

Zahnschmelzmikrostrukturen südamerikanischer Huftiere

Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.)

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

vorgelegt von

Christa Lindenau

Bonn 2005

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

1. Referent: Prof. Dr. W. v. Koenigswald

2. Referent: Prof. Dr. T. Martin

Tag der Promotion: 3. Juni 2005

Diese Dissertation ist auf dem Hochschulschriftenserver der ULB Bonn http://hss.ulb.uni-bonn.de/diss_online elektronisch publiziert.

Zusammenfassung

Aus der Gruppe der südamerikanischen Ungulaten wurde der Zahnschmelz hauptsächlich von Molaren von insgesamt 41 Gattungen und einer Unterfamilie der Ordnungen Litopterna, Notoungulata und Astrapotheria untersucht. Kennzeichnend für die Ordnungen ist dabei die Kombination von Radialschmelz (RE) und Hunter-Schreger Bändern (HSB), die in fast allen Gattungen nachgewiesen wurde. Allgemein anerkannt ist die Abstammung der südamerikanischen Ungulata von den Condylarthra (CIFELLI, 1985). Diese besitzen hauptsächlich RE, nur sehr wenige Familien haben auch HSB entwickelt. Trotz der biogeographischen Isolation Südamerikas haben die endemischen Ungulata erstaunliche Parallelen zu den holarktischen Huftieren entwickelt.

Modifizierter Radialschmelz (mRE) tritt stets an der EDJ auf und ist durch dicke, plattige interprismatische Matrix gekennzeichnet. Der Typ wurde von einigen Gattungen der Litopterna und der Notoungulata ausgebildet, die im Laufe ihrer Evolution hochkronige Bezahnung entwickelt haben. Ähnlich den Equiden veränderten die lamaähnlichen Macraucheniidae (Litopterna) mit Umbau der Zahnmorphologie zur Hypsodontie auch die Mikrostruktur und bildeten anstelle des einfachen Radialschmelzes an der EDJ modifizierten Radialschmelz aus. Im Gegensatz dazu zeigt die Schwestergruppe der Macraucheniidae, die pferdeähnlichen Proterotheriidae, keine Tendenz zur Hypsodontie und nur vereinzelt schwache Anzeichen zur Ausbildung von mRE. Dieser Schmelztyp findet sich bei den Notoungulata innerhalb der Toxodontia (Toxodontidae), Typotheria (Intertheriidae, Mesotheriidae) und Hegetotheria (Archaeohyracidae, Hegetotheriidae), bei letzteren macht er bis zu 50% der Schmelzdicke aus.

Daneben besteht jedoch noch ein weiterer Schmelztyp, der zwar Merkmale des mRE besitzt, diese aber nicht vollständig ausbildet, so dass es sich um eine Übergangsform vom einfachen zum modifizierten RE handelt. Diese Zwischenform wurde innerhalb der Litopterna (Macraucheniidae, Proterotheriidae) und Notoungulata (Toxodontia: Isotemnidae; Typotheria: Oldfieldthomasiidae) festgestellt.

Eine Sonderstellung bilden die Astrapotheria, die mit vertikalen HSB eine völlig andere Orientierung der Mikrostrukturen zeigen. Diese Ausrichtung ist bereits seit langem von den Rhinocerotiden bekannt (QUENSTEDT, 1867) und wurde für *Astrapotherium* sp. ausführlich von RENSBERGER & PFRETZSCHNER (1992) beschrieben. Die vertikalen HSB treten immer als innere Zone oder Schicht auf und wurden erstmals auch für die Trigonostylopidae

beschrieben. Weiterhin ist in den Canini der Astrapotheriidae eine Zwischenform von transversalen und vertikalen HSB vorhanden.

Neben den vertikalen HSB wurden auch modifizierte Orientierungen der Bänder nachgewiesen. In einigen Zähnen biegen die HSB aus ihrer üblicherweise transversalen Ausrichtung nach occlusal, wodurch sie annähernd senkrecht auf den Schneidekanten stehen. Dies wurde bereits von KOENIGSWALD (1994b) für einige Perissodactyla gezeigt. Innerhalb der südamerikanischen Huftiere tritt neben dieser Modifikation auch der umgekehrte Fall auf. Hier folgen die HSB ungefähr der Oberflächenmorphologie und verlaufen dadurch etwa parallel zum Kronenmuster. Umbiegungen sind in folgenden Familien vorhanden: Litopterna (Macraucheniiidae, Proterotheriidae), Notoungulata: Toxodontia (Leontiniidae, Notohippidae, Toxodontidae), Typotheria (Interatheriidae, Mesotheriidae) und Hegetotheria (Hegetotheriidae).

Eine ausgeprägte Differenzierung des Schmelzmusters in Luv- und Lee-Seite war bisher fast ausschließlich von den Rodentia bekannt. Innerhalb der endemischen Ungulaten konnte eine solche Differenzierung erstmals für große Herbivora nachgewiesen werden. Sie tritt innerhalb der Litopterna (Macraucheniiidae, Proterotheriidae) und Notoungulata (Toxodontia: Isotemnidae, Toxodontidae; Typotheria: Mesotheriidae; Hegetotheria: Archaeohyracidae, Hegetotheriidae) auf.

Die umfassende Analyse der Mikrostrukturen der südamerikanischen Huftiere zeigt eine große Variation der teils hoch komplizierten Strukturen, obwohl nur eine sehr begrenzte Anzahl von Schmelztypen beteiligt ist. Diese werden immer wieder modifiziert und bilden gleiche oder sehr ähnliche Schmelzmuster aus. Im Vergleich der südamerikanischen Ungulata mit der holarktischen Fauna lassen sich zahlreiche Beispiele einer solchen konvergenten Evolution auf den verschiedenen Kontinenten feststellen.

Inhalt

1. Einleitung	6
2. Zeitliche Zuordnung	8
3. Ursprung der südamerikanischen Huftiere	10
4. Problemstellung	15
5. Material	17
6. Methodik	17
7. Schnittebenen	21
8. Schmelzbeschreibung und Messung	23
9. Spezielle Begriffe und Abkürzungen	23
10. Bauelemente des Zahnschmelzes	26
10.1 Prismen	26
10.2 Interprismatische Matrix (IPM)	27
10.3 Radialschmelz (RE)	27
10.4 Modifizierter Radialschmelz (mRE)	28
10.5 Hunter-Schreger Bänder (HSB)	28
11. Anomalien	29
12. Litopterna AMEGHINO, 1889	31
12.1.1 Machraucheniidae GERVAIS, 1855	34
12.1.1.1 Cramaucheniinae AMEGHINO, 1902	35
12.1.1.1.1 <i>Theosodon</i> sp. AMEGHINO, 1887	35
12.1.1.2 Macraucheniinae GERVAIS, 1855	39
12.1.1.2.1 <i>Scalabrinitherium bravardi</i> AMEGHINO, 1883	39
12.1.1.2.2 <i>Cullinia levi</i> CABRERA & KRAGLIEVICH, 1931; <i>Cullinia</i> sp. CABRERA & KRAGLIEVICH, 1931	40
12.1.1.2.3 <i>Macrauchenia patachonica</i> OWEN, 1838; <i>Macrauchenia</i> sp. OWEN, 1838	43
12.1.2 Proterotheriidae AMEGHINO, 1885	45
12.1.2.1 Proterotheriinae AMEGHINO, 1885	46
12.1.2.1.1 <i>Licaphrium</i> sp. AMEGHINO, 1887	46
12.1.2.1.2 <i>Diadiaphorus</i> sp. AMEGHINO, 1887	49
12.1.2.1.3 <i>Thoatherium minusculum</i> AMEGHINO, 1887; <i>Thoatherium</i> sp. AMEGHINO, 1887	51
12.1.2.1.4 <i>Proterotherium</i> sp. AMEGHINO, 1883	54
13. Notoungulata ROTH, 1903	57
13.1 Notioprogonia SIMPSON, 1934	65
13.1.1 Henricosborniidae AMEGHINO, 1901	66
13.1.1.1.1 <i>Henricosbornia</i> sp. AMEGHINO, 1901	67
13.1.2 Notostylopidae AMEGHINO, 1897	69
13.1.2.1.1 <i>Notostylops</i> sp. AMEGHINO, 1897	69
13.2 Toxodontia OWEN, 1853	71
13.2.1 Isotemnidae AMEGHINO, 1897	72
13.2.1.1.1 <i>Isotemnus</i> sp. AMEGHINO, 1897	72
13.2.1.1.2 <i>Pleurostylodon</i> sp. AMEGHINO, 1897	74
13.2.1.1.3 <i>Periphragis</i> sp. ROTH, 1899	76
13.2.1.1.4 <i>Rhyphodon</i> sp. ROTH, 1899	78
13.2.2 Leontiniidae AMEGHINO 1895	79
13.2.2.1.1 <i>Scarrittia canquelensis</i> SIMPSON 1934	80
13.2.3 Notohippidae AMEGHINO 1894	81

13.2.3.1 Rhynchippinae LOOMIS 1914	82
13.2.3.1.1 <i>Puelia plicata</i> ROTH 1902, <i>Puelia coarctatus</i> AMEGHINO 1901	82
13.2.3.2 Notohippinae AMEGHINO 1894	83
13.2.3.2.1 <i>Colpodon</i> sp. BURMEISTER 1885	83
13.2.4.1 Nesodontinae MURRAY, 1866	86
13.2.4.1.1 <i>Adinotherium</i> sp. AMEGHINO, 1887	86
13.2.4.2 Toxodontinae OWEN, 1845	94
13.2.4.2.1 <i>Stereotoxodon ameghinoi</i> AMEGHINO, 1904, <i>Stereotoxodon</i> sp. AMEGHINO, 1904	94
13.2.4.2.2 <i>Toxodon platensis</i> OWEN, 1837	97
13.3 Typotheria ZITTEL, 1892	99
13.3.1 Oldfieldthomasiidae SIMPSON, 1945	100
13.3.1.1.1 <i>Oldfieldthomasia</i> sp. AMEGHINO, 1901	100
13.3.2 Interatheriidae AMEGHINO, 1887	102
13.3.2.1 Notopithecinae SIMPSON, 1945	103
13.3.2.2 Interatheriinae SIMPSON, 1945	104
13.3.2.2.1 <i>Cochilius</i> sp. AMEGHINO, 1902	105
13.3.2.2.2 <i>Plagiarthrus</i> sp. AMEGHINO, 1896	106
13.3.2.2.3 <i>Protypotherium</i> sp. AMEGHINO, 1887	107
13.3.2.2.4 <i>Interatherium</i> sp. AMEGHINO, 1887	111
13.3.3 Mesotheriidae ALSTON, 1876	113
13.3.3.1 Trachytheriinae AMEGHINO, 1894	113
13.3.3.1.1 <i>Trachytherus</i> sp. AMEGHINO, 1889	113
13.3.3.2 Mesotheriinae ALSTON, 1876	115
13.3.3.2.1 <i>Typotheriopsis</i> sp. CABRERA & KRAGLIEVICH, 1931	116
13.3.3.2.2 <i>Mesotherium</i> sp. SERRES, 1867	119
13.4 Hegetotheria SIMPSON, 1945	122
13.4.1 Archaeohyracidae AMEGHINO, 1897	123
13.4.1.1.1 <i>Protarchaeohyrax gracilis</i> REGUERO, CROFT, FLYNN, WYSS, 2003; „ <i>Bryanpattersonia sulcidens</i> “ AMEGHINO, 1902	124
13.4.1.1.2 <i>Archaeohyrax</i> sp. AMEGHINO, 1897	126
13.4.2 Hegetotheriidae AMEGHINO, 1894	128
13.4.2.1 Pachyrukhinae LYDEKKER, 1894	128
13.4.2.1.1 <i>Pachyrukhos moyanoi</i> AMEGHINO, 1885	128
13.4.2.1.2 <i>Paedotherium</i> sp. BURMEISTER, 1888	129
13.4.2.1.3 <i>Tremacyllus</i> sp. AMEGHINO, 1891	131
13.4.2.2 Hegetotheriinae AMEGHINO, 1894	133
13.4.2.2.1 <i>Hegetotherium</i> sp. AMEGHINO, 1887	134
13.4.2.2.2 <i>Pseudohegetotherium torresi</i> CABRERA & KRAGLIEVICH, 1931; <i>Pseudohegetotherium</i> sp. CABRERA & KRAGLIEVICH, 1931	135
14. Astrapotheria LYDEKKER, 1894	138
14.1.1 Trigonostylopidae AMEGHINO, 1901	139
14.1.1.1.1 <i>Trigonostylops</i> sp. AMEGHINO, 1897	140
14.1.2 Astrapotheriidae AMEGHINO, 1887	143
14.1.2.1.1 <i>Albertogaudrya</i> sp. AMEGHINO, 1901	143
14.1.2.1.2 <i>Parastrapotherium</i> sp. AMEGHINO, 1895	144
14.1.2.1.3 <i>Astrapotherium</i> sp. BURMEISTER, 1879	145
15. Diskussion	148
15.1 Litopterna	148
15.1.1.1 Macraucheniidae	149
15.1.1.2 Proterotheriidae	150

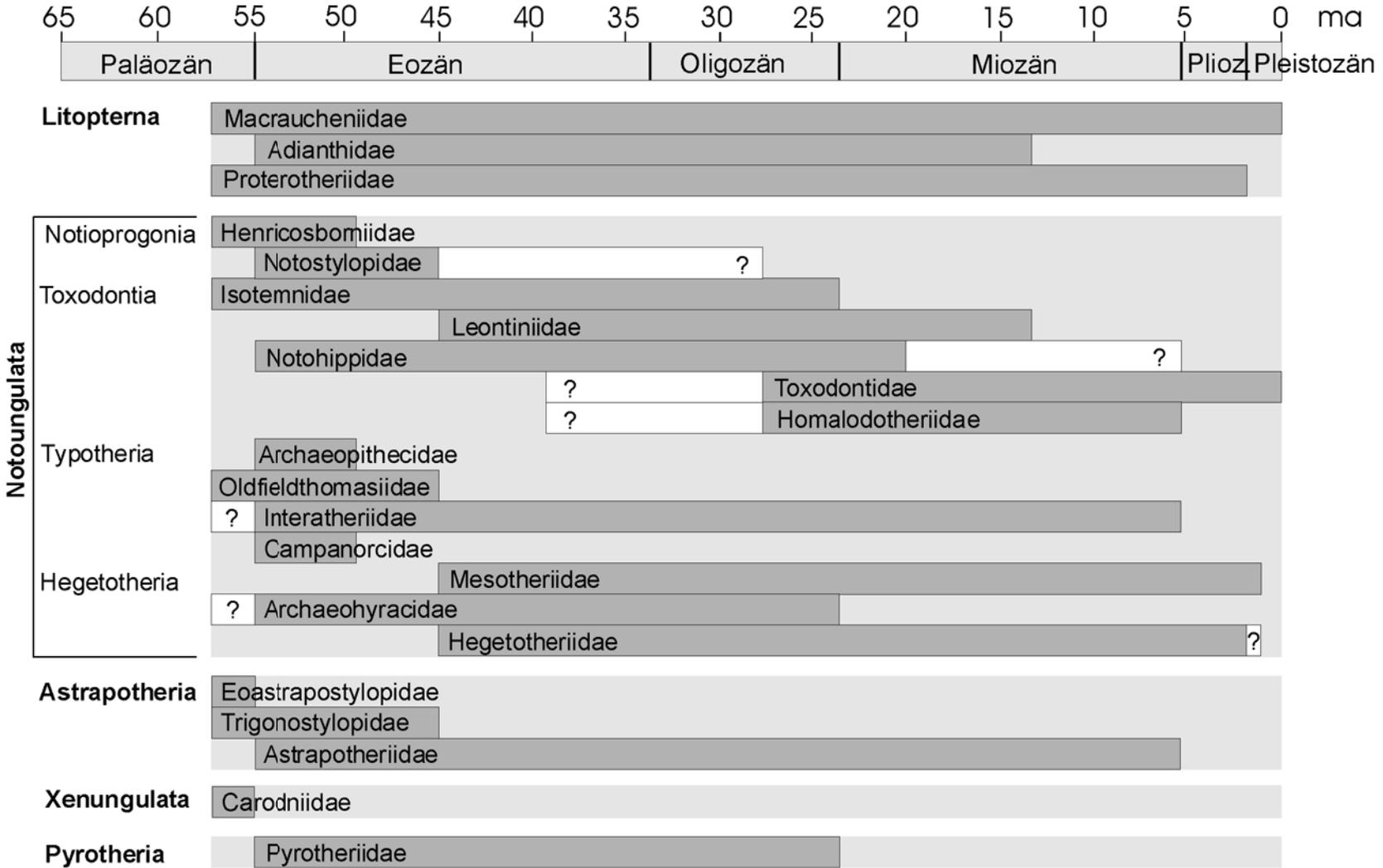
15.2 Notoungulata	151
15.2.1 Notioprogonia.....	152
15.2.1.1 Henricosborniidae	153
15.2.1.2 Notostylopidae	153
15.2.2 Toxodontia	153
15.2.2.1 Isotemnidae	153
15.2.2.2 Leontiniidae.....	154
15.2.2.3 Notohippidae	155
15.2.2.4 Toxodontidae.....	155
15.2.3 Typotheria	157
15.2.3.1 Oldfieldthomasiidae	157
15.2.3.2 Interatheriidae.....	157
15.2.3.3 Mesotheriidae	158
15.2.4 Hegetotheria	160
15.2.4.1 Archaeohyracidae.....	160
15.2.4.2 Hegetotheriidae	161
15.3 Astrapotheria	162
15.3.1.1 Trigonostylopidae.....	162
15.3.1.2 Astrapotheriidae	162
15.4 Vergleiche der Schmelztypen und –muster der südamerikanischen Huftiere mit anderen Gruppen	165
15.4.1 Radialschmelz und HSB.....	165
15.4.2 Modifizierter Radialschmelz	165
15.4.3 Vertikale HSB	168
15.4.4 Umbiegungen der HSB	169
15.4.5 Weitere Schmelztypen und Strukturelemente	172
15.4.5.1 Tangentialer Schmelz.....	172
15.4.5.2 Simultane Prismenumbiegungen.....	172
15.4.5.3 Irregulärer Schmelz	173
15.4.5.4 Reißverschluss-Schmelz.....	173
15.4.6 Vergleich mit dem Inselkontinent Australien	173
15.4.7 Differenzierung von Luv- und Lee-Seite anhand des Schmelzmusters	174
15.4.8 Schmelzoberfläche	177
15.4.9 Entwicklung hochkroniger Bezahnung	177
15.4.10 Schmelzmuster verschiedener Zahnpositionen innerhalb einer Bezahnung	178
15.4.11 Schmelzmikrostrukturen der Condylarthra	179
15.4.12 Konvergenzen.....	180
16. Danksagung.....	183
17. Literatur.....	185
18. Tafeln	195
19. Erklärung.....	244

1. Einleitung

In Südamerika gibt es noch heute eine sehr ungewöhnliche Fauna, wie beispielsweise Gürteltiere, Faultiere und Ameisenbären, um nur einige zu nennen. Doch schon im Tertiär konnte sich aufgrund der biogeographischen Isolation eine eigenständige Säugetierfauna entwickeln, die von sehr markanten, endemischen und inzwischen völlig ausgestorbenen Huftieren dominiert wurde. Nach MCKENNA & BELL (2000) werden letztere in fünf Ordnungen unterteilt: Litopterna, Notoungulata, Astrapotheria, Xenungulata und Pyrotheria (Abb. 1). Interessanterweise haben sich unter diesen Gruppen Formen entwickelt, die aufgrund ähnlicher ökologischer Gegebenheiten eine bemerkenswerte Übereinstimmung zu ihren nicht verwandten holarktischen Huftieren besitzen, wie pferde- und lamaähnliche Formen, kleine hasenartige mit prominenten Schneidezähnen aber auch sehr große rhinocerosähnliche Tiere. Die Diversität war im mittleren und späten Miozän am höchsten, wo sie vor allem durch Toxodontiden und Typotheriiden (beide Notoungulata) aber auch durch Macraucheniden (Litopterna) repräsentiert wurden (CIFELLI, 1985). Bereits vor der Schließung der Landenge von Panama im Pliozän, als der große Faunenaustausch zwischen Nord- und Südamerika stattfand, war die Diversität der endemischen Ungulaten drastisch gesunken. Insgesamt wanderten von Nordamerika mit ca. 29 Gattungen fast doppelt so viele Taxa nach Südamerika ein wie umgekehrt (WEBB, 1985). Unter den südamerikanischen Huftieren sind die Toxodontiden als einzige bis nach Zentralamerika vorgedrungen, wo die Gattung *Mixotoxodon* sp. recht häufig vorkam (WEBB & PERRIGO, 1984). Ebenso interessant wie ungewöhnlich ist der Zahnschmelz dieser Huftiere, wie vereinzelte stichprobenartige Untersuchungen zeigen (FORTELIUS, 1985; KOENIGSWALD, 1988; RENSBERGER & PFRETZSCHNER, 1992; PFRETZSCHNER, 1994). Ziel dieser Arbeit ist daher vor allem die detaillierte Analyse der Zahnschmelzmikrostrukturen sowie der Vergleich dieser mit den holarktischen Ungulaten.

Ein Zahn besteht in der Regel hauptsächlich aus Dentin und ist im Bereich der Krone von dem wesentlich härterem Schmelz umgeben (Abb. 2). Durch den gravierenden Härteunterschied kann bei der Abnutzung ein deutliches Kaurelief entstehen. Im Gegensatz zu Knochen wird der Zahnschmelz von Säugetieren nach seiner Bildung im Kiefer nicht mehr umgewandelt. Daher bietet er eine sehr gute Möglichkeit für systematisch-phylogenetische Untersuchungen, da der genetische Code unverändert wiedergegeben wird (MARTIN, 1992; PFRETZSCHNER, 1994; MARTIN, 1997). Der Schmelz besteht aus Apatitkristalliten, die als Prismen gebündelt vorliegen können oder ungebündelt als Interprismatische Matrix (IPM).

Abb. 1: Zeitliche Verbreitung der südamerikanischen Huftiere nach MCKENNA & BELL (2000). Die jeweiligen Ordnungen sind bis auf Familienniveau angegeben, ungesicherte Nachweise sind weiß gekennzeichnet.



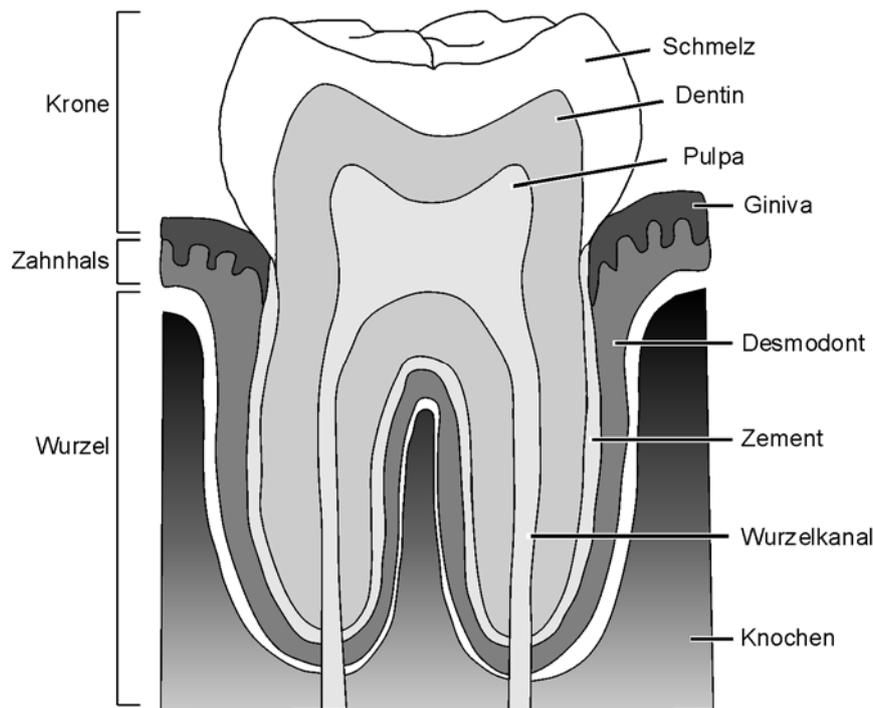


Abb. 2: Generalisierter Aufbau eines Zahns.

Die Prismen werden an der Schmelz-Dentin Grenze (EDJ, enamel dentin junction) gebildet und durchlaufen den Schmelz bis zur Außenkante. Im primitiven Zustand verlaufen die Prismen alle parallel. In abgeleiteten Formen können sich die Prismen lagenweise überkreuzen und bilden nach ihren Entdeckern benannte Hunter-Schreger Bänder (HSB) aus. Innerhalb der einzelnen Lagen verlaufen die Prismen parallel, zu den benachbarten Lagen stehen sie jedoch in einem Winkel. Ist dieser Winkel groß, etwa 90° , so sind die HSB im Longitudinalschnitt sehr gut erkennbar, ist die Winkeldifferenz hingegen gering, lassen sich die HSB nur schlecht voneinander differenzieren.

Als dritte Hartsubstanz kann im Kronenbereich Zement außerhalb des Schmelzes angelagert sein, der häufig zur Ausfüllung von Schmelzfalten oder -einstülpungen dient.

2. Zeitliche Zuordnung

In Südamerika erfolgt die zeitliche Gliederung der oberen Kreide sowie des Känozoikums in „South American Land Mammal Ages“ (SALMA), die auf Sequenzen biologischer und geologischer Ereignisse beruht (Abb. 3). Die Radiation endemischer Marsupialia, Edentaten,

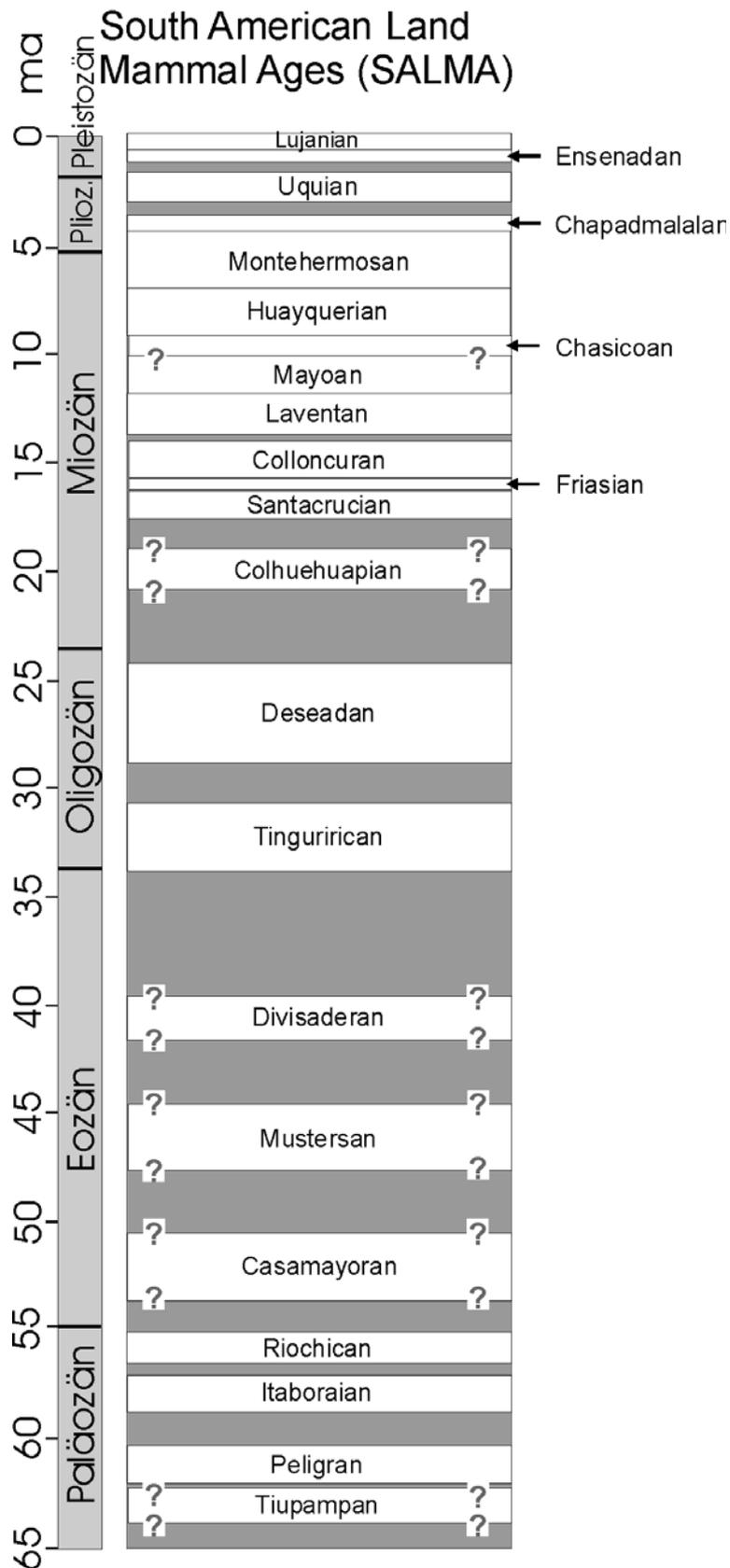


Abb. 3: Geochronologie der “South American Land Mammal Ages” (SALMA) nach FLYNN & SWISHER (1995). Die Altersangaben der Epochen folgen BERGGREN et al. (1995). Die Fragezeichen an den Grenzen der SALMA’s kennzeichnen eine schlechte zeitliche Einordnung und sind daher spekulativ.

Primaten, Rodentia und Ungulata erwies sich bei der Erstellung der Sequenzen als außerordentlich hilfreich, erschwert jedoch ungemein die Korrelation zu anderen Kontinenten (FLYNN & SWISHER III, 1995). Dennoch bestehen bis heute signifikante zeitliche Lücken. Da lange Zeit über wichtige Säugerschichten ausschließlich aus Argentinien bekannt waren, beruhen beinahe alle SALMA`s auf argentinischen Faunen (PASCUAL et al., 1996). Es gibt bislang lediglich vier Zeitabschnitte in der Gliederung, die nicht aus Argentinien stammen. Diese abweichenden Faunen betreffen das Friasian, das auf der Río Frías Formation in Chile beruht, das Tinguirirican, das nach der Lokalität Tinguiririca in den chilenischen Anden basiert, das Itaboraian, welches nach einer Fundstelle in Sao José de Itaboraí, Niteroi in Brasilien benannt wurde und das Tiupampian, das aus lokalen Faunen von Tiupampa in Bolivien und Laguna Umayo in Peru basiert (FLYNN & SWISHER III, 1995; PASCUAL et al., 1996; FLYNN et al., 2003). Es bestehen jedoch Unklarheiten über die genaue zeitliche Einordnung der Faunen wie zahlreiche Diskussionen zeigen (MacFadden, 1985; MacFadden et al., 1985; PASCUAL et al., 1996; KAY et al., 1999; FLYNN et al., 2003). Trotz radioisotopischer Messungen und paläomagnetischer Analysen zur Bestimmung des absoluten Alters von Gesteinen bleiben deutliche Unstimmigkeiten zur präzisen Korrelation dieser Daten mit den SALMA`s bestehen.

3. Ursprung der südamerikanischen Huftiere

Nach MCKENNA & BELL (2000) gliedern sich die südamerikanischen Huftiere in fünf Ordnungen: Litopterna, Notoungulata, Astrapotheria, Xenungulata und Pyrotheria (Abb. 1). Die Beziehung zwischen diesen Gruppen ist bis heute nicht geklärt, auch bestehen unterschiedliche Hypothesen über die phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Hauptgruppen der Ungulaten, wie zahlreiche Diskussionen zeigen (CIFELLI, 1983, 1985, 1993; MAAS, 1997; CERDENO & BOND, 1998; REGUERO, 1998; SORIA, 2001; CROFT et al., 2003). Die Arbeiten befassen sich überwiegend mit der Phylogenie innerhalb einzelner Gruppen, wobei jeweils nur einige wenige Gattungen in die Analyse mit einbezogen werden und nicht die vollständige Diversität berücksichtigen (Abb. 4-6). Eine Phylogenie der gesamten südamerikanischen Ungulaten ist bisher nicht vorhanden, es ist aber wahrscheinlich, dass sie paraphyletischen Ursprungs sind (CIFELLI, 1993). Die bisher umfassendste Arbeit wurde von CIFELLI (1993) vorgestellt, in welcher er die Innengruppen-Phylogenie der Litopterna, der Astrapotheria, der Notoungulata im gesamten, sowie der Toxodontia und

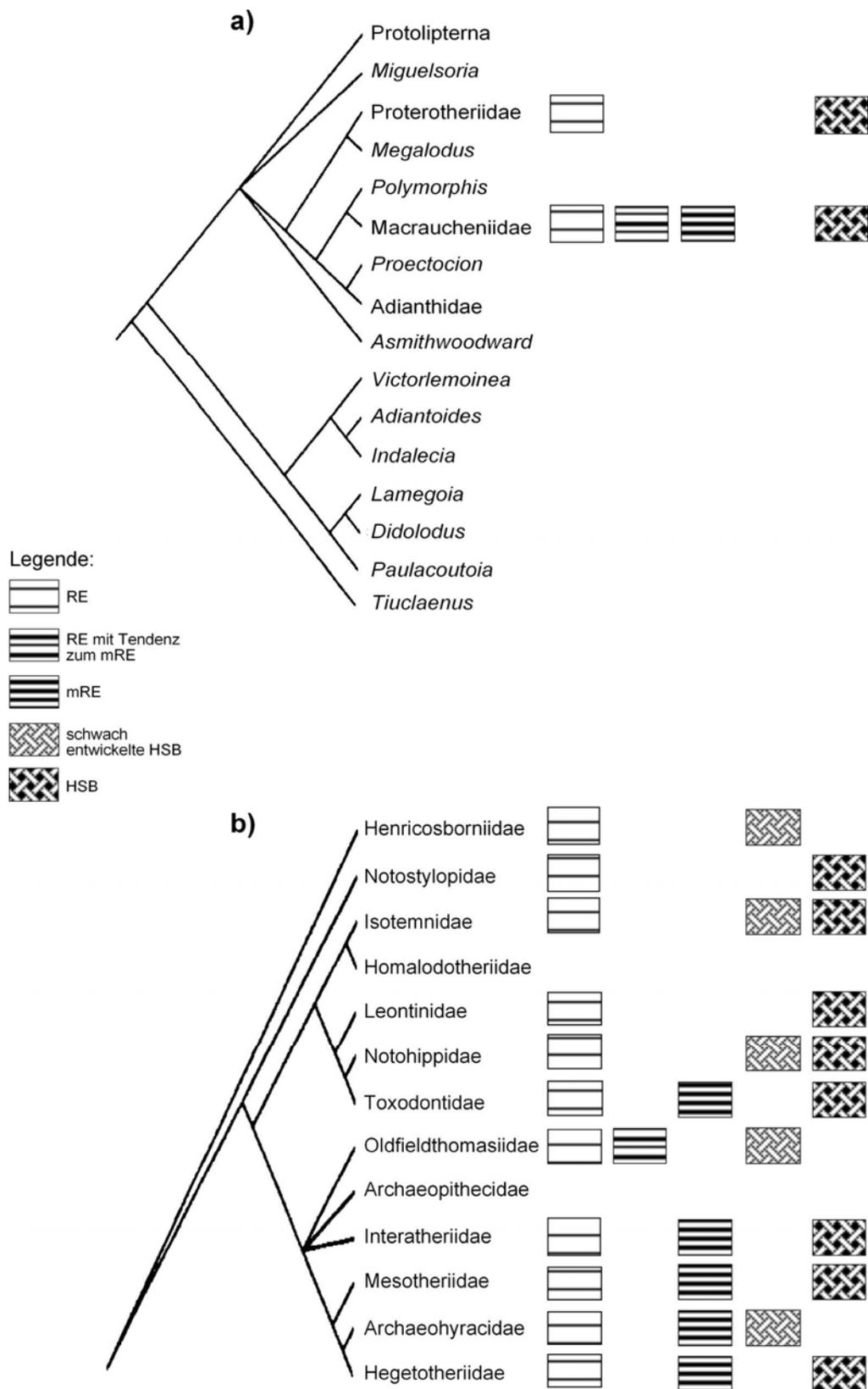


Abb. 4: Auftreten der Schmelztypen der untersuchten Taxa, die in die Kladogramme von CIFELLI (1993) eingefügt wurden. **a)** Archaische südamerikanische Ungulaten und Litopterna. **b)** Notoungulata.

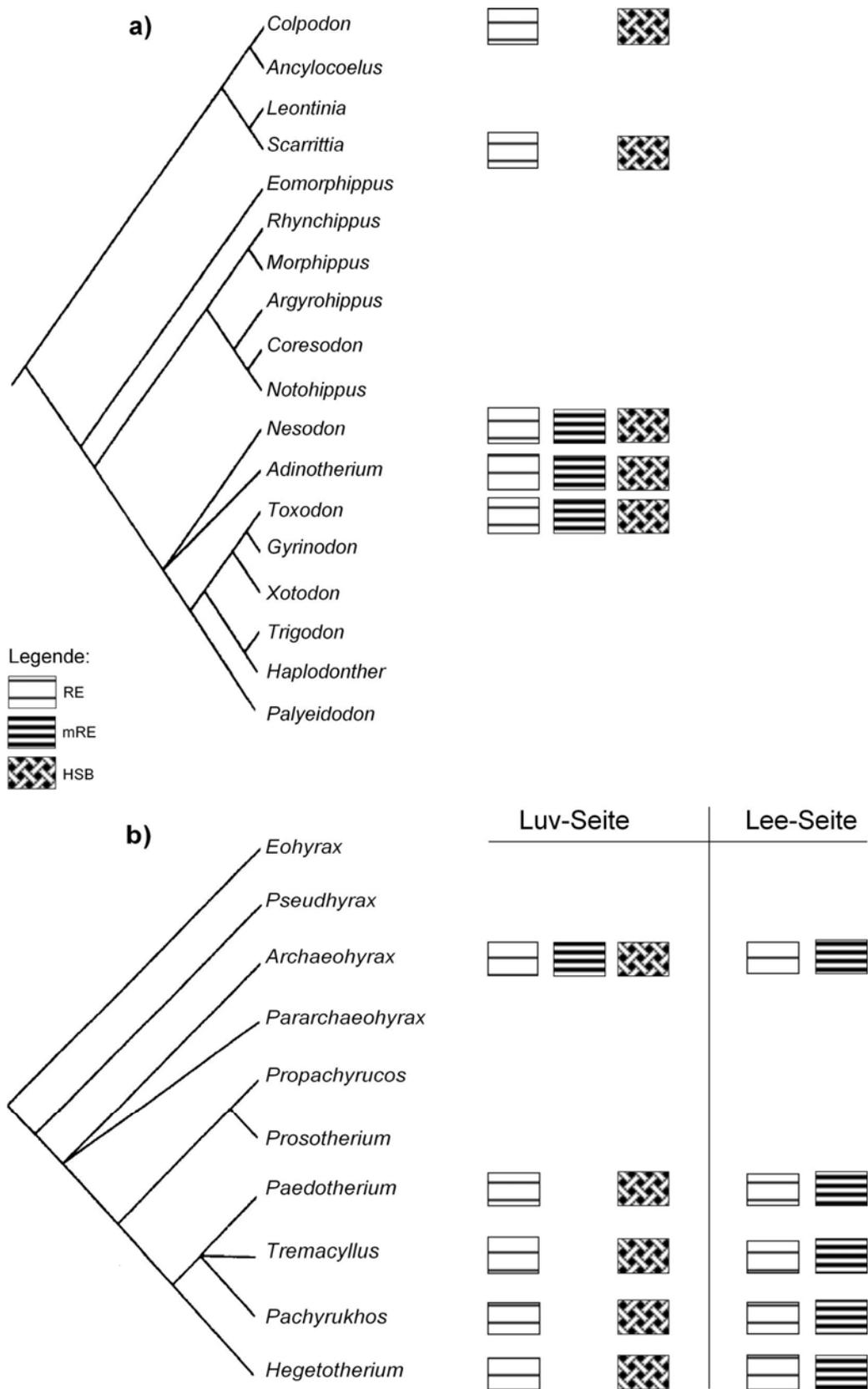


Abb. 5: Auftreten der Schmelztypen der untersuchten Taxa, die in die Kladogramme von CIFELLI (1993) eingefügt wurden. **a)** Abgeleitete Toxodontia (Notoungulata). **b)** Abgeleitete Hegetotheria (Notoungulata).

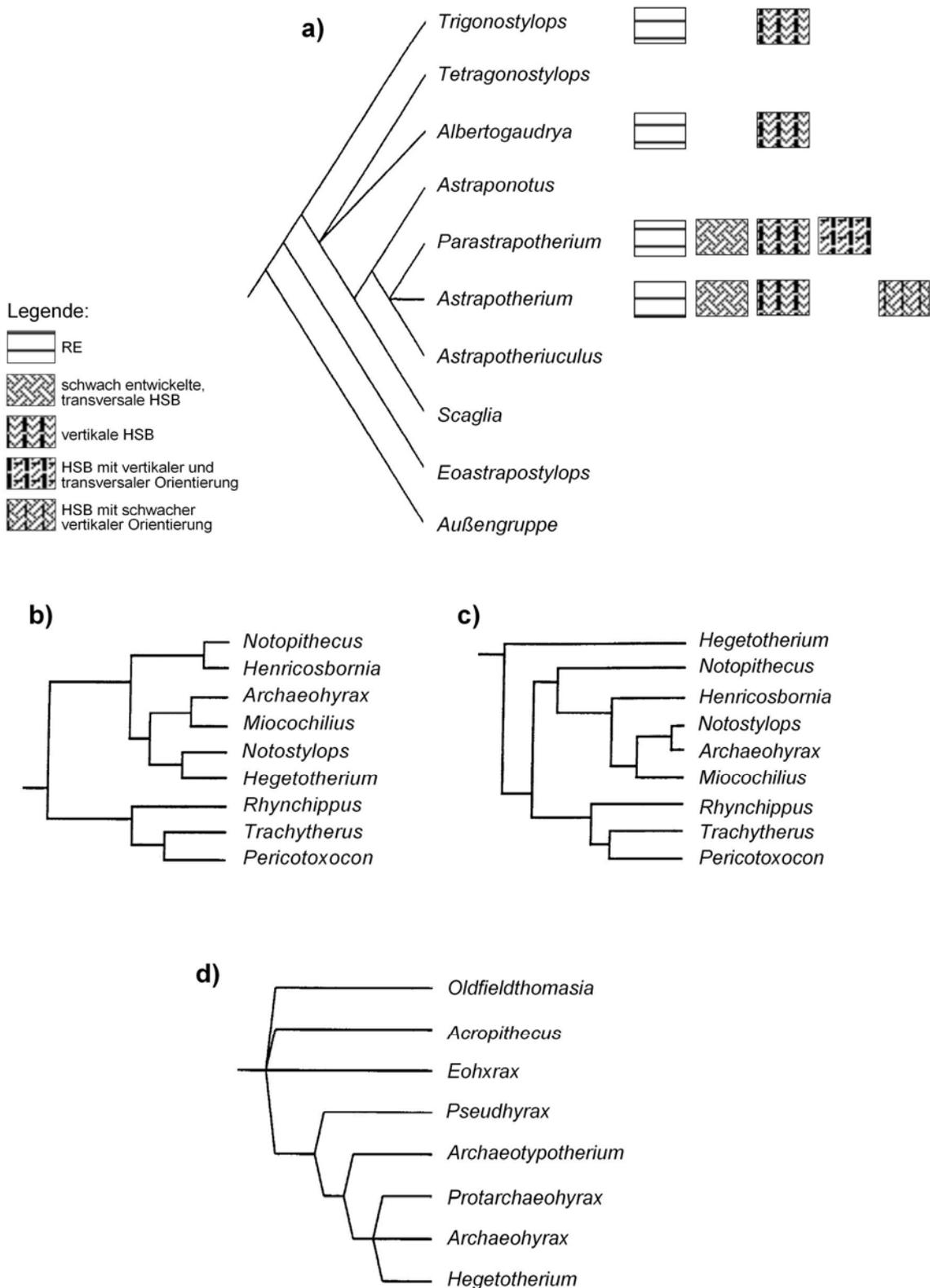


Abb. 6: **a)** Auftreten der Schmelztypen der untersuchten Astrapotheria, die in die Kladogramme von CIFELLI (1993) eingefügt wurden. **b)** Kladogramm einiger ausgewählter Notoungulata von MAAS (1997) beruhend auf Schmelzmerkmalen nahe der EDJ. **c)** Wie **b)**, die Schmelzmerkmale basieren jedoch auf Charakteristika der Schmelzmitte. **d)** Kladogramm von CROFT et al. (2003) zur Phylogenie der Archaeohyracidae. *Oldfieldthomasia* und *Acropithecus* sind Außengruppen.

Tyotheria analysiert. Dabei beruhen seine Untersuchungen z. T. auf der Annahme der Monophylie einzelner Familien, die er jedoch nicht genauer begründet. Generell besitzen sämtliche bisher bekannte Kladogramme Polytomien an entscheidenden Knotenpunkten und sind schlecht aufgelöst.

Die frühesten und primitivsten südamerikanischen Huftiere wurden innerhalb der Condylarthra in eine eigene Familie, die Didolodontidae, eingeordnet. Ähnlichkeiten der Didolodontidae mit den nordamerikanischen Phenacodontidae (Condylarthra) wurden jedoch wahrscheinlich unabhängig voneinander erworben (CIFELLI, 1983). Bereits von SIMPSON (1948) wurde die große Ähnlichkeit innerhalb der Bezahnung der Didolodontidae mit den Litopterna erkannt. Dabei werden die Litopterna in erster Linie, wie auch viele andere der Ungulaten, über Modifikationen des postcranialen Skeletts, insbesondere des Tarsus charakterisiert. Mehrere Gattungen aus dem Paläozän Brasiliens besitzen diese Spezialisierung des Tarsus, behalten aber die Bezahnung bei, die teilweise primitiver ist als die der typischen Didolodontiden (CIFELLI, 1983). CIFELLI (1993) vermutet für die strukturellen Merkmale der Didolodontiden und primitiven Litopterna einen gemeinsamen Ursprung. Die zu den Mioclaenidae (Condylarthra) gehörigen Gattungen *Tiucloenus* sp. und *Molinodus* sp., mit die ältesten und primitivsten südamerikanischen Taxa, zeigen in weit mehr Merkmalen als andere Ungulaten Plesiomorphien. Daher beruht der Ursprung der südamerikanischen Huftiere vermutlich nicht auf einem einzigen Vorfahren, sondern auf verschiedenen (CIFELLI, 1993).

Die Notoungulata werden durch diagnostische Spezialisierungen der Bezahnung (PATTERSON, 1934) sowie der Gehörregion (PATTERSON, 1936; SIMPSON, 1948) charakterisiert. Sie sind bereits im oberen Paläozän (Riochican) gut differenziert, obwohl keine großen Unterschiede zwischen den Gruppen bestehen. Die primitivste Familie der Notoungulata, die Henricosbornidae, zeigt bereits Spezialisierungen innerhalb der Bezahnung, die gegenüber dem möglichen „Ur-Morphotyp“ der Didolodontiden/Litopterna deutlich höher entwickelt sind (CIFELLI, 1983). Die Biogeographie der Notoungulata wurde durch Funde von Arctostylopidae in Nordamerika (MATTHEW, 1915) und Asien (MATTHEW & Granger, 1925) intensiv diskutiert. Die Familie wurde den Notioprogonia zugeordnet, da vergleichbare molare Strukturen am ehesten bei den Notostylopidae zu finden sind. Zahlreiche, für die Notoungulaten charakteristische Spezialisierungen der Molaren, konnten jedoch nicht bei den Arctostylopiden nachgewiesen werden, auch sind sie nicht aus Südamerika bekannt. Nach CIFELLI et al. (1989) werden sie in eine eigene Ordnung Arctostylopida gestellt.

Die Astrapotheria, inklusive der Trigonostylopidae, die lange Zeit als eigene Ordnung Trigonostylopidae geführt wurden (PAULA COUTO, 1979a), könnten von einem *Tiucloenus* ähnlichen Vorfahren abstammen, ebenso die Notoungulata und eventuell die Pyrotheria (CIFELLI, 1993). Da die Xenungulata mit großer Wahrscheinlichkeit eine Schwestergruppe der Astrapotheria sind, kommt diese Abstammung auch für sie in Frage. Primitive Notoungulata zeigen jedoch auch morphologische Ähnlichkeiten mit den Hyopsodontidae (Condylarthra) (CIFELLI, 1983, 1983).

4. Problemstellung

Bisherige Untersuchungen der Zahnbezeichnung südamerikanischer Huftiere beschränken sich fast ausschließlich auf die Zahnmorphologie der jeweiligen Taxa (CIFELLI, 1983; CIFELLI & SORIA, 1983; CIFELLI, 1993). Auch wird hauptsächlich das postcraniale Skelett bearbeitet. Dabei liegt der Schwerpunkt dieser Arbeiten auf der Phylogenie und Systematik der Litopterna. Die Ordnungen Notoungulata, Astrapotheria und Pyrotheria werden von CIFELLI (1993) zwar mit einbezogen, allerdings untersucht auch er die Zähne ausschließlich morphologisch und legt die Gewichtung auf das postcraniale Material.

Da die Betrachtung der Zahnmorphologie nur eine grobe Charakterisierung der Taxa liefert ist es besonders wichtig, die Schmelzmikrostrukturen zu untersuchen. In einem komplexen hierarchischen System, vom einzelnen Kristallit bis zur gesamten Zahnbezeichnung, bildet das Kronenmuster lediglich ein einzelnes Merkmal. Die detaillierte Beschreibung von nur einem Kennzeichen kann jedoch zu einem falschen Gesamtkonzept führen, da sich die Mikrostrukturen verschiedener Taxa mit sehr ähnlicher Zahnmorphologie gravierend unterscheiden können (KOENIGSWALD & CLEMENS, 1992). Folglich müssen alle Ebenen, welche Prismen, Schmelztypen als auch Schmelzmuster mit einbeziehen, analysiert und beschrieben werden, um vollständige Informationen über den Gesamtaufbau zu erhalten. PFRETZSCHNER (1994) hat eine größere Anzahl von Großsäugern bearbeitet und bei seinen Untersuchungen auch einige Taxa der Notoungulata sowie *Astrapotherium* sp. mit einbezogen. Die wichtigsten Merkmalskomplexe wie Raumrichtungen der HSB und Orientierung der IPM sind bei ihm nur exemplarisch für einige Arten erwähnt. Die Variabilität und die speziellen Schmelzmuster sind nicht ersichtlich. Da PFRETZSCHNER (1994) sich in dieser Arbeit mit der Biomechanik der Schmelzmikrostruktur befasst, bleibt der

gesamte Umfang der Schmelzbesonderheiten der südamerikanischen Huftiere und die daraus resultierende Gliederung der Gruppen unbeachtet.

Von MAAS (1989) wurden ebenfalls einige Vertreter der Notoungulaten untersucht. Ihre Schmelzmikrountersuchung umfasst in erster Linie die Querschnittsformen der einzelnen Prismen als auch die Packungsdichte der Prismen. Diese werden in von BOYDE (1964; 1971) aufgestellte Kategorien unterteilt, beschrieben und innerhalb der Gruppe miteinander verglichen, um zur Klärung wichtiger Fragen bzgl. der Systematik und Phylogenie beizutragen. Mit dieser Methode wird einerseits nicht die Variabilität der Mikrostrukturen erfasst, andererseits kann nur eine Auflösung auf Ordnungsniveau erreicht werden (KOENIGSWALD & CLEMENS, 1992; KOENIGSWALD et al., 1993; MARTIN, 1997).

Der Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit liegt auf der detaillierten Beschreibung des Zahnschmelzes unter Betrachtung sämtlicher Ebenen, vom einzelnen Kristallit bis zum vollständigen Zahn. Die Untersuchung beinhaltet mehrere Aspekte: Was für Schmelztypen sind vorhanden? Gibt es bisher unbekannte Schmelztypen? Welche Schmelzmuster ergeben sich daraus? Besteht ein Zusammenhang zwischen der Ornamentierung der Schmelzoberfläche und dem Schmelzmuster der Bezahnung?

Die phylogenetisch-systematischen Verhältnisse innerhalb der Gruppe der südamerikanischen Huftiere sowie die Frage nach ihrem Vorfahren sind bisher nicht geklärt. Allgemein werden die Condylarthra als Abstammungslinie angesehen. Durch einen Vergleich der Schmelzstrukturen der in Frage kommenden Condylarthra mit den ältesten Formen der südamerikanischen Ungulata ergibt sich ein weiterer Merkmalskomplex der zur Klärung der Verhältnisse beitragen kann.

Aus der detaillierten Bestandsaufnahme resultieren jedoch noch weitere Fragen. Einige Formen entwickeln im Laufe ihrer Phylogenie hypsodonte oder sogar euhypsodonte Zähne. Dabei muss untersucht werden, ob sich diese Veränderung der Morphologie auch im Schmelz erkennen lässt. Ferner ergibt sich durch die über Jahrmillionen andauernde isolierte Lage Südamerikas die Frage, ob die bei den südamerikanischen Gattungen entstandene Hochkronigkeit der Bezahnung zeitgleich mit den holarktischen Formen entstanden ist. Da sehr ähnliche Schmelzmuster auch auf anderen Kontinenten auftreten, wurde weiterhin untersucht, ob diese auf Konvergenzen beruhen.

5. Material

Insgesamt wurden 41 Gattungen und eine Unterfamilie aus den Ordnungen Litopterna, Notoungulata und Astrapotheria untersucht. Dabei wurde mindestens je ein Zahn aus Ober- und Unterkiefer analysiert, wenn vorhanden auch Zähne aus dem Vordergebiss.

Das fossile Material wurde in einem vom Deutschen Akademischen Austauschdienst (DAAD) finanzierten projektbezogenen Personenaustausch von zwei argentinischen Museen für die Bearbeitung eingeworben. Der Hauptteil der Stücke stammt aus dem Museo Ciencias Naturales La Plata (MLP), La Plata, Argentinien. Weiteres Material wurde während zwei Expeditionen in Patagonien geborgen. An der ersten Forschungsreise waren Dr. GOIN (MLP), Dr. KALTHOFF, Institut für Paläontologie Bonn (IPB), Prof. Dr. KOENIGSWALD (IPB), Prof. Dr. MARTIN, Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt und Dr. MÖRS, Swedish Museum of Natural History, Stockholm, Schweden, beteiligt. Die zweite Expedition wurde von Dr. KALTHOFF (IPB) und mir durchgeführt. Das gesammelte Material wurde im Museo Regional Provincial „Padre Manuel Jesús Molina“, Rio Gallegos, Argentinien, hinterlegt. Ein Zahnfragment wurde vom Field Museum of Natural History (FMNH) in Chicago, Illinois, USA, zur Verfügung gestellt. Die entsprechenden Sammlungsnummern sind in den Beschreibungen der einzelnen Taxa angegeben. Bei der Auswahl der Zähne wurde darauf geachtet, dass die jeweiligen Familien weitgehend durch mindestens eine Gattung abgedeckt sind. Da das Muster der Zahnschmelzmikrostrukturen im genetischen Code verankert ist und nicht wie Knochen einem Umbau unterliegt, reicht zumeist eine Gattung aus, um die zugehörige Familie zu charakterisieren (PFRETZSCHNER, 1994). Als weiteres Auswahlkriterium wurden die Taxa, sofern mehrere erhältlich waren, aus einer möglichst großen stratigraphischen Spanne gewählt.

Die Proben werden in der Schmelzsammlung des Instituts für Paläontologie der Universität Bonn unter der jeweils angegebenen Referenznummer (KOE) aufbewahrt. Die umfangreiche Sammlung wurde von Prof. Dr. W. v. KOENIGSWALD begründet.

6. Methodik

Für die Analyse von Schmelzstrukturen müssen verschiedene Methoden benutzt werden: Zum einen die Untersuchung mit dem Auflichtmikroskop, zum anderen die Untersuchung unter

dem Rasterelektronenmikroskop (REM). Bei beiden Methoden treten die Strukturen deutlich hervor, wenn der Zahn vorher angeätzt wird.

Für die Auflichtmikroskopie müssen die Proben - sofern sie nicht von anhaftendem Sediment befreit werden müssen - nicht behandelt werden, es sind sowohl unbesputterte als auch besputterte Präparate gleichermaßen geeignet. An einen unbehandelten Zahn muss die Lichtquelle nahe herangebracht werden, so dass das Licht möglichst schräg einfällt und den Schmelz durchdringt. Besonders geeignet sind dabei Style, Cone oder Cinguli, also Flächen die einen Winkel bilden, da die Lampe hier besser angesetzt werden kann.

Direkt nach dem Ätzen können Informationen zum Schmelzmuster und den beteiligten Schmelztypen bei Vergrößerungen von $\times 25$ oder $\times 50$ gewonnen werden. Bei schräg einfallendem Licht im Dunkelfeld wird die Ausrichtung der HSB, der Prismen und der IPM hinreichend deutlich. Dabei macht man sich die von der unterschiedlichen Orientierung abhängige Lichtleitfähigkeit der Prismen zu Nutze (Abb. 7). Auch die relative Schmelzdicke und die Querschnittsform des Zahnes können mit dieser Methode ermittelt werden. Ist von einem Genus extrem wenig Material vorhanden das aus konservatorischen Gründen nicht für die Schmelzanalyse präpariert werden kann, können auch unbehandelte Zähne direkt unter dem Auflichtmikroskop untersucht werden.

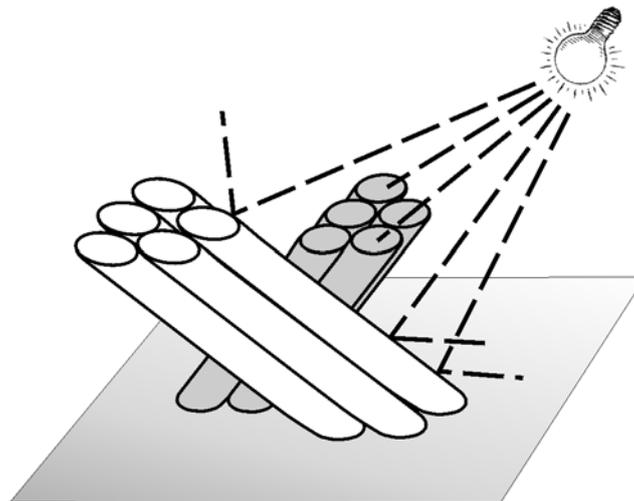


Abb. 7: Lichtleitereigenschaften der Prismen nach KOENIGSWALD & PFRETZSCHNER (1987). In Prismenrichtung einfallendes Licht wird überwiegend absorbiert, rechtwinklig auftreffendes Licht hingegen wird größtenteils reflektiert.

Die Rasterelektronenmikroskopie ist die zentrale Untersuchungsmethode in der Zahnschmelzanalyse. Mit dem REM können die Schmelzstrukturen gegenüber der lichtoptischen Untersuchung sehr viel detailgenauer sichtbar gemacht werden. Dafür müssen die Zähne in Kunstharz eingegossen werden und können nach der Aushärtung des Harzes per Hand in den jeweils gewünschten Schnittebenen mit Hilfe einer Trennscheibe zersägt werden. Dabei ist zu beachten, dass der Schnitt der Trennscheibe etwa einen Millimeter beträgt, was bei sehr kleinen Zähnen von ca. 5mm zu Problemen führen kann. Zum einen ist der Materialverlust sehr hoch und zum anderen kann meist nur eine Schnittlage verwendet werden, da die Schnitte annähernd im Rechten Winkel zum Schmelz stehen sollten. Bei einem Materialbestand von häufig nur einem Zahn muss gerade hier sehr sorgfältig gearbeitet werden. Die Verwendung einer speziellen Feinsäge verursacht zwar nur einen Schnitt von ca. 0,3-0,5mm, jedoch muss der im Kunstharz befindliche Zahn in eine Einspannvorrichtung gespannt werden. Dies erschwert wiederum die Herstellung der Schnittlagen, da nur rechteckige Kunstharzblöcke aufgrund der Mechanik der Säge fest eingespannt werden können. Als andere Möglichkeit kann der Zahn vor dem Eingießen in Kunstharz mittels einer Minidrill-Bohrmaschine zersägt werden, wobei aber die Gefahr besteht, dass er zerbricht.

Zur weiteren Bearbeitung werden die Stücke mit einer rotierenden Schleifscheibe unter Verwendung feiner werdender Schleifpapiere (100er, 400er, 800er Körnung) glatt geschliffen. Um zu verhindern, dass zuviel weggeschliffen wird, muss die Probe regelmäßig unter dem Auflichtmikroskop kontrolliert werden. Dabei können auch Schnittlagen korrigiert werden. Anschließend wird die Probe per Hand auf einer Glasscheibe mit 1000er Korundschleifpulver poliert. Ist die Probennummer in das Kunstharz eingeritzt, wird das Präparat im Ultraschallbad von Schleifpulverspuren gereinigt. Damit die Mikrostrukturen für das REM sichtbar sind, muss der Zahn mit 17%iger HCL für ca. 3-5 Sekunden angeätzt werden. Danach wird die Probe unter fließend Wasser abgespült um das HCL zu entfernen. Nun kann der Kunstharzblock mittels leitfähiger Haftaufkleber oder Leit-C auf einen Stiftprobenteller aufgebracht werden. Dabei haben sich die Haftaufkleber bei kleinen Proben als vorteilhaft erwiesen, da ihre Handhabung sehr einfach ist und das Präparat direkt weiter untersucht werden kann. Es muss lediglich darauf geachtet werden, dass die aufzuklebende Fläche trocken und glatt ist. Bei sehr großen Proben hingegen reicht die Klebekraft oft nicht aus, so dass dann Leit-C verwendet werden muss. Leit-C darf jedoch nur unter dem Abzug benutzt werden und muss ca. 12 Stunden trocknen. Die trockenen Präparate werden nun in einem Edwards Sputter Coater S 150 B in Argon unter einem Druck von 3×10^{-1} bar und einer

Spannung von 0,7kV und einer Stromstärke von nicht mehr als 15mA 180 Sekunden lang mit Gold besputtert.

Das REM bietet bei den üblicher Weise verwendeten Vergrößerungen zwischen x 200 bis x 2000 die Möglichkeit, nicht nur eine Übersicht zu erhalten, sondern auch die Gestaltung und Größe von Einzelprismen sowie verschiedene Faserrichtungen zu beurteilen. Dabei ergibt sich die Schwierigkeit, dass gerade bei sehr großen Zähnen nur ein kleiner Ausschnitt betrachtet werden kann und kein direkter Überblick über das gesamte Schmelzband gegeben wird. Um dies dennoch zu ermöglichen, werden mit Hilfe eines speziellen Programms (Vega Tescan) einzelne, aufeinander folgende digitale Aufnahmen in der jeweils gewünschten Vergrößerung angefertigt, die ausgedruckt und zu einem Mosaik zusammengefügt werden.

Eine völlig neu entwickelte Methode ist das Anätzen mit HCL eines gesamten Zahnes von außen. Diese Behandlungsweise erlaubt den Verlauf der HSB zu verfolgen, insbesondere wenn der Zahn durch Lophe und Cone derart strukturiert ist, dass Tangentialschliffe in diesen Bereichen nicht durchführbar sind (Abb. 8; Taf. 3, Fig. 5-7; Taf. 14, Fig. 7; Taf. 16, Fig. 5).

