerigen Taxa als Führungsschiene für den Unterkiefer und verhindert eine Änderung der Bewegungsrichtung.

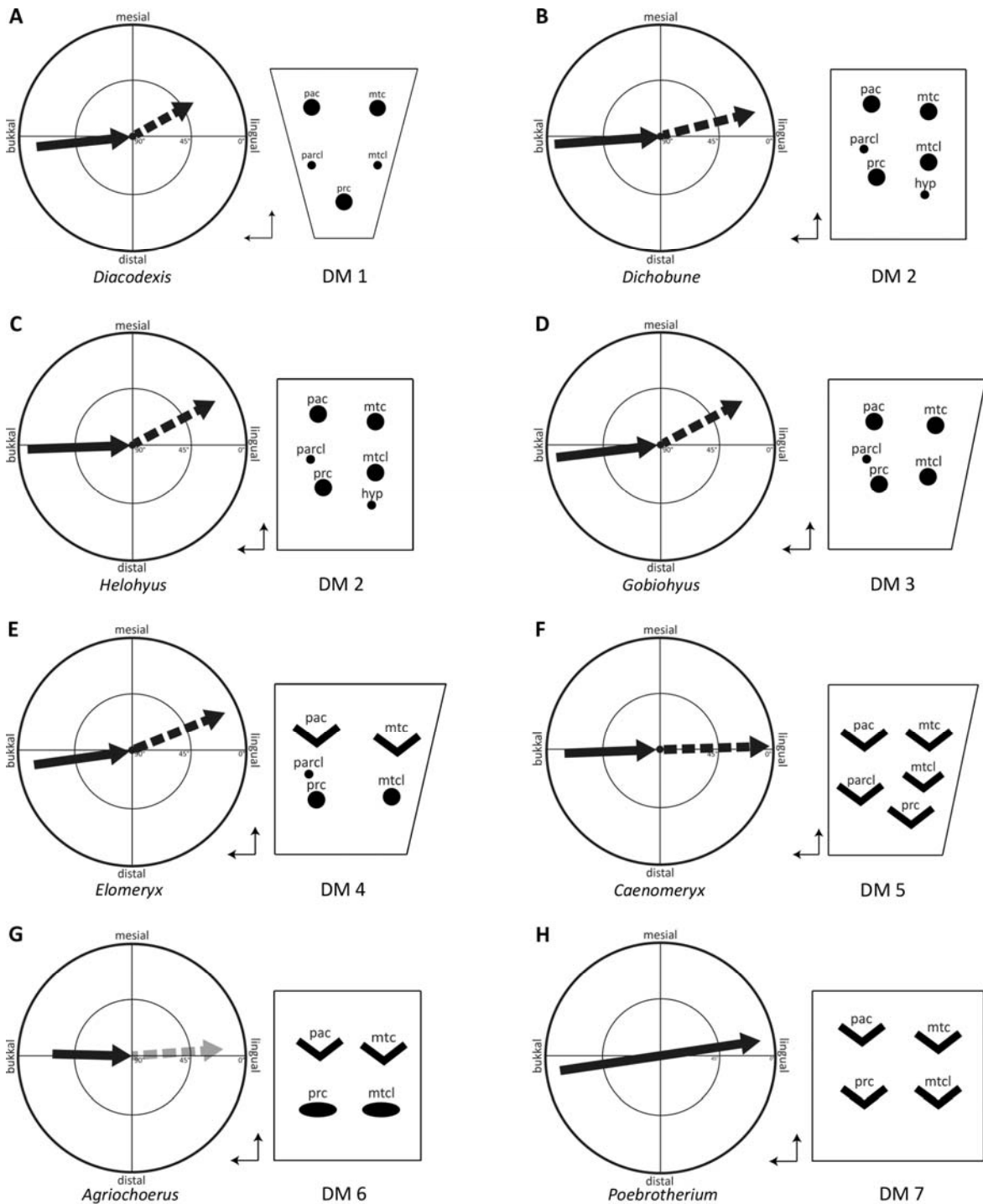


Abb. 92: Mastikationskompass der Morphotypen 1 bis 7 im Vergleich. A-E: Die Morphotypen 1 bis 4 zeigen einen zweiphasigen *power stroke*, der durch eine Veränderung von Bewegungsrichtung und Neigungswinkel nach der zentralen Okklusion gekennzeichnet ist. F: Der *power stroke* des Morphotyp 5 ist durch zwei Phasen gekennzeichnet, die sich nur durch die Neigungswinkel voneinander unterscheiden, eine zentrale Okklusion gibt es nicht. G: Morphotyp 6 ist durch eine zweigeteilte Phase I gekennzeichnet – Phase Ib unterscheidet sich hauptsächlich in der Neigung von Phase Ia, es finden jedoch keine neuen Kollisionen statt und die Dauer der Phase Ib ist kurz. Auch funktionell lassen sich die Phasen Ia und Ib nicht voneinander abgrenzen. Eine zentrale Okklusion gibt es nicht. H: Morphotyp 7 zeigt kombinierte Phasen I und II in einer durchgängigen Bewegung ohne zentrale Okklusion bzw. maximale Verzahnung oder Änderungen von Bewegungsrichtung und Neigungswinkel.

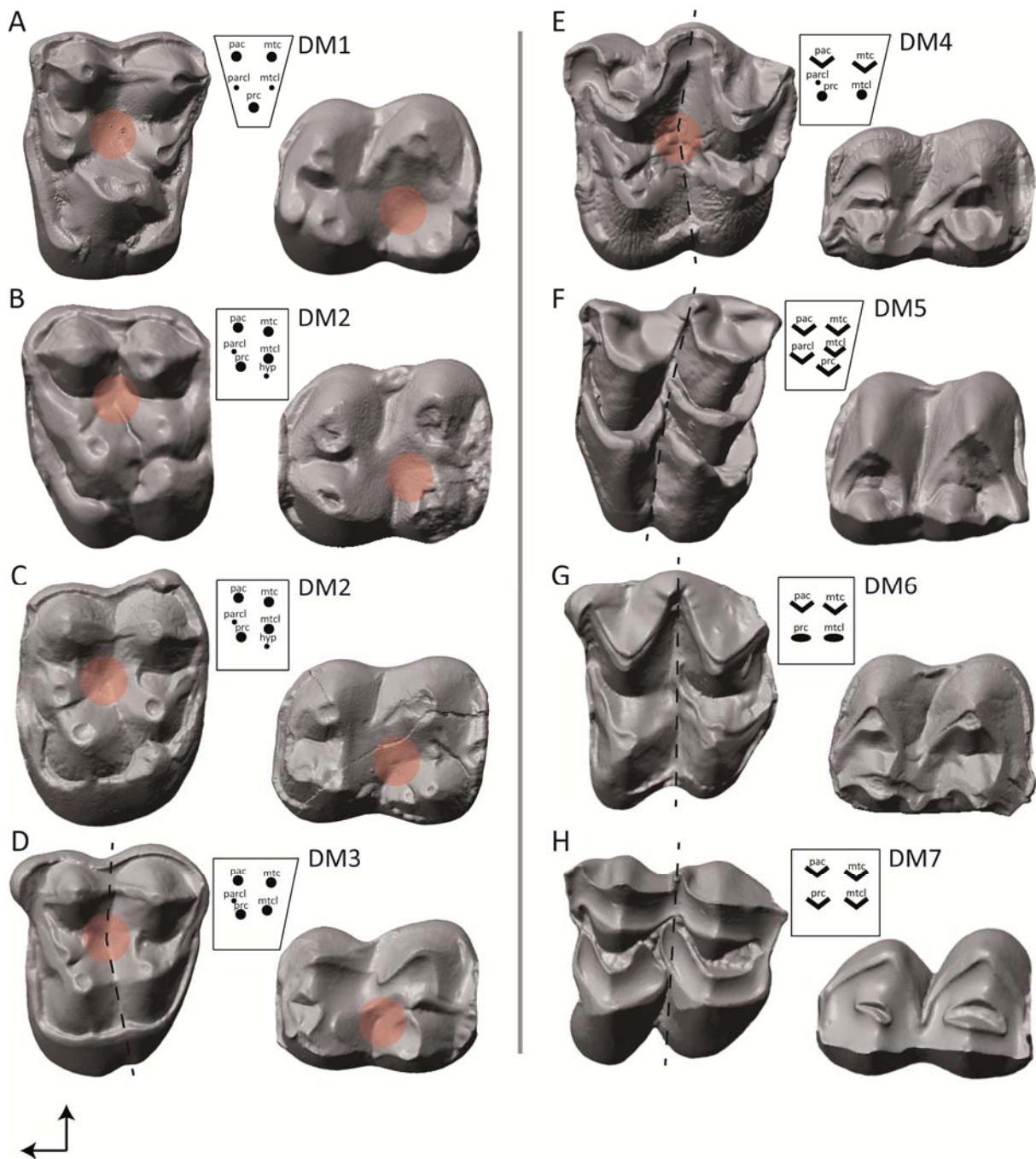


Abb. 93: Reduktion des Trigonbeckens der oberen Molaren und des Talonidbeckens der unteren Molaren auf den selenodonten Zähnen der Paarhufer. Die Becken sind, wenn vorhanden, mit einem roten Punkt markiert. Bei D, E, F, G, und H ist die transversale Rinne schwarz gestrichelt eingezeichnet, die zwischen den mesialen und distalen Höckern verläuft und ein typisches Merkmal selenodonter Zähne ist. A: *Diacodexis* (NMNH Cat.No. 5611, M2; CM 62046, m2). B: *Dichobune* (Eh 480, M2; Eg 511, m2). C: *Helohyus* (AMNH 12147 M2 + m2). D: *Gobiohyus* (ANMH 26279, M2; AMNH 16283, m2). E: *Elomeryx* (NMB Mar 550, M2 + m2). F: *Caenomeryx* (BSPG 1952II1227, M2; BSPG 1952II1184, m2). G: *Agriochoerus* (NMNH 215024, M2 + m2). H: *Poebrotherium* (AMNH 63821, M2 + m2). Nicht maßstabsgetreu abgebildet. (ABGUSS, SCAN)

Morphotyp 1 bis 3

Die untersuchten Taxa dieser Morphotypen zeigen eine ähnliche Kaufunktion. Es gibt eine zentrale Okklusion, während derer sich der Protocon im Talonidbecken und das Hypoconid im Trigonbecken befinden. Das bedeutet für den Kaufpad, dass es eine Phase I gibt, in welcher der untere Molar sich in einer lingual und unterschiedlich stark mesial gerichteten Aufwärtsbewegung soweit auf den oberen Molar zu bewegt, bis die beiden Höcker die jeweils tiefsten Punkte der antagonistischen Becken erreicht haben. An diesem Punkt, der zentralen Okklusion, muss der Unterkiefer seine Neigung und Bewegungsrichtung ändern, damit der untere Molar diese Position wieder verlassen kann. Es gibt also eine Phase II. Damit ist der zweiphasige *power stroke*, der typisch für den ursprünglichen, tribosphenischen Zahn ist, hier gegeben (Abb. 92 A-D). Auf den Molaren der Vertreter dieser Morphotypen zeigt sich, dass es an den lingualen Höckern der oberen Molaren eine stärkere apikale Abnutzung der Höcker gibt als an den bukkalen Höckern. Bei Letzteren findet der Abtrag eher von den Seiten statt und es kommt zu länglichen Facetten, zum Teil mit Schmelzkantenverdoppelung durch Dentinfreilegung. Je nach Beschaffenheit der Höcker (spitz/scharfkantig oder stumpf/rund) ist diese unterschiedlich stark ausgeprägt. Auch gibt es Individuen mit stark apikal abgenutzten bukkalen Höckern – dies wird auf habitatbedingte unterschiedliche Nahrungsgewohnheiten zurückgeführt (siehe Kapitel 7.4). Das Abnutzungsmuster deutet darauf hin, dass die Nahrung in der Phase I des *power stroke* im bukkalen Bereich der oberen Molaren zwischen den Facetten an den Höckergraten geschert wird und – nach einiger Abnutzung – an den Schmelzkanten geschert und in geringem Maße geschnitten wird (Abb. 94 A). Das Schneiden ist bei diesen Morphotypen jedoch unterschiedlich stark ausgeprägt.

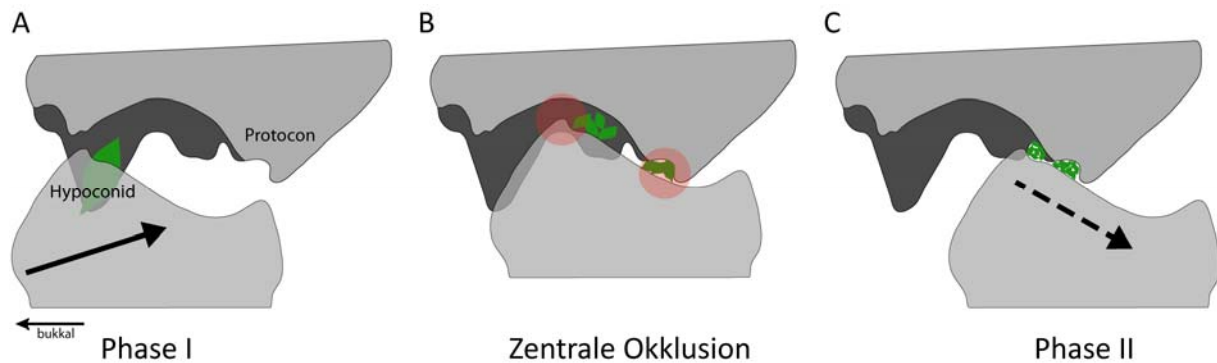


Abb. 94: Schematische Darstellung des *power stroke* der Morphotypen 1 bis 3 am Beispiel von *Diacodexis* im bukkolingualen Profil (Ansicht von distal). Nicht sichtbar ist hier die Richtungsänderung des unteren Molaren nach der zentralen Okklusion in eine mehr mesiale Richtung. A: In der Phase I des *power stroke* bewegt der untere Molar sich aufwärts und leicht nach mesial. Dabei wird Nahrung an den Schmelzkanten entlang der Höckergrate geschnitten und zwischen den Facetten gesichert. B: Während der zentralen Okklusion ist der Protocon im Talonidbecken und das Hypoconid im Trigonbecken. Die Nahrung wird in beiden Becken gequetscht. C: In der Phase II erfolgt die etwas steilere und stärker nach mesial gerichtete Ausgangsbewegung. Die Nahrung wird dabei in den Dentinbecken auf den Höckerspitzen von Protocon und Hypoconid komprimiert und auf der Schmelzfacette (Facette 10) gesichert.

Gobiohyus konnte mit seiner ectolophartigen Ausbildung der bukkalen Höcker vermutlich effizienter schneiden als die übrigen bunodonten Taxa. Bei allen Taxa dieser Morphotypen kommt es zum Ende der Phase I, während der zentralen Okklusion und in der Phase II im lingualen Bereich der oberen Molaren zwischen den Höcker- und Beckenstrukturen zur Quetschung der Nahrung (Abb. 94 B, C). Bei der Auswärtsbewegung des Unterkiefers wird Nahrung in den Dentinbecken auf Protocon und Hypoconid komprimiert, während sie zwischen den Flächen der Facette 10 gesichert wird.

Morphotyp 4

Elomeryx stellt in Bezug auf die Reduktion der Beckenstrukturen auf den Molaren eine Übergangsform zwischen den bunodonten und den selenodonten Morphotypen dar. In der Transversalrinne des oberen Molaren ist im Zentrum des Zahns eine schwach ausgeprägte Beckenstruktur vorhanden, die als teilreduziertes Trigonbecken gedeutet werden kann. Abnutzungsspuren auf den untersuchten Stücken zeigen, dass es im Bereich

dieses Beckens zu Schmelzabtrag und Dentinauskolkung kommt, was auf die Kompression von Nahrung an dieser Stelle schließen lässt (Abb. 95). Durch diesen Vorgang wird der Beckencharakter der Struktur weiter ausgebaut. Der untere Molar hat kein Talonidbecken, in das der Protocon bei der zentralen Okklusion hineingreifen könnte (Abb. 93 E). Stattdessen entsteht jedoch auf dem mesialen Grat des Hypoconids ein längliches Dentinfeld (Abb. 95). Die Auskolkung dieses Dentinfeldes zeigt, dass es hier zur Kompression von Nahrung kommt. Trotz der Reduktion des Talonidbeckens im unteren Molaren ist der *power stroke* von Morphotyp 4 dem der Morphotypen 1 bis 3 ähnlich. Es gibt zwei Phasen, getrennt durch eine zentrale Okklusion (Abb. 92 E). In der Phase I fahren die selenodonten Höckergrate mit ihren doppelten Schmelzkanten aneinander vorbei, wobei die Nahrung beim Aufeinandertreffen der Schmelzkanten erst geschnitten und anschließend zwischen den Facetten geschert wird (Abb. 96 A). Gleichzeitig wird an den bukkalen Höckern der oberen Molaren auch Nahrung in den Dentinfeldern zwischen den Schmelzkanten komprimiert. Die Analyse des Abnutzungsmusters hat gezeigt, dass dort eine intensive Dentinauskolkung stattfindet (siehe Kapitel 6.5.1). Während der zentralen Okklusion greift das Hypoconid des unteren Molaren in das Trigonbecken des oberen Molaren (Abb. 96 B) – der Protocon kann jedoch nicht in das Talonidbecken eingreifen.

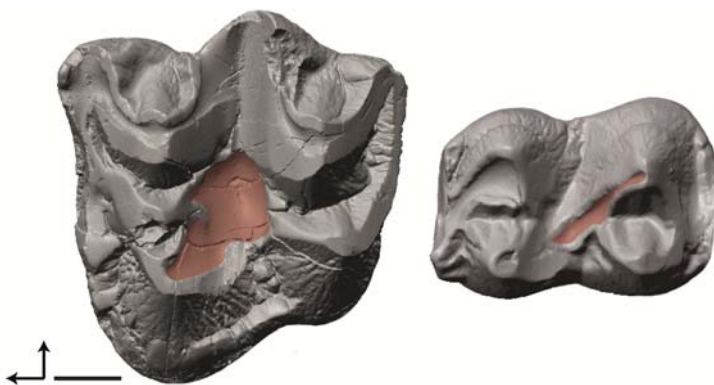


Abb. 95: Dentin角度 auf den Molaren von *Elomeryx* zeigen, an welchen Stellen es zur Kompression von Nahrung kommt (Links: NMB Mar 604, M3; rechts: NMB Mar 550, m2). Maßstab 5 mm. (ABGUSS, SCAN)

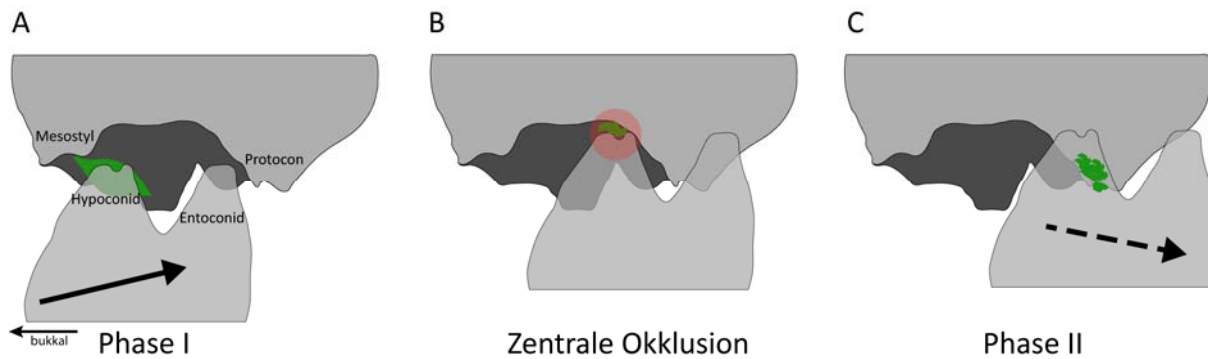


Abb. 96: Die schematische Darstellung zeigt den *power stroke* von *Elomeryx*, als Vertreter des Morphotyps 4, im bukkolingualen Profil (Ansicht von distal). Die Richtungsänderung des Unterkiefers zu einer stärker nach mesial gerichteten Bewegung in Phase II ist hier nicht sichtbar. A: Der untere Molar bewegt sich aufwärts und leicht nach mesial. Zwischen den selenodonten Schmelzgraten der bukkalen Höcker wird die Nahrung geschert. Gleichzeitig kommt es in den Dentinfeldern zwischen den Schmelzgraten zur Kompression der Nahrung. B: Während der zentralen Okklusion ist das Hypoconid im Trigonbecken, wo die Nahrung gequetscht wird. Der Protocon hat zu diesem Zeitpunkt keinen Kontakt zum Antagonisten. C: In der Phase II fährt der Protocon mit seiner distobukkalen Flanke am mesialen Hypoconidgrat entlang. An den Schmelzkanten des Grates wird die Nahrung geschert, gleichzeitig erfolgt in den Dentinbecken zwischen den Schmelzgraten und auf dem Protocon eine Kompression der Nahrung.

Er hat zum Zeitpunkt der zentralen Okklusion keinen Kontakt zum Antagonisten. In der anschließenden Phase II des *power stroke* ist die Bewegung des Unterkiefers stärker nach mesial gerichtet und hat eine inverse Neigung. Der Protocon fährt mit seiner distobukkalen Flanke an dem mesialen Hypoconidgrat entlang (Abb. 96 C). In dem auf dem Grat entstehenden Dentinfeld (Abb. 95) wird wiederum Nahrung geschert und komprimiert. Auch distobukkal am Protocon entsteht ein zunehmend ausgekolltes Dentinbecken, in dem Nahrung komprimiert wird.

Morphotyp 5

In der Evolution der Artiodactyla stellt der Morphotyp 5 eine Besonderheit dar – außerhalb der Cainotheriidae hat keine andere Gruppe ähnliche Molaren hervorgebracht. Im Vergleich zu den übrigen untersuchten Taxa fällt die Kombination von drei Höckern im distalen Zahnbereich und nur zwei Höckern im mesialen Bereich auf. Dies hat eine veränderte Ausrichtung der transversalen Rinne zur Folge. Sie verläuft hier, von bukkal

gesehen, nach mesial, um am lingualen, leicht ins Zentrum gerückten Protocon vorbeizulaufen (Abb. 93 F). Es ist weder ein Trigon- noch ein Talonidbecken auf den vollständig selenodonten Molaren ausgebildet (Abb. 93 F). Wenn es keine Beckenstrukturen auf den Molaren gibt, in die die Höcker des antagonistischen Molaren hineingreifen können, so kann es per Definition nach Schwermann (2015) auch keine zentrale Okklusion geben. Dennoch ist im Falle von *Caenomeryx* ein zweiphasiger *power stroke* ausgebildet, dessen Phasen sich in ihrem Neigungswinkel deutlich voneinander unterscheiden. Der Umkehrpunkt zwischen den Phasen wird jedoch nicht als zentrale Okklusion, sondern nach Schwermann (2015) als maximale Verzahnung bezeichnet. In der Phase I bewegt sich der untere Molar mit einem Eintrittswinkel von 90° in den oberen Molaren hinein. Dabei wird die Nahrung erst an den aufeinandertreffenden Schmelzkanten geschnitten und anschließend zwischen den Schmelzfacetten der bukkalen Höcker des oberen Molaren und der lingualen Höcker des unteren Molaren geschert (Abb. 97 A).

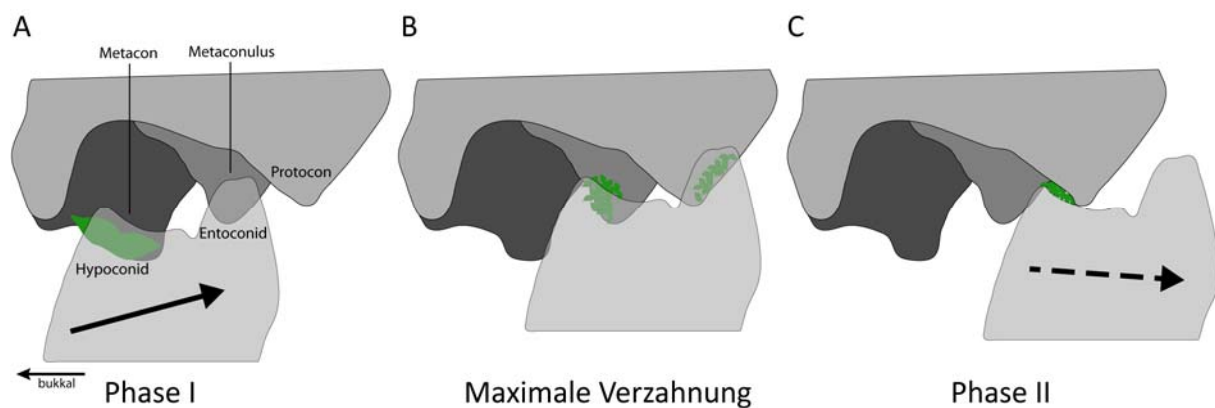


Abb. 97: Schematische Darstellung des *power stroke* bei *Caenomeryx* im bukkolingualen Profil (Ansicht von mesial). A: Beim Aufeinandertreffen der selenodonten Schmelzkanten der bukkalen Höcker wird die Nahrung geschnitten und anschließend zwischen den Facetten geschert. In den Dentinfeldern der Facetten wird Nahrung komprimiert. B: Während der maximalen Verzahnung kontaktieren die bukkalen Höcker des unteren Molaren mit Paraconulus und Metaconulus, die lingualen Höcker mit dem Protocon. Dabei wird Nahrung zwischen den Schmelzfacetten geschnitten und geschert. Auch hier kommt es zu Dentinfeldbildung und Nahrungskompression. C: Die Phase II ist durch den Facette 10-Kontakt charakterisiert. Zwischen Protocon und Hypoconid wird Nahrung in den ausgekolkten Dentinfeldern vor den Schmelzfacetten hauptsächlich komprimiert.

Im Zuge der Abkauung bilden sich tiefer werdende Dentinfelder zwischen den Schmelzkanten (siehe Kapitel 1.1.1), so dass es mit fortschreitender Abnutzung der Zähne zunehmend zur Kompression von Nahrung in den Dentinbecken kommt. Während der maximalen Verzahnung besteht Kontakt zwischen dem Paraconulus und Metaconulus des oberen Molaren und den bukkalen Höckern des unteren Molaren.

Dabei wird die Nahrung erneut zwischen den antagonistischen Schmelzkanten geschnitten und geschert. Auch zwischen der mesialen Protoconflanke und dem distalen Entoconidgrat kommt es zur Scherung von Nahrung (Abb. 97 B). In der Phase II besteht der einzige Kontakt der Antagonisten zwischen der mesiobukkalen Protoconspitze und der lingualen Hypoconidspitze. Hier kommt es in den Dentinbecken vor den Schmelzkanten hauptsächlich zur Kompression von Nahrung, während zwischen den Schmelzkanten zusätzlich Nahrung geschert wird (Abb. 97 C).

Morphotyp 6

Im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Typen zeigt der Morphotyp 6 keinen zweiphasigen *power stroke* (Abb. 92 G). Trigon und Talonid sind nicht beckenartig angelegt (Abb. 93 G), somit gibt es keine zentrale Okklusion. Nach der maximalen Verzahnung tritt kurz vor dem Ende des Kauschlages eine Änderung der Bewegung auf. Da jedoch keine weiteren Kollisionen während dieses Abschnittes stattfinden, sondern die bereits bestehenden Kontakte nur noch bis zum Ende des *power stroke* fortgeführt werden, wird dieser Abschnitt als Phase Ib bezeichnet (siehe Kapitel 6.7.1). Der Kauschlag beginnt in der Phase Ia mit dem Kontakt der bukkalen Höckergrate der oberen Molaren mit den bukkalen Höckergraten der unteren Molaren. Hier wird beim Aufeinandertreffen der Schmelzkanten von Paracon, Metacon, Hypoconid und Protoconid die Nahrung

zunächst geschnitten und anschließend zwischen den Facetten geschert (Abb. 98 A). Mit fortschreitender Abnutzung bilden sich Dentinfelder zwischen den Schmelzkanten, die ausgekolkt werden (siehe Kapitel 6.7.1), so dass hier zunehmend Nahrung komprimiert wird. Im weiteren Verlauf der Phase Ia kommt es zum Kontakt der lingualen Höcker bei der Antagonisten. Auch hier wird Nahrung an den Schmelzkanten von Protocon, Metaconulus, Entoconid und Metaconid geschnitten und geschert (Abb. 98 B). Gleichzeitig kommt es zwischen den bukkalen Höckern des unteren Molaren und den bukkalen Ausläufern der mesialen Grate von Protocon und Metaconulus zur Kompression von Nahrung. Noch stärker ausgeprägt ist diese zwischen der mesialen Höckerspitze des Protocons und der distalen Flanke des Metaconids, sowie der Höckerspitze des Metaconulus und den distalen Graten des Entoconids. Dies resultiert in dem apikalen Abtrag der Höckerspitzen von Protocon und Metaconulus. Nach dem Zusammentreffen all dieser Kontaktpunkte erfolgt der Richtungswechsel zur Phase Ib.