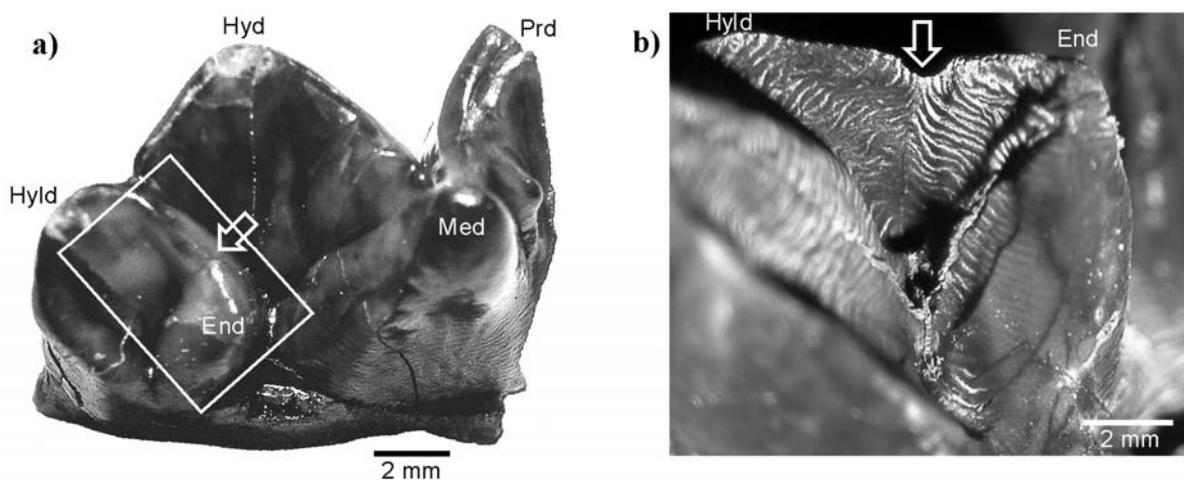


Abb. 8: Unterer Molar von *Licaphrium* sp., mesialer Teil des Zahns ist weggebrochen. **a)** Die Oberflächenmorphologie erschwert die Anfertigung von tangentialen Schliffen. Der Rahmen markiert den in **b)** dargestellten Ausschnitt. **b)** Vergrößerung des Entolophids in lateraler Ansicht, nachdem der Zahn von außen mit HCL angeätzt wurde. Der Pfeil weist auf den Einschnitt in der Mitte des Entolophids, an welcher die HSB in einer Grenzschicht zusammenlaufen.

Dabei muss darauf geachtet werden, dass der Schmelz heterogene Dicke besitzen kann und daher eventuell unterschiedlich lange geätzt werden muss. Auch muss eine evtl. vorhandene Schicht radialen Schmelzes erst abgetragen werden, um darunter liegende HSB sichtbar zu

machen. Gleiches gilt für möglicherweise vorhandenen Zement. Durch anschließendes besputtern der Probe werden die Strukturen weiter verdeutlicht und der Verlauf der HSB kann relativ problemlos verfolgt werden. Zwar lassen sich bei einigen Zähnen die HSB auch ohne vorheriges Anätzen unter dem Auflichtmikroskop erkennen, jedoch ist dies nicht mehr möglich sobald ein Zahn diagenetisch verändert ist und der Schmelz seine Lichtdurchlässigkeit verloren hat. Ferner ist die fotografische Dokumentation der Strukturen erleichtert, da ein wesentlich größerer Ausschnitt betrachtet werden kann. Diese neue Methode ist eine wichtige Ergänzung zu den verschiedenen Schliffebenen, die jeweils nur kleine Ausschnitte des Schmelzes zeigen, jedoch für die Bestimmung der Schmelzdicke oder der Abfolge der Schmelztypen unerlässlich sind.

Bei oftmals geringer Materialverfügung von nur einem Ober- und Unterkieferzahn sowie unterschiedlichem Erhaltungszustand muss der Zahn vor dem Zersägen in Kunstharz eingegossen werden, damit ein Zersplittern verhindert wird. Würde der Zahn direkt von außen geätzt werden, gingen wichtige Informationen über die Schmelzdicke sowie über die äußere Schmelzschicht verloren. Um dennoch den Zahn von außen anätzen zu können, muss das Kunstharz nach Erstellung der erforderlichen Schnittpräparate wieder entfernt werden. Dazu wird eine ebenfalls neue Technik verwendet. Der eingegossene Zahn wird für mehrere Stunden in ein Acetonbad gelegt, so dass das Harz gelöst wird. Diese Vorgehensweise funktioniert jedoch nur bei Polyesterharz, da Epoxidharz nicht in Aceton löslich ist.

7. Schnittebenen

Es sind mindestens zwei, je nach Schmelzaufbau auch drei Schnittlagen erforderlich, um die dreidimensionalen Strukturen erfassen zu können (Abb. 9). Es handelt sich hierbei um Longitudinalschnitte (längs zur Zahnachse, vertikal), Transversalschnitte (quer zur Zahnachse, horizontal) und gegebenenfalls Tangentialschnitte (annähernd parallel zur Zahnachse bzw. EDJ). Zumeist reichen Longitudinal- und Transversalschnitte zur Beschreibung des Schmelzes aus. Zum besseren Verständnis ist es durchaus hilfreich das Schmelzband in einem Block von zwei Seiten zu schleifen, so dass die Strukturen beispielsweise vom Longitudinalschnitt direkt mit dem Transversalschnitt verglichen werden können (Abb. 10).

Treten insbesondere im Transversalschnitt Besonderheiten auf, wird zusätzlich ein Tangentialschnitt angefertigt, um den Verlauf von Umbiegungen verfolgen zu können.

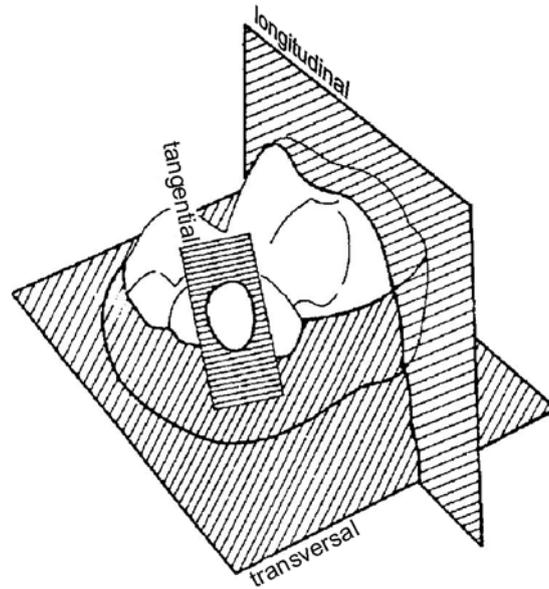


Abb. 9: Schnittebenen zur Erfassung der dreidimensionalen Schmelzmikrostrukturen nach KOENIGSWALD (1997b).

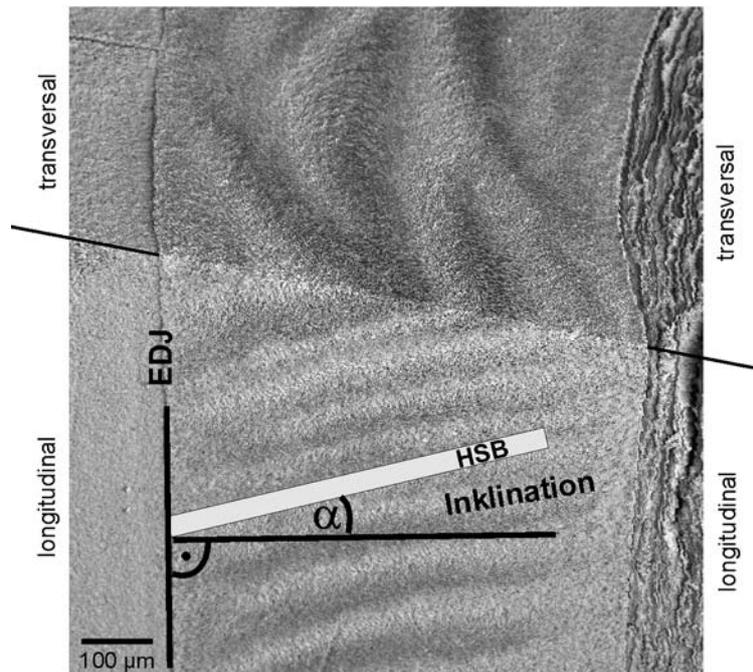


Abb. 10: Anschnitt des Schmelzbandes von zwei Seiten, in der oberen Bildhälfte ist der Zahn transversal geschnitten, in der unteren Hälfte longitudinal. Die in der unteren Bildhälfte zur Außenseite hin ansteigenden HSB gabeln im oberen Transversalschnitt auf. Die Messung der Inklination α wird am Bsp. von HSB im Longitudinalschnitt dargestellt.

Anstelle eines Tangentialschnitts, bei dem der Schmelz vorsichtig herunter geschliffen wird, kann der Zahn auch direkt von außen geätzt werden, um die Mikrostrukturen freizulegen (Taf. 18, Fig. 3; Taf. 19, Fig. 3).

8. Schmelzbeschreibung und Messung

Die Schmelzmuster werden grundsätzlich von innen (beginnend an der EDJ) nach außen beschrieben. Die digitalen Bilder, welche unter dem REM aufgenommen wurden, wurden ausgedruckt, gegebenenfalls zu einem Mosaik zusammengesetzt und mit einem Lineal vermessen. Anhand des abgebildeten Maßstabs wurden die ermittelten Werte umgerechnet und auf jeweils 5µm gerundet. Zum besseren Vergleich sind die Dicken der Schmelztypen in einem Band in Prozent angegeben und auf 5% gerundet. Die Gesamtdicke des Schmelzes wurde auf den „geraden“ Strecken des Schmelzbandes gemessen, sowohl an der Lingual- als auch an der Buccalseite. Winkelmessungen (beispielsweise. Inklination der HSB oder Prismen, Abb. 10) wurden mit einem Geodreieck ebenfalls auf den Ausdrucken vorgenommen, auch hier liegt die Messgenauigkeit bei ca. 5°. Die Anzahl der Prismen pro HSB wurde ermittelt, indem von mehreren Bändern alle Prismen senkrecht zu ihrer Längserstreckung gezählt und durch die entsprechende Anzahl der gezählten Bänder geteilt wurde. Der daraus entstandene Mittelwert wurde in die Arbeit übernommen.

Zu Beginn jeder Ordnung wird die Systematik nach MCKENNA & BELL (2000) angegeben. Da die Systematik z. T. sehr lang ist wurde sie im Text in Spalten aufgeteilt. Zum besseren Verständnis der jeweiligen Gruppen wird jede Familie, wenn notwendig auch die Unterfamilie kurz anhand ihres Gebisses charakterisiert. Die untersuchten Gattungen sind in der systematischen Auflistung unterstrichen.

9. Spezielle Begriffe und Abkürzungen

C, c: Caninus

EDJ (enamel dentin junction): Schmelz-Dentin Grenze.

End: Entoconid

Enld: Entolophid

FMNH: Field Museum of Natural History, Chicago, USA

HSB (Hunter-Schreger Band, -Bänder): Lagen parallel verlaufender Prismen die sich in einem Winkel überkreuzen

Hy: Hypocon

Hyd: Hypoconid

Hycd: Hypoconulid

Hypoplasie: Anomalie im Schmelz

I, i: Incisiv

imbricat: dachziegelartig

inf. (inferior): unten

Inklination: Winkel zwischen der EDJ und HSB oder Prismen. Bei einer Inklination von 0° stehen die HSB/Prismen senkrecht auf der EDJ (Abb. 10)

IPB: Institut für Paläontologie, Bonn

IPM: Interprismatische Matrix

KOE: Schmelzsammlungsnummer W. v. KOENIGSWALD, Institut für Paläontologie, Bonn

Lee-Seite: dem Kaudruck abgewandte Seite (Abb. 11)

Luv-Seite: dem Kaudruck zugewandte Seite (Abb. 11)

M, m: Molar

Me: Metacon

Meld: Metalophid

MLP: Museo Ciencias Naturales de La Plata, La Plata, Argentinien

mRE (modifizierter Radialschmelz): in radialen Reihen parallel verlaufende Prismen mit sehr dicker IPM

Mes: Metastyl

Ms: Mesostyl

Orientierung im Gebiss: siehe Abb. 12

P, p: Prämolare

Perikymata: feine Stufen oder Rippen an der Schmelzoberfläche, die den Zahn transversal durchziehen und sich im Schmelzinneren als Retziuslinien fortsetzen (KOENIGSWALD, 2001) (Taf. 1, Fig. 7)

Pa: Paracon

Pas: Parastyl

Pr: Protocon

Prd: Protoconid

RE (Radialschmelz): Schmelztyp mit parallelem Prismenverlauf

Retziuslinien: histologische Wachstumsstrukturen während der Mineralisationsphase des Zahnschmelzes (Taf. 1, Fig. 7; Taf. 6, Fig. 5, 8; Taf. 17, Fig. 5)

Schicht: deutlich abgrenzbarer Schmelztyp innerhalb des Schmelzmusters (vgl. Zone)

Schmelzmuster: räumliche Anordnung von einem oder mehreren Schmelztypen im Schmelzband

Schmelztyp: räumliche Anordnung von Prismen und IPM zueinander

Startzone: eng begrenzte Zone an der EDJ mit meist parallelem Prismenverlauf, die meist 20µm nicht übersteigt

sup. (superior): oben

tangentialer Schmelz: wie Radialschmelz, aber in der Orientierung um 90° gedreht

Zahnformel: vereinfachte Darstellung der Gebissformel für das permanente Gebiss eines plazentalen Säugers pro Kieferhälfte, wobei der Oberkiefer zuerst genannt wird:
(3.1.4.3./3.1.4.3) = 3 Incisiven, 1 Caninus, 4 Prämolaren, 3 Molaren, hier entsprechend für beide Kieferhälften; fehlende Zahnkategorien werden mit 0 angegeben (THENIUS, 1989)

Zone: undeutlich abgrenzbarer Schmelztyp innerhalb des Schmelzmusters (vgl. Schicht)

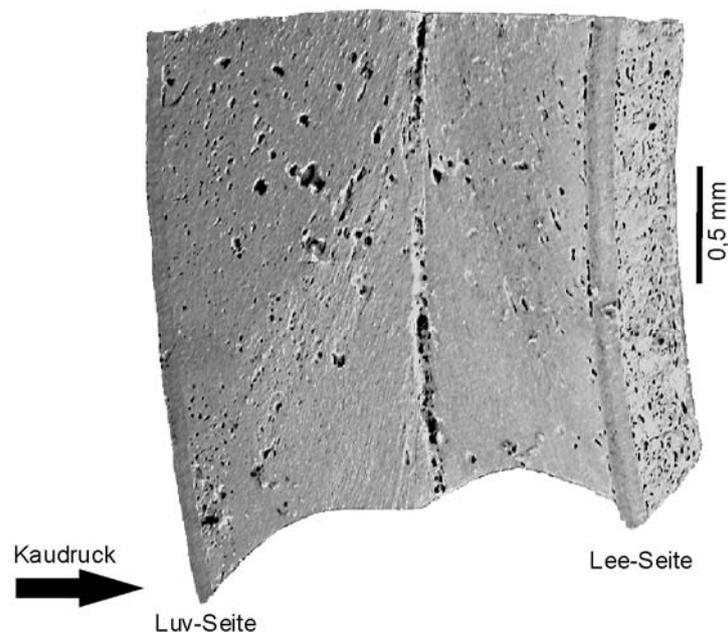


Abb. 11: Anhand des Kaureliefs lässt sich eine dem Kaudruck zugewandte Luv-Seite von der dem Kaudruck abgewandten Lee-Seite unterscheiden. Bei einigen Gattungen ist diese Differenzierung auch in den Schmelzmikrostrukturen erkennbar, wie beispielsweise bei *Tremacyllus* sp. (M sup., Longitudinalschnitt, KOE 3741).

10. Bauelemente des Zahnschmelzes

10.1 Prismen

Die Prismen bilden das wichtigste Bauelement des Zahnschmelzes. Sie bestehen aus Apatit-Faserbündeln, die den Schmelz von der EDJ bis zur Außenseite bzw. bis kurz davor durchziehen und dabei weder aufspalten noch zusammenlaufen (KOENIGSWALD & SANDER, 1997a). Prismen eignen sich sehr gut als Lichtleiter (Abb. 7).

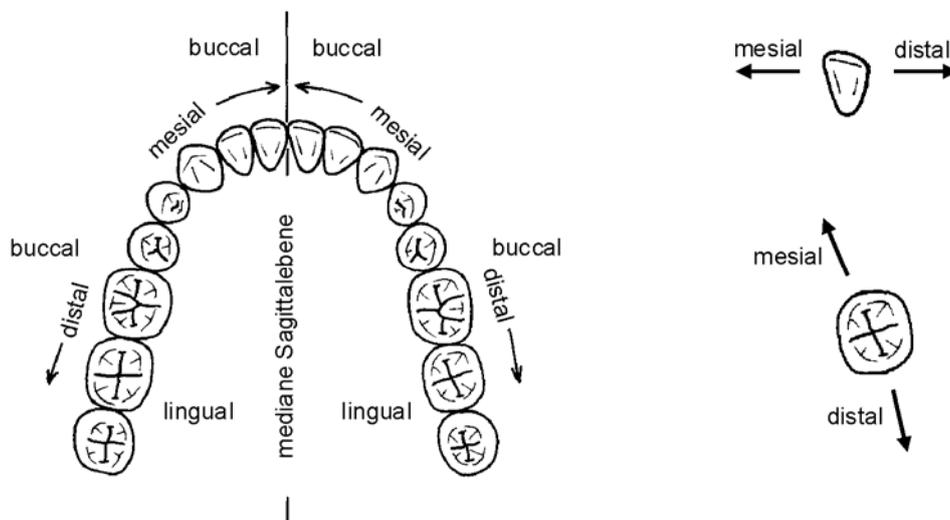


Abb. 12: Terminologie zur Orientierung der Zähne im Gebiss nach HILSON (1986).

In Prismenrichtung einfallendes Licht wird vorwiegend in die Tiefe abgelenkt, rechtwinklig auftreffendes Licht hingegen wird größtenteils reflektiert (KOENIGSWALD & PFRETZSCHNER, 1987). Der Prismenquerschnitt ist in primitivem Zustand rund, kann aber stark variieren. Dabei sind die verschiedenen Prismenquerschnitte durch unterschiedliche Differenzierung des Tomes'schen Fortsatzes bedingt (MARTIN, 1992). Der Durchmesser beträgt bei Säugetieren etwa $5\mu\text{m}$.

Bei der Schmelzbildung der Prismen nehmen die Ameloblasten eine zentrale Rolle ein. Sie verlängern sich im Schmelz entlang der EDJ und bilden eine enge palisadenförmige Struktur, die Tomes'sche Fortsätze genannt werden. Ihre Zwischenräume werden mit einer amelogeninreichen Matrix gefüllt, einem hydratisierten, anscheinend strukturlosen Proteingel. In dieser Matrix formen sich orientierte, bänderartige Apatitkristallite, die sich von der EDJ zur Schmelzaußenseite hin verlängern. Die Entstehung der geordneten und orientierten

Struktur der Kristallite war lange Zeit ungeklärt, doch neueste Untersuchungen von DU et al. (2005) geben neue Einblicke:

Das Amelogenin ist im wesentlichen hydrophob, enthält aber eine kurze Carboxyl-Endsequenz von hydrophilen Aminosäuren. Diese organisieren sich im extrazellulären Bereich (der Bereich, der die Tomes'schen Fortsätze umgibt) zu Nanosphären, mit der hydrophilen Sequenz an der Oberfläche. Darüber hinaus entwickelt sich eine asymmetrische Ladungsverteilung innerhalb jeder Nanosphäre. Die Nanosphären werden dann in lineare Bereiche angeordnet, die der gelartigen Matrix eine festgelegte Richtung vorgeben.

10.2 Interprismatische Matrix (IPM)

Die interprismatische Matrix besteht ebenso wie die Prismen aus Apatitkristalliten, die parallel ausgerichtet sind. Im Gegensatz zu den Prismen sind diese Kristallite jedoch nicht gebündelt und können zusammen- bzw. auseinander laufen (KOENIGSWALD & SANDER, 1997a) (Taf. 3, Fig. 2). Die Kristallitrichtung der IPM kann in verschiedenem Winkel zu den Prismen orientiert sein, parallel, spitzwinklig oder rechtwinklig (MARTIN, 1992) (Taf. 12, Fig. 2). Verläuft sie parallel ist sie meist nur schwer zu erkennen und umgibt die Prismen allseitig (WAHLERT & KOENIGSWALD, 1985). Diese Form wird auch begleitend-umhüllend bezeichnet (MARTIN, 1992). Verläuft die Faserrichtung der IPM spitzwinklig, so beträgt ihr Winkel zu den Prismen deutlich weniger als 90° und sie anastomosiert häufig. Ist die IPM rechtwinklig zu den Prismen ausgebildet ($80-90^\circ$) anastomosiert sie kaum und bildet meist Platten aus die zwischen Prismenreihen stehen. Sind diese Platten sehr dick ausgebildet werden sie nach BOYDE (1965) auch als „interrow sheets“ bezeichnet (Taf. 13, Fig. 2).

10.3 Radialschmelz (RE)

In diesem Schmelztyp verlaufen parallele Prismen radial von der EDJ zur Außenseite (KOENIGSWALD & SANDER, 1997a) (Taf. 8, Fig. 2-3). Die Längsachsen der Prismen sind radial zu EDJ angeordnet und steigen meist in einem Winkel nach occlusal an, wobei sich die Inklination über die gesamte Länge des Prismas hin ändern kann (KOENIGSWALD & CLEMENS, 1992). Abhängig von der IPM lassen sich Unterschiede erkennen, je nachdem ob die Faserrichtung der IPM parallel zu den Prismen verläuft oder in einem Winkel zu diesen. Der Radialschmelz ist der ursprünglichste Schmelztyp, von dem sich alle anderen Schmelztypen inkl. HSB ableiten lassen (KOENIGSWALD, 1997a).

10.4 Modifizierter Radialschmelz (mRE)

Der modifizierte Radialschmelz besteht gegenüber dem primitiven Radialschmelz aus parallelen Prismen, die in langen radialen Reihen mit immer nur je einer Prismenlage angeordnet sind und mit einem Winkel von 50° - 70° gegen die Okklusalfäche hin ansteigen (PFRETZSCHNER, 1994). Dabei ist die IPM in dicken Platten („interrow sheets“, (BOYDE, 1965)) angeordnet, die die Dicke der Prismen erreichen oder sie sogar leicht überschreiten können (Taf. 3, Fig. 3-4. Taf. 13, Fig. 2). Auch stehen die Kristallite der IPM immer im rechten Winkel zu den Prismen, so dass die IPM nach cervical hin absteigt. Durch die Dicke der IPM vermutet PFRETZSCHNER (1994) einen wesentlichen Beitrag zur Verfestigung des Schmelzes. Zwischen den Prismen innerhalb einer radialen Reihe ist die IPM dagegen nur sehr schwach oder gar nicht entwickelt, was von BOYDE (1969) als Ungulaten-Typ bezeichnet wird. Weiter außen geht der mRE in einen einfachen Radialschmelz oder in transversale HSB über (PFRETZSCHNER, 1994). Am Übergang zum nächsten Schmelztyp dünnt die IPM aus und die radialen Reihen lösen sich auf, auch flachen die bis dahin steil ansteigenden Prismen ab. Im Gegensatz zum primitiven Radialschmelz tritt der mRE bislang nur an der EDJ auf. Da auch bei anderen Schmelztypen plattige IPM auftreten kann, muss immer im Transversalschliff überprüft werden, ob die IPM tatsächlich radial in dicken Platten angeordnet ist.

Der mRE tritt in verschiedenen Taxa der südamerikanischen Ungulaten auf. Daneben gibt es jedoch noch einen weiteren Typ, welcher am besten als Übergangsform vom RE zum mRE zu charakterisieren ist. Bei diesem Schmelztyp sind die Prismen in radialen Reihen angeordnet, jedoch erreicht die IPM bei weitem nicht die Dicke der Prismen und/oder anastomosiert relativ häufig zwischen den Prismen einer radialen Reihe (Taf. 5, Fig. 2).

10.5 Hunter-Schreger Bänder (HSB)

Bei den HSB handelt es sich um Prismenbündel, die sich lagenweise überkreuzen und innerhalb einer Lage parallel verlaufen (KOENIGSWALD & SANDER, 1997a). Benannt wurden sie nach ihren beiden Entdeckern HUNTER (1778) und SCHREGER (1800). Die Bänder treten um so deutlicher hervor, je größer der Winkel der sich überkreuzenden Lagen ist (max. 90°). Bei geringem Winkelunterschied sind die HSB am besten unter dem Auflichtmikroskop erkennbar, wo bei Drehung der Probe aufgrund der Lichtleitereigenschaften der Prismen jeweils eine Lage hell, die im Winkel stehende dunkel erscheint (Abb. 7). Die Lagen gabeln sich immer auf, aber je Lage nur in eine Richtung (Taf. 24, Fig. 1).

Die Orientierung der HSB im Tangentialschnitt ist im plesiomorphen Zustand transversal zur Zahnachse, wobei die Bänder leicht undulieren. In höher abgeleiteten Zuständen kann die Amplitude der Undulation stärker werden oder die transversale Orientierung wird in eine bogen- oder u-förmige, vertikale oder schräge Ausrichtung modifiziert (KOENIGSWALD & SANDER, 1997a).

11. Anomalien

In den untersuchten Zähnen treten immer wieder Defekte wie Furchen oder Löcher im Schmelz auf, sowohl an der Zahnoberfläche als auch im innern des Schmelzbands. Diese entstehen durch Stressbedingungen während der schmelzbildenden Phase und werden als Hypoplasien bezeichnet (KOENIGSWALD, 2001).

Intensive Untersuchungen wurden von KIERDORF (1988) und KIERDORF et al. (1994; 1996; 2000), an rezenten Hirschen, Rehen und Wildschweinen vorgenommen. Die beobachteten Hypoplasien waren in diesen Fällen auf Fluoridintoxikation zurückzuführen. Weiter wurde festgestellt, dass die Fehlentwicklungen ausschließlich an permanenten Zähnen auftreten, nicht im Milchgebiss. Auch die ersten Molaren des Dauergebisses aus Backenzahnreihen mit Anomalien sind meist nicht oder nur gering geschädigt. Dies lässt darauf schließen, dass die während des Fetallebens mineralisierenden Zähne bis zu einem gewissen Grad gegen Schädigungen geschützt sind (KIERDORF, 1988). Entsprechende Beobachtungen liegen von SHUPE et al. (1987) für Rinder vor. Durch die zeitlich versetzte Zahnkronenbildung der Molaren und Prämolaren treten die Defekte entsprechend den jeweiligen Entwicklungsstufen mit unterschiedlicher Häufigkeit auf.

Auch im Fossilbericht sind Hypoplasien durchaus häufig, wie FRANZ-ODENDAAL et al. (2001; 2004) für *Sivatherium hendeyi* aus dem Unter-Pliozän Südafrikas gezeigt hat. Anhand der Verteilung der Anomalien lassen sich Rückschlüsse auf Stressfaktoren ziehen, die aus starken Schwankungen innerhalb der Jahreszeiten resultieren. Dadurch ist ein wesentlicher Nachweis für paläoökologische Extrembedingungen gegeben (KOENIGSWALD, 2001).

Die Fehlbildungen können sowohl makroskopisch als auch mikroskopisch ausgebildet sein. Der Zahnschmelz kann Trübungen aufweisen, Verfärbungen verschiedenen Ausmaßes, akzentuierte Perikymata oder Oberflächendefekte (Taf. 5, Fig. 7-8). Mit Hilfe des REM's sind innere Hypomineralisation, akzentuierte Retziuslinien sowie hypomineralisierte Wachstumsbänder aus aprismatischer Strukturen erkennbar (KIERDORF et al., 2000) (Taf. 3,

Fig. 1). Ebenso können kanalartige Löcher auftreten die meist von den Wachstumsbändern ausgehend nach außen verlaufen (Taf. 21, Fig. 1-2). Diese Löcher resultieren wahrscheinlich auf einer verzögerten Wiederaufnahme der Sekretion der Ameloblasten (KIERDORF et al., 2000). Im Schmelzinneren sind Hypoplasien meist als Vertiefungen erkennbar, in welcher die prismatischen Strukturen fehlen und stattdessen aus aprismatischem Schmelz bestehen. Dabei kann der Schmelz entlang der Anomalie aus zahlreichen dünnen gestapelten und parallel angeordneten Kristallitlagen bestehen, die sehr scharf vom umgebenden Schmelz abgegrenzt sein können oder auch einen seichten Übergang zeigen (KIERDORF et al., 1996). Die Anomalien können zur Ausdünnung des Schmelzbands und zu verminderter Härte des Schmelzes führen. Als weitere Konsequenz daraus ergibt sich eine Reduktion der Krone bis hin zum völligen Verlust der Schmelzgrate. Die betroffenen Zähne werden stärker abgekaut, die Occlusalfläche kann sogar bis zum Cingulum heruntergezogen sein (KIERDORF et al., 1996).

12. Litopterna AMEGHINO, 1889

(oberes Paläozän bis oberes Pleistozän)

Übersicht über die Ordnung

<i>Miguelsoria</i>	Notonychopidae
<i>Asmithwoodwardia</i>	<i>Notonychops</i>
<i>Eoauchenia</i>	Adianthidae
<i>Magamys</i>	<i>Proectoocion</i>
Protolipternidae	<i>Indalecia</i>
<i>Protolipterna</i>	<i>Adoanthini</i>
Macrauchenioidea	Proterotherioidea
Macraucheniiidae	Proterotheriidae
Sparnotheriodontinae	Anisolambdinae
<i>Victorlimoinea</i>	<i>Paranisolambda</i>
<i>Phoradiadius</i>	<i>Ricardolydekkeria</i>
<i>Sparnotheriodon</i>	<i>Anisolambda</i>
Polymorphinae	<i>Wainka</i>
<i>Polymorphis</i>	<i>Xesmodon</i>
Cramaucheniinae	<i>Prothesodon</i>
<i>Pternoconius</i>	Proterotheriinae
<i>Caliphrium</i>	<i>Deuterotherium</i>
<i>Theosodon</i>	<i>Megadolodus</i>
<i>Phoenixauchenia</i>	<i>Eoproterotherium</i>
Macraucheninae	<i>Prolicaphrium</i>
<i>Paranauchenia</i>	<i>Prothoatherium</i>
<i>Oxydontherium</i>	<i>Licaphrium</i>
<i>Scalabrinitherium</i>	<i>Diadiaphorus</i>
<i>Cullinia</i>	<i>Thoatherium</i>
<i>Macrauchenidia</i>	<i>Brachytherium</i>
<i>Promacrauchenia</i>	<i>Epecuenia</i>
<i>Windhausenia</i>	<i>Diplasiotherium</i>
<i>Macrauchenia</i>	<i>Proterotherium</i>
<i>Xenorhinotherium</i>	

Die Litopterna treten vom Riochican (oberes Paläozän) bis zum oberen Pleistozän auf und gehören damit zu den letzten Vertretern der endemischen Ungulaten (Abb. 1). Sie bilden eine eigenständige Ordnung innerhalb der südamerikanischen Huftiere, wurden jedoch ursprünglich von AMEGHINO aufgrund ihres mesaxonen Extremitätenbaus zu den Notoungulaten gestellt (AMEGHINO, 1906). Wie auch viele andere Ungulaten sind die Litopterna durch auffallende Modifikationen im Postcranium, besonders des Tarsus charakterisiert (CIFELLI, 1983). Die Extremitäten sind tri- bis monodactyl und generell digitigrad (Abb. 13). Am Astragalus ist die Trochlea tief eingeschnitten, die seitlichen

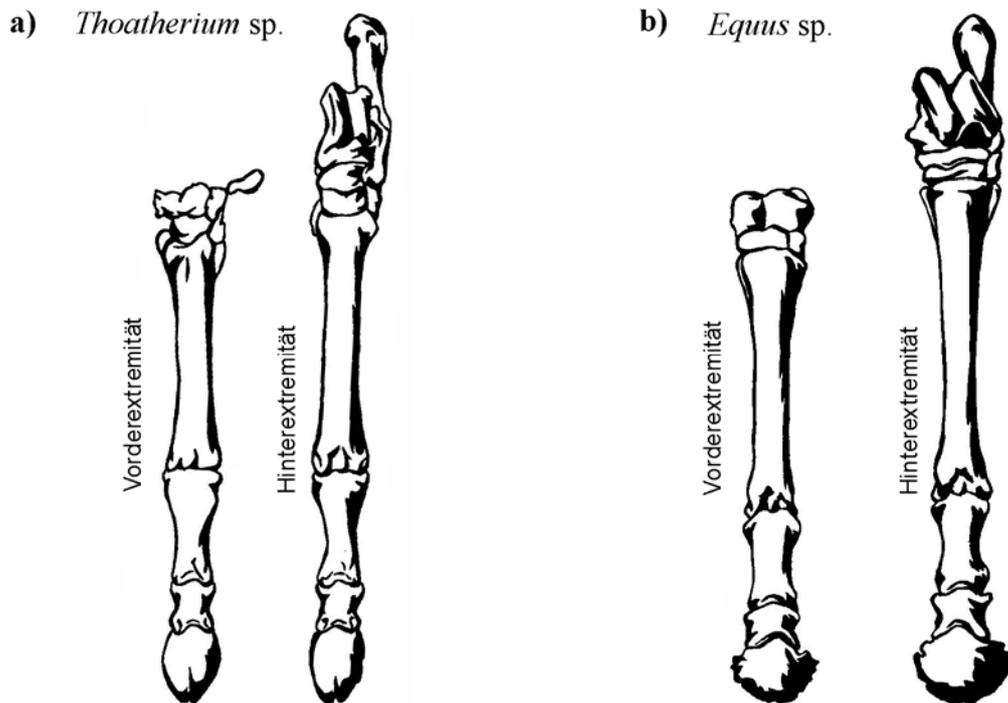


Abb. 13: Vergleich der Vorder- und Hinterextremität von *Thoatherium sp.* mit *Equus sp.*, nach SIMPSON (1980).

Kämme sind erhöht, abgerundet und gleich hoch (SIMPSON, 1948). Zusätzlich sind die Carpalia leicht verschoben, so dass kein Kontakt mehr zwischen Lunatum und Hamatum besteht, aber ein Kontakt zwischen Triquetrum und Capitulatum geschaffen wurde. Die Zahnformel variiert vom vollständigen Gebiss (3.1.4.3./3.1.4.3.) bis auf eine Reduktion des Vordergebisses (1.0.4.3./2.1.4.3.). Bei der Reduzierung wird gleichzeitig ein Incisiv vergrößert und es bildet sich im Oberkiefer ein Diastema aus (THENIUS, 1989). Die Bezahnung ist allgemein brachyodont, die letzten Formen wie *Macrauchenia sp.* entwickeln schwach hypsodonte Molaren. Das Zahnmuster ist bunosenodont bis modifiziert lophodont. Die Familien Macraucheniidae, Adianthidae und Proterotheriidae teilen eine Reihe abgeleiteter Merkmale innerhalb der Bezahnung wie Molarisierung der Prämolaren und Entwicklung von Graten an Prämolaren und Molaren (CIFELLI, 1985). Darüber hinaus besitzen Macraucheniidae und Proterotheriidae Spezialisierungen im Handgelenk. Die Adianthidae gehören jedoch zu den bisher am wenigsten bekannten südamerikanischen Huftieren (CIFELLI, 1985).

Die **Protolipternidae** sind sehr kleine Taxa bis Kaninchengröße, die nur aus dem Riochican, eventuell auch aus dem Casamayoran bekannt sind. Ihre Bezahnung ähnelt stark ihren vermutlichen Vorfahren, den Didolodontiden, mit Ausnahme einer aberranten Art. Trotzdem

ist der Tarsus gegenüber der primitiven Huftierstellung bereits hoch entwickelt (CIFELLI, 1985).

Die **Macrauchiidae** (oberes Paläozän bis oberes Pleistozän) reichen als eine der wenigen Familien der südamerikanischen Ungulaten bis ins Lujanian (oberes Pleistozän) hinein. Eine erste Radiation findet im Deseadan (oberes Oligozän) statt, ihre größte Diversität liegt jedoch im Colhuehuapian und Santacrucian (unteres bis mittleres Miozän). Sie sind durch einen kamelartigen Hals charakterisiert (FLOWER & LYDEKKER, 1891), das Nasale ist weit nach hinten gezogen und weist auf einen Rüssel hin. Die Macraucheniden besitzen noch eine vollständige Zahnformel mit brachyodontem Gebiss, die letzten Formen zeigen schwach hypsodonte Backenbezahnung mit Zement.

Erste spezialisierte Bezahnungen treten unter den **Proterotheriidae** (oberes Paläozän bis oberes Pliozän) auf, die hauptsächlich im Huayquerian bis Montehermosan (oberes Miozän bis mittleres Pliozän) verbreitet sind (CIFELLI, 1985). Charakterisiert werden sie in ihrer Dentition durch einen „säulenförmigen“ Parastyl der oberen Molaren, der möglicherweise unabhängig von den Macrauchiiden entwickelt wurde (CIFELLI, 1993). Generell sind die Molaren brachyodont und buno- bis lophoselenodont gebaut. Der Hypocon ist mit dem Protocon verbunden, am P3 ist ein Mesostyl ausgebildet. Der I1 ist vergrößert, caniniform und mit dreieckigem Querschnitt. Im Riochican (oberes Paläozän) werden sie durch die **Anisolambdinae** repräsentiert, die recht primitiv sind und bis Ende des Deseadan (oberes Oligozän) auftreten (CIFELLI, 1985). Die Bezahnung sowie der Skelettbau der **Proterotheriinae**, welche erstmals aus dem Deseadan bekannt sind, ist fortschrittlicher als bei den Anisolambdinae. Erstere bilden in postcranialen Merkmalen das südamerikanische Gegenstück zu den Pferden, dazu zählen dreizehige Formen als auch die unter den Mammalia am weitesten abgeleitete monodactyle Gattung *Thoatherium* (SIMPSON, 1980) (Abb. 13). Bemerkenswert ist, dass innerhalb dieser Familie die Reduktion auf einen Strahl bereits im frühen Miozän erreicht wurde, während dies bei den Equiden erst im späten Pliozän erlangt wurde. Im Gegensatz dazu ist die Bezahnung von *Thoatherium* noch brachyodont und relativ primitiv während monodactyle Pferde bereits ein hypsodontes, spezialisiertes Gebiss besitzen (SIMPSON, 1980).

Da der Aufbau der Mikrostrukturen auf beiden Seiten des Zahns gleich ist wird im folgenden – sofern nicht anders angegeben - keine Unterscheidung in Luv- und Lee-Seite vorgenommen.

12.1.1 Machraucheniidae GERVAIS, 1855

oberes Paläozän bis oberes Pleistozän

Die Bezahnung ist vollständig (3.1.4.3./3.1.4.3.) und brachyodont, spätere Formen entwickeln schwach hypsodonte Backenbezahnung mit Zement und Fossetten, dabei kann das mesiolinguale Cingulum reduziert werden (THENIUS, 1989). Obere wie untere Incisiven sind einander sehr ähnlich, auch die Canini sind incisiform (PASCUAL, 1966). Die Prämolaren nehmen nach hinten an Größe zu, oberer und unterer P/p2-3 sind noch relativ klein, der P4 ist annähernd molariform und weist ein Mesostyl auf, der p4 ist vollständig molariform. Die oberen Molaren sind brachyodont und besitzen einen selenodonten Ectoloph mit sehr prominentem säulenförmigen Parastyl. Der Hypocon ist halbmondförmig ausgebildet, er kann auch mit dem Protocon zu einem Loph verschmolzen sein. Die unteren Molaren sind lophodont und beschreiben eine W-Form (Abb. 14). Das Paralophid ist abgerundet, das

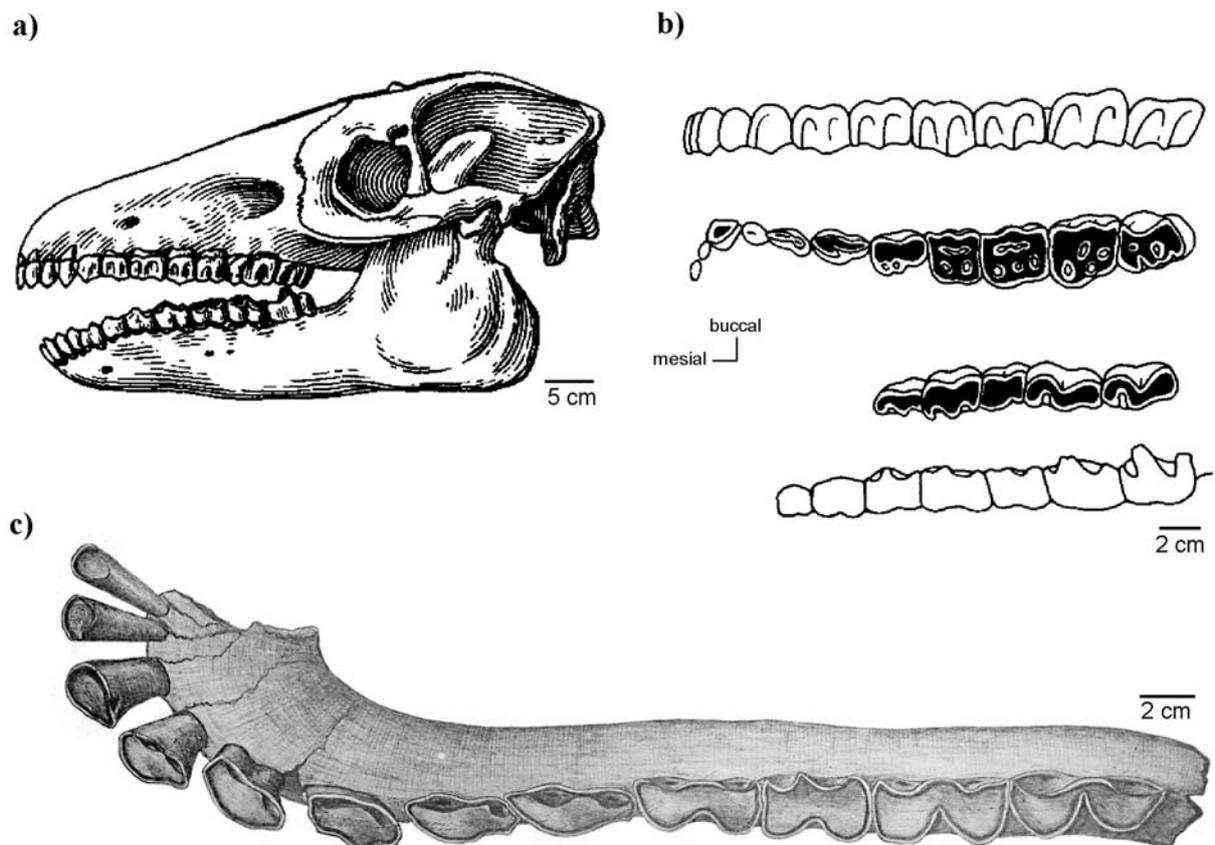


Abb. 14: a) *Macrauchenia* sp., Schädel lateral. b) *Macrauchenia patagonica*, oben: I1-M3 buccal und occlusal, unten: p1-m3 occlusal und lingual nach. c) Mandibel mit i1-m3. a-b nach THENIUS (1989), c nach AMEGHINO (1889).

Metaconid hat sich säulenförmig entwickelt und ist sehr prominent (Cifelli, 1993). Der mesiale Teil des Hypolophids ist relativ flach. Die Täler von Trigonid und Talonid sind sehr tief eingeschnitten, das Ectolophid ist weiter geöffnet als bei den Proterotheriinae (Pascual, 1966).

12.1.1.1 Cramaucheniinae AMEGHINO, 1902

oberes Oligozän bis oberes Miozän

12.1.1.1.1 *Theosodon* sp. AMEGHINO, 1887

unteres bis oberes Miozän

(Abb. 15; 17; Taf. 1, Fig. 1-4)

untersuchtes Material: M sup., m inf., Fm.: Santacrucian, Loc.: Mt. León?, Sta. Cruz, Argentinien, MLP: 67-XII-18-1, KOE 3781-3782.

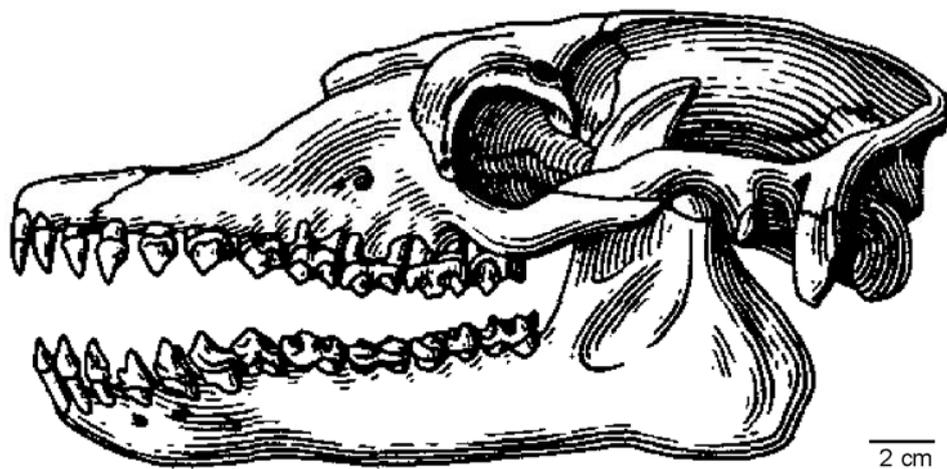


Abb. 15: *Theosodon* sp., Schädel in lateraler Ansicht (Thenius, 1989).

oberer Molar:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 640µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 10
Inklination der HSB:	ca. 30°

Zement:	nicht erhalten
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	schwach vertikal runzelig bis glatt, deutliche Perikymata erkennbar

Der Schmelz ist aus zwei Zonen aufgebaut, einer inneren Zone RE mit Tendenz zum mRE (ca. 5%) und HSB (ca. 95%). Im inneren Bereich stehen die Prismen in radialen Reihen, die IPM ist plattig ausgebildet und ihre Faserrichtung verläuft im rechten Winkel zu den Prismen. Die HSB sind im Longitudinalschnitt leicht konvex gebogen, so dass sie nur noch mit maximal 5° zur Außenfläche hin inkliniert sind. Prismenübertritte zwischen den einzelnen Bändern sind häufig. Etwa ab dem äußeren Drittel stehen die HSB in geringerem Winkel zueinander. Ebenso verringert die IPM den Winkel zu den Prismen und verläuft nach außen hin erst spitzwinklig-anastomosierend, dann begleitend.

Legende zu den Schmelzdiagrammen

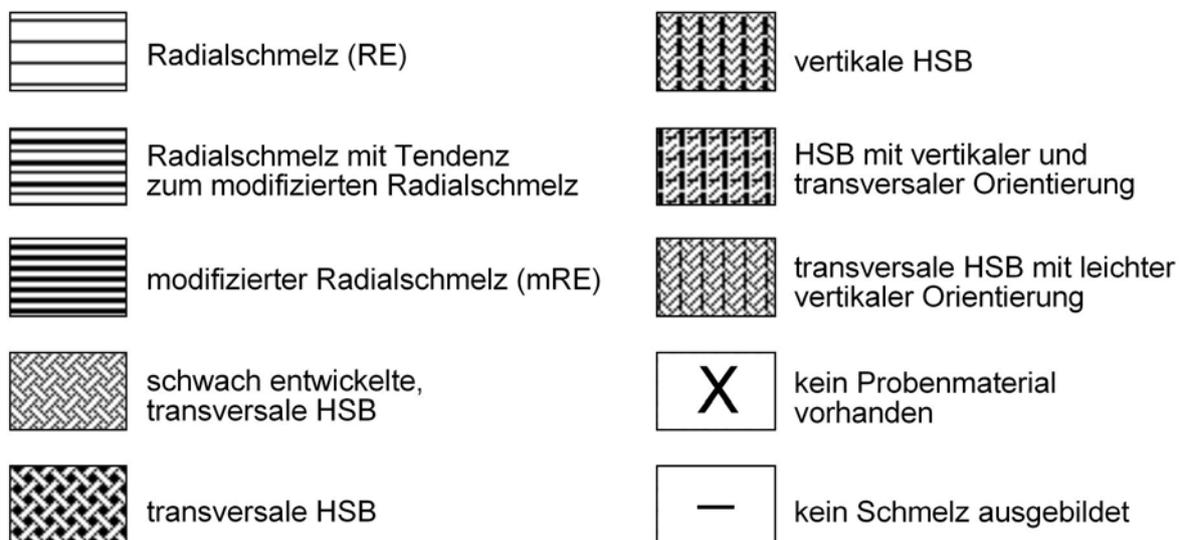


Abb. 16: Die Legende der Schmelzdiagramme symbolisiert die bei den südamerikanischen Ungulata festgestellten Schmelztypen und kennzeichnet fehlendes Probenmaterial bzw. fehlende Schmelzausbildung. In den entsprechenden Diagrammen wird der ermittelte Prozentanteil am Gesamtschmelz wiedergegeben, jeweils auf 5% gerundet. Die Ausbildung von Zement wird nicht abgebildet.

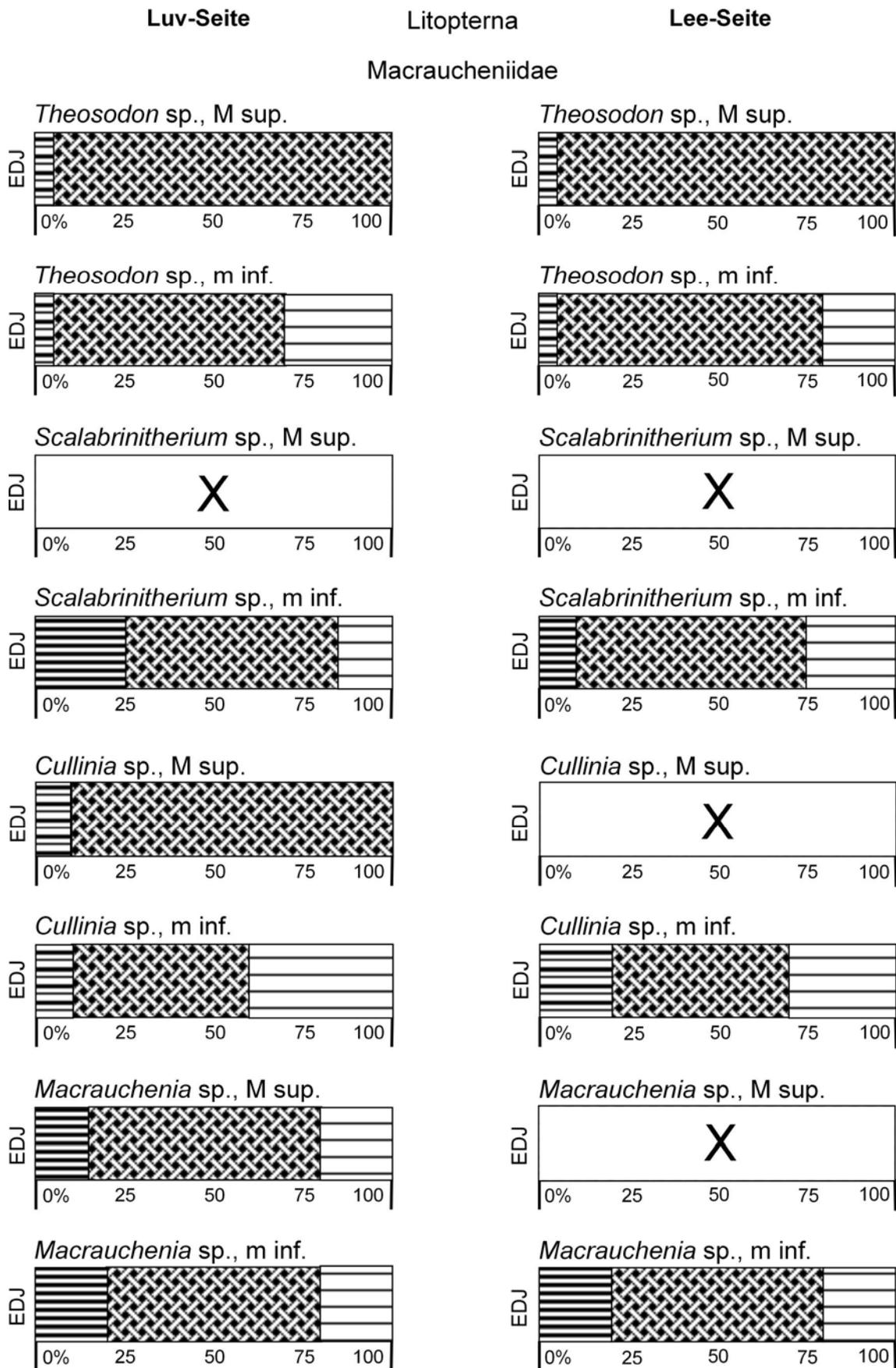


Abb. 17: Schmelzdiagramme der Litopterna: Macraucheniidae. Erläuterungen der Symbole siehe Abb. 16.

Die oberen Molaren zeigen eine deutliche Abweichung von den normalerweise transversal ausgerichteten HSB. An der buccalen Seite des Ectolophs ist ihr Verlauf lediglich auf den Flächen zwischen Parastyl und Mesostyl sowie zwischen Mesostyl und Metastyl annähernd horizontal und sie gabeln häufig auf. Jeweils zu Para-, Meso- und Metastyl hin biegen sie nach cervical um. Dadurch stehen sie im Transversalschnitt annähernd senkrecht auf den Schneidekanten dieser Style. Dies gilt jedoch nur bis zur Mitte des Para- und Metastyls, nach mesial bzw. distal hin erscheinen die HSB im Transversalschnitt sehr breit mit unscharfen Grenzen, im Gegensatz zu den schmalen und deutlich voneinander abgegrenzten, steil stehenden Bändern der Umbiegungszone. Die Abgrenzung der unterschiedlich ausgerichteten HSB liegt genau auf der Verbindungslinie, die sich von der inneren zur äußeren Kante des entsprechenden Styls ziehen lässt. Auf der Lingualseite des Ectolophs ist der Schmelz wesentlich dünner ausgebildet und die HSB sind hier stark aufgefiedert, ihr Verlauf ist dennoch transversal. Auch im übrigen Bereich des Zahns verlaufen die HSB transversal, jedoch konnte der Bereich des distalen Cingulums aufgrund Materialknappheit nicht näher untersucht werden.

unterer Molar:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv ca. 665µm; Lee ca. 865µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 9
Inklination der HSB:	ca. 25°
Zement:	nicht erhalten
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	schwach vertikal runzelig bis glatt, deutliche Perikymata sichtbar

Luv- und Lee-Seite unterscheiden sich lediglich in ihrer Schmelzdicke und geringfügig in der Dicke ihrer Schmelztypen.

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren Zone RE mit Tendenz zum mRE (ca. 5%), HSB (Luv: ca. 65%; Lee: ca. 75%) und einer äußeren Zone RE (Luv: ca. 30%; Lee: ca. 20%). Innerhalb der ersten ca. 15% der Schmelzdicke sind die Prismen in radialen Reihen angeordnet, die IPM ist plattig ausgebildet und anastomosiert nur selten, ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen. Im Longitudinalschnitt biegen die HSB ab der Schmelzmitte nach antapikal und sind nur noch mit maximal 5° inkliniert, gleichzeitig wird auch der Winkel zwischen den Bändern geringer. Prismenübertritte zwischen den einzelnen

HSB sind häufig. Etwa ab dem äußeren Drittel verläuft die Faserrichtung der IPM spitzwinklig-anastomosierend zu den Prismen, im äußersten Bereich umhüllend.

Die HSB verlaufen im unteren Molar transversal, es konnten keine Abweichungen dieser Ausrichtung festgestellt werden. Jedoch konnte aufgrund Materialknappheit das Entolophid nicht untersucht werden.

12.1.1.2 Macraucheniiinae GERVAIS, 1855

oberes Miozän bis oberes Pleistozän

12.1.1.2.1 *Scalabrinitherium bravardi* AMEGHINO, 1883

oberes Miozän

(Abb. 17-18; Taf. 1, Fig. 5-6)

untersuchtes Material: m inf., Fm.: Mesopotamian, Loc.: Paraná, MLP: 69-XII-2-15, KOE 3791.

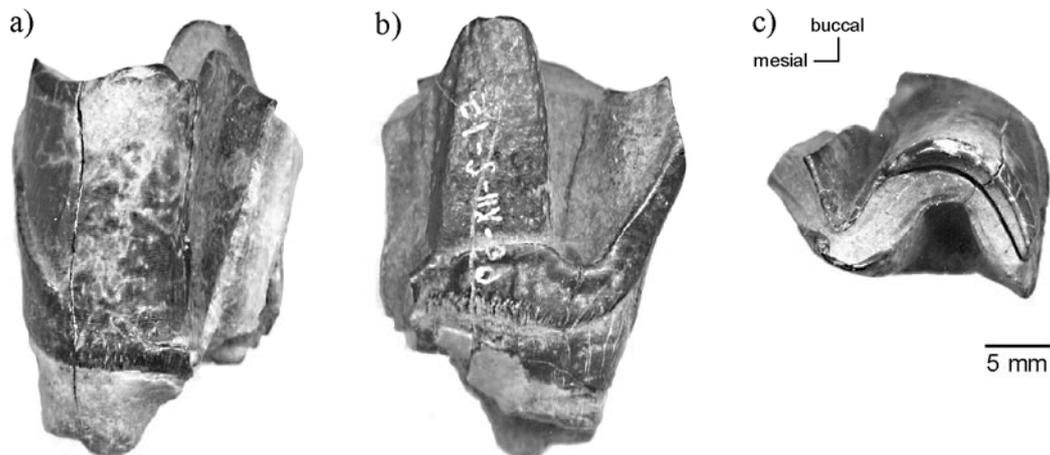


Abb. 18: *Scalabrinitherium bravardi*, KOE 3791, m inf., der Vorderlobus ist weggebrochen; a) buccal; b) lingual; c) occlusal.

unterer Molar:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv ca. 990µm, Lee ca. 1250-1320µm

Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 9
Inklination der HSB:	ca. 30-35°
Zement:	nicht erhalten
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	leichte Vertikalrunzelung, buccal sind deutliche Perikymata erkennbar

Luv- und Lee-Seite unterscheiden sich lediglich in der Dicke ihres Schmelzbands sowie in der Dicke ihrer jeweiligen Schmelztypen.

Der Schmelz ist aus drei Schichten aufgebaut, einer inneren aus mRE (Luv: ca. 25%, Lee: ca. 10%), HSB (Luv: ca. 60%, Lee: ca. 65%) und RE (Luv: ca. 15%, Lee: ca. 25%). Die Grenze zwischen den HSB und dem sich nach außen anschließenden RE ist relativ undeutlich, so dass hier eher eine Zone als eine Schichtgrenze vorliegt. Die IPM ist im mRE sehr dick ausgebildet und überschreitet z. T. die Dicke der in radialen Reihen angeordneten Prismen. Die Faserrichtung der Kristallite verläuft senkrecht zu den Prismen. Prismenübertritte zwischen den einzelnen HSB sind häufig. Etwa ab der Mitte des Schmelzbands dünnt die IPM stark aus und ist kaum bis gar nicht mehr zu erkennen, weshalb hier keine Bestimmung des Winkels der IPM zur Prismenrichtung feststellen lässt. Aufgrund von Beobachtungen der anderen Gattungen verläuft die IPM vermutlich spitzwinklig-anastomosierend.

In diesem Zahn liegen diagenetische Veränderungen im Schmelzband vor. Im äußersten Bereich ist die prismatische Struktur teilweise durch prismafreie ersetzt. Dies betrifft eine Breite von ca. 40-50µm.

12.1.1.2.2 *Cullinia levi* CABRERA & KRAGLIEVICH, 1931; *Cullinia sp.* CABRERA & KRAGLIEVICH, 1931

oberes Miozän

(Abb. 17; 19; Taf. 1, Fig. 7; Taf. 2, Fig. 1-4)

untersuchtes Material: *Cullinia levi*: m inf., Fm.: Chasicoan, Loc.: A-Chasico - Prov.

Buenos Aires, MLP: 67-XII-27-13/-14, KOE 3792-3793; *Cullinia sp.*: M sup., m inf., jeweils buccales Fragment, Fm.: Chasicó, Loc.: A Chasicó, Pto de Villarino, MLP: 28-X-11-36, KOE 3783-3785.

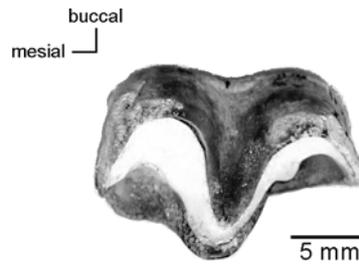


Abb. 19: *Cullinia levi*, KOE 3792, m inf., occlusal.

oberer Molar , nur Luv-Seite vorhanden:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 630 μ m
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 10
Inklination der HSB:	ca. 35°
Zement:	nicht erhalten
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	schwach vertikal runzelig bis glatt, deutliche Perikymata erkennbar

Der Schmelz ist aus zwei Zonen aufgebaut, einer inneren Zone aus modifiziertem RE (ca. 10%) mit plattiger IPM und nach außen hin HSB (ca. 90%). In der inneren Zone steht die Faserrichtung der IPM im rechten Winkel zu den Prismen. Prismenübertritte zwischen den einzelnen HSB sind häufig. In den äußeren ca. 20% sind die HSB schwächer gegeneinander inkliniert, die IPM verläuft spitzwinklig-anastomosierend zu den Prismen.

Die oberen Molaren zeigen eine deutliche Abweichung von den normalerweise transversal ausgerichteten HSB. An der buccalen Seite des Ectolophs ist ihr Verlauf lediglich auf den Flächen zwischen Parastyl und Mesostyl sowie zwischen Mesostyl und Metastyl annähernd horizontal und gabeln sich häufig auf. Jeweils zu Para-, Meso- und Metastyl hin biegen sie nach cervical um. Dadurch stehen sie im Transversalschnitt annähernd senkrecht auf den Schneidekanten dieser Style. Dies gilt jedoch nur bis zur Mitte des Para- und Metastyls, nach mesial bzw. distal hin erscheinen die HSB im Transversalschnitt sehr breit, mit unscharfen Grenzen, im Gegensatz zu den schmalen und deutlich voneinander abgegrenzten, steil stehenden Bändern der Umbiegungszone. Die Abgrenzung der unterschiedlich ausgerichteten

HSB liegt genau auf der Verbindungslinie, die sich von der inneren zur äußeren Kante des entsprechenden Styls ziehen lässt.

In dem oberen Molar KOE 3783 treten verstärkt Hypoplasien auf. In der äußeren Hälfte des Schmelzbands ist fast durchgehend prismatischer Schmelz durch aprismatischen ersetzt. In diesen Bereichen sind auch Löcher bis 190µm Durchmesser vorhanden. Sie besitzen keine einheitliche Form, ihre Längsachse erstreckt sich longitudinal. Auch treten in den aprismatischen Bereichen immer wieder Furchen auf, die im Transversalschnitt annähernd parallel zur Außenseite verlaufen, also dem Wachstumszyklus entsprechend.

unterer Molar:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv ca. 780µm, Lee ca. 1010µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 9
Inklination der HSB:	ca. 35°
Zement:	nicht erhalten
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	schwach vertikal runzelig bis glatt, deutliche Retziuslinien erkennbar

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren Zone aus RE mit Tendenz zum mRE (Luv: ca. 10%, Lee: ca. 20%), HSB (Luv: ca. 50%, Lee: ca. 50%), und einer äußeren Zone RE (Luv: ca. 40%, Lee: ca. 30%). In der inneren Zone stehen die Prismen in radialen Reihen, die IPM ist plattig und ihre Faserrichtung verläuft senkrecht zu den Prismen, jedoch erreicht die IPM nicht die Dicke der Prismen. Prismenübertritte zwischen den einzelnen HSB sind häufig. In der äußeren Zone sind die Prismen mit ca. 5-25° geringer inkliniert als in der inneren.

Die HSB verlaufen transversal zur Zahnachse, Auslenkungen wurden nicht beobachtet.

In dem Zahn KOE 3792 sind diagenetische Veränderungen im Schmelz zu beobachten. Von außen zeigt er eine deutliche opake Weißfärbung im Gegensatz zu dem ansonsten bräunlich glänzenden Schmelz. Entsprechend der weißen Verfärbungen ist die prismatische Struktur aufgelöst und durch prismenlose ersetzt, teilweise sind die Umrisse der Prismenscheiden noch zu erkennen. An Stellen in denen die Umwandlung tiefer in den Schmelz hineinreicht sind an der Außenfläche ebenfalls Risse vorhanden, die im rechten Winkel von der Außenseite nach

innen dringen, auch können die Risse zu Löchern aufgeweitet sein. Es sind deutlich Retziuslinien ausgebildet.

12.1.1.2.3 *Macrauchenia patachonica* OWEN, 1838; *Macrauchenia sp.* OWEN, 1838

unteres bis oberes Pleistozän

(Abb. 14; 17; Taf. 2, Fig. 5-8; Taf. 3, Fig. 1-4)

untersuchtes Material: *Macrauchenia sp.*: M sup., p inf., Fm.: Pampean, MLP: 12-2326, KOE 3721, 3801-3802; *Macrauchenia patachonica*: m inf., Fm.: Lujanian, Loc.: Río Q. Grande, Paso de Otero, MLP: 79-V-11-3, KOE 3787.

oberer Molar:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv ca. 1320µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 12
Inklination der HSB:	ca. 20°-30°
Zement:	nicht erhalten
Prismenquerschnitt:	überwiegend sechseckig, aber auch rundliche Querschnitte sind vorhanden
Schmelzoberfläche:	stark vertikal gerippt bis runzelig

Da die linguale Lee-Seite des Zahns weggebrochen ist, bezieht sich die folgende Beschreibung ausschließlich auf die buccale Luv-Seite.

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus mRE (ca. 15%), HSB (ca. 65%), und einer äußeren Zone RE (ca. 20%). In der inneren Zone sind die Prismen mit 55-65° steil inkliniert und in radialen Reihen angeordnet. Die IPM besteht aus dicken interrow sheets, die Faserrichtung der Kristallite verläuft senkrecht zur Prismenrichtung. Prismenübertritte zwischen den einzelnen HSB sind häufig. Etwa ab der Mitte des Schmelzes sind die HSB mit ca. 30° stärker inkliniert. In der äußeren Zone verläuft die IPM begleitend-umhüllend zu den Prismen.

Die oberen Molaren zeigen eine deutliche Abweichung von den normalerweise transversal ausgerichteten HSB. An der buccalen Seite des Ectolophs ist ihr Verlauf lediglich auf den Flächen zwischen Parastyl und Mesostyl sowie zwischen Mesostyl und Metastyl annähernd

horizontal. Aufgabelungen sind häufig. Jeweils zu Para-, Meso- und Metastyl hin biegen sie nach cervical um. Eine Schnittstelle der herabgebogenen HSB liegt genau auf dem flachen, buccalen Grat des Mesostyls. Im Tangentialschliff lässt sich gut verfolgen, wie die HSB von Para- und Metastyl annähernd transversal in Richtung des Mesostyls laufen, dort nach cervical biegen und zusammenlaufen. Unter starker Vergrößerung (ca. 800-fach) ist zu erkennen, dass an der Schnittstelle dicke IPM Platten sowie in radialen Reihen angeordnete Prismen senkrecht verlaufen. Von dieser Schnittstelle zweigen immer wieder Platten der IPM mit dazwischen liegenden Prismenreihen ab und biegen mit ca. 40°-60° zu den Seiten hin. Durch die Umbiegung stehen die HSB im Transversalschnitt annähernd senkrecht auf den Schneidekanten der Style des Ectolophs. Dies gilt jedoch nur bis zur Mitte des Para- und Metastyls, nach mesial bzw. distal hin erscheinen die HSB im Transversalschnitt sehr breit mit unscharfen Grenzen, im Gegensatz zu den schmalen und deutlich voneinander abgegrenzten, steil stehenden Bändern der Umbiegungszone. Die Abgrenzung der unterschiedlich ausgerichteten HSB liegt genau auf der Verbindungslinie die sich von der inneren zur äußeren Kante des entsprechenden Styls ziehen lässt und ist am Metastyl sehr scharf ausgebildet.

Im äußersten Bereich des Schmelzbands treten sowohl diagenetische als auch pathologische Veränderungen auf. Diagenetisch bedingt ist eine oberflächliche opake Verfärbung sowie eine leichte Auflösung der Strukturen innerhalb des Schmelzes. Im Gegensatz zu unverändertem Schmelz erscheinen die Prismen hier unregelmäßig, als wären sie zu lange geätzt. Auch sind die Fasern der IPM nur noch schlecht erkennbar und nur schwer von den Prismen zu unterscheiden. Auf pathologische Modifikationen ist eine Verstärkung der Retziuslinien zurückzuführen, die den Prismenverlauf im Longitudinalschnitt häufig unterbrechen. Auch weiter im Schmelzinneren ist an einigen Stellen der prismatische Schmelz durch aprismatische Strukturen ersetzt. Taf. 3, Fig. 1 zeigt eine solche Zone in Nähe der EDJ. Dieser Defekt ist durch dünne, geschichtete Lagen gekennzeichnet, die zyklisch aneinander gereiht sind.

unterer Molar:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 1240µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 11
Inklination der HSB:	ca. 30-35°
Zement:	nicht erhalten

Prismenquerschnitt:	sechseckig bis rund
Schmelzoberfläche:	Schwache vertikale Runzeln. Der Schmelz ist mit einer dicken Schicht Zement bedeckt, der jedoch beim zersägen des Zahns abgeplatzt und daher nicht messbar ist. Nach lichtoptischen Beobachtungen erreicht er stellenweise annähernd halbe Schmelzdicke.

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren Zone aus mRE (ca. 20%), HSB (ca. 60%) und einer äußeren Zone aus RE (ca. 20%). In der inneren Zone sind die Prismen mit ca. 60°-75° steil inkliniert und in radialen Reihen angeordnet. Die IPM liegt in dicken interrow sheets vor, ihre Kristallite verlaufen rechtwinklig zu den Prismen. Die HSB stehen in den inneren ca. 30% in großem Winkel zueinander, nach außen hin wird die Inklination schwächer, so dass die Bänder unter dem REM nicht mehr zu differenzieren sind und lediglich mit Hilfe eines Binokulars lichtoptisch noch erkannt werden. Prismenübertritte zwischen den HSB sind häufig. Ab dem ersten Drittel des Schmelzbands nimmt die IPM nach außen hin kontinuierlich an Dicke ab, so dass sie in den verbleibenden zwei Dritteln als begleitende dünne Hülle vorhanden ist. In der äußeren Zone haben die Prismen eine Inklination von ca. 10°-0°.

Die HSB verlaufen im unteren Molar transversal, es konnten keine Abweichungen dieser Richtung festgestellt werden.

In dem unteren Zahn KOE 3802 ist der Schmelz diagenetisch verändert, so dass stellenweise weiße Flecken und flache Vertiefungen auftreten.

12.1.2 Protheroheriidae AMEGHINO, 1885

oberes Oligozän bis oberes Pliozän

Die Bezahnung der Protheroheriidae ist brachyodont, ihre Zahnformel reduziert auf (1.0.4.3./2.1.4.3.). Spätere Formen entwickeln Zement. Der I1 ist stark vergrößert, caniniform und besitzt einen dreieckigen Querschnitt (SORIA, 2001). Seine Vorderseite ist abgerundet. Es folgt ein Diastema zum kleinen P1 hin. Die oberen Prämolaren nehmen nach hinten an Größe

zu, P3-4 sind rechteckig und molariform. Die oberen Molaren besitzen einen anterior-distal verlaufenden Sulcus, der die buccalen Höcker von den lingualen trennt (PASCUAL, 1966). Der Paraconulus ist meist als Loph ausgebildet, aber auch eine Verschmelzung des Paraconulus mit dem Protocon zu einem Protoloph ist häufig. Metaconulus und Hypocon hingegen haben den bunodonten Charakter bewahrt (THENIUS, 1989). Ein mesiolinguales Cingulum ist deutlich ausgebildet, im Gegensatz zu dem nur schwachen oder fehlenden distolingualen Cingulum (PASCUAL, 1966). Der i1 ist gegenüber dem leicht vergrößerten i2 sehr klein, auch der c ist klein und ähnelt stark dem p1 (SORIA, 2001). Die p3-4 sind selenodont und molariform. Trigonid und Talonid der unteren Molaren sind gleich groß, das buccale Cingulum ist wesentlich stärker ausgebildet als das linguale (PASCUAL, 1966).

12.1.2.1 Proterotheriinae AMEGHINO, 1885

oberes Oligozän bis oberes Pliozän

12.1.2.1.1 *Licaphrium* sp. AMEGHINO, 1887

oberes Miozän bis oberes Pliozän

(Abb. 8; 20; Taf. 3, Fig. 5-7; Taf. 4, Fig. 1-2)

untersuchtes Material: m inf., Loc.: Ea La Costa, Lev. 4, KOE 3799, 3814.

unterer Molar:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv ca. 620µm, Lee ca. 670µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 8
Inklination der HSB:	ca. 35°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	cervical sind sehr deutliche Retziuslinien erkennbar, ansonsten glatt

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus RE (ca. 5%), HSB (Luv ca. 80%, Lee ca. 90%) und einer äußeren Zone RE (Luv ca. 15%, Lee ca. 5%). In der inneren Zone liegt die IPM plattenartig zwischen den Prismen, ihre Faserrichtung verläuft annähernd senkrecht zu den Prismen. Zwischen den HSB sind häufig Prismenübertritte zu beobachten.

Die inneren ca. 55% der HSB zeigen einen großen Winkelunterschied zwischen den einzelnen Bändern, nach außen hin ist die Inklination sehr gering. Im äußeren Drittel des Schmelzbands verringert die IPM ihren Winkel zu den Prismen auf ca. 35° und verläuft spitzwinklig-anasomosierend.

Die normalerweise horizontale Orientierung der HSB variiert im unteren Molar von *Licaphrium* stark. Am Metaconid, Hypoconid, Hypoconulid und Entoconid verlaufen die HSB horizontal und gabeln sich häufig auf. Allerdings zeigen sie im Bereich des Meta-, Hypo- sowie Entolophids Auslenkungen nach occlusal. Diese sind jedoch nur lingual vorhanden und treten auch nur im apikalen Bereich auf. Die HSB laufen aufeinander zu und biegen zur Occlusalfläche hin. Die Aufbiegung findet nur in einem eng begrenzten Bereich statt, so dass lediglich etwa drei bis vier Bänder beiderseits nach apikal aufbiegen und in einem Winkel von ca. 45° auf die Schneidekante treffen. Dadurch entsteht eine Grenze zwischen den jeweiligen Flächen der HSB, die sich jedoch nicht bis zur Kronenbasis durchzieht. Diese Umbiegung ist deutlich am Metalophid zu erkennen, jedoch nur lingual. Sie liegt etwa mittig zwischen Metaconid und Hypoconid. Ebenfalls biegen die HSB am Hypolophid, an der Basis des Hypoconulids nach occlusal um. Auch hier ist das Aufbiegen auf die linguale Seite des Hypolophids beschränkt. Eine dritte Umbiegungszone liegt auf dem Entolophid zwischen Hypoconulid und Entoconid. Die HSB verlaufen auf der lingualen Wölbung des Conus des Hypoconulids horizontal und gabeln regelmäßig auf. In der Senke zwischen Hypoconulid und Entolophid ändern die HSB ihre Richtung, sind stark aufgefiedert und treffen in einem relativ großen Winkel von ca. 60-70° auf die Schneidekante des Entolophids. Die Aufbiegung findet fast auf der gesamten Länge des Entolophids statt. An der Grenzfläche des Entolophids, an der sich die Ausläufer von Hypoconulid und Entoconid treffen, ist die Aufbiegung der HSB am deutlichsten, insbesondere durch den leichten Einschnitt welcher durch die Grenzfläche verursacht wird. In diesem Bereich biegen die HSB an beiden Seiten des Entolophids nach occlusal und unterscheiden sich damit von den anderen beiden genannten Modifikationen. Die horizontal ausgerichteten HSB des Hypoconulids und des Entoconids laufen an der Grenzfläche zusammen und beschreiben einen spitzen konvexen Bogen. Diese Trennfläche lässt sich weit nach cervical verfolgen, ist jedoch auf der nach mesial gerichteten Seite kaum ausgeprägt. Da der Zahn nur distal mit dem Talonid sowie einem Teil des Protolophids erhalten ist, kann an dieser Stelle nicht überprüft werden, ob diese Modifikationen auch in anderen Bereichen auftreten.

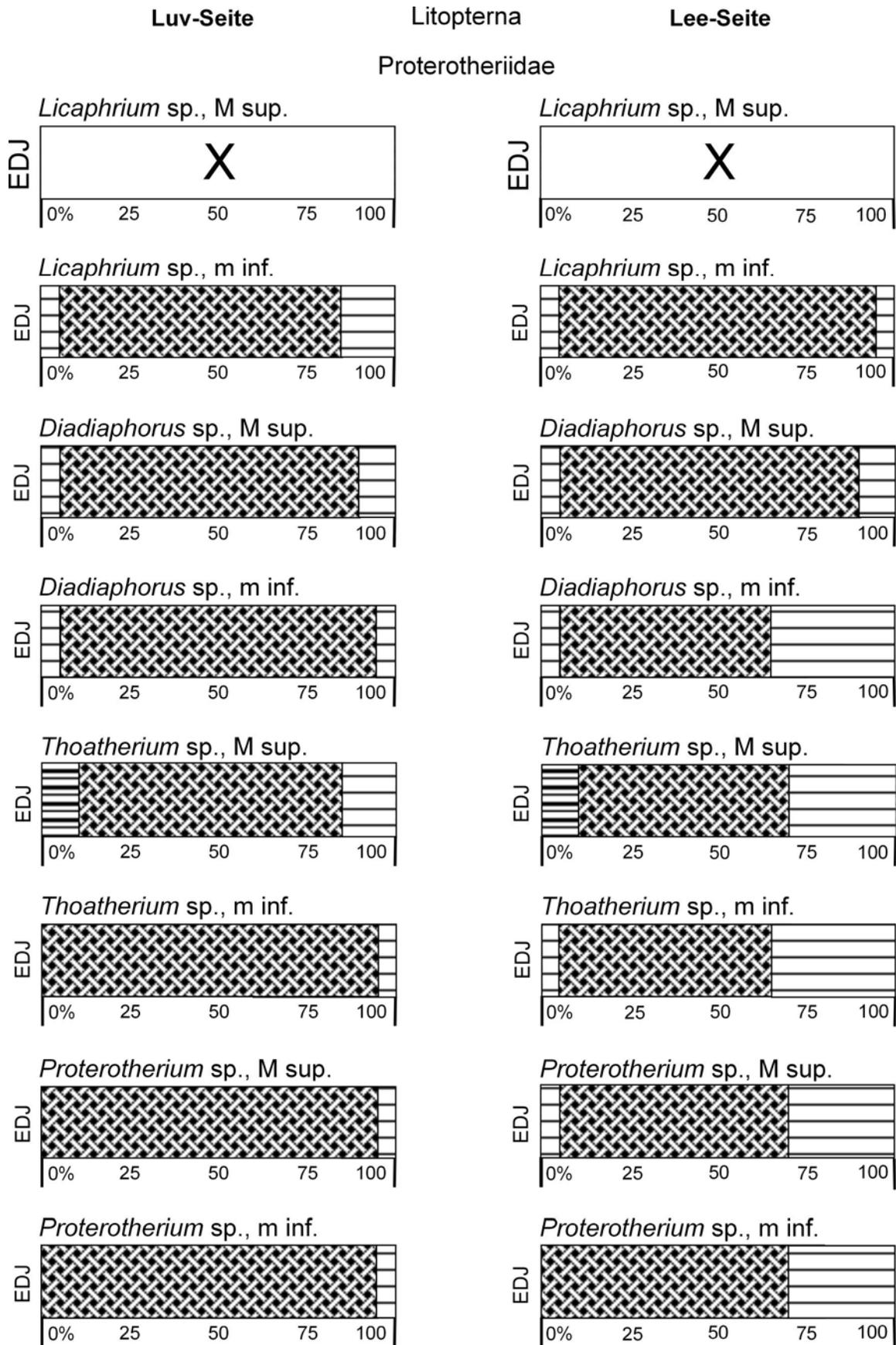


Abb. 20: Schmelzdiagramme der Litopterna: Proterotheriidae. Erläuterung der Symbole siehe Abb. 16 (S. 36).

In dem unteren Molar KOE 3814 sind verstärkt Hypoplasien vorhanden. An mehreren Stellen im Schmelz, vorzugsweise im äußeren Bereich, ist die prismatische Struktur aufgelöst und durch aprismatischen Schmelz ersetzt. In diesen Zonen treten häufig Risse auf, die der Richtung der Prismen aus den umliegenden Regionen entsprechen. Insbesondere buccal durchlaufen die Wachstumsstörungen den Schmelz longitudinal auf annähernd ganzer Zahnlänge.

12.1.2.1.2 *Diadiaphorus* sp. AMEGHINO, 1887

unteres bis oberes Miozän

(Abb. 20-21; Taf. 4, Fig. 3-8; Taf. 5, Fig. 1)

untersuchtes Material: M sup., m inf., Fm.: Deseadan, Loc.: Santa Cruz, MLP: 67-XII-23-1 - 8. KOE 3794–3796.

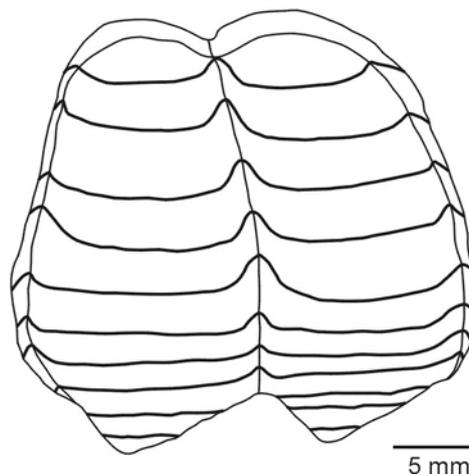


Abb. 21: Schematische Darstellung der HSB im oberen Molar von *Diadiaphorus* sp. (KOE 3794), Sicht auf die buccale Seite.

oberer Molar:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv ca. 780µm, Lee ca. 850µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 7
Inklination der HSB:	ca. 35°
Zement:	Luv ca. 380-515 µm, Lee: nicht erhalten
Prismenquerschnitt:	sechseckig bis rund

Schmelzoberfläche:	glatt, z. T. Perikymata vorhanden
--------------------	-----------------------------------

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus RE (ca. 5%), HSB (ca. 85%) und einer äußeren Zone RE (ca. 10%). In der inneren Zone sind die Prismen mit ca. 55-65° inkliniert. Die Faserrichtung der plattigen IPM verläuft senkrecht zur Prismenrichtung. Prismenübertritte zwischen den einzelnen HSB sind häufig. Nach etwa 1/3 der Schmelzdicke sind die HSB mit ca. 0-20° nur noch gering inkliniert, etwa ab der Mitte des Schmelzes gabeln sie sich wiederholt auf. In den äußeren ca. 5% stehen die HSB in geringerem Winkel zueinander. Die Faserrichtung der IPM verläuft in der äußeren Zone in einem Winkel von ca. 40° zu den Prismen und ist nur schwer zu erkennen.

Die oberen Molaren zeigen eine deutliche Abweichung von den normalerweise transversal ausgerichteten HSB. An der buccalen Seite des Ectolophs ist ihr Verlauf auf den cervicalen Flächen des Para- und Metacons annähernd transversal, sie gabeln sich regelmäßig auf. Jeweils zu Para-, Meso- und Metastyl biegen die HSB nach cervical um. Dadurch stehen sie im Relief der Occlusalfläche beinahe senkrecht auf den Schneidekanten der jeweiligen Style. Bereits im Transversalschnitt lässt sich die unterschiedliche Orientierung der HSB erkennen. Über die Fläche von Paracon und Metacon hinweg verlaufen sie leicht wellenförmig und annähernd parallel zur Außenfläche des Schmelzbands. Je weiter sich die Bänder einem der Style des Ectolophs annähern, umso mehr biegen sie von der EDJ nach außen und ändern ihre Richtung derart, dass sie in einem Winkel von ca. 60-70° auf die Außenseite treffen. Davon unterscheiden sich deutlich die HSB der nach mesial gerichteten Seite des Parastyls sowie der nach distal gerichteten Seite des Metastyls. Die bis dahin gut von einander abgegrenzten Bänder sind auffallend breit, ihre Übergänge sehr undeutlich. Im Gegensatz zur buccalen Seite des Ectolophs ist die Schmelzschicht auf der lingualen Seite wesentlich dünner ausgebildet. Die HSB verlaufen transversal, sind aber stark aufgefedert. Am distalen Grat des Hypocons werden die HSB ebenfalls nach cervical umgelenkt, hier jedoch beiderseits des Grates. Ebenso finden cervicale Umbiegungen am mesialen Grat des Paraconulus statt, der hier zusammen mit dem Protocon zu einem Protoloph verschmolzen ist. Um den Metaconulus sowie an den Cinguli sind die HSB transversal ausgerichtet.

unterer Molar:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv ca. 490µm, Lee ca. 870µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	Luv ca. 13, Lee ca. 11

Inklination der HSB:	ca. 35°
Zement:	nicht erhalten
Prismenquerschnitt:	sechseckig bis rund
Schmelzoberfläche:	glatt, deutliche Perikymata vorhanden

Luv-Seite:

Der Schmelz besteht fast ausschließlich aus HSB (ca. 90%), dennoch sind an der EDJ sowie an der Außenseite dünne Zonen aus RE (ca. 5%) vorhanden. Die IPM ist in der inneren Zone plattig, die Faserrichtung der Kristallite verläuft senkrecht zur Prismenrichtung.

Prismenübertritte zwischen den einzelnen HSB sind häufig. In der äußeren Zone ist die IPM mit einem Winkel von ca. 35° nur noch gering zu den Prismen inkliniert und verläuft spitzwinklig-anastomosierend. Im Transversalschnitt sind stark akzentuierte Retziuslinien erkennbar.

Lee-Seite:

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus RE (ca. 5%), HSB (ca. 60%), und einer im Gegensatz zur Luv-Seite wesentlich dickeren äußeren Zone RE (ca. 35%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 55° inkliniert, die Faserrichtung der IPM verläuft rechtwinklig zu diesen und ist plattig ausgebildet. Prismenübertritte zwischen den HSB sind häufig. In der äußeren Zone sind die Prismen mit ca. 15°-30° geringer inkliniert als in der inneren. Die IPM ist im äußeren Bereich kaum zu erkennen und verläuft vermutlich begleitend-umhüllend.

In dem untersuchten unteren Molar treten mehrfach Fehlbildungen des Schmelzes auf. Diese liegen an unterschiedlichen Stellen im Schmelzband, so dass die Störungen mehrmals während der Wachstumsphase des Zahns aufgetreten sind. Innerhalb einer Anomalie sind die Prismen aus ihrer ursprünglichen Richtung ausgelenkt. Im äußeren Bereich sind die Retziuslinien stark akzentuiert, was ebenfalls auf eine Hypoplasie hinweist.

12.1.2.1.3 *Thoatherium minusculum* AMEGHINO, 1887; *Thoatherium sp.* AMEGHINO, 1887

unteres bis oberes Miozän

(Abb. 13; 20; Taf. 5, Fig. 2-4)

untersuchtes Material: *Thoatherium minusculum*: M1, Fm.: Santacruccian, Loc.: Puesto Corriguen Aike, Ea. La Costa, KOE 3815, *Thoatherium* sp.: p inf., Fm.: Santacruccian, Loc.: Santa Cruz, MLP 12-372, KOE 3803, KOE 3816.

oberer Molar:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv ca. 430µm, Lee ca. 620µm, im zentralen Bereich des Zahns ist der Schmelz mit ca. 95-150µm bedeutend dünner ausgebildet
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 6-7
Inklination der HSB:	ca. 30°
Zement:	Luv ca. 180µm, Lee nicht erhalten
Prismenquerschnitt:	sehr variabel, von oval über rundlich bis sechseckig
Schmelzoberfläche:	buccal leichte Runzelung, lingual glatt.

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus RE mit Tendenz zum mRE (Luv und Lee ca. 10%), HSB (Luv ca. 75%, Lee ca. 60) und einer äußeren Zone RE (Luv. ca. 15%, Lee ca. 30). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 50° inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM steht annähernd senkrecht zu den Prismen. Im Transversalschnitt zeigt sich, dass die IPM bei weitem nicht die Dicke der Prismen erreicht, weshalb lediglich die Tendenz zum mRE besteht. Diese Tendenz ist auf der Lee-Seite nur schwach ausgebildet. Zwischen den einzelnen HSB sind Prismenübertritte häufig. In der äußeren Zone der Luv-Seite verläuft die Faserrichtung der IPM mit ca. 45° spitzwinklig-anastomosierend zu den Prismen. Bei der Lee-Seite flachen die Prismen nach außen hin immer mehr ab, so dass sie mit einer Inklination von ca. 10° auf die Außenfläche treffen. Die IPM verläuft spitzwinklig-anastomosierend zu den Prismen.

Die oberen Molaren zeigen eine deutliche Abweichung von den normalerweise transversal ausgerichteten HSB. An der buccalen Seite des Ectolophs ist ihr Verlauf auf den cervicalen Flächen des Para- und Metacons annähernd transversal, sie gabeln sich regelmäßig auf. Jeweils zu Para-, Meso- und Metastyl biegen die HSB nach cervical um. Dadurch stehen sie im Relief der Occlusalfläche beinahe senkrecht auf den Schneidekanten der jeweiligen Style. Bereits im Transversalschnitt lässt sich die unterschiedliche Orientierung der HSB erkennen. Über die Fläche von Paracon und Metacon hinweg verlaufen sie leicht wellenförmig und

annähernd parallel zur Außenfläche des Schmelzbands. Je weiter sich die Bänder einem der Style des Ectolophs annähern, umso mehr biegen sie von der EDJ nach außen und ändern ihre Richtung derart, dass sie in einem Winkel von ca. 60-70° auf die Außenseite treffen. Davon unterscheiden sich deutlich die HSB der nach mesial gerichteten Seite des Parastyls sowie der nach distal gerichteten Seite des Metastyls. Die bis dahin gut von einander abgegrenzten Bänder sind auffallend breit, ihre Übergänge sehr undeutlich. Im Gegensatz zur buccalen Seite des Ectolophs ist die Schmelzschicht auf der lingualen wesentlich dünner ausgebildet. Die HSB verlaufen transversal, sind aber stark aufgefiedert. Am distalen Grat des Hypocons werden die HSB ebenfalls nach cervical umgelenkt, hier jedoch beiderseits des Grates. Ebenso finden cervicale Umbiegungen am mesialen Grat des Paraconulus statt, der hier zusammen mit dem Protocon zu einem Protoloph verschmolzen ist.

unterer Prämolare:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv ca. 465µm, Lee ca. 690µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 8
Inklination der HSB:	ca. 30°
Prismenquerschnitt:	überwiegend rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	schwach vertikal gerunzelt, deutliche Perikymata vorhanden

Luv-Seite:

Der Schmelz besteht fast ausschließlich aus HSB (ca. 90%), es existiert lediglich eine dünne innere und äußere Zone RE (je ca. 5%). Die IPM ist in der inneren Zone plattig ausgebildet, ihre Faserrichtung steht senkrecht zur Prismenrichtung. Prismenübertritte zwischen den einzelnen HSB sind häufig. In der äußeren Zone verläuft die IPM spitzwinklig-anastomosierend zu den Prismen.

Lee-Seite:

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren Zone aus RE (ca. 5%), HSB (ca. 60%) und einer äußeren Zone RE (ca. 35%). Die Kristallite der IPM stehen in der inneren Zone senkrecht zu den Prismen. Der Winkel der jeweiligen HSB zueinander ist relativ gering, Prismenübertritte treten vereinzelt auf. In der äußeren Zone flachen die Prismen nach außen bis auf eine Inklination von ca. 15° ab.

In diesem Zahn (KOE 3803) sind auffällig viele Hypoplasien vorhanden, die auf der gesamten Schmelzbandbreite auftreten. Besonders betroffen ist die buccale Seite, an welcher die Fehlbindungen teilweise mehr als 50% des Schmelzes ausmachen, die bereits ohne Vergrößerung deutlich zu erkennen sind. Entlang der EDJ treten Läsionen auf, die sich sowohl im Longitudinal- als auch im Transversalschnitt weit verfolgen lassen und daher einen großen Bereich des Schmelzes betreffen. Sehr deutlich sind die Schäden an der buccalen Seite, hier ist der Schmelz in den äußeren ca. 30% fast vollständig aprismatisch, die Grenze zwischen den Defekten und dem intakten Schmelz ist relativ scharf. Nahe der OES sind die Retziuslinien deutlich akzentuiert. Obwohl die Hypoplasien bis an die Oberfläche reichen ist der Zahn äußerlich völlig intakt und zeigt auch keine auffälligen Verfärbungen.

12.1.2.1.4 *Proterotherium* sp. AMEGHINO, 1883

oberes Miozän

(Abb. 20; Taf. 5, Fig. 5-8; Taf. 6, Fig. 1-2)

untersuchtes Material: M sup., Fm.: Santacrucian, Loc.: Patagonica, MLP: 12-444, KOE 3788-3789, m inf., Fm.: Santacrucian, Loc.: Santa Cruz, MLP: 68-VI-25-113, KOE 3797, 3817.

oberer Molar:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv: ca. 550µm, Lee: ca. 660µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 9-10
Inklination der HSB:	ca. 25°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	glatt.

Luv-Seite:

Der Schmelz besteht fast ausschließlich aus HSB (ca. 95%), nach außen folgt lediglich eine dünne Schicht RE (ca. 5%). Die Faserrichtung der IPM verläuft senkrecht zur Prismenrichtung, Prismenübertritte zwischen den einzelnen HSB sind häufig. Im äußeren Viertel der Schmelzdicke verläuft die IPM mit ca. 30° spitzwinklig-anastomosierend zu den Prismen.

Lee-Seite:

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren Zone aus RE (ca. 10%), HSB (ca. 60%) und einer äußeren Zone RE (ca. 30%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 45° steil inkliniert, die Faserrichtung der IPM verläuft senkrecht zu den Prismen. Zwischen den HSB liegen breite Übergangszonen. Die äußeren ca. 20% der HSB stehen in geringem Winkel zueinander. In der äußeren Zone sind die Prismen mit ca. 20° inkliniert, die Kristallite der IPM stehen mit ca. 45° in spitzem Winkel zu den Prismen.

Der Zahn KOE 3789 zeigt an der gesamten buccalen Seite weiße opake Verfärbungen. Im Schliff sind diese als prismenlose Flächen erkennbar. Am Metastyl ist beispielsweise die äußere Hälfte des Schmelzbands prismenlos. An der Spitze treten mehrere Löcher und Risse auf, deren Längsachse im Transversalschnitt überwiegend senkrecht auf der Außenfläche steht. Lingual ist der Zahn kaum betroffen.

unterer Molar:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv ca. 485µm, Lee ca. 680µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 10
Inklination der HSB:	ca. 40-45°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	es sind deutliche Retziuslinien ausgebildet, an den mesialen und distalen Flächen sind teilweise Längsriefen vorhanden

Luv-Seite:

Der Schmelz ist aus zwei Zonen aufgebaut, wovon die innere aus HSB mit ca. 95% dominiert, nach außen hin schließt sich eine dünne Zone RE (ca. 5%) an. Im Bereich nahe der EDJ ist die IPM plattig ausgebildet, anastomosiert kaum und ihre Faserrichtung steht in annähernd rechtem Winkel zu den Prismen. Zwischen den HSB sind häufig Prismenübertritte zu beobachten, es liegen relativ breite Übergangszonen vor. In den äußeren ca. 20% des Schmelzbandes verringert sich der Winkel der IPM zu den Prismen auf etwa 45°.

Lee-Seite:

Der Schmelz ist aus zwei Zonen aufgebaut, einer inneren aus HSB (ca. 60%) und einer äußeren aus RE (ca. 40%). Die IPM liegt plattenartig zwischen den Prismen, ihre

Faserrichtung verläuft annähernd senkrecht zu den Prismen. Nicht alle HSB beginnen an der EDJ, an einigen Stellen ist noch eine Startzone aus RE ausgebildet. Im Longitudinalschnitt gabeln sich die HSB häufiger nach außen hin auf. In den äußeren ca. 20% des Schmelzbandes verringert sich der Winkel der IPM zu den Prismen erst auf etwa 45°, im äußeren Bereich verläuft die IPM begleitend und anastomosiert häufig.

Die unteren Molaren KOE 3797 und KOE 3817 zeigen deutliche Hypoplasien. Bei beiden Zähnen ist an mehreren Stellen im Schmelz die prismatische Struktur aufgelöst und durch aprismatische ersetzt. Besonders bei der Probe KOE 3817 zieht sich eine ca. 20µm breite Fläche longitudinal durch den Schmelz. Diese befindet sich nahe der Außenseite, weitere Hypoplasien sind jedoch auf der gesamten Schmelzbreite zu finden. Innerhalb der aprismatischen Schichten befinden sich auch mehrere kleine kanalartige Strukturen, die parallel zur Prismenrichtung verlaufen.

13. Notoungulata ROTH, 1903

(oberes Paläozän bis oberes Pleistozän)

Übersicht über die Ordnung

Notioprogonia

Henricosborniidae
Notostylopidae

Toxodontia

Isotemnidae
Leontiniidae
Notohippidae
Rhynchippiinae
Notohippinae
Toxodontidae
Nesodontinae
Toxodontinae
Haplodontheriinae
Homalodotheriidae

Typotheria

Archaeopithecidae
Oldfieldthomasiidae
Interatheriidae
Notopithecinae
Interatheriinae
Munyiziinae
Campanorcidae
Mesotheriidae
Trachytheriinae
Fiandraiinae
Mesotheriinae

Hegetotheria

Archaehyracidae
Hegetotheriidae
Pachyrukhinae
Hegetotheriinae

Die Notoungulata unterteilen sich in vier Unterordnungen mit vierzehn Familien und zahlreichen Gattungen (Abb. 1). Damit bilden sie die bei weitem diverseste und erfolgreichste Ordnung der südamerikanischen Huftiere. Charakterisiert sind sie durch eine erweiterte Ohrregion, mit zusätzlichen Kammern ober- und unterhalb der normalen Ohrhöhle sowie durch besondere occlusale Muster der Molaren (BENTON, 2000). Dennoch ist ihr Ursprung bis heute ungeklärt. Actostylopidae aus dem frühen Tertiär von Nordamerika und Asien wurden von MATTHEW (1915) zu den Notoungulata gestellt, was dazu führte, dass ein Ursprung der Ordnung aus Nordamerika (MATTHEW & Granger, 1925) bzw. Zentralamerika (GINGERICH & ROSE, 1977) postuliert wurde. Frühe Arctostylopidae ähneln den Notoungulaten in verschiedenen Spezialisierungen der Molaren, allerdings weisen Funde früherer und primitiverer Arctostylopidae aus dem ?Paläozän Chinas auf eine mehrfache unabhängige oder nicht homologe Entstehung hin (CIFELLI, 1983, 1985). Die ersten sicheren Nachweise der Notoungulata stammen aus dem Riochican (oberes Paläozän) von Argentinien und Brasilien. Zu diesem Zeitpunkt sind jedoch die Typotheria und die Toxodontia bereits differenziert und mit mehreren Familien vertreten (CIFELLI, 1985). Die Notoungulaten entwickelten nicht nur

zu den holarktischen Huftieren zahlreiche Konvergenz-Typen, sondern auch zu den Lagomorpha, die erst im Pleistozän Südamerika erreichten (THENIUS, 1989).

Innerhalb der **Notioprogonia**, die vom Riochican bis Mustersan (oberes Paläozän bis mittleres Eozän) auftraten, besitzen die **Henricosbornidae** die primitivste Bezeichnung der Notoungulata. Nach dem frühen Casamayoran treten sie nicht mehr auf. Die **Notostylopidae** weisen bereits einfache Spezialisierungen im Gebiss (SIMPSON, 1948) als auch in der Hörregion (PATTERSON, 1936) auf. Trotzdem zeigen sie während des Casamayoran keine große Diversität und sind nach dem Mustersan nicht mehr anzutreffen. Zu den bekanntesten Vertretern der Notioprogonia gehört die Gattung *Notostylops* sp., dessen Zahnformel von vollständig (3.1.4.3./3.1.4.3.) bis zu (2.0.3.3./2.0.3.3.) variiert, da sowohl die hinteren Incisiven, die Canini und die P1/p1 meist nur winzige Zähne bilden, die fehlen können (THENIUS, 1989) (Abb. 22).

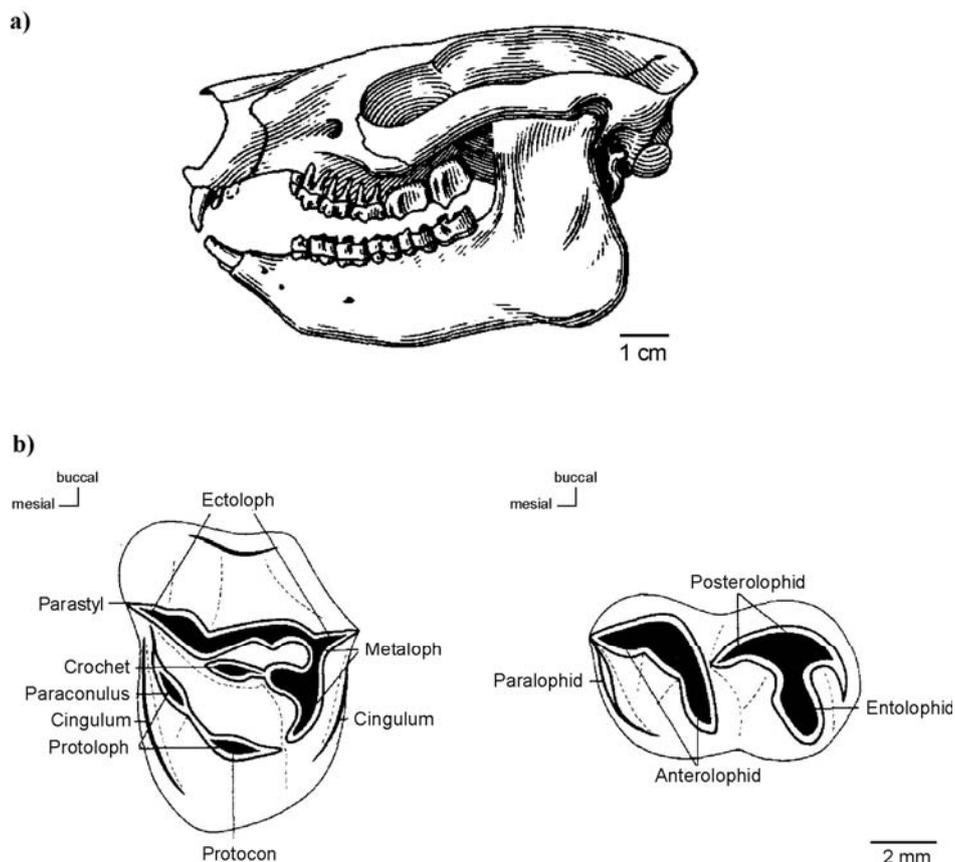
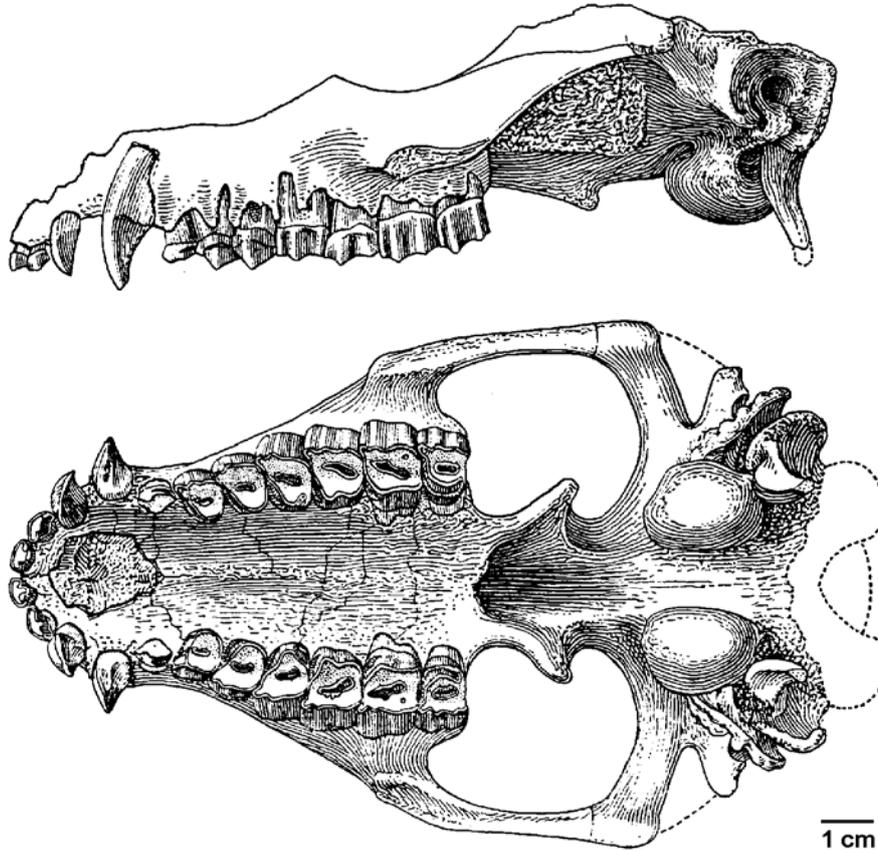


Abb. 22: *Notostylops* sp., a) Schädel, lateral. b) Schema des oberen und unteren Molaren. Im oberen Molar sind Parastyl, Ectoloph und Protocon deutlich ausgebildet, der Metaloph ist sehr variabel. Das Crochet erstreckt sich nach mesiodistal und besitzt im allgemeinen keine Verbindung zum Ectoloph. Im unteren Molar werden Trigonid und Talonid durch Antero- und Posterolophid gebildet. Jeweils nach THENIUS (1989).

Die Bezahlung der **Toxodontia** (Riochican bis Lujanian) ist fortschrittlicher als die der Notioprogonia, wobei innerhalb der relativ großen **Isotemnidae** das elementare Muster noch vorhanden ist (CIFELLI, 1985) (Abb. 23). Letztere sind in frühen Faunen vergleichsweise

a)



b)

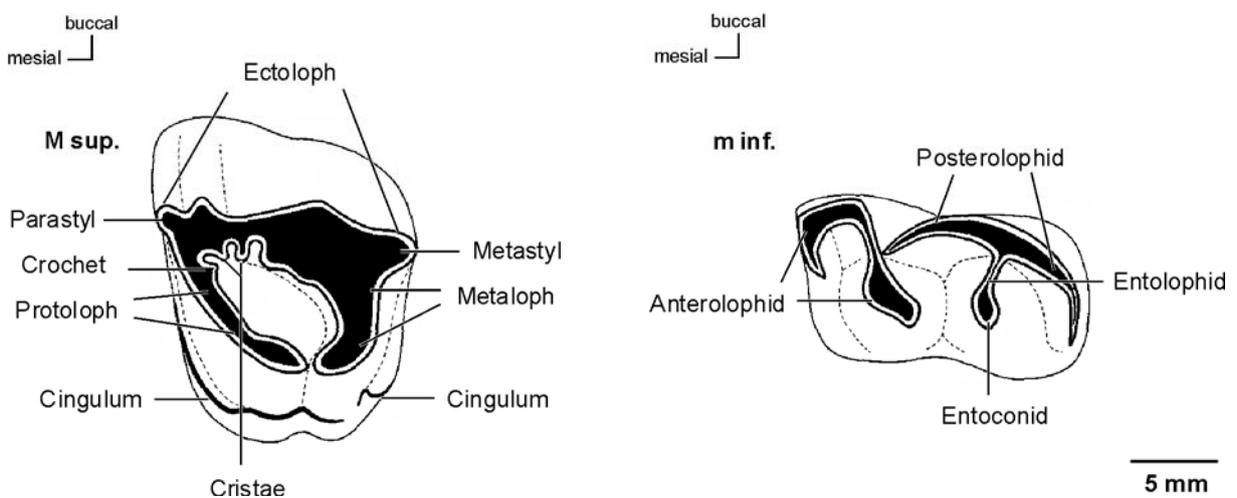


Abb. 23: a) *Pleurostylodon modicus*, oben: Schädel lateral, unten: Schädel ventral, nach RIGGS & PATTERSON (1935). b) *Pleurostylodon* sp., Schema des oberen und unteren Molaren in occlusaler Ansicht, nach THENIUS (1989).

zahlreich vertreten, aber mit gemäßigter Diversität. Sie kommen bis ins Deseadan vor (MCKENNA & BELL, 2000). Die Leontiniidae, Notohippidae und Toxodontidae zeigen alle charakteristische Modifizierungen der Tarsalia und Dentalia (CIFELLI, 1985). Die **Leontiniidae** (mittleres Eozän bis mittleres Miozän) besitzen relativ primitive Backenzähne und vergrößerte äußere Incisiven. Sie sind typische Faunenvertreter im Deseadan und Colhuehuapian. Die **Notohippidae** (unteres Eozän bis oberes Miozän) haben mit den Toxodontidae einige Spezialisierungen in den oberen Molaren gemeinsam (Abb. 24). Die

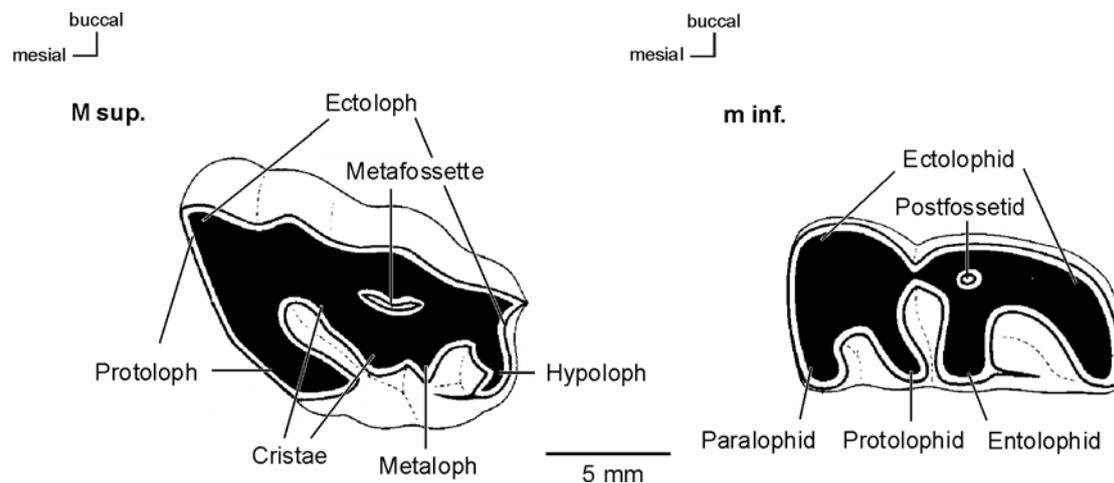


Abb. 24: *Rhynchippus* sp. (Notohippidae), Schema des oberen und unteren Molaren in occlusaler Ansicht, nach THENIUS (1989). Die Zahnform des oberen Molar ist denen der Toxodontidae ähnlich.

Blütezeit der Notohippidae liegt im Deseadan. Sie spalten sich in zwei Unterfamilien auf, in die recht primitiven Rhynchippinae sowie in die Notohippinae, welche hypsodonte, mit Zement bedeckte Molaren und coronalen Spezialisierungen entwickelt haben, ähnlich den Mustern von Equidenzähnen (CIFELLI, 1985). Die **Toxodontidae** treten ab dem Deseadan auf, erste Differenzierungen zeigen sich jedoch erst ab Ende des Santacrucian. Bis dahin sind die Bezahnungen der verschiedenen Gattungen einander extrem ähnlich (Abb. 25-26). Eine außergewöhnliche Radiation fand bei den späteren Formen ab dem Chasicoan statt, so dass drei Subfamilien aufgestellt wurden (PASCUAL, 1954). Prämolaren und Molaren sind hypsodont bis euhypsodont und ihre Form vereinfacht. Besonderheiten bildet die Gattung *Trigodon* sp., die einerseits ein nasales Horn ausgebildet hat, ähnlich den heutigen Rhinocerotiden, andererseits besitzt die Form fünf untere Incisiven (CIFELLI, 1985). Dies ist um so erstaunlicher, da es sich hierbei um eine asymmetrische Anzahl handelt. Die Diversität der Toxodontidae nimmt während des Pliozän ab, doch im Gegensatz zu den meisten anderen

südamerikanischen Huftieren überlebten sie bis ins späte Pleistozän und sind mit der Panamerikanischen Landbrücke als einzige bis nach Zentralamerika vorgedrungen.

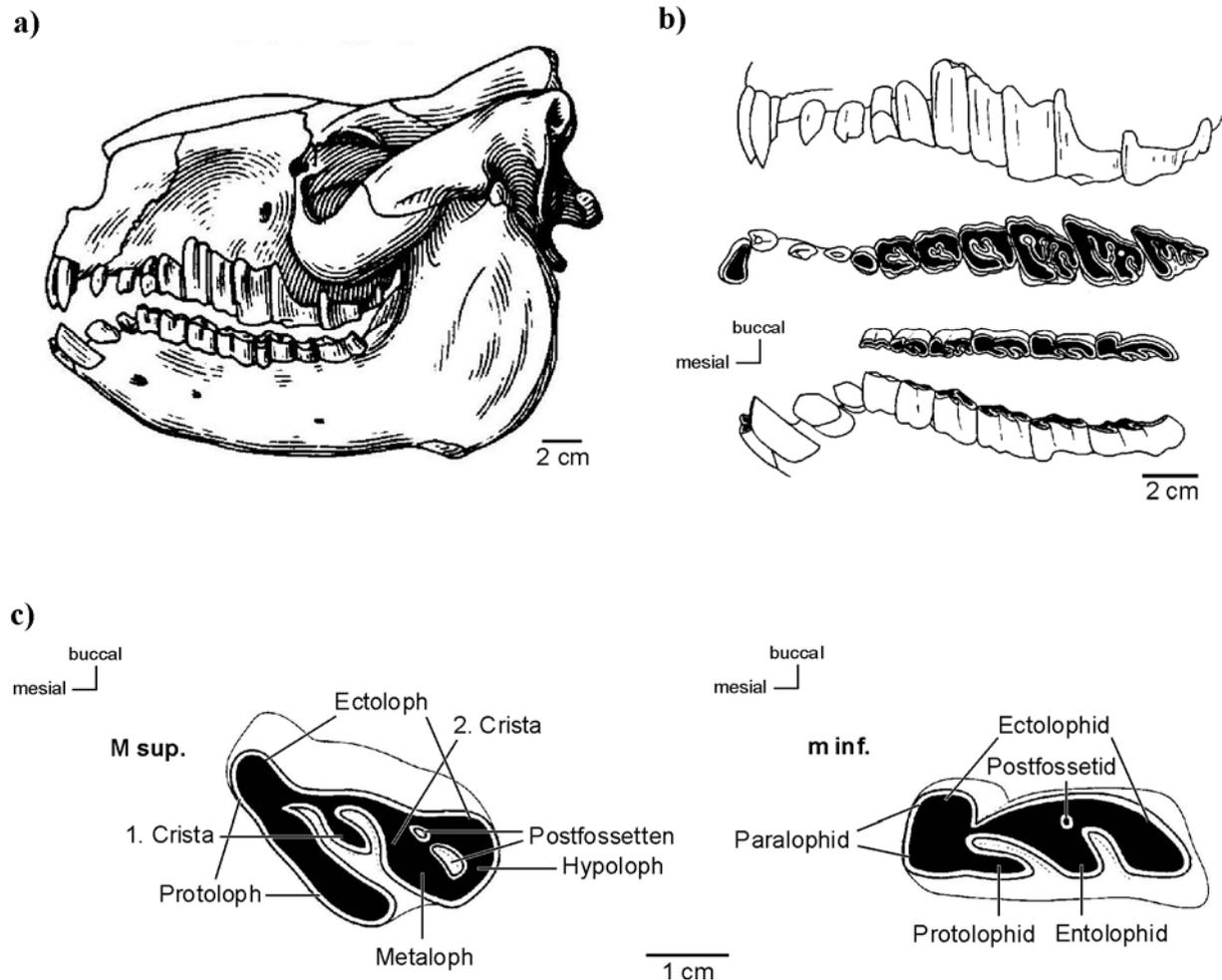


Abb. 25: a) *Nesodon* sp., Schädel lateral. b) *Nesodon imbricatus*, oben: I1-M3 buccal und occlusal, unten: i1-m3 occlusal und buccal. c) *Nesodon* sp., Schema des oberen und unteren Molaren in occlusaler Ansicht. Jeweils nach THENIUS (1989).

Die **Tyotheria** (spätes Paläozän bis mittleres Pleistozän) umfassen zumeist kleine Formen, die neben Besonderheiten der Molaren auch eine spezialisierte Vorderbezahnung erworben haben. Spätere Taxa vereinfachen das Muster der Molaren wieder. Die grundlegenden Spezialisierungen der Bezahnung in frühen Formen umfassen ein zusätzliches Anterocrochet sowie der Zusammenschluss dessen mit der anterioren Crista in den oberen Molaren, wodurch das charakteristische „Gesichtsmuster“ durch teilweise oder vollständig geschlossene Fossetten entsteht (Abb. 27). Die **Archaeopithecidae** aus dem Casamayoran umfassen lediglich zwei Gattungen, die mit anderen Tyotheria nicht eng verwandt zu sein scheinen (CIFELLI, 1985). Auch die **Oldfieldthomasiide** gehören zu den primitiven Familien der Ordnung, erreichen

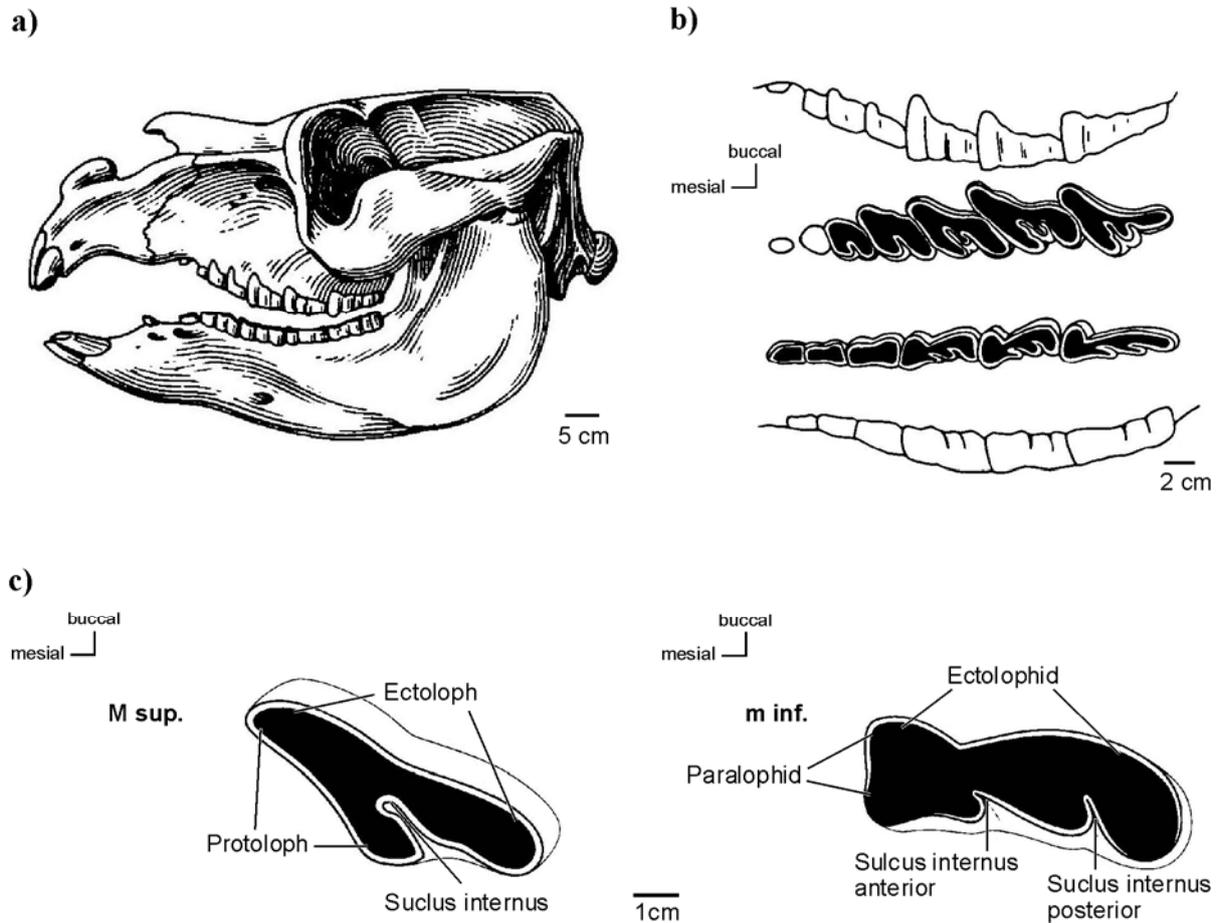


Abb. 26: a) *Toxodon* sp., Schädel lateral. b) *Toxodon platensis*, oben: P1-M3 buccal und occlusal, unten: p2-m3 occlusal und buccal. c) *Toxodon* sp., Schema des oberen und unteren Molaren in occlusaler Ansicht. Jeweils nach THENIUS (1989).

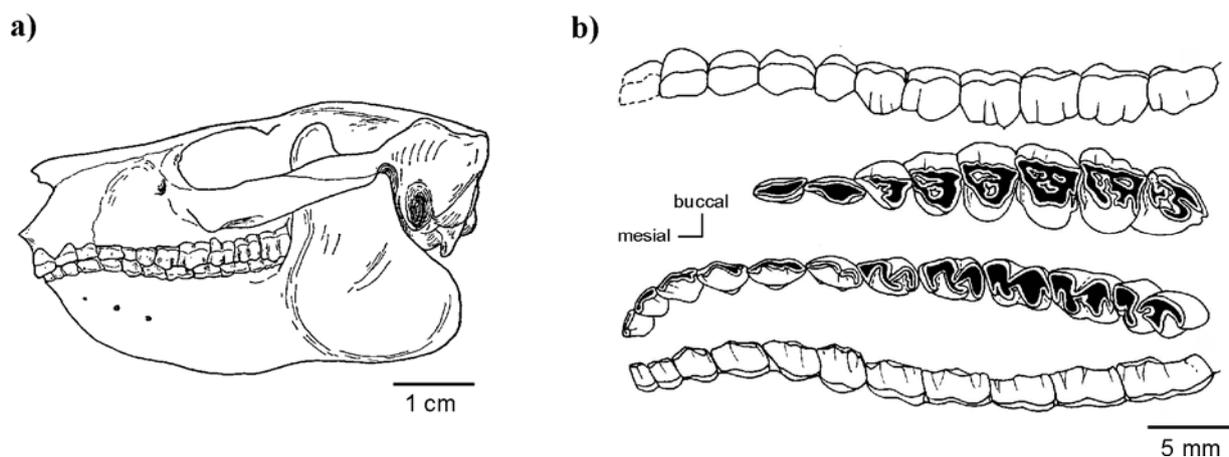


Abb. 27: *Notopithecus adapinus*. a) Artikulierter Schädel mit geringen Rekonstruktionen (SIMPSON, 1967). b) Oben: I1-M buccal und C-M3 occlusal, unten: i1-m3 occlusal und buccal nach THENIUS (1989).

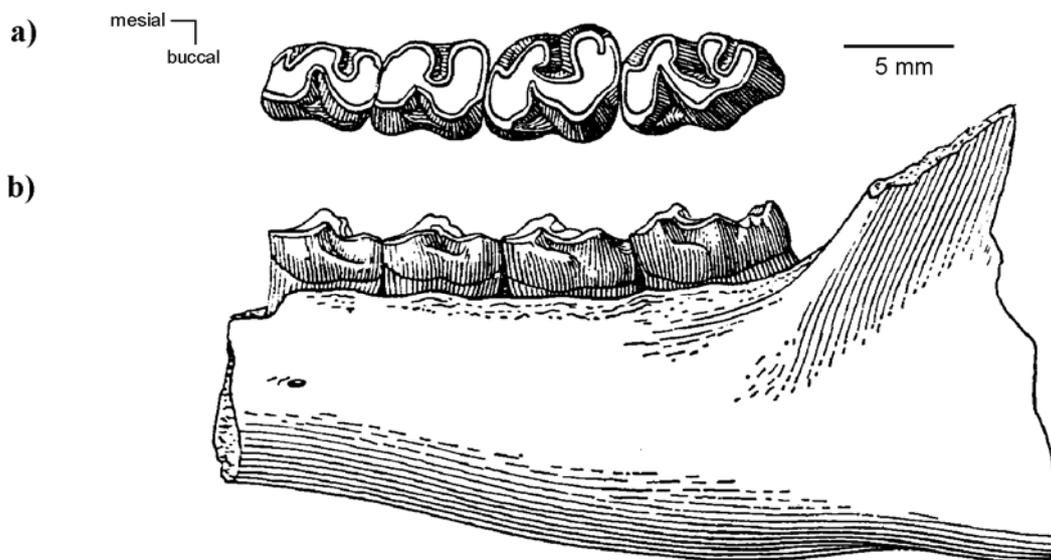


Abb. 28: *Oldfieldthomasia debilitata*, a) p4-m3, occlusal, b) Unterkiefer mit p4-m3, lateral (SIMPSON, 1967).

jedoch während des späten Casamayoran große Diversität (Abb. 28). Letztmalig treten sie im Divisaderan auf. Der „Kern“ der Typotheria umfasst die nagetierähnlichen Intertheriidae sowie die etwa mittelgroßen Mesotheriidae. Die **Intertheriidae** (frühes Eozän bis spätes Miozän) durchliefen im Deseadan eine maßgebliche Radiation. In miozänen Faunen sind sie gut vertreten, sterben Ende des Miozäns jedoch aus. Sie unterteilen sich in drei Familien, wobei die Notopithecinae (frühes Eozän bis frühes Oligozän) die frühesten Vertreter der Familie einschließen. Die Bezahnung der Notopithecinae ist niederkronig und die Molaren zeigen das für die Typotheria typische „Gesicht“ (Abb. 27). Nach RIGGS & PATTERSON (1935) gehören sie trotz primitiver Merkmale zu den Intertheriidae, da das Jugale vom Orbitale ausgeschlossen ist. Repräsentativ für die Intertheriidae sind die fortschrittlicheren Intertheriinae (spätes Oligozän bis spätes Miozän), die im Deseadan eine große Diversität erreicht haben. Alle besitzen vereinfachte, hypsodonte Molaren, die meisten Formen mit Zement, wodurch sie als „grazer“ ausgezeichnet werden, ähnlich den Caviomorpha, die zeitgleich eine ähnliche Radiation durchmachten (CIFELLI, 1985) (Abb. 29). Die weitere Unterfamilie Muyinziinae mit nur einer Gattung *Munyizia* wird von CIFELLI (1985) zu den Intertheriiden gestellt, er gibt hier jedoch keine Begründung an. Andere Autoren haben die Muyinziinae ursprünglich zu den Hegetotheriidae gestellt, da die Spezialisierung des Jochbeins fehlt. Die Bezahnung deutet dennoch auf eine Verwandtschaft zu den Intertheriiden hin. MCKENNA & BELL (2000) folgen der Zuordnung CIFELLI's. Die

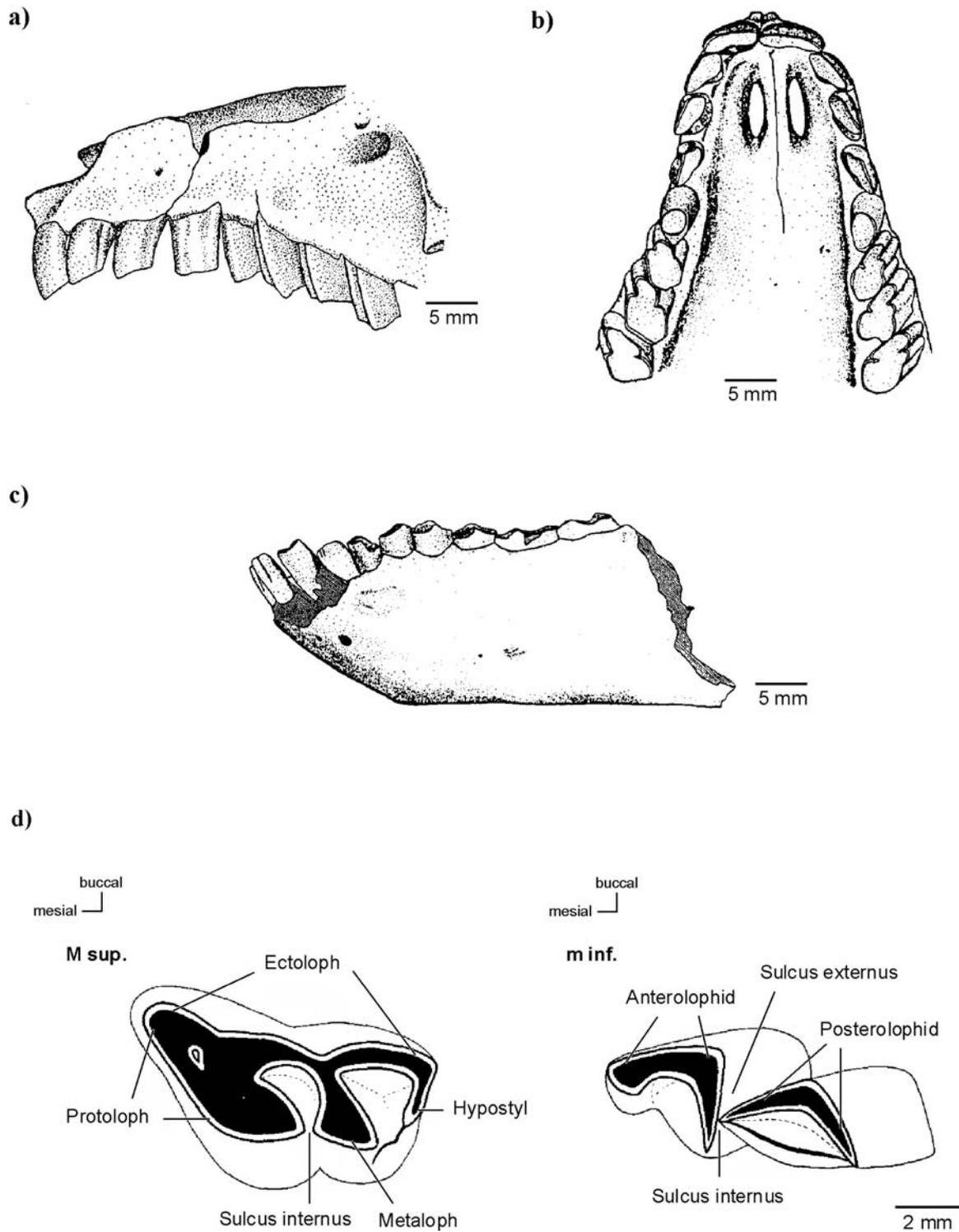


Abb. 29: **a)** *Protypotherium australe*, Oberkiefer mit jeweils I1-p4, ventral. **b)** *Protypotherium australe*, Oberkiefer mit I1-P4, lateral. **c)** Mandibel mit i1-m2, lateral. **d)** *Protypotherium* sp., Schema des oberen und unteren Molaren in occlusaler Ansicht. **a-c** nach TAUBER (1996), **d** nach THENIUS (1989).