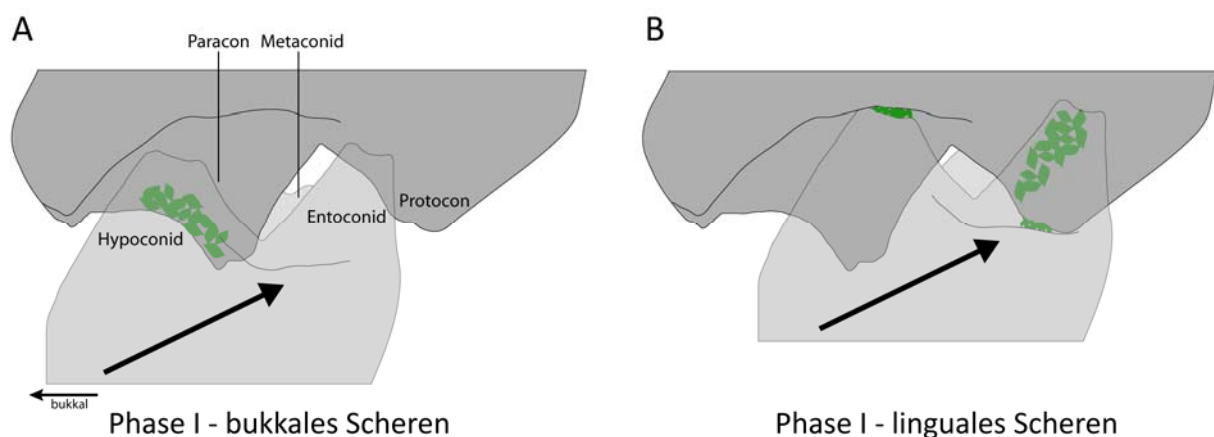


Abb. 98: Schematische Darstellung des *power stroke* bei *Agriochoerus*. Es wird ein einphasiger *power stroke* ausgeführt, dessen Phase I sich in zwei Abschnitte (Ia und Ib) teilt. A: Die Nahrung wird an den aufeinandertreffenden Schmelzkanten der bukkalen Höcker geschnitten und dann zwischen den Facetten geschert. In den Dentinfeldern zwischen den Schmelzkanten wird Nahrung komprimiert. B: Die Spitzen der bukkalen Höcker des unteren Molaren kommen mit den weit nach bukkal auslaufenden mesialen Graten von Protocon und Metaconulus in Kontakt und es kommt zur Kompression von Nahrung. Lingual wird entlang der Höckerflanken an den Schmelzkanten Nahrung geschnitten und geschert. Zwischen den lingualen Höckerspitzen des oberen Molaren und dem unteren Molaren findet eine Kompression der Nahrung statt.

Hier entstehen keine neuen Kontakte, sondern die bereits erfolgten brechen nach einer kurzen, weiteren Bewegung ab und der *power stroke* ist beendet. Funktionell lassen sich die Phasen Ia und Ib somit nicht voneinander abgrenzen, da in der Phase Ib nur die bereits laufenden Prozesse beendet werden.

Morphotyp 7

Eine durchgängige Kaubewegung ohne Richtungs- oder Neigungsänderung kennzeichnet den Morphotyp 7 (Abb. 92 H). Die Becken der oberen und unteren Molaren sind vollständig reduziert (Abb. 93 H) und die Oberfläche der Zähne wird im Wesentlichen durch die Schmelzkanten der selenodonten Grate der vier Höcker und das dazwischen freiliegende Dentin bestimmt (siehe Kapitel 6.8.1). Der *power stroke* beginnt mit dem Kontakt zwischen den bukkalen Schmelzkanten von Paracon und Metacon und den bukkalen Schmelzkanten von Paraconid und Hypoconid. Dabei wird die aufgenommene Nahrung zerschnitten. Bei der weiteren Bewegung des Unterkiefers wird die Nahrung zwischen den Facetten, die einen großen Dentinanteil aufzeigen, geschert. Bukkal des lingualen Schmelzbands der bukkalen Höcker des oberen Molaren und lingual des bukkalen Schmelzbands der unteren Molaren bildet sich eine typische Stufe zwischen Dentin und Schmelz aus, die die Richtung der Kaubewegung anzeigt (Greaves 1973). In den dort entstehenden Dentinbecken kommt es zur Kompression von Nahrung (Abb. 99 A). Bei der weiteren, lingual gerichteten Bewegung der unteren Molaren geht der Kontakt im Bereich der bukkalen Höcker an den oberen Molaren auf die lingualen Schmelzbänder über. Gleichzeitig treten auch die lingualen Höcker im Bereich der Schmelzkanten in Kontakt, so dass bukkal und lingual Nahrung gleichzeitig geschnitten und geschert wird. Vor dem lingualen Schmelzgrat der lingualen Höcker

kommt es ebenfalls zur Kompression von Nahrung (Abb. 99 B). Beim Ausgleiten der unteren Molaren aus den oberen Molaren in unveränderter Richtung kommt es zum Kontakt zwischen den lingualen Höckern der oberen Molaren und den bukkalen Höckern der unteren Molaren. Die Facetten der bukkalen Höcker der unteren Molaren sind damit doppelt belegt (siehe Kapitel 6.8.1). Zwischen den Schmelzkanten wird die Nahrung zerschnitten und zerschert (Abb. 99 C).

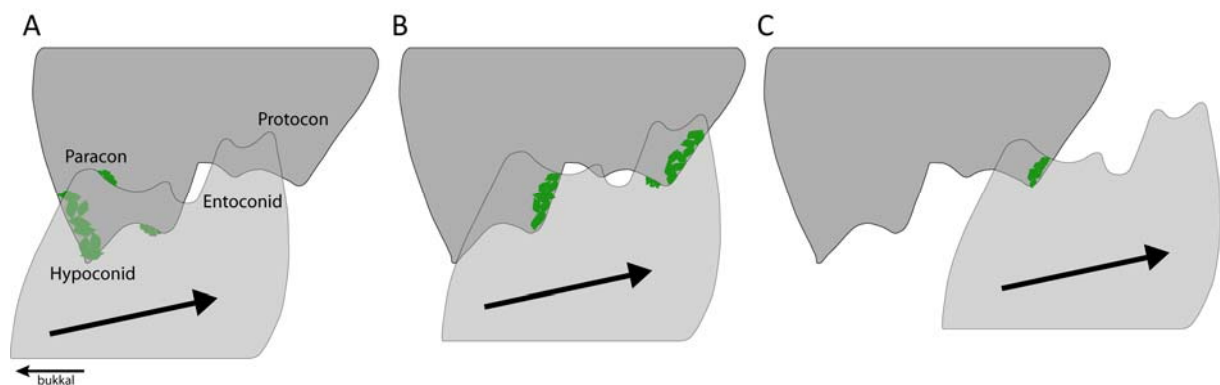


Abb. 99: Schematische Darstellung des *power stroke* von *Poebrotherium*. A: An den bukkalen Schmelzkanten von Paracon und Hypoconid wird Nahrung geschnitten und anschließend zwischen den Facetten geschert. Vor den entgegen der Kauichtung liegenden Schmelzkanten der bukkalen Höcker kommt es in Dentinbecken zur Kompression von Nahrung. B: Zwischen den lingualen Schmelzkanten der bukkalen Höcker des oberen Molaren und den bukkalen Schmelzkanten des unteren Molaren wird Nahrung geschnitten und geschert. Ebenso kommt es im lingualen Bereich zwischen den lingualen Schmelzkanten der oberen und unteren Höcker zur Scherung der Nahrung. Vor dem lingualen Schmelzband von Protocon und Metaconulus wird Nahrung komprimiert. C: Die Schmelzkanten der lingualen Höcker der oberen Molaren und der bukkalen Höcker der unteren Molaren gleiten aneinander vorbei und zerschneiden und scherern die Nahrung.

7.1.3. Entwicklung und Wirkung funktioneller Strukturen

Facetten

Das Facettenmuster auf den Molaren der frühen Paarhufer erfährt mit der Entwicklung der Selenodontie wesentliche Veränderungen. Die Anzahl der Facetten auf der Zahnoberfläche und auch ihre Ausbildung in Form und Größe ist von den Strukturen auf der Zahnoberfläche abhängig. Insbesondere sind dies die Anzahl der Höcker, ihre Größe und ihre Form, sowie das Zusammenspiel mit dem Antagonisten. Die Molaren der frühen Paarhufer zeigen unterschiedliche Entwicklungen auf, die eine Abweichung vom ursprünglichen Facettenmuster bewirken, welches an *Diacodexis* beobachtet wurde (siehe Kapitel 6.2.1). Generell ist zu beobachten, dass die Facetten auf den oberen Molaren klarer voneinander abzugrenzen sind als auf den unteren Molaren. Die Ursache findet sich in der geringeren Breite der unteren Molaren, was dazu führt, dass sukzessiv mehrfache Kontakte einzelner Facetten mit dem oberen Molaren stattfinden. Die virtuellen Rekonstruktionen der Kaubewegungen und die dabei stattfindenden Kollisionen zeigten, dass es an einigen Stellen der unteren Molaren kaum möglich ist, verschiedene Facetten voneinander zu differenzieren (z.B. Facetten 1 und 4/e4, Facetten 2 und 3). Die okklusalen Kompassse der einzelnen Taxa zeigen die vorhandenen Facetten, sowie ihre jeweilige Orientierung und Neigung (Abb. 100). Im Vergleich ist zu sehen, dass bei Taxa mit spitzen Höckern eher steile Facetten ausgebildet sind (Abb. 100 A, D, E, F, H), während die Taxa mit stumpferen Höckern eher flacher geneigte Facetten aufweisen (Abb. 100 B, C). Häufig sind die bukkalen Facetten (1, 2, 6 und 7) steiler als die lingualen Facetten (3, 4, 8, 9).

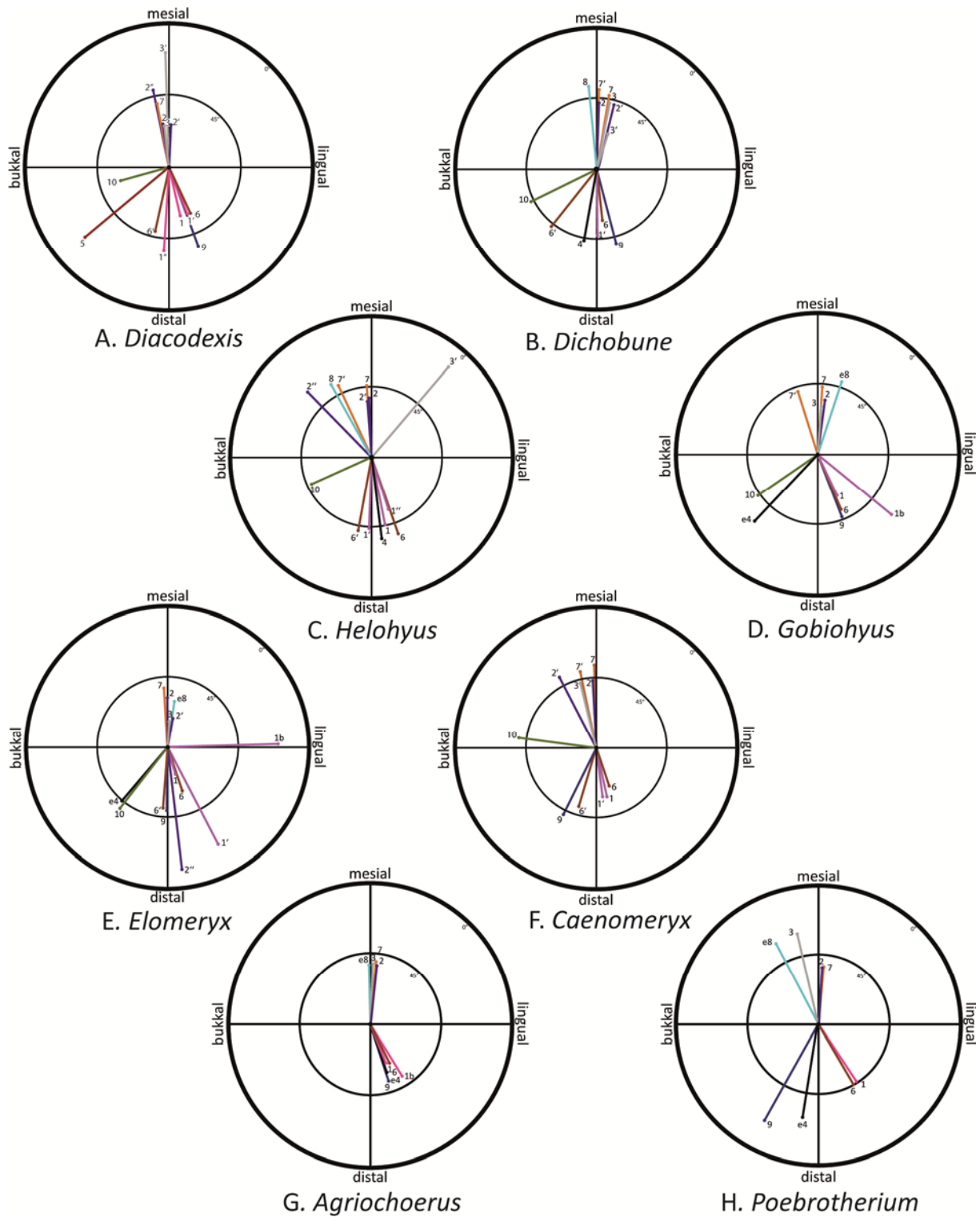


Abb. 100: Okklusale Kompassse der oberen Molaren aller untersuchter Gattungen. Die Anzahl der Facettenpaare ist aufgrund der Reduktion der Höcker bei den vierhöckerigen Gattungen (G, H) geringer. Die Facetten auf den Zwischenhöckern und die Facette 10 der Phase II sind bei diesen nicht vorhanden.

Generell ist dabei der Zustand der Zähne zu berücksichtigen, da der Grad der Abnutzung einen wesentlichen Einfluss auf die Steilheit der Facetten hat. Je stärker ein Zahn abgenutzt ist, desto flacher ist in der Regel die Neigung der Facetten. Es wurde versucht bei der Auswahl der Stücke auf einen ähnlichen Abnutzungsgrad zu achten, doch eine zum Teil geringe Quantität fossilen Materials machte dies nur in begrenztem Maße möglich. Der Vergleich verschiedener okklusaler Kompaten einer Gattung zeigt, dass die Ausbildung der Facetten recht variabel sein kann. Dies wurde vor allem bei *Diacodexis* beobachtet und spiegelt die weniger stereotype Kaubewegung der bunodonten Taxa wider (siehe Kapitel 6.2.1).

Die Facetten 1, 2, 3, 6, 7 und 9 sind an den Molaren aller untersuchten Taxa angelegt. Dies resultiert aus der konstanten Ausbildung der bukkalen Höcker Paracon und Metacon und dem lingualen Protocon der oberen Molaren. Auf den unteren Molaren ist die Ausbildung der Höcker dagegen nicht konstant. Das Paraconid, an dessen mesialer Flanke die Facette 1 im ursprünglichen Facettenmuster bei *Diacodexis* angelegt wird, ist bei den meisten der untersuchten Taxa entweder klein oder vollständig reduziert. Die Facette 1 ist in diesen Fällen dennoch an der mesialen Flanke der unteren Molaren positioniert und liegt damit mesial am Metaconid bzw. erstreckt sich über die gesamte mesiale Zahnseite. Dadurch ist die Facette 1 bei den Taxa, die auch eine Facette 4 aufweisen, im unteren Molaren schwer von dieser zu differenzieren, da sich beide Kontaktflächen für die Facetten des oberen Molaren über die mesiale Zahnseite ausdehnen. Trotz der Verschiebung des Protocons nach mesial, bzw. distal bei *Caenomeryx*, werden die Facetten 3 und 9 konstant angelegt.

Die Facetten 4 und 8, respektive e4 und e8, sind auf dem oberen Molaren am distolingualen Höcker angelegt. Sie sind bei *Dichobune* und *Helohyus* als Facetten 4 und 8 distal

und mesial am Hypocon vorhanden. Bei *Gobiohyus*, *Elomeryx*, *Agriochoerus* und *Poebrotherium* sind sie als Facetten e4 und e8 distal und mesial am Metaconulus angelegt. Die Kontaktflächen auf den unteren Molaren unterscheiden sich in beiden Fällen nicht voneinander. Im Falle der Facette 4/e4 liegen sie grundsätzlich mesial am Zahn unterhalb des Paraconids, wenn dieses vorhanden ist, oder alternativ unterhalb des Metaconids und im Falle der Facette 8/e8 distal am Entoconid. Die Facettenfläche im lingualen Bereich der oberen Molaren wird durch die Anlage eines distolingualen Höckers größer. Dies kann sich bereits bei Taxa mit nur kleinem Hypocon auswirken. Die Facetten auf dem Hypocon des oberen Molaren und Metaconid und Entoconid des unteren Molaren von *Dichobune* und *Helohyus* belegen den Kontakt zwischen den Antagonisten – die Struktur war somit funktionell wirksam. Durch die Vergrößerung der Facettenflächen im lingualen Bereich des oberen Molaren wird die Effizienz der Funktionen, die in diesem Bereich der Zähne stattfinden, gesteigert. *Diacodexis* besitzt keinen distolingualen Höcker auf dem oberen Molaren und hat dementsprechend keine der beiden Facetten. Der Sonderfall *Caenomeryx* wird an späterer Stelle diskutiert. Problematisch ist die Zuordnung der Facette 4/e4 zu einer Phase des *power stroke*. Sämtliche Facetten lassen sich in Phase I- und Phase II-Facetten unterteilen – gibt es keine Phase II, so gibt es auch die entsprechenden Facetten nicht auf dem Zahn. Die Facette 4/e4 ist jedoch nicht eindeutig zuzuordnen. Bei *Dichobune* und *Gobiohyus* kontaktiert sie phasenübergreifend. Bei *Elomeryx* kontaktiert sie nur in der Phase II. Bei den selenodonten Taxa mit einphasigem *power stroke* ist sie ebenfalls ausgebildet. Dies spricht für eine Fusion der beiden Phasen im Kauschlag selenodonter Paarhufer. Die Phase II ist nicht mehr durch eine veränderte Bewegung abzugrenzen, doch ein Teil der Kontakte bleibt erhalten und ist in den einheitlichen *power stroke* integriert.

Die Facette 5 wurde nur bei *Diacodexis* beobachtet, wo sie auf dem distalen Cingulum liegt. Nach Butler (1952a) wird die Facette 5 bei den Perissodactyla distobukkal am Hypocon, respektive am distolingualen Höcker angelegt. An den untersuchten Artiodactyla wurde sie jedoch nicht beobachtet. Möglicherweise hängt ihre Ausbildung mit der Entwicklung des transversalen Loph zusammen, der bei den Perissodactyla aus Metaconulus und Hypocon entsteht (siehe Kapitel 7.5).

Die Facette 10 ist an die Phase II des *power strokes* geknüpft. Sie ist bei allen untersuchten Taxa angelegt, die eine zweiphasige Kaubewegung ausüben, während sie bei den Taxa mit einphasigem *power stroke* fehlt. Bei *Diacodexis* ist der Protocon in einer subzentralen Position und die Facette 10 zeigt eine bukkale Orientierung. Bei den Taxa, die einen nach mesial verschobenen Protocon haben, ist die Facette 10 bukkodistal orientiert. Durch die Verschiebung des Protocons und des Metaconulus, die Reduktion der Beckenstrukturen der oberen und unteren Molaren und die Entwicklung selenodonter Höcker kommt es zu einer Vereinheitlichung des Kauschlages. Die Phasen I und II werden nicht mehr durch die zentrale Okklusion voneinander getrennt und unterscheiden sich weder durch die Bewegung, noch durch funktionelle Prozesse voneinander. Die Phase II-Facette 10 gibt es bei den Taxa mit einphasigem Kauschlag bzw. kombinierten Phasen I und II nicht.

Einen Sonderfall unter den untersuchten Taxa bildet *Caenomeryx*. Bei den Cainotheriidae ist der Protocon, entgegen der häufigeren Verschiebung dieses Höckers in mesiale Richtung, nach distal versetzt. Die sukzessive Verschiebung aus der subzentralen Position nach mesial ist fossil belegt (Hürzeler 1936). Die beobachteten Facetten und die in der rekonstruierten Kaubewegung stattfindenden Kollisionen bestätigen die Annahme, dass es sich hier um den Protocon handelt. Trotz der

Verschiebung nach distal werden die üblichen Facetten 3, 9 und 10 angelegt. Bezeichnet man den distolingualen Höcker aufgrund seiner Position als Hypocon und die Facetten mesial und distal entsprechend als Facetten 8 und 4, so würde sich die Frage stellen, um welche Facette es sich bei der in der Phase II entstehenden bukkalen Facette handelt. Eine ähnliche Facette auf dem Hypcon gibt es bei den übrigen untersuchten Taxa nicht. Vor allem die Position der Phase II-Facette 10 auf dem distolingualen Höcker spricht also dafür, dass es sich bei diesem Höcker tatsächlich um den Protocon handelt. Aus der veränderten Position des Höckers resultieren veränderte Kontaktbereiche auf den unteren Molaren im Vergleich zu den übrigen untersuchten Paarhufern. Die Facette 3, die sonst auf der distalen Seite des Metaconids angelegt wird, ist bei *Caenomeryx* distal am Entoconid positioniert. Die Facette 9 bildet sich mesial am Metaconid und verschmilzt dort mit der Facette 1, die hauptsächlich auf dem mesialen Grat des Protoconids liegt. An einem eingeschliffenen Zahn sind diese beiden Facetten nicht mehr voneinander zu differenzieren. Die Facette 10 wird auf dem unteren Molaren genau da angelegt, wo sie auch bei den übrigen Taxa zu finden ist – lingual am Hypoconid. Diese unveränderte Position der Facette 10 auf den unteren Molaren hängt mit der subzentralen Position des mesialen Grats des Protocons zusammen, über dem die Facette 10 entsteht. Auf diese Weise kann das linguale Hypoconid des unteren Molaren weiterhin als Kontaktfläche fungieren. Da es sich bei dem distolingualen Höcker um den Protocon handelt und der Höcker bukkal davon demnach der Metaconulus ist, wird der mesiolinguale Höcker als Paraconulus betrachtet. Um die Facettenbezeichnungen homolog zu verwenden, tragen die Facetten auf diesem Höcker bei *Caenomeryx* die Bezeichnungen 2' und 6' (siehe Abb. 68, Kapitel 6.6.1). Dieser spezielle Fall macht deutlich, dass Facetten nicht nur aufgrund der Position von

Strukturen an bestimmten Stellen entstehen. Auch das phylogenetische Erbe und die Homologie von Strukturen hat einen Einfluss darauf, wo eine Facette angelegt wird. Dabei ist die Position der Struktur (in diesem Fall des Protocons) allein nicht ausschlaggebend.

Durch die Umgestaltung der Höcker zur selenodonten Form kommt es zu einer Veränderung der Facetten im Hinblick auf ihre Größe und die beteiligten Materialien (Abb. 101). Auf den bunodonten Zähnen sind die Facetten auf dem Schmelz der Höckerflanken angelegt und können dort recht großflächig ausgebildet sein. Teilweise kommt es vor allem an den bukkalen Höckern zur länglichen Dentinfreilegung zwischen zwei Schmelzbändern, die funktionell wirksam sein kann. Doch grundsätzlich sind die Facetten hier auf dem Schmelz angelegt und der apikale Abtrag der bunodonten Höcker und die Dentinfreilegung hat mit voranschreitender Abnutzung eine Auswirkung auf die Größe der Facetten und damit auf die Effizienz der Mastikation. Die primäre funktionale Kronenform (Fortelius 1985) wird sukzessive zerstört und die Facetten werden mitsamt den Höckern abgetragen. Auf selenodonten Höckern gibt es vergleichsweise kleine Schmelzbereiche, die im Verlauf des *power stroke* in Kontakt mit dem Antagonisten sind und auf denen sich infolgedessen Schmelzfacetten bilden. Zwischen zwei Schmelzbändern wird entlang der Höckergrate Dentin freigelegt. Hier ist der Schmelzabtrag nicht negativ für die Effizienz des Gebisses zu bewerten. Vielmehr muss das freigelegte Dentin als zusätzliche Komponente und funktioneller Teil der Facette betrachtet werden. Am selenodonten Zahn kommt es also erst durch die Freilegung von Dentin zur vollständigen Ausbildung der Facetten und damit zur sekundären funktionalen Kronenform (Fortelius 1985), durch die die Zähne ihre volle Funktion und maximale Effizienz erlangen.

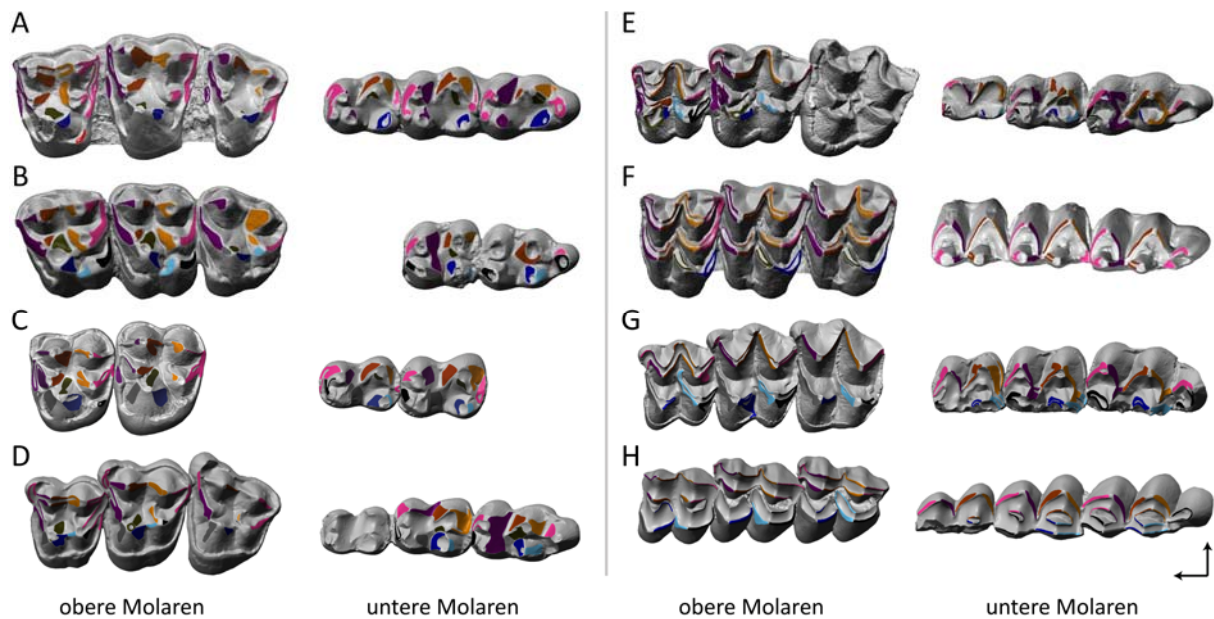


Abb. 101: Facetten auf den oberen und unteren Molaren von A: *Diacodexis*, B: *Dichobune*, C: *Helohyus*, D: *Gobiohyus*, E: *Elomeryx*, F: *Caenomeryx*, G: *Agriochoerus*, H: *Poebrotherium*. Auf den bunodonten Molaren sind die Facetten teilweise recht großflächig auf dem Schmelz der Höckerflanken angelegt. Die Phase II-Facette 10 (grün) ist bei A-F vorhanden (bei *Caenomeryx* nicht eingezeichnet, da an den meisten Zähnen nicht erkennbar, siehe Kapitel 6.6.1). Mit zunehmender Selenodontie der Höcker wird der Schmelzanteil der Facetten geringer und das Dentin zwischen den Schmelzkanten funktionell wirksam. Besonders deutlich wird dies bei *Poebrotherium*. (ABGUSS, SCAN)

Während Abtrag und Dentinfreilegung bei den bunodonten Zähnen also eine Verkleinerung der Facettenfläche bedeutet und schließlich zum vollständigen Abtrag einer Facettenfläche führen, ist die Abnutzung von selenodonten Zähnen notwendig, um die Facetten erst funktionell wirksam arbeiten zu lassen. Die Analyse der Kaubewegungen zeigte bei dem selenodonten *Poebrotherium* eine verstärkte Doppelnutzung von Facetten (siehe Kapitel 6.8.1). Die einzelnen Facettenpaare mit ihrer jeweiligen speziellen Funktion verlieren zunehmend an Bedeutung – vielmehr sind die gesamten Oberflächen der oberen und unteren Molaren als funktionelle Einheit zu betrachten.