Mesotheriidae (mittleres Eozän bis mittleres Pleistozän) besitzen eine vereinfachte Zahnmorphologie sowie ein primitives Postcranium, aber auch abgeleitete Zahnmuster wie

bei den Intertheriidae sind möglich (PATTERSON, 1934). Anhand von Merkmalen der Gehörregion wird ebenfalls eine Verbindung zu den Intertheriidae induziert. Form und Implantation der oberen Incisiven hingegen lassen auf eine nähere Verwandtschaft zu den Hegetotheriidae schließen (CIFELLI, 1985). Im späten Miozän durchlaufen die Mesotheriidae eine geringe Radiation. Erst im Pleistozän sterben sie aus und gehören damit zu den langfristigsten Notoungulaten.

Unter den **Hegetotheria** treten die **Hegetotheriidae** erstmals im Divisaderan (spätes Eozän) auf und haben zu diesem Zeitpunkt bereits hoch modifizierte Molaren, wie auch die Intertheriidae und Mesotheriidae. SIMPSON (1945) stellte für die Hegetotheriidae eine eigene Unterordnung Hegetotheria auf, in welche er (1967) die **Archaeohyracidae** aufgrund cranialer Merkmale der Typusgattung *Archaeohyrax* sp. mit einschloss. Die große Ähnlichkeit in der Bezahnung der Archaeohyracidae zu den primitiven Mustern der Typotheria, wie bei den Oldfieldthomasidae, Archaeopithecidae und Notopithecinae, deutet auf keine großen Unterschiede zwischen den Hegetotheriidae und Typotheria, weshalb sie von CIFELLI (1985) wieder zu der Unterordnung der Typotheria gestellt werden. Die Archaeohyracidae (frühes Eozän bis spätes Oligozän) haben bereits im frühen Tertiär hypsodonte Bezahnung entwickelt. Im Deseadan, wo sie letztmalig auftreten, sind sie eine Gruppe unter vielen mit hypsodonten Zähnen.

13.1 Notioprogonia SIMPSON, 1934

(oberes Paläozän bis mittleres Eozän)

(Abb. 1)

Satshatemnus

Seudenius

Henricosborniidae

Othnielmarshia

Peripantostylops

Henricosbornia

Simpsonotus

Notostylopidae

Homalostylops

Notostylops

Edvardotrouessartia

Boreastylops

Otronia

Die Bezahnung der Notioprogonia ist vollständig (3.1.4.3./3.1.4.3.) und brachyodont, wobei jedoch obere und untere dritte Incisiven bis erste Prämolaren variabel reduziert sein können (SIMPSON, 1948). Es wird kein Zement ausgebildet. Die Incisiven entsprechen einander in ihrer Morphologie, wobei ein Paar leicht vergrößert sein kann. Die Canini ragen nicht über ihre angrenzenden Zähne hinaus, sie können auch kleiner oder vollständig reduziert sein. Die oberen Prämolaren haben eine dreieckige Form, ihr Kronenmuster wird zunehmend komplexer (SIMPSON, 1948). Die P2-4 besitzen einen Protocon, aber keinen deutlich ausgeprägten Hypocon. Die oberen Molaren zeigen ein gut ausgebildetes Parastyl, ein deutliches Ectoloph sowie einen quer verlaufenden Protoloph, jedoch ist der Metaloph sehr variabel und oft nur unvollständig ausgebildet (SIMPSON, 1948). Das Crochet besitzt im allgemeinen keine Verbindung zum Ectoloph und erstreckt sich, wenn es verlängert ist, nach mesiodistal (SIMPSON, 1948). Die M1-2 sind etwa gleich groß, quadratisch und besitzen jeweils ein deutliches Hypocon, welches annähernd oder gleich groß wie das Protocon ist. Die Form des großen M3 hingegen ist dreieckig und der Hypocon ist, wenn überhaupt ausgebildet, sehr klein. Die unteren Prämolaren sind im wesentlichen selenodont mit etwa gleich großem Trigonid und Talonid, im Gegensatz zu den unteren Molaren, bei denen das Trigonid sehr kurz und das Talonid lang ist. Sie bestehen aus dem Antero- und dem Posterolophid.

Der Aufbau der Mikrostrukturen ist in den untersuchten Gattungen auf beiden Seiten des Zahns gleich, daher wird im folgenden keine Unterscheidung in Luv- und Lee-Seite vorgenommen.

13.1.1 Henricosborniidae AMEGHINO, 1901

(oberes Paläozän bis unteres Eozän)

Die oberen Molaren sind etwa gleich groß mit ausgeprägtem Protocon und Hypocon, einem einfachen, schräg verlaufenden Protoloph mit verkümmertem Protoconulus und einem kürzerem, ebenfalls schräg verlaufenden Metaloph (SIMPSON, 1948). Der Ectoloph besteht aus einem gut ausgebildeten Para- und Metacon, das Mesostyl ist nur schwach oder gar nicht entwickelt. Die P3-4 sind submolariform, bei den unteren Molaren ist das Metaconid höher als das Protoconid. Das Anterolophid ist als deutlicher Kamm ausgebildet, der von mesial

nach buccal zum Protoconid verläuft und dann im rechten Winkel nach distobuccal umbiegt (SIMPSON, 1948).

13.1.1.1.1 *Henricosbornia* sp. AMEGHINO, 1901

(oberes Paläozän bis unteres Eozän)

(Abb. 30; Taf. 6, Fig. 3)

untersuchtes Material: M sup., m inf., Fm.: Casamayoran, Loc.: Cerro Guacho, Chubut, Argentinien, MLP 59-II-24-584 - 587, KOE 3778, 3831–3833.

oberer Molar:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 330µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 7
Inklination der HSB:	ca. 40°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	glatt

Der Schmelz ist aus zwei Zonen aufgebaut, einer inneren aus RE (ca. 15%) und einer äußeren aus sehr schwach ausgebildeten HSB (ca. 85%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 50° inkliniert, die Faserrichtung der IPM verläuft annähernd senkrecht dazu. Nach außen hin verlaufen die Prismen mit ca. 40° etwas flacher, die Ausrichtung der IPM bleibt im annähernd rechten Winkel dazu. Die Ausbildung der HSB lässt sich vorzugsweise unter dem Auflichtmikroskop erkennen, da hier die unterschiedliche Ausrichtung der Prismenbündel stärker hervortritt als unter dem REM. Im Bereich des Cingulums sind die HSB etwas deutlicher ausgebildet als in der übrigen Zahnkrone.

unterer Molar:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 400µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 8
Inklination der HSB:	ca. 30°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	glatt

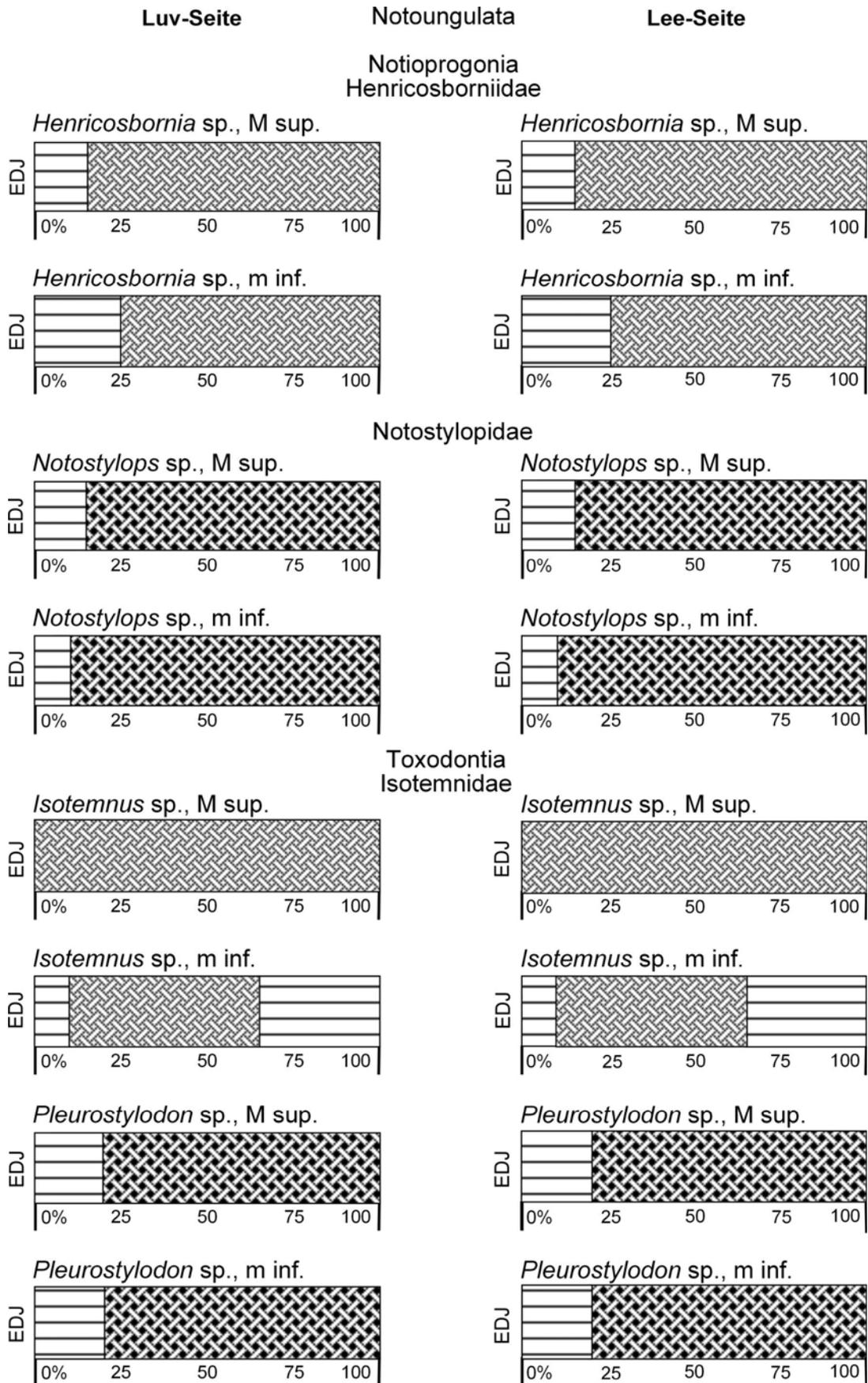


Abb. 30: Schmelzdiagramme der Notoungulata: Notioprogonia: Henricosborniidae; Toxodontia: Isotemnidae. Erläuterung der Symbole siehe Abb. 16 (S. 36).

Der Schmelz ist aus zwei Zonen aufgebaut, einer inneren aus RE (ca. 25%) und einer äußeren aus schwach ausgebildeten HSB (ca. 75%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 30° inkliniert, die Faserrichtung der IPM verläuft in einem Winkel von ca. 70° zu den Prismen. Die HSB stehen in sehr geringem Winkel zueinander und sind unter dem Auflichtmikroskop deutlicher zu erkennen als unter dem REM. Nach außen hin flachen die Prismen leicht ab, so dass sie mit einer Inklination von ca. 20° auf die Außenkante treffen. Der Winkel der IPM zu den Prismen verringert sich auf ca. 45°.

13.1.2 Notostylopidae AMEGHINO, 1897

(unteres bis mittleres Eozän)

Die Zahnformel variiert von vollständig (3.1.4.3./3.1.4.3.) bis auf eine Reduktion im Vordergebiss von (2.0.3.3./2.0.3.3.), dabei ist der obere wie untere erste Prämolare – sofern vorhanden – styloform, wodurch sich ein Diastema zur nachfolgenden Bezahnung bilden kann (Abb. 22). I1 und i2 sind vergrößert, die M1-2 sind rechteckig, jedoch breiter als lang. Der Protocon und der kleinere Hypocon stehen fast mit ihren „Wurzeln“ in Kontakt, sind aber zur Zahnmitte durch einen scharfen vertikalen Sulcus voneinander getrennt (SIMPSON, 1948). Der Protoloph ist nicht vollständig mit dem Ectoloph verbunden. Letzterer fließt stärker mit dem Metaloph zusammen. Vom Metaloph entspringt ein Crochet, welches sich gerade nach mesial bis kurz vor den Protoloph erstreckt und dort frei endet (SIMPSON, 1948). Die p2-4 werden zunehmend molariform. Der Trigonidkamm der unteren Molaren verläuft schräg, der buccale Kamm des Talonids ist kurz und einfach, von ihm zweigt ein schräg verlaufender Grad zum Entoconid ab.

Da sich der Aufbau von oberen und unteren Molaren nur gering unterscheidet, werden hier beide zusammengefasst.

13.1.2.1.1 Notostylops sp. AMEGHINO, 1897

(unteres Eozän)

(Abb. 22; 30, Taf. 6, Fig. 4)

untersuchtes Material: M sup., m inf., Fm. Casamayoran, Loc.: Canadón Vaca, Chubut, Argentinien, MLP 75-II-3-12 a 15, KOE 3776; m inf., Fm. Casamayoran, Loc.: Cerro Guacho, Chubut, Argentinien, MLP: 59-II-24-420, KOE 3777.

	obere Molaren:	untere Molaren:
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv ca. 540µm, Lee ca. 650µm	ca. 600µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 5	ca. 7
Inklination der HSB:	ca. 40°	ca. 30°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	glatt	glatt

Der Schmelz ist aus zwei Zonen aufgebaut, einer inneren aus RE (M sup. ca. 15%, m inf. ca. 10%) und einer dicken äußeren aus HSB (M sup. ca. 85%, m inf. ca. 90%). Die Prismen sind an der EDJ mit ca. 40° inkliniert, die Faserrichtung der plattig ausgebildeten IPM verläuft in einem Winkel von ca. 55°-60° zu den Prismen. Die HSB stehen in sehr geringem Winkel zueinander, im mesialen Bereich des oberen Molaren sind sie deutlicher ausgebildet als lingual. Sie sind leicht konvex gebogen und treffen beim oberen Molar rechtwinklig (Inklination 0°) auf die Außenkante, beim unteren Molar mit ca. 15-20°. Im äußeren Bereich ist die IPM mit ca. 20-25° geringer zu den Prismen inkliniert als in der inneren Zone und verläuft spitzwinklig-anastomosierend.

13.2 Toxodontia OWEN, 1853

(oberes Paläozän bis oberes Pleistozän)

(Abb. 1)

<i>Brabdmayeria</i>	Rhynchippiinae	<i>Andinotoxodon</i>
<i>Colhuelia</i>	<i>Pampahippus</i>	<i>Eutomodus</i>
<i>Lafkenia</i>	<i>Plexotemnus</i>	<i>Neotoxodon</i>
<i>Colhuapia</i>	<i>Puelia</i>	<i>Gyrinodon</i>
<i>Allalmeia</i>	<i>Eomorphippus</i>	<i>Mesenodon</i>
<i>Brachystephanus</i>	<i>Morphippus</i>	<i>Pisanodon</i>
<i>Xenostephanus</i>	<i>Eurygenium</i>	<i>Neoadinotherium</i>
<i>Phanotherus</i>	<i>Rhynchippus</i>	<i>Hemixotodon</i>
<i>Hermoseodon</i>	Notohippinae	<i>Dinotoxodon</i>
Isotemnidae	<i>Nesohippus</i>	<i>Plesiotoxodon</i>
<i>Isotemnus</i>	<i>Stilhippus</i>	<i>Chapalmalodon</i>
<i>Hedralophus</i>	<i>Perhippidion</i>	<i>Toxodon</i>
<i>Thomashuxleya</i>	<i>Notohippus</i>	<i>Nonotherium</i>
<i>Pampatemnus</i>	<i>Argyrohippus</i>	<i>Ceratoxodon</i>
<i>Coelostylodon</i>	<i>Purperia</i>	Haplodontheriinae
<i>Pleurostylodon</i>	<i>Colpodon</i>	<i>Paratrigodon</i>
<i>Anisotemnus</i>	Toxodontidae	<i>Prototrigodon</i>
<i>Periphragmis</i>	Nesodontinae	<i>Pachynodon</i>
<i>Rhyphodon</i>	<i>Proadinotherium</i>	<i>Haplodontherium</i>
<i>Distylophorus</i>	<i>Posnanskytherium</i>	<i>Abothrodon</i>
<i>Lophocoelus</i>	<i>Palyeidodon</i>	<i>Toxodontherium</i>
<i>Pleurocoelodon</i>	<i>Adinotherium</i>	<i>Mesotoxodon</i>
Leontiniidae	<i>Nesodon</i>	<i>Ocnerotherium</i>
<i>Martinmiguelia</i>	Toxodontinae	<i>Trigodon</i>
<i>Ancylocoelus</i>	<i>Minitoxodon</i>	<i>Trigodonops</i>
<i>Leontinia</i>	<i>Stereotoxodon</i>	<i>Mixotoxodon</i>
<i>Scarrittia</i>	<i>Stenotephanos</i>	Homalodotheriidae
<i>Taubatherium</i>	<i>Hyperoxotodon</i>	<i>Trigonolophodon</i>
<i>Huilatherium</i>	<i>Nesodonopsis</i>	<i>Asmodeus</i>
Notohippidae	<i>Pericotoxodon</i>	<i>Homalodotherium</i>
<i>Edvardocopeia</i>		<i>Chasicotherium</i>
<i>Acoelohyrax</i>		
<i>Trimerostephanus</i>		

Das Gebiss der Toxodontia ist meist vollständig und bis auf kleinere Lücken im Vordergebiss geschlossen (THENIUS, 1989). In späteren Formen entwickelt sich ein Diastema unter Verlust der äußeren Incisiven sowie des Canini. Auch ist der Eckzahn nur in den primitiven Taxa caniniform, später wird er reduziert und ist oft incisiform (SIMPSON, 1967). Die Molaren sind vorwiegend brachyodont, werden aber innerhalb der Notohippidae und Toxodontidae hypsodont bzw. euhyposodont (Abb. 23; 25-26). Das elementare Kronenmuster wird kaum

modifiziert, es findet aber bei zunehmender Hypsodontie eine Vereinfachung bei den evoluierten Formen statt (THENIUS, 1989).

Da der Aufbau der Mikrostrukturen auf beiden Seiten des Zahns gleich ist wird im folgenden – sofern nicht anders angegeben - keine Unterscheidung in Luv- und Lee-Seite vorgenommen.

13.2.1 Isotemnidae AMEGHINO, 1897

(oberes Paläozän bis oberes Oligozän)

Die Bezahnung ist vollständig (3.1.4.3/3.1.4.3) und geschlossen, mit gelegentlichen Ausnahmen von geringen Zwischenräumen um die Canini (Abb. 23). Die Incisiven sind spatel- oder lobenförmig und nehmen vom ersten zum dritten Incisiv an Größe zu. Der I3 und p1 werden bisweilen caniniform, bleiben jedoch kleiner als der Caninus (SIMPSON, 1967). Der Eckzahn ist üblicherweise vergrößert. Die Backenzähne sind brachyodont und normalerweise etwas niedriger als bei den Homalodotheriidae. Die oberen Prämolaren sind dreieckig, der innere Lobus zeigt keine Aufspaltung. Bei den M1-2 sind Protocon und Hypocon mehr oder weniger miteinander verwachsen (SIMPSON, 1967). Das elementare Muster der oberen Molaren besteht aus einem Ectoloph, der vollständig mit dem schräg verlaufenden Protoloph und dem etwas kürzeren, schräger verlaufenden Metaloph verbunden ist (Abb. 23). Es sind kleine, zusätzliche Elemente wie ein Crochet und Cristae vorhanden, wobei die Zahl der Cristae sehr variabel ist (THENIUS, 1989). Es sind mesial, buccal und meist auch lingual gut entwickelte Cinguli vorhanden. Die unteren p2-4 werden zunehmend molariform, jedoch ist das Talonid kurz und das Entoconid klein und von dem Posterolophid abgetrennt (SIMPSON, 1967). Die unteren Molaren bestehen aus einem kurzen Trigonid, woran sich das lang gezogene Talonid aus Posterolophid und Entolophid anschließt.

13.2.1.1.1 Isotemnus sp. AMEGHINO, 1897

(oberes Paläozän bis unteres Eozän)

(Abb. 30; Taf. 6, Fig. 5-7)

untersuchtes Material: M sup., Fm.: Casamayoran, Loc.: Aguada de Batistín, Chubut, Argentinien, MLP: 59-II-24-72, KOE 3766; m inf., Fm.: Casamayoran, Loc.: Cerro Guacho, Chubut, Argentinien, MLP: 59-II-24-599, KOE 3767.

obere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv: ca. 590µm, Lee: ca. 605µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 7
Inklination der HSB:	ca. 30°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	schwache Längsriefen, ansonsten glatt

Die Luv-Seite zeigt im tangentialen Schliff deutliche HSB, im Longitudinal- als auch im Transversalschnitt sind diese lediglich stellenweise als Andeutung unter dem Auflichtmikroskop erkennbar. Die Lee-Seite zeigt wesentlich deutlichere HSB im Longitudinalschnitt, weshalb diese Werte ebenfalls für die Luv-Seite angenommen werden.

Der Schmelz besteht vollständig aus HSB, die jedoch insbesondere an der Luv-Seite in sehr schwachem Winkel zueinander stehen. An der EDJ sind die Prismen mit ca. 50° steil inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM verläuft spitzwinklig-anastomosierend in einem Winkel von ca. 65° zu den Prismen. Zur Außenkante hin ändert sich die Inklination geringfügig, bei den Prismen beträgt der Winkel ca. 40°, die IPM ist zu den Prismen mit ca. 40° inkliniert.

untere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 600µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 6
Inklination der HSB:	ca. 30°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis sechseckig, teilweise an einer Seite offen
Schmelzoberfläche:	glatt, teilweise leichte Längsrundeln ausgebildet

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus RE (ca. 10%), HSB (ca. 55%) und einer äußeren aus RE (ca. 35%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 35° inkliniert, sie sind teilweise in radialen Reihen angeordnet. Die Faserrichtung der IPM

verläuft in einem Winkel von ca. 65° zu den Prismen. Die HSB sind nur schwach ausgebildet stehen etwa ab der Schmelzmitte in sehr geringem Winkel zueinander, der Übergang zum äußeren RE ist diffus. Die Prismen sind in der äußeren Zone mit ca. 20° geringer inkliniert als in der inneren, die IPM verläuft spitzwinklig-anastomosierend zu den Prismen.

13.2.1.1.2 *Pleurostylodon* sp. AMEGHINO, 1897

(unteres Eozän)

(Abb. 23; 30; Taf. 6, Fig. 8; Taf. 7, Fig. 1-5)

untersuchtes Material: M sup., Fm.: Colhuehuapian, Loc.: Barranca Sur, Lake Colhue-Huapi, Chubut, Argentinien, KOE 2908; Fm.: Casamayoran, Loc.: Cerro Guacho, Chubut, Argentinien, MLP: 59-II-24-188, KOE 3771; MLP: 59-II-24-447, KOE 3773; m inf., Fm.: Casamayoran, Loc.: Valle Hermoso, Chubut, Argentinien, KOE 2894; Fm.: oberes Casamayoran, Loc.: Cerro Conhué, Chubut, Argentinien, MLP: 59-II-28-132, KOE 3772.

obere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 520µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB (soweit vorhanden):	ca. 9
Inklination der HSB (soweit vorhanden):	ca. 25°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	glatt bis schwache Längsriefung

Die Ausbildung der Mikrostrukturen von *Pleurostylodon* sp. ist nicht einheitlich. Von drei untersuchten oberen Molaren zeigt KOE 2908 ausschließlich RE, bei KOE 3771 und KOE 3773 sind HSB im Bereich des Cingulums ausgebildet, nach apikal treten diese jedoch wesentlich schwächer hervor und gehen in RE über. Die Stücke werden hier jeweils separat beschrieben.

KOE 2908

Der Schmelz ist vollständig aus RE aufgebaut, anhand der Ausrichtung von Prismen und IPM sind dennoch zwei Zonen erkennbar. In der inneren Zone (ca. 25%) sind die Prismen mit ca. 55° inkliniert, die Faserrichtung der IPM verläuft in einem Winkel von ca. 85° zu den

Prismen. Nach außen hin beschreiben die Prismen einen konvexen Bogen und treffen mit sehr flachem Winkel von ca. 10° auf die Außenseite des Schmelzes. Cervical sind bei diesem Zahn sehr deutliche Retziuslinien ausgebildet.

KOE 3771

Von cervical bis zum Cingulum ist der Schmelz aus zwei Zonen aufgebaut, einer inneren aus RE (ca. 20%) und einer äußeren Zone aus HSB (ca. 80%). Die basalen ca. 20% des Schmelzbandes können auch aus RE aufgebaut sein. Die Prismen der inneren Zone sind in einem Winkel von ca. 50° steil inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM verläuft in einem Winkel von ca. 60° zu den Prismen. Es besteht die Tendenz zum mRE, da die Prismen im Transversalschnitt teilweise in radialen Reihen angeordnet sind. Allerdings erreicht die IPM nicht die Dicke der Prismen. Die HSB beschreiben einen leicht konvexen Bogen, so dass sie zur Außenkante hin mit ca. 10° schwächer inkliniert sind. Vereinzelt sind Prismenübertritte zwischen den HSB zu beobachten.

Der Bereich vom Cingulum nach apikal ist überwiegend durch RE gekennzeichnet, HSB sind – soweit vorhanden – nur äußerst schwach unter dem Auflichtmikroskop erkennbar, wobei die Übergänge der einzelnen Bänder breit und sehr undeutlich ausgebildet sind. Die Prismen des RE sind an der EDJ mit ca. 35° inkliniert, die Faserrichtung der IPM verläuft in einem Winkel von ca. 60° zu den Prismen. Die Prismen steigen in einem leicht konvexen Bogen zur Außenkante hin an und treffen mit einem Winkel von ca. $15-20^\circ$ auf diese. Die IPM ist nicht mehr so deutlich sichtbar wie im Bereich der EDJ und mit ca. 30° wesentlich schwächer zu den Prismen inkliniert.

Die interne Einfältelung von Protoloph und Metaloph zeigt entsprechend der apikalen Beschreibung unter Auflicht schwache HSB.

KOE 3773

Der Aufbau des Schmelzes entspricht dem von KOE 3771, jedoch besteht der Schmelz der internen Einfältelung von Protoloph und Metaloph ausschließlich aus RE. Zur jeweiligen Schmelzaußenkante hin verläuft die IPM begleitend-umhüllend zu den Prismen.

Die buccale Seite des Zahns ist weggebrochen und kann daher nicht untersucht werden.

Der Schmelz dieses Zahns zeigt sehr deutliche Hypoplasien, besonders in der internen Einfältelung.

untere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv: ca. 515µm, Lee: ca. 505-545µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB (soweit vorhanden):	ca. 9-10
Inklination der HSB (soweit vorhanden):	ca. 25°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	lingual überwiegend glatt, buccal schwache bis starke Längsriefung

Der Schmelz besteht aus zwei Zonen, einer inneren aus mRE (ca. 20%) und einer äußeren aus HSB (ca. 80%). Die Prismen der inneren Zone sind mit ca. 50° inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM verläuft in einem Winkel von 70-80° dazu. Die HSB stehen in sehr schwachem Winkel zueinander, so dass sie hauptsächlich unter dem Auflichtmikroskop zu beobachten sind. Sie steigen in konvexem Winkel zur Außenkante hin an. Im äußeren Bereich des Schmelzbandes ist die IPM nur noch schwer zu erkennen und verläuft begleitend-umhüllend zu den Prismen.

Bei KOE 3772 ist der äußere Bereich des Schmelzes stark diagenetisch verändert.

13.2.1.1.3 *Periphragis* sp. ROTH, 1899

(mittleres Eozän)

(Abb. 31; Taf. 7, Fig. 6; Taf. 8, Fig. 1)

untersuchtes Material: M sup., Fm.: Casamayoran, Loc.: Aguada de Batistín, Chubut, Argentinien, MLP 59-II-24-1, KOE 3765; m inf., Fm.: Casamayoran, Loc.: Aguada de Batistín, Chubut, Argentinien, MLP 59-II-24-2, KOE 3764.

obere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 815µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 8
Inklination der HSB:	ca. 20-25°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	Längsriefen, auf der Lingualseite deutlicher ausgeprägt als buccal

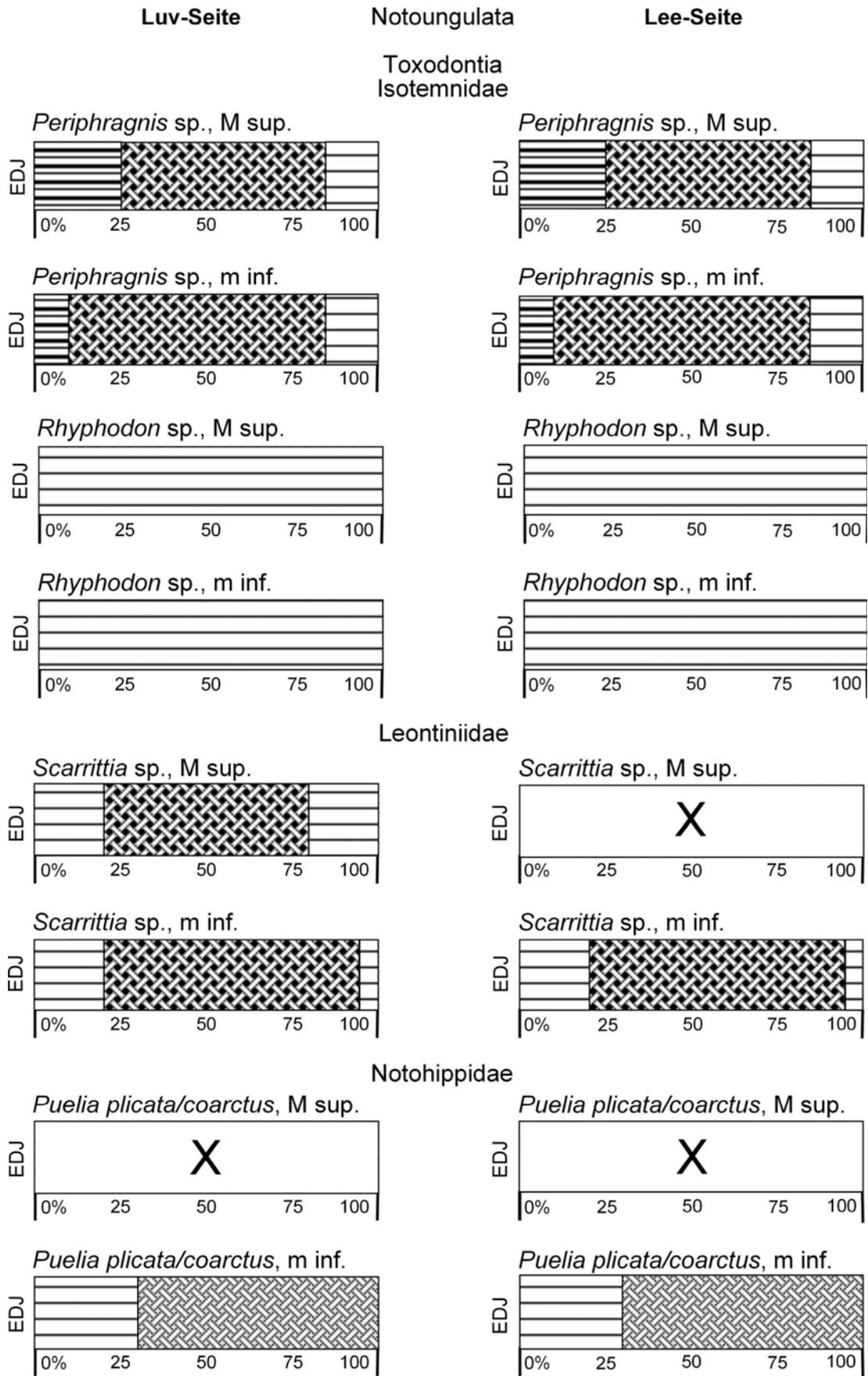


Abb. 31: Schmelzdiagramme der Notoungulata: Toxodontia: Isotemnidae (Fortsetzung), Leontiniidae, Notohippidae. Erläuterung der Symbole siehe Abb. 16 (S. 36).

Der Schmelz besteht aus drei Zonen, einer inneren aus RE mit Tendenz zum mRE (ca. 25%), HSB (ca. 60%) und einer äußeren Zone aus RE (ca. 15%). Die Prismen der inneren Zone sind mit ca. 50° inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM verläuft in einem Winkel von ca. 60-65° zu den Prismen. Im Transversalschnitt stehen die Prismen in radialen Reihen, die IPM umschließt die Prismen nur selten. Jedoch erreicht die Dicke der IPM nicht annähernd die Dicke der Prismen, weshalb dies lediglich die Tendenz zum mRE besteht. Die HSB beschreiben einen leicht konvexen Bogen zur Außenkante hin. Sie stehen in sehr schwachem Winkel zueinander, so dass sie unter dem Auflichtmikroskop wesentlich stärker hervortreten als unter dem REM. In der äußeren Zone sind die Prismen mit ca. 15-20° deutlich geringer inkliniert, auch der Winkel der IPM ist mit ca. 30° zu den Prismen wesentlich schwächer.

untere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 880µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 10
Inklination der HSB:	ca. 35°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	leichte longitudinale Runzelung, im Bereich des Cingulums stark gerunzelt, buccal ausgeprägte Perikymata

Der Schmelz besteht aus drei Zonen, einer inneren aus RE mit Tendenz zum mRE (ca. 10%), HSB (ca. 75%) und einer äußeren Zone aus RE (ca. 15%). Die Prismen in der inneren Zone sind mit ca. 45° inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM verläuft in einem Winkel von ca. 60° zu den Prismen. Es besteht die Tendenz zum mRE, da im Transversalschnitt die Prismen in radialen Reihen angeordnet sind, jedoch erreicht die IPM nicht die Dicke der Prismen. Die HSB flachen nach außen hin ab und verringern ihre Inklination auf ca. 20°. Im inneren Bereich der HSB sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. In der äußeren Zone sind die Prismen mit ca. 20° geringer inkliniert als in der inneren Zone, die IPM verläuft mit ca. 35° spitzwinklig zu den Prismen.

13.2.1.1.4 *Rhyphodon* sp. ROTH, 1899

(mittleres Eozän)

(Abb. 31; Taf. 8, Fig. 2-6)

untersuchtes Material: M sup., Fm.: Mustersan, Loc.: vermutlich C. Humo, Chubut, Argentinien, MLP 52-XI-4-8, KOE 3768; m inf., Fm.: Mustersan, Loc.: vermutlich C. Humo, Chubut, Argentinien, MLP 52-XI-4-8, KOE 3769 – 3770.

obere und untere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 775µm
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	glatt

Der Schmelz besteht ausschließlich aus RE. An der EDJ sind die Prismen mit ca. 60° steil inkliniert, die Faserrichtung der IPM verläuft in einem Winkel von ca. 65° zu den Prismen und anastomosiert häufig. Etwa ab der Schmelzmitte flachen die Prismen zur Außenkante hin deutlich ab und beschreiben damit einen konvexen Bogen. Sie treffen annähernd senkrecht (Inklination ca. 0°) auf die Außenfläche. Die IPM verläuft begleitend-umhüllend.

Im unteren Molar KOE 3770 sind auf der Lee-Seite sehr schwache HSB vorhanden. Diese beginnen etwa ab der Schmelzmitte und verlaufen bis zur Schmelzkante. Sie sind jedoch so gering gegeneinander inkliniert, dass sie lediglich unter Aufsicht zu erkennen sind und daher keine Angaben über Anzahl der beteiligten Prismen möglich sind.

In dem unteren Molar KOE 3770 treten etwa ab der Schmelzbandmitte bis zum äußeren Drittel deutliche Hypoplasien auf.

13.2.2 Leontiniidae AMEGHINO 1895

(mittleres Eozän bis mittleres Miozän)

Bei den Leontiniidae ist die Zahnformel vollständig (3.1.4.3/3.1.4.3) und die Zahnreihe praktisch geschlossen (THENIUS, 1989). Die oberen Incisiven, der Caninus und der P1 sind klein, mit Ausnahme des stark vergrößerten und caniniformen I2. Die P2-4 sind groß und molariform, das Ectoloph ist mit dem Protoloph und dem Metaloph verbunden. Sie besitzen mesial, lingual und buccal ein typisches Cingulum. Die oberen Molaren sind im Querschnitt länger als breit und nehmen nach hinten an Größe zu (THENIUS, 1989). Das linguale und buccale Cingulum fehlen fast völlig. Wie in der oberen Bezahnung sind auch die unteren Incisiven, der Caninus sowie der p1 kleine Zähne, lediglich der i3 ist stark vergrößert und

caniniform. Die p2-4 nehmen nach distal an Länge zu, p3-4 sind molariform. Die unteren Molaren sind langgestreckt, das Protolophid bleibt auch bei stärkerer Abkautung eigenständig. Das Entolophid hingegen verschmilzt bereits früh mit dem Posterolophid (THENIUS, 1989).

13.2.2.1.1 *Scarrittia canquelensis* SIMPSON 1934

(oberes Oligozän)

(Abb. 31; Taf. 8, Fig. 7; Taf. 9, Fig. 1-4)

untersuchtes Material: M sup., m inf., Fm.: Deseadan, Loc.: Scaritta Pocket, Chubut, Argentinien, KOE 2911.

obere Molaren: (nur buccal erhalten)	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 870µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 10
Inklination der HSB:	ca. 30°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	glatt bis schwach longitudinal gerunzelt

Der Schmelz ist aus drei Zonen auf gebaut, einer inneren Zone aus RE (ca. 20%), HSB (ca. 60%) und einer äußeren Zone RE (ca. 20%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 45° inkliniert, die Faserrichtung der IPM verläuft rechtwinklig zu den Prismen. Die Dicke der HSB schwankt stark, so dass sie im Longitudinalschnitt eine gewisse Unregelmäßigkeit aufweisen. Zwischen den einzelnen Bändern liegen breite Übergangszonen. Die HSB beschreiben einen konvexen Bogen und sind nach außen hin mit ca. 15° schwächer inkliniert. In der äußeren Zone sind die Prismen mit ca. 25° ebenfalls schwächer inkliniert als in der inneren Zone, IPM verläuft mit ca. 30° spitzwinklig zu den Prismen.

untere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 860µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 12
Inklination der HSB:	ca. 10-20°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	buccal leichte longitudinale Rippen, lingual glatt

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus RE (ca. 20%), HSB (ca. 75%) und einer äußeren aus RE (ca. 5%). Auffällig ist dabei die EDJ: Die Grenze ist zum Dentin hin „blumenkohlartig“ strukturiert, d.h. im Transversalschnitt reicht der Schmelz in unregelmäßigen Kreissegmenten in das Dentin hinein. Im Longitudinalschnitt ist diese Struktur nur schwach ausgeprägt. Da die Bildung im Transversalschnitt deutlich dominiert handelt es sich vermutlich um longitudinal verlaufende, unregelmäßige Riefen. Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 45° inkliniert, die Faserrichtung der IPM verläuft mit ca. 85° annähernd rechtwinklig zu den Prismen. Die Dicke der HSB schwankt stark, sie weisen im Longitudinalschnitt eine gewisse Unregelmäßigkeit auf und sind nur sehr schwach inkliniert. Zwischen den einzelnen Bändern liegen breite Übergangszonen. Im äußeren Drittel ist der Winkel der Bänder untereinander sehr gering, so dass sie hauptsächlich unter Auflicht als HSB erkannt werden. In der äußeren Zone verlaufen die Prismen mit einem Winkel von ca. 15-30° flach zur Außenkante. Die IPM ist sehr dünn und kaum noch erkennbar; sie verläuft begleitend-umhüllend.

Die HSB zeigen eine auffällige Modifizierung von ihrer sonst transversalen Ausrichtung. Buccal biegen sie jeweils an den Kanten des Anterolophids nach cervical um. Im Transversalschnitt stehen die Bänder daher steil auf der Occlusalfläche. Am Posterolophid konnte diese Differenzierung nicht gefunden werden.

13.2.3 Notohippidae AMEGHINO 1894

(mittleres Eozän bis mittleres, evtl. bis oberes Miozän)

Im Gegensatz zu den Leontiniidae sind die Zähne der Notohippidae bereits wesentlich spezialisierter, obwohl das Gebiss ebenfalls vollständig (3.1.4.3/3.1.4.3) und die Zahnreihe geschlossen ist. Die Zähne werden früh hypsodont und vollends lophodont, die letzten Formen besitzen Zement an den Molaren (SIMPSON, 1967). Die Incisiven sind verschiedenartig vergrößert und in breitem, leicht abgeflachten Bogen angeordnet. Die Canini sind klein und incisiform, auch der obere und untere erste Prämolare ist klein. Die oberen Prämolaren sind primitiv, besitzen ein Metaloph, aber kein Protoloph, oder das Protoloph ist tief eingeschnitten (SIMPSON, 1967). Die oberen und unteren dritte und vierte Prämolaren sind in späteren Formen fast vollständig molariform. Die oberen Molaren (und molariformen Prämolaren) zeigen das typische toxodonte Muster mit Ecto-, Proto- und Metaloph, stets zwei Cristae und ein Hypoloph (THENIUS, 1989) (Abb. 24). Die unteren Molaren sind verlängert,

dabei ist das Trigonid kurz und ohne Fossettiden, das Talonid langgestreckt und kann ein bis drei Fossettiden entwickeln, die jedoch bei stärkerer Abkautung verschwinden (THENIUS, 1989). Das Entolophid verschmilzt früh mit dem Posterolophid (LOOMIS, 1914).

13.2.3.1 Rhynchippinae LOOMIS 1914

(unteres Eozän bis oberes Oligozän)

13.2.3.1.1 *Puelia plicata* ROTH 1902, *Puelia coarctatus* AMEGHINO 1901

(mittleres Eozän)

(Abb. 31; Taf. 9, Fig. 5)

untersuchtes Material: *Puelia coarctatus*: m1, Fm.: Mustersan, Loc.: Cerro del Humo, Chubut, Argentinien, KOE 2868; *Puelia plicata*: m1, Fm.: Mustersan, Loc.: Cerro del Humo, Chubut, Argentinien, KOE 2869.

untere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 465µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	nicht feststellbar
Inklination der HSB:	ca. 30°
Prismenquerschnitt:	überwiegend oval bis rundlich
Schmelzoberfläche:	glatt, buccal sind Perikymata etwas deutlicher als lingual

Der Schmelz ist aus zwei Zonen aufgebaut, einer inneren aus RE (ca. 30%) und einer äußeren aus HSB (ca. 70%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 55-60° steil inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM verläuft mit ca. 75° spitzwinklig zu den Prismen. Die Ausbildung von HSB in der äußeren Zone ist nur äußerst schwach unter Auflicht erkennbar. Daher ist es hier nicht möglich Angaben bzgl. ihrer Anzahl der Schmelzprismen zu machen. Die Inklination der HSB ist aus der Inklination der Prismen abgeleitet. Diese verlaufen in einem konvexen Bogen nach außen und treffen mit nur noch ca. 10° auf die Außenkante. Die IPM verläuft mit ca. 20° spitzwinklig-anastomosierend zu den Prismen.

13.2.3.2 *Notohippinae* AMEGHINO 1894

(oberes Oligozän bis unteres Miozän, evtl. unteres Oligozän bis oberes Miozän)

13.2.3.2.1 *Colpodon* sp. BURMEISTER 1885

(unteres Miozän)

(Abb. 32; Taf. 9, Fig. 6-7)

untersuchtes Material: M sup., Fm.: Colhuehuapian, Loc.: La Curandera, Chubut, Argentinien, KOE 2912.

obere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 880µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 14
Inklination der HSB:	ca. 20°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	glatt

Der Schmelz ist aus drei Schichten aufgebaut, einer inneren aus RE (ca. 15%), HSB (ca. 70%) und einer äußeren Schicht RE (ca. 15%). Die Prismen sind in der inneren Schicht mit ca. 50° inkliniert, die Faserrichtung der IPM verläuft mit ca. 80° annähernd senkrecht zu den Prismen. Die HSB erscheinen im Longitudinalschnitt unregelmäßig, da ihre Dicke leicht schwankt und sie breite Übergangszonen besitzen. Sie sind nur mit ca. 20° inkliniert, nach außen hin flachen sie bis auf ca. 5° ab. In der äußeren Schicht besitzen die Prismen eine Inklination von ca. 25°, die IPM ist im Longitudinal- als auch im Transversalschnitt kaum noch erkennbar und verläuft mit ca. 30° spitzwinklig zu den Prismen.

Die HSB verlaufen allgemein transversal, jedoch biegen sie im mesialen Bereich des Parastyls nach leicht nach cervical um.

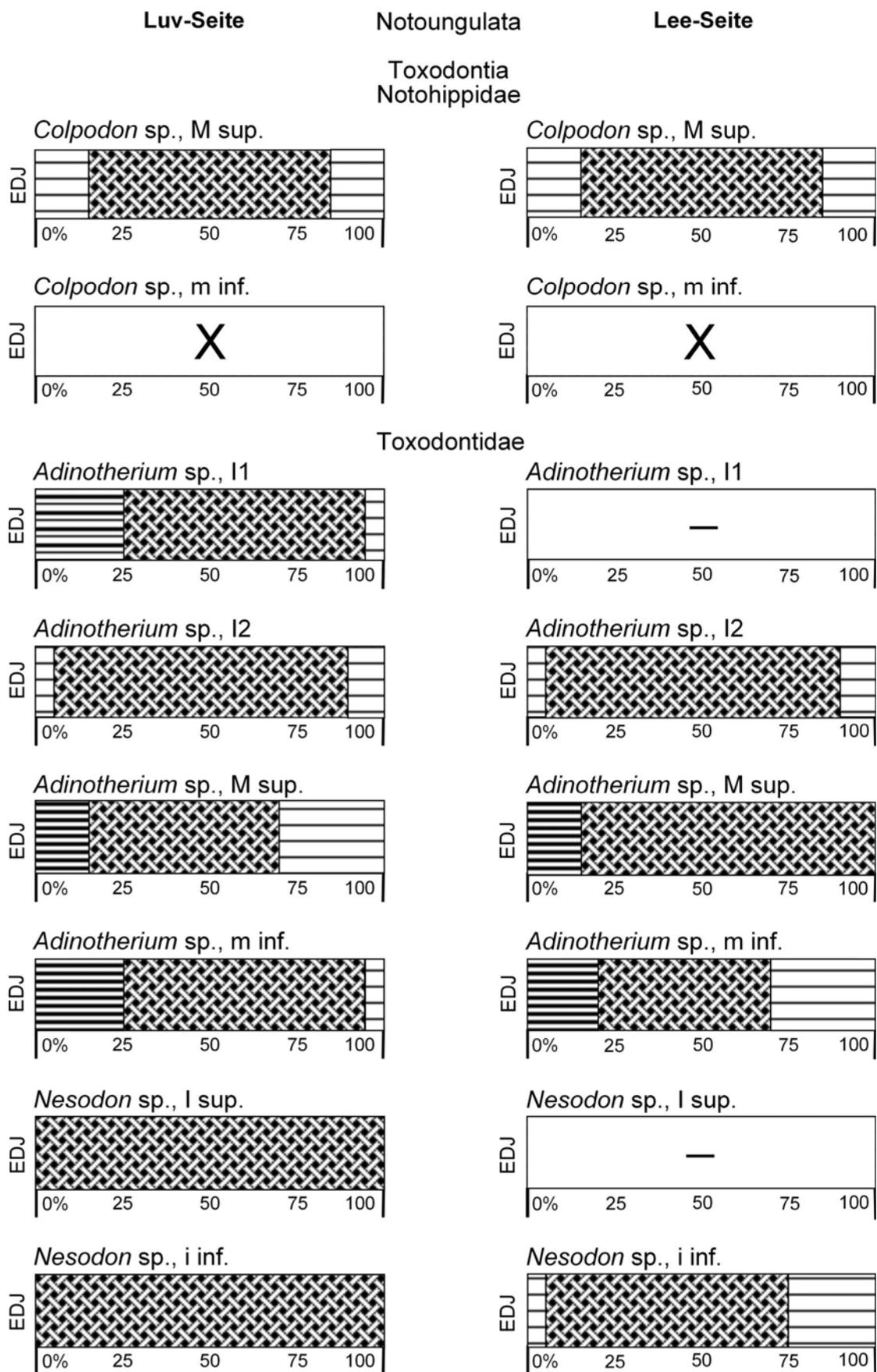


Abb. 32: Schmelzdiagramme der Notoungulata: Toxodontia: Notohippidae (Fortsetzung), Toxodontidae. Erläuterung der Symbole siehe Abb. 16 (S. 36).

13.2.4 Toxodontidae OWEN, 1845

(oberes Oligozän bis oberes Pleistozän, evtl. seit oberem Eozän)

Zum besseren Überblick wird hier erneut die Systematik der Toxodontidae wiedergegeben.

Nesodontinae

Proadinotherium
Posnanskytherium
Palyeidodon
Adinotherium
Nesodon

Toxodontinae

Minitoxodon
Stereotoxodon
Stenotephanos
Hyperoxotodon
Nesodonopsis
Pericotoxodon
Andinotoxodon
Eutomodus
Neotoxodon
Gyrinodon
Mesenodon
Pisanodon
Neoadinotherium

Hemixotodon
Dinotoxodon
Plesiotoxodon
Chapalmalodon
Toxodon
Nonotherium
Ceratoxodon
Haplodontheriinae
Paratrigodon
Prototrigodon
Pachynodon
Haplodontherium
Abothrodon
Toxodontherium
Mesotoxodon
Ocnerotherium
Trigodon
Trigodonops
Mixotoxodon

Die Bezahnung ist vollständig (3.1.4.3/3.1.4.3) und bis auf kleine Lücken vor und hinter dem I3 geschlossen (THENIUS, 1989) (Abb. 25-26). Die Incisiven sind vergrößert, die Krone des I1 und der i1-2 sind spatulat ausgebildet. Der I2 sowie i3 ist im Querschnitt dreieckig und erinnert durch die divergierende Stellung an den c inf. von *Sus* sp. (SCOTT, 1912). Die Molaren sind hypsodont bis euhypsodont, der Schmelz ist durch vertikal verlaufende Dentinbänder meist mesial und distal unterbrochen. Die oberen Molaren sind aufgrund der Hypsodontie konkav nach lingual gebogen, ihr Querschnitt ist durch die schräge Anordnung der meisten Joche trapezförmig (THENIUS, 1989). Die unteren Prämolaren nehmen nach hinten an Größe zu und entsprechen im wesentlichen dem Bau der Molaren (Abb. 25-26). Letztere sind lang und schmal, Trigonid und Talonid werden durch einen Sulcus externus voneinander getrennt.

13.2.4.1 Nesodontinae MURRAY, 1866

(oberes Oligozän bis unteres Pliozän)

13.2.4.1.1 *Adinotherium* sp. AMEGHINO, 1887

(unteres bis mittleres Miozän)

(Abb. 32; Taf. 9, Fig. 8; Taf. 10, Fig. 1-8; Taf. 11, Fig. 1-3)

untersuchtes Material: I1, Fm.: Santacrucean, Loc.: Mt. León, Sta. Cruz, Argentinien, MLP: 55-XII-13-170, KOE 3709; I2, Fm.: Santacrucean, Argentinien, MLP 55-XII-13-95, KOE 3834; M1, Fm.: Santacrucean, Loc.: Mt. León, Sta. Cruz, Argentinien, MLP: 55-XII-13-170, KOE 3731; m inf., Fm.: Santacrucean, Loc.: Mt. León, Sta. Cruz, Argentinien, MLP: 55-XII-13-170, KOE 3729.

obere Incisiven, I1:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 610µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 9
Inklination der HSB:	ca. 30°
Prismenquerschnitt:	unregelmäßig rundlich bis oval, teilweise eckig
Schmelzoberfläche:	glatt, buccal leichte Perikymata vorhanden

Der Zahn ist nur buccal von Schmelz bedeckt.

Der Schmelz besteht aus drei Zonen, einer inneren aus RE mit Tendenz zum mRE (ca. 25%), HSB (ca. 70%) sowie einer äußeren Zone aus RE (ca. 5%). In der inneren Zone sind die Prismen mit ca. 45° inkliniert, die Faserrichtung der plattig ausgebildeten IPM verläuft in einem Winkel von ca. 75° zu den Prismen. Im Transversalschnitt ist die IPM deutlich verdickt, jedoch erreicht sie nicht die Dicke der Prismen und anastomosiert häufig zwischen ihnen, so dass es sich nicht um mRE handelt. Weiterhin behält die IPM diese Dicke durch die komplette Schmelzbandbreite bei. Die HSB verlaufen gerade bis schwach konvex zur Außenkante hin, zwischen ihnen liegen breite Übergangszonen. In der dünnen äußeren Zone RE sind die Prismen mit ca. 0° inkliniert, die IPM verläuft begleitend-umhüllend obwohl sie relativ dick ausgebildet ist und sich gut von den Prismen unterscheiden lässt.

obere Incisiven, I2:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 725µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 7
Inklination der HSB:	ca. 30°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	glatt

Der Zahn ist im Querschnitt dreieckig, nur die nach mesial und buccal gerichteten Kanten sind von Schmelz bedeckt, die distale Seite besteht aus Dentin.

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus RE (ca. 5%), HSB (ca. 85%) und einer äußeren Zone aus RE (ca. 10%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 50° inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM verläuft in einem Winkel von ca. 65° zu den Prismen. Die HSB verlaufen gerade, zwischen ihnen liegen breite Übergangszonen. In der äußeren Zone sind die Prismen mit ca. 35° inkliniert, die IPM ist noch immer plattig ausgebildet verläuft mit ca. 50° spitzwinklig zu den Prismen.

Im Transversalschnitt stehen die HSB relativ steil auf der Occlusalfläche. Durch den Tangentialschnitt wird deutlich, dass die Bänder überwiegend transversal zur Zahnachse orientiert sind, dennoch sind sie leicht nach cervical gerichtet.

obere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv ca. 610µm, Lee ca. 715µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 6
Inklination der HSB:	ca. 30°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	glatt

Obere Prämolaren und Molaren sind nur auf der mesialen und buccalen Seite von Schmelz bedeckt. Dabei endet das Schmelzband des Parastyls am Übergang von mesial nach buccal.

Luv-Seite

Der Schmelz besteht aus drei Schichten, einer inneren aus mRE (ca. 15%), HSB (ca. 55%) und einer äußeren Schicht RE (ca. 30%). Die Prismen sind in der inneren Schicht mit ca. 50°

inkliniert, einige steigen leicht konkav von der EDJ an. Die Faserrichtung der dicken, plattigen IPM verläuft im rechten Winkel zu den Prismen. Die HSB verlaufen gerade, zwischen ihnen liegen breite Übergangszonen. In der äußeren Schicht besitzen die Prismen eine Inklination von ca. 45°, die IPM verläuft mit ca. 60° spitzwinklig zu den Prismen.

Im Transversalschnitt unterscheidet sich der Schmelz am Parastyl von dem übrigen Schmelzband. Die HSB reichen an beiden Flanken des Parastyls bis zur Außenseite, so dass hier die äußere Schicht RE fehlt. Weiterhin biegen die HSB beidseitig des Parastyls nach cervical um. Direkt auf dem Grat des Parastyls beschreiben die HSB einen kleinen Bogen nach apikal. Daran angrenzend verlaufen sie sowohl nach mesial als auch nach distal in einem cervicalen Bogen. Mesial des Parastyls stehen die HSB durch das durch Abkauung entstandene Profil steil auf der Schneidekante. Auf dem annähernd flachen, distalen Bereich des Ectolophs verlaufen die HSB transversal, lediglich an der distalen Seite des Metastyls biegen die HSB am Ende des Schmelzbandes erneut leicht nach cervical um. Dies tritt im Tangentialschnitt bzw. durch Anätzen von außen deutlich hervor. Nach cervical sind im Zahn KOE 3835 deutliche Retziuslinien ausgebildet.

Lee-Seite

Der Schmelz besteht aus zwei Schichten, einer inneren aus mRE (ca. 15%) und einer äußeren aus HSB (ca. 85%). Die Prismen sind in der inneren Schicht mit ca. 55° inkliniert, die Faserrichtung der dicken, plattigen IPM verläuft rechtwinklig zu den Prismen. Die HSB sind im Longitudinalschnitt überwiegend gerade ausgerichtet, jedoch biegen sie in den äußeren ca. 10% des Schmelzbandes in die Horizontale um. Die Dicke der einzelnen Bänder schwankt stark, zwischen ihnen liegen breite Übergangszonen.

In dem Zahn KOE 3835 sind deutliche Retziuslinien ausgebildet.

Im Transversalschnitt stehen die Bänder des Protolophs relativ steil auf der Occlusalfläche. In diesem Bereich sind die HSB entgegen ihrer normalerweise transversalen Orientierung schwach diagonal ausgerichtet, so dass sie von lingual nach buccal in cervicale Richtung verlaufen.

Der Aufbau der Y-förmigen Fossette entspricht dem der Lee-Seite.

untere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv ca. 500µm, Lee ca. 750µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 6-8
Inklination der HSB:	ca. 35°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	glatt

Das Schmelzband der unteren Prämolaren und Molaren ist mesial am Paralophid sowie distolingual am Posterolophid unterbrochen.

Luv-Seite

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus mRE (ca. 25%), HSB (ca. 70%) und einer sehr dünnen äußeren Zone RE (ca. 5%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 65° inkliniert, die Faserrichtung der dicken, plattigen IPM verläuft in einem Winkel von ca. 80° zu den Prismen. Zwischen den HSB sind relativ breite Übergangszonen vorhanden. Vereinzelt ziehen Bänder bis zur Außenkante durch. In der äußeren Zone sind die Prismen mit ca. 30° geringer inkliniert, die IPM ist wesentlich dünner ausgebildet als in der inneren Zone, sie verläuft mit ca. 25° spitzwinklig zu den Prismen.

Lee-Seite

Der Schmelz ist wie die Luv-Seite aus drei Zonen aufgebaut, jedoch ist die äußere Zone hier sehr viel dicker ausgebildet als auf der Luv-Seite. Die innere Zone wird aus mRE (ca. 20%) aufgebaut, nach außen hin schließen sich HSB (ca. 50%) an, die äußerste Zone wird von RE (ca. 30%) gebildet. Die Prismen der inneren Zone sind mit ca. 65° inkliniert, die Faserrichtung der dicken, plattigen IPM verläuft in einem Winkel von ca. 80° zu den Prismen. Die HSB haben eine Inklination von ca. 35°, es sind deutlich Übergangszonen vorhanden. Im Longitudinalschnitt reichen die Bänder unterschiedlich weit nach außen in den RE hinein. Die Prismen der äußeren Zone sind mit ca. 25° geringer inkliniert als in der inneren Zone, die IPM ist nur noch schwach ausgebildet und verläuft in einem Winkel von ca. 25° begleitend-umhüllend.

Der Aufbau der Fossetten entspricht dem der Lee-Seite.

13.2.4.1.2 *Nesodon* sp. OWEN, 1846

(unteres bis mittleres Miozän)

(Abb. 25; 32-33; Taf. 11, Fig. 4-7; Taf. 12, Fig. 1-5)

untersuchtes Material: I1, Loc.: Ea. La Angelina, Canadon tortoros, Argentinien, KOE 3722; i2 oder 3, Loc.: Ea. La Angelina, Canadon tortoros, Argentinien, KOE 3726; M sup., Fm.: Santacrucean, Loc.: Sta. Cruz, Virjar, Argentinien, MLP: 68-VI-25-214, KOE 3854; m inf., Loc.: Ea. La Angelina, Argentinien, KOE 3719.

obere Incisiven:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 1040µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 10
Inklination der HSB:	ca. 30°
Prismenquerschnitt:	oval
Schmelzoberfläche:	glatt

Der Zahn ist nur buccal von Schmelz bedeckt.

Der Schmelz ist ausschließlich aus HSB aufgebaut, an der EDJ besteht lediglich eine Startzone mit parallelem Prismenverlauf, die ca. 20µm dick ist. Die Prismen haben an der EDJ eine Inklination von ca. 50°, die Faserrichtung der plattigen IPM verläuft im rechten Winkel dazu. Im ersten Drittel sind die HSB überwiegend mit 0° inkliniert, danach steigt die Inklination auf ca. 30°. In den äußeren ca. 25% stehen die HSB in schwächerem Winkel zueinander. Im Tangentialschnitt verlaufen die HSB transversal und spalten häufig auf.

untere Incisiven:	Luv-Seite
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 890µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 10
Inklination der HSB:	ca. 30°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	glatt

Der Schmelz ist ausschließlich aus HSB aufgebaut, an der EDJ ist lediglich eine ca. 20µm dicke Startzone ausgebildet. Die Prismen haben an der EDJ eine Inklination von ca. 55°, die

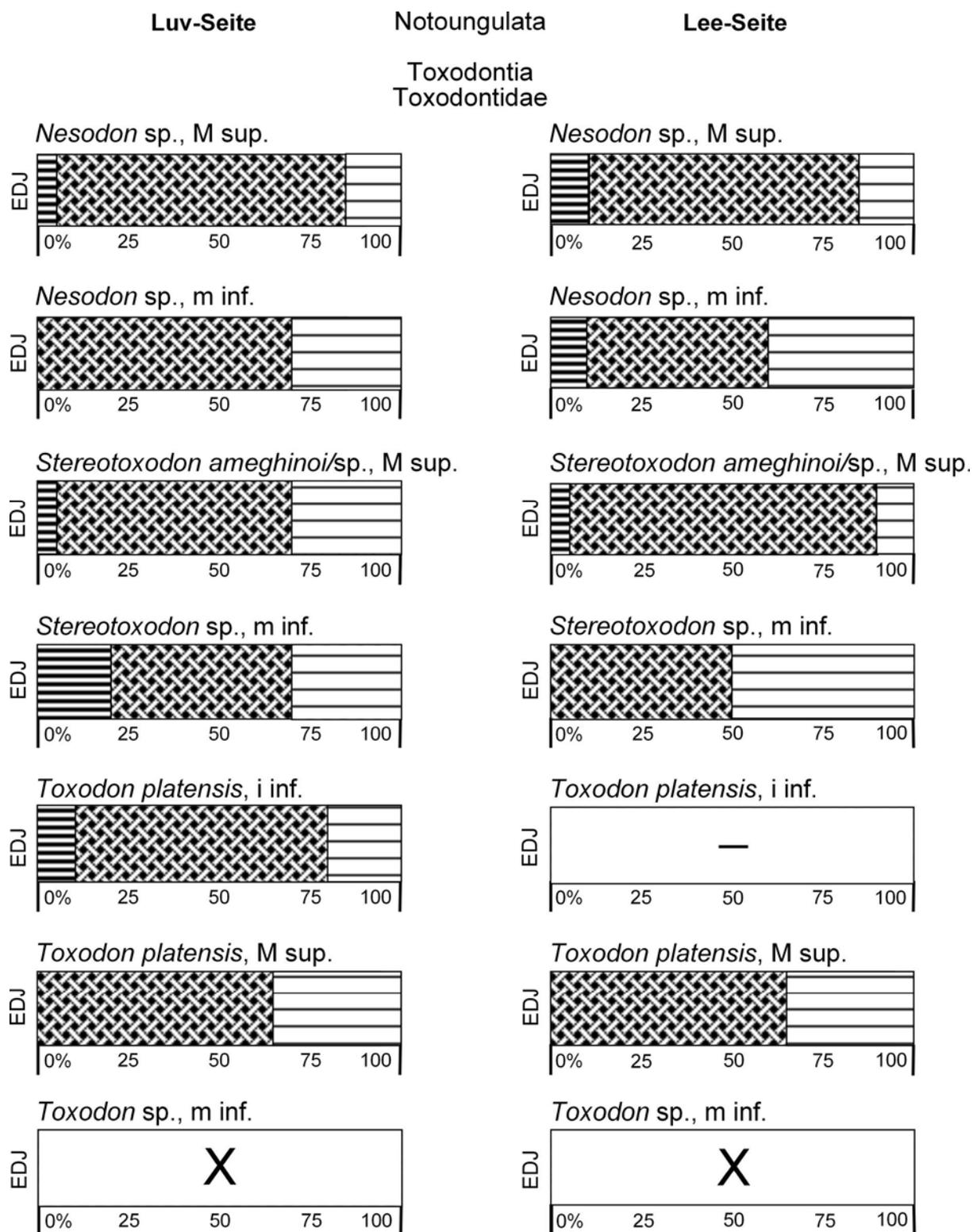


Abb. 33: Schmelzdiagramme der Notoungulata: Toxodontia: Toxodontidae (Fortsetzung).
Erläuterung der Symbole siehe Abb. 16 (S. 36).

Faserrichtung der plattigen IPM liegt etwa rechtwinklig zu den Prismen. Die HSB verlaufen annähernd gerade zur Außenkante, der Winkel der einzelnen Bänder zueinander verringert sich im äußeren Viertel des Schmelzbandes. Zwischen den HSB liegen breite Zwischenzonen.

untere Incisiven:	Lee-Seite
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 580µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 9
Inklination der HSB:	ca. 30°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	glatt

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus RE (ca. 5%), HSB (ca. 70%) und einer äußeren Zone RE (ca. 25%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 50° inkliniert, die Faserrichtung der IPM steht im rechten Winkel zu den Prismen. Die HSB steigen gerade zur Außenkante hin an, zwischen den Bändern liegen breite Zwischenzonen. In der äußeren Zone haben die Prismen eine Inklination von ca. 35°, die IPM verläuft mit ca. 35° spitzwinklig.

obere Molaren:	Luv-Seite
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 1315µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 10
Inklination der HSB:	ca. 35-45°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	glatt, jedoch deutlich Perikymata erkennbar

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus mRE (ca. 5%), HSB (ca. 80%) und einer äußeren Zone aus RE (ca. 15%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 40° inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM steht mit ca. 85° im annähernd rechten Winkel dazu. Die HSB variieren leicht in ihrer Dicke und biegen in einem schwach konvexen Bogen zur Außenkante. Nach außen hin stehen die Bänder in geringerem Winkel zueinander. In der äußeren Zone sind die Prismen mit ca. 25° inkliniert, die IPM verläuft spitzwinklig-anastomosierend.

Im Transversalschnitt ist am Ectoloph eine Richtungsänderung der HSB erkennbar. Die undulierenden, parallel zum Schmelzband verlaufenden HSB werden aus der bisherigen Orientierung ausgelenkt und stehen in einem Winkel von ca. 45° zur EDJ. Das Erscheinungsbild ähnelt stark einem Longitudinalschnitt mit ansteigenden HSB. Entsprechend der occlusalen Morphologie des Molars, die hier durch die Abkautung eine Spitze bildet, stehen die HSB steil auf der Schneidekante. Im Tangentialschnitt biegen die Bänder in diesem Bereich leicht nach apikal, fallen aber zum mesialen Ende des Parastyls wieder in die ursprünglich transversale Orientierung ab. Die Umbiegung erstreckt sich über eine Länge von ca. 450µm.

obere Molaren:	Lee-Seite
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 1435µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 10
Inklination der HSB:	ca. 20-30°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	glatt

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus mRE (ca. 10%), HSB (ca. 75%) und einer äußeren aus RE (ca. 15%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 35-40° inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM verläuft rechtwinklig zu den Prismen. Die HSB variieren stark in der Anzahl ihrer Prismen, zwischen den Bändern liegen breite Zwischenzonen. Die HSB beschreiben einen leicht konvexen Bogen und flachen zur Außenkante hin ab. Die Prismen der äußeren Zone sind mit ca. 15° inkliniert. Die IPM ist stark ausgedünnt und kaum noch erkennbar, so dass sie vermutlich begleitend-umhüllend verläuft.

Im Transversalschnitt stehen die Bänder des Protoloph relativ steil auf der Occlusalfläche. In diesem Bereich sind die HSB entgegen ihrer normalerweise transversalen Orientierung schwach diagonal ausgerichtet, so dass sie von lingual nach buccal in cervicale Richtung verlaufen.

untere Molaren:	Luv-Seite
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 470µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 9

Inklination der HSB:	ca. 45°
Prismenquerschnitt:	oval
Schmelzoberfläche:	glatt, jedoch deutliche Perikymata vorhanden

Der Schmelz ist aus zwei Zonen aufgebaut, einer inneren aus HSB (ca. 70%) und einer äußeren aus RE (ca. 30%). Die HSB steigen im Longitudinalschnitt gerade zur Außenkante hin an, wobei breite Zwischenzonen zwischen den einzelnen Bändern liegen. Die Prismen sind im RE mit ca. 45° inkliniert, die Faserrichtung der IPM verläuft mit ca. 40-45° spitzwinklig zu den Prismen.

untere Molaren:	Lee-Seite
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 1010µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 9
Inklination der HSB:	ca. 35-40°
Prismenquerschnitt:	oval
Schmelzoberfläche:	glatt, jedoch deutliche Perikymata vorhanden

Der Schmelz besteht aus drei Zonen, einer inneren aus mRE (ca. 10%), HSB (ca. 50%) und einer äußeren Zone RE (ca. 40%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 45° inkliniert, die Faserrichtung der IPM verläuft im rechten Winkel dazu. Die HSB variieren leicht in ihrer Dicke und Länge, zwischen ihnen liegen Zwischenzonen. Die Bänder steigen gerade zur Außenkante hin an, nach außen verringern die Bänder ihren Winkel zueinander. Die Prismen sind leicht konvex gebogen und treffen mit einer Inklination von ca. 20° auf die Außenseite. Die IPM ist nur noch schwer zu erkennen, sie verläuft parallel zu den Prismen.

In diesem Zahn sind deutliche Retziuslinien ausgebildet.

13.2.4.2 Toxodontinae OWEN, 1845

(unteres Miozän bis oberes Pleistozän)

13.2.4.2.1 Stereotoxodon ameghinoi AMEGHINO, 1904, *Stereotoxodon* sp. AMEGHINO, 1904

(mittleres Miozän)

(Abb. 33-34; Taf. 12, Fig. 6-7; Taf. 13, Fig. 1-2)

untersuchtes Material: *Stereotoxodon ameghinoi*: M1, Fm.: Friasian, Loc.: Laguna Blanca, Argentinien, MLP 50-XII-6-13, KOE 3700; *Stereotoxodon* sp.: m ?1, Fm.: Friasian, Loc.: Laguna Blanca, Argentinien, MLP: 50-XII-6-9, KOE 3730.

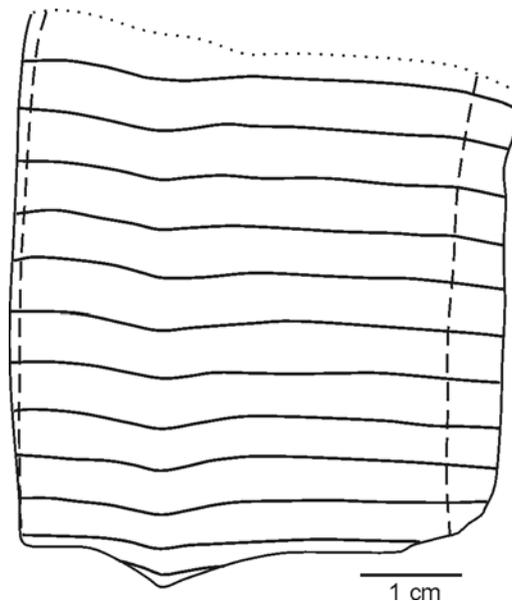


Abb. 34: Schematische Darstellung der HSB im oberen Molar von *Stereotoxodon ameghinoi*, (KOE 3700), Sicht auf die buccale Seite.

obere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv ca. 1100µm, Lee ca. 910µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 8
Inklination der HSB:	ca. 30°
Prismenquerschnitt:	oval
Schmelzoberfläche:	glatt

Der Schmelz ist aus drei Schichten aufgebaut, einer inneren aus mRE (ca. 5%), HSB (ca. 65%) und einer äußeren Schicht aus RE (ca. 30%). Die Prismen sind in der inneren Schicht mit ca. 60° inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM steht etwa rechtwinklig zu den Prismen. Zwischen den einzelnen Bändern der leicht sigmoidal gebogenen HSB liegen breite Zwischenzonen. In der äußeren Schicht treffen die Prismen mit einer Inklination von ca. 45° auf die Außenkante, die IPM verläuft mit ca. 45° spitzwinklig zu den Prismen.

Im Transversalschnitt ist EDJ wellig ausgebildet.

Der transversale Schnitt zeigt eine Richtungsänderung der HSB am Ectoloph. Die undulierenden, parallel zum Schmelzband verlaufenden HSB werden aus der bisherigen Orientierung ausgelenkt und stehen in einem Winkel von ca. 45° zur EDJ. Das Erscheinungsbild ähnelt stark einem Longitudinalschnitt mit ansteigenden HSB. Entsprechend der occlusalen Morphologie des Molars, die hier durch die Abkautung eine Spitze bildet, stehen die HSB steil auf der Schneidekante. Im Tangentialschnitt biegen die Bänder in diesem Bereich leicht nach apikal, fallen aber zum mesialen Ende des Parastyls wieder in die ursprünglich transversale Orientierung ab.

Ebenso stehen die Bänder des Protoloph im Transversalschnitt relativ steil auf der Occlusalfläche. In diesem Bereich sind die HSB entgegen ihrer normalerweise transversalen Orientierung schwach diagonal ausgerichtet, so dass sie von lingual nach buccal in cervicale Richtung verlaufen.

Im äußeren Bereich des buccalen Schmelzbandes treten deutliche Hypoplasien auf.

untere Molaren:	Luv-Seite
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 1100µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 10
Inklination der HSB:	ca. 30°
Prismenquerschnitt:	oval
Schmelzoberfläche:	glatt

Der Schmelz ist aus drei Schichten aufgebaut, einer inneren aus mRE (ca. 20%), HSB (ca. 50%) und einer äußeren Schicht aus RE (ca. 30%). Die Prismen sind in der inneren Schicht mit ca. 45° inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM verläuft im rechten Winkel zu den Prismen. Die HSB sind im Longitudinalschnitt leicht sigmoidal gebogen, zwischen ihnen liegen breite Übergangszonen. In der äußeren Schicht sind die Prismen mit ca. 35° inkliniert, die IPM verläuft mit ca. 50° spitzwinklig zu den Prismen.

untere Molaren:	Lee-Seite
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 1580µm

Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 10
Inklination der HSB:	ca. 30°
Prismenquerschnitt:	oval
Schmelzoberfläche:	glatt

Der Schmelz ist aus zwei gleich dicken Schichten aufgebaut, einer inneren aus HSB (ca. 50%), die äußere wird aus RE (ca. 50%) aufgebaut. An der EDJ ist die IPM sehr dick und plattig ausgebildet, so dass hier ansatzweise mRE vorliegt. Die HSB sind im Longitudinalschnitt leicht sigmoidal gebogen, zwischen ihnen liegen breite Übergangszonen. In der äußeren Schicht haben die Prismen eine Inklination von ca. 20°, die IPM ist so stark ausgedünnt, dass sie nicht mehr erkennbar ist.

13.2.4.2.2 *Toxodon platensis* OWEN, 1837

(oberes Pliozän bis oberes Pleistozän)

(Abb. 26; 33; Taf. 13, Fig. 3)

untersuchtes Material: il oder 2, M sup., Fm.: Pampean, Loc.: Buenos Aires Province, Argentinien, KOE 2871.

unterer Incisiv:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 1020µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 10
Inklination der HSB:	ca. 25-30°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	glatt

Nur die äußere, buccale Seite des Zahns ist von Schmelz bedeckt.

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus mRE (ca. 10%), HSB (ca. 75%) und einer äußeren aus RE (ca. 15%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 45° inkliniert, die Faserrichtung der IPM verläuft in einem Winkel von ca. 75-80° zu den Prismen. Die HSB beginnen leicht unregelmäßig und beschreiben einen schwach konvexen Bogen zur Außenkante hin. Zwischen den einzelnen Bändern liegen breite Übergangszonen. In der

äußeren Zone sind die Prismen mit ca. 15° deutlich schwächer inkliniert als in der inneren Zone. Die IPM verläuft begleitend-umhüllend und ist nur noch schwer zu erkennen.

obere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 1080µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 9
Inklination der HSB:	ca. 30°
Prismenquerschnitt:	oval
Schmelzoberfläche:	glatt

Der Schmelz ist aus zwei Zonen aufgebaut, einer inneren aus HSB (ca. 65%) und einer äußeren aus RE (ca. 35%). An der EDJ ist die IPM sehr dick und plattig ausgebildet. Die HSB sind im Longitudinalschnitt schwach sigmoidal gebogen, der Winkel der Bänder zueinander ist in den ersten 20% etwas schwächer als zur Schmelzmitte hin. Es sind deutlich Zwischenzonen erkennbar. In der äußeren Zone sind die Prismen mit ca. 20° inkliniert, die IPM ist sehr dünn und verläuft begleitend-umhüllend.

13.3 Typotheria ZITTEL, 1892

(oberes Paläozän bis mittleres Pleistozän)

(Abb. 1)

<i>Nesciotherium</i>	Interatheriidae	Mesotheriidae
Archaeopithecidae	<u>Notopithecinae</u>	Trachytheriinae
<i>Archaeopithecus</i>	<i>Transpithecus</i>	<i>Trachytherus</i>
<i>Acropithecus</i>	<i>Antepithecus</i>	<i>Proedium</i>
Oldfieldthomasiidae	<i>Notopithecus</i>	Fiandraiinae
<i>Colbertia</i>	<i>Guilielmoscottia</i>	<i>Fiandraia</i>
<i>Iraboraatherium</i>	Interatheriinae	Mesotheriinae
<i>Kibenikhoris</i>	<i>Archaeophylus</i>	<i>Eutypotherium</i>
<i>Oldfieldthomasia</i>	<i>Cochilius</i>	<i>Microtypotherium</i>
<i>Maxschlosseria</i>	<i>Medistylus</i>	<i>Plesiotypotherium</i>
<i>Paginula</i>	<i>Plagiarthrus</i>	<i>Typotheriopsis</i>
<i>Ultrapithecus</i>	<i>Paracochilius</i>	<i>Pseudotypotherium</i>
<i>Tsamnichoria</i>	<i>Protypotherium</i>	<i>Hypsitherium</i>
	<i>Epipatriarchus</i>	<i>Mesotherium</i>
	<i>Miocochilius</i>	
	<i>Caenophilus</i>	
	<i>Interatherium</i>	
	Munyiziinae	
	<i>Munyizia</i>	
	Campanorcidae	
	<i>Campanorco</i>	

Die Be Zahnung ist bei primitiven Formen vollständig (3.1.4.3/3.1.4.3) und geschlossen, jedoch mit starker Tendenz zur Reduzierung oder gar Verlust der lateralen Incisiven, Canini und vorderen Prämolaren unter Entwicklung eines Diastemas (SIMPSON, 1967). Auch werden im Vordergebiss einzelne Incisiven unter teilweiser Reduktion des Schmelzes vergrößert (THENIUS, 1989) (Abb. 29). Die Canini, sofern vorhanden, sind klein und incisiform. Die Backenzähne sind in frühen und sehr primitiven Formen brachyodont, tendieren aber stark zur Hypsodontie und bilden Zement aus. Ab dem Deseadan sind die Backenzähne immer hypsodont und häufig euhyposodont. Das Kronenmuster der oberen Molaren ist dem der Toxodontia sehr ähnlich, jedoch vereinfacht. Proto-, Ecto- und Metaloph sind gut entwickelt, ebenso ein distales Cingulum (SIMPSON, 1967).

13.3.1 Oldfieldthomasiidae SIMPSON, 1945

(oberes Paläozän bis mittleres Eozän)

Die brachyodonte Bezahnung der Oldfieldthomasiidae ist vollständig (3.1.4.3./3.1.4.3.), ihre Zahnreihe geschlossen (PAULA COUTO, 1979b). Keiner der Incisiven ist vergrößert, die Canini sind klein und incisiform. Die oberen Prämolaren sind dreieckig und besitzen gewöhnlich keinen internen Sulcus (SIMPSON, 1967). Das Kronenmuster der oberen Molaren ist dem der Notopitheciden und Archaeopitheciden ähnlich. Protocon und Hypocon sind getrennt, jedoch an der Basis verbunden, des weiteren sind drei Fossetten vorhanden, eine große interne und zwei kleine, jeweils mesio- und distobuccal gelegen. Zwischen Parastyl und Protocon ist eine mesiobuccale Furche ausgebildet, auch kann eine Furche zwischen Meso- und Metastyl vorhanden sein (SIMPSON, 1967). Die unteren Molaren zeigen einen sehr vereinfachten Notoungulaten-Typus: Das Metaconid ist nur wenig ausgebaut, die Trigonidsenke ist nicht geschlossen (Abb. 28). Das Entoconid ist säulenartig, aber nicht vergrößert und nur leicht mit dem Posterolophid verschmolzen.

13.3.1.1.1 *Oldfieldthomasia* sp. AMEGHINO, 1901

(unteres Eozän)

(Abb. 28; 35; Taf. 13, Fig. 4)

untersuchtes Material: M sup., Fm.: Casamayoran, Loc.: Cerro Guacho, Chubut, Argentinien, MLP: 59-II-24-423, KOE 3823; MLP: 59-II-24-424, KOE 3824; m inf., Fm.: Casamayoran, Loc.: Cerro Guacho, Chubut, Argentinien, MLP: 59-II-24-425, KOE 3825.

obere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 435µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 5
Inklination der HSB:	ca. 35°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	glatt

Der Schmelz ist aus drei Zonen auf gebaut, einer inneren aus RE mit Tendenz zum mRE (ca. 25%), HSB (ca. 65%) und einer äußeren Zone RE (ca. 10%). Die Prismen sind in der inneren

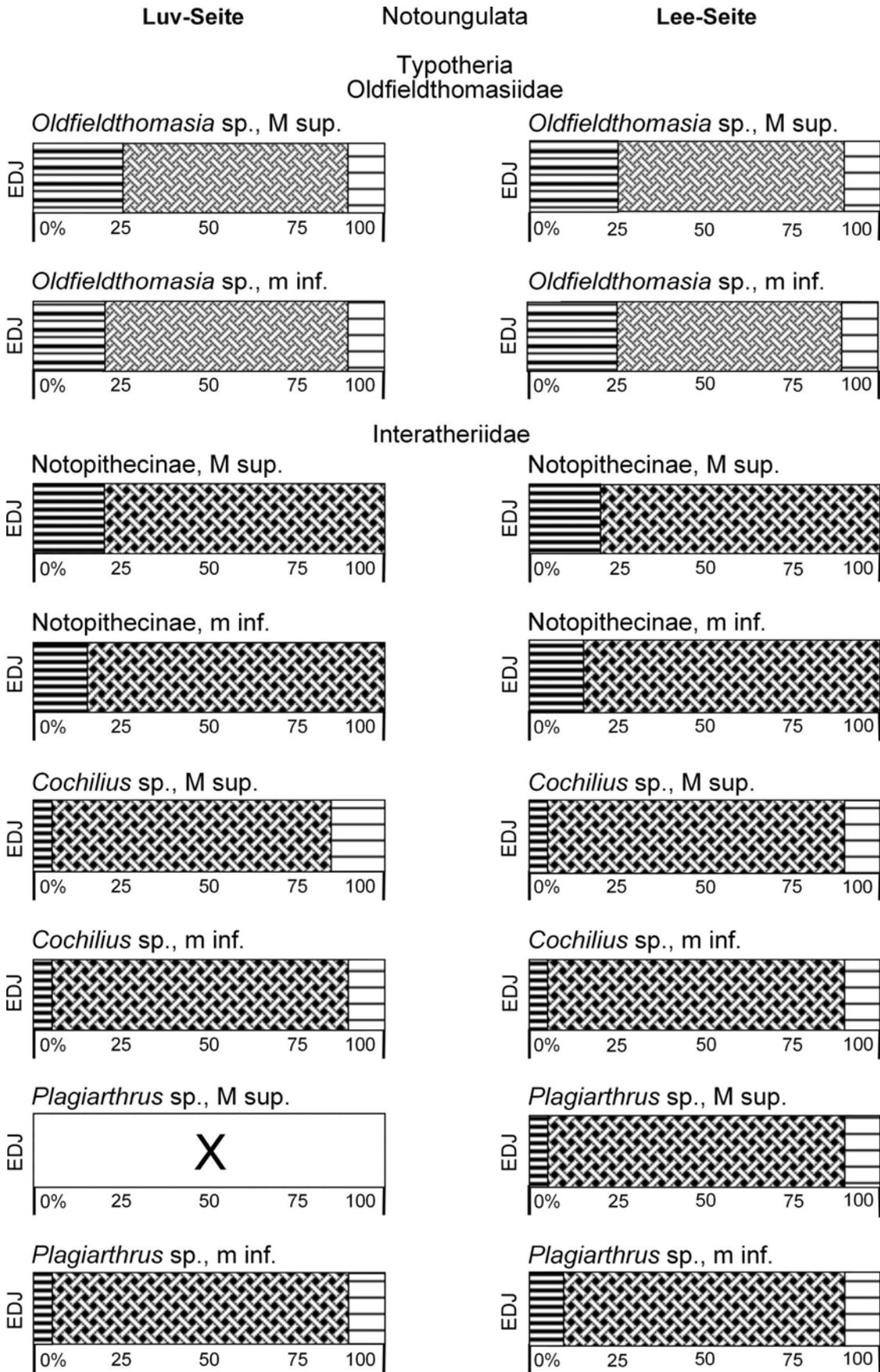


Abb. 35: Schmelzdiagramme der Notoungulata: Typotheria: Oldfieldthomasiidae, Interatheriidae. Erläuterung der Symbole siehe Abb. 16 (S. 36).

Zone mit ca. 50° inkliniert und stehen im Transversalschnitt teilweise in radialen Reihen, jedoch ist die IPM nicht sonderlich dick ausgebildet. Die Faserrichtung der IPM verläuft in mit ca. 70° spitzwinklig zu den Prismen. Die HSB stehen in sehr geringem Winkel zueinander, so dass sie am besten unter dem Auflichtmikroskop erkennbar sind. In der äußeren Zone haben die Prismen eine Inklination von ca. 20°, die IPM verläuft mit ca. 45° ebenfalls spitzwinklig zu den Prismen.

Im oberen Molar KOE 3823 sind nahe der Schmelzaußenseite deutliche Hypoplasien in Form von Löchern erkennbar. Auch der Molar KOE 3824 zeigt Hypoplasien, hier handelt es sich um akzentuierte Wachstumslinien.

untere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 470µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 5
Inklination der HSB:	ca. 40°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	glatt

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus RE mit Tendenz zum mRE (ca. 20%), HSB (ca. 70%) und einer äußeren Zone aus RE (ca. 10%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 45° inkliniert, die Faserrichtung der IPM verläuft mit ca. 60° spitzwinklig zu den Prismen. Der Winkel der HSB zueinander ist sehr gering. In der äußeren Zone besitzen die Prismen eine Inklination von ca. 20°, die IPM verläuft mit ca. 35° spitzwinklig zu den Prismen.

13.3.2 Interatheriidae AMEGHINO, 1887

(unteres Eozän bis oberes Miozän)

Die Bezahnung ist vollständig (3.1.4.3./3.1.4.3.), jedoch können sich bereits kleinere Diastemata im Vordergebiss bilden. Da sich die primitiven Notopithecinae deutlich von den Interatheriinae unterscheiden, wird hier zur besseren Differenzierung die Dentition beider Unterfamilien charakterisiert.

13.3.2.1 Notopithecinae SIMPSON, 1945

(unteres Eozän bis unteres Oligozän, evtl. seit oberem Paläozän)

Die brachyodonte Bezahnung der Notopithecinae ist vollständig (3.1.4.3./3.1.4.3.) und geschlossen (Abb. 27). Der obere II ist leicht vergrößert, die Canini sind incisiform. Die oberen Prämolaren sind dreieckig, der interne Sulcus fehlt üblicherweise, kann aber vorhanden sein (SIMPSON, 1967). Die M1-2 sind annähernd rechteckig, Protocon und Hypocon sind getrennt, fließen jedoch an ihrer Basis zusammen. Zwar ist das Kronenmuster variabel, ähnelt aber dem der Oldfieldthomasiidae und Archaeopithecidae. Auch die unteren Prämolaren und Molaren ähneln den Oldfieldthomasiidae. Ein Hypoconulid ist nur schwach ausgebildet, das Entoconid ist klein und die Fossetten sind nicht geschlossen (SIMPSON, 1967).

Notopithecinae SIMPSON, 1945

(Abb. 27; 35; Taf. 13, Fig. 5-6)

Das vorhandene Material lässt sich nicht bis auf Gattungsniveau bestimmen, daher werden hier die Merkmale der Unterfamilie charakterisiert.

untersuchtes Material: M sup., Fm.: Casamayoran inferior, Loc.: Campo Muriette, Argentinien, MLP 66-V-10-9/15, KOE 3704, KOE 3708; m inf., Fm.: Casamayoran inferior, Loc.: Faldeo S. Valle Hermoso, Argentinien, MLP 83-III-1-68, KOE 3705-3706.

obere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 275-380µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 6
Inklination der HSB:	ca. 25°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	glatt

Der Schmelz ist aus zwei Zonen aufgebaut, einer inneren aus mRE (ca. 20%) und einer äußeren aus HSB (ca. 80%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 55° inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM ist mit ca. 75° spitzwinklig zu den Prismen orientiert. Die

HSB sind sehr schwach ausgebildet und am besten unter dem Auflichtmikroskop erkennbar. Sie verlaufen im Longitudinalschnitt in leicht konvexem Bogen zur Außenkante.

Im Bereich des Metacons stehen die HSB im Transversalschnitt relativ steil auf der Occlusalfläche.

untere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv ca. 320µm, Lee ca. 370µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 6
Inklination der HSB:	ca. 25°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	glatt

Der Schmelz ist aus zwei Zonen aufgebaut, einer inneren aus mRE (ca. 15%) und einer äußeren aus HSB (ca. 85%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 50° inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM verläuft mit ca. 70° spitzwinklig zu den Prismen. In Transversalschnitt sind die Prismen zwischen der dicken IPM in radialen Reihen angeordnet. Der mRE ist hier wesentlich deutlicher ausgebildet als in den oberen Molaren. Die HSB stehen im Vergleich zu den oberen Molaren ebenfalls in größerem Winkel zueinander und sind daher besser erkennbar. Sie verlaufen in leicht konvexem Bogen zur Außenkante, die IPM durchgehend sehr gut ausgebildet. Es sind Retziuslinien vorhanden.

13.3.2.2 Interatheriinae SIMPSON, 1945

(oberes Eozän bis oberes Miozän)

Die meist hypsodonte bis euhypsodonte Bezahnung ist vollständig (3.1.4.3./3.1.4.3.), im Vordergebiss kann es zu kleinen Lücken kommen (Abb. 29). Der I1 ist vergrößert, der I3 zeigt in einigen Formen Tendenzen zur Reduktion (PASCUAL 1966). Oberer und unterer Caninus sind incisiform, obere wie untere dritte und vierte Prämolaren sind molariform (PASCUAL 1966). Die P3-M3 sind bilobat und besitzen einen Sulcus internus. Die unteren Molaren sind ebenfalls bilobat, wobei der äußere Sulcus stärker ausgeprägt ist als der interne. Der m3 ist in einigen Formen trilobat (PASCUAL, 1966). Spätere Taxa bilden an den Backenzähnen Zement aus.

13.3.2.2.1 *Cochilius* sp. AMEGHINO, 1902

(oberes Oligozän bis unteres Miozän)

(Abb. 35; Taf. 13, Fig. 7; Taf. 14, Fig. 1)

untersuchtes Material: M sup., Fm.: Colhuehuapian, Nivel 5 inf., Loc.: Barrancas Colhué-Huapi, Pto. Almendra, Argentinien, MLP 85-VII-3-73, KOE 3758; m inf., Fm.: Colhuehuapian, Loc.: El Pajarito, Chubut, Argentinien, MPL 66-V-8-3, KOE 3757.

obere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 190µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 5
Inklination der HSB:	ca. 35°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Zement:	Luv ca. 80µm, Lee ca. 135µm
Schmelzoberfläche:	glatt, im Querschnitt leicht gewellt

Das Schmelzband ist distal unterbrochen und lediglich im buccalen und lingualen Bereich vorhanden wo es bald ausdünnt. Im mesialen Bereich ist es ebenfalls unterbrochen.

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus mRE (ca. 5%), HSB (ca. 85%) und einer äußeren Zone RE (ca. 10%). Die Prismen besitzen an der EDJ eine Inklination von ca. 40°, die Faserrichtung der IPM ist mit ca. 75° spitzwinklig zu den Prismen orientiert. Die HSB verlaufen im Longitudinalschnitt gerade, vereinzelt sind Prismenübertritte zu beobachten. In der äußeren Zone sind die Prismen mit ca. 30° etwas schwächer inkliniert als in der inneren, die IPM verläuft mit ca. 30° spitzwinklig zu den Prismen.

Im Transversalschnitt stehen die HSB im distalen Bereich des Parastyls relativ steil, ebenso mesial des Paracons, distal des Metacons und mesiobuccal des Protolophs. An diesen Stellen biegen die HSB aus ihrer sonst transversalen Ausrichtung leicht nach cervical um. Die Kaufläche des weit nach mesial ausgezogenen Parastyls ist durch Abrasion schwach nach cervical geneigt, die HSB fallen ebenfalls flach nach cervical ab, so dass sie etwa parallel zur Occlusalfläche stehen.

untere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 250µm

Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 5
Inklination der HSB:	ca. 30°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Zement:	ca. 170µm
Schmelzoberfläche:	glatt

Das Schmelzband ist an der mesialen Spitze sowie distolingual unterbrochen.

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus mRE (ca. 5%), HSB (ca. 85%) und einer äußeren Zone aus RE (ca. 10%). Die Prismen sind an der EDJ mit ca. 40° inkliniert, die Faserrichtung der IPM verläuft etwa rechtwinklig zu den Prismen. Im Longitudinalschnitt verlaufen die HSB gerade, vereinzelt sind Prismenübertritte zu beobachten. In der äußeren Zone beträgt die Inklination der Prismen ca. 10-15°, die IPM verläuft parallel.

13.3.2.2.2 *Plagiathrus* sp. AMEGHINO, 1896

(oberes Oligozän)

(Abb. 35; Taf. 14, Fig. 2-5)

untersuchtes Material: M1 oder 2, nur linguale Zahnhälfte vorhanden, Fm.: Deseadan, Loc.: Quebrada Fiera, Mendoza, Argentinien, MLP 79-XII-18-34, KOE 3701; m3, Fm.: Deseadan, Loc.: Lag. Los Machos, Chubut, Argentinien, MLP 59-II-26-98, KOE 3702.

obere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Lee ca. 695-740µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 6
Inklination der HSB:	ca. 30-35°
Prismenquerschnitt:	unregelmäßig rundlich bis schwach sechseckig
Zement:	nicht erhalten
Schmelzoberfläche:	schwach ausgebildete longitudinale Runzelung

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus mRE (ca. 5%), HSB (ca. 85%) sowie einer äußeren Zone RE (ca. 10%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 45° inkliniert, die Faserrichtung der IPM verläuft mit ca. 60° spitzwinklig zu den Prismen. Die

HSB beschreiben einen konvexen Bogen, sie steigen bis zur Schmelzbandmitte an, flachen nach außen hin ab und treffen mit einer leicht negativen Inklinatation auf die Außenkante. Die Prismen besitzen im äußersten Bereich eine Inklinatation von ca. 30°, die IPM verläuft annähernd parallel.

Da nur ein linguales Zahnfragment zur Analyse zur Verfügung stand, kann hier nicht nachgeprüft werden, ob im buccalen Bereich des Schmelzes evtl. Umbiegungen der HSB auftreten.

untere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv ca. 180-225µm, Lee ca. 375µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 6
Inklation der HSB:	ca. 25°
Prismenquerschnitt:	unregelmäßig rundlich bis leicht sechseckig
Zement:	Luv ca. 100µm, Lee 35µm
Schmelzoberfläche:	glatt

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren Zone aus mRE (ca. 10%), HSB (ca. 80%) sowie einer äußeren Zone RE (ca. 10%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 40° inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM verläuft etwa rechtwinklig zu den Prismen. Im Longitudinalschnitt sind die HSB schwach konvex gebogen und flachen ab der Schmelzbandmitte bis auf die Horizontale ab (Inklation 0°). Zwischen den einzelnen Bändern sind Prismenübertritte zu beobachten. In der äußeren Zone sind die Prismen ebenfalls mit 0° inkliniert, die IPM verläuft parallel.

Im Transversalschnitt stehen die HSB im Bereich des Sulcus internus und externus relativ steil, ebenso am distalen Ende des Entoconids. Sie sind hier aus der üblicherweise transversalen Orientierung ausgelenkt und biegen leicht nach cervical. Dies geschieht jedoch nur im oberen Kronenbereich, nach cervical umlaufen die HSB den Zahn transversal.

13.3.2.2.3 *Protypotherium* sp. AMEGHINO, 1887

(unteres bis oberes Miozän)

(Abb. 29; 36; Taf. 14, Fig. 6-8)

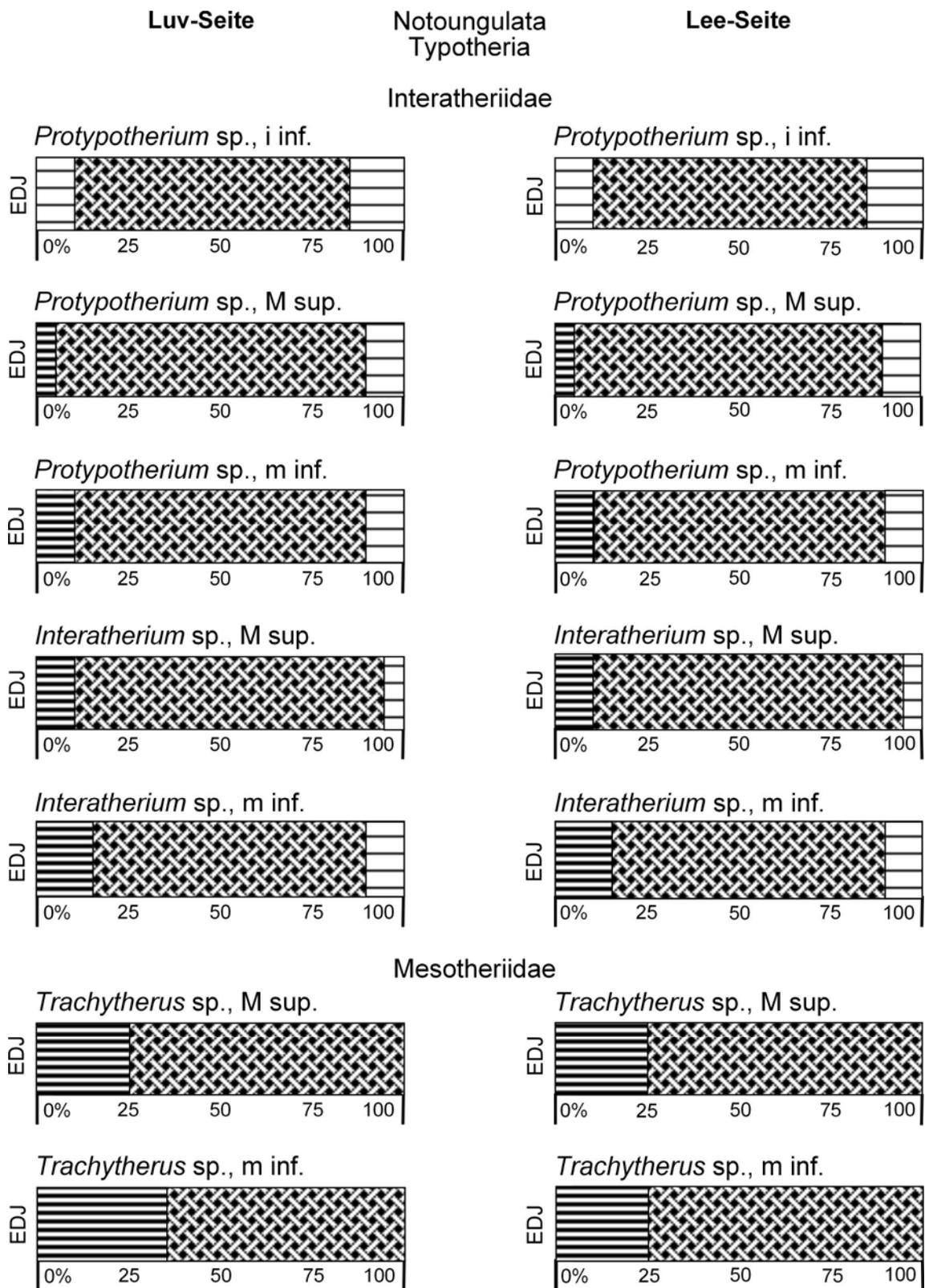


Abb. 36: Schmelzdiagramme der Notoungulata: Typotheria: Interatheriidae (Fortsetzung), Mesotheriidae. Erläuterung der Symbole siehe Abb. 16 (S. 36).

untersuchtes Material: M sup., Fm.: Santacrucian, Loc.: Patagonia, Argentinien, MLP 12-595, KOE 3763; Fm.: Santacrucian, Loc.: Barrancas del Sta. Cruz, Argentinien, MLP 12-1847, KOE 3855; i inf., m inf., Fm.: Santacrucian, Loc.: Barrancas del Sta. Cruz, Argentinien, MLP: 12-2050, KOE 3707; Fm.: Santacrucian, Loc.: Patagonia, Argentinien, MLP 12-587, KOE 3761.

untere Incisiven:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 220µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 6
Inklination der HSB:	ca. 35°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Schmelzoberfläche:	glatt

Die unteren Incisiven haben einen runden bis abgeflacht ovalen Querschnitt, das Schmelzband ist mesial sowie distal auf ca. 25% der jeweiligen Länge unterbrochen.

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus RE (ca. 10%), HSB (ca. 75%) sowie einer äußeren Zone RE (ca. 15%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 60° inkliniert, die Faserrichtung der IPM steht etwa im rechten Winkel zu den Prismen. Die HSB verlaufen im Longitudinalschnitt gerade zur Außenkante, Prismenübertritte zwischen den einzelnen Bändern sind häufig. In der äußeren Zone besitzen die Prismen eine Inklination von ca. 30°, die IPM verläuft mit ca. 45° spitzwinklig-anastomosierend.

obere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv ca. 310µm, Lee ca. 250µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 5
Inklination der HSB:	ca. 30°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Zement:	Luv ca. 55-170µm, Lee ca. 380-485µm
Schmelzoberfläche:	glatt

Der Schmelz ist mesiobuccal (ca. 20% der mesialen Zahnlänge) sowie distal (ca. 70% der distalen Zahnlänge) unterbrochen.

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren Zone aus mRE (ca. 5%), HSB (ca. 90%) sowie einer äußeren Zone RE (ca. 5%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 40° inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM steht in einem Winkel von ca. 80° zu den Prismen. Die HSB verlaufen im Longitudinalschnitt gerade zur Außenkante, zwischen den einzelnen Bändern liegen Zwischenzonen, Prismenübertritte sind häufig. In der äußeren Zone sind die Prismen mit ca. 20° schwächer inkliniert, die IPM verläuft spitzwinklig-anastomosierend.

Im Transversalschnitt stehen die HSB an Parastyl und Metastyl jeweils steil auf der Occlusalfläche. Dabei zeigt sich auf der buccalen Seite, sobald die äußere Schicht RE weggeätzt ist, dass die HSB wellenförmig verlaufen. Entsprechend des Zahnreliefs steigen sie von mesial zum Paracon hin nach apikal an und biegen anschließend nach cervical ab. Das gleiche passiert zum Metastyl hin, wo die Bänder nach apikal ansteigen um zum distalen Ende des Zahns wiederum abzuflachen. Da die HSB der Zahnmorphologie folgen, stehen sie an den in Abrasion stehenden Flächen beiderseits des Para- und Metacons relativ steil auf der Kaufläche.

untere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv ca. 250µm, Lee ca. 210µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 5
Inklination der HSB:	ca. 35°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Zement:	Luv ca. 50µm, Lee ca. 70µm
Schmelzoberfläche:	glatt

Das Schmelzband ist mesial sowie distal auf ca. 25% der jeweiligen Länge unterbrochen.

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus mRE (ca. 10%), HSB (ca. 80%) sowie einer äußeren Zone RE (ca. 10%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 60° inkliniert, die Faserrichtung der IPM verläuft etwa im Winkel von 65° zu den Prismen. Die HSB steigen im Longitudinalschnitt gerade zur Außenkante hin an, zwischen den einzelnen Bändern befinden sich Zwischenzonen, Prismenübertritte sind häufig. In der äußeren Zone sind die Prismen mit ca. 15° inkliniert, die IPM verläuft mit ca. 30° spitzwinklig-anastomosierend zu den Prismen.

Die HSB stehen im Transversalschnitt an der mesialen Spitze des Paracristids sowie mesial und distal des Metacristids, also in der Einschnürung des Sulcus internus, relativ steil. In diesen Bereichen biegen die HSB von ihrer transversalen Ausrichtung leicht nach cervical um.

13.3.2.2.4 *Interatherium* sp. AMEGHINO, 1887

(unteres Miozän)

(Abb. 36; Taf. 15, Fig. 1-4)

untersuchtes Material: M sup., Fm.: Santacrucian, Loc.: Sta. Cruz, Argentinien, MLP 12-2722, KOE 3760; m inf., Fm.: Santacrucian, Loc.: Sta. Cruz, Argentinien, MLP 12-2760, KOE 3759.

obere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 170-300µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 6
Inklination der HSB:	ca. 30°
Prismenquerschnitt:	unregelmäßig rundlich bis oval
Zement:	ca. 45-60µm
Schmelzoberfläche:	glatt

Das Schmelzband ist an der mesialen Spitze und im distalen Bereich unterbrochen.

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus mRE (ca. 10%), HSB (ca. 85%) sowie einer äußeren Zone aus RE (ca. 5%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 30° relativ gering inkliniert, die Faserrichtung der IPM verläuft in einem Winkel von ca. 80° zu den Prismen. Die HSB steigen im Longitudinalschnitt gerade zur Außenkante hin an, zwischen den einzelnen Bändern sind Prismenübertritte zu beobachten. Teilweise reichen die HSB bis zur Außenseite durch. Reichen die HSB nicht bis nach außen, besitzen die Prismen der äußeren Zone eine Inklination von ca. 30-35°, die IPM verläuft mit ca. 50° spitzwinklig zu den Prismen.

Die HSB sind auf der buccalen Seite diagonal orientiert. Sie verlaufen schräg nach cervical, von mesial nach distal. Auf der lingualen Seite sind sie transversal orientiert.

untere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 150-185µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 6
Inklination der HSB:	ca. 25°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Zement:	ca. 80µm
Schmelzoberfläche:	glatt

Das Schmelzband ist an der mesialen Spitze sowie im distalen Bereich unterbrochen.

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus mRE (ca. 15%), HSB (ca. 75%) sowie einer äußeren Zone RE (ca. 10%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 35° inkliniert, die Faserrichtung der IPM liegt in einem Winkel von ca. 70° zu den Prismen. Die HSB steigen im Longitudinalschnitt gerade zur Außenkante hin an. In der äußeren Zone sind die Prismen mit ca. 20° inkliniert, die IPM verläuft mit ca. 25° spitzwinklig-anastomosierend zu den Prismen.

Die HSB biegen distal des Hypoconulids aus ihrer transversalen Ausrichtung leicht nach cervical.

In dem unteren Molar KOE 3795 tritt eine Veränderung des Zahnschmelzes auf. Im cervicalen Bereich der Luv-Seite ist eine kreisrunde aprismatisch verfüllte Struktur vorhanden, die durch eine fast allseitig umgebende Lücke vom prismatischen Schmelz getrennt ist. Diese Hypoplasie macht ca. 65% der Schmelzdicke aus. Die Tiefenerstreckung dieser Bildung ist unklar, ebenso ob es sich um eine kugel- oder röhrenartige Form handelt.

13.3.3 Mesotheriidae ALSTON, 1876

(mittleres Eozän bis mittleres Pleistozän)

Die Bezahnung variiert von vollständig (3.1.4.3./3.1.4.3.) bis auf eine starke Reduktion (1.0.2.3./2.0.1.3.) bei *Mesotherium* sp. und reicht von hypsodont (Trachytheriinae) bis euhypsodont (Mesotheriinae) (REGUERO, 1998). Der I1 ist stark vergrößert und nach lingual konvex gebogen. Meist folgt ein langes Diastema. Die oberen Molaren sind trilobat, der M3 ist nach distal stark verlängert und tendiert zur Ausbildung eines vierten Lobus (REGUERO, 1998). Die unteren i1-2 sind spatelförmig und können etwa gleich groß sein, der i1 ist jedoch häufig vergrößert. Die unteren Molaren sind bilobat mit einem buccalen Sulcus, wovon der distale Lobus stark verlängert ist. Die Zähne sind von Zement bedeckt.

Da sich die Trachytheriinae und Mesotheriinae deutlich in ihrem Gebiss voneinander unterscheiden werden jeweils beide Subfamilien charakterisiert.

13.3.3.1 Trachytheriinae AMEGHINO, 1894

(mittleres Eozän bis oberes Oligozän)

Die Zahnformel der Trachytheriinae variiert von vollständig (3.1.4.3./3.1.4.3.) mit kleinen Lücken im Vordergebiss bis zu einer Reduktion auf (1.0.3.3./2.0.3.3.) (REGUERO, 1998). Der I1 ist nur auf der buccalen Seite von Schmelz bedeckt, oberer und unterer Caninus fehlen meist. Der P1 ist nur in juvenilen Formen ausgebildet und sehr klein, auch der P2 ist stark reduziert. Die P3-4 sind nicht molariform, P4 besitzt lingual einen Sulcus, der jedoch bereits früh durch Abrieb verloren geht (REGUERO, 1998). Die M1-2 besitzen drei Loben, welche aber ebenfalls durch Abrieb verschwinden.

13.3.3.1.1 *Trachytherus* sp. AMEGHINO, 1889

(oberes Oligozän, evtl. auch mittleres Eozän)

(Abb. 36; Taf. 15, Fig. 5-6)

untersuchtes Material: M sup., Fm.: Deseadan, Loc.: El Pajarito Norte, Chubut, Argentinien, MLP: 93-Xi-23-15, KOE 3754; m1, Fm.: Deseadan, Loc.: El Pajarito, Chubut,

Argentinien, MLP: 66-V-7-3, KOE 3751; m3, Fm.: Deseadan, Loc.: El Pajarito, Chubut, Argentinien, MLP: 66-V-7-1, KOE 3752.

obere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 580µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 5
Inklination der HSB:	ca. 25°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Zement:	nicht erhalten
Schmelzoberfläche:	unregelmäßige, vertikale Longitudinalrunzeln

Der Zahn ist stark diagenetisch verändert, daher sind die Mikrostrukturen nur schlecht erkennbar.

Der Schmelz ist aus zwei Zonen aufgebaut, einer inneren aus mRE (ca. 25%) und einer äußeren aus HSB (ca. 75%). In der inneren Zone sind die Prismen mit ca. 45° inkliniert, die Faserrichtung der dicken plattigen IPM verläuft mit ca. 65° spitzwinklig zu den Prismen. Die HSB steigen im Longitudinalschnitt gerade bis leicht konvex zur Außenkante hin an.

Aufgrund der diagenetischen Veränderung des Schmelzes ist nicht genau nachvollziehbar, ob die HSB aus ihrer transversalen Ausrichtung ausgelenkt werden. Im Transversalschnitt stehen einige Bänder im mesialen Bereich des Parastyls und des Protolophs steiler als im übrigen Schmelzband, was darauf hindeutet, dass die HSB hier nach cervical umbiegen.

untere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 685µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 6
Inklination der HSB:	ca. 40°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Zement:	ca. 55µm
Schmelzoberfläche:	Im Transversalschnitt ist die buccale Seite schwach wellig ausgebildet, ansonsten ist die Oberfläche glatt. Es sind sehr deutliche Perikymata vorhanden.

Die unteren Molaren sind – wie auch die oberen – stark diagenetisch verändert, weshalb hier die Mikrostrukturen nur schlecht erkennbar sind.

Der Schmelz ist aus zwei Zonen aufgebaut, einer inneren Zone aus mRE (Luv ca. 35%, Lee ca. 25%) und einer äußeren Zone aus HSB (Luv ca. 65%, Lee ca. 75%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 55° inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM liegt rechtwinklig zu den Prismen. Bedingt durch die Dicke der IPM sind die Prismen lateral stark abgeflacht. Die HSB steigen gerade zur Außenkante hin an, zwischen den einzelnen Bändern sind Prismenübertritte zu beobachten. In der äußeren Zone sind die Prismen wesentlich dicker ausgebildet als in der inneren Zone, die IPM hingegen ist nur noch sehr schwach entwickelt.

13.3.3.2 Mesotheriinae ALSTON, 1876

(mittleres Miozän bis mittleres Pleistozän)

Die Zahnformel der Mesotheriinae ist reduziert auf (1.0.2.3./2.0.1.3.). Die oberen Incisiven sind stark vergrößert und nach lingual konvex gebogen (PASCUAL, 1966) (Abb. 37). Mesial

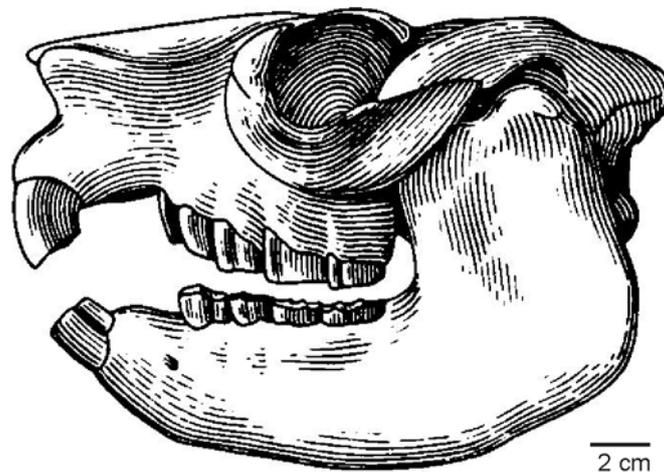


Abb. 37: *Mesotherium* sp., Schädel lateral, nach THENIUS (1989).

wie distal ist der Schmelz wellig ausgebildet. Der P4 ist stark verlängert und kann lingual bögige Einfaltungen besitzen, welche einen medianen Lobus bilden (PASCUAL, 1966). Die oberen Molaren sind ebenfalls stark verlängert. Lingual befinden sich zwei Furchen, die drei Loben voneinander trennen. Der M3 weist distal eine Depression auf, die einen vierten

distobuccalen Lobus ausbilden kann (PASCUAL, 1966). Im Dentale befinden sich zwei Incisiven, wobei der erste wesentlich robuster ausgebildet ist und bei den moderneren Gattungen relativ größer wird (PASCUAL, 1966). Auch ähnelt der untere i1 sehr dem oberen I1, wobei der obere stärker konvex gebogen ist und einen größeren Radius besitzt. Der p4 als einziger Prämolare ist molariform mit einer tiefen Einfaltung auf der buccalen Seite, welche den Zahn in zwei ungleiche Loben teilt. Davon ist der mesiale Lobus kleiner als der distale. Die unteren Molaren sind nach distal stark verlängert. Ihre buccale Seite ist tief eingefaltet und teilt den Zahn in zwei Loben. Der anteriore Lobus ist klein und rundlich, der posteriore ist nach distal verlängert und endet immer schlank.

13.3.3.2.1 *Tyotheriopsis* sp. CABRERA & KRAGLIEVICH, 1931

(oberes Miozän)

(Abb. 38; Taf. 15, Fig. 7-8; Taf. 16, Fig. 1-3)

untersuchtes Material: I1, Fm.: A. Chasicó - Miembro Las Barrancas, Loc.: A. Chasicó, Argentinien, MLP 76-VII-12-76, KOE 3749; M sup., Fm.: A. Chasicó, Argentinien, MPL 26-IV-10-20, KOE 3750; m inf., Fm.: A. Chasicó, Argentinien, MLP 76-VII-12-76, KOE 3748.

I1:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv ca. 220-250µm, Lee ca. 290-320µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 6
Inklination der HSB:	Luv ca. 30°, Lee ca. 35°
Prismenquerschnitt:	oval bis lanzettförmig
Zement:	Luv ca. 65-95µm, Lee ca. 155-245µm
Schmelzoberfläche:	Auf der buccalen Luv-Seite befinden sich regelmäßige, longitudinal verlaufende Rippen, ansonsten glatt.

Der I1 ist nierenförmig mit einer leichten lingualen Depression. Das Schmelzband zeigt mesial und distal Unterbrechungen von ca. 50% der jeweiligen Länge.

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren Zone aus mRE (Luv ca. 25%, Lee ca. 15%), HSB (ca. 70%) sowie einer Außenzone aus RE (Luv ca. 5%, Lee ca. 15%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 45-50° inkliniert, die Faserrichtung der dicken

plattigen IPM verläuft rechtwinklig zu den Prismen. Die HSB steigen gerade nach außen hin an, vereinzelt sind Prismenübertritte vorhanden. In der äußeren Zone sind die Prismen mit ca. 50° inkliniert, die IPM verläuft mit ca. 45° spitzwinklig zu den Prismen.

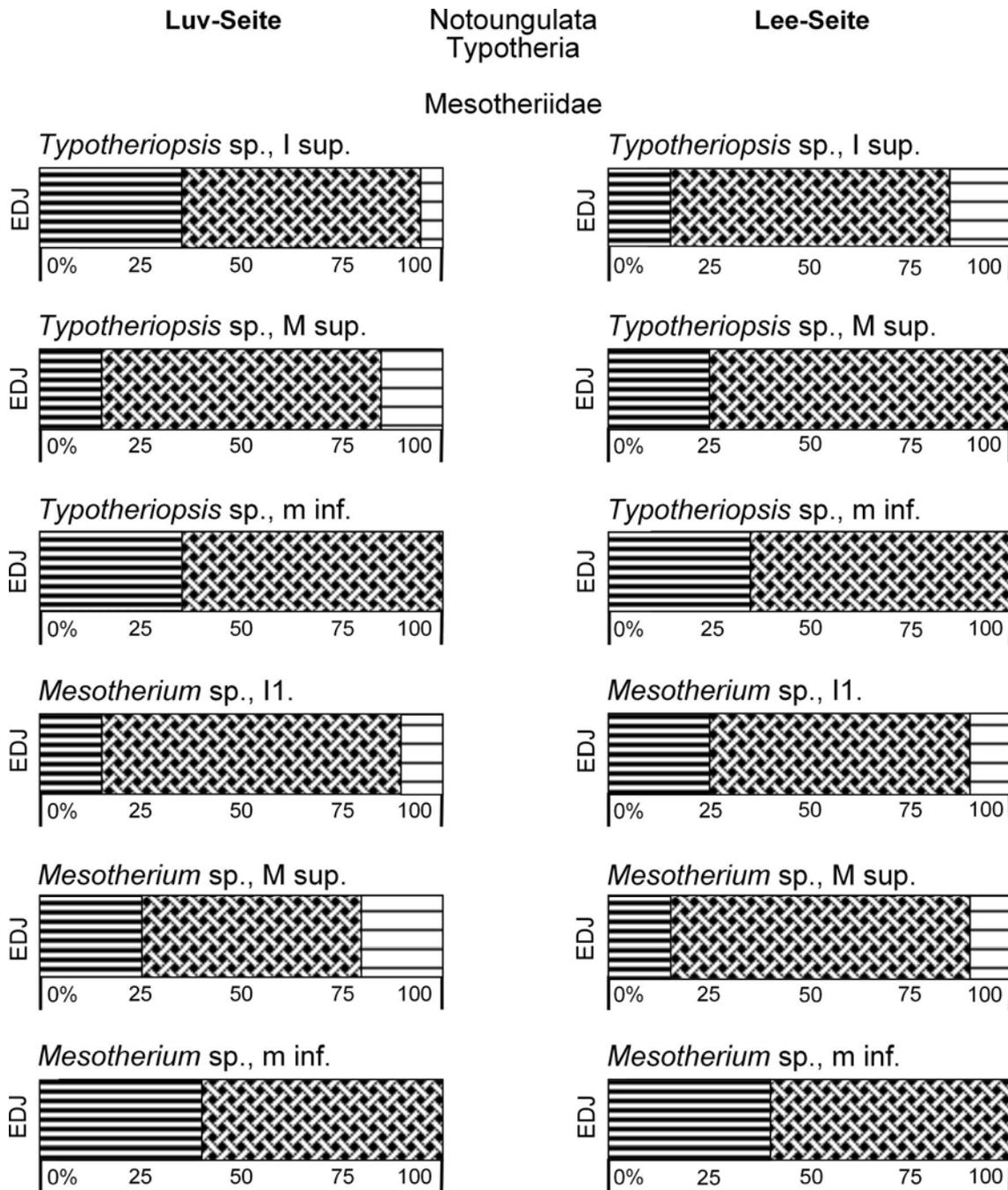


Abb. 38: Schmelzdiagramme der Notoungulata: Typotheria: Mesotheriidae (Fortsetzung). Erläuterung der Symbole siehe Abb. 16 (S. 36).

Auf der buccalen Seite ist nach äußerem anätzen des Zahnes erkennbar, dass die HSB aus der transversalen Ausrichtung ausgelenkt und leicht diagonal orientiert sind. Entsprechend der

Form des Kaureliefs stehen die HSB in einem Winkel von ca. 30° von mesio-occlusal nach disto-cervical. Dadurch verlaufen sie etwa parallel zur Abrasionsfläche.

obere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv ca. 410µm, Lee ca. 280µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 6
Inklination der HSB:	ca. 30°
Prismenquerschnitt:	unregelmäßig rundlich bis oval
Zement:	nicht erhalten
Schmelzoberfläche:	schwache longitudinale Riefung

Das Schmelzband ist mesial über ca. 17% der Länge unterbrochen, distal ca. 45%.

Luv-Seite:

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus mRE (ca. 15%), HSB (ca. 70%) und einer äußeren Zone RE (ca. 15%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 35° inkliniert, die Faserrichtung der IPM ist etwa rechtwinklig zu den Prismen orientiert. Die HSB steigen gerade zur Außenkante hin an, Prismenübertritte zwischen den einzelnen Bändern sind häufig. In der äußeren Zone besitzen die Prismen eine Inklination von ca. 40°, die IPM verläuft mit ca. 40° spitzwinklig zu den Prismen.

Im Transversalschnitt sind die HSB der buccalen Seite auffallend steiler orientiert als lingual. Mesial des Parastyls biegen die Bänder nach cervical, jedoch biegen sie zur buccalen Seite an der Kante des Parastyls nach apikal. Wie aus dem Tangentialschnitt deutlich wird, verlaufen die HSB über die übrige buccale Seite hinweg diagonal, von mesial nach distal aufsteigend. Kurz vor Erreichen des Metastyls biegen sie in die Horizontale, steigen an der Kante des Metastyls kurz nach apikal um direkt an der distalen Seite nach cervical umzubiegen.

Lee-Seite:

Der Schmelz ist zweischichtig aufgebaut, aus einer inneren Schicht mRE (ca. 25%) und einer äußeren aus HSB (ca. 75%). Da der Schmelz im Longitudinalschnitt wellig ausgebildet ist, reichen die HSB nicht immer bis an die Außenkante des Schmelzes heran. Insbesondere an den verdickten Bereichen des Schmelzes ist noch eine äußerste Zone RE vorhanden. In der inneren Schicht sind die Prismen mit ca. 45° inkliniert, die Faserrichtung der IPM steht in rechtem Winkel zu den Prismen. Die HSB steigen gerade zur Außenkante hin an, zwischen

den einzelnen Bändern sind Prismenübertritte zu beobachten. Die Prismen der äußeren Zone RE, soweit vorhanden, haben eine Inklination von ca. 35°, die IPM verläuft mit ca. 40° spitzwinklig zu den Prismen.

Die HSB der Lee-Seite sind transversal zur Zahnachse orientiert.

untere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv ca. 410µm, Lee ca. 565µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 6
Inklination der HSB:	ca. 35°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Zement:	Luv ca. 70µm, Lee ca. 170µm
Schmelzoberfläche:	insbesondere buccal deutliche longitudinale Rippen, im Transversalschnitt sind diese wellenförmig ausgebildet

Das Schmelzband ist mesial auf ca. 25% der Länge unterbrochen.

Der Schmelz ist aus zwei Zonen aufgebaut, einer inneren aus mRE (ca. 35%) sowie einer äußeren aus HSB (ca. 65%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 50° inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM steht im rechten Winkel zu den Prismen. Die HSB verlaufen im Longitudinalschnitt gerade zur Außenkante, Prismenübertritte sind selten. Lingual sind die äußeren ca. 11% des Schmelzes diagenetisch verändert, so dass hier die Mikrostruktur nur noch schemenhaft erkennbar ist.

Die HSB sind transversal zur Zahnachse orientiert.

13.3.3.2.2 *Mesotherium* sp. SERRES, 1867

(unteres bis mittleres Pleistozän)

(Abb. 37-38; Taf. 16, Fig. 4-8; Taf. 17, Fig. 1)

untersuchtes Material: I1, nur ca. 1/3 des mesialen Teils des Zahnes vorhanden, Fm.: Ensenadan, Loc.: entre el Pto. de Olivos y Punta Anchoreno, Buenos Aires, Argentinien, MLP: 54-VI-19-6, KOE 3756; M1, Fm.: Ensenadan, Loc.: entre el Pto. de Olkivos y Punta

Anchoreno, Buenos Aires, Argentinien, MLP 54-VI-19-6, KOE 3732; m inf., Fm.:
 Ensenadan, Loc.: entre el Pto. de Olkivos y Punte Anchoreno, Buenos Aires, Argentinien,
 MLP 54-VI-19-6, KOE 3733.