Schmelzkanten mit schneidender Funktion

Die vergleichende Analyse des *power stroke* der Morphotypen 1 bis 7 zeigt, dass die quetschende Komponente, die bei bunodonten Zähnen vor allem durch die Höcker-

Becken-Strukturen (Protocon/Talonidbecken und Hypoconid/Trigonbecken) wirksam ist, mit der Entwicklung der selenodonten Höcker in den Hintergrund rückt. Hier gewinnt stattdessen die scherende Komponente, zunächst an den bukkalen, später dann auch an den lingualen Höckern der oberen Molaren, an Bedeutung. Diese Entwicklung geht mit dem Verlust des Trigonbeckens einher. Auf den unteren Molaren entwickeln sich parallel dazu ebenfalls selenodonte Höcker und auch das Talonid wird nicht länger als Becken angelegt. Durch die Ausbildung von Schmelzkanten an den selenodonten Höckern kommt eine schneidende Funktion hinzu, die dem Scheren der Nahrung vorangeht. Die Effizienz der bukkalen Schmelzkante der oberen Molaren, an der geschnitten wird, steigert sich nach Rensberger (1973) mit der Länge der Kanten. Zudem ist sie von ihrer Orientierung zur Kauichtung abhängig und ist nach Rensberger et al. (1984) optimal, wenn die Kanten senkrecht zu der Kauichtung stehen. Dies ist bei einem Eintrittswinkel von 90° der Fall, der bei allen untersuchten Gattungen annähernd gegeben ist (Abb. 92). Eine weitere Effizienzsteigerung der Mastikation erbringt die Verlängerung der Schmelzkanten durch die Entwicklung selenodonter Höcker bzw. longitudinaler Lophen. Um die Längenentwicklung der bukkalen Schmelzkante entlang des Ectolophs zu erfassen, wurde ein Schmelzkanten-Index (SKI) berechnet (siehe Kapitel 5.7.5). In der nachstehenden Tabelle sind die Index-Mittelwerte der vermessenen Individuen dargestellt (Tabelle 3). Die Morphotypen 1 (*Diacodexis*) und 2 (*Dichobune*, *Helohyus*) zeigen dabei mit 1,2 und 1,1 die geringsten Werte. *Gobiohyus*, als Vertreter des Morphotyp 3, zeigt mit 1,4 einen höheren Wert, der auf die bukkale Verbreiterung der Molaren und das kräftig ausgebildete Parastyl zurückzuführen ist. Die Schmelzkanten der bukkalen Höcker gehen bei *Gobiohyus* außerdem so ineinander über, dass man bereits von einer ectolophartigen Struktur sprechen kann.

Tabelle 3: Mittelwerte des Schmelzkanten-Index der bukkalen Schmelzkante von allen untersuchten Taxa. Sämtliche gemessenen Werte aller Taxa befinden sich im Anhang 11.5.

Taxon	Mittelwert SKL	n
<i>Diacodexis</i>	1,2	16
<i>Dichobune</i>	1,1	3
<i>Helohyus</i>	1,1	2
<i>Gobiohyus</i>	1,4	2
<i>Elomeryx</i>	2,1	4
<i>Caenomeryx</i>	1,9	6
<i>Agriochoerus</i>	1,7	3
<i>Poebrotherium</i>	1,6	3

Der Morphotyp 4 (*Elomeryx*) hat mit 2,1 den höchsten Index-Wert unter den untersuchten Taxa. Hier sind Paracon und Metacon vollständig selenodont ausgebildet und besitzen sehr weit nach bukkal geschwungene Grate, zudem sind ein kräftiges Parastyl und Mesostyl vorhanden. Der vollständig selenodonte Morphotyp 5 zeigt ebenfalls einen relativ hohen Wert von 1,9. Parastyl und Mesostyl sind jedoch kleiner ausgebildet als bei *Elomeryx*, wodurch der etwas geringere Wert zustande kommt. Der Index-Wert des bunosenodonten Morphotyp 6 (*Agriochoerus*) liegt mit 1,7 zwischen denen der Morphotypen 3 und 5, während der Morphotyp 7 (*Poebrotherium*) mit 1,6 einen ähnlichen Wert zeigt. Bei beiden ist das Parastyl eher klein ausgebildet. Insgesamt wird deutlich, dass es durch die Entwicklung der selenodonten Höcker zu einer Verlängerung der bukkalen Schmelzkanten kommt, die abhängig von der Ausbildung der bukkalen Zahnstrukturen (Parastyl, Mesostyl, Metastyl) und Höcker (gerade oder geschwungene Grate) ist. Alle selenodonten und bunosenodonten Taxa weisen deutlich höhere Werte als die bunodonten Formen auf. Die Morphotypen 4, 5, 6 und 7 weisen die höchsten Werte auf. *Gobiohyus* liegt mit einem Wert von 1,4 im Mittelfeld zwischen den bunodonten und den (buno-)selenodonten Taxa.

Neben der Verlängerung der Schmelzkanten bringt die selenodonte Höckerform eine weitere Funktion mit sich: durch die Abnutzung des Zahns kommt es zur Bildung einer Doppelklinge – zwei Schmelzkanten mit dazwischenliegendem Dentin. Die Zusammenarbeit der beiden unterschiedlichen Materialien Schmelz und Dentin ist ein wesentlicher funktioneller Bestandteil der selenodonten Zähne. Fortelius (1985) beschreibt dies als sekundäre funktionale Kronenform (*secondary functional crown shape*). Diese wird erst durch die Abnutzung des Zahns herbeigeführt und aufrechterhalten. Sie steht damit im Gegensatz zu der primären funktionalen Kronenform (*primary functional crown shape*), bei welcher der Zahn in der Form, in der er eruptiert (und damit vollständig von Schmelz bedeckt ist), seine Funktion erfüllt. Bereits bei geringer Abnutzung kommt es an selenodonten Höckern entlang der Schmelzgrate zur länglichen Dentinfreilegung zwischen zwei Schmelzkanten, so dass ab einem gewissen Grad der Abnutzung über die gesamte Länge der Höckergrate zwei Schmelzkanten vorhanden sind. Das dazwischen liegende Dentin ist bei den untersuchten Gattungen deutlich zwischen den Schmelzkanten ausgekolkt, so dass diese hervorstehen (Abb. 102, Abb. 103).



Abb.102: M2 von *Agriochoerus* in mesialer Ansicht (NMNH 215024, M1). Zwischen den Schmelzkanten ist entlang der Höckergrate Dentin freigelegt. Die Schmelzkante ist auf diese Weise verdoppelt, es kann zweimal an einem Höckergrat geschnitten werden. Lingual sind die Höcker noch nicht vollständig selenodont und es kommt apikal zu verstärktem Abtrag und der Bildung eines größeren Dentinfeldes. (ABGUSS, FOTO) Foto: Georg Oleschinski

Abb.103: M2 von *Poebrotherium*, Ansicht von distal (AMNH 63821, M2). Die Höcker sind bukkal und lingual vollständig selenodont und die Schmelzkante wurde durch die Freilegung des Dentins verdoppelt. (ABGUSS, FOTO) Foto: Georg Oleschinski



Diese Verdopplung findet vor allem an den bukkalen Höckern der oberen Molaren und an den lingualen Höckern der unteren Molaren statt. Auch an den übrigen Höckern vollständig selenodonter Zähne wird Dentin auf ähnliche Weise freigelegt. Jedoch sind die innenliegenden Schmelzkanten der Schmelzinseln sehr dünn und zusätzlich deutlich kürzer ausgebildet, so dass die schneidende Funktion an dieser Stelle eine untergeordnete Rolle spielt. Dennoch ermöglicht das Doppelklingen-System der selenodonten Zähne eine mehrfache Wiederholung der stattfindenden Zerkleinerungsprozesse während eines einzigen *power stroke* (Abb. 104). So kommt es nicht nur einmal an der bukkalen Schmelzkante, sondern gleich viermal während des Kontakt eines unteren und eines oberen Höckers zu einem Aufeinandertreffen zweier Schmelzkanten, an denen Nahrung zerschnitten und anschließend zwischen den Schmelzfacetten gesichert wird (Abb. 104 A, C, F). Auch auf die Dentinbecken, in denen Nahrung gesammelt und komprimiert wird, wird mehrfach während eines Kauschlages Druck ausgeübt (Abb. 104 C, E, F). Es zeigt sich hier ein effizient arbeitendes System aus zwei wechselnd gelagerten Materialien, die sich in ihren Eigenschaften und resultierenden Kaufunktionen ergänzen. Dadurch, dass die Bereiche des tatsächlichen Zahn-Zahn-Kontakts auf den Schmelzfacetten sehr klein sind, werden sehr hohe Drücke auf die Nahrung ausgeübt. Das wirkt sich ebenfalls steigernd auf die Effizienz aus (Rensberger 1973). In dieser extremen Form ist die Selenodontie unter den untersuchten Gattungen nur bei *Poebrotherium* (Morphotyp 7) und bei *Agriochoerus* (Morphotyp 6) an den bukkalen Höckern der oberen Molaren ausgeprägt.

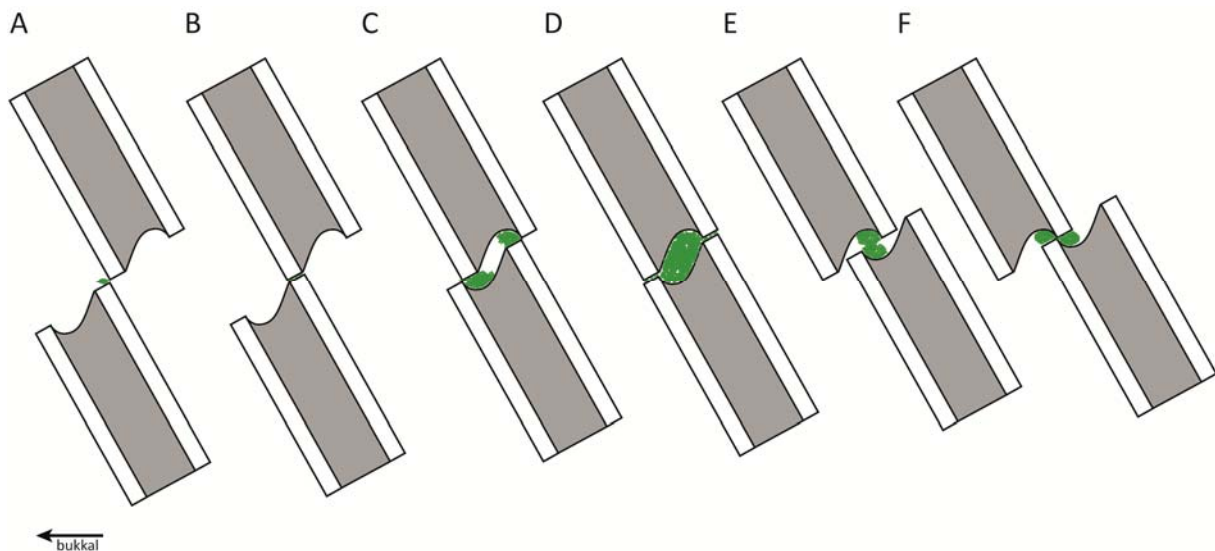


Abb. 104: Schematische Darstellung des Zerkleinerungsprozesses an den Doppelklingen der selenodonten Höcker. A: An den aufeinandertreffenden Schmelzkanten (oben bukkal, unten lingual) wird Nahrung zerschnitten. B: Zwischen den Schmelzfacetten kommt es zur anschließenden Scherung der Nahrung. C: In den Dentinbecken vor den Schmelzkanten wird Nahrung komprimiert. An den aufeinandertreffenden bukkalen und lingualen Schmelzkanten wird Nahrung zerschnitten. D: Zwischen den Schmelzfacetten der bukkalen und lingualen Schmelzkanten kommt es erneut zur Scherung. E: Die in den Dentinbecken angesammelte Nahrung wird in den Dentinbecken vor den Schmelzkanten komprimiert. F: An den aufeinandertreffenden Schmelzkanten (oben lingual, unten bukkal) wird Nahrung zerschnitten. In den Dentinbecken wird Nahrung komprimiert.

Doch auch bei Taxa der bunodonten Morphotypen (*Diacodexis*, *Dichobune*, *Helohyus*, *Gobiohyus*) zeigten sich bei der Analyse der Abnutzung Bildungen von länglichen Dentinfeldern zwischen zwei Schmelzgraten (Abb. 105). Jedoch entwickeln sich diese erst bei fortgeschrittenerer Abnutzung und sind unregelmäßiger als bei selenodont geformten Höckern. Auch werden sie durch die weitere Abnutzung zunehmend abgetragen, da an diesen Zähnen die primäre Kronenform funktionell wirksam ist. Dennoch ist aus der Anwesenheit doppelter Schmelzkanten zu schließen, dass das Schneiden von Nahrung möglicherweise bei diesen basalen Formen bereits eine Rolle gespielt hat, die jedoch in ihrer Effizienz unter dem lag, was die später entwickelten selenodonten Gebisse leisten können. Bei diesen sind die scharfen Kanten der selenodonten Höcker nach Beginn der Nutzung bereits früh angeschliffen, so dass Dentin freiliegt und das Doppelklingen-System wirkt.

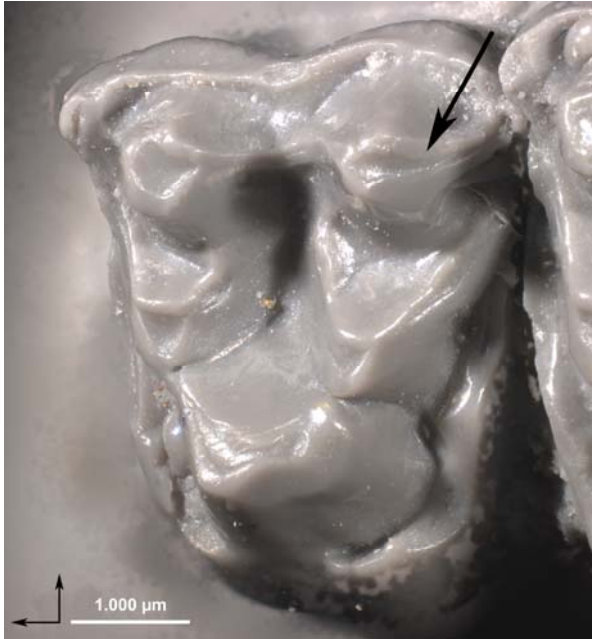


Abb. 105: An der Facette 1 eines oberen Molaren von *Diacodexis*, distal am Metacon, hat sich eine doppelte Schmelzkante gebildet (AMNH 525056, M1). Durch diese kommt es zu einer Effizienzsteigerung der schneidenden Funktion an den bukkalen Höckern. Mit der Abtragung des Höckers wird jedoch auch die Facette abgetragen. (ABGUSS, FOTO) Foto: Georg Oleschinski

Außerdem bleibt die funktionelle Oberfläche über einen längeren Zeitraum erhalten. Allerdings zeigt sich, dass dieses für den Verzehr von faseriger und naturgemäß abrasiver Nahrung (Opalphytolithe, Kalziumsalzkristalle (Lucas 2004), externer Staub (Janis und Fortelius 1988)) gestaltete Gebiss an seine Grenzen stößt. Die innenliegenden Schmelzkanten der Molaren werden bei *Poebrotherium* sukzessive abgetragen, bis sie schließlich komplett abgenutzt sind und nur noch ein Schmelzkantenring, der ein großes Dentinfeld umgibt übrig bleibt (siehe Kapitel 6.8.1). Damit sind die Zähne zwar weiterhin in der Lage an der bukkalen Schmelzkante zu schneiden und Nahrung in den Dentinbecken vor der lingualen Schmelzkante zu komprimieren, jedoch haben sie einen erheblichen Teil ihrer ursprünglichen Strukturen und den damit verbundenen Funktionen eingebüßt. Die primitiven Paarhufer hatten so mit ihrer selenodonten Höckerform bereits eine sehr effizient arbeitende Zahnoberfläche entwickelt, die allerdings bei fortgeschrittener Abnutzung nicht mit der brachydonten Ausbildung der Zähne harmonierte. Die Lösung dieses funktionellen Problems war, vor allem bei den auf besonders abrasive Nahrung (z. B. Gras) spezialisierten Arten, die Hypsodontie, die sich in verschiedenen

Linien der Artiodactyla konvergent entwickelt hat (Janis und Fortelius 1988). Die sekundäre funktionale Kronenform der selenodonten Zähne war die Grundvoraussetzung für die Entwicklung der Hypsodontie bei den Artiodactyla.

7.2. Hypsodontie und Kaubewegung moderner Artiodactyla

Herbivore Säugetiere haben in der Regel aufgrund des häufig geringen Energiegehalts pflanzlichen Materials einen erhöhten Nahrungsbedarf (Janis und Fortelius 1988). Darüber hinaus sind Pflanzen bzw. deren Bestandteile, häufig hart, so dass ihr mechanischer Aufschluss hohe Drücke erfordert. Außerdem enthalten sie abrasive Partikel oder tragen abrasives Material, vor allem Staub, auf ihrer Oberfläche (Janis und Fortelius 1988). All diese Eigenschaften pflanzlicher Nahrung bewirken bei herbivoren Säugetieren eine intensive Abnutzung der Zähne. Um dem entgegen zu wirken und die Nutzungsdauer des Gebisses zu verlängern, kam es innerhalb der Mammalia zu verschiedenen Anpassungen, die von Janis und Fortelius (1988) beschrieben werden:

- eine gesteigerte Abnutzungsresistenz der Zahnmaterialien, z.B. durch dickeren Schmelz (z.B. bei Primaten (*Cebus*, *Pongo*, *Homo*), einigen Suidae, Pantolestidae, Dimylidae)
- eine Größenzunahme individueller Zähne ohne eine Veränderung der Form (z.B. bei einigen Proboscidea (Elephantidae, Gomphotheriidae, Mammutidae, Stegodontidae), Desmostylia, Rodentia, Artiodactyla (Camelidae, Hippopotamidae, Suidae))
- die Entwicklung zusätzlicher Zähne (z.B. Trichechidae)
- eine Zunahme der Zahnhöhe (z.B. Artiodactyla, Perissodactyla, Rodentia).

Letzteres, die Hypsodontie (oder bei wurzellosen, immerwachsenden Zähnen die Hypselodontie), ist unter den herbivoren Säugetieren der meistgenutzte Weg, um die Bestandssdauer eines Zahns oder des ganzen Gebisses zu verlängern. Häufig ist sie mit einer Modifikation der okklusalen Oberfläche verbunden (Janis und Fortelius 1988). Nach Koenigswald (2011) kann Heterochronie an allen Zahnpositionen auftreten und wird als Verlängerung von bestimmten ontogenetischen Phasen während der Zahnbildung interpretiert. Andere Phasen sind dementsprechend verkürzt. Je nachdem welche Phase durch die Hypsodontie verlängert wird, nach dem Grad der Hypsodontie und der Art der Abkauung (regelmäßiger Abrieb oder freies Größenwachstum) ordnet Koenigswald (2011) Hypsodontie in verschiedene Kategorien ein.

Innerhalb der Artiodactyla tritt Hypsodontie in verschiedenen Entwicklungslinien auf. Bei den Bovidae, Antilocapridae, Camelidae und vereinzelt innerhalb der Suidae (*Phacochoerus*) ist sie stark ausgeprägt, während sie in vielen anderen Gruppen in geringerem Maße entwickelt ist (Hippopotamidae, Cervidae, Giraffidae, Moschidae). Bei den Boviden ist Hypsodontie in der Regel auf den zweiten und dritten Molaren beschränkt, auch wenn bei extrem hypsodonten Formen auch mesodonte Prämolaren entwickelt sein können (Solounias 2007). Im Fossilbericht der Artiodactyla tritt die Hypsodontie ab dem Miozän mit der Radiation der Pecora (Bovidae, Cervidae, Antilocapridae, Moschidae, Giraffidae) vermehrt auf (Janis und Fortelius 1988). Die Paarhufer paläogenen Ursprungs, die im Oligozän und frühen Neogen dominant gewesen waren, wurden durch die Taxa dieser neogenen Radiation abgelöst (Janis 2007). Einige wenige Fälle von Hypsodontie sind bereits aus dem Paläogen bekannt: *Hypisodus*, einige Merycoidodontidae (Leptaucheniinae) und die Stenomylinae (Janis 2007). Bei letzteren entwickelte sich eine extreme Form der Hypsodontie (Abb. 106).



Abb. 106: Unterkiefer von *Blickomylus galushai* (AMNH 50846, Stenomylinae) aus dem Miozän New Mexico. Besonders der m3 ist bei dieser Gattung extrem hypsodont. Maßstab 2 cm.

Die Hypsodontie spielt unter den primitiven Artiodactyla der ersten großen Radiation, auf denen der Fokus dieser Studie liegt, noch keine besondere Rolle und wurde bei der Errichtung der Morphotypen und der Analyse der Kaufunktionen daher außer Acht gelassen. Grundsätzlich ähneln jedoch die Zahnoberflächen der brachydonten selenodonten Zähne des Morphotyp 7 denen der Taxa der späteren Artiodactyla-Radiation und auch denen der rezenten Paarhufer. Es handelt sich um vierhöckerige obere und untere Molaren mit wechselseitig gebogenen Höckergraten.

Unterschiede bestehen hauptsächlich im Grad der Hypsodontie, der bei einigen Taxa extrem hoch ist (z.B. *Connochaetes*), bei anderen deutlich geringer ausfällt (z.B. *Cervus*). Ein weiterer Unterschied liegt in der Reliefhöhe der Zähne, die vor allem bei extrem hypsodonten Formen eine Abflachung erfährt (Janis und Fortelius 1988). Diese Modifikationen korrelieren mit unterschiedlichen Nahrungsgewohnheiten, wobei die stark hypsodonten Formen in der Regel Grasfresser sind, während es sich bei den

weniger hypsodonten Formen meist um Laubfresser oder Mischkostfresser handelt. Grundsätzlich ist die Kaubewegung beider Formen vergleichbar mit der des Morphotyp 7. Es ist eine laterale gleichförmige Bewegung mit kombinierten Phasen I und II, die weder durch den Bewegungsablauf, noch durch Facetten auf der Zahnoberfläche bzw. funktionelle Prozesse voneinander zu unterscheiden sind. Bei weniger hypsodonten Formen mit höherem Relief kann teilweise, auch abhängig vom Grad der Abnutzung, eine Neigungsänderung im Kaufad vorhanden sein, wie es beim Morphotyp 6 zu sehen ist. Diese ist durch das erhöhte Relief der lingualen Höcker und eine damit verbundene Neigungswinkeländerung des Unterkiefers zu erklären. Anders (2011) beschreibt den *power stroke* von *Capreolus* aufgrund dieser Stufe und der danach abflachenden Neigung des Unterkiefers als zweiphasig. Nach einer von der Autorin durchgeführten Kaufadrekonstruktion von *Capreolus* kann dies jedoch nicht bestätigt werden. Die kleine Stufe im Kaufad, die bei geringer Abnutzung der Zähne zu beobachten ist, kann nicht als Phase II interpretiert werden, da sie sich verliert, wenn die Zähne deutlich eingeschliffen sind und damit ihre volle Funktionalität erlangt haben (*secondary functional crown shape* nach Fortelius (1985)). Auch funktionell lassen sich die beiden Abschnitte leicht unterschiedlicher Neigung nicht voneinander abgrenzen. Demnach wäre höchstens eine Unterteilung der Phase I in Ia und Ib denkbar, wie bei *Agriochoerus*. So lässt sich schließen, dass die Kaubewegungen der modernen selenodonten Paarhufer trotz diverser Modifikationen der okklusalen Oberfläche im Prinzip denen der bunosenodonten und selenodonten Morphotypen 6 und 7 ähneln. In dieser Studie wurden jedoch brachydonte Zähne primitiver Paarhufer und frühe selenodonte Formen untersucht und das Konzept der Morphotypen soll sich daher zunächst auf diese Formen beschränken. Ein Ausbau auf weitere Molarenformen in der Zukunft ist erstrebenswert.

7.3. Der Hypocon – oder: der distolinguale Höcker

Als Schlüsselinnovation wird nach Mayr (1963) eine Struktur oder Eigenschaft bezeichnet, die die Ausführung einer neuen Funktion erlaubt, die wiederum die Eroberung neuer adaptiver Zonen ermöglicht. Der Hypocon gilt als eine solche Schlüsselinnovation in der Säugetierevolution und hat sich im Laufe des Känozoikums über 20 Mal konvergent entwickelt (Hunter und Jernvall 1995). Durch ihn wird die okklusale und funktional nutzbare Oberfläche der Molaren vergrößert. Ausgehend vom ursprünglichen tribosphenischen Zahn wird der linguale Bereich des oberen Molaren, in dem Nahrung durch den Protocon zerquetscht wird, gewissermaßen verdoppelt (Butler 1981). Mit dem Erscheinen des Hypocons auf dem oberen Molaren kommt es fast immer zur Reduktion des Paraconids auf dem unteren Molaren, da die beiden Höcker sich gegenseitig behindern würden (Jernvall 1995).

Unter den in dieser Arbeit untersuchten Taxa befinden sich zwei, auf die dies nicht zutrifft. Sowohl *Helohyus* als auch *Gobiohyus* haben einen zweiten lingualen Höcker und ein Paraconid. Das lässt darauf schließen, dass es sich um Übergangsformen handelt. Nach Jernvall (1995) entstand der Hypocon innerhalb der verschiedenen Säugetierlinien nicht nur mehrfach, sondern auch auf verschiedene Weise. Zwei Arten der Entstehung sind dabei besonders häufig: Zum einen die Neubildung eines Höckers durch die Vergrößerung des Postprotocingulums, zum anderen die Verschiebung und häufig auch Vergrößerung des Metaconulus.