I1:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv ca. 240µm, Lee ca. 290µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 7
Inklination der HSB:	ca. 25-30°
Prismenquerschnitt:	oval bis lanzettförmig
Zement:	Luv ca. 70µm, Lee ca. 165-405µm
Schmelzoberfläche:	longitudinal verlaufende rundliche Rippen von leicht unterschiedlicher Größe, im Querschnitt ist die Oberfläche wellig

Im mesialen Bereich ist das Schmelzband unterbrochen.

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren Zone aus mRE (Luv ca. 15%, Lee ca. 25%), HSB (Luv ca. 75%, Lee ca. 65%) und einer äußeren Zone RE (Luv und Lee ca. 10%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 50° inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM steht senkrecht zu den Prismen. Die HSB variieren leicht in ihrer Inklination, dennoch verlaufen sie überwiegend parallel zueinander. Zwischen den einzelnen Bändern sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. Nach occlusal dünnt der Zement abnutzungsbedingt stark aus.

Durch anätzen von außen wird deutlich, dass die HSB in einem wellenförmigen Muster verlaufen. An den gut ausgebildeten Longitudinalriefen, die sich an der Schmelzoberfläche befinden, biegen die HSB mit ca. 10-35° nach cervical. In den Tälern zwischen den Riefen biegen die HSB nach apikal, sind aber weniger deutlich ausgeprägt. Die Bänder spalten häufig auf.

obere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 315-320µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 7
Inklination der HSB:	ca. 30°

Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Zement:	ca. 40-75µm
Schmelzoberfläche:	starke, longitudinale Runzelung, im Querschnitt wellig

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren Zone aus mRE (Luv ca. 25%, Lee ca. 15%), HSB (Luv ca. 55%, Lee ca. 75%) und einer äußeren Zone aus RE (Luv ca. 20%, Lee ca. 10%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 60° inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM steht rechtwinklig zu den Prismen. Die HSB verlaufen im Longitudinalschnitt gerade zur Außenkante, Prismenübertritte zwischen den Bändern sind häufig. In der äußeren Zone besitzen die Prismen eine Inkliniation von ca. 30-35°, die IPM verläuft mit ca. 30-40° spitzwinklig zu den Prismen.

Im Transversalschnitt stehen die HSB auf der buccalen Luv-Seite relativ steil. Im Tangentialschnitt wird deutlich, dass die Bänder schwach diagonal verlaufen, vom Parastyl zum Metacon nach cervical abfallend, so dass die HSB annähernd parallel zur Abrasionskante stehen.

untere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv ca. 180-200µm, Lee ca. 325-470µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 8
Inkliniation der HSB:	ca. 35-40°
Prismenquerschnitt:	unregelmäßig rundlich bis oval
Zement:	Luv ca. 40-70µm, Lee ca. 205-270µm
Schmelzoberfläche:	starke, unregelmäßige longitudinale Berippung, im Transversalschnitt als unregelmäßige Wellen ausgebildet mit z. T. tiefen Einschnitten

Der Schmelz ist aus zwei Schichten aufgebaut, einer inneren aus mRE (ca. 35-50%) sowie einer äußeren Schicht aus HSB (ca. 50-65%). Die starken Schwankungen der Prozentangaben resultieren daraus, ob an einem Sulcus oder einer „Rippe“ gemessen wurde. Dabei behält die innere Schicht mRE ihre Dicke immer bei während die der HSB entsprechend der äußeren Morphologie variiert. In der inneren Schicht sind die Prismen mit ca. 50° inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM steht rechtwinklig zu den Prismen. Der Prismenquerschnitt

ist in der inneren Zone sehr schmal, bedingt durch die Einengung der dicken IPM. Die HSB steigen im Longitudinalschnitt schwach konkav an und sind unregelmäßig ausgebildet. Im Transversalschnitt fächern die Prismen auf den äußersten ca. 15µm innerhalb der „Rippen“ leicht auf.

Die HSB sind auf der buccalen Luv-Seite schwach diagonal orientiert. Sie verlaufen vom Protoconid ausgehend schräg nach cervical zum Hypoconid und folgen damit dem Verlauf der Abrasionskante. Auf der lingualen Seite biegen die HSB lediglich im distalen Bereich des Entoconids leicht nach cervical um.

13.4 Hegetotheria SIMPSON, 1945

(unteres Eozän bis oberes Pliozän, evtl. oberes Paläozän bis unteres Pleistozän)

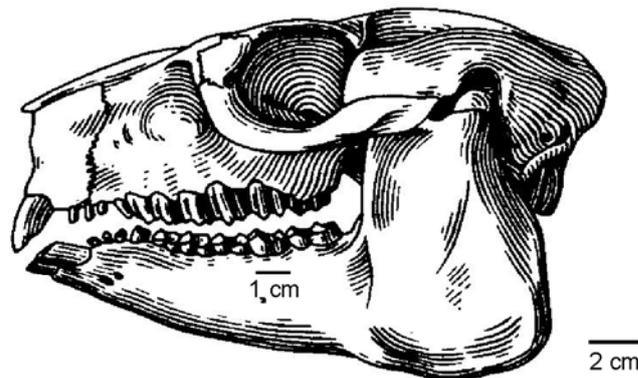
(Abb. 1)

<p><i>Eohegetotherium</i> <i>Eopachyrucos</i> <i>Pseudopachyrucos</i> <i>Getotherium</i> <i>Tegetotherium</i></p> <p>Archaeohyracidae <i>Eohyrax</i> <i>Pseudhyrax</i> <u><i>Protarchaeohyrax</i></u> (=<i>Bryanpattersonia</i>) <u><i>Archaeohyrax</i></u></p>	<p>Hegetotheriidae Pachyrukhinae <i>Propachyrucos</i> <i>Prosotherium</i> <u><i>Pachyrukhos</i></u> <u><i>Paedotherium</i></u> <u><i>Tremacyllus</i></u> <i>Raulringueletia</i></p> <p>Hegetotheriinae <i>Ethegetotherium</i> <i>Prohegetotherium</i> <u><i>Hegetotherium</i></u> <u><i>Pseudohegetotherium</i></u> <i>Hemihegetotherium</i></p>
---	---

Die hypsodonte bis euhypsodonte Bezahnung variiert von vollständig (3.1.4.3./3.1.4.3.) bis auf (1.0.3.3./2.0.3.3.) reduziert (THENIUS, 1989) (Abb. 39). Der I1 ist vergrößert und buccolingual abgeflacht. P3-M3 sind imbricat angeordnet, wobei das Parastyl nach mesial ausgezogen ist. Die unteren Prämolaren nehmen nach distal an Größe zu. Vorder- wie Hinterlobus werden bei den Prämolaren und auch bei den Molaren durch einen Sulcus externus voneinander getrennt (PAULA COUTO, 1979b).

Im folgenden wird von dem bisherigen Schema der Schmelzbeschreibung (erst oberer, dann unterer Molar) abgewichen. Da sich bei den Hegetotheria deutlich Luv- und Lee-Seite anhand des Schmelzmusters voneinander differenzieren lassen, wird jeweils erst die Luv-Seite des oberen- und unteren Molaren beschrieben, anschließend die Lee-Seite der entsprechenden Molaren.

a)



b)

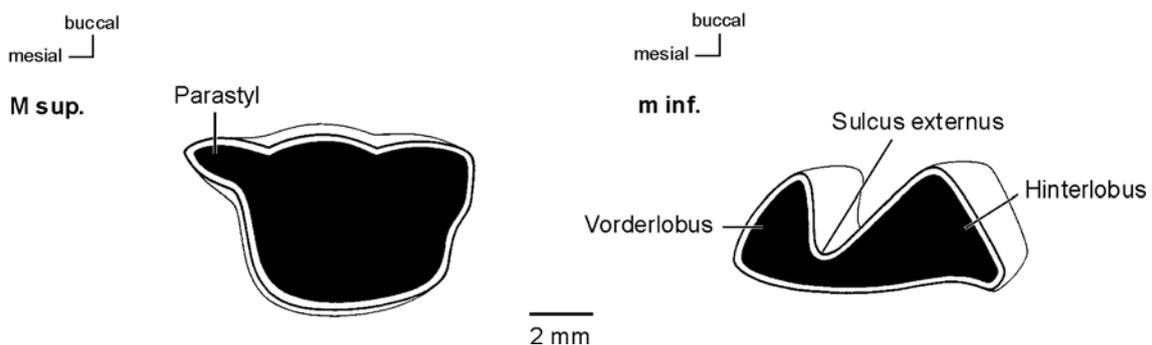


Abb. 39: *Hegetotherium* sp., **a)** Schädel lateral, **b)** Schema des oberen und unteren Molaren in occlusaler Ansicht, jeweils nach THENIUS (1989).

13.4.1 Archaeohyracidae AMEGHINO, 1897

(unteres Eozän bis oberes Oligozän, evtl. seit oberem Paläozän)

Die Bezahnung der Archaeohyracidae ist in der Regel vollständig (3.1.4.3./3.1.4.3.) und geschlossen, jedoch kann der P1 in späteren Formen fehlen, so dass sich ein Diastema entwickelt (SIMPSON, 1967). Die Incisiven werden hypsodont, die Canini sind incisiform. Die oberen Prämolaren besitzen eine annähernd dreieckige Form, im Gegensatz zu den eher trapezförmigen Molaren (Abb. 40). Der P4 ist schwach molariform. Die Lingualseite aller

oberen Backenzähne ist nach distal gezogen. Die unteren Prämolaren und Molaren zeigen ein generalisiertes Notoungulaten-Muster, jedoch ist der Entoconid vergrößert und zumindest eine Fossette des Talonids geschlossen (SIMPSON, 1967). Die Backenbezaehlung ist hypsodont und es kommt zur Ausbildung von Zement.

13.4.1.1.1 *Protarchaeohyrax gracilis* REGUERO, CROFT, FLYNN, WYSS, 2003;

„*Bryanpattersonia sulcidens*“ AMEGHINO, 1902

(mittleres Eozän bis unteres Oligozän)

(Abb. 40-41; Taf. 17, Fig. 2-3)

Aufgrund charakteristischer Merkmale der Bezaehlung revidierte SIMPSON (1967) einige bis dahin *Archaeohyrax* zugeordnete Arten und stellte die Gattung *Bryanpattersonia* auf. Nach neusten Untersuchungen von REGUERO et al. (2003) und CROFT et al. (2003) ist der Gattungsname *Bryanpattersonia* jedoch ungültig. REGUERO et al. (2003) stellten daher eine neue Gattung *Protarchaeohyrax* auf. Vermutlich gehört die von SIMPSON (1967) beschriebene Art *Bryanpattersonia sulcidens* nun zu *Protarchaeohyrax gracilis* (Abb. 40). Bis zur eindeutigen Klärung werden in dieser Arbeit beide Namen verwendet.

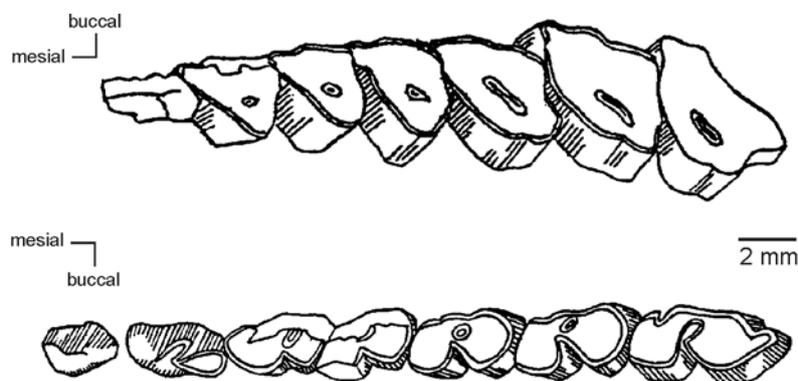


Abb. 40: *Bryanpattersonia sulcidens*, oben: P1-M3, occlusal, unten: p1-m3, occlusal, nach SIMPSON (1967).

untersuchtes Material: m inf., Deseadan, Gran Barranca, Chubut, Argentinien, KOE 2843.

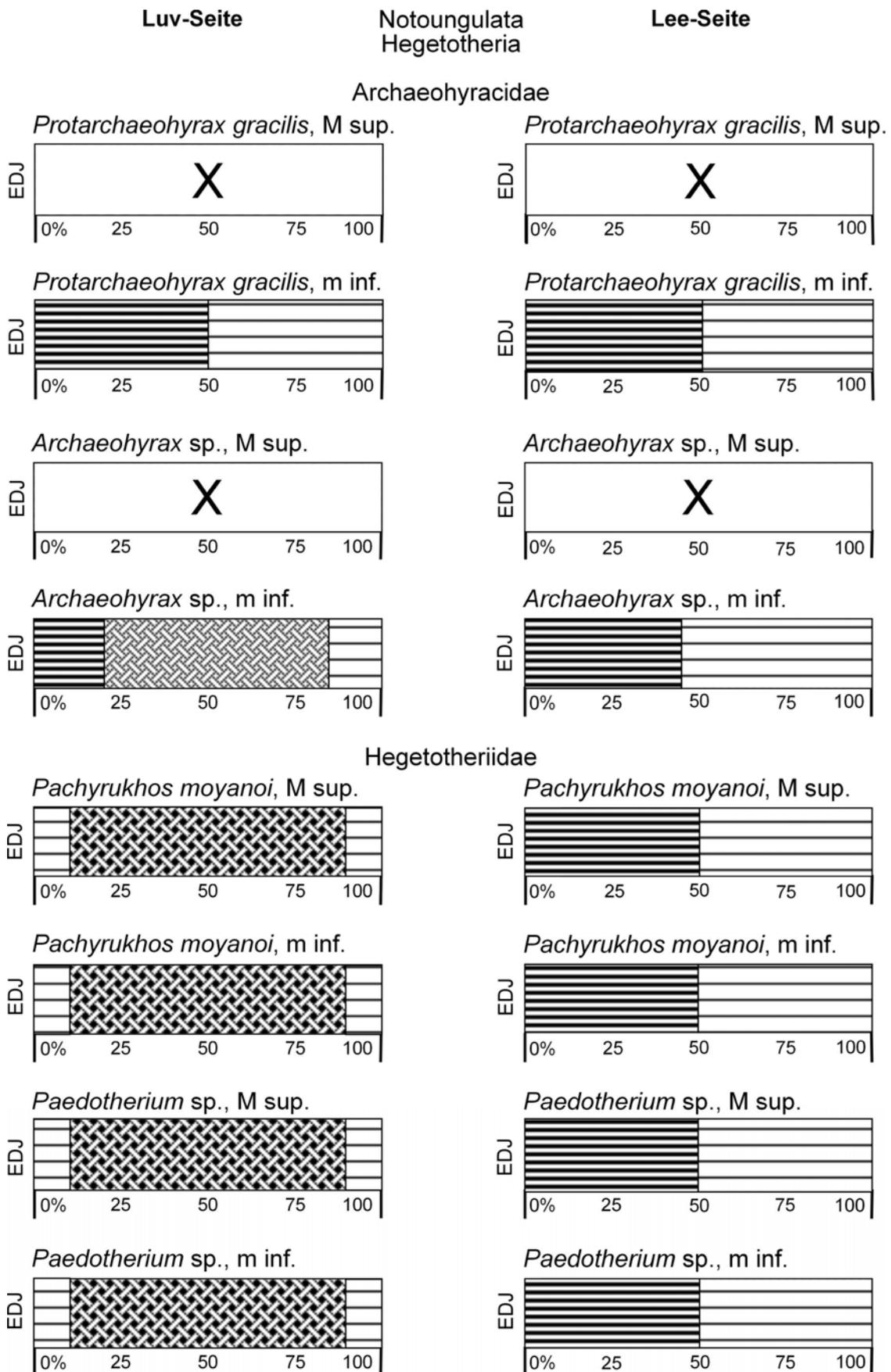


Abb. 41: Schmelzdiagramme der Notoungulata: Typotheria: Intertheriidae (Fortsetzung), Mesotheriidae. Erläuterung der Symbole siehe Abb. 16 (S. 36).

Innerhalb dieser sehr frühen Gattung konnte noch keine Differenzierung des Schmelzmusters in Luv- und Lee-Seite nachgewiesen werden, daher trifft die Beschreibung auf beide Seiten zu.

untere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	Luv ca. 185µm, Lee ca. 275µm
Prismenquerschnitt:	lanzettförmig/oval bis rundlich
Schmelzoberfläche:	glatt

Das Schmelzband dünnt im mesialen und distalen Bereich stark aus, hier kann es auch zu Unterbrechungen kommen.

Der Schmelz ist aus zwei gleich dicken Zonen aufgebaut, einer inneren aus mRE (ca. 50%) und einer äußeren aus RE (ca. 50%). In der inneren Zone sind die Prismen mit ca. 60° steil inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM verläuft in annähernd rechtem Winkel zu den Prismen. Im Transversalschnitt stehen die Prismen in radialen Reihen zwischen der dicken IPM. Der mRE scheint auf der lingualen Luv-Seite deutlicher ausgeprägt zu sein als auf der Lee-Seite. Zur Außenkante hin beschreiben die Prismen einen leicht konkaven Bogen, so dass sie ab der Schmelzmitte schwächer inkliniert sind und mit einem Winkel von ca. 15° auf die Schmelzaußenseite treffen. Die IPM verläuft hier parallel zu den Prismen.

In dem sinistralen m inf. treten deutliche Hypoplasien auf.

13.4.1.1.2 *Archaeohyrax* sp. AMEGHINO, 1897

(oberes Oligozän)

(Abb. 41; Taf. 17, Fig. 4-5)

untersuchtes Material: m3, Deseadan, Loc.: Camino Bajada del Diablo, Chubut, Argentinien, MLP: 89-XI-15-5, KOE 3710.

Luv-Seite:	untere Molaren
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 630µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	nur schwach unter Auflicht erkennbar, daher nicht

	messbar
Inklination der HSB:	nicht messbar (s. o.)
Prismenquerschnitt:	lanzettförmig/oval bis rundlich
Zement:	ca. 85µm
Schmelzoberfläche:	glatt

Der Zahn ist diagenetisch verändert, so dass die Mikrostrukturen z. T. nur schlecht erkennbar sind. Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus mRE (ca. 20%), HSB (ca. 65%) und einer äußeren Zone aus RE (ca. 15%). In der inneren Zone sind die Prismen mit ca. 50° steil inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM steht annähernd im rechten Winkel zu den Prismen. Der Winkel, in dem sich die HSB überkreuzen, ist äußerst schwach und nur unter dem Auflichtmikroskop zu erkennen. Daher können keine Angaben über die Anzahl der beteiligten Prismen oder die Inklination der Bänder gegeben werden. Auch scheinen die Bänder nicht durchgehend auf der gesamten Luv-Seite ausgebildet zu sein. In der äußeren Zone haben die Prismen eine negative Inklination von ca. 30°, die IPM verläuft vermutlich spitzwinklig-anastomosierend zu den Prismen.

Lee-Seite:	untere Molaren
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 455µm
Prismenquerschnitt:	lanzettförmig/oval bis rundlich
Zement:	ca. 70µm
Schmelzoberfläche:	glatt

Der Schmelz ist aus zwei Zonen aufgebaut, einer inneren aus mRE (ca. 45%) und einer äußeren aus RE (ca. 65%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 50° steil inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM steht annähernd rechtwinklig zu den Prismen. Die Prismen beschreiben einen konvexen Bogen, so dass in der äußeren Zone nach cervical umbiegen und mit einer negativen Inklination von ca. 30° auf die Schmelzaußenseite treffen. Die Ausrichtung der IPM ist, wie bereits auf der Luv-Seite, aufgrund diagenetischer Veränderungen des Schmelzes im Außenbereich nicht näher erkennbar.

Auf beiden Seiten des Zahnes sind deutliche Retziuslinien ausgebildet, die in einem Winkel von ca. 30° auf die Außenkante treffen und damit sehr flach einfallen.

13.4.2 Hegetotheriidae AMEGHINO, 1894

(mittleres Eozän bis oberes Pliozän, evtl. bis unteres Pleistozän)

Die Bezahnung ist vollständig (3.1.4.3./3.1.4.3.), jedoch können I2-P1 sowie i3-p1 reduziert sein oder fehlen (PASCUAL, 1966). Im Vordergebiss sind I1 und i1-2 vergrößert und euhypsodont. P3-4 sind molariform, die Molaren besitzen eine elliptische bis dreieckige Form. Die oberen Backenzähne sind konvex nach lingual gebogen und haben im allgemeinen keine linguale Einfältelung (PASCUAL, 1966). Die unteren Molaren sind leicht imbricat angeordnet, m1-2 sind bilobat mit einem Sulcus auf der buccalen Seite, der m3 ist trilobat (REGUERO, 1998). Die euhypsodonten Backenzähne bilden Zement aus (CIFELLI, 1993).

13.4.2.1 Pachyrukhinae LYDEKKER, 1894

(oberes Oligozän bis oberes Pliozän, evtl. bis unteres Pleistozän)

Die Zahnformel der Pachyrukhinae ist im Gegensatz zu den Hegetotheriinae reduziert auf (1.0.4-3.3./2.0.4-3.3), wodurch ein breites Diastema entsteht (PASCUAL, 1966).

13.4.2.1.1 *Pachyrukhos moyanoi* AMEGHINO, 1885

(unteres bis mittleres Miozän)

(Abb. 41; Taf. 17, Fig. 6-8; Taf. 18, Fig. 1)

untersuchtes Material: M sup., Fm.: Santacrucian, Argentinien, MLP 12-1988, KOE 3742; m inf., Fm.: Santacrucian, Loc.: Barrancas del Santa Cruz, Argentinien, MLP 12-2129, KOE 3747.

Luv-Seite:	obere Molaren	untere Molaren
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 155µm;	ca. 115µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 5	ca. 5
Inklination der HSB:	ca. 25°	ca. 25°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval	rundlich bis oval
Zement:	ca. 35-90µm	nicht erhalten
Schmelzoberfläche:	glatt	glatt

Das Schmelzband der oberen und unteren Molaren ist mesial und distal unterbrochen.

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus RE (ca. 10%), HSB (ca. 80%) und einer äußeren Zone RE (ca. 10%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 50° inkliniert, die Faserrichtung der IPM steht im rechten Winkel zu den Prismen. Die HSB steigen gerade zur Außenkante hin an, wobei Prismenübertritte zwischen den einzelnen Bändern häufig sind. In der äußeren Zone besitzen die Prismen eine Inklination von ca. 20°, die IPM verläuft mit ca. 35° spitzwinklig zu den Prismen.

Die HSB weichen von ihrer normalerweise transversalen Ausrichtung ab. Die Bänder folgen annähernd der Oberflächenmorphologie des Zahns.

Im oberen Molar biegen sie jeweils an Para-, Meso- und Metastyl nach cervical, bzw. nach apikal in Richtung des ausgeprägten Para- und Metacons.

Im unteren Molar biegen die HSB - mesial beginnend - in Richtung der mesialen Spitze nach apikal. Etwa ab Mitte der lingualen Seite biegen sie wieder nach cervical, um dann in transversaler Orientierung nach distal zum Entoconid zu laufen, an dessen Ende die Bänder erneut leicht nach cervical biegen.

Lee:	obere Molaren	untere Molaren
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 150µm	ca. 155µm
Prismenquerschnitt:	jeweils in der inneren Zone oval, in der äußeren rundlich	
Zement:	ca. 240µm	nicht erhalten
Schmelzoberfläche:	glatt	glatt

Der Schmelz ist aus zwei gleich dicken Schichten aufgebaut, einer inneren aus mRE und einer äußeren aus RE. Die Prismen sind in der inneren mit ca. 65° inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM steht im rechten Winkel zu den Prismen. In der Mitte des Schmelzbandes biegen die Prismen in die Horizontale um (Inklination 0°). Gleichzeitig ändert sich die Richtung der IPM, sie verläuft ab der Schmelzmitte parallel zu den Prismen.

13.4.2.1.2 *Paedotherium* sp. BURMEISTER, 1888

(oberes Miozän bis oberes Pliozän, evtl. bis unteres Pleistozän)

(Abb. 41; Taf. 18, Fig. 2-4)

untersuchtes Material: M2, Fm.: A° Chasico, Miembro Vivero, Loc.: Bajada del Ostoros Aguas abajo, Argentinien, MLP 76-VI-12-60, KOE 3746; m1, Fm.: Hermosan, Loc.: Barrancas de Monte Hermoso, Argentinien, MLP 48-XII-16-230, KOE 3740.

Luv-Seite:	obere Molaren	untere Molaren
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 130µm;	ca. 115µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 5	ca. 5
Inklination der HSB:	ca. 25°	ca. 25°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval	rundlich bis oval
Zement:	ca. 35µm	ca. 25µm
Schmelzoberfläche:	glatt	glatt

Das Schmelzband der oberen Molaren ist mesial über ca. 240µm und distal über ca. 950µm unterbrochen. In den unteren Molaren ist es mesial über ca. 230µm unterbrochen, distal vermutlich auch, jedoch ist hier der Schmelz weggebrochen.

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren Zone aus RE (ca. 10%), HSB (ca. 80%) und einer äußeren Zone RE (ca. 10%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 50° inkliniert, die Faserichtung der IPM verläuft in einem Winkel von ca. 80° zu den Prismen. Zwischen den einzelnen HSB sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. In der äußeren Zone sind die Prismen mit ca. 50° inkliniert, die IPM verläuft mit ca. 75° spitzwinklig zu den Prismen.

Die HSB weichen von ihrer ursprünglich transversalen Ausrichtung ab. Die Bänder folgen annähernd der Oberflächenmorphologie des Kauprofils des Zahns.

Im oberen Molar biegen sie jeweils an Para-, Meso- und Metastyl nach cervical, bzw. nach apikal in Richtung des ausgeprägten Para- und Metacons.

Im unteren Molar biegen die HSB - mesial beginnend - in Richtung der mesialen Spitze nach apikal. Etwa ab Mitte der lingualen Seite biegen sie wieder nach cervical, um dann in transversaler Orientierung nach distal zum Entoconid zu laufen, an dessen Ende die Bänder erneut leicht nach cervical biegen.

Lee-Seite:	obere Molaren	untere Molaren
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 120µm;	ca.160µm
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval	rundlich bis oval
Zement:	ca. 175µm	ca. 365µm
Schmelzoberfläche:	glatt	glatt

Der Schmelz ist aus zwei gleich dicken Schichten aufgebaut, einer inneren aus mRE und einer äußeren aus RE. Die Prismen sind in der inneren Schicht mit ca. 65° steil inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM steht im rechten Winkel zu den Prismen. Ab der Schmelzmitte biegen die Prismen in die Horizontale um (Inklination 0°), die IPM verläuft nun parallel zu den Prismen.

13.4.2.1.3 Tremacyllus sp. AMEGHINO, 1891

(unteres bis oberes Pliozän, evtl. seit oberem Miozän)

(Abb. 42; Taf. 18, Fig. 5-7)

untersuchtes Material: M1, Fm.: Buenos Aires inferior, Argentinien, MLP 91-IV-5-112, KOE 3741.

Luv-Seite:	obere Molaren
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 105µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 5
Inklination der HSB:	ca. 25-30°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Zement:	ca. 20µm
Schmelzoberfläche:	glatt

Das Schmelzband ist mesial auf einer Länge von ca. 120µm unterbrochen, distal auf einer Länge von ca. 670µm.

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus RE (ca. 10%), HSB (ca. 65%) und einer äußeren Zone RE (ca. 25%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 40°

Luv-Seite

Notoungulata
Hegetotheria

Lee-Seite

Hegetotheriidae

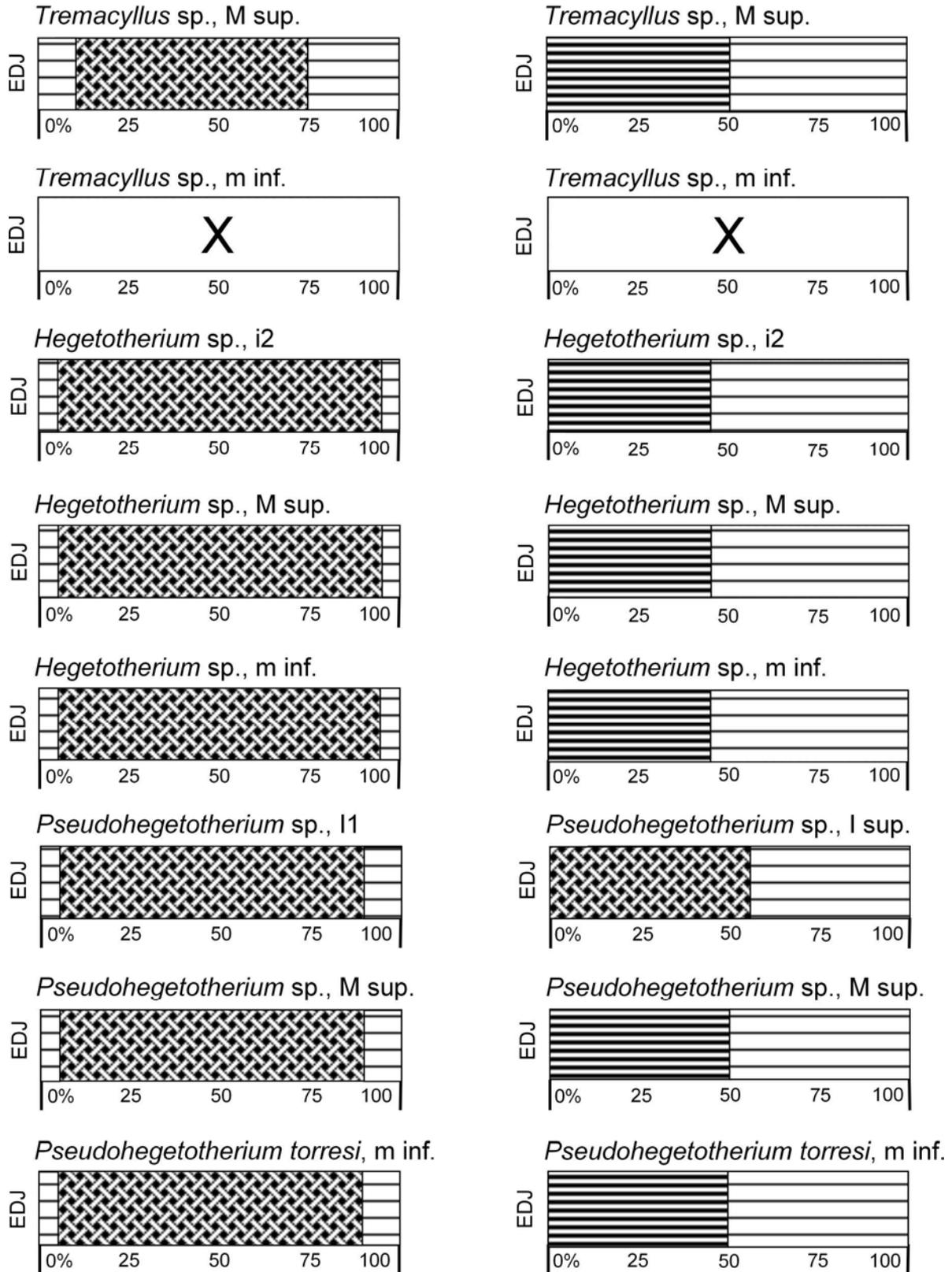


Abb. 42: Schmelzdiagramme der Notoungulata: Hegetotheria: Hegetotheriidae (Fortsetzung). Erläuterung der Symbole siehe Abb. 16 (S. 36).

inkliniert, die Faserrichtung der IPM steht etwa im rechten Winkel zu den Prismen. Die HSB steigen gerade zur Außenkante hin an, einzelne Bänder können zusammenfließen, Prismenübertritte sind häufig zu beobachten. In der äußeren Zone haben die Prismen eine Inklination von ca. 35°, die IPM verläuft mit ca. 40° spitzwinklig zu den Prismen.

Die HSB weichen von ihrer üblicherweise transversalen Ausrichtung ab. Die Bänder folgen annähernd der Oberflächenmorphologie des Zahns.

Im oberen Molar biegen sie jeweils an Para-, Meso- und Metastyl nach cervical, bzw. nach apikal in Richtung des ausgeprägten Para- und Metacons.

Im unteren Molar biegen die HSB - mesial beginnend - in Richtung der mesialen Spitze nach apikal. Etwa ab Mitte der lingualen Seite biegen sie wieder nach cervical, um dann in transversaler Orientierung nach distal zum Entoconid zu laufen, an dessen Ende die Bänder erneut leicht nach cervical biegen.

Lee-Seite:	obere Molaren
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 130µm
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval
Zement:	ca. 285µm
Schmelzoberfläche:	glatt

Der Schmelz besteht aus zwei gleich dicken Schichten, einer inneren aus mRE und einer äußeren aus RE. Die Prismen sind in der inneren Schicht mit ca. 55° inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM steht rechtwinklig zu den Prismen. Ab der Schmelzmitte biegen die Prismen in die Horizontale um (Inklination 0°), gleichzeitig verändert sich die Ausrichtung der IPM, die nun parallel zu den Prismen verläuft.

13.4.2.2 Hegetotheriinae AMEGHINO, 1894

(mittleres Eozän bis oberes Miozän)

Die Zahnformel der Hegetotheriinae ist vollständig (3.1.4.3./3.1.4.3.), wobei im Vordergebiss die I2-C sowie i3-c sehr klein sind (PASCUAL, 1966) (Abb. 39).

13.4.2.2.1 *Hegetotherium* sp. AMEGHINO, 1887

(unteres bis mittleres Miozän)

(Abb. 39; 42; Taf. 18, Fig. 8; Taf. 19, Fig. 1-4)

untersuchtes Material: M sup., Fm.: "Astrapothericulense" (?Santacrucian), Loc.: Ea La Bajada, Argentinien, MLP 84-III-8-12, KOE 3734; Fm.: Santacrucian, Loc.: Sta. Cruz, Argentinien, KOE 3744; i2, m inf., Fm.: "Astrapothericulense" (?Santacrucian), Loc.: Ea La Bajada, Argentinien, MLP 84-III-8-12, KOE 3736, KOE 3735.

Das Schmelzband des i2 ist mesial auf einer Länge von ca. 160µm unterbrochen, distal auf ca. 330µm. Auch die Molaren zeigen Schmelzbandunterbrechungen: M sup.: mesial ca. 75µm, distal ca. 220µm; m inf.: mesial ca. 225µm, distal ca. 75µm.

Luv-Seite:	i2	M sup.	m inf.
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 265µm	ca. 295µm	ca. 280µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 6	ca. 7	ca. 7
Inklination der HSB:	ca. 30°	ca. 40°	ca. 40°
Prismenquerschnitt:	jeweils rundlich bis oval		
Zement:	nicht erhalten	ca. 45µm	ca. 55µm
Schmelzoberfläche:	glatt	glatt	glatt

Da der i2 stark diagenetisch verändert ist, beruhen die angegebenen Werte für diesen Zahn auf Schätzungen.

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus RE (ca. 5%), einer dominierenden aus HSB (ca. 90%) sowie einer äußeren Zone RE (ca. 5%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 45° inkliniert, die Faserrichtung der IPM steht im rechten Winkel zu den Prismen. Die HSB steigen gerade zur Außenkante hin an, zwischen den einzelnen Bändern sind Prismenübertritte zu beobachten. In der äußeren Zone besitzen die Prismen eine Inklination von ca. 40°, die IPM verläuft etwa rechtwinklig zu den Prismen.

Da der i2 stark diagenetisch verändert ist, beruhen die angegebenen Werte für diesen Zahn auf Schätzungen.

In den Molaren weichen die HSB deutlich von ihrer ursprünglich transversalen Ausrichtung ab. Die Bänder folgen annähernd der Oberflächenmorphologie des Zahns.

Im oberen Molar biegen sie jeweils an Para-, Meso- und Metastyl nach cervical, bzw. nach apikal in Richtung des ausgeprägten Para- und Metacons.

Im unteren Molar biegen die HSB - mesial beginnend - in Richtung der mesialen Spitze nach apikal. Etwa ab Mitte der lingualen Seite biegen sie wieder nach cervical, um dann in transversaler Orientierung nach distal zum Entoconid zu laufen, an dessen Ende die Bänder erneut leicht nach cervical biegen.

Im i2 konnte diese Abweichung aufgrund von Materialknappheit nicht überprüft werden.

Lee-Seite:	i2	M sup.	m inf.
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 290µm	ca. 315µm	ca. 265µm
Prismenquerschnitt:	jeweils rundlich bis oval		
Zement:	nicht erhalten	ca. 185µm	nicht erhalten
Schmelzoberfläche:	glatt	glatt	glatt

Der Schmelz ist aus zwei gleich dicken Zonen aufgebaut einer inneren aus mRE und einer äußeren aus RE. In der inneren Zone sind die Prismen mit ca. 60° inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM steht rechtwinklig zu den Prismen. Bedingt durch die dicke IPM sind die Prismen hier stark eingeeengt und besitzen einen ovalen Querschnitt. In der Schmelzmitte biegen die Prismen in die Horizontale und treffen mit leicht negativer Inkliniation von ca. 10-20° auf die Außenkante. Ab der Schmelzmitte ändert sich mit den Prismen auch die Ausrichtung der IPM, die in der äußeren Zone parallel zu den Prismen verläuft.

Im äußeren Bereich zeigt der i2 starke diagenetische Veränderungen. Des weiteren sind deutliche Retziuslinien vorhanden.

13.4.2.2.2 *Pseudohegetotherium torresi* CABRERA & KRAGLIEVICH, 1931;

***Pseudohegetotherium* sp.** CABRERA & KRAGLIEVICH, 1931

(oberes Miozän)

(Abb. 42; Taf. 19, Fig. 5-8; Taf. 20, Fig. 1)

untersuchtes Material: *Pseudohegetotherium* sp.: I1, Fm.: Chasicoan, Loc.: Chasicó, Pto. Villarino, Prov. Buenos Aires, Argentinien, MLP 26-III-10-33, KOE 3753; M sup., Fm.

Chasicoan, Loc.: Chasicó, Argentinien, MLP: 76-VI-12-57, KOE 3745; *Pseudohegetotherium torresi*: m inf., Fm.: Chasicoan, Loc.: Chasicó, Campo Stefanazzi, Argentinien, MLP 55-IV-28-7, KOE 3743.

Luv-Seite:	I1	M sup.	m inf.
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 165µm	ca. 315µm	ca. 265µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 7	ca. 7	ca. 7
Inklination der HSB:	ca. 35-40°	ca. 35-40°	ca. 35-40°
Prismenquerschnitt:	jeweils rundlich bis oval		
Zement:	nicht erhalten	ca. 185µm	nicht erhalten
Schmelzoberfläche:	glatt	glatt	glatt

Das Schmelzband des I1 ist mesiolingual unterbrochen, auch reicht es buccal wesentlich weiter nach cervical als auf der Lingualseite. Die oberen Molaren sind mesial wie distal auf ca. 1/3 der Länge unterbrochen. In den unteren Molaren dünnt der Schmelz nach mesial und distal bis auf ca. 190µm aus.

Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus RE (ca. 5%), HSB (ca. 85%) und einer äußeren aus RE (ca. 10%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 60-65° inkliniert, die Faserrichtung der IPM steht im rechten Winkel zu den Prismen. Die HSB steigen gerade nach außen hin an, zwischen den einzelnen Bändern sind häufig Prismenübertritte zu beobachten. In der äußeren Zone sind die Prismen mit ca. 40° inkliniert, die IPM verläuft mit ca. 55° spitzwink zu den Prismen.

Die HSB weichen von ihrer üblicherweise transversalen Ausrichtung ab. Die Bänder folgen annähernd der Oberflächenmorphologie des Zahns.

Beim I1 biegen sie - von occlusal ausgehend - diagonal nach distal-cervical in einem Winkel von ca. 30°.

Im oberen Molar biegen die Bänder jeweils an Para-, Meso- und Metastyl nach cervical bzw. nach apikal in Richtung des ausgeprägten Para- und Metacons.

Im unteren Molar biegen die HSB - mesial beginnend - in Richtung der mesialen Spitze nach apikal. Etwa ab Mitte der lingualen Seite biegen sie wieder nach cervical, um dann in transversaler Orientierung nach distal zum Entoconid zu laufen, an dessen Ende die Bänder erneut leicht nach cervical biegen.

Da sich die Lee-Seite des I1 von der Lee-Seite der Molaren unterscheidet, wird diese hier separat beschrieben.

Lee-Seite:	I1
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 175µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 6
Inklination der HSB:	ca. 35°
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval, z. T. schwach sechseckig
Zement:	ca. 145µm
Schmelzoberfläche:	glatt

Der Schmelz ist aus zwei Zonen aufgebaut, einer inneren aus HSB (ca. 55%) und einer äußeren Zone aus RE (ca. 45%). Die HSB verlaufen gerade, sie sind jedoch deutlich schwächer ausgebildet als auf der Luv-Seite. In der äußeren Zone besitzen die Prismen eine Inklination von 0°, die Faserrichtung der IPM verläuft parallel zu den Prismen.

Lee-Seite:	obere Molaren	untere Molaren
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 315µm	ca. 265µm
Prismenquerschnitt:	rundlich bis oval	rundlich bis oval
Zement:	ca. 185µm	nicht erhalten
Schmelzoberfläche:	schwache longitudinale Riefen, im Transversalschnitt leicht wellig	starke longitudinale Berippung, im Transversalschnitt deutliche Wellen, die leicht in ihrer Größe variieren

Der Schmelz ist aus zwei gleich dicken Schichten aufgebaut, einer inneren aus mRE sowie einer äußeren aus RE. Die Prismen sind in der inneren Schicht mit ca. 50° inkliniert, die Faserrichtung der plattigen IPM steht im rechten Winkel zu den Prismen. Ab der Schmelzmitte biegen die Prismen in die Horizontale um und neigen sich mit einer negativen Inklination von ca. 10-20° zur Außenkante. Ebenfalls ab der Mitte des Schmelzbandes verändert sich der Winkel der IPM, ihre Faserrichtung verläuft nun parallel zu den Prismen.

14. Astrapotheria LYDEKKER, 1894

(oberes Paläozän bis oberes Miozän)

Übersicht über die Ordnung

<i>Notorhinus</i>		Astrapotheriidae
<i>Blastoconus</i>		<i>Scaglia</i>
Eoastrapostylopidae		<i>Albertogaudrya</i>
<i>Eoastrapostylops</i>		<i>Astraponotus</i>
Trigonostylopidae		<i>Isolophodon</i>
<i>Tetragonostylops</i>		<i>Xenastrapotherium</i>
<i>Shecenia</i>		<i>Parastrapotherium</i>
<i>Trigonostylops</i>		<i>Uruguayatherium</i>
		<i>Astrapothericulus</i>
		<i>Astrapotherium</i>
		<i>Monoeidodon</i>

Die Astrapotheria sind überwiegend großwüchsige Formen mit Besonderheiten im Gebiss. Sie unterteilen sich in die Familien Eoastrapostylopidae, Trigonostylopidae und Astrapotheriidae (Abb. 1). Die **Eoastrapostylopidae** mit nur einer Art *Eoastrapostylops riolorensis* aus dem Riochican stellen die primitivsten und kleinsten bisher bekannten Astrapotheria dar. Sie wurden von SORIA & POWELL (1982) aufgrund eines fast vollständigen sowie eines unvollständigen Schädels aufgestellt.

Die Stellung der **Trigonostylopidae** (Riochican bis Casamayoran) zu den Astrapotheria war lange Zeit ungeklärt. Obwohl sie anfangs innerhalb der Ordnung standen, wurden sie aufgrund von Schädel- und Zahnmerkmalen von SIMPSON (1967) in eine eigene Ordnung gestellt. Spätere Untersuchungen von CIFELLI (1983), welche die Fußwurzelknochen mit einschlossen, haben jedoch gezeigt, dass die Trigonostylopidae tatsächlich in enger Beziehung zu den Astrapotheria stehen.

Die bekanntesten Vertreter der Ordnung sind die **Astrapotheriidae**, die in ihrem Körperbau den heutigen Rhinocerotiden ähneln. Sie sind aus dem Deseadan sowie aus späteren Faunen überliefert (CIFELLI, 1985). Aufgrund von Besonderheiten in den Molaren wurden einige Gattungen von früheren Autoren wie SIMPSON (1948) oder MCKENNA (1981) fälschlicherweise zu den Notoungulaten gestellt. Charakteristisch sind große stoßzahnartige Canini (Abb. 43). Die Astrapotheriidae besaßen vermutlich einen Rüssel.

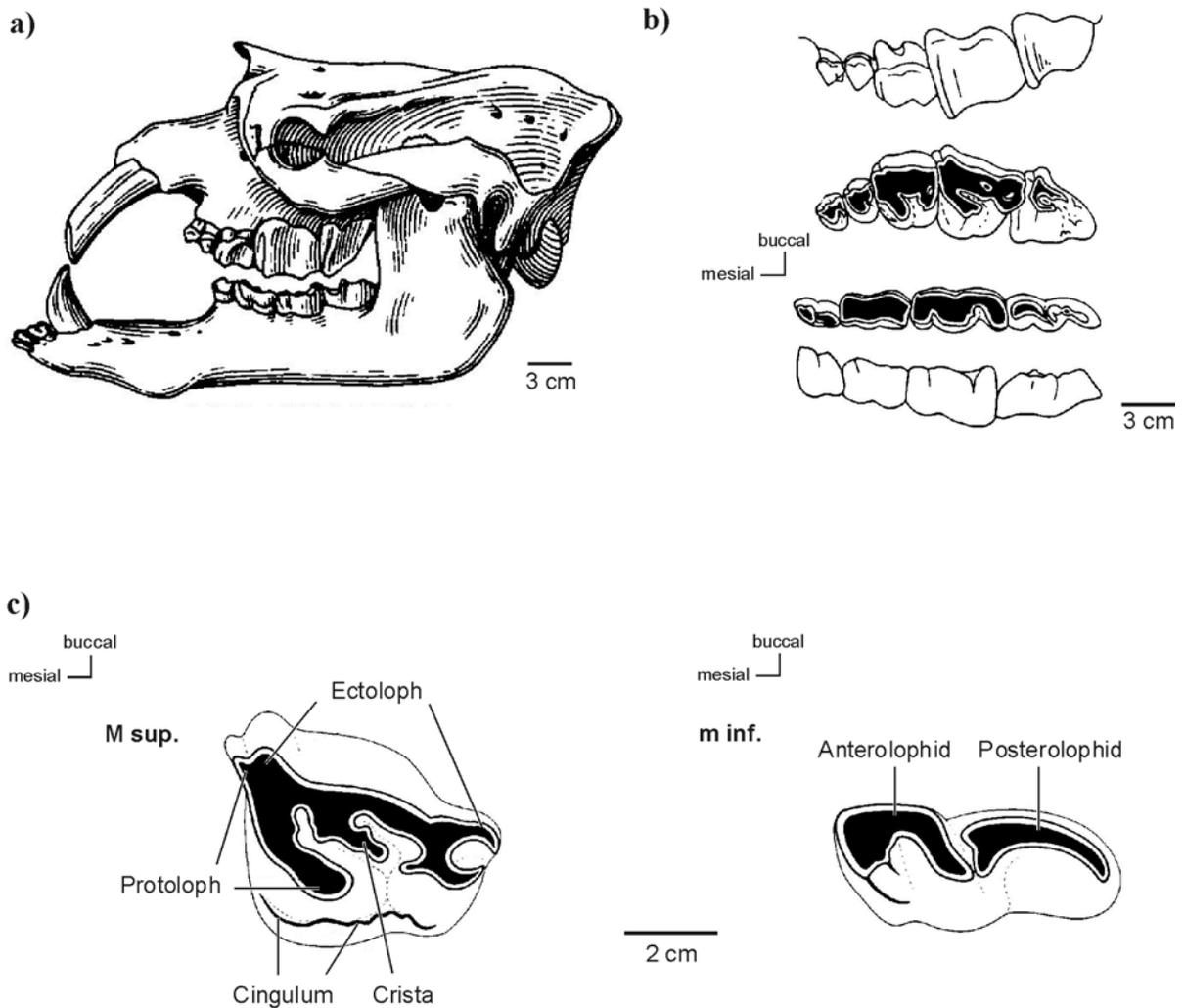


Abb. 43: a) *Astrapotherium* sp., Schädel lateral. b) *Astrapotherium magnum*, oben: P3-M3, buccal und occlusal, unten: m4-m3, occlusal und buccal. c) *Astrapotherium* sp., Schema des oberen und unteren Molaren in occlusaler Ansicht. Jeweils nach THENIUS (1989).

Die Bezahnung der Astrapotheria ist reduziert auf (0.1.4-2.3./2-3.1.4-1.3.) und überwiegend brachyodont. Obere und untere Canini werden enorm vergrößert und in späteren Formen wurzellos (SIMPSON, 1967). Nach den Canini schließt sich ein breites Diastema an. Die unteren Molaren sind allgemein lophodont, der Entoconid verschmilzt in höher entwickelten Formen mit dem Hypolophid (SIMPSON, 1967).

Da sich obere und untere Molaren in ihren Schmelzmustern nicht voneinander unterscheiden, werden sie hier jeweils zusammengefasst. Luv- und Lee-Seite sind ebenfalls gleich ausgebildet, so dass die Beschreibung für beide Seiten gilt.

14.1.1 Trigonostylopidae AMEGHINO, 1901

(oberes Paläozän bis mittleres Eozän)

Die unteren Incisiven sind klein und einlobig, die Canini sind bereits vergrößert, jedoch bewurzelt. Der obere und untere erste Prämolare wird reduziert und kann in einigen Fällen fehlen (SIMPSON, 1967) (Abb. 44). Die Backenbezahnung ist brachyodont, die Form der flachen oberen Molaren ist leicht dreieckig bis viereckig (PAULA COUTO, 1979a). Der Protoloph ist nur schwach entwickelt, der Metaloph ist kurz, wenn überhaupt vorhanden. Der Hypocon ist im allgemeinen vom Trigon isoliert und besitzt auch keine Verbindung zum Metaloph (SIMPSON, 1967). Die unteren Molaren sind unvollständig lophodont, der anteriore Loph des Trigonids ist kurz (SIMPSON, 1967).

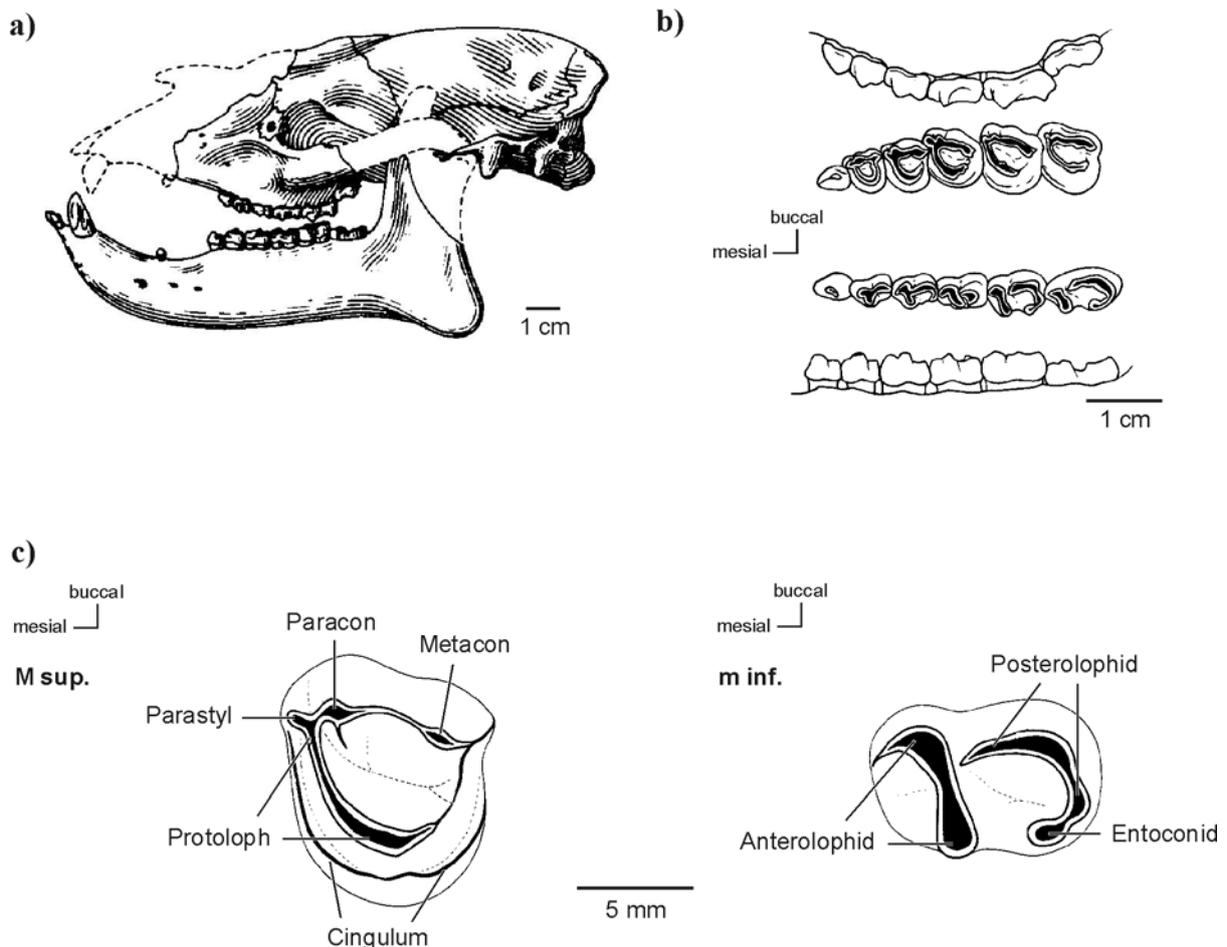


Abb. 44: a) *Trigonostylops* sp., Schädel lateral. b) *Trigonostylops wortmani*, oben: P2-M2, buccal und occlusal, unten: p2-m3, occlusal und buccal. c) *Trigonostylops* sp., Schema des oberen und unteren Molaren in occlusaler Ansicht. Jeweils nach THENIUS (1989).

14.1.1.1.1 *Trigonostylops* sp. AMGEHINO, 1897

(unteres bis mittleres Eozän)

(Abb. 44-45; Taf. 20, Fig. 2-7)

untersuchtes Material: M sup., Fm.: ?Notostyloplan, Loc.: Pampa de M. Santísima, Chubut, Argentinien, MLP: 52-X-6-2, KOE 3838-3839; ?p inf., Fm.: Casamayoran, Loc.: Cerro Guacho, Chubut, Argentinien, MLP: 56-XII-18-187, KOE 3856; m3, Fm.: Casamayoran, Loc.: Dto. Paso de Indios, Chubut, Argentinien, MLP: 69-III-27-14, KOE 3829.

obere und untere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 600-750µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 9-10
Prismenquerschnitt:	rundlich
Schmelzoberfläche:	starke longitudinale Riefen

Der Schmelz ist aus drei Schichten aufgebaut, einer inneren aus RE (ca. 10%), vertikalen HSB (ca. 60%) und einer äußeren Schicht aus RE (ca. 30%). Die Prismen sind in der Innenschicht mit 40-45° steil inkliniert, die Faserrichtung der IPM verläuft parallel zu den Prismen. Bei den vertikalen HSB stehen die Prismen einer Lage senkrecht auf der Occlusalfläche, während die überkreuzende Lage etwa im rechten Winkel dazu verläuft und damit etwa parallel zur Occlusalfläche ausgerichtet ist. Im Longitudinalschnitt biegen die Prismenlagen, die annähernd senkrecht auf der Occlusalfläche stehen, direkt nach der inneren Schicht RE steil nach cervical um. In der äußeren Schicht verlaufen alle Prismen in annähernd horizontaler Ausrichtung parallel zur Außenkante. Auch hier verläuft die IPM parallel zu den Prismen. Im Tangentialschnitt spalten die Bänder regelmäßig auf.

In der Mitte des noch kaum in Abkantung stehenden m3 sind die Prismen im Longitudinalschnitt im inneren RE etwa senkrecht zur EDJ orientiert. Davon ausgehend läuft eine Lage Prismen direkt zur Außenkante durch, während die überkreuzende Lage innerhalb der HSB etwa im 90°-Winkel zur benachbarten Lage steht.

Im oberen Molar KOE 3839 und im m3 treten mehrfach Hypoplasien im Schmelzband auf. Dabei handelt es sich meist um Löcher.

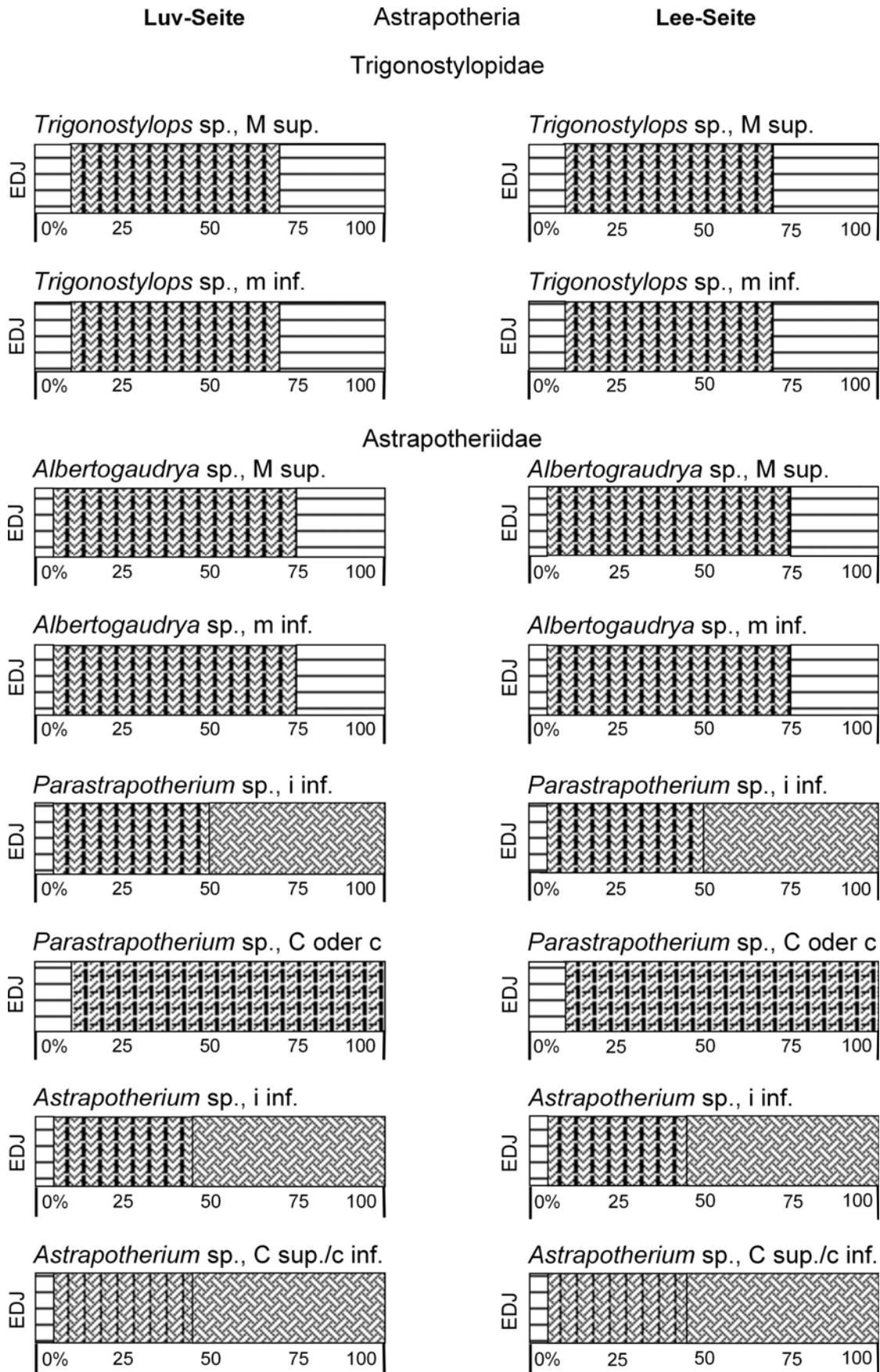


Abb. 45: Schmelzdiagramme der Astrapotheria: Trigonostylopidae, Astrapotheriidae. Erläuterung der Symbole siehe Abb. 16 (S. 36).

14.1.2 Astrapotheriidae AMEGHINO, 1887

(unteres Eozän bis oberes Miozän)

Die oberen Molaren haben trapezoidale Form und können schwach hypsodont werden (THENIUS, 1989) (Abb. 43). Sie besitzen einen gut ausgebildeten Protoloph, der Hypocon ist groß und mit dem Metacon zu einem Metaloph vereinigt (PAULA COUTO, 1979a). In späteren Formen ist eine Crista vorhanden (SIMPSON, 1967). Die unteren Incisiven sind bilobat, die unteren Molaren lophodont.

14.1.2.1.1 *Albertogaudrya* sp. AMEGHINO, 1901

(unteres Eozän)

(Abb. 45; Taf. 20, Fig. 8; Taf. 21, Fig. 1-4)

untersuchtes Material: M sup., Fm.: Casamayoran, Loc.: Ada. Batistín, Chubut, Argentinien, MLP: 61-VIII-3-386, KOE 3827; m inf., Fm.: Casamayoran, Loc.: Lag. La Bombilla, Chubut, Argentinien, MLP: 59-II-24-709, KOE 3828.

obere und untere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 1150-1250µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 6
Prismenquerschnitt:	rundlich
Schmelzoberfläche:	starke longitudinale Riefen

Der Schmelz besteht aus drei Schichten, einer inneren aus RE (ca. 5%), vertikalen HSB (ca. 70%) und einer äußeren Schicht RE (ca. 25%). Die Prismen sind in der inneren Schicht mit ca. 35° inkliniert, die Faserrichtung der IPM verläuft annähernd parallel zu den Prismen. Die vertikalen HSB überkreuzen sich im rechten Winkel, beide Lagen stehen steil auf der Occlusalfläche. Im Longitudinalschnitt biegt die eine Lage Prismen steil nach cervical um, während die überkreuzende Lage nach apikal ansteigt. Die Bänder sind durch Zwischenzonen von ca. 3-4 Prismenlagen voneinander getrennt, im Transversalschnitt verlaufen diese parallel zur Occlusalfläche. Im äußeren Bereich der HSB flachen die Bänder ab und gehen in den sich anschließenden RE über. Hier sind die Prismen mit ca. 10° sehr gering inkliniert, die IPM verläuft parallel zu den Prismen.

In dem unteren Molar treten mehrfach Hypoplasien auf. Diese liegen überwiegend im äußeren Bereich des Schmelzes. Es sind meist röhrenförmige Hohlräume; die transversal zur Zahnachse ausgerichtet sind.

14.1.2.1.2 *Parastrapotherium* sp. AMEGHINO, 1895

(oberes Oligozän)

(Abb. 45; Taf. 21, Fig. 5-7; Taf. 22, Fig. 1-7)

untersuchtes Material: i inf., Fm.: Deseadan, Loc.: El Pajarito, Chubut, Argentinien, MLP: 61-IV-11-86, KOE 3830; C oder c, FMNH: P 13341, KOE 3739.

unterer Incisiv:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 1050-1400µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 13
Prismenquerschnitt:	rundlich
Schmelzoberfläche:	longitudinale Riefen

Der Schmelz ist - nach einer dünnen inneren Schicht aus RE (ca. 5%) - aus zwei etwa gleich dicken Zonen aufgebaut, einer inneren aus vertikalen HSB (ca. 45%) und einer äußeren aus schwach ausgebildeten horizontalen HSB (ca. 50%). Die Prismen der inneren Schicht RE variieren in ihrer Inklination von ca. 20-45°, im Transversalschnitt stehen sie überwiegend steil auf der Occlusalfläche. Die Faserrichtung der IPM verläuft parallel zu den Prismen. Die sich anschließenden vertikalen HSB besitzen deutliche Zwischenzonen von ca. 3-4 Prismenlagen. Im Longitudinalschnitt verläuft die eine Prismenlage der HSB in einem Winkel von ca. 40-50° nach cervical, während die im rechten Winkel überkreuzende zweite Lage nach apikal ansteigt. Ab der Schmelzmitte findet ein abrupter Wechsel der Strukturen statt, die HSB sind nun transversal orientiert und stehen nur noch in geringem Winkel zueinander, so dass sie bei Drehung der Probe unter dem Auflichtmikroskop besser erkennbar sind als unter dem REM. Mit geringer Inklination von ca. 20° laufen die HSB zur Außenkante.

Caninus:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 450µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 7

Prismenquerschnitt:	rundlich
Schmelzoberfläche:	starke longitudinale Riefen

Der Schmelz besteht aus zwei Zonen, einer dünnen inneren aus RE (ca. 10%) und einer äußeren aus HSB (ca. 90%). Die Prismen sind in der inneren Zone mit ca. 30° negativ inkliniert, die Faserrichtung der IPM verläuft annähernd parallel zu den Prismen. Die HSB stehen im Transversalschnitt relativ steil auf der Occlusalfläche, sie zeigen jedoch keine einheitliche Ausrichtung sondern Merkmale von vertikalen als auch horizontalen HSB. Im Longitudinalschnitt sind die Bänder z. T. mit bis zu ca. 65° nach cervical inkliniert. Tangential betrachtet verlaufen die HSB im Zick-Zack Muster, auch hier variiert die Orientierung von transversal nach diagonal, wobei die vorherrschende Richtung die diagonale ist. Durch anätzen von außen tritt die diagonale Ausrichtung noch stärker hervor. Das freigesetzte Oberflächenprofil von transversalem und longitudinalem Schnitt gemeinsam in einer Probe zeigt, dass die Prismen von der EDJ aus wellenförmig zur Schmelzaußenkante verlaufen. Die dabei entstehenden Wellenberge und -täler bilden die jeweils schräg verlaufenden Bänder aus.

14.1.2.1.3 *Astrapotherium* sp. BURMEISTER, 1879

(unteres bis mittleres Miozän)

(Abb. 43; 45-47; Taf. 23, Fig. 1-7; Taf. 24, Fig. 1-8)

untersuchtes Material: i inf., Fm.: Deseadan, Loc.: Cerro AMEGHINO, Ea. Santa Cruz, Argentinien, MLP: 84-11-17-13, KOE 3857; C sup., Fm.: Santacrucian, Loc.: Ea. La Costa, Argentinien, KOE 3738; c inf., Fragment, Fm.: Santacrucian, Loc.: Argentinien, MLP: 12-1069, KOE 3728, MLP: 12-1066, KOE 3836; M sup., Loc.: Barranca sur, Argentinien, KOE 3727; m2 oder 3, Loc.: Barranca sur, Argentinien, MLP: 85-VII-3-37, KOE 3737.

unterer Incisiv:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 1100-1300µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 14
Prismenquerschnitt:	rundlich
Schmelzoberfläche:	buccal schwache longitudinale Riefen, lingual glatt

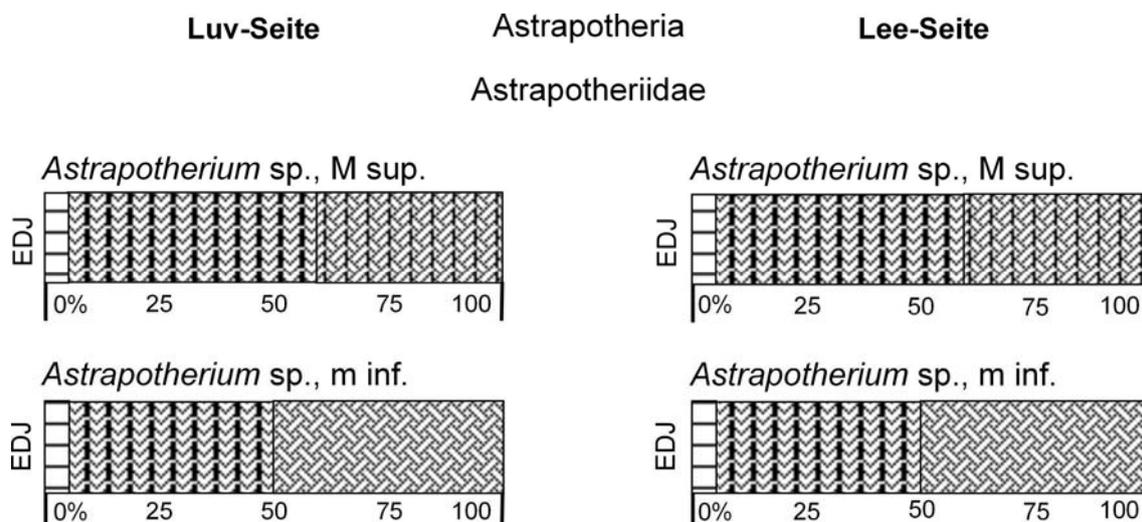


Abb. 46: Schmelzdiagramme der Astrapotheria: Astrapotheriidae (Fortsetzung). Erläuterung der Symbole siehe Abb. 16 (S. 36).

Nach einer dünnen inneren Schicht RE (ca. 5%) ist der Schmelz aus zwei Zonen aufgebaut, einer inneren aus vertikalen HSB (ca. 40%) und einer äußeren aus schwach ausgebildeten horizontalen HSB (ca. 55%). Die Prismen in der inneren Schicht sind mit ca. 40° inkliniert, die Faserrichtung der IPM verläuft parallel zu den Prismen. Die vertikalen HSB besitzen deutliche Zwischenzonen von ca. 3-4 Prismenlagen, die transversal verlaufen. Im Longitudinalschnitt ist die eine beteiligte Prismenlage der HSB mit ca. 60° steil nach occlusal gerichtet, während die im rechten Winkel überkreuzende nach cervical läuft. In der äußeren Zone stehen die HSB in wesentlich geringerem Winkel zueinander. Es ist noch immer eine leichte vertikale Ausrichtung vorhanden, jedoch sind bei Drehung der Probe unter Auflicht transversale Bänder erkennbar.

oberer und unterer Caninus:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 750µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 6
Prismenquerschnitt:	rundlich
Schmelzoberfläche:	unregelmäßige longitudinale Riefen

Der Schmelz besteht nach einer dünnen Startzone (ca. 5%) aus zwei Zonen mit HSB, wobei die innere Zone (ca. 40%) eher den Charakter von vertikalen HSB besitzt und die äußere Zone (ca. 55%) durch horizontale HSB gekennzeichnet ist. Im Longitudinalschnitt biegen die

Bänder mit einer negativen Inklination von ca. 30° nach cervical, etwa ab der Schmelzmitte steigen sie mit ca. 10° flach nach apikal an. Die jeweiligen Prismenlagen stehen in der inneren Zone etwa im rechten Winkel zueinander, nach außen hin verringert sich dieser jedoch enorm, so dass die Bänder nicht mehr so deutlich erkennbar sind. Zwischen den HSB befinden sich Zwischenzonen aus ca. 3-4 Prismenlagen. Im Transversalschnitt wird in der inneren Zone ebenfalls die vertikale Orientierung der HSB deutlich, allerdings erscheinen die Bänder hier nicht gleichmäßig und sie stehen nicht rechtwinklig zur EDJ, wie es bei vertikalen HSB sonst üblich ist. Die horizontale Ausrichtung der HSB in der äußeren Zone tritt im tangentialen Anschnitt hervor, die Bänder können jedoch auch schwach diagonal verlaufen.

obere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 2000µm
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 15
Prismenquerschnitt:	rundlich
Schmelzoberfläche:	glatt bis leicht longitudinal gerunzelt

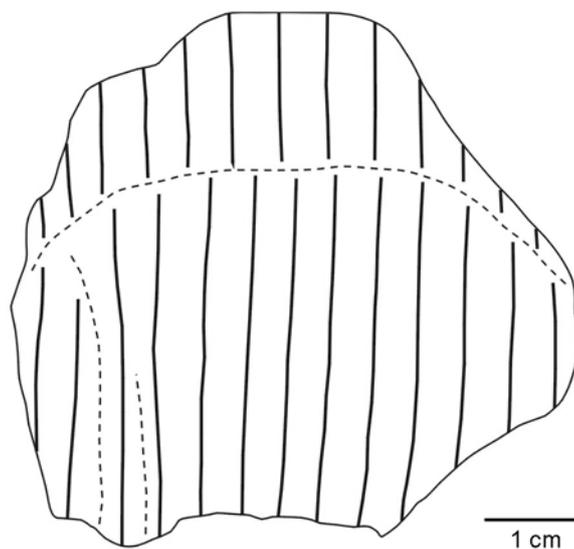


Abb. 47: Schematische Darstellung der HSB im oberen Molar von *Astrapotherium* sp. (KOE 3727), Sicht auf buccale Seite.

Der Schmelz ist nach einer geringen Startzone ausschließlich aus vertikalen HSB aufgebaut. Dennoch lassen sich zwei Schichten voneinander unterscheiden, da die Bänder in den äußeren ca. 25% in geringerem Winkel zueinander stehen. In der inneren Schicht biegt die eine

Prismenlage mit ca. 65° nach cervical, während die überkreuzende Lage dazu etwa im rechten Winkel verläuft und nach occlusal ansteigt. Zwischen den einzelnen Bändern befinden sich Zwischenzonen aus ca. 3-4 Prismenlagen, die etwa transversal verlaufen. Im äußeren Viertel ist im Transversalschnitt deutlich die vertikale Orientierung der Bänder erhalten, jedoch sind die Prismenlagen in Richtung der Horizontalen abgeflacht und insbesondere unter Aufsicht erscheinen die HSB überwiegend transversal ausgerichtet.

untere Molaren:	
Gesamtdicke des Schmelzbandes:	ca. 1800µm
Inklination der transversalen HSB:	ca. 20°
Anzahl der Schmelzprismen pro HSB:	ca. 15
Prismenquerschnitt:	rundlich
Schmelzoberfläche:	glatt bis leicht longitudinal gerunzelt

Der Schmelz ist nach einer geringen Startzone aus zwei etwa gleich dicken Zonen aufgebaut, einer inneren mit vertikalen HSB (ca. 50%) und einer äußeren mit überwiegend horizontal ausgerichteten HSB (ca. 50%). In der inneren Zone biegt die eine Prismenlage der vertikalen HSB mit ca. 65° steil nach cervical, während die etwa im rechten Winkel überkreuzende Lage nach occlusal ansteigt. Zwischen den einzelnen Bändern befinden sich Zwischenzonen aus ca. 3-4 Prismenlagen, die etwa transversal verlaufen. Ab der Schmelzmitte flachen die Bänder deutlich ab und sind überwiegend transversal orientiert und gering zur Außenkante hin inkliniert, wie aus dem Longitudinalschnitt ersichtlich wird. Die horizontalen HSB sind aufgrund ihres geringen Winkels zueinander unter dem REM kaum ersichtlich, treten aber bei Drehung der Probe unter dem Aufsichtsmikroskop hervor.

15. Diskussion

15.1 Litopterna

Die Litopterna zeigen ein annähernd einheitliches Muster in ihren Mikrostrukturen. Der Schmelz besteht hauptsächlich aus HSB mit einer dünnen inneren Zone aus mRE (Macraucheniiidae) bzw. RE (Protheroetheriidae) sowie einer äußeren Zone aus RE (Taf. 1, Fig. 1; Taf. 3, Fig. 3; Taf. 4, Fig. 7). Dabei sind Prismenübertritte zwischen den einzelnen HSB

häufig, im äußeren RE verläuft die IPM zumeist spitzwinklig-anastomosierend.

Differenzierungen von Luv- und Lee-Seite sind nur in wenigen Fällen wie bei *Thoatherium* sp. und *Proterotherium* sp. ausgebildet. Weiterhin bestehen Unterschiede in den Strukturen von oberen und unteren Molaren bei *Theosodon* sp. und *Cullinia* sp. Generell ist die Luv-Seite etwas dünner als die Lee-Seite.

Die überprüften Gattungen der verschiedenen Familien zeigen in den oberen und unteren Molaren eine auffallende Abweichung von den normalerweise horizontal orientierten HSB (Taf. 1, Fig. 3; Taf. 2, Fig. 4-5; Taf. 3, Fig. 5-7; Taf. 4, Fig. 4-6).

Bei den oberen Molaren biegen die HSB an Para-, Meso-, Metastyl sowie am distobuccalen Grat des Hypocons und am mesialen Grat des Paraconulus von ihrer horizontalen Ausrichtung nach cervical um (Taf. 1, Fig. 3; Taf. 2, Fig. 2; 5) Durch das ausgeprägte Relief des Ectolophs verlaufen die HSB annähernd parallel zur Occlusalfläche. Im lingualen Bereich des oberen Molars treten diese Modifizierungen nicht auf, jedoch sind die HSB lingual des Ectolophs sehr stark aufgefiedert.

Auch bei den unteren Molaren weichen die HSB z. T. deutlich von ihrer horizontalen Orientierung ab, allerdings treten die Auslenkungen nicht bei allen Gattungen auf und auch nicht an den gleichen Stellen des Zahns. Bei *Licaphrium* sp. beispielsweise, biegen die HSB etwa mittig an Meta-, Hypo- sowie Entolophid nach occlusal (Taf. 3, Fig. 5-7). Diese Umbiegung erfolgt nur im apikalen Bereich, weiter cervical sowie am Cingulum verlaufen die Bänder horizontal. Als weitere Besonderheit sind die aufsteigenden HSB lediglich lingual vorhanden, buccal verlaufen sie ausschließlich horizontal.

15.1.1.1 Macraucheniidae

Macrauchenia patachonica wurde bereits von FORTELIUS (1985) untersucht, jedoch bleibt unklar, welche Zahnposition er betrachtet hat. Für seine Untersuchungen benutzte er zwei Methoden, einerseits die einfache Lichtmikroskopie und andererseits die „tandem scanning reflected light microscopy“ (TSRLM). Letztere erlaubt die Fokussierung auf eine sehr eng begrenzte Fläche bei gleichzeitigem Ausschluss von Reflexionen. Die Brennebene kann innerhalb des Objekts in ihrer vertikalen Höhe verschoben werden, so dass man einen Eindruck der dreidimensionalen Strukturen erhält (FORTELIUS, 1985). Technische Details dieser Methode werden von BOYDE et al. (1983) gegeben. Zahnschnitte wurden von FORTELIUS (1985) nicht angefertigt, er gibt auch keine Beschreibung des Schmelzes an sondern erwähnt lediglich, dass bei *M. patachonica* die HSB möglicherweise entlang der Zahnhöcker herabgebogen sind (Abb. 48).



Abb. 48: Stark schematisierte Darstellung von modifizierten HSB nach FORTELIUS (1985). **a)** Horizontal konvex umbiegende HSB, die in grob der Zahnmorphologie folgen. **b)** Horizontal konkav umbiegende HSB, die Richtung Occlusalfläche gebogen sind.

Eigene Untersuchungen konnten innerhalb der Macraucheniiidae an einer Gattung der Cramaucheniinae (*Theosodon* sp.) und vier Gattungen der Macraucheniiinae (*Licaphrium* sp., *Diadiaphorus* sp., *Thoatherium* sp., *Proterotherium* sp.) durchgeführt werden. Hervorzuheben ist die Entwicklung von mRE in den schwach hypsodonten Formen (Taf. 3, Fig. 3-4). Dabei zeigt sich in der Bezahnung von *Theosodon* sp. (Cramaucheniinae) eine Differenzierung des Schmelzmusters von oberen und unteren Molaren. Die oberen Molaren bestehen zu über 90% aus HSB mit einer dünnen inneren Zone aus RE mit Tendenz zu mRE (Taf. 1, Fig. 1; 4). Die unteren Molaren hingegen sind aus drei Zonen aufgebaut, in denen ebenfalls eine dünne innere Zone RE vorliegt, auch hier mit Tendenz zu mRE. Mittig dominieren HSB, jedoch schließt sich nach außen eine weitere Zone von ca. 20-30% RE an. Diesem Muster entspricht auch *Cullinia* sp. (Macraucheniiinae). Die weiteren untersuchten Gattungen der Macraucheniiinae zeigen ein einheitliches Muster aus drei Zonen, einer inneren aus mRE (ca. 10-25%), daran anschließend HSB (ca. 55-65%) und einer äußeren Zone RE (ca. 15-25%).

15.1.1.2 Proterotheriidae

Aus der Familie der Proterotheriidae wurden mehrere Gattungen (*Licaphrium* sp., *Diadiaphorus* sp., *Thoatherium* sp., *Proterotherium* sp.) überprüft. Sie zeigen mit Ausnahme von *Proterotherium* sp. ebenfalls ein aus drei Zonen bestehendes Schmelzmuster, in welchem HSB überwiegen (Taf. 4, Fig. 5-7; Taf. 5, Fig. 5). Dabei unterscheiden sich die jeweiligen Lee-Seiten der oberen als auch der unteren Molaren im Vergleich zu ihren Luv-Seiten in einer etwas dicker ausgebildeten äußeren Zone RE (Taf. 5, Fig. 6). An der EDJ beginnt eine dünne Zone mit RE (ca. 5-10%), mittig folgen HSB (Luv ca. 75-90%, Lee ca. 60-90%), nach außen hin schließt sich erneut RE an (Luv ca. 5-10%, Lee ca. 5-40%). Lediglich bei den oberen Molaren von *Thoatherium* sp. konnte bei der inneren Zone die Tendenz zum mRE festgestellt werden (Taf. 5, Fig. 2).

Wie bereits erwähnt, ist das Schmelzmuster von *Proterotherium* sp. von den übrigen Proterotheriidae leicht differenziert. Die Luv-Seiten bestehen fast ausschließlich aus HSB (ca. 90-95%), die äußerste Zone wird von RE (ca. 5-10%) gebildet. Auch auf der Lee-Seite bestehen leichte Unterschiede. Während diese bei dem oberen Molar entsprechend der übrigen Proterotheriidae aus drei Zonen besteht, fehlt bei dem unteren Molar die innere Zone aus RE, so dass die HSB hier direkt an der EDJ beginnen (Taf. 6, Fig. 1).

15.2 Notoungulata

Bislang wurden die Schmelzmikrostrukturen der Notoungulata nur stichprobenartig beschrieben, vor allem wenn mehr als eine Familie oder Unterordnung in die Untersuchung mit einbezogen wurde, (MAAS, 1989; PFRETZSCHNER, 1994; MAAS, 1997). MAAS (1989) macht nur Angaben zu den „Zonen der Prismenüberkreuzung“ der Hegetotheriidae (Hegetotheria), Intertheriidae (Tyotheria) und Toxodontidae (Toxodontia). Von PFRETZSCHNER (1994) wurden die gleichen Familien analysiert, er gibt jeweils eine kurze Charakterisierung der Schmelzmuster an. MAAS geht 1997 detaillierter auf die Notoungulaten ein und prüft die Mikrostrukturen der vier Unterordnungen folgender Gattungen, bzw. Arten: Notioprogonia: *Henricosbornia lophodonta* (Henricosborniidae), *Notostylops pendens* (Notostylopidae), Toxodontia: *Rhynchippus* sp. (Notohippidae), *Pericotoxodon platignathus* (Toxodontidae), Tyotheria: *Notopithecus adapinus*, *Miocochilius anamopodus* (Intertheriidae), *Trachytherus* sp. (Mesotheriidae), Hegetotheria: *Archaeohyrax* sp. (Archaeohyracidae) und *Hegetotherium* sp. (Hegetotheriidae). Ihr Hauptaugenmerk liegt auf der Anordnung der Prismenpackungen nach der Einteilung von BOYDE (1964; 1971). Dazu fertigte sie tangentielle Schnitte an und überprüfte die Anordnung und die Gestalt der Prismen im dentinnahen Bereich, in der Schmelzmitte und im äußeren Schmelzbereich (Abb. 6 b-c). Die Prismen müssen hierzu genau im rechten Winkel getroffen werden. Es ist jedoch nahezu unmöglich, bei einem asymmetrischen Zahn einen tangentialen Schnitt in genau solcher Position anzufertigen. Zumeist liegt ein Schnitt schief in einer der drei Raumrichtungen, so dass exakte Messungen an Prismenquerschnitten und -abständen kritisch betrachtet werden müssen. Mittels longitudinaler Schnitte geht MAAS (1997) auf Prismenüberkreuzungen ein, die Terminologie der Schmelztypen wie HSB oder Radialschmelz benutzt sie nicht. Dementsprechend unterteilt sie die Schmelzmuster in Bereiche mit deutlicher, schwächerer oder fehlender Überkreuzung. Eine detaillierte Beschreibung des gesamten Schmelzes mit

Angaben über die Schmelzdicke oder den Anteil der jeweiligen Schmelztypen fehlt gänzlich, auch Ausrichtung und Inklination von Prismen und HSB werden nicht genannt. Um den Schmelz in seiner Dreidimensionalität erfassen zu können, fehlt ebenfalls die Anfertigung von Transversalschnitten.

Eigene Untersuchungen der Notoungulata wurden an insgesamt 28 Gattungen und einer Unterfamilie aus elf Familien durchgeführt. Damit sind alle vier Unterordnungen Notioprogonia, Toxodontia, Typotheria und Hegetotheria vertreten.

Die frühen Formen zeigen die Ausbildung von HSB nur bedingt. Die Bänder stehen in sehr schwachem Winkel zueinander und sind nicht in allen untersuchten Zähnen der gleichen Gattungen gleich entwickelt, sie können teilweise auch fehlen (Taf. 6, Fig. 3; Taf. 7, Fig. 1-2). Dies deutet auf eine beginnende Entstehung der HSB aus dem primitiveren RE hin.

Höher evoluierte Taxa zeigen deutliche Unterschiede in Luv- und Lee-Seite, wobei diese Differenzierungen auf verschiedene Art erreicht werden (Taf. 18, Fig. 5-7). Dabei zeigen sowohl sehr kleine als auch sehr große Formen diese Differenzierungen. Auch ist in einigen hypsodonten Formen modifizierter Radialschmelz ausgebildet.

15.2.1 Notioprogonia

Die sehr frühen Formen der Notioprogonia aus dem oberen Paläozän bis unteren Eozän besitzen brachyodonte Bezahnung und zeigen nach eigenen Analysen deutlich eine erste Ausbildung von HSB. Diese sind u. U. sehr schwach ausgebildet und treten daher erst bei der Untersuchung unter dem Auflichtmikroskop hervor (Taf. 6, Fig. 4). Bei Betrachtung unter dem REM scheint der Schmelz ausschließlich aus Radialschmelz aufgebaut zu sein (Taf. 6, Fig. 3).

Die zwei untersuchten Gattungen, *Henricosbornia* sp. und *Notostylops* sp., aus den beiden Familien der Notioprogonia zeigen – bis auf geringe Dickenunterschiede – ein einheitliches Schmelzmuster. Luv- und Lee-Seite weisen den gleichen Aufbau in ihren Mikrostrukturen auf. Das Schmelzmuster besteht jeweils aus zwei Zonen, einer dünnen inneren aus RE und einer dominierenden äußeren aus HSB. Dabei sind die HSB generell sehr schwach entwickelt, im oberen Molar von *Notostylops* sp. konnten lediglich an der Luv-Seite nach apikal keine HSB nachgewiesen werden.

15.2.1.1 Henricosborniidae

Aus dieser Familie wurde von MAAS (1997) *Henricosbornia lophodonta* untersucht. Sie beschreibt irreguläre Prismenüberkreuzungen in Bezug auf ihre Breite und Ausdehnung sowie eine schrittweise Änderung der Orientierung der Prismenlängsachsen zwischen den Zonen. Für eigene Überprüfungen der Schmelzmikrostrukturen stand ebenfalls Material von *Henricosbornia* sp. zur Verfügung. Die oberen Molaren sind überwiegend aus HSB aufgebaut, mit einer dünnen inneren Zone aus RE (Taf. 6, Fig. 3). Die HSB sind schwach ausgebildet und unter Auflicht erkennbar. In den unteren Molaren sind ebenfalls schwach ausgebildete HSB vorhanden, aber bereits deutlicher erkennbar als in den oberen Molaren, weshalb die Bänder bereits in größerem Winkel zueinander stehen müssen.

15.2.1.2 Notostylopidae

MAAS (1997) beschreibt für *Notostylops pendens* die gleichen Strukturen wie für *Henricosbornia lophodonta*.

Auch nach eigenen Überprüfungen von *Notostylops* sp. entspricht das Schmelzmuster der Notostylopidae dem der Henricosborniidae, allerdings sind die HSB deutlicher entwickelt, die innere Zone RE der unteren Molaren ist hingegen etwas dünner ausgebildet (Taf. 6, Fig. 4).

15.2.2 Toxodontia

Für eigene Analysen stand Material aus den vier Familien Isotemnidae, Leontiniidae, Notohippidae und Toxodontidae zur Verfügung. Dabei zeichnet sich ein klarer Trend ab, von brachyodonten Molaren mit z. T. nur schwach oder gar nicht ausgebildeten HSB bis hin zu euhyposodonten Molaren mit Differenzierungen in Luv- und Lee-Seite anhand ihres Schmelzmusters. Auch kommt es zur Ausbildung von mRE und Zement.

15.2.2.1 Isotemnidae

Die Schmelzmuster der vier untersuchten Gattungen der Isotemnidae (*Isotemnus* sp., *Pleurostylodon* sp., *Periphragnis* sp., *Rhyphodon* sp.) zeigen kein einheitliches Bild. *Isotemnus* sp. besitzt eher schwach ausgebildete HSB (Taf. 6, Fig. 5-6). Die oberen Molaren

sind vollständig aus HSB aufgebaut, die unteren Molaren weisen zusätzlich eine innere und äußere Zone RE auf und die HSB als mittlere Zone machen nur ca. 50% des Schmelzes aus. Die verschiedenen Zahnproben von *Pleurostylodon* sp. präsentieren unterschiedliche Schmelzmuster. Die Mehrzahl der oberen und unteren Molaren besteht aus einer inneren Zone RE, nach außen hin schließen sich zu ca. 80% deutlich ausgebildete HSB an (Taf. 7, Fig. 2-3). Ein oberer Molar ist vollständig aus RE aufgebaut (Taf. 6, Fig. 8), in einem weiteren besteht die Tendenz zum mRE.

Der Schmelz von *Periphragis* sp. hingegen ist aus je drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus RE mit Tendenz zum mRE, in der Mitte HSB und nach außen erneut RE (Taf. 8, Fig. 1).

Dabei ist die Zone aus HSB in den oberen Molaren mit ca. 60% geringer als in den unteren Molaren, in denen die HSB einen Anteil von ca. 75% besitzen.

Überraschenderweise ist der Schmelz von *Rhyphodon* sp. ausschließlich aus RE aufgebaut (Taf. 8, Fig. 2). Lediglich in einer Probe konnten unter dem Auflichtmikroskop sehr schwache HSB entdeckt werden.

Da es sich bei den analysierten Gattungen allesamt um sehr frühe Formen aus dem Eozän handelt, liegt es nahe, dass die HSB noch nicht bei allen Taxa gut entwickelt sind. Daher weisen gleiche Gattungen durchaus unterschiedliche Entwicklungsstadien bezüglich der Schmelzmikrostrukturen auf. Da der RE den primitiven Zustand widerspiegelt, bilden sich die HSB erst noch aus diesem Typ heraus.

Pleurostylodon sp. und *Periphragis* sp. tendieren zur Ausbildung mRE an der Grenze zur EDJ (Taf. 7, Fig. 4). Die radialen Reihen, in denen die Prismen im mRE angeordnet sind, sind nicht deutlich ausgeprägt und die IPM anastomosiert zwischen den Prismenreihen häufiger als beim mRE.

15.2.2.2 Leontiniidae

Von den Leontiniidae konnte *Scarrittia canquelensis* eingehend geprüft werden. Das Schmelzmuster ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus RE, welche knapp ein Viertel der Schmelzdicke ausmacht, in der Mitte HSB und nach außen hin erneut RE (Taf. 8, Fig. 8; Taf. 9, Fig. 1). Letzterer ist in den unteren Molaren sehr dünn ausgebildet.

Bei *S. canquelensis* treten zwei Besonderheiten auf. Zum einen ist die EDJ „blumenkohlartig“ strukturiert (Taf. 9, Fig. 2-3), zum anderen biegen die HSB im unteren Molar an der buccalen Seite des Anterolophids nach cervical um (Taf. 9, Fig. 4). Aufgrund der Materialknappheit

kann jedoch nicht überprüft werden, ob diese Merkmale auch in weiteren Gattungen auftreten und für die gesamte Familie charakteristisch sind.

15.2.2.3 Notohippidae

Die Notohippidae unterteilen sich in zwei Unterfamilien, in die Rhynchippinae und die Notohippinae. Von MAAS (1997) wurde der Schmelz von *Rhynchippus* sp. (Rhynchippinae) beschrieben. Sie stellt eine innere Zone aus mRE fest und bemerkt fehlende Prismenüberkreuzung, wodurch sich *Rhynchippus* sp. von anderen Toxodontia absetzt (MAAS, 1997).

Eigene Untersuchungen konnten an Gattungen aus beiden Unterfamilien durchgeführt werden, an *Puelia plicata* und *P. coarctus* (Rhynchippinae) sowie an *Colpodon* sp. (Notohippinae). Dabei lagen von den *Puelia*-Arten nur untere Molaren vor, von *Colpodon* sp. hingegen nur ein oberer. Beide Gattungen zeigen ein unterschiedliches Schmelzmuster. Während bei *P. plicata/coarctus* der Schmelz aus zwei Zonen besteht, einer inneren aus RE und schwach ausgebildeten HSB (ca. 60%) nach außen hin (Taf. 9, Fig. 5), ist das Schmelzmuster von *Colpodon* sp. aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren und äußeren aus RE (ca. je 15%) und einer mittleren aus deutlich ausgebildeten HSB (Taf. 9, Fig. 6-7). Des Weiteren biegen die HSB mesial des Parastyls leicht nach cervical um. Da die Gattung *Puelia* sp. aus dem mittleren Eozän stammt und *Colpodon* sp. aus dem unteren Miozän ist es nicht überraschend, dass die bei *Puelia* sp. nur sehr schwach entwickelten HSB bei *Colpodon* sp. sehr deutlich ausgebildet sind.

15.2.2.4 Toxodontidae

Die Toxodontidae werden nach MCKENNA & BELL (2000) in die drei Unterfamilien Nesodontinae, Toxodontinae und Haplodontheriinae aufgeteilt. Die Schmelzmikrostrukturen der Toxodontidae, insbesondere der Nesodontinae, wurden bereits vereinzelt untersucht (FORTELIUS, 1985; KOENIGSWALD, 1988; PFRETZSCHNER, 1994; MAAS, 1997). FORTELIUS (1985) erwähnt in einer tabellarischen Übersicht das Vorhandensein von HSB für zwei Toxodontidae, *Nesodon imbricatus* und *Toxodon platensis*. Für den I1 von *Nesodon imbricatus* bemerkt KOENIGSWALD (1988) transversal orientierte HSB, die im Gegensatz zu den Prämolaren und Molaren den gesamten Schmelz durchziehen. Dies wird nach eigenen

Untersuchungen bestätigt. Für die Molaren bemerkt er lediglich HSB nahe der EDJ. PFRETZSCHNER (1994) beschreibt für die Toxodontidae *Adinotherium* sp. und *Nesodon imbricatus* ein aus drei Schmelztypen bestehendes Schmelzmuster. Demnach besteht die innere Schicht aus mRE, welche etwa bis zu Schmelzmitte reicht, gefolgt von einer Schicht HSB und nach außen hin RE. Dagegen wurde hier für *Adinotherium* sp. festgestellt, dass die innere Zone eine durchschnittliche Dicke von 5-15% besitzt, in einem Einzelfall wurden ca. 25% erreicht. Weitere Schmelzuntersuchungen wurden von MAAS (1997) an *Pericotoxodon platignathus* (Toxodontinae) durchgeführt. Sie erwähnt für den dentinnahen Schmelz die nach BOYDE (1964; 1971) klassifizierten Prismenpackungen 2 sowie mRE, in der Schmelzmitte Prismenpackung 2 als auch deutlich hervortretende Prismenüberkreuzungen und für den äußeren Schmelzbereich Prismenpackung 1 und 2.

Für eigene Untersuchungen stand Material von vier Gattungen aus zwei Unterfamilien zur Verfügung: *Adinotherium* sp. und *Nesodon* sp. (Nesodontinae) sowie *Stereotoxodon ameghinoi*, *Stereotoxodon* sp. und *Toxodon platensis* (Toxodontinae). Alle Taxa haben hypsodonte bis euhypsodonte Bezahnung, die Schmelzmuster hingegen stimmen nicht in allen Merkmalen überein. Neben Molaren standen bis auf *Stereotoxodon ameghinoi* bzw. *Stereotoxodon* sp. auch Zähne aus dem Vordergebiss zur Verfügung. Im allgemeinen ist das Schmelzmuster dreischichtig mit einer inneren Zone aus mRE, darauf folgt eine dominierende Zone aus HSB (ca. 55-85%) und nach außen hin RE (Taf. 10, Fig. 5; Taf. 11, Fig. 6; Taf. 12, Fig. 3-4).

Bei einigen Zähnen kann die Luv- und Lee-Seite anhand ihres Schmelzmusters unterschieden werden, etwa im i inf. und m inf. von *Nesodon* sp. und im m inf. von *Stereotoxodon* sp. (Taf. 12, Fig. 3-4; Taf. 12, Fig. 7; Taf. 13, Fig. 1). Die Luv-Seite des i inf. von *Nesodon* ist vollständig aus HSB aufgebaut, während die Lee-Seite aus drei Zonen besteht mit HSB in der Mitte (Taf. 11, Fig. 5-6). Sehr deutlich ist der Unterschied im m inf. von *Stereotoxodon* sp. Obwohl die Luv-Seite dreischichtig aufgebaut ist, ist sie ca. 1/3 dünner als die Lee-Seite, deren Schmelz aus zwei gleich dicken Schichten besteht (Taf. 12, Fig. 7; Taf. 13, Fig. 1). Ebenso sind die HSB in einigen Zähnen aus ihrer normalerweise transversalen Orientierung ausgelenkt und biegen nach apikal oder cervical um oder verlaufen diagonal. Die Umbiegung findet meist in oberen Molaren, vorwiegend am Ectoloph statt. Im dreieckigen I2 von *Adinotherium* sp. verlaufen die HSB auf der distalen Seite schwach diagonal, während sie auf der mesialen Seite transversal orientiert sind (Taf. 10, Fig. 1-4). Die diagonale Orientierung

wurde auch am Protoloph der oberen Molaren aller untersuchten Gattungen festgestellt (Taf. 10, Fig. 6).

Umbiegungen der Bänder nach apikal finden sich vorwiegend am Ectoloph der oberen Molaren. Hier steigen sie von mesial wie distal zur Spitze des Kaureliefs hin an, verlaufen ansonsten aber transversal (Taf. 11, Fig. 7).

Im Gegensatz dazu sind Umbiegungen der HSB nach cervical am distalen Ende Ectolophs vorhanden, wo die Bänder ebenfalls dem Verlauf der Kaumorphologie folgen (Taf. 10, Fig. 8).

15.2.3 Typotheria

Die Bezahnung ist brachyodont, bei späteren Formen hypsodont. Eigene Untersuchungen der Typotheria zeigen zumeist ein aus drei Zonen bestehendes Schmelzmuster mit einer inneren Zone aus mRE (Taf. 14, Fig. 6). Die dominierende mittlere Zone bilden die HSB mit ca. 70-80%. Bei einigen Gattungen bestehen jedoch Unterschiede, die im folgenden genannt werden.

15.2.3.1 Oldfieldthomasiidae

In der Gattung *Oldfieldthomasia* sp. aus dem unteren Eozän ist die Bezahnung brachyodont. Das Schmelzmuster besteht aus drei Zonen, einer inneren aus RE mit Tendenz zum mRE, HSB in der Mitte und nach außen hin eine weitere Zone RE. In der inneren Zone ist die IPM im Vergleich zu den Prismen zwar noch relativ dünn ausgebildet, dennoch sind die Prismen bereits in radialen Reihen angeordnet. Die HSB sind nur sehr schwach ausgebildet, sie stellen aber mit ca. 65% bereits den dominierenden Schmelztyp dar (Taf. 13, Fig. 4).

15.2.3.2 Interatheriidae

Für *Interatherium* sp. beschreibt PFRETZSCHNER (1994) horizontale, im Longitudinalschnitt leicht ansteigende HSB, die den gesamten Schmelz durchziehen. Da nach eigenen Untersuchungen drei Zonen nachgewiesen wurden, muss dem Ergebnis widersprochen werden. Weiterhin bemerkt PFRETZSCHNER (1994) eine z. T. reihige Anordnung der Prismen innerhalb der HSB, sowie plattig ausgebildete IPM, die steil gegen die Prismenrichtung geneigt ist. MAAS (1997) ordnet die beiden von ihr bearbeiteten Arten *Notopithecus adapius*

und *Miocochilius anamopodus* den Prismenpackungen 1 und 2 zu. Die Prismenüberkreuzungen sind bei *Notopithecus adapius* nur schwach ausgebildet, bei *Miocochilius anamopodus* stark (MAAS, 1997).

Nach eigenen Analysen unterscheiden sich die Notopithecinae in ihrem Schmelzmuster von den Interatheriinae, weshalb beide Unterfamilien hier gesondert diskutiert werden.

Die Notopithecinae zeigen ein Schmelzmuster das aus nur zwei Zonen besteht, einer inneren aus mRE und einer dominierenden aus HSB zur Außenkante hin (Taf. 13, Fig. 5-6). Damit bilden sie eine Ausnahme innerhalb der Interatheriidae, die ansonsten drei Zonen besitzen. Bei den unteren, schwach hypsodonten Molaren ist der mRE an der EDJ deutlicher entwickelt als die noch stärker brachyodonten oberen Molaren.

Die vier untersuchten Gattungen der Interatheriinae (*Cochilius* sp., *Plagiarthrus* sp., *Protypotherium* sp., *Interatherium* sp.) haben eine hypsodonte Bezahnung und zeigen ein einheitliches Schmelzmuster aus drei Zonen, einer inneren aus mRE, einer dominierenden mittleren Zone aus HSB sowie einer äußeren aus RE (Taf. 14, Fig. 5-6). Bei einigen Molaren sind die HSB aus der üblicherweise transversalen Orientierung ausgelenkt. Diese Umbiegung, die häufig nach cervical erfolgt, tritt bei den oberen Molaren überwiegend am Parastyl und Metastyl auf, an den unteren meist am Paracristid, Sulcus internus, Sulcus externus und Hypoconulid (Taf. 14, Fig. 7-8). Die Auslenkung kann sich auch über eine gesamte Zahnseite hinziehen, wie beispielsweise bei *Protypotherium* sp. sehr deutlich erkennbar ist (Taf. 14, Fig. 7). Auffälligerweise folgen die HSB annähernd dem Abrasionsmuster der Zahnkrone, so dass sie etwa parallel zu diesem stehen.

15.2.3.3 Mesotheriidae

PFRETZSCHNER (1994) stellt im Schmelz von *Trachytherus* sp. deutliche Abweichungen zu den übrigen Typotheria fest. Er beschreibt eine innere Schicht aus mRE, der ab der Schmelzmitte in einfachen RE übergeht. HSB, die in eigenen Beobachtungen eindeutig nachgewiesen wurden, nennt er nicht. MAAS (1997) erwähnt für *Trachytherus* sp. ebenfalls eine fehlende Prismenüberkreuzung und charakterisiert die Gattung durch die innere Zone mRE. Aufgrund der Schmelzstruktur sieht sie eine größere Übereinstimmung von *Trachytherus* sp. mit den Toxodontia als mit den Typotheria oder Hegetotheria, räumt jedoch ein, dass der Schmelz auf sämtlichen Ebenen seiner Komplexität untersucht werden muss um

die Variation vom einzelnen Kristallit bis hin zur vollständigen Bezahnung erfassen zu können.

Alle überprüften Gattungen der Mesotheriidae sind hypsodont und besitzen als innere Zone mRE, darauf folgt eine dicke Zone HSB. Je nach Zahnposition schließt sich nach außen hin eine weitere Zone RE an (Taf. 16, Fig. 1-4). Insbesondere bei den unteren Molaren ist die äußere Zone RE bereits reduziert, so dass der Schmelz häufig anstatt aus drei nur noch aus zwei Zonen besteht.

Von der aus nur zwei Gattungen bestehenden Unterfamilie Trachytheriinae wurde *Trachytherus* sp. untersucht. Das Schmelzmuster ist aus zwei Zonen aufgebaut, einer inneren aus mRE und nach außen hin HSB, die ca. $\frac{3}{4}$ des Schmelzes ausmachen (Taf. 15, Fig. 5-6). Auf der Luv-Seite der oberen Molaren biegen die HSB im Bereich des Parastyls nach mesiocervical um, weitere evtl. vorhandene Umbiegungen sind aufgrund der starken diagenetischen Veränderung des Schmelzes nicht zu identifizieren.

Innerhalb der Mesotheriinae zeigen die beiden untersuchten Gattungen *Tyotheriopsis* sp. und *Mesotherium* sp. keine einheitlichen Strukturen. Der I1 von *Tyotheriopsis* sp. besteht aus drei Zonen, wie auch der I1 bei *Mesotherium* sp., jedoch verlaufen die HSB im Tangentialschnitt bei *Tyotheriopsis* sp. diagonal während sie bei *Mesotherium* sp. auf den gut ausgebildeten Longitudinalriefen nach cervical und in den Tälern zwischen den Riefen nach apikal biegen (Taf. 15, Fig. 8; Taf. 16, Fig. 4-7). Deutliche Unterschiede bestehen außerdem im oberen Molar. Bei *Tyotheriopsis* sp. lässt sich als einzige Gattung innerhalb der Typotheria Luv- und Lee-Seite anhand des Schmelzmusters differenzieren. Dabei besteht die Luv-Seite aus drei Zonen, die Lee-Seite hingegen nur aus zwei (Taf. 16, Fig. 1-3). Als weitere Besonderheit sind die HSB auf der Luv-Seite des oberen Molaren im Tangentialschnitt diagonal orientiert, jedoch nicht, wie bei den übrigen Gattungen der Intertheriidae und Mesotheriidae, dem Verlauf des Kronenmusters folgend sondern diesem entgegengesetzt. Auch dieses Merkmal tritt sonst nicht bei den Typotheria auf. Die oberen Molaren von *Mesotherium* sp. haben ein dreischichtiges Schmelzmuster mit HSB in der Mitte, welche im tangentialen Schliff der Abrasionskante folgen. Die unteren Molaren beider Gattungen zeigen einheitlich zwei Zonen, wobei die äußere aus HSB dominiert.

Besonders auffällig sind bei *Mesotherium* sp. die deutlich ausgeprägten Längsrippen auf der Schmelzoberfläche der hypsodonten Bezahnung, die mit einer dicken Schicht Zement überzogen sind (Taf. 16, Fig. 8). Solche Längsrippen sind auch auf der buccalen Seite des I1 von *Tyotheriopsis* sp. vorhanden (Taf. 16, Fig. 5). Vermutlich dienen die Rippen der

besseren Anheftung des Zements an den Zahnschmelz, wie KOENIGSWALD (2001) bei Elefanten oder Warzenschweinen gezeigt hat.

15.2.4 Hegetotheria

Die Bezahnung der Hegetotheria ist brachyodont, spätere Formen entwickeln hypsodonte bis euhypsodonte Zähne und es kommt zur Ausbildung von Zement (Taf. 17, Fig. 8).

Nach eigenen Überprüfungen bestehen deutliche Unterschiede im Schmelz der Hegetotheria zu den Typotheria, da erstere eine Differenzierung des Schmelzmusters in Luv- und Lee-Seite zeigen (Taf. 18, Fig. 5-7). Die Typotheria hingegen besitzen, wie oben bereits erwähnt, in ihrer Luv- und Lee-Seite den gleichen Aufbau der Mikrostrukturen.

15.2.4.1 Archaeohyracidae

Archaeohyrax sp. zeigt nach MAAS (1997) durchgängig das von BOYDE (1964; 1971) aufgestellte Prismenmuster 2, im oberflächennahen Schmelz ist auch Prismenmuster 1 vorhanden. Weiterhin erwähnt sie schwache Prismenüberkreuzungen, dabei tritt Schmelz ohne Überkreuzung an der EDJ und/oder im äußeren Bereich auf.

Die Bezahnung der Archaeohyracidae ist hypsodont. Für eigene Analysen standen untere Molaren von *Protarchaeohyrax gracilis* (wahrscheinlich synonym zu *Bryanpattersonia sulcidens*, vergleiche REGUERO et al. (2003) und *Archaeohyrax* sp. zur Verfügung. Die Schmelzmuster beider Gattungen unterscheiden sich leicht voneinander. Der Schmelz von *Protarchaeohyrax gracilis* besteht aus zwei gleich dicken Schichten, einer inneren aus mRE woran sich nach außen hin einfacher RE anschließt (Taf. 17, Fig. 2). Die Lee-Seite von *Archaeohyrax* sp. zeigt den gleichen Aufbau. Die Luv-Seite von *Archaeohyrax* sp. weist hingegen drei Zonen auf, eine innere aus mRE, darauf folgen schwach ausgebildete HSB (ca. 65%) und nach außen hin schließt sich eine dünne Zone RE an (Taf. 17, Fig. 4-5). Damit zeigt diese Gattung aus dem oberen Oligozän bereits eine deutliche Differenzierung des Schmelzmusters in Luv- und Lee-Seite.

15.2.4.2 Hegetotheriidae

Von PFRETZSCHNER (1994) wurde die Gattung *Hegetotherium* sp. untersucht, für die er ein dreischichtiges Schmelzmuster beschreibt. Danach besteht die innere Schicht aus mRE, die ab der Schmelzmitte in deutliche HSB übergeht, nach außen schließt sich einfacher RE an. Eigene Überprüfungen können dies nicht bestätigen, auch erwähnt PFRETZSCHNER (1994) keine Luv- und Lee-Seite, die sich anhand ihrer Mikrostrukturen voneinander differenzieren lässt. Nach Beobachtungen von MAAS (1997) zeigt der innere Schmelz von *Hegetotherium* sp. - wie auch der von *Archaeohyrax* sp. - die Anordnung von Prismenpackung 2, der äußere Schmelz zeigt Merkmale der Prismenpackung 1. Die Prismenüberkreuzung ist stark ausgebildet, auch ist zusätzlich Schmelz ohne Überkreuzung an der EDJ und/oder der Außenseite vorhanden (MAAS, 1997).

Innerhalb der Hegetotheriidae konnten Untersuchungen an insgesamt fünf Gattungen aus den beiden Unterfamilien Pachyrukhinae (*Pachyrukhos* sp., *Paedotherium* sp., *Tremacyllus* sp.) und Hegetotheriinae (*Hegetotherium* sp., *Pseudohegetotherium* sp.) durchgeführt werden. Außer Molaren standen auch Zähne aus dem Vordergebiss zur Verfügung. Dabei zeigt sich ein einheitliches Schmelzmuster mit deutlicher Differenzierung in Luv- und Lee-Seite. Die Luv Seite ist jeweils aus drei Zonen aufgebaut, einer sehr dünnen inneren aus RE, die nur ca. 5% des Schmelzes ausmacht, einer dominierenden mittleren Zone aus HSB (ca. 65-90%) und nach außen hin erneut RE (Taf. 17, Fig. 6-8). Die Lee-Seite hingegen besteht aus zwei etwa gleich dicken Zonen, einer inneren aus mRE, der nach außen hin in einfachen RE übergeht. Damit wird die Beobachtung von PFRETZSCHNER (1994) teilweise bestätigt und durch MAAS (1997) ergänzt, die den Prismentyp festgestellt hat. Die einheitlichen Ergebnisse können auf die gesamte Familie ausgedehnt werden.

Eine Ausnahme bildet jedoch der I1 von *Pseudohegetotherium* sp. Der Aufbau der Luv-Seite entspricht der üblichen Zusammensetzung. Zwar besteht die Lee-Seite dem Muster entsprechend aus zwei Zonen, allerdings ist die innere Zone aus HSB aufgebaut und nicht wie sonst innerhalb der Hegetotheriidae aus mRE.

Charakteristisch ist außerdem die Auslenkung der HSB aus ihrer ursprünglich transversalen Orientierung heraus (Taf. 18, Fig. 3). Dies konnte bei dem untersuchten I1 als auch bei sämtlichen Molaren festgestellt werden. Dabei sind die Bänder generell entsprechend des Kauprofiles orientiert, sie steigen also in Richtung der Zahnspitzen nach occlusal an bzw. biegen nach cervical, wenn eine Vertiefung in der Oberflächenmorphologie des Zahns

vorliegt (Taf. 18, Fig. 3; Taf. 19, Fig. 3; 7). Dementsprechend verlaufen die HSB beim I1 diagonal und etwa parallel zur Morphologie der Krone.

Die Besonderheiten dieser Gruppe - der mRE sowie die Umbiegungen der HSB - werden detailliert im Kapitel „Vergleiche der Schmelztypen und –muster mit anderen Gruppen“ diskutiert.

15.3 Astrapotheria

Die Bezahnung der Astrapotheria ist brachyodont, spätere Formen bilden schwach hypsodonte Molaren aus. Alle untersuchten Gattungen zeigen vertikale HSB (Taf. 20, Fig. 2; 8; Taf. 21, Fig. 4-5; Taf. 24, Fig. 1-2; 5; 7). Diese bilden nach einer dünnen Startzone stets die innere Schicht, nach außen hin schließen sich entweder horizontale HSB oder einfacher RE an. Eine Ausnahme der hier untersuchten Taxa bilden jedoch die Canini. Einerseits werden sie in höher entwickelten Formen euhypsodont, andererseits sind bei *Parastrapotherium* sp. vertikale HSB im Caninus nur ansatzweise vorhanden (Taf. 22, Fig. 1). Bei *Astrapotherium* sp. ist der vertikale Charakter der HSB deutlicher ausgebildet, dennoch erreichen die Bänder nicht die vertikale Ausrichtung (Taf. 23, Fig. 2-6).

15.3.1.1 Trigonostylopidae

Von den drei Gattungen der Trigonostylopidae wurde *Trigonostylops* sp. untersucht. Die Bezahnung ist brachyodont. Der Schmelz ist aus drei Schichten aufgebaut, einer inneren aus RE, einer dominierenden Schicht aus vertikalen HSB und nach außen hin erneut RE (Taf. 20, Fig. 4). Ein Caninus konnte nicht überprüft werden.

15.3.1.2 Astrapotheriidae

Der Schmelz der Astrapotheriiden wurde bereits mehrfach untersucht (FORTELIUS, 1984, 1985; KOENIGSWALD, 1988; RENSBERGER & PFRETZSCHNER, 1992; PFRETZSCHNER, 1994; KOENIGSWALD, 2001). Dabei lag das Hauptaugenmerk der Autoren jeweils auf den Molaren und Eckzähnen von *Astrapotherium* sp. KOENIGSWALD (1988) erwähnt einen oberen Caninus eines Astrapotheriiden gen. et sp. indet, RENSBERGER & PFRETZSCHNER (1992) bezogen einen

unteren Caninus von *Parastrapotherium* sp. in ihre Analyse mit ein. Incisiven wurden bislang nicht untersucht.

FORTELIUS (1984) bemerkt die starke Ähnlichkeit der vertikalen HSB zu den Rhinocerotiden, detaillierte Angaben bleiben jedoch aus. Er geht 1985 auf die vertikalen HSB genauer ein und unterscheidet dabei zwei Formen der Organisation: Irreguläre und reguläre vertikale Überkreuzung. Als irregulär bezeichnet er Strukturen, in denen viele Prismenlagen horizontale Inklination besitzen, die stärker inklinierten Prismenlagen zeigen jedoch vertikale Ausrichtung. In der regulären vertikalen Überkreuzung verlaufen alle Prismenlagen vertikal, entweder nach occlusal oder nach cervical ausgerichtet. Den regulären Typ erwähnt FORTELIUS (1985) für Rhinocerotidae, einige Tapire und Astrapotheriidae. Letztere werden bei der irregulären Überkreuzung nicht angeführt. Nach eigenen Untersuchungen trifft diese Organisationsform für die äußere Zone des Caninus von *Parastrapotherium* sp. und *Astrapotherium* sp. zu sowie für die äußere Zone des oberen Molars von *Astrapotherium* sp. KOENIGSWALD (1988) gibt transversale HSB im oberen Caninus eines Astrapotheriiden gen. et sp. indet. an, beschreibt diese aber nicht näher.

Eine detaillierte Analyse des Schmelzes von *Astrapotherium sensu lato* und *Astrapotherium* sp. findet sich bei RENSBERGER & PFRETZSCHNER (1992). Sie untersuchten obere und untere Molaren als auch einen oberen Caninus dieser Gattung. Von *Parastrapotherium* sp. wird ein unterer Eckzahn beschrieben; die Beobachtung stimmt mit der eigenen Analyse der Schmelzmikrostrukturen überein. Für den oberen Caninus von *Astrapotherium* sp. beschreiben RENSBERGER & PFRETZSCHNER (1992) ein wellenförmiges Muster der Prismen, welches im Longitudinalschnitt nach cervical gerichtet ist. Tangential betrachtet stellen sie ebenfalls wellenförmige Umbiegungen dar, die nach ihren Untersuchungen im Gegensatz zu *Parastrapotherium* sp. weniger geordnet auftreten aber überwiegend transversale Ausrichtung besitzen. Von HSB sprechen die Autoren nicht, da es sich nach ihrer Meinung nicht um Prismenüberkreuzungen handelt, sondern lediglich um Prismenumbiegungen. Nach eigenen Feststellungen sind jedoch Überkreuzungen und damit HSB vorhanden. RENSBERGER & PFRETZSCHNER (1992) stellen keinen Unterschied im Aufbau von oberen und unteren Molaren fest und beschreiben beide einheitlich aus zwei Schichten aufgebaut, einer inneren aus vertikalen HSB und einer äußeren aus horizontalen HSB.

Eine sehr knappe Darstellung des Schmelzaufbaus der Molaren von *Astrapotherium* sp. gibt PFRETZSCHNER (1994). Er erkennt drei Schichten, eine innere aus vertikalen HSB, ab der Schmelzmitte horizontale HSB und nach außen hin RE. Es bleibt unklar, ob es sich um einen oberen oder unteren Molaren handelt, in denen es nach eigenen Feststellungen Unterschiede

im Schmelzaufbau gibt. Da die transversalen HSB in sehr geringem Winkel zueinander stehen und dieser zur Schmelzaußenkante weiter abnimmt, wäre es durchaus möglich, dass es sich bei dem von PFRETZSCHNER (1994) als RE bezeichneten Schmelztyp um schwach ausgebildete HSB handelt. Diese sind unter dem REM kaum erkennbar, werden aber bei Drehung der Probe unter Auflicht hinreichend deutlich.

KOENIGSWALD (2001) erwähnt ebenfalls vertikale HSB in den Molaren von *Parastrapotherium* sp. und *Astrapotherium* sp., konzentriert seine kurze Beschreibung aber auf die Strukturen der Schmelzoberfläche.

Nach eigenen Untersuchungen ist das Schmelzmuster der drei überprüften Gattungen der Astrapotheriidae bis auf die Ausbildung vertikaler HSB nicht einheitlich. Es standen Zähne unterschiedlicher Positionen zur Verfügung (*Albertogaudrya* sp.: Molaren; *Parastrapotherium* sp.: ein Incisiv sowie ein Bruchstück eines Caninus; *Astrapotherium* sp.: ein Incisiv, Canini, Molaren), so dass lediglich *Astrapotherium* sp. mit allen untersuchten Gattungen verglichen werden kann. Erstmals wurden obere wie untere Molaren von *Albertogaudrya* sp. analysiert. Sie besitzen ein aus drei Schichten aufgebautes Schmelzmuster, bestehend aus einer dünnen inneren Schicht RE, einer dominierenden mittleren Schicht vertikaler HSB und nach außen erneut RE (Taf. 21, Fig. 1-4). Das Schmelzmuster des unteren Incisiven von *Parastrapotherium* sp. ist ebenfalls aus drei Schichten aufgebaut, unterscheidet sich aber in seiner äußeren Schicht, die aus horizontalen HSB gebildet wird. Das gleiche Muster ist in den unteren Incisiven von *Astrapotherium* sp. ausgebildet sowie in den unteren Molaren, sehr ähnlich auch in den Canini (Taf. 23, Fig. 1-7). Der Caninus von *Parastrapotherium* sp. hingegen unterscheidet sich deutlich. Die innere Zone RE ist geringfügig dicker ausgebildet, jedoch besteht der übrige Schmelz zu ca. 90% aus HSB, welche vertikale als auch horizontale Orientierung zeigen und im Zick-Zack Muster verlaufen (Taf. 22, Fig. 1-7). Die Canini von *Astrapotherium* sp. sind - wie bereits erwähnt - aus drei Schichten aufgebaut, einer dünnen inneren aus RE, annähernd vertikal ausgerichteten HSB sowie nach außen hin transversale HSB. Ein Zick-Zack Muster wie im Caninus von *Parastrapotherium* sp. besteht nicht. Die oberen Molaren von *Astrapotherium* sp. sind nach einer dünnen Startzone vollständig aus vertikalen HSB aufgebaut, allerdings stehen diese im äußeren Viertel des Schmelzbands in geringerem Winkel zueinander und flachen deutlich in transversale Richtung hin ab.

15.4 Vergleiche der Schmelztypen und –muster der südamerikanischen Huftiere mit anderen Gruppen

15.4.1 Radialschmelz und HSB

In nahezu allen Säugetierzähnen ist RE vorhanden. Er bildet den dominierenden Schmelztyp innerhalb der Marsupialia, während er bei den Placentalia meist untergeordnet vorhanden ist (KOENIGSWALD, 1994a, 1997a). Ebenso konnte der RE in allen Ordnungen der untersuchten südamerikanischen Ungulaten nachgewiesen werden.

Innerhalb der Beuteltiere kommen HSB ausschließlich bei den Vombatiden vor (KOENIGSWALD, 1994a). In allen größeren Zähnen der Plazentalier hingegen sind HSB regelmäßig ausgebildet und stellen einen apomorphen Zustand dar.

Dementsprechend sind auch in sämtlichen Ordnungen der südamerikanischen Huftiere HSB vorhanden, die bei den Astrapotheria sogar vertikal verlaufen (vgl. Kapitel „Vertikale HSB“). In einigen frühen Gattungen der Notoungulata (Notioprogonia: *Henricosbornia* sp., *Isotemnus* sp., Toxodontia: *Puelia plicata* und *P. coarctus*, Typotheria: *Oldfieldthomasia* sp., Hegetotheria: *Archaeohyrax* sp.), sind die HSB z. T. noch sehr schwach ausgebildet, die Bänder bilden nur einen sehr geringen Winkel zueinander. Auch innerhalb der Astrapotheria sind bei *Parastrapotherium* sp. und *Astrapotherium* sp. schwache transversale HSB vorhanden (Taf. 21, Fig. 7; Taf. 24, Fig. 8).

HSB wurden von vielen unterschiedlichen Gruppen immer wieder unabhängig voneinander gebildet. Dies wird insbesondere in dem von KOENIGSWALD (1997a) aufgestellten Kladogramm deutlich, in welchem er bei zahlreichen Ordnungen das Auftreten der HSB dokumentiert (Abb. 49).

15.4.2 Modifizierter Radialschmelz

PFRETZSCHNER (1990; 1994) hat den modifizierten Radialschmelz zuerst bei Equiden, dann auch bei einigen Gattungen der Cervidae und Bovidae beschrieben. Dabei stellte er (1990; 1993; 1994) bei den Equiden fest, dass dieser spezielle Schmelztyp in den evolutiv weiter entwickelten hypsodonten Formen wie *Hipparion* sp. und *Equus* sp. auftritt, in den frühen brachyodonten Taxa *Mesohippus* sp. und *Anchitherium* sp. hingegen noch fehlt. Neben den Equidae ist der mRE noch in folgenden Ordnungen vorhanden: Artiodactyla (Suidae,

Hippopotamidae, Cameloida, Cervoidea, Bovoidea), Notoungulata (Toxodontia, Typotheria), Embrithopoda, Marsupialia und weniger deutlich entwickelt auch bei den Desmostylia (PFRETZSCHNER, 1994).

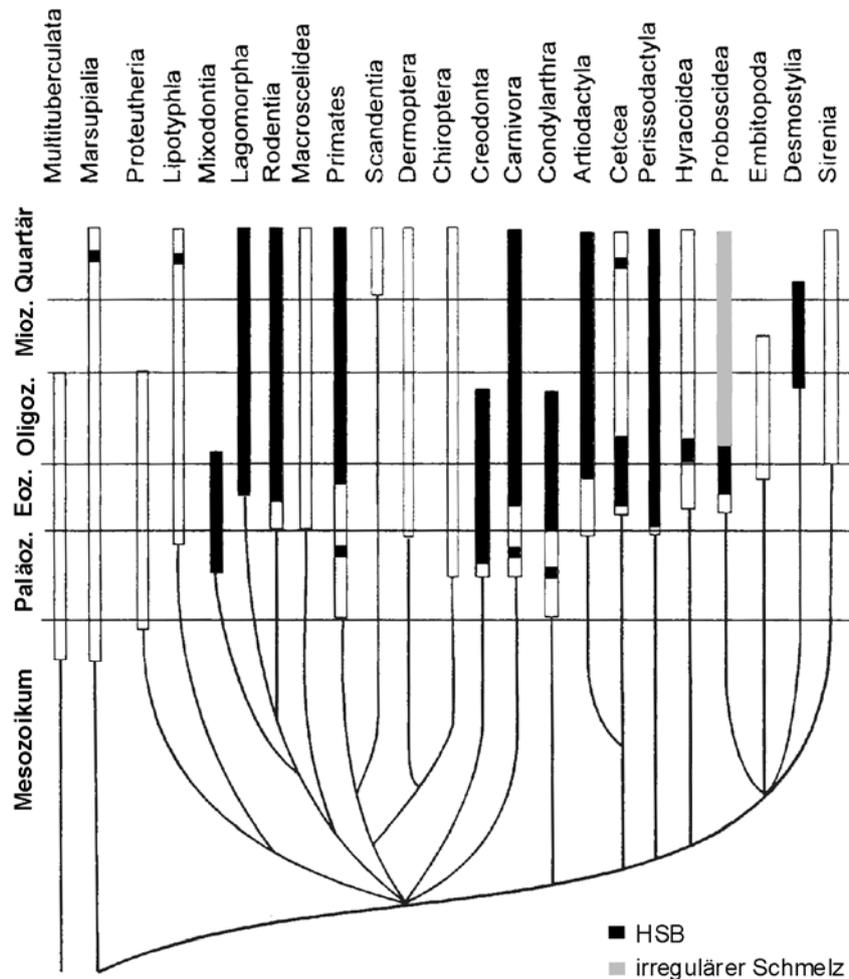


Abb. 49: Das Auftreten der HSB in verschiedenen Säugetierordnungen nach KOENIGSWALD (1997a) zeigt eine mehrfache Entwicklung der Strukturen und damit die konvergente Entstehung. Das Kladogramm folgt weitgehend NOVACEK (1992).

Innerhalb der südamerikanischen Ungulaten besteht neben dem mRE noch eine Zwischenform vom einfachen RE zum mRE. Dieser Schmelztyp zeichnet sich durch eine Reihe Charakteristika aus, die auf mRE hinweisen und diesem sehr ähnlich sind, jedoch sind nicht alle Merkmale des mRE voll ausgeprägt. Zumeist sind die Prismen in radialen Reihen angelegt, die IPM erreicht dabei jedoch nicht die Dicke der Prismen und anastomosiert relativ häufig zwischen den Reihen einer radialen Prismenreihe (Taf. 5, Fig. 2). Diese

Übergangsform tritt überwiegend in Taxa auf, in deren Evolutionsreihe spätere Vertreter den mRE ausgebildet haben.

Nach eigenen Beobachtungen tritt der mRE innerhalb der lamaähnlichen Macraucheniidae (Litopterna) sehr ähnlich den Equidae auf. Die noch niederkronige Gattungen *Theosodon* sp. und *Cullinia* sp. aus dem Miozän zeigen durch erste Verdickungen der IPM die Tendenz zum mRE (Taf. 1, Fig. 4). Dagegen ist bei der pleistozänen Form *Macrauchenia* sp. der mRE voll ausgebildet und lässt sich in seiner Dicke der IPM sowie der in Reihen angeordneten Prismen nicht von dem von *Equus* sp. unterscheiden. Dabei sticht besonders heraus, dass die Schwestergruppe der Macraucheniiden, die Proterotheriidae, im Körperbau mit den Equiden enorme Übereinstimmungen zeigt bis hin zur noch stärkeren Monodactylie (Abb. 13), jedoch bleibt ihre Bezahnung auch in den zuletzt auftretenden Formen wie *Licaphrium* sp. aus dem oberen Pliozän stets brachyodont (Abb. 8). Neben der fehlenden Hypsodontie ist bei den Proterotheriiden auch kein mRE vorhanden. Lediglich bei *Thoatherium* sp. besteht in den oberen Molaren die Tendenz zum mRE (Taf. 5, Fig. 3-4). Dies ist offensichtlich auf andere Nahrungspräferenzen zurückzuführen, die sich weniger abrasiv auf die Bezahnung auswirken. Das Ergebnis verdeutlicht, dass aufgrund gleicher Körperformen verschiedener Taxa keine Rückschlüsse auf die Nahrung gezogen werden dürfen, ohne das Gebiss mit zu berücksichtigen.