Innerhalb der Artiodactyla fanden beide evolutiven Entwicklungen statt. Während bei *Helohyus* und *Dichobune* ein Hypocon aus dem Postprotocingulum entsteht, der zusätzlich zum Metaconulus auf der Zahnoberfläche vorhanden ist, ist bei *Gobiohyus* und *Elomeryx* ein vergrößerter und versetzter Metaconulus vorhanden (Matthew und

Granger 1925, Lihoreau und Ducrocq 2007). Hunter und Jernvall (1995), sowie Jernvall (1995) bezeichnen also jeden Höcker, der lingual und distal des Protocons liegt, als Hypocon, ungeachtet dessen Ursprungs und Homologie. Auch Butler (1978) postuliert, dass sich Höckernamen auf bestimmte Höcker beziehen, die durch ihre topographischen und funktionellen Eigenschaften definiert sind und nicht notwendigerweise strikte Homologien implizieren. Dennoch muss die Frage nach der Bezeichnung des Höckers bei den Artiodactyla gestellt werden, da es in der Literatur keine einheitliche Linie gibt. Während es bei *Dichobune* und *Helohyus* eindeutig ist, bei welchem Höcker es sich um Metaconulus und Hypocon handelt, da beide vorhanden sind, ist es bei *Gobiohyus*, *Elomeryx*, *Agriochoerus* und *Poebrotherium* schwer zu beurteilen, welchen Ursprungs der distolinguale Höcker ist. *Caenomeryx* mit drei Höckern im distalen Bereich des Zahns stellt wiederum einen besonderen Fall dar, bei dem der distolinguale Höcker der nach distal verschobene Protocon ist (Hürzeler 1936). Der Frage nach der Homologie des Höckers wurde in dieser Studie nicht schlussendlich nachgegangen. Vielmehr wird eine funktionelle Betrachtung der Zähne angestrebt, in der die Homologie der Strukturen grundsätzlich keine Rolle spielt. Dennoch muss eine Benennung der Strukturen auf der Zahnoberfläche erfolgen, um Beschreibungen vornehmen zu können. Wie bereits im Kapitel 3.3.2 beschrieben, wird der Empfehlung von Bärmann und Rößner (2011) gefolgt, den distolinguale Höcker generell als Metaconulus zu bezeichnen. Die Empfehlung resultiert aus der Erkenntnis, dass der überwiegende Teil der Autoren, die bereits Strukturen an Ruminantia-Molaren beschrieben haben, den Begriff Metaconulus verwendet hat. Obwohl sie sich speziell auf die Ruminantia beziehen, erscheint es sinnvoll die Bezeichnung auf die übrigen Artiodactyla auszudehnen. Von den untersuchten Gattungen wurden die Molaren von *Gobiohyus*

(Matthew und Granger 1925), *Elomeryx* (Lihoreau und Ducrocq 2007) und *Caenomeryx* (Hürzeler 1936) als Molaren ohne Hypocon beschrieben, da die Ursprünge der Höcker zu erkennen sind, und es sich bei keiner dieser drei Gattungen um einen neu entstandenen Hypocon handelt. Bei *Agriochoerus* und *Poebrotherium* ist der Ursprung des distolingualen Höckers nicht nachzuvollziehen. Um eine einheitliche Nomenklatur zu haben, wurde jedoch generell die Bezeichnung „Metaconulus“ für den distolingualen Höcker verwendet, wenn dieser nicht zusätzlich vorhanden ist oder der Ursprung des Höckers, wie im Falle der Cainotheriidae, durch den Fossilbericht belegt ist.

Unabhängig von dem Ursprung und der Bezeichnung des distolingualen Höckers war seine Entstehung eine wesentliche Voraussetzung für die komplizierten scheren Gebisse vieler herbivorer Säugetiere (Jernvall 1995). Interessanterweise haben sich diese scheren Gebisse damit aus Zähnen entwickelt, in denen durch den zweiten lingualen Höcker zunächst die quetschende Funktion verstärkt wurde und der Anteil der scheren Funktion geringer wurde. Der distolinguale Haupthöcker kann daher als Exaptation (Gould und Vrba 1982) bezeichnet werden. Seine ursprüngliche Funktion bestand in einer verstärkten Quetschung der Nahrung, und doch war er für die Entwicklung der intensiv scheren Gebisse der herbivoren Säugetiere essentiell. Da der zweite distolinguale Höcker nur bei Generalisten und Herbivoren zu finden ist, geht Jernvall (1995) davon aus, dass die Evolution der herbivoren Spezialisten sich über generalistische Stadien entwickelt hat. Der Hypocon kann demnach als Schlüsselinnovation in der Evolution der Herbivorie betrachtet werden.

Unter den untersuchten Taxa zeigen *Dichobune* und *Helohyus* einen distolingualen Höcker, der als neuer Höcker aus dem Postprotocingulum entsteht. Beide zeigen darüber hinaus keine großen Veränderungen in der Ausbildung der übrigen Höcker – es handelt

sich in beiden Fällen um Taxa mit bunodonten Zähnen und eher stumpfen Höckern, bei denen das Quetschen der Nahrung in der Phase II eine wichtige Komponente war. Der Hypocon, wenn auch klein, weist bei beiden Taxa Facetten auf, die den Kontakt zum Antagonisten belegen. Somit war der Hypocon funktionell wirksam und hat vermutlich zu einer Effizienzsteigerung der quetschenden Funktion beigetragen. Im Gegensatz dazu ist bei *Gobiohyus* und bei *Elomeryx* ein zweiter linguale Haupthöcker aus dem Metaconulus entwickelt. Beide zeigen gleichzeitig bereits eine Veränderung der übrigen Höcker zu einer mehr scherenden Funktion. Bei *Gobiohyus* sind die Höcker zwar noch bunodont, jedoch recht spitz und mit scharfen Graten versehen. Zusätzlich ist durch ein kräftiges Parastyl die Länge der bukkalen Schmelzkante im Vergleich zu den übrigen bunodonten untersuchten Gattungen erhöht. Die Höckergrate der bukkalen Höcker sind derart miteinander verbunden, dass sie als ectolophartige Struktur bezeichnet werden können. *Elomeryx* zeigt mit den selenodonten bukkalen Höckern eine sehr deutliche Veränderung zu einem Gebiss, in dem das Scheren der Nahrung die wichtigere Komponente des Kauvorgangs wird. Möglicherweise ist also die Verschiebung des Metaconulus innerhalb der Paarhufer mit einer gesteigerten Scherfunktion der bukkalen Höcker verknüpft. Demnach wäre die Modifikation des Metaconulus der direkte Weg zu einem scherenden Gebiss, während der neu auf dem Postprotocingulum gebildete Hypocon, der zunächst eine Steigerung der quetschend-reibenden Funktion mit sich bringt, erst in zweiter Instanz eine Veränderung des Gebisses zu einer gesteigerten Scherfunktion bedeuten würde. Eine weiterführende Untersuchung dieses Zusammenhangs ist erstrebenswert. Betrachtet man die bunosenodonten und selenodonten Morphotypen 6 und 7, so ist der distolinguale Höcker eindeutig eine Voraussetzung für das effiziente Arbeiten der Zähne, in denen bukkal und lingual nun jeweils zwei wechselseitig konkave Höckergrate

aneinander vorbeigleiten und dabei die Nahrung zerschneiden und scheren. Der disto-linguale Höcker, auf welche Art und Weise er entstanden sein mag, ist somit in der Entwicklung der selenodonten Molaren der Artiodactyla ein entscheidendes Merkmal.

7.4. Ökologie und Ernährung

Die primäre Funktion des Zahnes ist die Zerkleinerung von Nahrung (Lumsden und Osborn 1977). Die Form der Zahnoberfläche, die in direktem Kontakt mit der Nahrung steht, spiegelt dabei die funktionellen Ansprüche, die die jeweilige Nahrung an sie stellt, wider, und ist in hohem Maße von der Ökologie des Tieres beeinflusst (Jernvall 1995). Auch die Mastikationsbewegung der Säugetiere, der Neigungswinkel und der Grad der mesialen Bewegung des Unterkiefers, sind weitgehend von der Nahrung abhängig (Janis 1990). Ausgehend von den rekonstruierten Kaubewegungen und den stattfindenden Zerkleinerungsprozessen an den funktionellen Strukturen auf den Zahnoberflächen, können demnach einige Hinweise auf mögliche Ernährungsgewohnheiten der untersuchten Gattungen abgeleitet werden. Es handelt sich dabei jedoch lediglich um den Hinweisen folgende Einschätzungen unter Bezugnahme auf bestehende Literatur, da keine weiterführenden Untersuchungen zu dieser Thematik durchgeführt wurden.

Diacodexis hat Molaren mit bunodonten Höckern. Das Gebiss von *Diacodexis* wird von Theodor et al. (2007) als Quetschgebiss beschrieben, geeignet für eine insektivore bis frugivore Ernährung, die sich in dem Höhenunterschied von Trigonid und Talonid widerspiegelt. Mageninhalte von *Diacodexis* oder vergleichbaren Dichobunidae, die dies belegen könnten, sind jedoch nicht bekannt. Die rekonstruierten Kaufunktionen bestätigen diese Einschätzung von Theodor et al. (2007) nicht vollständig. Die intensiven Striationen auf den bukkalen Höckern der oberen Molaren zeigen eine deutlich laterale

Komponente in der Bewegung des Unterkiefers in der Phase I an. Nach Kay und Hiiemae (1974) ist die Effizienz der quetschenden Funktion bei senkrechtem Auftreffen der Kraft besonders hoch. Demnach ist die Effizienz der Quetschfunktion bei *Diacodexis* mit der lateralen Kaubewegung eher gering einzustufen. Das unterscheidet *Diacodexis* von dem ursprünglichen tribosphenischen Gebiss, wie es z.B. bei *Didelphis* entwickelt ist. Die laterale Bewegungskomponente ist da deutlich schwächer ausgeprägt (Schwermann 2015). Es ist jedoch richtig, dass das Quetschen bei *Diacodexis* zum Ende der Phase I, in der zentralen Okklusion und in der Phase II die vorherrschende Funktion ist. Zu Beginn der Phase I kommt es im Bereich der bukkalen Höcker der oberen Molaren dagegen zur Scherung und in geringem Maße auch zum Zerschneiden von Nahrung an den Schmelzkanten, so dass strukturelle Pflanzenteile (z.B. Blätter, Äste) zerkleinert werden können. Diese waren somit vermutlich neben reproduktiven Pflanzenteilen wie Früchten, Samen und Nüssen oder Pilzen im Nahrungsspektrum von *Diacodexis* enthalten. Es wurde eine recht unterschiedliche Abnutzung an den Molaren von *Diacodexis* beobachtet, so dass eine generalistische Ernährungsweise mit einem variablen, habitatbedingten Nahrungsspektrum für die Gattung angenommen wird. Individuen, die neben der apikalen Abnutzung der lingualen Höcker auch an den bukkalen Höckern der oberen Molaren eine starke apikale Abnutzung aufzeigen (Abb. 107 A), waren möglicherweise eher frugivor bis omnivor (Lucas 2004). Dagegen werden Exemplare mit einer stark seitlichen Abnutzung an den bukkalen Höckern und der Bildung der doppelten Schmelzkante als Individuen mit höherem Blätteranteil in der Nahrung zu interpretiert (Abb. 107 B). Insgesamt wird für *Diacodexis* eine frugivore/folivore Ernährungsweise angenommen, die je nach Habitat oder saisonalen Umgebungsbedingungen variieren konnte.

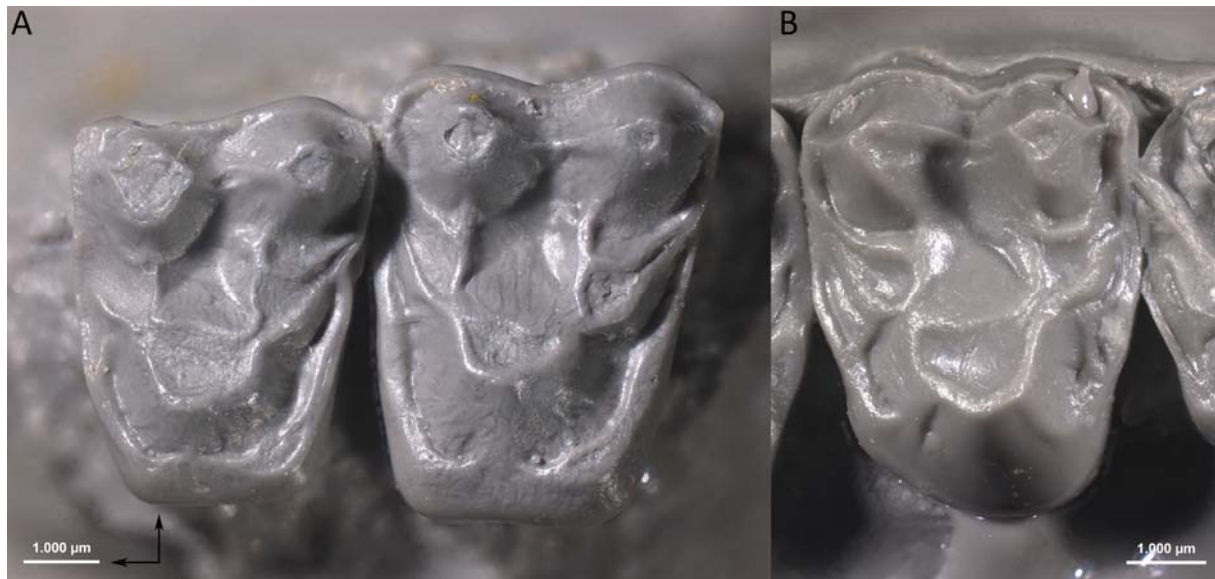


Abb. 107: Unterschiedliche Abnutzungsmuster auf den oberen Molaren von *Diacodexis*. A: Die bukkalen Höcker sind apikal abgetragen, die Facetten auf den Höckerflanken sind nicht sehr intensiv ausgeprägt (NMNH 540519, M1-2). B: Die bukkalen Höcker haben eine nach bukkal scharf abgesetzte Schmelzkante und auf dem Paracon eine Schmelzkantenverdoppelung. Der Abtrag findet stärker von den Seiten statt (NMNH 525210, M2). (ABGUSS, FOTO) Fotos: Georg Oleschinski

Dichobune hat im Vergleich zu *Diacodexis* eher stumpfe Höcker und zeigt wenig Striationen. Dichobunidae mit ähnlicher Zahnform – größere Taxa mit vierhöckerigen, flacheren, eher quadratisch geformten Molaren – beschreibt Theodor et al. (2007) als omnivor bis herbivor. Nach den Beobachtungen im Rahmen dieser Studie wird ein höherer Anteil der reproduktiven Pflanzenteile im Nahrungsspektrum von *Dichobune* angenommen, während faserige Bestandteile wie Blätter vermutlich nur eine untergeordnete Rolle gespielt haben. Die stumpfe Form der Höcker deutet auf eine Ernährung mit harten, spröden Bestandteilen hin (Lucas und Luke 1984, Lucas 2004). Die Kaupfadrekonstruktion zeigt jedoch auch eine deutlich laterale Bewegung des Unterkiefers, so dass die quetschende Funktion weniger effizient war als bei einem orthal ablaufenden *power stroke* (Kay und Hiiemae 1974). Richter (1981) beschrieb anhand eines Fundes mit Weichteilerhaltung aus der Grube Messel den Mageninhalt von *Messelobunodon*. Er bestand hauptsächlich aus Resten von Pilzen. Ein zweiter Fund zeigte außerdem Samen und

Blätter im Magen von *Messelobunodon*, so dass angenommen wird, das Tier habe auf dem Waldboden gemischte Kost aufgestöbert, die eine Vielfalt von Organismen beinhaltete. Moderne Schweine werden als mögliches Analogon vermutet (Janis 1990). Die Ökologie von *Messelobunodon* wird von Theodor et al. (2007) als ähnlich der von stumpfhöckerigen Dichobunidae wie *Dichobune* angesehen. Allerdings weist die starke apikale Abrasion der Höcker bei *Dichobune* auf eine eher harte, spröde Nahrung hin (Lucas 2004)(siehe Kapitel 6.3.1). Vor allem an den bukkalen Höckern ist der apikale Abtrag stärker ausgeprägt als vergleichsweise bei *Diacodexis*. Durch den neu gebildeten Hypocon ist außerdem die Effizienz der quetschenden Funktion im lingualen Bereich der oberen Molaren gesteigert. Beides deutet auf einen größeren Anteil reproduktiver Pflanzenteile in der Nahrung hin.

Die Ernährungsweise der Helohyidae wird von Foss (2007) als omnivor beschrieben. Blätter, Früchte, Samen und Insekten könnten demnach im möglichen Nahrungsspektrum von *Helohyus* enthalten gewesen sein. Die Kaubewegung ist funktionell vergleichbar mit denen von *Diacodexis* und *Dichobune*. Auf den Facetten von *Helohyus* sind wie bei *Dichobune* nur wenige Striationen ausgebildet. Auch sind die Grate an den bukkalen Höckern weniger scharf ausgebildet als bei *Diacodexis*. Die Höcker sind dabei aber nicht so stumpf geformt wie bei *Dichobune*. Insgesamt deutet die Form der Molaren darauf hin, dass auch bei *Helohyus* der Anteil der reproduktiven Pflanzenelemente höher war und die quetschend-reibende Komponente eine größere Rolle gespielt hat als die scherende Komponente der bukkalen Höcker. Auch der Hypocon und die fort entstehenden Facetten deuten auf eine Verstärkung der quetschenden Komponente des *power stroke* hin. Insgesamt sind die Taxa der Morphotypen 1 und 2 damit als frugivor/folivore, mit einem unterschiedlichen hohen Anteil an faserigen Nahrungsbestandteilen wie Blättern, zu

beschreiben. Der Anteil der strukturellen Pflanzenteile war bei *Diacodexis* vermutlich höher als bei *Dichobune* und *Helohyus*.

Über die Ernährung von *Gobiohyus* ist bislang nichts bekannt. Die Ausbildung der bukkalen Höcker der oberen Molaren deutet jedoch auf eine Verstärkung der scherenenden Funktion in diesem Bereich hin. Die Höcker sind spitz und weisen scharfe Grate auf, zudem ist ein kräftiges Parastyl ausgebildet, welches die Schmelzkante zusätzlich verlängert. Die Schmelzkanten sind so miteinander verbunden, dass von einer ectolophartigen Ausbildung gesprochen werden kann. Diese Anpassungen der Zahnoberfläche deuten darauf hin, dass der Anteil der strukturellen Pflanzenteile in der Nahrung, im Vergleich zu *Diacodexis*, *Helohyus* und *Dichobune*, erhöht war, da scharfe Kanten oder Klingen für deren Zerkleinerung gut geeignet sind (Lucas und Luke 1984, Lucas 2004). Der Kaupfad ist dem von *Diacodexis*, *Dichobune* und *Helohyus* ähnlich und die deutlich laterale Bewegung des Unterkiefers unterstützt die Scherfunktion der bukkalen Höcker. In der zweiten Phase des *power stroke* ist bei *Gobiohyus* die quetschende Komponente dominant. Durch den nach lingual verschobenen Metaconulus ist die funktionale Fläche der lingualen Zahnseite verdoppelt worden und damit auch die quetschende Funktion, die zum Ende der Phase I, während der zentralen Okklusion und in der Phase II zum Tragen kommt. Das deutet auf einen gewissen Anteil reproduktiver Pflanzenteile in der Nahrung von *Gobiohyus* hin, auch wenn die Quetschfunktion durch die laterale Kaubewegung weniger effizient war als bei einem orthal arbeitenden Gebiss, in dem die Beißkraft senkrecht auf die zu quetschende Nahrung wirkt (Kay und Hiimae 1974).

Über die ökologischen Anpassungen der paläogenen Anthracotheriidae, zu denen auch *Elomeryx* gehört, ist bislang wenig bekannt. Insgesamt waren die Anthracotheriidae eine recht diverse Gruppe, sowohl in ihrer Lebensweise als auch in der Ernährung. Es gab

verschiedene Anpassungen, von kleinen waldlebenden folivoren bis frugivoren Formen (*Microbunodon*, *Anthracokeryx*) bis zu großen, an aquatische Habitate angepasste Formen, die den Hippopotamidae ähnlich waren (*Arretotherium*, *Merycopotamus*, *Lybicosaurus*) (Lihoreau 2003). *Elomeryx* dagegen wird als Taxon ohne besondere Spezialisierungen beschrieben, die Lebensweise und Ernährung sind nicht näher untersucht. Es wird lediglich vermutet, dass es sich um eine generalistische Form handeln könnte (Lihoreau 2003). Die Molaren von *Elomeryx* und die rekonstruierten Kaufunktionen deuten auf eine folivore bis frugivore Ernährungsweise hin. Die Kaubewegung ähnelt der der Morphotypen 1 bis 3, die Molaren zeigen jedoch andere funktionelle Strukturen. Bukkal tragen die oberen Molaren selenodonte Höcker, die einen longitudinalen Ectoloph über die gesamte Zahnlänge ausbilden. Durch die Abnutzung entsteht hier durch die doppelten Schmelzkanten ein Klingensystem, das faserige Nahrungsbestandteile effizient zerschneiden und zerscheren kann (Lucas und Luke 1984). Das Trigonbecken der oberen Molaren ist nicht voll ausgebildet. Die transversale Rinne, die alle vierhöckerigen Artiodactyla zwischen den mesialen und den distalen Höckern tragen, ist bei *Elomeryx* deutlich ausgeprägt. Allerdings zeigt sich bei Individuen mit leicht abgenutzten Zähnen, dass sich zentral in dieser Rinne ein mit der fortschreitenden Abnutzung tiefer werdendes Dentinbecken bildet, in dem es sicherlich auch zur Quetschung von Nahrung kam. Es könnte zum einen als Kompressionsbecken für bereits zerkleinerte strukturelle Pflanzenteile gedient haben, aber auch ein gewisser Anteil an reproduktiven Pflanzenteilen in der Nahrung von *Elomeryx* ist denkbar (Abb. 95). Insgesamt war die Bezahnung eher auf das Schneiden und Scheren von faseriger Nahrung angelegt als auf das Zerquetschen harter, spröder Komponenten. Zum einen wird dies durch die starke laterale Komponente des Kauschlags deutlich, zum anderen durch die zahlreichen

Schneidkanten und Scherflächen der bukkalen Höcker und die Reduktion des Talonidbeckens im unteren Molaren.

Das Nahrungsspektrum der Cainotheriidae ist bislang kaum untersucht. Erfurt und Métais (2007) vermuten trotz der unterschiedlichen Molarenform ein Nahrungsspektrum, das dem von *Messelobunodon* ähnelt, also folivor bis frugivor ist und hauptsächlich Pilze, Früchte und Blätter beinhaltet (Richter 1981). Dabei beziehen sich Erfurt und Métais (2007) jedoch auf die eozänen Gattungen der Gruppe, ohne diese explizit zu benennen. In den eozänen Formen ist die Selenodontie der Höcker weniger stark ausgeprägt und die Verschiebung des mesiolingualen Höckers (Protocon) nach distal noch nicht so weit fortgeschritten, wie bei der untersuchten oligozänen Gattung *Caenomeryx* (Hürzeler 1936). Dennoch liegt auch hier die Vermutung nahe, dass es sich um ein ähnliches Nahrungsspektrum handelte. Erfurt und Métais (2007) erklären dies mit der geringen Körpergröße der Cainotheriidae. Da Blätter nur wenig Energie liefern, sind sie demnach niemals die Hauptnahrungskomponente für vergleichbar kleine rezente Säugetiere. Als rezentes Analogon zu den Amphimerycidae werden moderne Tragulidae herangezogen, die sich hauptsächlich von Früchten und zarten Austrieben und nur untergeordnet von Blättern sowie gelegentlich von Insekten ernähren. Die Tragulidae sind ebenfalls selenodont und leben in meist recht dicht mit Unterholz bestandenen Wäldern. Auch für die fossilen Amphimerycidae wird der Galeriewald als Lebensraum angenommen (Erfurt und Métais 2007). Davon ausgehend scheinen die Tragulidae auch für die Cainotheriidae ein mögliches Analogon zu sein. Die Bezahnung von *Caenomeryx* lässt dabei zunächst auf ein anderes Nahrungsspektrum schließen. Es sind fünf vollständig selenodonte Höcker auf den oberen Molaren ausgebildet und auch die vierhöckerigen unteren Molaren sind vollständig selenodont. Quetschbecken, wie sie

bei den zuvor beschriebenen bunodonten Taxa und dem bunoselenodonten *Elomeryx* in eingeschränkter Form zu finden sind, gibt es bei *Caenomeryx* nicht (Abb. 93 F). Stattdessen entstehen durch die Abnutzung der Zähne Doppelklingen an allen Höckergraten, die ideal für das Zerschneiden faseriger Nahrung geeignet sind (Lucas und Luke 1984). Die Kaubewegung von *Caenomeryx* zeigt ein Übergangsstadium zwischen den zweiphasigen Kauschlägen der Morphotypen 1 bis 4 und den einphasigen Kauschlägen der Morphotypen 5 und 6. Der veränderte Neigungswinkel in der Phase II und die vorhandene Facette 10 deuten auf eine funktionelle Differenzierung des *power stroke* hin. Das und der Vergleich zu den Tragulidae deuten darauf hin, dass sowohl strukturelle als auch reproduktive Pflanzenteile Teil des Nahrungsspektrums von *Caenomeryx* waren. Aus energetischen Gründen waren strukturelle Pflanzenteile nicht Hauptbestandteil der Nahrung, sondern nur ein Teil davon, der durch reproduktive Pflanzenteile, Pilze und möglicherweise auch Insekten ergänzt wurde. Eine weiterführende Studie zur Ernährung der Cainotheriidae insgesamt und *Caenomeryx* im Speziellen wäre erstrebenswert.

Auch die Ökologie der Agriochoeridae ist bisher nicht ausführlich untersucht worden. Allerdings haben die zu Krallen umgestalteten Hufe von *Agriochoerus* verschiedene Autoren zu dem Schluss kommen lassen, dass es vermutlich eine scansoriale Lebensweise hatte (Matthew 1911, Coombs 1983). Matthew (1911) war der erste, der die Krallen auf diese Weise interpretierte und ein Skelett im American Museum of Natural History auf entsprechende Weise montierte (Abb. 108). Coombs (1983) veröffentlichte eine breit angelegte Studie zu großen, mit Krallen besetzten Herbivoren und kommt darin zu dem Schluss, dass die Hypothese der scansorialen Lebensweise recht wahrscheinlich ist.

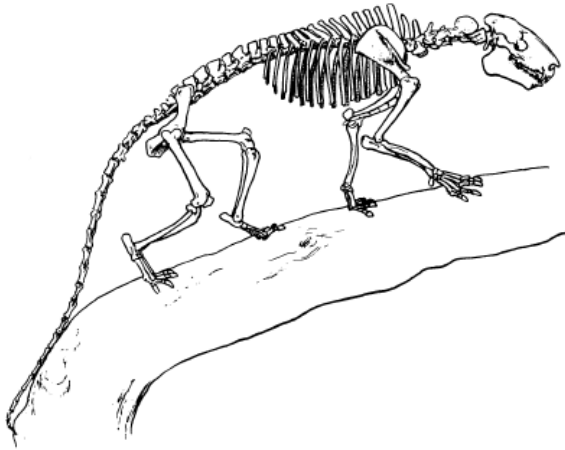


Abb.108: Zeichnung des 1911 von Matthew im AMNH aufgebauten Skeletts von *Agriochœrus* (AMNH 9337). Matthew hat seine Interpretation der scansorialen Lebensweise von *Agriochœrus* bei der Montage des Skeletts umgesetzt. Aus Coombs (1983).

Gleichzeitig räumt sie ein, dass *Agriochœrus* aufgrund einiger Einschränkungen im Körperbau sicherlich kein so agiler Kletterer oder Astläufer war, wie es z.B. Katzen oder viele andere scansoriale Formen sind. Dennoch ist vor diesem Hintergrund eine folivore Ernährung bei *Agriochœrus* naheliegend. Auch die Molarenform lässt auf eine von strukturellen Pflanzenteilen dominierte Ernährung schließen. Es sind an allen Höckern lange Schmelzkanten entwickelt, die an den oberen und unteren Molaren wechselseitig gebogen sind. Hier wird Nahrung zerschnitten und geschert. Schon bei geringer Abnutzung der Zähne kommt es an den scharfen Kanten zur Verdoppelung der Schmelzkanten, wodurch die Effizienz der Schneide- und Scherfunktionen gesteigert wird. Trigon- und Talonidbecken sind auf den Molaren von *Agriochœrus* reduziert, stattdessen entstehen im Zuge der Abnutzung längliche Dentinbecken zwischen den Schmelzkanten der selenodonten Höcker, so dass es an diesen Stellen zur Kompression von Nahrung kommt. Auch auf den Höckerspitzen der lingualen bunosenodonten Höcker bilden sich mit der Zeit größer werdende Dentinfelder, in denen Nahrung komprimiert wird. Dieser apikale Abtrag deutet auf einen gewissen Anteil reproduktiver Pflanzenteile in der Nahrung hin (Janis 1990). Insgesamt scheint das Quetschen eine eher untergeordnete Funktion auf den Molaren von *Agriochœrus* darzustellen, während Schneiden und Scheren im Vordergrund stehen. Der einphasige *power stroke* von *Agriochœrus* deutet darauf hin, dass

die funktionelle Differenzierung, die die beiden Phasen zuvor voneinander unterschieden hat, sich hier verliert. Insgesamt deuten die Ergebnisse und Beobachtungen auf eine vorwiegend folivore und untergeordnet frugivore Ernährung hin.

Die Ökologie und Ernährungsweise von *Poebrotherium* wurde bereits von mehreren Autoren untersucht (Janis 1990, Wall und Hauptmann 2001, Semprebon und Rivals 2010). Es zeigte sich dabei, dass *Poebrotherium* ein Laubfresser (*browser*) bis Mischkostfresser (*mixed feeder*) war, dessen Nahrungsgewohnheiten je nach Lokalität der Fossilfunde Unterschiede zeigen. Grundsätzlich umfasste das Nahrungsspektrum sowohl Gras als auch Blätter (Semprebon und Rivals 2010), möglicherweise auch Früchte und sukkulente Pflanzen (Wall und Hauptmann 2001). Die rekonstruierte Kaubewegung von *Poebrotherium* zeigt einen einphasigen *power stroke* (bzw. kombinierte Phasen I und II). Sowohl bukkal als auch lingual sind selenodonte Höcker ausgebildet, an denen sich durch die Abkautung doppelte Schmelzkanten bilden. Eine funktionelle Differenzierung während des *power stroke* ist kaum vorhanden. Das deutet auf einen großen Anteil struktureller Pflanzenteile im Nahrungsspektrum hin. Die Unterschiede, die sich an Fossilien unterschiedlicher Lokalitäten zeigten, machen deutlich, dass *Poebrotherium* trotz seines spezialisierten Gebisses nicht auf eine bestimmte Nahrung festgelegt war, sondern ein opportunistischer Ernährungstyp war, der sich auf eine möglicherweise saisonal oder regional unterschiedlich verfügbare Vegetation einstellen konnte, wobei faserige Pflanzenteile generell den Hauptbestandteil der Nahrung gebildet haben dürften.

Insgesamt zeigt sich bei dieser groben Einordnung der untersuchten Taxa in verschiedene Ernährungstypen, dass mit der Entwicklung der Selendontie und der damit verknüpften Veränderung der Kaubewegung auch eine Verschiebung im Nahrungsspektrum von zunächst eher harten, spröden Pflanzenteilen hin zu faserigen Pflanzenteilen

einher gegangen ist. Weiterführende Untersuchungen zu den speziellen Nahrungsgewohnheiten verschiedener früher Artiodactyla in der Zukunft sind erstrebenswert.

7.5. Vergleich zu den frühen Hippomorpha

Die Perissodactyla bilden neben den Artiodactyla die zweite große Gruppe herbivorer Säugetiere, die im Fossilbericht im frühesten Eozän von Nordamerika und Europa auftraten (Janis 2007). Die Perissodactyla waren im beginnenden Känozoikum zunächst weit diverser als die Artiodactyla und brachten bereits große Formen hervor, während die Artiodactyla geringe Körpergrößen aufwiesen. Ab dem späten mittleren Eozän ging die Diversität der Perissodactyla nach und nach zurück, während die Artiodactyla ihre erste Radiation erlebten. Heute sind die Perissodactyla mit drei Familien, sechs Gattungen und 17 Arten deutlich weniger divers als die Artiodactyla mit zehn Familien, 85 Gattungen und 217 Arten (Janis 2007).

Die frühen Hippomorpha, insbesondere *Hyracotherium*, waren in ihrer Körpermasse *Diacodexis* ähnlich (ca. 5-10 kg). Basierend auf der Arbeit von Engels (2011) über die funktionellen und morphologischen Transformationen der Molaren bei frühen Hippomorpha wird ein Vergleich im Hinblick auf die Mastikation, die Evolution der Molaren und die Ökologie dieser Formen zu den frühen Artiodactyla angestellt. Dabei ist zu bemerken, dass es sich bei den von Engels (2011) untersuchten Taxa teilweise um stammesgeschichtlich aufeinanderfolgende Taxa handelt, während das in dieser Arbeit nicht der Fall ist. Hier wurden vielmehr einzelne Entwicklungsstadien in der frühen Paarhuferevolution untersucht, wobei bunodonte und selenodonte Gebisse sowie Übergangsformen zwischen diesen ohne direkte phylogenetische Zusammenhänge ausgewählt wurden.

7.5.1. *Hyracotherium* versus *Diacodexis*

Der *power stroke* von *Hyracotherium* wird von Engels (2011) als zweiphasig beschrieben. Während in der ersten Phase zunächst schneidende und scherende Prozesse an den bukkalen Höckern der oberen Molaren stattfinden, kommt es zum Ende der Phase I und in der zentralen Okklusion sowie in der Phase II zur Quetschung der Nahrung. Der Eintrittswinkel wird von Engels (2011) mit 65° angegeben. Damit liegt er deutlich unter den für *Diacodexis* gemessenen 87° . Allerdings kann diese Differenz durch Unterschiede der Messmethode zustande kommen: Während Engels (2011) den Eintrittswinkel am Einzelzahn gemessen hat und als Referenzmerkmal zur Messung des Eintrittswinkels einen Vektor verwendet, der die lingualen Höckerspitzen miteinander verbindet, wurde in dieser Arbeit der rekonstruierte Kaufad aus dem OFA vermessen und ein mesialer Referenzvektor verwendet. Dieser liegt in der X-Achse und entspricht der mesiodistalen Achse der Zahnreihe. Dass es je nach Referenzmerkmal zu unterschiedlichen Winkelmessungen kommen kann, merkt auch Engels (2011) in ihrer Arbeit an. Der Neigungswinkel des Unterkiefers in der Phase I beträgt bei *Hyracotherium* 20° und ist damit den 17° von *Diacodexis* ähnlich. Für die Phase II des *power stroke* macht Engels (2011) keine Winkelangaben, beschreibt jedoch eine kaum veränderte Bewegungsrichtung und eine sehr flache Exkursivbewegung nach der zentralen Okklusion. Darin unterscheidet sich *Hyracotherium* von *Diacodexis* – hier sind in der Phase II eine deutlich veränderte Bewegungsrichtung nach mesial (61°) und eine deutlich steilere, inverse Exkursivbewegung (-30°) im Vergleich zur Phase I zu beobachten. Dabei ist zu bemerken, dass es bei *Hyracotherium* in der Phase II durch die zwei lingualen Höcker vermutlich eine stärkere Führung gegeben hat als bei *Diacodexis*. Funktionell laufen an den bukkalen Höckern beider Taxa ähnliche Prozesse ab. An den

Schmelzkanten wurde Nahrung geschnitten, zwischen den Schmelzfacetten Nahrung geschert. Der Eintrittswinkel von 87° bei *Diacodexis* würde ein effizienteres Schneiden der Nahrung bedeuten (Rensberger et al. 1984). Jedoch räumt Engels (2011) ein, dass der Eintrittswinkel bei reiner Betrachtung des Ectolophs von *Hyracotherium* ebenfalls höher läge als die von ihr gemessenen 65° . Ein Vergleich der Facetten auf den bukkalen Höckern beider Taxa zeigt, dass diese ähnlich angelegt werden – auf dem Schmelzgrat entlang der Höckerflanken. Im Zuge der Abnutzung kommt es bei beiden Taxa zur Ausdehnung der bukkalen Facetten nach lingual und der Verschmelzung mit den Facetten an Paraconulus und Metaconulus. *Hyracotherium* zeigt dabei die Tendenz zur Verschmelzung der mesialen Facetten. Bei *Diacodexis* kommen an verschiedenen Individuen Verschmelzungen der mesialen oder der distalen Facetten vor. Dies wird als Ergebnis individuell unterschiedlicher Kaubewegungen gedeutet. Zum Ende der Phase I, in der zentralen Okklusion und in der Phase II kommt es bei beiden Taxa zur Quetschung von Nahrung. *Hyracotherium* hatte allerdings im Gegensatz zu *Diacodexis* einen Hypocon, so dass die quetschende Funktion effizienter war. Hier sind im Vergleich zu *Diacodexis* drei zusätzliche Facettenpaare ausgebildet (Facetten 4, 5 und 8). *Hyracotherium* wird nach *microwear*-Untersuchungen als frucht- und samenfressender *browser* eingeordnet (Solounias und Semperebon 2002). Andere Autoren beschreiben ausgehend von Abnutzung und Zahnform ein Nahrungsspektrum, welches sukkulente Pflanzen, Früchte, Nüsse, Samen und Blätter umfasste (Rensberger et al. 1984, Janis 1990). Engels (2011) bestätigt diese Angaben nach den Ergebnissen ihrer Studie. Sie beschreibt das Molarengebiss als differenziert, im Hinblick auf eine schneidend-scherende Funktion auf der bukkalen, eine quetschende Funktion auf der lingualen Seite, und bezeichnet *Hyracotherium* daher als opportunistischen Ernährungstyp. Dafür

sprechen auch Unterschiede in der Intensität der apikalen Abnutzung der Höcker, die für unterschiedlich stark ausgeprägten Anteil an grober, spröder Nahrung sprechen. Ähnliches wurde auch bei *Diacodexis* beobachtet (siehe Kapitel 7.4). Aus diesem Vergleich lässt sich schließen, dass es sich bei *Hyracotherium* und *Diacodexis* um Taxa mit einer grundsätzlich recht ähnlichen Lebensweise und Ernährung gehandelt hat, wenn es auch geringfügige Unterschiede in der Kaubewegung und der Effizienz der funktionellen Prozesse während des *power strokes* gibt.

7.5.2. Lophodontie versus Selenodontie

Sowohl die Perissodactyla, als auch die Artiodactyla, haben sich im Laufe der Evolution auf verschiedene Weise an eine rein herbivore Ernährung angepasst. Zum einen haben beide Taxa ein speziell an pflanzliche Nahrung angepasstes Verdauungssystem entwickelt, welches ihnen ermöglicht mit Hilfe von Bakterien Zellulose aufzuschließen (Janis 1976). Während die Perissodactyla Enddarmfermentierer mit einem recht einfachen Magen sind, haben die hyperherbivoren Artiodactyla einen mehrteiligen Wiederkäuermagen entwickelt (Janis 1976). Zum anderen wurden in beiden Gruppen die Zähne zu effizienten Schneide-, Scher- und Reibwerkzeugen umgebaut. Dies jedoch, wie auch die Entwicklung des Verdauungstrakts, ist auf unterschiedliche Art und Weise geschehen. Während sich bei den Perissodactyla der trilophodonte Zahn entwickelt hat, entstand innerhalb der Artiodactyla mehrfach der selenodonte Zahn (Janis und Fortelius 1988). Janis und Fortelius (1988) sehen diesen Unterschied in den verschiedenen Anforderungen, die an die Zähne gestellt werden. Die Notwendigkeit harte Nahrung mittels hoher okklusaler Drücke aufzuschließen war demnach der Hauptgrund für die anfängliche Entwicklung des trilophodonten Zahns der Perissodactyla. Die Selenodontie dagegen wird im Zusammenhang mit moderateren Anforderungen an die

Nahrungszerkleinerung und eine zunehmende Abrasivität der Nahrung angestoßen wurde, häufig mit einer Zunahme der Kronenhöhe (Hypsodontie) verbunden. Das ökologische Ausgangsstadium des basalen Hippomorphen *Hyracotherium* ist dem des basalen Paarhufers *Diacodexis* ähnlich, sowohl in Ernährung, als auch Lebensweise (siehe Kapitel 7.5.1). Es gibt jedoch einen Unterschied in der Molarenform. *Hyracotherium* hatte einen Hypocon und damit vier Haupthöcker, *Diacodexis* dagegen nur drei. In beiden Gruppen besteht ein Teil der Anpassung an den zunehmenden Anteil struktureller Pflanzenteile in der Nahrung aus der Bildung einer Schneidkante an den bukkalen Höckern der oberen Molaren – dem Ectoloph. Bei den Hippomorpha entwickelten sich zusätzlich aus den beiden lingualen Höckern Protocon und Hypocon und den Intermediärhöckern Paraconulus und Metaconulus zwei transversal stehende Lophen (Protoloph und Metaloph). Nach der funktionellen Analyse früher Hippomorpha von Engels (2011) ist durch diesen Umbau eine Spezialisierung auf die schneidende Funktion bukkal, sowie eine scherende Funktion bukkal und lingual erfolgt. Die primäre funktionale Kronenform nach Fortelius (1985) wird dabei von der sekundären funktionalen Kronenform abgelöst. Zudem ist bei den abgeleiteten Equidae (*Anchitherium*, *Meshippus*) eine stärkere Führung des Unterkiefers während des *power stroke* gegeben und es kommt zur Reduktion der Phase II (Engels 2011). Die basalen Paarhufer besaßen keinen Hypocon und gingen einen anderen evolutiven Weg. Der Metaconulus wurde bei vielen Taxa vergrößert und nach lingual verschoben, so dass er sich in der Position des Hypocons befand. Die lingualen Höcker wurden selenodont, wie zuvor bereits die bukkalen, einhergehend mit der Reduktion des Paraconulus. Somit waren auf der Zahnoberfläche der oberen Molaren zwei longitudinale Lophen entwickelt. Funktionell betrachtet passiert während des *power stroke* ähnliches wie bei

den Hippomorpha. An den bukkalen Höckern der oberen Molaren wird zunächst Nahrung zerschnitten und geschert, während lingual mehr geschert als geschnitten und in geringerem Maße in den Dentinbecken vor den Schmelzkanten auch gequetscht wird. Auch hier ist nicht mehr die primäre Kronenform funktionell, wie bei den basalen Taxa der Gruppe, sondern die sekundäre Kronenform. Die Führung des Unterkiefers während des *power stroke* ist im Vergleich zu den basalen bunodonten Taxa strikter geworden und es kommt zur Reduktion der Phase II.

Die Anpassungen der Zähne an die Herbivorie in beiden Gruppen, Perissodactyla und Artiodactyla, sind also grundsätzlich ähnlich. Die Unterschiede in der Form begründen sich im evolutiven Erbe, insbesondere in den unterschiedlichen Ausgangsformen der Molaren. Die Gründe für den starken Rückgang der Perissodactyla bei gleichzeitiger Radiation der Artiodactyla hängen demnach vermutlich nicht mit einem Vorteil der Paarhufer in Bezug auf die Mastikation zusammen, sondern müssen anders begründet sein. Möglicherweise war das effizientere Verdauungssystem der Paarhufer entscheidend für ihren evolutiven Vorteil.

7.6. Das Konzept der dentalen Morphotypen

Die Idee, die Zahnformen der frühen Artiodactyla mithilfe von schematischen Morphotypen zu erfassen und diesen bestimmte Kaufunktionen zuzuordnen, entstand aus der Erkenntnis, dass innerhalb der Paarhufer mehrfach konvergente Entwicklungen zu ähnlichen Zahnformen geführt haben. Die Morphotypen ermöglichen es, Kaufunktionen mit bestimmten Zahnformen zu verbinden und damit mehrere Taxa, z.T. aus unterschiedlichen Entwicklungslinien innerhalb der Artiodactyla, abzudecken und mit anderen zu vergleichen. Das vorgestellte Konzept der Morphotypen erhebt keinen Anspruch auf

Vollständigkeit. Die in dieser Arbeit errichteten Morphotypen waren abhängig vom verfügbaren Material. Eine Ergänzung weiterer Morphotypen und ihre Einordnung in das Konzept wird jedoch als unproblematisch erachtet. Die Kaubewegung, die eine zentrale Rolle bei der Betrachtung von Gebissfunktionen einnimmt, wird im Wesentlichen von der Zahnoberfläche bestimmt. Dementsprechend ist davon auszugehen, dass ähnliche Zahnformen zu ähnlichen Kaubewegungen führen und so die Taxa, die dem gleichen Morphotyp zugeordnet sind, auch einen ähnlichen Ablauf des *power stroke* zeigen. Ebenfalls ist zu erwarten, dass die stattfindenden funktionellen Prozesse (Schneiden, Scheren, Quetschen) ähnlich sind, da grundsätzlich gleichartige Strukturen (z.B. bunodonte/selenodonte Höcker, Beckenstrukturen) vorhanden sind. Es ist jedoch bei der Untersuchung verschiedener Taxa mit selenodonten Zähnen aufgefallen, dass die Relieffhöhe der Zähne, bzw. der einzelnen Höcker auf der Zahnoberfläche, ebenfalls eine wichtige Rolle spielt. Diese wird mit dem Konzept der Morphotypen jedoch nicht erfasst. So unterscheiden sich die Kauschläge von *Poebrotherium* und *Capreolus* in der Neigung des Unterkiefers, obwohl sie nach den ausgewählten Kriterien einem Morphotypen angehören. Auch wurde festgestellt, dass es bei *Capreolus* einen Knick im Kaupfad geben kann, ähnlich wie bei *Agriochoerus*, der mit der unterschiedlichen Höhe der bukkalen und lingualen Höcker zusammenhängt. Allerdings wurde nachgewiesen, dass sich dies im Zuge der Abnutzung der Zähne verliert und der Kaupfad bei stärker abgenutzten Gebissen eine gleichförmige Bewegungsbahn zeigt.

Die bedingte Anwendbarkeit des Morphotypen-Konzepts zeigte sich auch bei einer Untersuchung an einem selenodonten Nicht-Paarhufer. Der selenodonte Marsupialier *Phascolarctos cinereus* (Koala) hat Molaren, die denen der brachyodonten selenodonten Paarhufer ähnlich sind und nach dem Konzept der Morphotypen dem Typus 7

zuzuordnen wären. Es bilden sich Facetten entlang der Höckergrate und Dentin wird freigelegt, so dass eine Verdoppelung der Schneidkanten stattfindet. Die Kaubewegung ist zunächst ebenfalls ähnlich, der Unterkiefer bewegt sich nahezu mit einem Eintrittswinkel von 90° bei flacher Neigung in den Oberkiefer. Doch nachdem die lingualen und bukkalen Höcker der oberen und unteren Molaren jeweils aneinander vorbeigefahren sind, ändert sich die Bewegungsrichtung. Der Unterkiefer, der sich zuvor fast direkt nach lingual bewegt hat, fährt nun nahezu nach mesial. Der *power stroke* ist also eindeutig zweiphasig und teilt sich in eine transversale und eine proale Bewegung. Obwohl die Zahnoberfläche also grundsätzlich ähnlich ist, tritt eine weitere Bewegungskomponente hinzu, die von der Zahnoberfläche ausgehend nicht ersichtlich ist. Die Ergebnisse zeigen, dass die Molarenform wohl Einfluss auf die Kaubewegung hat und komplexe Oberflächenformen limitierend auf die Freiheitsgrade während des *power stroke* wirken, aber dass es darüber hinaus weitere Faktoren gibt, wie z.B. das phylogenetische Erbe, die die Kaubewegung beeinflussen können.

Schlussfolgernd bedeutet dies für das Konzept der Morphotypen zum einen, dass reliefbedingte Neigungsveränderungen der Bewegungsbahn nicht erfasst werden und die Kaubewegung daher nur teilweise von den zweidimensional dargestellten Merkmalen abgeleitet werden kann. Zum anderen zeigt der Vergleich mit *Phascolarctos*, dass die den Morphotypen zugeordneten Kaufunktionen nicht übertragbar auf beliebige Tiergruppen sind, da der evolutive Hintergrund einen Einfluss auf die Mastikation haben kann. Davon abgesehen eignet sich die Methode, um Taxa gleicher Großgruppen mit ähnlichen Zahnformen bestimmte Kaufunktionen zuzuordnen.

7.6.1. Morphotypen innerhalb der Artiodactyla

Der Vergleich von Phylogenie und Auftreten der sieben Morphotypen innerhalb der Artiodactyla zeigt, dass sie mehrfach und teilweise konvergent auftreten (Abb. 109). Die Morphotypen 1, 2 und 3 treten im basalen Bereich der Phylogenie auf, während die hoch abgeleiteten Morphotypen 6 und 7 verstärkt im oberen Bereich der Phylogenie vorkommen.

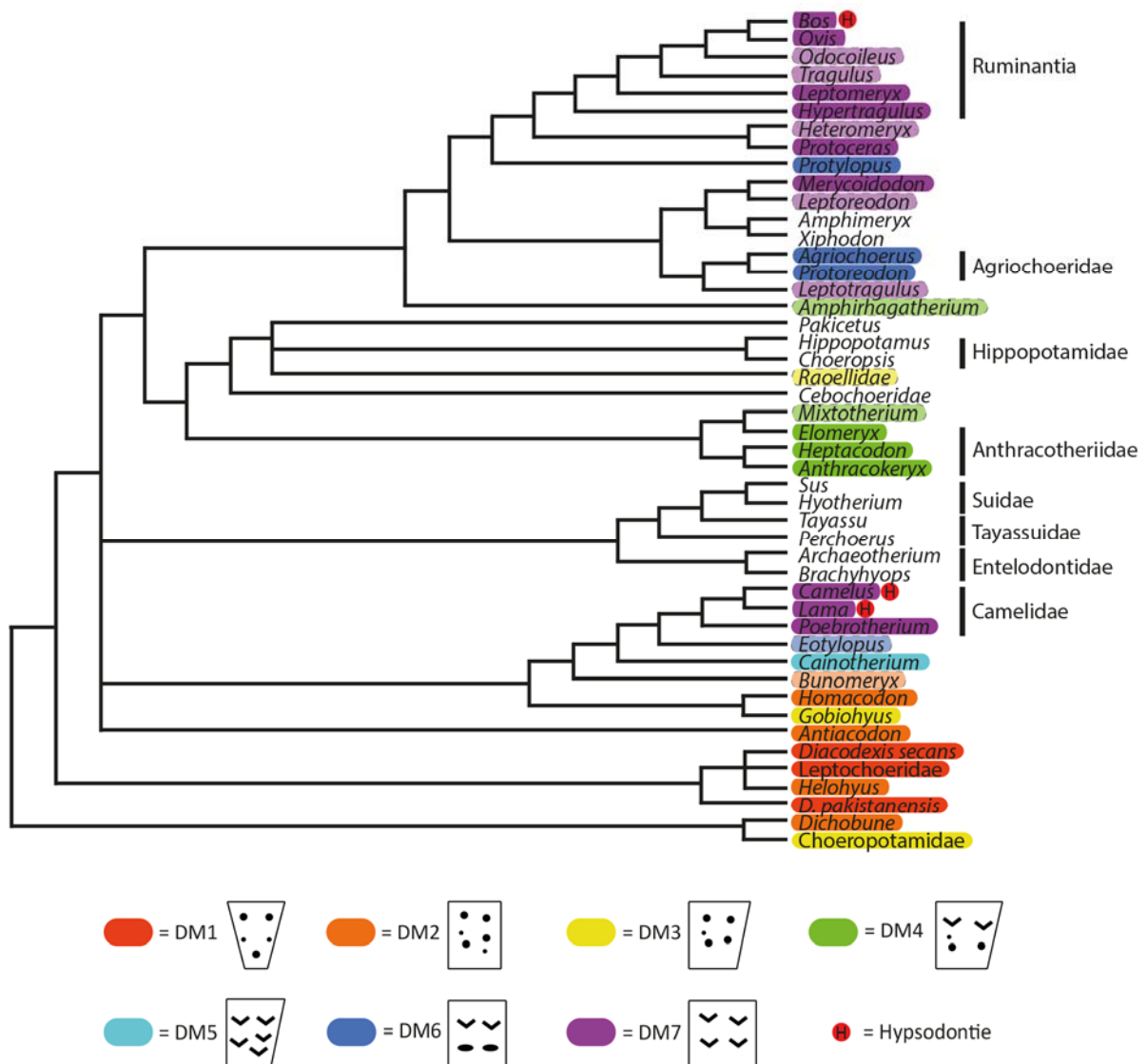


Abb. 109: Auftreten der dentalen Morphotypen innerhalb der Artiodactyla. Verblasste Farben und eine gestrichelte Kontur deuten an, dass zu diesen Taxa kein Originalmaterial untersucht wurde, sondern Angaben aus der Literatur herangezogen wurde. Die nicht farblich markierten Taxa sind nicht in die sieben Morphotypen dieser Studie einzuordnen (siehe Abb. 111).

Dadurch wird deutlich, dass die sieben Morphotypen evolutive Stadien in der Entwicklung der Paarhufer repräsentieren, die, obwohl keine direkte Entwicklungslinie mit den untersuchten Taxa verfolgt wurde, eine Entwicklung von der evolutiven Basis ausgehend zu weiter abgeleiteten Taxa aufzeigen. Des Weiteren ist erkennbar, dass der am höchsten abgeleitete, vollständig selenodonte Morphotyp 7 häufig und in verschiedenen Linien (Tylopoda, Ruminantia) auftritt. Dies zeigt, dass die Molaren der Paarhufer mehrfach Adaptionen zum Aufschluss faseriger, pflanzlicher Nahrung erfahren haben. Zahlreiche Taxa mit vierhöckerigen, selenodonten Molaren haben hypsodonte Zähne entwickelt (siehe auch Kapitel 7.2). Da der Morphotyp 7 sich in dieser Studie lediglich auf brachydonte Molaren bezieht, wäre eine zukünftige Analyse unter Berücksichtigung hypsodonter Zähne erstrebenswert. Auch eine Untersuchung von speziellen selenodonten Zahnformen wie *Bos*, bei dem eine Faltung der Schmelzbänder bei gleichzeitiger Abflachung des Reliefs vorliegt, wäre in diesem Rahmen interessant.

Die nicht farbig markierten Taxa in dem Kladogramm zeigen, dass die im Rahmen dieser Studie definierten Morphotypen nur einen Teil der morphologischen Vielfalt in dem Molarengebiss der Artiodactyla repräsentieren. *Amphimeryx* und *Xiphodon* haben selenodonte Molaren, die Höcker der oberen Zähne sind ungefähr spiegelbildlich zu denen von *Caenomeryx* (Dentaler Morphotyp 5) angeordnet (Abb. 110). Eine Untersuchung der Kaufunktionen dieses Morphotyps in dieser Studie wäre wünschenswert gewesen, scheiterte jedoch an der Materialverfügbarkeit. Eine zukünftige Analyse von Taxa dieses Morphotyps ist erstrebenswert. Auch die oberen Molaren der anderen, nicht in die sieben definierten Morphotypen einzuordnenden, Taxa lassen sich schematisch darstellen (Abb. 111).

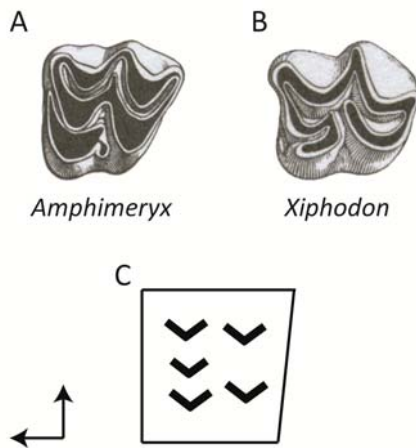


Abb. 110: A: *Amphimeryx murinus* (MHNL Gg 496, M1). B: *Xiphodon gracile* (USTL Esc 1214, M1). C: Schematischer dentaler Morphotyp. Abbildungen von *Amphimeryx* und *Xiphodon* aus Erfurt und Métais (2007). Nicht Maßstabsgetreu.

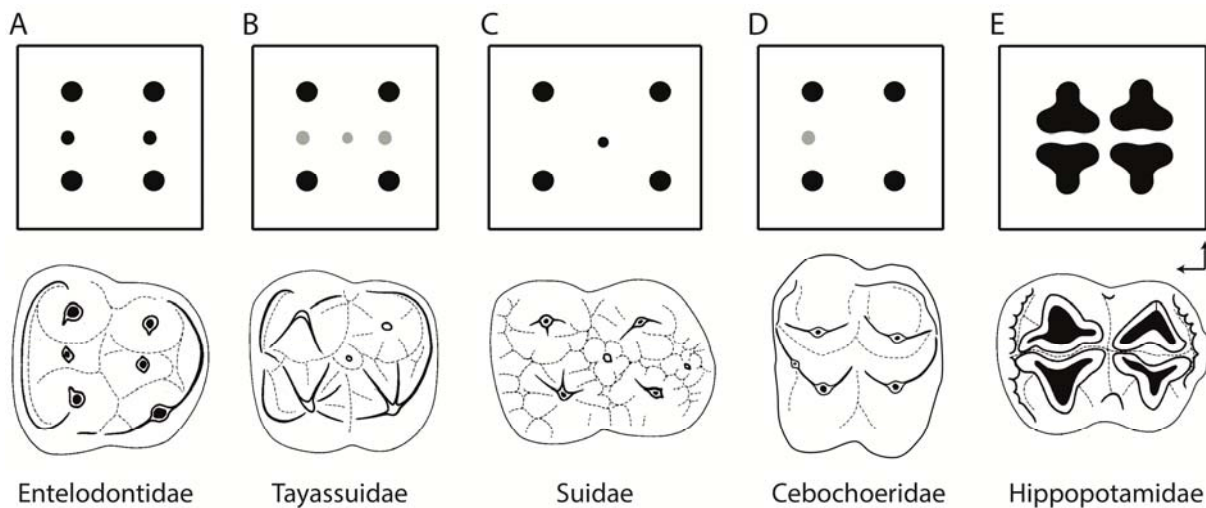


Abb. 111: Dentale Morphotypen der oberen Molaren einiger bunodonter Taxa, die mit den in dieser Arbeit definierten Morphotypen nicht erfasst werden. Grau eingezeichnete Höcker deuten darauf hin, dass Höcker an diesen Positionen ausgebildet sein können, aber nicht zwangsläufig bei allen Gattungen der Gruppen vorhanden sind. A: *Archaeotherium*, B: *Tayassu*, C: *Sus*, D: *Cebochoerus*, E: *Choeropsis*. Zahnschemen von *Archaeotherium*, *Tayassu*, *Sus* und *Choeropsis* aus Thenius (1989). Nicht maßstabsgetreu abgebildet.

Diese Gattungen, die als Repräsentanten für die Gruppen stehen, denen sie angehören (Entelodontidae, Tayassuidae, Suidae, Cebochoeridae, Hippopotamidae), weisen bunodonte Molaren in verschiedenen Variationen auf. Innerhalb der Suidae treten außerdem einige spezielle Zahnformen auf, wie die bilophodonten Molaren von *Listriodon* (Abb. 112 A) oder die polybunodonten bzw. columnaren, hypsodonten dritten Molaren

von *Phacochoerus* (Abb. 112 B). Eine zukünftige Analyse der Kaufunktionen dieser Morphotypen ist ebenso erstrebenswert, um die Bandbreite der Molaren der Artiodactyla in funktioneller Hinsicht vollständig zu erfassen. Auch in Hinsicht auf die evolutive Entwicklung der Molaren und damit verbundener Kaufunktionen innerhalb der Suiformes wären weitere Untersuchungen wünschenswert. *Pakicetus*, in der abgebildeten Phylogenie einziger Vertreter der Cetacea, steht basal in dieser Gruppe und zeigt bereits Anpassungen an die piscivore Ernährungsweise (Gingerich und Russell 1990). Die Wale weisen nicht nur in der Bezahnung extreme Spezialisierungen auf, und sollten daher gesondert betrachtet werden.

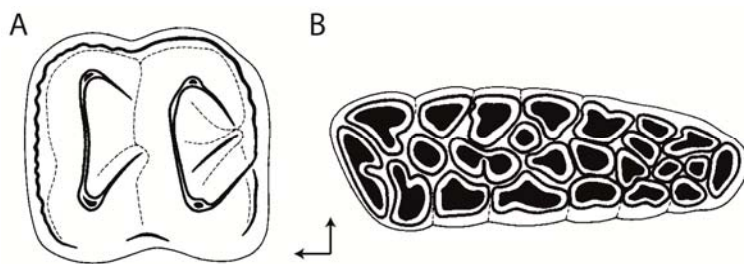


Abb. 112: Schematische Darstellung der Molaren von *Listriodon* (A, M2) und *Phacochoerus* (B, M3). Aus Thenius (1989). Nicht maßstabsgetreu abgebildet.

8. Zusammenfassung und Schlussfolgerungen

Bereits in der frühen Evolution der Artiodactyla war eine bemerkenswerte Vielfalt an Zahnformen und damit verbundenen unterschiedlichen Funktionen entwickelt. Die Transformation zum selenodonten Gebiss hat in verschiedenen Linien der Artiodactyla konvergent stattgefunden. Die vorliegende Studie gibt einen Einblick in die dentale Vielfalt der frühen Paarhufer und zeigt anhand von bunodonten, bunosenodonten und selenodonten Zähnen verschiedene Evolutionsstadien der Kaufunktion dieser auf. Zusammengefasst lassen sich die Ergebnisse folgendermaßen darstellen:

- *Diacodexis* (Morphotyp 1), als frühester Vertreter der Artiodactyla, zeigt einen zweiphasigen *power stroke*, der durch einen Richtungs- und Neigungswechsel des Unterkiefers nach der zentralen Okklusion gekennzeichnet ist. Die Kaubewegung enthält eine starke laterale Komponente. *Diacodexis* zeigt eine Differenzierung der Kaufunktionen in eine schneidend-scherende und eine quetschende Komponente. Die Effizienz der quetschenden Funktion durch Protocon/Talonid und Hypoconid/Trigon ist durch die laterale Komponente in der Bewegung abgeschwächt. Stattdessen gewinnt die schneidend-scherende Funktion an den bukkalen Höckern der oberen Molaren an Bedeutung im Vergleich zum ursprünglichen tribosphenischen Molaren (z.B. *Didelphis*). Hier ist die laterale Komponente deutlich schwächer ausgebildet. Die Ergebnisse deuten auf einen gewissen Anteil an strukturellen Pflanzenteilen im Nahrungsspektrum von *Diacodexis* hin.
- *Dichobune* und *Helohyus* (Morphotyp 2) haben einen ähnlichen *power stroke* wie *Diacodexis*. Er ist zweiphasig und zeigt einen Richtungs- und Neigungswechsel zwischen Phase I und II. Der zusätzlich entwickelte Hypocon hat bei beiden Taxa keinen

Einfluss auf die Kaubewegung. Es sind jedoch teilweise Facetten auf dem Hypocon entwickelt, die den Kontakt zum Antagonisten belegen, so dass die quetschende Funktion in der zentralen Okklusion und der Phase II vermutlich effizienter war als bei *Diacodexis*. Auch die insgesamt stumpferen Höcker geben Hinweis auf einen höheren Anteil reproduktiver Pflanzenteile im Vergleich zu *Diacodexis*.

- Bei *Gobiohyus* (Morphotyp 3) kommt es zur Vergrößerung und Verschiebung des Metaconulus in die distolinguale Position. Gleichzeitig sind die bukkalen, spitzen und scharfgratigen Höcker ectolophartig entwickelt und ein kräftiges Parastyl ausgebildet, wodurch die Schmelzkanten länger sind, als bei den anderen bunodonten Taxa. Trotz einer ähnlichen Kaubewegung wie bei *Diacodexis*, *Dichobune* und *Helohyus* ist dadurch eine Effizienzsteigerung der schierend-schneidenden Funktion erreicht, so dass ein höherer Anteil struktureller Pflanzenteile in der Nahrung wahrscheinlich ist. Doch auch die quetschende Funktion der Phase II ist durch den verschobenen Metaconulus im Vergleich zu *Diacodexis* gesteigert, so dass vermutlich auch reproduktive Pflanzenteile einen Teil der Nahrung gebildet haben.
- *Elomeryx* (Morphotyp 4) und *Gobiohyus* sind sich in der Anzahl und Anordnung der Höcker auf den oberen Molaren ähnlich, jedoch sind die bukkalen Höcker bei *Elomeryx* vollständig selenodont ausgebildet. Die Kaubewegung ist ebenfalls ähnlich, zweiphasig mit Änderung von Bewegungsrichtung und Neigung. Die Schmelzkanten werden durch die selenodonte Höckerform und die Abnutzung verdoppelt. Die schierend-schneidende Funktion der Phase I ist damit in ihrer Effizienz gesteigert und damit erhöht sich der Anteil an strukturellen Pflanzenteilen in der Nahrung vermutlich ebenso. Die quetschende Funktion der zentralen Okklusion und Phase II büßt an Effizienz ein, da kein Talonidbecken auf den unteren Molaren vorhanden ist. Das

Hypoconid quetscht jedoch weiterhin Nahrung in das auch bereits leicht reduzierte aber noch vorhandene Trigonbecken, so dass die quetschende Funktion der Phase II auch bei *Elomeryx*, wenn auch in abgeschwächter Form, stattfindet.

- *Caenomeryx* (Morphotyp 5) bildet mit seiner Höckerkonstellation eine Ausnahme unter den Paarhufern. Obwohl die Bewegung des *power stroke* sich schon an die vierhöckeriger, selenodonter Molaren annähert (kein Richtungswechsel, keine zentrale Okklusion), kommt es durch den subzentral stehenden mesialen Grat des nach distal verschobenen Protocons zu einer Veränderung der Neigung nach der maximalen Verzahnung. Damit ist ein zweiphasiger *power stroke* vorhanden, dessen zwei Phasen jedoch nicht durch die zentrale Okklusion getrennt werden. Die scherschneidende Funktion ist durch die vielen selenodonten Höckergrate die vorherrschende Komponente des Kauvorgangs. Somit würde man von einer eher durch strukturelle Pflanzenteile dominierten Nahrung ausgehen. Da jedoch der Energiebedarf so kleiner Säugetiere dadurch allein schwer zu decken ist, scheint ein erweitertes Nahrungsspektrum wahrscheinlich, welches auch Früchte, Samen, Triebe und unter Umständen sogar Insekten umfasste.
- *Agriochoerus* (Morphotyp 6) hat vierhöckerige Molaren ohne Beckenstrukturen. Die bukkalen Höcker der oberen Molaren sind selenodont, die lingualen Höcker bunosenodont. Der *power stroke* ist in Phase Ia und Ib unterteilt, angezeigt durch eine Inklinationsänderung in der Phase Ib, und insgesamt stark lateral gerichtet und relativ flach. Die Umgestaltung der lingualen Höcker der oberen Molaren zu einer mehr selenodonten Form, zusätzlich zu den selenodonten bukkalen Höckern, bewirkt eine Effizienzsteigerung der scherschneidenden Funktion der Zähne. Das deutet auf eine Konzentration auf die strukturellen Pflanzenteile in der Ernährung hin. Diese

Entwicklung passt zu der vermutlich scansorialen Lebensweise von *Agriochoerus*, die eine hauptsächlich folivore Nahrung wahrscheinlich macht.

- *Poebrotherium* (Morphotyp 7) zeigt eine gleichförmige Kaubewegung ohne jegliche Änderung von Richtung oder Neigung während des *power stroke*. Die Phasen I und II sind zu einer Bewegung kombiniert und sowohl durch die Bewegung als auch durch die funktionellen Prozesse nicht voneinander trennbar. Alle Höcker der Molaren sind vollständig selenodont. Dadurch sind die schierend-schneidenden Strukturen auf der gesamten Zahnoberfläche annähernd verdoppelt und die Effizienz der schneidenden Funktion damit deutlich gesteigert. Das deutet auf einen vorwiegend von strukturellen Pflanzenteilen dominierte Nahrung hin.
- Da der *power stroke* eine durch die Form der Molaren bestimmte Bewegung ist, wird angenommen, dass ähnliche Zahnformen eine ähnliche Bewegungsbahn des Unterkiefers mit sich bringen. Davon ausgehend wird angenommen, dass die rekonstruierten Unterkieferbewegungen auf Taxa des gleichen Morphotyps übertragbar sind.

Aus den Ergebnissen dieser Studie lassen sich die folgenden Schlussfolgerungen ableiten:

- An der Basis der Artiodactyla steht mit *Diacodexis* ein Taxon mit einem wenig abgeleiteten, tribosphenischen Gebiss. Es wird ein für diese Zahnform typischer zweiphasiger *power stroke* mit differenzierten funktionellen Prozessen ausgeführt. Die laterale Bewegungskomponente ist stark ausgeprägt.
- Die Phase II des *power stroke*, die zu Beginn der Paarhuferevolution noch sehr deutlich ausgeprägt ist, verliert mit der Entwicklung der Selenodontie an Bedeutung. Bei Formen, die bereits selenodonte bukkale Höcker im oberen

Molaren haben, ist die zweite Phase durch die Reduktion der Beckenstrukturen weniger stark ausgeprägt als die erste Phase (*Elomeryx*, *Caenomeryx*).

- Mit dem vierhöckerigen, selenodonten Zahn, der auch bei den modernen Artiodactyla mit verschiedenen Modifikationen entwickelt ist, kommt es zu einer Vereinheitlichung der Kaubewegung – die Phasen I und II sind kombiniert und weder durch unterschiedliche Bewegungen des Unterkiefers noch durch funktionelle Prozesse voneinander zu trennen.
- Durch die Selenodontie kommt es neben der Vereinheitlichung der Kaubewegung zu einer stark ausgeprägten Stereotypie der Kaubewegung, die durch die komplexen Höckerstrukturen bedingt ist. Diese bewirken eine strikte Führung des Unterkiefers während des *power stroke*. Sichtbar wird sie in einheitlich ausgebildeten Facetten. Mit der strikten Führung ist eine Effizienzsteigerung des Mastikationsvorgangs verbunden.
- Je nach Reliefunterschieden zwischen den bukkalen und lingualen Höckern selenodonter Molaren kann es Inklinationsveränderungen geben, die jedoch keine Phasentrennung bedeuten. Es finden keine unterscheidbaren funktionellen Prozesse statt, so dass in diesen Fällen von Phase Ia und Ib gesprochen werden muss.
- Mit der Veränderung der Zahnform wird die Quetschfunktion, welche in der tribosphenischen Konfiguration durch Protocon/Talonid und Hypoconid/Trigon ausgeführt wird, auf andere Strukturen verlagert. Im selenodonten Zahn kommt es zur Quetschung/Reibung von Nahrung, die jedoch zwischen den Schmelzflächen und ausgekolkten Dentinbecken der selenodonten Höckergrate stattfindet. Diese Strukturen arbeiten grundlegend anders als die ursprüngliche Mörser/Pistill-Struktur des tribosphenischen Zahns. Insgesamt tritt die

Quetschfunktion am selenodonten Zahn gegenüber der schierend-schneidenden Komponente in den Hintergrund.

- Mit der Selenodontie kommt es zu einer Verschiebung der funktionalen Wirksamkeit der Zahnoberfläche. Bei den bunodonten Taxa liegen die funktionalen Strukturen auf der primären Kronenform und verlieren mit der Abnutzung an Effizienz. Selenodonte Zähne dagegen haben eine sekundäre funktionale Kronenform, die erst durch die Abnutzung der Zähne ihre maximale Effizienz erlangt. Die Verschiebung zur sekundären funktionalen Kronenform ist Voraussetzung für die später bei vielen Paarhufern auftretende Hypsodontie.
- Mit der Entwicklung der Seledontie verlieren die einzelnen Facettenpaare mit ihren jeweiligen speziellen Funktionen an Bedeutung. Stattdessen sind die gesamten Oberflächen der oberen und unteren Molaren als funktionelle Einheit zu betrachten. Dies wird durch die mehrfachen Kontakte von Facetten mit dem Antagonisten deutlich.
- Mit der Entwicklung der Selenodontie geht eine Verschiebung im Nahrungsspektrum einher. *Diacodexis* und andere basale, bunodonte Formen ernährten sich vermutlich zu einem großen Teil von reproduktiven Pflanzenteilen wie Früchten, Samen und Nüssen und nur zu einem untergeordneten Teil von strukturellen Pflanzenteilen. Die Selenodontie und die damit verbundene Verlängerung und Verdoppelung der Schmelzkanten und Verstärkung der schneidenden Funktion deutet auf einen steigenden Anteil der strukturellen Pflanzenteile hin, so dass dieser vermutlich schließlich überwiegt. Eine Ernährung, die ausschließlich aus strukturellen Pflanzenteilen besteht, ist häufig mit Hypsodontie verknüpft.

- Das Konzept der Morphotypen ist nützlich, um den verschiedenen in der frühen Paarhuferevolution auftretenden Molarenformen unterschiedliche Kaufunktionen zuzuordnen. Allerdings werden Reliefunterschiede dabei nicht berücksichtigt, obwohl diese Einfluss auf die Kaubewegung, insbesondere die Neigung des Unterkiefers, haben können. Die hier vorgestellten Morphotypen sind nicht ohne weiteres auf andere Tiergruppen übertragbar. Exemplarisch konnte gezeigt werden, dass das Konzept der Morphotypen innerhalb eines Taxons, auch von hoher hierarchischer Position, anwendbar ist. Eine Ausweitung innerhalb der Artiodactyla und auf andere Großgruppen der Säugetiere ist daher erstrebenswert.

9. Danksagung

Ich danke meinen Betreuern Prof. Dr. em. Wighart von Koenigswald und Prof. Dr. Thomas Martin für die Möglichkeit, dieses Projekt unter ihrer Betreuung in der DFG-Forschergruppe 771 verwirklichen zu dürfen, sowie für die stete Offenheit für Gespräche und Diskussionen. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) danke ich für die Finanzierung des Projektes und die großartige Möglichkeit nicht nur eine Doktorarbeit zu schreiben, sondern diese auch auf (inter-)nationalen Konferenzen präsentieren zu können. Wesentlich für die Umsetzung des Projekts war der Zugang zu fossilem Material in diversen Sammlungen. Ich bedanke mich daher bei allen Sammlungsbetreuern, die mir den Zugang und auch die Erlaubnis ausgewählte Stücke abzuformen in den Sammlungen ihrer Institute oder Museen erteilt haben: Judy Galkin (AMNH, New York), Gertrud Rößner (BSPG, München), Amy Henrici (CMNH, Pittsburgh), Ken Rose (FAE, Baltimore), Loic Costeur (NMB, Basel), David Bohaska (NMNH, Washington, D.C.). Den Mitgliedern der DFG-Forschergruppe 771 danke ich für hilfreiche Diskussionen und Anregungen. Besonderer Dank gilt dabei Dr. Julia Schultz, die mir Einführungen in verschiedene Computerprogramme gegeben und den Umgang mit dem Mikro-CT-Gerät gelehrt hat. Darüber hinaus hatte sie immer ein offenes Ohr für Fragen und Probleme jeglicher Art. Georg Oleschinski danke ich für die Erstellung von Fotos. Den studentischen Hilfskräften Thomas Engler, Leonardo Groten und Stefanie Schnaidt danke ich für die Erstellung von Mikro-CT-Scans und Literaturbeschaffung.

Meinen Freundinnen Marianne Koch und Sashima Läbe danke ich für die Hilfe bei der Korrektur der Arbeit, sowie die ganze gemeinsame Zeit, die wir in Bonn verbracht haben. Zu guter Letzt und besonders herzlich bedanke ich mich bei meiner Familie. Meinen

lieben Eltern danke ich für ihre Geduld mit mir und die hilfreichen Gespräche und unterstützenden Worte in schwierigen Situationen. Auch bei meinen Schwiegereltern möchte ich mich für ihre Unterstützung jeglicher Art bedanken. Meinem lieben Mann, Achim, danke ich für seine Unterstützung, das Korrekturlesen und die wertvollen Anregungen und Diskussionen. Ich bin dankbar, dass wir diese in vielerlei Hinsicht aufregende Zeit gemeinsam verbringen konnten. Ein ganz besonderer Dank geht an meinen lieben Sohn Theodor – du hast mich Nachmittag für Nachmittag mit in deine Welt genommen, in der eine Doktorarbeit nicht existierte und die Gedanken frei waren.

10. Literaturverzeichnis

- Anders, U. (2011): Funktionsmorphologische Veränderungen und Funktionalitätserhaltung in bunodonten, selenodonten und secodonten Gebissen. Dissertation, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn.
- Anthony, M.R.L. und R.F. Kay (1993): Tooth form and diet in ateline and alouattine primates: reflections on the comparative method. - *American Journal of Science* 293(A): 356-382.
- Arnason, U., A. Gullberg, S. Gretarsdottir, B. Ursing und A. Janke (2000): The Mitochondrial Genome of the Sperm Whale and a New Molecular Reference for Estimating Eutherian Divergence Dates. - *Journal of Molecular Evolution* 50: 569-578.
- Barbour, M.E. und G.D. Rees (2006): The role of erosion, abrasion and attrition in tooth wear. - *Journal of Clinical Dentistry* 17(4): 88-93.
- Bärmann, E.V. und G.E. Rößner (2011): Dental nomenclature in Ruminantia: Towards a standard terminological framework. - *Mammalian Biology* 76: 762-768.
- Beard, K.C. (1998): East of Eden: Asia as an important center of taxonomic origination in mammalian evolution. In: Beard, K. C. und M. R. Dawson: Dawn of the Age of Mammals in Asia, 34, *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*, 5-39.
- Boisserie, J.-R. (2005): The phylogeny and taxonomy of Hippopotamidae (Mammalia: Artiodactyla): a review based on morphology and cladistic analysis. - *Zoological Journal of the Linnean Society* 143: 1-26.
- Boisserie, J.-R. und F. Lihoreau (2006): Emergence of Hippopotamidae: New Scenarios. - *Comptes Rendus Palévol* 5: 749-756.
- Bravard, A. (1828): Monographie de la montagne de Perrier près d'Issoire (Puy-de-Dôme) et de deux espèces du genre *Felis*, découvert dans l'une de ces couches d'alluvion. Paris, 1-147.
- Brunet, M. und J. Sudre (1980): Deux nouveaux dichobunidés (Artiodactyla, Mammalia) de l'Oligocène inférieur d'Europe. I, II. - *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Serie B* 83: 121-143.
- Butler, P.M. (1952a): The milk-molars of Perissodactyla, with remarks on molar occlusion. - *Proceedings of the Zoological Society of London* 121(4): 777-817.

- Butler, P.M. (1952b): Molarization of the premolars in the Perissodactyla. - Proceedings of the Zoological Society of London 121(4): 819-843.
- Butler, P.M. (1961): Relationships between upper and lower molar patterns. - International Colloquium on the Evolution of Lower and Non Specialized Mammals - Koninklijke Vlaamse Academie voor Wetenschappen, Letteren en Schone Kunsten van België, Klasse der Wetenschappen: 117-126.
- Butler, P.M. (1972): Some functional aspects of molar evolution. - Evolution 26: 474-483.
- Butler, P.M. (1973): Molar wear facets of Early Tertiary North American Primates. Symposia of the Fourth International Congress of Primatology. Zingesser, M. R. Portland, Oregon, Karger. 3: 1-27.
- Butler, P.M. (1978): Molar cusp nomenclature and homology. In: Butler, P. M. und K. A. Joysey: Development, Function and Evolution of Teeth, Academic Press, London: 439-454.
- Butler, P.M. (1981): Developments from the tribosphenic pattern. In: Osborn, J. W.: Dental Anatomy and Embryology. A companion to Dental Studies, Blackwell Scientific Publications, Oxford: 341-348.
- Camp, C.L. und V.L. Van der Hoof (1940): Bibliography of fossil vertebrates 1928-1933. - Geological Society Special Publication 27: 1-503.
- Carroll, R.L. (1988): Vertebrate Paleontology and Evolution. W. H. Freeman and Company, New York, 698.
- Coombs, M.C. (1983): Large Mammalian Clawed Herbivores: A Comparative Study. - Transactions of the American Philosophical Society 73(7): 1-96.
- Coombs, M.C. und W.P. Coombs (1977a): Dentition of *Gobiohyus* and a reevaluation of the Helohyidae (Artiodactyla). - Journal of Mammalogy 58(3): 291-308.
- Coombs, W.P. und M.C. Coombs (1977b): The origin of anthracotheres. - Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte 10: 584-599.
- Cope, E.D. (1882): The oldest Artiodactyl. - American Naturalist 16: 71.
- Costa, R.L., jr. und W.S. Greaves (1981): Experimentally produced tooth wear facets and the direction of jaw motion. - Journal of Paleontology 55(3): 635-638.
- Crompton, A.W. (1971): The origin of the tribosphenic molar. In: Kermack, D. M. und K. A. Kermack: Early Mammals, Academic Press Inc., 65-87.

- Crompton, A.W. und K.M. Hiiemae (1970): Molar occlusion and mandibular movements during occlusion in the American opossum, *Didelphis marsupialis* L. - Zoological Journal of the Linnean Society 49: 21-47.
- Cuvier, G. (1822): Recherches sur les ossements fossiles, tome V, 2ème partie, contenant les ossements de reptiles et le résumé général, 2nd edition., Paris, 542.
- Ducrocq, S., Y. Chaimanee, V. Suteethorn und J.-J. Jaeger (1997): First discovery of Helohyidae (Artiodactyla, Mammalia) in the Late Eocene of Thailand: a possible transitional form for Anthracotheriidae. - Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science 325(5): 367-372.
- Ducrocq, S. und F. Lihoreau (2006): The occurrence of bothriodontines (Artiodactyla, Mammalia) in the Paleogene of Asia with special reference to *Elomeryx*: Paleobiogeographical implications. - Journal of Asian Earth Sciences 27: 885-891.
- Eccles, J.D. (1982): Tooth Surface Loss from Abrasion, Attrition and Erosion. - Dental Update 9(7): 373-381.
- Engels, S. (2011): Funktionelle und morphologische Transformationen der Molaren bei frühen Hippomorpha im Hinblick auf den Mastikationsprozess. Dissertation, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn.
- Erfurt, J. und G. Métais (2007): Endemic European Paleogene Artiodactyls. In: Prothero, D. R. und S. E. Foss: The Evolution of Artiodactyls, The Johns Hopkins University Press, Baltimore: 59-84.
- Estravis, C. und D.E. Russell (1989): Découverte d'un nouveau *Diacodexis* (Artiodactyla, Mammalia) dans l'Eocene inferieur de Sil Veirinha, Portugal. - Palaeovertebrata 19(1): 29-44.
- Filhol, H. (1882): Découverte de nouveaux genres de mammifères fossiles ans les dépôts de phosphate de chaux du Quercy. - Comptes Rendus de l'Académie des Sciences 94: 138-139.
- Fortelius, M. (1985): Ungulate cheek teeth: development, functional, and evolutionary interrelations. - Acta Zoologica Fennica 180: 1-76.
- Foss, S.E. (2007): Family Helohyidae. In: Prothero, D. R. und S. E. Foss: The Evolution of Artiodactyls, Johns Hopkins University Press, Baltimore: 367.
- Franzen, J.L. und G. Krumbiegel (1980): *Messelobunodon ceciliensis* n.sp. (Mammalia, Artiodactyla) - ein neuer Dichobunide aus der mitteleozänen Fauna des Geiseltals bei Halle (DDR). - Zeitschrift für Geologische Wissenschaften 8: 1585-1592.

- Gatesy, J. und P. Arctander (2000): Molecular evidence for the phylogenetic affinities of Ruminantia. In: Vrba, E. S. und G. B. Schaller: Antelopes, Deer, and Relatives: Fossil Record, Behavioral Ecology, Systematics and Conservation, Yale University Press, New Haven, Connecticut: 143-155.
- Gatesy, J., C. Hayashi, M.A. Cronin und P. Arctander (1996): Evidence from Milk Casein Genes that Cetaceans are Close Relatives of Hippopotamid Artiodactyls. - *Molecular Biology and Evolution* 13(7): 954-963.
- Gatesy, J., M.C. Milinkovitch, V.G. Waddell und M.J. Stanhope (1999): Stability of Cladistic Relationships between Cetacea and Higher-Level Artiodactyl Taxa. - *Systematic Biology* 48(1): 6-20.
- Gazin, C.L. (1955): A review of the Upper Eocene Artiodactyla of North America. - *Smithsonian Miscellaneous Collections* 128(8): 1-94.
- Geisler, J.H. (2001): New Morphological Evidence for the Phylogeny of Artiodactyla, Cetacea, and Mesonychidae. - *American Museum Novitates* 3344(40): 1-53.
- Geisler, J.H., J.M. Theodor, M.D. Uhen und S.E. Foss (2007): Phylogenetic Relationships of Cetaceans to Terrestrial Artiodactyls. In: Prothero, D. R. und S. E. Foss: *The Evolution of Artiodactyls*, Johns Hopkins University Press, Baltimore: 19-31.
- Geisler, J.H. und M.D. Uhen (2003): Morphological support for a close relationship between hippos and whales. - *Journal of Vertebrate Paleontology* 23(4): 991-996.
- Geisler, J.H. und M.D. Uhen (2005): Phylogenetic Relationships of Extinct Cetartiodactyls: Results of Simultaneous Analyses of Molecular, Morphological, and Stratigraphic Data. - *Journal of Mammalian Evolution* 12(1-2): 145-160.
- Gentry, A.W. und J.J. Hooker (1988): The phylogeny of the Artiodactyla. In: Benton, M. J.: *The Phylogeny and Classification of Tetrapods, Volume 2: Mammals*, 35B, Clarendon Press, Oxford: 235-272.
- Gervais, P. (1848-1852): *Zoologie et Paléontologie francaises (animaux vertébrés) ou Nouvelles Recherches sur les Animaux Vivants et Fossiles de la France*. Arthus Bertrand, Paris, 271.
- Gervais, P. (1873): Mammifères dont les ossements accompagnent les dépôts de chaux phosphatée des départements de Tarn-et-Garonne et du Lot. - *Journal de Zoologie* 2: 356-380.

- Gill, T. (1872): Arrangement of the families of mammals and synoptical tables of characters of the subdivisions of mammals. - Smithsonian Miscellaneous Collections 230(11): 1-98.
- Gingerich, P.D. und D.E. Russell (1990): Dentition of Early Eocene *Pakicetus* (Mammalia, Cetacea). - Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan 28(1): 1-20.
- Gould, S.J. und E.S. Vrba (1982): Exaptation - A Missing Term in the Science of Form. - Paleobiology 8(1): 4-15.
- Greaves, W.S. (1973): The inference of jaw motion from tooth wear facets. - Journal of Paleontology 47: 1000-1001.
- Grippo, J.O., M. Simring und S. Schreiner (2004): Attrition, abrasion, corrosion and abfraction revisited: A new perspective on tooth surface lesions. - Journal of the American Dental Association 135: 1109-1118.
- Hassanin, A. und E.J. Douzery (1999): The Tribal Radiation of the Family Bovidae (Artiodactyla) and the Evolution of the Mitochondrial Cytochrome *b* Gene. - Molecular Phylogenetics and Evolution 13(2): 227-243.
- Hassanin, A. und E.J.P. Douzery (2003): Molecular and Morphological Phylogenies of Ruminantia and the Alternative Position of the Moschidae. - Systematic Biology 52(2): 206-228.
- Hay, O.P. (1902): Bibliography and Catalogue of the Fossile Vertebrata of North America. - Bulletin of the United States Geological Survey 179: 1-868.
- Herring, S.W. und R.P. Scapino (1973): Physiology of feeding in miniature pigs. - Journal of Morphology 141: 427-460.
- Hiiemae, K.M. (1967): Masticatory Function in the Mammals. - Journal of Dental Research 46: 883-893.
- Hiiemae, K.M. (1976): Masticatory Movements in Primitive Mammals. In: Anderson, D. J. und B. Matthews: Mastication, John Wright & Sons, Bristol: 105-118.
- Hiiemae, K.M. (1978): Mammalian Mastication: a review of the activity of the jaw muscles and the movements they produce in chewing. In: Butler, P. M. und K. A. Joysey: Development, Function and Evolution of Teeth, Academic Press, London: 359-398.

- Hiiemae, K.M. und R.F. Kay (1973): Evolutionary trends in the dynamics of primate mastication. In: Montagna, W.: Symposia of the Fourth International Congress of Primatology, 3, Basel: 28-64.
- Honey, J.G., J.A. Harrison, D.R. Prothero und M.S. Stevens (1998): Camelidae. In: Janis, C. M., K. M. Scott und L. L. Jacobs: Evolution of Tertiary Mammals of North America, Volume 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulatelike Mammals, Cambridge University Press, Cambridge: 439-462.
- Hunter, J.P. und J. Jernvall (1995): The hypocone as a key innovation in mammalian evolution. - Proceedings of the National Academy of Sciences 92: 10718-10722.
- Hürzeler, J. (1936): Osteologie und Odontologie der Caenotheriden. - Abhandlungen der Schweizerischen Palaentologischen Gesellschaft 58: 1-111.
- Irwin, D.M. und U. Arnason (1994): Cytochrome *b* Gene of Marine Mammals: Phylogeny and Evolution. - Journal of Mammalian Evolution 2(1): 37-55.
- Janis, C.M. (1976): The Evolutionary Strategy of the Equidae and the Origins of Rumen and Cecal Digestion. - Evolution 30(4): 757-774.
- Janis, C.M. (1979): Mastication in the hyrax and its relevance to ungulate dental evolution. - Paleobiology 5(1): 50-59.
- Janis, C.M. (1988): An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals, and the correlation of these factors with dietary preference. Teeth Revisited: Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology. Russell, D. E., J.-P. Santoro und D. Sigogneau-Russell. Paris, Memoirs de Musée National d'Histoire Naturelle (C). 53.
- Janis, C.M. (1990): The correlation between diet and dental wear in herbivorous mammals, and its relationship to the determination of diets of extinct species. In: Boucot, A. J.: Evolutionary Paleobiology of Behaviour and Coevolution, Elsevier Science, Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo: 241-273.
- Janis, C.M. (2007): Artiodactyl Paleoecology and Evolutionary Trends. In: Prothero, D. R. und S. E. Foss: The Evolution of Artiodactyls, The Johns Hopkins University Press, Baltimore: 292-302.
- Janis, C.M., J.A. Effinger, J.A. Harrison, J.G. Honey, D.G. Kron, B. Lander, E. Manning, D.R. Prothero, M.S. Stevens, R.K. Stucky, S.D. Webb und D.B. Wright (1998a): Artiodactyla. In: Janis, C. M., K. M. Scott und L. L. Jacobs: Evolution of Tertiary Mammals of North America, Volume 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulatelike Mammals, Cambridge University Press, Cambridge: 337-357.

- Janis, C.M. und M. Fortelius (1988): On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors. - *Biological Reviews* 63(1): 197-230.
- Janis, C.M., K.M. Scott und L.L. Jacobs (1998b): *Evolution of Tertiary Mammals of North America. Volume 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulatelike Mammals.* Cambridge University Press, Cambridge, 691.
- Jernvall, J. (1995): Mammalian molar cusp patterns: Developmental mechanisms of diversity. - *Acta Zoologica Fennica* 198: 1-61.
- Kallen, F.C. und K. Gans (1972): Mastication in the Little Brown Bat, *Myotis lucifugus*. - *Journal of Morphology* 136: 385-420.
- Kalthoff, D.C. (2011): Microstructure of dental hard tissues in fossil and recent xenarthrans (Mammalia: Folivora and Cingulata). - *Journal of Morphology* 272(6): 641-61.
- Kay, R.F. (1975): The functional adaptations of primate molar teeth. - *American Journal of Physical Anthropology* 43: 195-216.
- Kay, R.F. (1977): The evolution of molar occlusion in the Cercopithecidae and early Catharines. - *American Journal on Physical Anthropology* 46: 327-352.
- Kay, R.F. (1978): Molar Structure and Diet in Extant Cercopithecidae. In: Butler, P. M. und K. A. Joysey: *Development, Function and Evolution of Teeth*, Academic Press Inc., London: 523.
- Kay, R.F. und H.H. Covert (1984): Anatomy and behaviour of extinct primates. In: Chivers, D. J., B. A. Wood und A. Bilsborough: *The Ecology of Arboreal Folivores*, Smithsonian Institute Press, New York: 467-508.
- Kay, R.F. und K.M. Hiiemae (1974): Jaw movement and tooth use in recent and fossil primates. - *American Journal of Physical Anthropology* 40: 227-256.
- Kay, R.F. und W.L. Hylander (1978): The Dental Structure of Mammalian Folivores with Special Reference the Primates and Phalangerioidea (Marsupialia). In: Montgomery, G. G.: *The Ecology of Arboreal Folivores*, Smithsonian Institute Press, Washington: 173-191.
- Kirk, E.C. und E.L. Simons (2001): Diets of fossil primates from the Fayum depression of Egypt: a quantitative analysis of molar shearing. - *Journal of Human Evolution* 40: 203-229.

- Koenigswald, W.v. (2011): Diversity of hypsodont teeth in mammalian dentitions - construction and classification. - *Palaeontographica Abteilung A* 294: 63-94.
- Koenigswald, W.v., U. Anders, S. Engels, J.A. Schultz und O. Kullmer (2012): Jaw movement in fossil mammals: analysis, description and visualization. - *Paläontologische Zeitschrift* 87(1): 141-159.
- Kondrashov, P.E., A.V. Lopatin und S.G. Lucas (2004): The oldest known Asian Artiodactyl (Mammalia). In: Lucas, S. G., Zeigler und P. E. Kondrashov: *Paleogene Mammals*, 26, New Mexican Museum of Natural History and Science Bulletin, New Mexico: 205-208.
- Krishtalka, L. und R.K. Stucky (1985): Revision of the wind river faunas, Early Eocene of Central Wyoming. Part 7. Revision of *Diacodexis* (Mammalia, Artiodactyla). - *Annals of Carnegie Museum* 54(14): 413-486.
- Kron, D.G. und E. Manning (1998): Anthracotheriidae. In: Janis, C. M., K. M. Scott und L. L. Jacobs: *Evolution of Tertiary Mammals of North America*, 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulatelike Mammals, Cambridge University Press, New York: 381-388.
- Kullmer, O., S. Benazzi, L. Fiorenza, D. Schulz, S. Bacso und O. Winzen (2009): Technical note: Occlusal fingerprint analysis: Quantification of tooth wear pattern. - *American Journal of Physical Anthropology* 139: 600-605.
- Kullmer, O., M. Huck, K. Engel, F. Schrenk und T. Bromage (2002): Hominid tooth pattern database (hotpad) derived from optical 3D topometry. In: Mafart, B. und H. Delingette: *Three-Dimensional Imaging in Paleoanthropology and Prehistoric Archaeology*, Actes du XIVème Congrès UISPP, Liège: 71-82.
- Lander, B. (1998): Oreodontoidea. In: Janis, C. M., K. M. Scott und L. L. Jacobs: *Evolution of Tertiary mammals of North America*, 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulatelike Mammals, Cambridge University Press, New York: 402-425.
- Leidy, J. (1847): On a new genus and species of fossil Ruminantia: *Poebrotherium wilsoni*. - *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 3: 322-326.
- Leidy, J. (1850): Descriptions of *Rhinoceros nebrascensis*, *Agriochoerus antiquus*, *Palaeotherium proutii*, and *P. bairdii*. - *Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia* 5: 121-122.
- Leidy, J. (1869): The extinct mammalian fauna of Dakota and Nebraska, including an account of some allied forms from other localities, together with a synopsis of the

- mammalian remains of North America. - Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia (series 2) 7: 1-472.
- Lemoine, V. (1878): Communication sur les ossements fossiles des terrains tertiaires inférieures des environs de Reims faite à la Société d'Histoire Naturelle de Reims. - Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de Reims 2: 90-113.
- Lihoreau, F. (2003): Systématique et paléoécologie des Anthracotheriidae [Artiodactyla; Suiformes] du Mio-Pliocène de l'Ancien Monde: implications paléobiogéographiques. PhD, Université de Poitiers.
- Lihoreau, F. und S. Ducrocq (2007): Family Anthracotheriidae. In: Prothero, D. R. und S. E. Foss: The Evolution of Artiodactyla, The Johns Hopkins University Press Baltimore: 89-105.
- Linnaeus, C. (1758): Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymies, locis. 10. 1, Laurentii Salvii, Stockholm, 824.
- Lucas, P.W. (2004): Dental functional morphology. How teeth work. Cambridge University Press, Cambridge, 355.
- Lucas, P.W. und D.A. Luke (1984): Chewing it over: Basic principles of food breakdown. In: Chivers, D. J., B. A. Wood und A. Bilsborough: Food Acquisition and Processing in Primates, Plenum Press, New York: 283-302.
- Luckett, W.P. und N. Hong (1998): Phylogenetic Relationships Between the Orders Artiodactyla and Cetacea: A Combined Assessment of Morphological and Molecular Evidence. - Journal of Mammalian Evolution 5(2): 127-182.
- Ludtke, J.A. (2007): Family Agriochoeridae. In: Prothero, D. R. und S. E. Foss: The Evolution of Artiodactyls, Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland: 151-156.
- Lumsden, A.G.S. und J.W. Osborn (1977): The evolution of chewing: a dentist's view of palaeontology. - Journal of Dentistry 5(4): 269-287.
- Luo, Z.-X., C.-X. Yuan, Q.-J. Meng und Q. Ji (2011): A Jurassic eutherian mammal and divergence of marsupials and placentals. - Nature 476: 442-445.
- Luschei, E.S. und G.M. Goodwin (1974): Patterns of Mandibular Movement and Jaw Muscle Activity During Mastication in the Monkey. - Journal of Neurophysiology 37: 954-966.

- Maier, W. (1980): Konstruktionsmorphologische Untersuchungen am Gebiß der rezenten Prosimiae (Primates). - Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft 538: 1-158.
- Maier, W. und G. Schneck (1981): Konstruktionsmorphologische Untersuchungen am Gebiß der hominoiden Primaten. - Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie 72(2): 127-169.
- Marcot, J.D. (2007): Molecular Phylogeny of Terrestrial Artiodactyls: Conflicts and Resolution. In: Prothero, D. R. und S. E. Foss: The Evolution of Artiodactyls, The Johns Hopkins University Press, Baltimore: 4-18.
- Marsh, O.C. (1871): Notice of some new fossil mammals from the Tertiary formation. - American Journal of Science (series 3) 2: 35-41.
- Marsh, O.C. (1872a): Notice of some remarkable fossil mammals. - American Journal of Science (series 3) 3: 343-344.
- Marsh, O.C. (1872b): Preliminary description of new Tertiary mammals, Part I-IV. - American Journal of Science and Arts 4: 1-35.
- Marsh, O.C. (1877): Introduction and succession of vertebrate life in America. - American Journal of Science (series 3) 14: 1-57.
- Marsh, O.C. (1894): Description of Tertiary Artiodactyls. - American Journal of Science (series 3) 48: 259-274.
- Marsh, O.C. (1894a): Eastern Division of the Miohippus Beds, with Notes on some of the Characteristic Fossils. - American Journal of Science 48(283): 91-94.
- Matthee, C., J.D. Burzlaff, J.F. Taylor und S.K. Davis (2001): Mining the Mammalian Genome for Artiodactyl Systematics. - Systematic Biology 50(3): 367-390.
- Matthee, C. und T. Robinson (1999): Cytochrome *b* Phylogeny of the Family Bovidae: Resolution within the Alcelaphini, Antilopini, Neotragini, and Tragelaphini. - Molecular Phylogenetics and Evolution 12(1): 31-46.
- Matthew, W.D. (1911): A tree climbing ruminant. - American Museum Journal 11: 162-163.
- Matthew, W.D. und W. Granger (1925): New mammals from the Irudin Manha Eocene of Mongolia. - American Museum Novitates 198: 1-10.
- Mayr, E. (1963): Animal Species and Evolution. Harvard University Press, Harvard, 814.

- McKenna, M.C. und S.K. Bell (1997): Classification of Mammals above the Species Level. Columbia University Press, New York, 631.
- Mills, J.R.E. (1955): Ideal dental occlusion in the primates. - *The Dental Practitioner* 6(2): 47-61.
- Mills, J.R.E. (1964): The dentitions of *Peramus* and *Amphitherium*. - *Proceedings of the Linnean Society of London* 175: 117-133.
- Mills, J.R.E. (1966): The functional occlusion of the teeth of Insectivora. - *Journal of the Linnean Society of London, Zoology* 46(308): 1-25.
- Mills, J.R.E. (1967): A comparison of lateral jaw movements in some mammals from wear facets on the teeth. - *Archives of Oral Biology* 12: 645-661.
- Montgelard, C., F.M. Catzeflis und E. Douzery (1997): Phylogenetic Relationships of Artiodactyls and Cetaceans as Deduced from the Comparison of Cytochrome *b* and 12S rRNA Mitochondrial Sequences. - *Molecular Biology and Evolution* 14(5): 550-559.
- Norris, C.A. (1999): The cranium of *Bunomeryx* (Artiodactyla: Homacodontidae) from the Upper Eocene Uinta deposits of Utah and its implications for tylopod systematics. - *Journal of Vertebrate Paleontology* 19(4): 742-751.
- O'Leary, M.A. und J.H. Geisler (1999): The Position of Cetacea within Mammalia: Phylogenetic Analysis of Morphological Data from Extinct and Extant Taxa. - *Systematic Biology* 48(3): 455-490.
- Osborn, H.F. (1907): *Evolution of the Mammalian Molar Teeth*. MacMillan, New York, 250.
- Prothero, D.R. (1996): Camelidae. In: Prothero, D. R. und R. J. Emry: *The Terrestrial Eocene-Oligocene Transition in North America*, Cambridge University Press Cambridge: 609-651.
- Prothero, D.R. und S.E. Foss (2007): *The Evolution of Artiodactyls*. The John Hopkins University Press, Baltimore, 363.
- Rensberger, J.M. (1973): An occlusion model for mastication and dental wear in Herbivorous Mammals. - *Journal of Paleontology* 47(3): 515-528.
- Rensberger, J.M. (1978): Scanning Electron Microscopy of Wear and Occlusal Events in Some Small Herbivores. In: Butler, P. M. und K. A. Joysey: *Development, Function and Evolution of Teeth*, Academic Press Inc., London: 413-438.

- Rensberger, J.M. (1986): Early chewing mechanisms in mammalian herbivores. - *Paleobiology* 12(4): 474-494.
- Rensberger, J.M., A. Forsten und M. Fortelius (1984): Functional evolution of the cheek tooth pattern and chewing direction in Tertiary horses. - *Paleobiology* 10(4): 439-452.
- Richter, G. (1981): Untersuchungen zur Ernährung von *Messelobunodon schaeferi* (Mammalia, Artiodactyla). - *Senckenbergiana lethaea* 61(3): 355-370.
- Romer, A.S. (1966): *Vertebrate Paleontology*. 3, University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 468.
- Romer, A.S. (1970): *The Vertebrate Body*. 4. Auflage, W.B. Saunders, Philadelphia, 601.
- Rose, K.D. (1996): On the origin of the order Artiodactyla. - *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93: 1705-1709.
- Sahni, A., S. Bal Bathia, J.-L. Hartenberger, J.-J. Jaeger, K. Kumar, J. Sudre und M. Vianey-Liaud (1981): Vertebrates from the type section of the Subathu Formation and comments on the paleobiography of the Indian subcontinent during early Paleogene. - *Bulletin of the Indian Geological Association* 14: 89-100.
- Sanson, G.D. (2006): The Biomechanics of Browsing and Grazing. - *American Journal of Botany* 93(10): 1531-1545.
- Schlosser, M. (1902): Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste aus den süddeutschen Bohnerzen. - *Geologische und Paläontologische Abhandlungen, Neue Serie F* 5(3): 258.
- Schmidt-Kittler, N. (1987): International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogene, A10, *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, Mainz: 1-312.
- Schultz, J.A. (2012): Funktionelle Morphologie und Abnutzungsmuster prätribosphenischer Molaren am Beispiel der Dryolestida (Mammalia, Cladotheria). Dissertation, Rheinische-Wilhelms-Universität Bonn.
- Schwermann, A.H. (2015): Über die Funktionsweise prätribosphenischer und tribosphenischer Gebisse. Dissertation, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn.
- Scott, W.B. (1890): Beiträge zur Kenntnis der Oreodontidae. - *Morphologisches Jahrbuch* 16(2): 319-395.

- Scott, W.B. (1940): Artiodactyla. In: Scott, W. B. und G. L. Jepsen: The mammalian fauna of the White River Oligocene, 28, Transactions of the American Philosophical Society, Philadelphia: 363-746.
- Scott, W.B. und H.F. Osborn (1887): Preliminary Report on the Vertebrate Fossils of the Uinta Formation, Collected by the Princeton Expedition of 1886. - Proceedings of the American Philosophical Society 24(126): 255-264.
- Semprebon, G.M. und F. Rivals (2010): Trends in the paleodietary habits of fossil camels from the Tertiary and Quaternary of North America. - Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 295: 131-145.
- Sigogneau-Russell, D., J.J. Hooker und P.C. Ensom (2001): The oldest tribosphenic mammal from Laurasia (Purbeck Limestone Group, Berriasian, Cretaceous, UK) and its bearing on the 'dual origin' of Tribosphenida. - Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la Terre et des Planètes 333: 141-147.
- Simpson, G.G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. - Bulletin of the American Museum of Natural History 85: 1-350.
- Sinclair, W.J. (1914): A revision of the bunodont Artiodactyla of the Middle and Lower Eocene of North America. - Bulletin of the American Museum of Natural History 33: 267-295.
- Smith, J.M. und R.J.G. Savage (1959): The mechanics of mammalian jaws. - The School Science Review 40: 285-301.
- Solounias, N. (2007): Family Bovidae. In: Prothero, D. R. und S. E. Foss: The Evolution of Artiodactyls, Johns Hopkins University Press, Baltimore: 278-291.
- Solounias, N. und G.M. Semprebon (2002): Advances in the Reconstruction of Ungulate Ecomorphology with Application to Early Fossil Equids. - American Museum Novitates 3366: 1-49.
- Spaulding, M., M.A. O'Leary und J. Gatesy (2009): Relationships of Cetacea (Artiodactyla) among mammals: Increased taxon sampling alters interpretations of key fossils and character evolution. - PlosOne 4(9): 1-14.
- Stehlin, H.G. (1906): Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens, Vierter Teil: Dichobune - Mouillacitherium - Meniscodon - Oxacron. - Abhandlungen der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft 33: 596-690.

- Stehlin, H.G. (1910): Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens, Sechster Teil: Catodotherium - Dacrytherium - Leptotheridium - Anoplotherium - Diplobune - Xiphodon - Pseudamphimeryx - Amphimeryx - Dichodon - Haplomeryx - Tapirulus - Gelocus - div. Nachträge. - Abhandlungen der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft 36: 838-1164.
- Strait, S.G. (1993): Differences in occlusal morphology and molar size in frugivores and faunivores. - *Journal of Human Evolution* 25: 471-484.
- Stucky, R.K. (1998): Eocene bunodont and bunoselenodont Artiodactyla ("dichobunids"). In: Janis, C. M., K. M. Scott und L. L. Jacobs: *Evolution of Tertiary mammals of North America, Volume 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulate-like Mammals*, Cambridge University Press, Cambridge: 358-374.
- Sudre, J. (1969): Les gisements de Robiac (Eocène supérieur) et leurs faunes de Mammifères. - *Palaeovertebrata* 2: 95-156.
- Sudre, J. (1978): Les Artiodactyles de l'Eocène moyen et supérieur d'Europe Occidentale (Systématique et évolution). - *Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes* 7: 229.
- Suteethorn, V., E. Buffetaut, R. Helmcke-Ingavat, J.-J. Jaeger und Y. Jongkanjanasontorn (1988): Oldest known Tertiary mammals from South East Asia: Middle Eocene primate and anthracotheres from Thailand. - *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 9: 563-570.
- Thenius, E. (1989): Zähne und Gebiss der Säugetiere. In: Niethammer, J., H. Schliemann und D. Starck: *Zähne und Gebiss der Säugetiere*, Walter de Gruyter und Co., Berlin, New York: 515.
- Theodor, J.M., J. Erfurt und G. Métais (2007): The earliest Artiodactyls. In: Prothero, D. R. F., Scott E.: *The Evolution of Artiodactyls*, The Johns Hopkins University Press, Baltimore: 367.
- Theodor, J.M. und S.E. Foss (2005): Deciduous Dentitions of Eocene Cebochoerid Artiodactyls and Cetartiodactyl Relationships. - *Journal of Mammalian Evolution* 12(1-2): 161-181.
- Thewissen, J.G. (1994): Phylogenetic Aspects of Cetacean Origins: A Morphological Perspective. - *Journal of Mammalian Evolution* 2(3): 157-184.
- Thewissen, J.G.M., E.M. Williams und S.T. Hussain (2001): Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationship of whales to artiodactyls. - *Nature* 413: 277-281.

- Thorpe, M.R. (1923): The Primitive, and Carnivore-like, Characters of the Merycoidodontidae. - American Journal of Science 5(2): 239-246.
- Turner, H.N. (1849): On the evidences of affinity afforded by the skull in the ungulate Mammalia. - Proceedings of the Zoological Society of London 17: 147-158.
- Waddell, P.J.O., Norihiro; Hasegawa, Masami (1999): Towards Resolving the Interordinal Relationships of Placental Mammals. - Systematic Biology 48(1): 1-5.
- Wall, W.P. und J.M. Hauptmann (2001): A craniodental interrelationship of the dietary habits of *Poebrotherium wilsoni* (Camelidae) from the Oligocene of Badlands National Park, South Dakota. 6th Fossil Resources Conference. Santucci, V. L. und L. McClelland. Grand Junction, Colorado, USA: 76-82.
- Webb, S.D. und B.E. Taylor (1980): The phylogeny of hornless ruminants and a description of the cranium of *Archaeomeryx*. - Bulletin of the American Museum of Natural History 167(3): 117-158.
- Westheide, W. und G. Rieger (2010): Spezielle Zoologie. Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere. 2. Auflage, Spektrum Akademischer Verlag, München, 714.
- Woodburne, M.O. (1988): A prospectus of the North American Mammal Ages. In: Woodburne, M. O.: Cenozoic Mammals of North America: Geochronology and Biostratigraphy, University of California Press, Berkeley: 285-290.

11. Anhang

11.1. Materialliste

Sammlung	Inv.Nr.	Taxon	Element
AMNH	9808	<i>Agriochoerus sp.</i>	Maxilla mit P3-M3 + Unterkiefer p3-m3, dextral
NMNH	2497	<i>Agriochoerus antiquus</i>	Maxilla mit P3-M3 + Unterkiefer mit p3-m3, sinstral
NMNH	215023	<i>Agriochoerus sp.</i>	Maxilla mit P4-M3 + Unterkiefer m1-m3, dextral
NMNH	215024	<i>Agriochoerus sp.</i>	Maxilla mit P2-M3 + Unterkiefer mit p2-m3, dextral; Maxilla mit P2-M3 + Unterkiefer mit p2-m3, sinstral
BSPG	1952II1013	<i>Caenomeryx filholi</i>	Unterkiefer mit dp2-m3, dextral
BSPG	1952II1038	<i>Caenomeryx filholi</i>	Maxilla mit P1-M3 + Unterkiefer mit p2-m3, sinstral
BSPG	1952II1073	<i>Caenomeryx filholi</i>	Unterkiefer mit i1-3, c, dp3-4, m1-3, dextral
BSPG	1952II1078	<i>Caenomeryx filholi</i>	Unterkiefer mit p2-m3, sinstral
BSPG	1952II1084	<i>Caenomeryx filholi</i>	Unterkiefer mit dp3-m1, m2 gerade im Durchbruch, dextral
BSPG	1952II1109	<i>Caenomeryx filholi</i>	Unterkiefer mit dp3-m2, m3 gerade im Durchbruch, sinstral
BSPG	1952II1123	<i>Caenomeryx filholi</i>	Palatinum mit M1-3 dextral und sinstral
BSPG	1952II1145	<i>Caenomeryx filholi</i>	Schädel mit P1-M3 dextral und P2-M3 sinstral
BSPG	1952II1153a	<i>Caenomeryx filholi</i>	Schädel mit vollständigem Gebiss
BSPG	1952II1153b	<i>Caenomeryx filholi</i>	Unterkiefer mit vollständigem Gebiss außer i1 dex und i1-2 sin
BSPG	1952II1184	<i>Caenomeryx filholi</i>	Unterkiefer mit dp3-m3, sinstral
BSPG	1952II1227	<i>Caenomeryx filholi</i>	Unterkiefer mit dP4-M3, sinstral
BSPG	1952II1229	<i>Caenomeryx filholi</i>	Schädel mit vollständigem Gebiss
BSPG	1952II1249	<i>Caenomeryx filholi</i>	Schädel mit vollständigem Gebiss
BSPG	1952II1263	<i>Caenomeryx filholi</i>	Schädel mit vollständigem Gebiss
BSPG	1952II1265	<i>Caenomeryx filholi</i>	Palatinum mit vollständigem Gebiss
BSPG	1952II1267	<i>Caenomeryx filholi</i>	Schädel mit P1-M3 dextral und sinstral
BSPG	1952II1269	<i>Caenomeryx filholi</i>	Schädel mit DP4-M3 dextral und sinstral
BSPG	1952II1270	<i>Caenomeryx filholi</i>	Palatinum mit P2-M3 sinstral und P3, M1-3 dextral

BSPG	1952II1282	<i>Caenomeryx filholi</i>	Schädel mit P1-M3 dextral und P2-M3 sinistral
BSPG	1952II1347	<i>Caenomeryx filholi</i>	Unterkiefer mit dp2-4, m1-2, dextral
BSPG	1952II1679	<i>Caenomeryx filholi</i>	Palatinum mit P2-M2 dextral und sinistral
AMNH	15671	<i>Diacodexis chacensis</i>	Maxilla mit P3-M3, dextral
CMNH	CM 22512	<i>Diacodexis metsiacus</i>	Unterkiefer mit p4-m3, sinistral
CMNH	CM 62046	<i>Diacodexis sp.</i>	Unterkiefer mit p4-m3, sinistral
FAE	Cat. No. 1698	<i>Diacodexis sp.</i>	Maxilla mit M2-3, sinistral
FAE	Cat. No. 5611	<i>Diacodexis sp.</i>	Maxilla mit M1-3, dextral
FAE	Cat. No. 6694	<i>Diacodexis sp.</i>	Maxilla mit M2-3, sinistral
FAE	Cat. No. 6695	<i>Diacodexis sp.</i>	Maxilla mit M2-3, dextral
FAE	Cat. No. 16094	<i>Diacodexis sp.</i>	Maxilla mit P4-M3, dextral
FAE	Cat. No. 16101	<i>Diacodexis sp.</i>	Maxilla mit M1-3, dextral
FAE	Cat. No. 16296	<i>Diacodexis sp.</i>	Maxilla mit M1-3, dextral
FAE	Cat. No. 16823	<i>Diacodexis robustus</i>	Maxilla mit M1-3, dextral
FAE	Cat. No. 17092	<i>Diacodexis sp.</i>	Maxilla mit P4-M3, dextral
FAE	Cat. No. 17113	<i>Diacodexis sp.</i>	Maxilla mit P4-M3, dextral
FAE	Cat. No. 17114	<i>Diacodexis gracilis</i>	Maxilla mit P4-M3, dextral
FAE	Cat. No. 17424	<i>Diacodexis sp.</i>	Maxilla mit M2-3, sinistral
FAE	Cat. No. 27609	<i>Diacodexis sp.</i>	Maxilla mit M2-3, sinistral
NMNH	19229	<i>Diacodexis metsiacus</i>	Maxilla mit M1-3, dextral
NMNH	19231	<i>Diacodexis metsiacus</i>	Maxilla mit M1-2, sinistral
NMNH	19232	<i>Diacodexis metsiacus</i>	Maxilla mit M1-3, sinistral
NMNH	19235	<i>Diacodexis cf. metsiacus</i>	Unterkiefer mit p4-m2, sinistral
NMNH	19257	<i>Diacodexis metsiacus</i>	Unterkiefer mit m1-3, sinistral
NMNH	19262	<i>Diacodexis metsiacus</i>	Unterkiefer mit m1-3, sinistral
NMNH	19281	<i>Diacodexis metsiacus</i>	Unterkiefer mit m1-3, sinistral
NMNH	488337	<i>Diacodexis sp.</i>	Maxilla mit M1-2, dextral
NMNH	490680	<i>Diacodexis sp.</i>	Unterkiefer mit p3-m3, dextral
NMNH	490681	<i>Diacodexis sp.</i>	Unterkiefer mit p4-m3, sinistral
NMNH	492431	<i>Diacodexis sp.</i>	Unterkiefer mit p4-m3, sinistral
NMNH	492442	<i>Diacodexis gracilis</i>	Unterkiefer mit mp4-m3, sinistral
NMNH	493156	<i>Diacodexis gracilis</i>	Unterkiefer mit p4-m3, dextral
NMNH	493160	<i>Diacodexis sp.</i>	Maxilla mit P3-M3, sinistral
NMNH	493256	<i>Diacodexis gracilis</i>	Unterkiefer mit p4-m3, sinistral
NMNH	494391	<i>Diacodexis secans</i>	Unterkiefer mit m1-3, sinistral
NMNH	511049	<i>Diacodexis sp.</i>	Maxilla mit P3-M3, sinistral
NMNH	521662	<i>Diacodexis sp.</i>	Unterkiefer mit m1-3, dextral
NMNH	524225	<i>Diacodexis metsiacus</i>	Palatinum mit P4-M4 dextral und sinistral
NMNH	524228	<i>Diacodexis metsiacus</i>	Unterkiefer mit m1-3, dextral
NMNH	524255	<i>Diacodexis secans</i>	Palatinum mit P3-M2 dextral und P3-M1 sinistral
NMNH	524262	<i>Diacodexis secans</i>	Unterkiefer mit m1-3, sinistral

NMNH	524264	<i>Diacodexis secans</i>	Maxilla mit M2-3, sinistral
NMNH	524270	<i>Diacodexis metsiacus</i>	Maxilla mit M2-3, sinistral
NMNH	524273	<i>Diacodexis metsiacus</i>	Maxilla mit M1-3, dextral
NMNH	524280	<i>Diacodexis metsiacus</i>	Maxilla mit M1-2, sinistral
NMNH	524283	<i>Diacodexis metsiacus</i>	Maxilla mit P4-M3, dextral
NMNH	525018	<i>Diacodexis metsiacus</i>	Maxilla mit P3-M1, dextral
NMNH	525024	<i>Diacodexis metsiacus</i>	Maxilla mit M1-2, sinistral
NMNH	525056	<i>Diacodexis secans</i>	Maxilla mit M1-2, dextral
NMNH	525079	<i>Diacodexis secans</i>	Maxilla mit M1-3, dextral
NMNH	525163	<i>Diacodexis sp.</i>	Maxilla mit M1-3, sinistral
NMNH	525182	<i>Diacodexis sp.</i>	Maxilla mit M1-3, dextral
NMNH	525199	<i>Diacodexis sp.</i>	Maxilla mit M1-3, dextral
NMNH	525210	<i>Diacodexis sp.</i>	Maxilla mit P4-M3, dextral
NMNH	525570	<i>Diacodexis secans</i>	Maxilla mit M1-2, sinistral
NMNH	538004	<i>Diacodexis sp.</i>	Maxilla mit P4-M3, sinistral
NMNH	540519	<i>Diacodexis sp.</i>	Maxilla mit M1-2, sinistral
NMNH	541862	<i>Diacodexis sp.</i>	Maxilla mit M1-2, sinistral
NMB	Eg 200	<i>Dichobune cf. robertiana</i>	Maxilla mit M1-3, sinistral
NMB	Eg 204	<i>Dichobune cf. robertiana</i>	Maxilla mit P4-M3, dextral
NMB	Eg 511	<i>Dichobune cf. robertiana</i>	Unterkiefer mit m1-3, dextral
NMB	Eh 480	<i>Dichobune robertiana</i>	Maxilla mit M1-3, dextral
NMB	ohne Nummer	<i>Dichobune cf. robertiana</i>	Maxilla mit M1-3, sinistral
NMB	Mar 2	<i>Elomeryx borbonicus</i>	Maxilla mit P2-M3, sinistral
NMB	Mar 550	<i>Elomeryx borbonicus</i>	Maxilla mit P2-M3 + Unterkiefer mit p4-m3, dextral
NMB	Mar 604	<i>Elomeryx borbonicus</i>	isolierter M3, sinistral
NMB	Mar 620	<i>Elomeryx borbonicus</i>	Maxilla mit M1-3 + Unterkiefer mit p4-m3, dextral; Maxilla mit M1-3 + Unterkiefer mit m1-m3, sinistral
NMB	Mar 630	<i>Elomeryx borbonicus</i>	Maxilla mit M1-3, sinistral
NMB	Mar 871	<i>Elomeryx borbonicus</i>	isolierter M3, sinistral
NMB	Mar 868	<i>Elomeryx borbonicus</i>	Maxilla mit M1-3, sinistral
AMNH	26278	<i>Gobiohyus orientalis</i>	Palatinum mit P4-M3 dextral und sinistral
AMNH	26279	<i>Gobiohyus orientalis</i>	Maxilla mit M1-3, sinistral
AMNH	26283	<i>Gobiohyus orientalis</i>	Unterkiefer mit p4-m3, dextral
AMNH	12147	<i>Helohyus plicodon</i>	Maxilla mit P4-M3 + isolierter m2, sinistral
AMNH	12149	<i>Helohyus plicodon</i>	Unterkiefer mit m1-2, sinistral
AMNH	13128	<i>Helohyus plicodon</i>	Maxilla mit M1-2 + Unterkiefer mit m1-2, sinistral

AMNH	63821	<i>Poebrotherium sp.</i>	Maxilla mit P4-M3 + Unterkiefer mit p4-m3, sinistral; Maxilla mit P4-M3 + Unterkiefer mit m2-3, dextral
NMNH	226-42	<i>Poebrotherium sp.</i>	Palatinum mit P3-M3, sinistral + P2-M3, dextral; Unterkiefer mit p4-m3, sinistral; Unterkiefer mit p3-m3, dextral
NMNH	V21254	<i>Poebrotherium sp.</i>	Maxilla mit P2-M3, sinistral

11.2. Farbkonzept Adobe Illustrator

Fac1 →

pink

H: 321 R: 255 C: 2 %
 S: 98 G: 3 M: 89 %
 B: 100 B: 159 Y: 0 %
 K: 0 %

Adobe Illustrator Farbbezeichnung: # FF039F

Fac2 → violett

H: 268 R: 71 C: 92 %
 S: 97 G: 3 M: 100 %
 B: 55 B: 142 Y: 3 %
 K: 1 %

Adobe Illustrator Farbbezeichnung: # 47038E

Fac3 → grau

H: 268 R: 175 C: 34 %
 S: 0 G: 175 M: 26 %
 B: 68 B: 175 Y: 27 %
 K: 5 %

Adobe Illustrator Farbbezeichnung: # AFAFAF

Fac4 → schwarz

H: 21 R: 2 C: 90 %
 S: 0 G: 2 M: 78 %
 B: 0 B: 2 Y: 62 %
 K: 96 %

Adobe Illustrator Farbbezeichnung: # 020202

Fac5 → rot

H: 0	R: 150	C: 26 %
S: 93	G: 9	M: 100 %
B: 58	B: 9	Y: 100 %
		K: 27 %

Adobe Illustrator Farbbezeichnung: # 960909

Fac6 → braun

H: 21	R: 147	C: 28 %
S: 93	G: 58	M: 81 %
B: 57	B: 9	Y: 100 %
		K: 29 %

Adobe Illustrator Farbbezeichnung: # 933A09

Fac7 → orange

H: 26	R: 219	C: 11 %
S: 87	G: 113	M: 64 %
B: 85	B: 27	Y: 97 %
		K: 2 %

Adobe Illustrator Farbbezeichnung: # DB711B

Fac8 → hellblau

H: 180	R: 12	C: 62 %
S: 94	G: 224	M: 0 %
B: 89	B: 229	Y: 20 %
		K: 0 %

Adobe Illustrator Farbbezeichnung: # 0CE0E5

Fac9 → dunkelblau

H: 242	R: 13	C: 100 %
S: 95	G: 6	M: 92 %
B: 58	B: 150	Y: 17 %
		K: 3 %

Adobe Illustrator Farbbezeichnung: # 0D0696

Fac10 → olivgrün

H: 76	R: 91	C: 68 %
S: 93	G: 122	M: 31 %
B: 47	B: 8	Y: 100 %
		K: 18 %

Adobe Illustrator Farbbezeichnung: # 5B7A08

11.3. Farbkonzept PolyWorks

Die Werte beziehen sich auf die „Streuung“ in PolyWorks.

Fac1 → pink

Benutzerdefiniert:	Farbton	233		
	Sättigung	255		
	Helligkeit	153		
	Rot	255	Grün 51	Blau 153

Fac2 → violett

Benutzerdefiniert:	Farbton	212		
	Sättigung	255		
	Helligkeit	51		
	Rot	102	Grün 0	Blau 102

Fac3 → grau

Benutzerdefiniert:	Farbton	0		
	Sättigung	0		
	Helligkeit	100		
	Rot	100	Grün 100	Blau 100

Fac4 → schwarz

Benutzerdefiniert:	Farbton	0		
	Sättigung	0		
	Helligkeit	0		
	Rot	0	Grün 0	Blau 0

Fac5 → rot

Benutzerdefiniert:	Farbton	0		
	Sättigung	255		
	Helligkeit	102		
	Rot	204	Grün 0	Blau 0

Fac6 → braun

Benutzerdefiniert:	Farbton	14		
	Sättigung	255		
	Helligkeit	76		
	Rot	153	Grün 51	Blau 0

Fac7 → orange

Benutzerdefiniert:	Farbton	24		
	Sättigung	255		
	Helligkeit	107		
	Rot	214	Grün 120	Blau 0

Fac8 → hellblau

Benutzerdefiniert:	Farbton	141		
	Sättigung	255		
	Helligkeit	178		
	Rot	102	Grün 204	Blau 255

Fac9 → dunkelblau

Benutzerdefiniert:	Farbton	170		
	Sättigung	255		
	Helligkeit	76		
	Rot	0	Grün 0	Blau 153

Fac10 → olivgrün

Benutzerdefiniert:	Farbton	42		
	Sättigung	255		
	Helligkeit	25		
	Rot	51	Grün 51	Blau 0

11.4. Messwerte Okklusaler Kompass

Der erste Wert gibt die Orientierung der Facette an, wobei 360° = mesial, 90° = lingual, 180° = distal und 270° = bukkal ist. Der zweite Wert gibt die Neigung an, wobei 90° eine senkrechte Facette und 0° eine horizontale Facette darstellt. Die Facetten wurden als Einheit aus Schmelz und Dentin betrachtet und beide Materialien wurden bei der Messung einbezogen.

Taxon	Objekt	Fac 1	Fac 1b	Fac 1'	Fac 1''	Fac 2	Fac 2'
<i>Agriochoerus</i>	AMNH 9808	157/64	147/51	-		7/53	-
<i>Agriochoerus</i>	NMNH 215023	164/57	-	-		6/50	-
<i>Agriochoerus</i>	NMNH 215024	155/65	142/52	-		17/54	-
<i>Caenomeryx</i>	BSPG 1952III1038	166/60	-	167/60		358/55	4/59
<i>Caenomeryx</i>	BSPG 1952III1153a	171/57	-	176/58		357/48	332/39
<i>Caenomeryx</i>	BSPG 1952III1229	164/67	-	186/52		359/62	2/60
<i>Caenomeryx</i>	BSPG 1952III1265	158/70	-	195/42		353/53	278/29
<i>Diacodexis</i>	Cat. No. 5611	166/65	-	163/66	188/39	4/43	8/50
<i>Diacodexis</i>	AMNH 15671	197/53	-	146/56	197/38	346/65	357/68
<i>Diacodexis</i>	Cat. No. 16094	160/56	-	-	-	8/59	11/53
<i>Diacodexis</i>	Cat. No. 16101	169/65	-	192/57	142/26	4/66	8/64
<i>Diacodexis</i>	Cat. No. 17424	162/54	-	158/46	158/46	202/30	6/51
<i>Diacodexis</i>	NMNH 524270	165/55	-	169/42	-	6/58	10/52
<i>Diacodexis</i>	NMNH 524280	167/59	-	159/58	183/36	351/62	2/63
<i>Diacodexis</i>	NMNH 525056	165/55	-	155/70	-	360/64	3/64
<i>Diacodexis</i>	NMNH 541862	160/60	-	170/54	-	7/63	11/58
<i>Dichobune</i>	Eg 204	155/60	-	205/54	-	6/47	357/31
<i>Dichobune</i>	Eh 480	-	-	180/48	-	2/48	15/47
<i>Dichobune</i>	ohne Nummer	172/58	-	194/40	148/36	7/39	1/31
<i>Elomeryx</i>	Mar 550	169/63	34/26	-	-	341/49	5/57
<i>Elomeryx</i>	Mar 620 dext- ral	159/68	-	-	-	355/62	355/60
<i>Elomeryx</i>	Mar 620 sinist- ral	165/65	81/21	-	-	3/61	4/65
<i>Elomeryx</i>	Mar 630	163/71	-	89/20	-	359/59	10/69
<i>Elomeryx</i>	Mar 804, M3	182/55	58/17	-	-	16/44	16/44
<i>Gobiohyus</i>	AMNH 26278	157/61	130/29	-	-	8/56	8/56
<i>Gobiohyus</i>	AMNH 26279	160/61	-	114/34	-	358/58	357/48
<i>Helohyus</i>	AMNH 12147	169/45	-	182/46	162/54	357/53	356/55
<i>Helohyus</i>	AMNH 13128	180/54	-	194/52	161/45	21/47	358/49
<i>Helohyus</i>	AMNH 13128, M1	195/51	-	191/51	165/30	359/54	6/55
<i>Poebrotherium</i>	AMNH 63821	152/50	114/29	-	-	1/63	-
<i>Poebrotherium</i>	NMNH V21254	150/55	71/20	-	-	6/54	-
<i>Poebrotherium</i>	NMNH 226-42	148/45	-	-	-	3/55	-

Taxon	Objekt	Fac 2''	Fac 3	Fac 3'	Fac e4/4	Fac 5	Fac 6
<i>Agriochoerus</i>	AMNH 9808		3/51	-	160/57	-	152/63
<i>Agriochoerus</i>	NMNH 215023		7/46	-	189/52	-	157/64
<i>Agriochoerus</i>	NMNH 215024		0/43	-	162/54	-	157/68

<i>Caenomeryx</i>	BSPG 1952III1038		343/42	-	-	-	156/59
<i>Caenomeryx</i>	BSPG 1952III1153a		347/47	-	-	-	160/64
<i>Caenomeryx</i>	BSPG 1952III1229		349/52	-	-	-	159/62
<i>Caenomeryx</i>	BSPG 1952III1265		341/47	-	-	-	159/58
<i>Diacodexis</i>	Cat. No. 5611	358/20	-	8/30	-	193/53	170/69
<i>Diacodexis</i>	AMNH 15671	343/37	-	11/30	-	-	160/51
<i>Diacodexis</i>	Cat. No. 16094	0/37	359/57	15/30	-	204/43	154/52
<i>Diacodexis</i>	Cat. No. 16101	6/40	2/65	3/40	-	-	159/55
<i>Diacodexis</i>	Cat. No. 17424	15/50	-	6/18	-	-	159/49
<i>Diacodexis</i>	NMNH 524270	5/32	-	13/33	-	204/20	155/54
<i>Diacodexis</i>	NMNH 524280	349/42	353/64	358/17	-	229/19	157/58
<i>Diacodexis</i>	NMNH 525056	358/27	359/55	17/59	-	175/40	155/57
<i>Diacodexis</i>	NMNH 541862	334/30	-	17/27	-	-	149/53
<i>Dichobune</i>	Eg 204	-	7/51	4/47	-	-	171/45
<i>Dichobune</i>	Eh 480	-	11/47	17/56	-	-	174/56
<i>Dichobune</i>	ohne Nummer	-	13/52	-	181/51	-	165/54
<i>Elomeryx</i>	Mar 550	342/36	11/39	4/34	202/41	-	176/51
<i>Elomeryx</i>	Mar 620 dextral	39/24	4/40	347/36	183/56	-	161/56
<i>Elomeryx</i>	Mar 620 sinist- ral	4/27	11/70	18/34	181/51	-	161/57
<i>Elomeryx</i>	Mar 630	173/11	356/74	-	220/44	-	161/61
<i>Elomeryx</i>	Mar 804, M3	-	15/33	-	196/55	-	177/52
<i>Gobiohyus</i>	AMNH 26278	-	4/59	-	223/32	-	157/54
<i>Gobiohyus</i>	AMNH 26279	-	354/58	-	188/29	-	160/60
<i>Helohyus</i>	AMNH 12147	315/33	-	41/15	173/37	-	161/39
<i>Helohyus</i>	AMNH 13128	330/35	3/53	-	-	-	151/52
<i>Helohyus</i>	AMNH 13128, M1	1/56	9/53	50/18	186/44	-	153/53
<i>Poebrotherium</i>	AMNH 63821	-	350/47	-	178/33	-	153/49
<i>Poebrotherium</i>	NMNH V21254	-	351/33	-	179/45	-	155/49
<i>Poebrotherium</i>	NMNH 226-42	-	348/31	-	190/30	-	151/45

Taxon	Objekt	Fac 6'	Fac 7	Fac 7'	Fac e8/8	Fac 9	Fac 10
<i>Agriochoerus</i>	AMNH 9808	-	6/50	-	359/52	161/53	-
<i>Agriochoerus</i>	NMNH 215023	-	5/42	-	356/41	160/54	-
<i>Agriochoerus</i>	NMNH 215024	-	8/52	-	357/53	169/55	-
<i>Caenomeryx</i>	BSPG 1952III1038	170/56	1/50	-	-	177/49	270/38
<i>Caenomeryx</i>	BSPG 1952III1153a	195/50	355/36	351/41	-	203/42	277/44
<i>Caenomeryx</i>	BSPG 1952III1229	207/40	359/55	351/55	-	179/48	301/38

<i>Caenomeryx</i>	BSPG 1952II1265	201/42	354/47	-	-	213/40	283/35
<i>Diacodexis</i>	Cat. No. 5611	-	4/41	-	-	172/44	256/56
<i>Diacodexis</i>	AMNH 15671	190/41	1/58	340/45	-	147/44	258/53
<i>Diacodexis</i>	Cat. No. 16094	-	14/50	-	-	170/45	246/46
<i>Diacodexis</i>	Cat. No. 16101	203/50	7/54	-	-	174/44	265/55
<i>Diacodexis</i>	Cat. No. 17424	210/32	6/45	331/32	-	181/47	265/45
<i>Diacodexis</i>	NMNH 524270	-	7/53	-	-	180/49	224/24
<i>Diacodexis</i>	NMNH 524280	193/47	349/51	-	-	161/37	252/60
<i>Diacodexis</i>	NMNH 525056	184/49	17/51	-	-	153/38	259/57
<i>Diacodexis</i>	NMNH 541862	229/39	11/48	322/42	-	196/46	269/43
<i>Dichobune</i>	Eg 204	217/33	6/50	338/30	-	197/32	241/32
<i>Dichobune</i>	Eh 480	219/44	9/44	1/41	-	165/40	244/45
<i>Dichobune</i>	ohne Nummer	192/35	7/44	329/33	5/50	159/36	251/33
<i>Elomeryx</i>	Mar 550	-	1/59	-	342/53	185/54	201/48
<i>Elomeryx</i>	Mar 620 dextral	-	359/57	-	364/55	206/52	215/39
<i>Elomeryx</i>	Mar 620 sinistral	-	3/59	-	346/51	197/50	234/41
<i>Elomeryx</i>	Mar 630	184/51	357/54	-	9/60	180/49	218/41
<i>Elomeryx</i>	Mar 804, M3	194/50	10/42	-	4/41	178/47	210/29
<i>Gobiohyus</i>	AMNH 26278	-	4/46	343/49	18/42	159/46	235/45
<i>Gobiohyus</i>	AMNH 26279	-	355/54	-	339/52	157/51	215/53
<i>Helohyus</i>	AMNH 12147	191/39	356/46	335/39	331/37	-	246/47
<i>Helohyus</i>	AMNH 13128	183/46	357/37	326/38	-	161/46	259/52
<i>Helohyus</i>	AMNH 13128, M1	186/37	4/41	354/37	-	163/39	258/48
<i>Poebrotherium</i>	AMNH 63821	-	1/60	-	347/49	194/24	-
<i>Poebrotherium</i>	NMNH V21254	-	16/51	-	349/31	185/22	-
<i>Poebrotherium</i>	NMNH 226-42	-	5/53	-	333/33	209/20	-

11.5. Messungen Schmelzkanten-Index

Taxon	Exemplar	Schmelzkante bukkal	Bukkale	SKL
<i>Agriochoerus</i>	AMNH 9808	32,71	18,29	1,79
<i>Agriochoerus</i>	NMNH 215024, dextral	33,42	19,16	1,74
<i>Agriochoerus</i>	NMNH 215024, sinistral	32,24	19,26	1,67
<i>Caenomeryx</i>	BSPG 1952II1038	10,61	5,59	1,90
<i>Caenomeryx</i>	BSPG 1952II1153a, sinist-	11,28	5,82	1,94
<i>Caenomeryx</i>	BSPG 1952II1229, dextral	10,40	5,44	1,91
<i>Caenomeryx</i>	BSPG 1952II1263, dextral	11,29	5,98	1,89
<i>Caenomeryx</i>	BSPG 1952II1265, sinist-	11,71	5,92	1,98
<i>Caenomeryx</i>	BSPG 1952II1270, sinist-	11,12	5,63	1,97

<i>Diacodexis</i>	AMNH 15671	5,75	4,31	1,33
<i>Diacodexis</i>	FAE Cat. No. 16101	4,75	3,96	1,20
<i>Diacodexis</i>	NMNH 524270	5,00	4,51	1,11
<i>Diacodexis</i>	FAE Cat. No. 5611	5,21	4,21	1,24
<i>Diacodexis</i>	FAE Cat. No. 6694	4,19	4,19	1,00
<i>Diacodexis</i>	FAE Cat. No. 6694	4,64	4,33	1,07
<i>Diacodexis</i>	FAE Cat. No. 17424	4,27	4,57	0,94
<i>Diacodexis</i>	NMNH 524273	5,27	4,46	1,18
<i>Diacodexis</i>	NMNH 488337	5,93	4,68	1,27
<i>Diacodexis</i>	NMNH 524280	6,04	4,72	1,28
<i>Diacodexis</i>	NMNH 525056	5,34	4,44	1,20
<i>Diacodexis</i>	NMNH 525163	5,62	4,25	1,32
<i>Diacodexis</i>	NMNH 525182	5,75	4,36	1,32
<i>Diacodexis</i>	NMNH 525210	5,21	4,28	1,22
<i>Diacodexis</i>	NMNH 525570	5,98	4,49	1,33
<i>Diacodexis</i>	NMNH 544225	5,79	4,14	1,40
<i>Dichobune</i>	NMB ohne Nr.	5,84	5,16	1,13
<i>Dichobune</i>	NMB Eh 480	5,18	4,73	1,09
<i>Dichobune</i>	NMB Eg 204	6,08	5,58	1,09
<i>Elomeryx</i>	NMB Mar 550	43,62	21,22	2,06
<i>Elomeryx</i>	NMB Mar 620, dextral	42,28	21,37	1,98
<i>Elomeryx</i>	NMB Mar 620, sinistral	47,72	21,65	2,20
<i>Elomeryx</i>	NMB Mar 630	46,11	21,81	2,11
<i>Gobiohyus</i>	AMNH 26178	13,08	9,10	1,44
<i>Gobiohyus</i>	AMNH 26279	12,29	9,65	1,27
<i>Helohyus</i>	AMNH 12146	9,15	8,81	1,04
<i>Helohyus</i>	AMNH 13128	9,25	8,15	1,14
<i>Poebrotherium</i>	AMNH 63821, sinistral	23,69	12,72	1,86
<i>Poebrotherium</i>	USNM 226-42, dextral	21,26	14,17	1,50
<i>Poebrotherium</i>	USNM V21254	18,09	11,60	1,56