Bei den Toxodontia besteht bei innerhalb der Isotemnidae bei *Pleurostylodon* sp. und *Periphragnis* sp. die Tendenz zum mRE. Innerhalb der Toxodontidae ist der mRE voll ausgebildet, worauf PFRETZSCHNER (1994) bereits hingewiesen hat (Taf. 13, Fig. 2). Er tritt in den untersuchten Gattungen jedoch nicht einheitlich auf und fehlt mit Ausnahme von *Toxodon platensis* in den Incisiven. Bei *Nesodon* sp. und den oberen Molaren von *Stereotoxodon ameghinoi* bzw. *Stereotoxodon* sp. ist der mRE nur relativ dünn ausgebildet, die IPM ist zwischen den HSB jedoch weiterhin sehr dick und plattig entwickelt.

In der Bezahnung der Typotheria konnte ebenfalls mRE nachgewiesen werden. Bereits in der sehr frühen Gattung *Oldfieldthomasia* sp. (Oldfieldthomasiidae) aus dem unteren Eozän besteht mit dem Zwischentyp die Tendenz zum mRE, da die IPM deutlich verdickt ist (Taf. 13, Fig. 4). Bei den Intertheriidae ist der mRE ähnlich den Toxodontidae als relativ dünne Zone ausgebildet. Die Mesotheriidae unterscheiden sich von den Intertheriidae u. a. in der wesentlich dickeren Zone mRE, welche durchschnittlich 25% und mehr des Schmelzanteils ausmacht (Taf. 15, Fig. 5). In dieser Familie konnte der Schmelztyp auch in den Incisiven nachgewiesen werden.

Die extremste Form der Ausbildung zeigen jedoch die Hegetotheria. Bereits innerhalb der Archaeohyracidae erreicht der mRE 50% der gesamten Schmelzdicke. Die Lee-Seite der überprüften Taxa der Hegetotheriidae ist grundsätzlich zweischichtiges mit bis zur Schmelzmitte reichendem mRE (Taf. 17, Fig. 8). Auf der Luv-Seite hingegen ist als innere Zone lediglich einfacher RE ausgebildet. Im Gegensatz zu den Intertheriidae konnte hier in dem überprüften Incisiv von *Pseudohegetotherium* sp. kein mRE festgestellt werden. Wie von PFRETZSCHNER (1994) bemerkt, tritt der mRE stets als innere Schicht auf. Dies kann durch die eigenen Untersuchungen bestätigt werden. Auch ist der mRE in hypsodonten bzw. euhypodonten Zähnen stärker ausgebildet als in brachyodonten bis schwach hypsodonten Gebissen. Offensichtlich dient diese innere Schicht als weitere Verfestigung des Schmelzes. Festigkeitsmechanische Berechnungen zeigen an der EDJ im Bereich der Zahnkrone radiale, z. T. leicht abwärts gerichtete Zugspannungen (PFRETZSCHNER, 1994). Durch die sehr dicke IPM, deren Faserrichtung nach cervical gerichtet ist, bietet der mRE eine sehr gute Abstützung der Prismen. Da innerhalb des Spannungssystems Maximalwerte an der EDJ erreicht werden, wird verständlich, dass der mRE nur als innere Zone ausgebildet ist. Die Ergebnisse der Analyse zeigen, dass sich der mRE innerhalb der südamerikanischen Huftiere bereits sehr früh entwickelt hat. Schon im unteren Eozän besteht die deutliche Tendenz zur Ausbildung dieses Schmelztyps wie *Oldfieldthomasia* sp. beweist, in den Archaeohyracidae aus dem mittleren Eozän bis oberen Oligozän ist er bereits voll entwickelt (Taf. 17, Fig. 2). Damit ist dieser Schmelztyp innerhalb der südamerikanischen Ungulaten wiederholt parallel entstanden. Weiterhin muss der mRE auch mehrfach konvergent entstanden sein, da er ebenso in zahlreichen, mit den südamerikanischen Ungulaten nicht verwandten holarktischen Huftieren nachgewiesen wurde. Eine Größenabhängigkeit kann nicht für die Entstehung des mRE ausschlaggebend sein, denn der Schmelztyp ist sowohl in den kleinwüchsigen Intertheriidae als auch in den sehr großen Toxodontidae vorhanden.

15.4.3 Vertikale HSB

Innerhalb der südamerikanischen Ungulata sind vertikale HSB bei den Astrapotheria vorhanden. In dieser Ordnung besteht jedoch zusätzlich eine Modifikation des Schmelztyps, in welchem charakteristische Eigenschaften aus transversalen und vertikalen HSB zugleich auftreten (Taf. 23, Fig. 5). Diese Besonderheit lässt sich insbesondere unter dem Auflichtmikroskop feststellen, da hier die Prismenbündel durch ihre Eigenschaft als

Lichtleiter unterschiedlich auslöschten und die jeweils vorherrschende Prismenrichtung deutlicher hervortritt als unter dem REM.

Die markanten vertikalen HSB der Astrapotheria sind seit langem von den Rhinocerotidae bekannt und wurden bereits von QUENSTEDT (1867) abgebildet. Ausführliche Beschreibungen dieses Schmelztyps folgen durch RENSBERGER & KOENIGSWALD (1980), BOYDE & FORTELIUS (1986), RENSBERGER & PFRETZSCHNER (1992) und PFRETZSCHNER (1994). Die vertikalen HSB bilden - bei den Rhinocerotiden wie auch bei den Astrapotheria - nach einer dünnen Zone RE stets die innere Schicht. Nach außen hin schließen sich bei beiden Gruppen entweder horizontale HSB oder RE an. Weiterhin treten vertikale HSB innerhalb der ausgestorbenen Hyracodontidae (Rhinocerotidae) und der ebenfalls nur fossil bekannten Deperetellidae (Tapiroidea) auf (FORTELIUS, 1985).

Die Canini unterscheiden sich jedoch von den Molaren in ihrem Schmelzmuster. Für den Caninus von *Metamynodon planifrons* (Rhinocerotidae) erwähnt KOENIGSWALD (1988) eine dünne Schmelzaufgabe mit horizontal orientierten HSB ohne diese näher zu beschreiben. Eigene Untersuchungen, die die Beobachtung von RENSBERGER & PFRETZSCHNER (1992) stützen, haben gezeigt, dass bei den Astrapotheriidae der Caninus von *Parastrapotherium* sp. einen Schmelztyp besitzt, der Merkmale sowohl von horizontalen als auch von vertikalen HSB vereint. Diese Struktur macht ca. 90% des Zahnschmelzes aus und reicht bis an die Außenkante heran (Taf. 22, Fig. 4). Auch im Eckzahn von *Astrapotherium* sp. konnte nach einer Zone transversaler HSB mit vertikaler Orientierung eine äußere Zone aus schwach ausgebildeten transversalen HSB nachgewiesen werden (Taf. 23, Fig. 3; 5).

Das Auftreten der vertikalen HSB innerhalb der Astrapotheria beweist die mehrfach konvergente Entstehung diesen Schmelztyps.

15.4.4 Umbiegungen der HSB

In der Regel sind die HSB transversal ausgerichtet. Neben dem mRE und den vertikalen HSB sind als weitere Besonderheit in mehreren Familien Umbiegungen der HSB aus der transversalen Ausrichtung heraus zu beobachten. Von den untersuchten Ordnungen treten diese Umbiegungen innerhalb der Litopterna bei den Macraucheniidae und Protheroheriidae auf sowie innerhalb Notoungulata bei den Toxodontia (Leontiniidae, Notohippidae und Toxodontidae), den Typotheria (Intertheriidae, Mesotheriidae) und den Hegetotheria

(Hegetotheriidae) (Abb. 21; 34; Taf. 1, Fig. 3; Taf. 2, Fig. 2; Taf. 3, Fig. 5-7; Taf. 14, Fig. 7; Taf. 16, Fig. 5-7).

FORTELIUS (1985) hat bereits in oberen Molaren cervicale Umbiegungen im buccalen Schmelz bei selenodonten Artiodactylen sowie am Ectoloph von Equiden erwähnt und bezeichnet diese Form als „horizontal konvex“ (Abb. 48). Im Gegensatz dazu stellt KOENIGSWALD (1994b) keinerlei Abweichungen aus der transversalen Orientierung der HSB bei den Equidae fest. FORTELIUS (1985) nennt *Macrauchenia* sp. als mögliche weitere Gattung mit cervicalen Umbiegungen. Detaillierte Beschreibungen der jeweiligen Taxa bleiben jedoch völlig aus. Nach FORTELIUS (1985) tendieren HSB dazu, zwischen hohen, abgeflachten Zahnhöckern die sich zu einem Loph verbinden, nach occlusal zum Kamm des Lophs zu biegen. Dieses Muster wird von ihm als „horizontal konkav“ bezeichnet (Abb. 48). KOENIGSWALD (1994b) beschreibt derartige Aufbiegungen sehr ausführlich am Beispiel von *Moropus* sp.

(Chalicotheriidae) (Abb. 50). HSB mit der entsprechenden Ausrichtung treten innerhalb der Perissodactyla bei den Chalicotheriidae, Brontotheriidae und Tapiridae auf (FORTELIUS, 1985; KOENIGSWALD, 1994b).

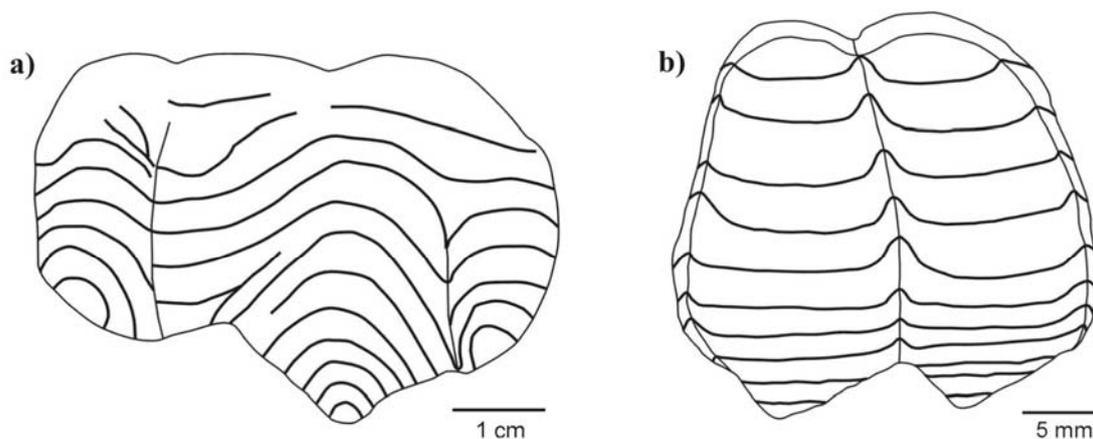


Abb. 50: Schematische Darstellung der HSB im oberen Molar einiger Perissodactyla im Vergleich zu den südamerikanischen Litopterna; Sicht auf die buccale Seite. **a)** *Moropus* sp. (Chalicotheriidae), nach KOENIGSWALD (1994b). **b)** *Diadiaphorus* sp. (KOE 3794) (Proterotheriidae).

Eigene Analysen haben gezeigt, dass das Muster wesentlich komplizierter ist als bisher angenommen. Innerhalb der Litopterna biegen die HSB in den oberen Molaren nach cervical um und in einigen unteren Molaren nach occlusal (Taf. 1, Fig. 3; Taf. 2, Fig. 2; Taf. 3, Fig. 5-7). Dabei verlaufen die Bänder der oberen Molaren an ihrer buccalen Seite annähernd parallel

zur Schneidekante. Am Ectoloph, insbesondere an Para- und Metastyl, biegen sie nach cervical hin um (Abb. 50). Einige der unteren Molaren hingegen weisen Umbiegungen nach occlusal auf. Diese Aufbiegungen befinden sich wie auch bei den Perissodactyla auf dem Loph zwischen zwei Conuli, jedoch ist die Aufbiegung bei den Litopterna auf einen engen Bereich begrenzt (Taf. 3, Fig. 5-7). Im Unterschied zu den Perissodactyla, bei denen die Bänder in oberen als auch in unteren Molaren zur Zahnkrone hin umbiegen, verlaufen die Auslenkungen der HSB bei den Litopterna in oberen und unteren Molaren jeweils in die entgegen gesetzte Richtung.

Innerhalb der Notoungulata folgen die Abweichungen der HSB aus der transversalen Ausrichtung auffälligerweise der Oberflächenmorphologie des entsprechenden Zahns. So sind die Bänder beispielsweise im oberen Molar von *Protypotherium* sp. jeweils an Para- und Metacon nach cervical geneigt während sie an Para-, Meso- und Metastyl nach apikal umbiegen (Taf. 14, Fig. 7). Auch in unteren Molaren lässt sich diese Besonderheit feststellen, wie etwa bei *Paedotherium* sp. (Taf. 18, Fig. 3). Die Modifizierung ist jedoch nicht auf die Backenbezahnung beschränkt. Im I1 von *Trachytherus* sp. sind die Bänder entsprechend der Zahnmorphologie in cervicale Richtung leicht diagonal orientiert (Taf. 15, Fig. 7-8).

Der I1 von *Mesotherium* sp. hingegen zeigt einen weiteren Sonderfall in der Orientierung der HSB. Die buccale Seite des Incisivs wird von gut ausgebildeten Längsrippen dominiert, worauf eine dicke Schicht Zement folgt. Die HSB biegen jeweils auf den Längsrippen nach cervical, in den Tälern hingegen biegen sie nach apikal wodurch ein Wellenmuster entsteht (Taf. 16, Fig. 5-7). Aufbiegende HSB, die annähernd senkrecht auf die Occlusalfläche treffen, wurden nicht beobachtet.

Bei einem Umbiegen der Bänder in die apikale Richtung kreuzen die HSB die Schneidekanten in annähernd rechtem Winkel. Diese Orientierung der Prismen hat sich vorteilhaft für reduzierte Abnutzung erwiesen (RENSBERGER & KOENIGSWALD, 1980; BOYDE & FORTELIUS, 1986). Da innerhalb der Litopterna und Notoungulata die Umbiegungen überwiegend parallel zu den Schneidekanten verlaufen, muss eine andere funktionelle Bedeutung angenommen werden. Sämtliche Zähne, die die Modifikation aufweisen, sind schwach hypsodont bis euhypsodont, zeigen ein ausgeprägtes Kaurelief und besitzen zusätzlich Zement. Vermutlich dienen diese Strukturen ebenfalls der Verfestigung des Schmelzes, da HSB einen Auffangmechanismus für Risse darstellen. Die senkrecht in einem Band zum Prismenverlauf stehenden Kräfte werden von den benachbarten Bändern in Prismenrichtung aufgenommen (KOENIGSWALD & PFRETZSCHNER, 1987). Dabei werden die Kräfte über die Grenzflächen der HSB, also durch die IPM oder Prismen, die ins nächste

Band wechseln, auf das Nachbarband übertragen (PFRETZSCHNER, 1988). Die Risse werden so oft aufgesplittet und abgelenkt, dass sie ihre Energie verlieren und sich nicht weit in den Schmelz fortsetzen können. Die exakte funktionelle Signifikanz der oberflächenparallelen Umbiegungen der HSB innerhalb der Gruppe kann nur durch weiterführende biomechanische Analysen bestimmt werden.

Durch das wiederholte Vorkommen der Umbiegungen in unterschiedlichsten Ordnungen muss auch diese Modifikation der HSB mehrfach konvergent entstanden sein.

15.4.5 Weitere Schmelztypen und Strukturelemente

Die südamerikanischen Ungulaten haben im Laufe ihrer Evolution eine große Vielfalt an Schmelztypen bzw. -mustern entwickelt. Die wichtigsten Schmelztypen sind hier RE und HSB, die durch unterschiedliche Anordnung den Anforderungen eines funktionellen Zahns, nämlich Abriebsresistenz und Bruchsicherung, genügen. Dennoch wurden von einigen Mammalia weitere Schmelztypen ausgebildet, die einerseits nicht innerhalb der Gruppe der südamerikanischen Huftiere vertreten sind, andererseits wurden diese Schmelztypen ebenfalls mehrfach parallel entwickelt, wie die folgende kurze Charakterisierung zeigt.

15.4.5.1 Tangentialer Schmelz

Der tangentialer Schmelz ist, wie der RE, aus parallel zur Außenkante verlaufenden Prismen gekennzeichnet, gegenüber dem RE ist er aber um 90° gedreht (KOENIGSWALD, 1977, 1980; KOENIGSWALD et al., 1994; KALTHOFF, 2000). Die Faserrichtung der IPM verläuft meist in rechtem Winkel zu den Prismen. Dieser Typ ist häufig als benachbarte Lage des RE zu finden. Anhand der Molaren einiger Arvicolinae konnte KOENIGSWALD (1977; 1980) die graduelle Entwicklung des tangentialen Schmelzes aus dem RE demonstrieren. Der Schmelztyp ist häufig in Marsupialia zu finden, jedoch relativ selten in Placentalia (KOENIGSWALD, 1997b).

15.4.5.2 Simultane Prismenumbiegungen

Bei den simultanen Prismenumbiegungen handelt es sich nicht um einen Schmelztyp, sondern um ein Strukturelement an der Grenze zwischen Bereichen mit verschiedener Prismenrichtung (KOENIGSWALD, 1994a). Im Gegensatz zu HSB findet keine Prismenüberkreuzung statt und die Ebenen der Richtungsänderung der Prismen liegen parallel

zur EDJ und nicht im Winkel zu ihr. Die simultanen Umbiegungen sind in Marsupialiern weit verbreitet und sehr markant in den Incisiven der Macropodidae (KOENIGSWALD, 1985; GILKESON & LESTER, 1989; KOENIGSWALD, 1994a). In einem Schneidezahn von *Groeberia minoprioi*, einem fossilen südamerikanischen Beutler, wurden die Richtungsänderungen der Prismen ebenfalls nachgewiesen (KOENIGSWALD & PASCUAL, 1990). Bei den Placentalia stellen sie eher eine Ausnahme dar und treten vereinzelt in einigen Gattungen der Muridae auf, insbesondere der Arvicolinae und Cricetinae (KOENIGSWALD, 1994a). Aus der oberen Kreide sind simultane Prismenumbiegungen von den Incisiven einiger Ptilodontoidea (Multituberculata) bekannt (SAHNI, 1979).

15.4.5.3 Irregulärer Schmelz

Der irreguläre Schmelz, von PFRETZSCHNER (1994) auch als 3D-Schmelz bezeichnet, ist durch sich regellos überkreuzende Prismenbündel charakterisiert (KOENIGSWALD, 1980; KOENIGSWALD & CLEMENS, 1992). Vermutlich ist er von den HSB herzuleiten (KOENIGSWALD, 1994a). Der Schmelztyp ist in mehreren Familien der Marsupialia verbreitet, u. a. bei den Thylacynidae, Diprotodontidae und den Thylacoleonidae (KOENIGSWALD, 1994a). Innerhalb der Placentalia ist der irreguläre Schmelz von den Proboscidea sehr bekannt (KOENIGSWALD et al., 1993; PFRETZSCHNER, 1994). In den Molaren von *Lemmus* sp. und *Neofiber* sp. (Arvicolinae) wurde von KOENIGSWALD (1980) und KOENIGSWALD & MARTIN (1984) ein aus nur einzelnen Prismen bestehender irregulärer Schmelz beschrieben.

15.4.5.4 Reißverschluss-Schmelz

Im Reißverschluss-Schmelz sind echte Prismenüberkreuzungen vorhanden, im Gegensatz zu den HSB treten diese Überkreuzungen jedoch nur in lateral sehr kurzen Lagen auf und wurden bisher lediglich auf den scharfen Graten der Kaufläche einiger diprotodonter Marsupialia beobachtet (KOENIGSWALD, 1994a). Der benachbarte RE trifft, von den Seiten kommend, an diesem Grenzbereich aufeinander, so dass sich die Prismen in einem schmalen Streifen überkreuzen.

15.4.6 Vergleich mit dem Inselkontinent Australien

Australien ist noch heute ein großer Inselkontinent, auf dem sich ähnlich wie in Südamerika eine eigenständige Fauna entfalten konnte. Diese abgeschlossene Entwicklung begann im

Eozän vor rund 50 Millionen Jahren, nachdem sich Australien von der Antarktis getrennt hatte (STEVEN, 1994). Es fällt jedoch auf, dass die dortigen Marsupialia eine Reihe von Spezialisierungen entwickelt haben, die innerhalb der Placentalia eher selten wiederzufinden sind. Zwar ist in allen Gruppen der Beuteltiere RE vorhanden, der Reißverschluss-Schmelz konnte bisher jedoch in keinem Placentalia nachgewiesen werden. Bisher konnte hier gezeigt werden, dass HSB als wichtiger Bruchfangmechanismus fungieren. Innerhalb der Marsupialia fehlt jedoch die Ausbildung von HSB, eine Ausnahme bilden lediglich die Vombatidae und die fossilen südamerikanischen Borhyaenidae (KOENIGSWALD, 1994a; KOENIGSWALD et al., 1999). Die Funktion der Bruchsicherung wird im Schmelz der Marsupialia durch häufige Richtungswechsel von Prismen und IPM übernommen, etwa im Tangentialschmelz, bei den simultanen Prismenumbiegungen oder durch den irregulären Schmelz (KOENIGSWALD, 1994a). Generell ist bei den Beuteltieren der Tangentialschmelz häufig zu finden, bei den Placentalia hingegen HSB (Abb. 49). Da in beiden Gruppen bereits die ursprünglichen Taxa RE besitzen, müssen die apomorphen Schmelztypen wie tangentialer Schmelz und HSB jeweils unabhängig voneinander entwickelt worden sein.

Bei allen untersuchten südamerikanischen Huftieren treten durchweg zwei Schmelztypen in einem Zahn auf: RE und HSB. Die wenigen frühen Gattungen, deren Schmelz ausschließlich aus RE besteht, können dabei vernachlässigt werden, da spätere Vertreter im Laufe ihrer Evolution HSB entwickelt haben. Da die Kombination von RE und HSB ein Charakteristikum der Plazentalier darstellt, ist damit nachgewiesen, dass die südamerikanischen Ungulaten eine engere Verwandtschaft zu den Placentalia besitzen als zu den Marsupialia.

15.4.7 Differenzierung von Luv- und Lee-Seite anhand des Schmelzmusters

Bei den meisten Nagetieren mit euhypsodonter Bezahnung tritt eine Differenziation in Luv- und Lee-Seite auf (KOENIGSWALD et al., 1994). Diese Unterschiede können einerseits die Schmelzdicke betreffen, wobei eine oder mehrere Schneidekanten einer Seite reduziert werden, andererseits werden die Schmelztypen mit einbezogen. An den Molaren der Arvicolidae konnte KOENIGSWALD (1977; 1980; 1982) Unterschiede im Aufbau der Mikrostrukturen von Luv- und Lee-Seite feststellen. Dabei zeigt die räumliche Anordnung der Schmelzmuster eine funktionelle Symmetrie zwischen den Bezahnungen des Ober- und Unterkiefers. In Abhängigkeit der Kauichtung ist die dem Kaudruck zugewandete Luv-Seite in den Molaren der Arvicolinae meist aus einer inneren Schicht HSB aufgebaut, an die sich

nach außen hin einfacher RE anschließt (KOENIGSWALD & SANDER, 1997b). Die dem Kaudruck abgewandte Lee-Seite hingegen zeigt eine größere Variation, bildet aber meist eine innere Schicht RE und eine äußere aus tangentialem Schmelz. Da sich der RE aufgrund der Prismen, die in steilem Winkel auf die Occlusalfläche treffen, als besonders abriebsresistent erwiesen hat, scheint dieser Schmelztyp für das Schärfen der Schneidekanten von Vorteil zu sein (RENSBERGER & KOENIGSWALD, 1980; BOYDE & FORTELIUS, 1986; KOENIGSWALD & SANDER, 1997b; RENSBERGER, 1997). Im Gegensatz dazu sind HSB als Bruchsicherung und zur Kompensation von Spannungen funktionell wichtig (PFRETZSCHNER, 1988; KOENIGSWALD et al., 1994).

Bislang wurde die funktionelle Symmetrie im Schmelzmuster nur in kleinen Herbivora nachgewiesen. PFRETZSCHNER (1994) konnte in seiner umfangreichen Studie über große Herbivora keinen Hinweis auf eine Differenzierung des Schmelzmusters in Luv- und Lee-Seite feststellen und auch das rezent größte Nagetier, *Hydrochaeris* sp., weist keine Differenzierung auf (KOENIGSWALD & SANDER, 1997b). Als Begründung dafür wurde ein Zusammenhang mit der Schmelzdicke postuliert. Da das Schmelzband der Rodentia sehr dünn ist, wurde vermutet, dass eine Differenzierung aus biomechanischen Gründen nur bis zu einer Schmelzdicke von ca. 100µm notwendig ist, da der dünne Schmelz ähnlichen Kräften zur Pflanzenaufbereitung ausgesetzt ist wie der dickere Schmelz großer Herbivora (KOENIGSWALD & SANDER, 1997b).

Als einzige funktionelle Symmetrie außerhalb der Nagetiere ist bisher nur die Reduktion einer Schneidekante in der Bezahnung von Wombats (Marsupialia) bekannt (KOENIGSWALD & PFRETZSCHNER, 1991; KOENIGSWALD & SANDER, 1997b).

Daher ist es um so überraschender, dass bei der eigenen Analyse der südamerikanischen Ungulata eine Schmelzdifferenzierung in Luv- und Lee-Seite mehrfach nachgewiesen werden konnte. Innerhalb der Litopterna unterscheiden sich die Schmelzmuster von oberen und unteren Molaren bei *Theosodon* sp. und *Cullinia* sp. (Macraucheniiidae). Die oberen Molaren sind zweischichtig aufgebaut, die unteren hingegen dreischichtig (Abb. 17). Auch bei den Protheroheriidae treten vereinzelt Unterschiede auf. Im unteren Molar von *Diadiaphorus* sp. ist die äußere Zone RE der Lee-Seite wesentlich dicker ausgebildet als die der Luv-Seite oder in den oberen Molaren (Abb. 20). Diese Eigenschaft setzt sich bei *Thoatherium* sp. und *Protheroherium* sp. fort, hier ist in oberen wie unteren Molaren die leeseitige äußere Zone RE bedeutend dicker als die entsprechende Luv-Seite.

Bei den Notoungulata sind innerhalb der z. T. sehr großen Toxodontia ebenfalls Differenzierungen vorhanden. Bei *Isotemnus* sp. (Isotemnidae) besteht der Schmelz der

oberen Molaren ausschließlich aus schwach ausgebildeten HSB, die unteren Molaren hingegen zeigen ein aus drei Zonen bestehendes Schmelzmuster (Abb. 30). Die innere Zone RE der oberen Molaren von *Periphragmis* sp. (Isotemnidae) ist wesentlich dicker ausgebildet als die entsprechende Zone der unteren Molaren (Abb. 31). Bei *Adinotherium* sp. (Toxodontidae) entspricht kurioserweise der Aufbau der Luv-Seite des oberen Molaren dem der Lee-Seite der unteren Molaren, gleiches gilt für die jeweils andere Seite (Abb. 32). Im untersuchten i inf. von *Nesodon* sp. (Toxodontidae) besteht die Luv-Seite ausschließlich aus HSB, während die Lee-Seite drei Zonen aufweist (Abb. 32). In den Molaren der Gattung ist die äußere Zone RE der unteren Molaren dicker als die der oberen Molaren. Am deutlichsten aber wird die Differenziation bei *Stereotoxodon* sp. (Toxodontidae). Hier ist die Luv-Seite der unteren Molaren aus drei Zonen aufgebaut, die viel dickere Lee-Seite hingegen besteht aus zwei gleich dicken Zonen (Abb. 33). Bei den oberen Molaren ist lediglich die luvseitige äußere Zone RE etwas dicker als die leeseitige.

Innerhalb der Typotheria wurden in den relativ kleinen Intertheriidae kaum Unterschiede bezüglich Luv- und Lee-Seite festgestellt. Leichte Abweichungen in der Ausbildung der Schmelzmuster konnte jedoch innerhalb der Mesotheriidae bei *Typotheriopsis* sp. nachgewiesen werden. Im I sup. ist die innere Zone der Luv-Seite wesentlich dicker ausgebildet als die der Lee-Seite (Abb. 38). Bei den oberen Molaren ist auf der Luv-Seite nach außen zusätzlich RE vorhanden. Generell ist in den unteren Molaren die innere Zone mRE im Vergleich zu den oberen Molaren dicker. Ähnlich verhält es sich bei *Mesotherium* sp. (Mesotheriidae). Während die oberen Molaren dreischichtig sind, sind in den unteren nur zwei Zonen vorhanden.

Die stärkste Differenzierung ist jedoch innerhalb der Hegetotheria zu finden. In beiden Familien, Archaeohyracidae und Hegetotheriidae, ist bis auf *Protarchaeohyrax gracilis* (Archaeohyracidae) bei allen untersuchten Gattungen die Luv-Seite der oberen und unteren Molaren aus drei Zonen aufgebaut mit HSB in der Mitte, die Lee-Seite besteht im Gegensatz dazu lediglich aus zwei etwa gleich dicken Zonen, einer inneren aus mRE und einer äußeren aus RE (Abb. 41-42). Nach diesem Muster ist auch der Schmelz des I sup. von *Pseudohegetotherium* sp. (Hegetotheriidae) aufgebaut, nur ist hier die innere Zone der Lee-Seite nicht aus mRE aufgebaut sondern aus HSB.

Mit diesem Ergebnis ist eine Größenabhängigkeit der funktionellen Symmetrie eindeutig widerlegt. Auch kann ein Zusammenhang mit der Schmelzdicke, wie von KOENIGSWALD & SANDER (1997b) postuliert wurde, ausgeschlossen werden, da der Schmelz von *Stereotoxodon* sp. über 1500µm erreicht und dennoch die Differenzierung in Luv- und Lee-Seite aufweist.

Überraschend ist jedoch, dass die etwa schafsgroßen Hegetotheria eine sehr deutliche Unterscheidung der Schmelzmuster zeigen, die kleineren Typotheria, insbesondere die etwa hasengroßen Interatheriidae, welche ebenfalls hypsodonte Bezahnung entwickelt haben, jedoch nicht. Aufgrund dieser Untersuchung bleibt daher weiterhin unklar, wodurch die Ausbildung einer Differenziation bewirkt wird. Es müssen jedoch Körpergröße und Schmelzdicke als limitierender Faktor ausgeschlossen werden.

15.4.8 Schmelzoberfläche

In der Regel ist die Außenseite des Schmelzes glatt. Es sind jedoch relativ häufig, vor allem in den wurzelnahen Bereichen des Zahns, Perikymata erkennbar (Taf. 1, Fig. 8). Bei einigen Taxa hingegen sind auf der Oberfläche deutliche, meist longitudinale Riefen oder Rippen ausgebildet. Besonders auffällig sind innerhalb der Mesotheriiden die deutlich ausgeprägten Längsrippen auf der Schmelzoberfläche der hypsodonten Bezahnung, die mit einer dicken Schicht Zement überzogen sind (Taf. 15, Fig. 7; Taf. 16, Fig. 5, 8). Aber auch bei *Macrauchenia* sp. (Litopterna) sind solche Strukturen vorhanden.

Ein Zusammenhang zwischen der internen Struktur und der Schmelzoberfläche scheint nicht zu bestehen. Vermutlich dienen die Längsrippen zur besseren Anheftung des Zements an den Zahnschmelz, wie KOENIGSWALD (2001) bei Elefanten oder Warzenschweinen gezeigt hat.

15.4.9 Entwicklung hochkroniger Bezahnung

Hochkronigkeit ist in vielen Säugergruppen verbreitet, beispielsweise innerhalb der Marsupialia, Lagomorpha, Rodentia und Ungulata. Allgemein wird die Ausbildung hypsodonter Zähne als Anpassung an abrasive Nahrung angesehen. Dabei können die abrasiven Partikel endogen sein, wie etwa Fasern oder Silikate, aber auch exogen, wie Staub oder Sand (WILLIAMS & KAY, 2001). Eine reine Adaption an Grassnahrung muss ausgeschlossen werden, da bereits vor Verbreitung weiter Grasslandschaften hochkronige Zähne entwickelt waren und nicht alle Taxa mit Hypsodontie Grasfresser sind (JANIS, 1988; STROMBERG, 2004). Nach WILLIAMS & KAY (2001) besteht für Ungulaten eine starke Korrelation zwischen der Ernährungsweise und der Höhe der Zahnkronen, Habitat und Klima hingegen seien zu vernachlässigen. Dies steht jedoch im Gegensatz zu JANIS (1988), die

keinen signifikanten Effekt der Nahrung auf die Kronenhöhe feststellen konnte. Dabei ist anzumerken, dass WILLIAMS & KAY (2001) andere Habitattypen benutzen als JANIS (1988). Der erste Nachweis hochkroniger Bezahnung stammt von den Gondwanatheriidae (Multituberculata) aus der oberen Kreide (KOENIGSWALD et al., 1999). *Sudamerica ameghinoi* (Gondwanatheriidae) aus dem unteren Paläozän besitzt hypsodonte Backenbezahnung sowie dauerwachsende untere Incisiven. Die Equidae zeigen die wohl bekannteste Entstehung der Hochkronigkeit. In ihrer Evolutionsreihe sind verschiedene Morphologien der Kronenhöhe vorhanden, von den frühen Gattungen mit noch brachyodonten Molaren, über die hypsodonte Bezahnung von *Merychippus* sp. aus dem unteren Miozän, bis hin zu dem rezenten *Equus* sp. mit euhypsodonten Zähnen (THENIUS, 1989).

Unter den südamerikanischen Ungulaten entwickelten die Archaeohyracidae (Hegetotheria) bereits im unteren Eozän hypsodonte Bezahnung, die Notohippidae (Toxodontia) im mittleren Eozän, die Toxodontidae (Toxodontia) im oberen Oligozän und die Macraucheniidae (Litopterna) im oberen Miozän (PATTERSON & PASCUAL, 1968). Euhypsodonte Bezahnung wurde im unteren Oligozän von den Interatheriidae, Mesotheriidae (beides Typotheria) sowie den Hegetotheriidae (Hegetotheria) ausgebildet und von den Toxodontidae (Toxodontia) im unteren Pliozän (PATTERSON & PASCUAL, 1968). Auch hier muss von einer spezialisierten Anpassung an bestimmte Nahrung und/oder ökologische Gegebenheiten ausgegangen werden, die zu einer Entwicklung von hochkronigen und teilweise sogar wurzellosen Zähnen geführt hat.

15.4.10 Schmelzmuster verschiedener Zahnpositionen innerhalb einer Bezahnung

In homodonten Gebissen wird das Schmelzmuster fast unverändert in allen Zahnpositionen wiedergegeben, wie sich anhand mehrerer Untersuchungen aus verschiedenen Ordnungen zeigt (KOENIGSWALD, 1997c). Auch in heterodonten Gebissen bleibt das Muster im wesentlichen ähnlich, jedoch kann sich die Schmelzdicke auf das Schmelzmuster auswirken. In den Canini von *Sus* sp., *Phacochoerus* sp., *Hippopotamus* sp. (Artiodactyla) und dem Incisiv von *Tetralophodon* sp. (Proboscidea) können die äußeren Zonen oder Schichten durch ausgedünnten Schmelz verloren gehen (KOENIGSWALD, 1997c). Dennoch bestehen grundlegende Unterschiede im Schmelzmuster der verschiedenen Zahnpositionen der Lagomorpha, Rodentia und Rhinocerotidae. Diese unabhängigen Schmelzmuster innerhalb einer Bezahnung, die als apomorph betrachtet werden, treten wahrscheinlich nur auf, wenn in

der Dentition deutliche morphologische Unterschiede ausgebildet sind (KOENIGSWALD, 1997c). Die Differenzierungen der Morphologie als auch der Mikrostrukturen innerhalb einer Bezahnung weisen auf funktionell unterschiedliche Eigenschaften der Zähne hin.

Innerhalb der Astrapotheria wurden nach eigenen Überprüfungen ebenfalls Differenzierungen nachgewiesen. Die stark vergrößerten, in späteren Formen hypsodonten Canini zeigen nicht nur morphologisch deutliche Unterschiede zu den brachyodonten bis schwach hypsodonten Molaren, sondern auch in ihren Mikrostrukturen. Die Canini von *Parastrapotherium* sp. bestehen aus HSB, die sowohl transversale als auch longitudinale Ausrichtung vereinen. Im Gegensatz dazu ist der Schmelz des untersuchten *i* inf. aus vertikalen HSB aufgebaut, mit einer äußeren Zone aus schwach ausgebildeten transversalen HSB (Taf. 21, Fig. 7). Bei *Astrapotherium* sp. verhält es sich ähnlich. Die innere Zone des Eckzahns besteht aus transversalen HSB mit vertikaler Orientierung, im Vergleich zu *Parastrapotherium* sp. überwiegt hier aber die transversale Komponente (Taf. 23, Fig. 1-3). Nach außen hin schließen sich ebenfalls schwach ausgebildete transversale HSB an. Der *i* inf. sowie die unteren Molaren besitzen ein zweischichtiges Schmelzmuster aus innen vertikalen HSB und transversalen HSB nach außen hin (Taf. 24, Fig. 6-8). In der äußeren Zone der oberen Molaren finden sich die gleichen transversalen HSB mit vertikaler Orientierung wie in den Canini.

Wie bereits von KOENIGSWALD (1997c) bemerkt, kennzeichnet die Entwicklung unterschiedlicher Schmelzmuster innerhalb heterodonter Bezahnungen den apomorphen Zustand. Bisher wurden signifikante Differenzierungen des Schmelzmusters nur in Dentitionen mit deutlichen morphologischen Unterschieden festgestellt. Der Grad der Schmelzdifferenzierung scheint die funktionelle Bedeutung wiederzuspiegeln, da Zähne mit modifiziertem Schmelzmuster bei Rodentia und Rhinocerotidae eine wichtige funktionelle Rolle einnehmen (KOENIGSWALD, 1997c). Die Astrapotheria bilden hier ein weiteres Beispiel, da sie sowohl sehr prominente Eckzähne als auch unterschiedliche Schmelzmuster in ihrer Bezahnung entwickelt haben.

15.4.11 Schmelzmikrostrukturen der Condylarthra

Der Ursprung der südamerikanischen Huftiere von den Condylarthra ist inzwischen allgemein akzeptiert, jedoch sind die genauen Verhältnisse bisher ungeklärt. Vermutlich bilden die südamerikanischen Ungulata eine paraphyletische Gruppe, die sich aus verschiedenen Taxa

der Condylarthra heraus evolviert haben (CIFELLI, 1993). In Frage kommende Familien dieser archaischen Ungulata sind die Didolodontidae, Mioclaenidae und die Hyopsodontidae. Die Schmelzmikrostrukturen der Condylarthra sind im allgemeinen sehr primitiv und die meisten Gattungen haben lediglich RE entwickelt (STEFEN, 1999). Einige Gattungen wie *Arctocyon* sp. oder *Arctocyonides* sp. (beide Arctocyonidae) zeigen zwar HSB, diese sind aber meist schwach ausgebildet und häufig nur in einigen Zahnregionen vorhanden (KOENIGSWALD et al., 1987). Unter den von STEFEN (1999) untersuchten Mioclaenidae besitzen *Litaletes* sp., *Promioclaenus* sp., *Protoselene* sp., *Ellipsodon* sp., *Orthaspidotherium* sp. und *Litomylus* sp. ausschließlich RE, lediglich *Mioclaenus* sp. zeigt schwach entwickelte HSB. Innerhalb der Hyopsodontidae aus dem unteren Eozän besitzen *Hyopsodus* sp., *Hapaletes* sp., *Haplomylus* sp., *Apheliscus* sp. und *Litomylus* sp. ebenfalls nur RE (KOENIGSWALD, 1997a; STEFEN, 1999). Für die Didolodontidae liegen bislang keine Schmelzuntersuchungen vor. Diese Analyse verdeutlicht, dass für die südamerikanischen Ungulata allgemein der einfache RE als „Ausgangslage“ angesehen werden muss. Die Ausbildung von HSB innerhalb der Condylarthra ist sehr selten und wenn Bänder vorhanden sind, sind sie nur schwach entwickelt (KOENIGSWALD et al., 1987). Unter dieser Voraussetzung muss sich die gesamte Vielfalt der Schmelztypen aus dem RE entwickelt haben und die Schmelzmuster müssen mehrfach unabhängig voneinander entstanden sein.

15.4.12 Konvergenzen

Obwohl bislang keine Phylogenie der gesamten südamerikanischen Huftiere besteht, ist ihr Ursprung sehr wahrscheinlich paraphyletisch (CIFELLI, 1993). Die Condylarthra, von denen sie abstammen, besitzen fast ausschließlich RE, wie im vorherigen Kapitel ausführlich diskutiert wurde. Das Auftreten gleicher Schmelztypen in verschiedenen Gruppen der südamerikanischen Ungulaten zeigt, dass die Muster mehrfach entstanden sein müssen. So tritt beispielsweise der mRE bei den Macraucheniiidae (Litopterna) auf, ebenso bei den Toxodontia, Typotheria und Hegetotheria (Notoungulata). Auch sind in allen Ordnungen HSB ausgebildet, die sich ebenfalls unabhängig voneinander entwickelt haben müssen. Zur Verdeutlichung wurden die Schmelztypen der untersuchten Taxa in die von CIFELLI (1993) aufgestellten Kladogramme der südamerikanischen Huftiere eingefügt (Abb. 4-6).

Ebenso bestehen mehrere Konvergenzen zwischen den südamerikanischen Huftieren zu den holarktischen Taxa. Südamerika war bereits seit der Unterkreide ein Inselkontinent, der erst seit dem Pliozän vor ca. 3 ma mit Öffnung der panamerikanischen Landbrücke wieder eine Verbindung nach Nordamerika erhielt (STEVEN, 1994). Die isolierte Entwicklung der endemischen Fauna brachte dabei Formen hervor, die bemerkenswerte Parallelen zu holarktischen Taxa aufweisen. Diese Parallelen, die durch sehr ähnliche ökologische Bedingungen entstanden sein müssen, beziehen sich jedoch nicht nur auf z. T.

übereinstimmende Körperformen, sondern auch auf die Ausbildung der Schmelztypen bzw. Schmelzmuster. Aufgrund der enormen Vielfalt an Formen ist es daher umso erstaunlicher, dass die Anzahl der Schmelztypen innerhalb taxonomischer Gruppen derart limitiert ist (KOENIGSWALD & CLEMENS, 1992).

Prismen wurden im Laufe der Evolution von Säugetieren mindestens zweimal entwickelt, innerhalb der Mutlitiberculata und der Eutheria als auch in säugerähnlichen Reptilien und mindestens einmal in Reptilien (*Uromastyx* sp.) (COOPER & POOLE, 1973; GRINE et al., 1979; KRAUSE & CARLSON, 1986; KOENIGSWALD et al., 1993; SANDER, 1994). Bezüglich der Schmelztypen bildet der RE den primitivsten Zustand, der bereits in mesozoischen Säugern auftritt (KOENIGSWALD, 1977, 1997b). Anhand des Fossilberichts wird deutlich, dass sich alle weiteren prismatischen Schmelztypen aus dem RE entwickelt haben. Wie das Verbreitungsmuster zeigt, sind auch HSB mehrfach parallel entstanden und treten in den meisten Plazentaliern ab Hasengröße auf (KOENIGSWALD, 1997b) (Abb. 49). Unter den Marsupialia bilden die Vombatidae die einzige Familie mit HSB (Boyde, 1969).

Weiterhin sind der mRE, die vertikalen HSB sowie die Umbiegungen der HSB in den südamerikanischen als auch in den holarktischen Huftieren zu finden. Unter den holarktischen Formen, die mRE entwickelt haben, gelangten die Equidae erst im oberen Pliozän nach Südamerika, ebenso die Artiodactyla. Die ausgestorbenen Embrithopoda waren auf Afrika, Asien und möglicherweise Europa beschränkt, die ebenfalls fossilen Desmostylia auf Asien und Nordamerika (MCKENNA & BELL, 2000). Die Marsupialia sind zwar seit der oberen Kreide in Südamerika vertreten, jedoch stammt die von PFRETZSCHNER (1994) untersuchte Gattung *Diprotodon* sp. aus Australien.

Von den Familien, die vertikale HSB entwickelt haben, waren die Hyracodontidae und Deperetellidae in Asien und Europa verbreitet, erstere darüber hinaus in Nordamerika (MCKENNA & BELL, 2000). Auch die Rhinocerotidae, die rezent noch in Afrika und Asien beheimatet sind, kamen niemals in Südamerika vor.

Die Brontotheriidae und Chalicotheriidae, die Umbiegungen der HSB aufweisen, waren in Asien, Europa und Nordamerika verbreitet, letztere außerdem in Afrika (MCKENNA & BELL, 2000). Gesicherte Nachweise für die Tapiridae in Südamerika gibt es aus dem oberen Pliozän, sie sind bereits seit dem unteren Oligozän aus Europa und Nordamerika bekannt. Die von KOENIGSWALD (1994b) untersuchte Gattung *Tapirus* sp. tritt seit dem oberen Miozän in Asien, Europa und Nordamerika auf. Die Equidae entwickeln ab dem mittleren Miozän hochkronige Bezahnung, die Litopterna etwa ab dem oberen Miozän. Das erste Eintreffen der Equiden in Südamerika liegt jedoch im oberen Pliozän, einem Zeitpunkt, zu dem die Litopterna und die Notoungulata bereits modifizierte Radialschmelz als auch Umbiegungen der HSB entwickelt hatten. Die Gattung *Tapirus* sp. ist zwar seit dem oberen Miozän in Südamerika nachgewiesen, eine Verwandtschaft zu den Litopterna oder Notoungulata ist aber gänzlich auszuschließen.

Anhand der Aufstellung wird ersichtlich, dass die Schmelztypen und ihre Modifikationen mehrfach unabhängig voneinander in unterschiedlichen systematischen Gruppen entstanden sind. Eine ausschließlich biomechanische Interpretation der Schmelzmuster kann dabei nicht angenommen werden, da die Ausbildung der Schmelzstrukturen im Genom verankert ist. Das bedeutet, dass Kauvorgänge die Amelogenese nicht beeinflussen können, da die Zähne tief im Kiefer angelegt und gebildet werden (KOENIGSWALD, 1997a). Beim Durchbrechen der Zähne müssen diese daher den Anforderungen voll genügen. Die Entwicklung und die Evolution des Schmelzes unterliegt demnach während der Amelogenese konstruktiven Limitationen, wodurch eine relativ geringe Anzahl verschiedener Schmelztypen bedingt wird (KOENIGSWALD, 1997a). Entsprechend der funktionsmorphologischen Anforderungen ergeben sich durch die Kombinationen der Schmelztypen gleiche oder ähnliche Schmelzmuster. Daher müssen die Strukturen im Schmelz der südamerikanischen Ungulaten alle konvergent entstanden sein.

16. Danksagung

Die vorliegende Studie wurde von Prof. W. v. KOENIGSWALD angeregt und betreut. Er unterstützte nicht nur kontinuierlich den Fortschritt dieser Arbeit sondern war auch jederzeit bereit, Ergebnisse und Probleme kritisch zu diskutieren. Für sein entgegengebrachtes Vertrauen und seine stimulierende Begeisterung möchte ich ihm besonders danken.

Die Mitarbeiter der paläontologischen Abteilung des Museo Ciencias Naturales de La Plata, La Plata, Argentinien, insbesondere Dr. G. Vucetich, M. Bond, Dr. M. Reguero und Dr. F. Goin, gestatteten mir während meines zweimonatigen Aufenthaltes uneingeschränkter Zugang zur Vertebratensammlung. Ihnen möchte ich für die große Unterstützung, die fruchtbaren Diskussionen, die Ermöglichung eines Geländeaufenthalts und nicht zuletzt für die großzügige Bereitstellung von Untersuchungsmaterial für die Schmelzmikrostrukturanalyse danken.

M. Palacios ermöglichte Dr. D. C. Kalthoff und mir einen Geländeaufenthalt in Patagonien, wofür ich ihr ebenfalls danken möchte.

Prof. Dr. T. MARTIN möchte ich für die unkomplizierte Übernahme der Zweitkorrektur danken.

Dr. D. C. Kalthoff danke ich für die Zusammenarbeit während des Geländeaufenthalts in Patagonien und für wertvolle Ratschläge.

Ein großes Dankeschön gilt Familie Battini. Sie nahm Dr. D. C. Kalthoff und mich während des Geländeaufenthalts herzlich auf ihrer Estancia auf und war somit maßgeblich an dem Gelingen der Feilandsarbeit beteiligt.

D. Kranz gebührt besonderer Dank für ihre graphische Hilfestellung und konstruktiven Anregungen.

G. Oleschinski war stets zu technischer Unterstützung bei Fotografien sowie bei der Bedienung des REM's bereit – dafür möchte ich ihm herzlich danken.

L. Schmitz danke ich für die aufmerksame und kritische Durchsicht dieser Arbeit sowie für die zahlreichen wertvollen Ratschläge. Besonders danke ich ihm, dass er mich in jeder Lebenslage unterstützt und in schwierigen Momenten aufmuntert.

Allen Mitgliedern der Bonner Arbeitsgruppe Wirbeltierpaläontologie gilt mein Dank für die regen Diskussionen.

Meine Eltern haben mich in all meinen Entscheidungen zu jeder Zeit unterstützt, wofür ich ihnen besonders danken möchte.

Diese Arbeit wurde von der Graduiertenförderung von Nordrhein-Westfalen, der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) im Rahmen des Graduiertenkollegs „Evolution und Biodiversität in Raum und Zeit“ und des Deutschen Akademischen Austauschdienstes (DAAD) im Rahmen des Projektbezogenen Personenaustauschs gefördert.

17. Literatur

- AMEGHINO F. (1889) *Contribución al conocimiento de los mamíferos fosiles de la República Argentina*. Pablo E. Coni é Hijos, Buenos Aires.
- AMEGHINO F. (1906) Formations Sedimentaires. *Anales del Museo Nacionales de Buenos Aires* **3**(8), 287-498.
- BENTON M. J. (2000) *Vertebrate Paleontology*. Blackwell Sciences Ltd., Oxford. pp. 452.
- BERGGREN W. A., KENT D. V., SWISHER C. C. I. and AUBRY M. P. (1995) A revised Cenozoic geochronology and chronostratigraphy. In *Geochronology, Time-Scales, and Global Stratigraphic Correlation. SEPM (Soc. for Sedimentary Geology) Special Publication* (ed. J. HARDENBOL), pp. 129-212.
- BOYDE A. (1964) *The Structure and Development of Mammalian Enamel*. University College, London.
- BOYDE A. (1965) The Structure of Developing Mammalian Dental Enamel. In *Tooth Enamel* (ed. R. W. FEARNHEAD), pp. 163-168. John Wright and Sons Ltd., Bristol.
- BOYDE A. (1969) Electron microscopic observations relating to the nature and development of prism decussation in mammalian dental enamel. *International Group for Scientific Research on Stomato-Odontology* **12**, 151-207.
- BOYDE A. (1971) Comparative Histology of Mammalian Teeth. In *Dental Morphology and Evolution* (ed. A. A. DAHLBERG), pp. 81-94. The University of Chicago Press, Chicago.
- BOYDE A. and FORTELIUS M. (1986) Development, structure and function of rhinoceros enamel. *Zoological Journal of the Linnean Society* **87**, 181-214.
- BOYDE A., PETRAN M. and HADRAVSKY M. (1983) Tandem scanning reflected light microscopy of internal features in whole bone and tooth samples. *Journal of Microscopy* **132**(1), 17.
- CERDENO E. and BOND M. (1998) Taxonomic revision and phylogeny of *Paedotherium* and *Tremacyllus* (Pachyrukhinae, Hegetotheriidae, Notoungulata) from the Late Miocene to the Pleistocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* **18**(4), 799-811.
- CIFELLI R. L. (1983) The Origin and Affinities of the South American Condylarthra and Early Tertiary Litopterna (Mammalia). *American Museum Novitates* **2772**, 1-49.
- CIFELLI R. L. (1983) Eutherian tarsals from the late Paleocene of Brazil. *American Museum Novitates* **2761**, 1-31.

- CIFELLI R. L. (1985) South American Ungulate Evolution and Extinction. In *The Great American Biotic Interchange* (ed. S. D. WEBB), pp. 249-266. Plenum Press, New York.
- CIFELLI R. L. (1993) The Phylogeny of the Native South American Ungulates. In *Mammal Phylogeny. Placentals* (ed. M. C. MCKENNA), pp. 195-216. Springer-Verlag.
- CIFELLI R. L., SCHAFF C. R. and MCKENNA M. C. (1989) The relationships of the Arctostylopidae (Mammalia): New data and interpretation. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **152**, 1-44.
- CIFELLI R. L. and SORIA M. F. (1983) Systematics of the Adianthidae (Litopterna, Mammalia). *American Museum Novitates* **2771**, 1-25.
- COOPER J. S. and POOLE D. F. G. (1973) The dentition and dental tissues of the agamid lizard, *Uromastyx*. *Journal of Zoology* **169**, 85-100.
- CROFT D. A., BOND M., FLYNN J. J., REGUERO M. and WYSS A. R. (2003) Large archaeohyracids (Typotheria, Notoungulata) from central Chile and Patagonia including a revision of Archaeotypotherium. *Fieldiana (Geology) New Series* **49**(1-38).
- CROFT D. A., BOND M., FLYNN J. J., REGUERO M. and WYSS A. R. (2003) Large archaeohyracids (Typotheria, Notoungulata) from central Chile and Patagonia including a revision of Archaeotypotherium. *Fieldiana (Geology) New Series* **49**(1-38).
- DU, C., FALINI, G., FERMANI, S., ABBOTT, C. and MORADIAN-OLDAK, J. (2005) Supramolecular Assembly of Amelogenin Nanospheres into Birefringent Microribbons. *Science* **307**(5714), 1450-1454.
- FLOWER W. H. and LYDEKKER R. (1891) *An Introduction to the Study of Mammals, Living and Extinct*. Adam and Charles Black, London. pp. 763.
- FLYNN J. J. and SWISHER III C. C. (1995) Cenozoic South American Land Mammal Ages: correlation to global geochronologies. In *Geochronology, Time Scales, and Global Stratigraphic Correlation* (ed. J. HARDENBOL), pp. 317-333. SEPM Special Publication.
- FLYNN L. J., WYSS A. R., CROFT D. A. and CHARRIER R. (2003) The Tinguiririca Fauna, Chile: biochronology, paleoecology, biogeography, and a new earliest Oligocene South American Land Mammal "Age". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **195**(3-4), 229-259.

- FORTELIUS M. (1984) Vertical decussation of enamel prisms in lophodont ungulates. In *International Symposium on the Composition, Properties, and Fundamental Structure of Tooth Enamel* (ed. S. Suga), pp. 427-431. Elsevier Science Publishers, Odawara, Japan.
- FORTELIUS M. (1985) Ungulate cheek teeth: developmental, functional, and evolutionary interrelations. *Acta Zoologica Fennica* **180**, 1-76.
- FRANZ-ODENDAAL T., CHINSAMY A. and LEE-THORP J. (2001) Dental Pathologies at an Early Pliocene Site in South Africa. (Abstract). *Journal of Morphology* **248**(3), 231.
- FRANZ-ODENDAAL T., CHINSAMY A. and LEE-THORP J. (2004) High prevalence of enamel hypoplasia in an early Pliocene giraffid (*Sivatherium hendeyi*) from South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* **24**(1), 235-244.
- GILKESON C. F. and LESTER K. S. (1989) Ultrastructure variation in enamel of Australian marsupials. *Scanning Microscopy* **3**(1), 177-191.
- GINGERICH P. D. and ROSE K. D. (1977) Preliminary report on the American Clark Fork mammal fauna, and its correlation with similar faunas in Europe and Asia. *Geobios Mémoire spécial* **1**, 39-45.
- GRINE F. E., GOW C. E. and KITCHING J. W. (1979) Enamel structure in the cynodonts *Pachygenelus* and *Tritylodon*. *Proceedings / Electron Microscopy Society of Southern Africa* **9**, 99-100.
- HILSON S. (1986) *Teeth*. Cambridge University Press, Cambridge.
- HUNTER J. (1778) *The Natural History of the Human Teeth: Explaining their Structure, Use, Formation, Growth, and Diseases*. J. JOHNSON, London. pp. 1-128.
- JANIS C. M. (1988) An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals, and the correlation of these factors with dietary preference. In *VIIIth International Symposium on Dental Morphology* (ed. D. SIGOGNEAU-RUSSEL), pp. 367-387. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle / C., Paris.
- KALTHOFF D. C. (2000) Die Schmelzmikrostruktur in den Incisiven der hamsterartigen Nagetiere und anderer Myomorpha (Rodentia, Mammalia). *Palaeontographica Abt. A* **259**, 1-194.
- KAY R. F., MADDEN R. H., VUCETICH M. G., CARLINI A. A., MAZZONI M. M., RE G. H., HEIZLER M. and SANDEMAN H. (1999) Revised geochronology of the Casamayoran South American Land Mammal Age: Climatic and biotic implications. *PNAS* **96**(23), 13235-13240.

- KIERDORF H., KIERDORF U., Richards U. and SEDLACEK F. (2000) Disturbed Enamel Formation in Wild boars (*Sus scrofa* L.) from Floride Polluted Areas in Centra Europe. *Anatomical Record* **259**(1), 12-24.
- KIERDORF U. (1988) Untersuchungen zum Nachweis immissionsbedingter chronischer Fluoridindtoxikation beim Reh (*Capreolus capreolus* L.). *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* **34**, 192-204.
- KIERDORF U., KIERDORF H., SEDLACEK F. and FEJERKOV O. (1996) Structural changes in flourosed dental enamel of red deer (*Cervus elaphus* L.) from a region with severe environmental pollution by flourides. *Journal of Anatomy* **188**, 183-195.
- KIERDORF U., Schultz M. and KIERDORF H. (1994) Licht- und rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an Schmelzhypoplasien fluorotischer Rehzähne. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* **40**, 175-184.
- KOENIGSWALD W. v. (1977) *Mimomys* cf. *reidi* aus der villafranchischen Spaltenfüllung Schambach bei Treuchtlingen. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie* **17**, 197-212.
- KOENIGSWALD W. v. (1980) Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia). *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* **539**, 1-129.
- KOENIGSWALD W. v. (1982) Enamel Structure in the Molars of Arvicolidae (Rodentia, Mammalia), a Key to Functional Morphology and Phylogeny. In *Teeth: Form, Function, and Evolution* (ed. B. KURTÉN), pp. 109-122. Columbia University Press, New York.
- KOENIGSWALD W. v. (1985) Evolutionary trends in the enamel of rodent incisors. In *Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis* (ed. J. L. Hartenberger), pp. 403-422. Plenum Press, New York.
- KOENIGSWALD W. v. (1988) Enamel modification in enlarged front teeth among mammals and the various possible reinforcement of the enamel. In *Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology* (ed. D. SIGOGNEAU-RUSSEL), pp. 147-167. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (série C), Paris 1986.
- KOENIGSWALD W. v. (1994a) Differenzierungen im Zahnschmelz der Marsupialia im Vergleich zu den Verhältnissen bei den Placentalia (Mammalia). *Berliner geowiss. Abh.* **E 13**(B. KREBS-Festschrift), 45-81.

- KOENIGSWALD W. v. (1994b) U-shaped orientation of Hunter-Schreger bands in the enamel of *Moropus* (Mammalia: Chalicotheriidae) in comparison to some other perissodactyla. *Annals of Carnegie Museum* **63**(1), 49-65.
- KOENIGSWALD W. v. (1997a) Brief survey of enamel diversity at the schmelzmuster level in Cenozoic placental mammals. In *Tooth Enamel Microstructure* (eds. K. v. KOENIGSWALD and P. M. SANDER), pp. 203-235. Balkema, Rotterdam.
- KOENIGSWALD W. v. (1997b) Evolutionary trends in the differentiation of mammalian enamel ultrastructure. In *Tooth Enamel Microstructure* (eds. W. v. KOENIGSWALD and P. M. SANDER), pp. 203-235. Balkema, Rotterdam.
- KOENIGSWALD W. v. (1997c) The variability of enamel structure at the dentition level. In *Tooth Enamel Microstructure* (eds. W. v. KOENIGSWALD and P. M. SANDER), pp. 193-201. Balkema, Rotterdam.
- KOENIGSWALD W. v. (2001) Besonderheiten der Schmelzoberfläche bei Säugetierzähnen. *Lynx (Praha)* **32**, 171-181.
- KOENIGSWALD W. v. and CLEMENS W. A. (1992) Levels of complexity in the microstructure of mammalian enamel and their application in studies of systematics. *Scanning Microscopy* **6**(1), 195-218.
- KOENIGSWALD W. v., GOIN F. and PASCUAL R. (1999) Hypsodonty and enamel microstructure in the Paleocene gondwanatherian mammal *Sudamerica ameghinoi*. *Acta Palaeontologica Polonica* **44**(3), 263-300.
- KOENIGSWALD W. v. and MARTIN L. D. (1984) Revision of the fossil and recent Lemminae (Rodentia, Mammalia). *Special Publication / Carnegie Museum of Natural History* **9**, 122-137.
- KOENIGSWALD W. v., MARTIN T. and PFRETZSCHNER H. U. (1993) Phylogenetic interpretation of enamel structures in mammalian teeth - possibilities and problems. In *Mammal Phylogeny* (ed. M. C. MCKENNA). Springer, New York.
- KOENIGSWALD W. v. and PASCUAL R. (1990) The schmelzmuster of the Paleogene South American rodentlike marsupials *Groeberia* and *Patagonia* compared to rodents and other Marsupialia. *Paläontologische Zeitschrift* **64**, 345-358.
- KOENIGSWALD W. v. and PFRETZSCHNER H. U. (1987) Hunter-Schreger-Bänder im Zahnschmelz von Säugetieren (Mammalia). Anordnung und Prismenverlauf. *Zoomorphology* **106**, 329-338.

- KOENIGSWALD W. v. and PFRETZSCHNER H. U. (1991) Biomechanics in the Enamel of Mammalian Teeth. In *Constructional Morphology and Biomechanics* (ed. K. Vogel). Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg.
- KOENIGSWALD W. v., RENSBERGER J. M. AND PFRETZSCHNER H. U. (1987) Changes in the tooth enamel of early Paleocene mammals allowing increased diet diversity. *Nature* **328**, 150-152.
- KOENIGSWALD W. v. and SANDER P. M. (1997a) Glossary of terms used for enamel microstructures. In *Tooth Enamel Microstructure* (eds. W. v. KOENIGSWALD and P. M. SANDER), pp. 267-280. Balkema, Rotterdam.
- KOENIGSWALD W. v. and SANDER P. M. (1997b) Schmelzmuster differentiation in leading and trailing edges, a specific biomechanical adaption in rodents. In *Tooth Enamel Microstructure* (eds. W. v. KOENIGSWALD and P. M. SANDER), pp. 259-266. Balkema, Rotterdam.
- KOENIGSWALD W. v., SANDER P. M., LEITE M. B., MÖRS T. and SANTEL W. (1994) Functional symmetries in the schmelzmuster and morphology of rootless rodent molars. *Zoological Journal of the Linnean Society* **110**, 141-179.
- KRAUSE D. W. and CARLSON S. J. (1986) Prismatic enamel in multituberculate mammals: Tests of homology and polarity. *Journal of Mammalogy* **68**(4), 755-765.
- LOOMIS F. B. (1914) *The Deseado Formation of Patagonia*. Rumford Press, Concord, New Hampshire. pp. 232.
- MAAS C. M. (1989) Enamel Microstructure in Miocene Notoungulates. *Journal of Vertebrate Paleontology* **9**(3), 112.
- MAAS C. M. (1997) Enamel Microstructure in Notoungulates. In *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. (ed. L. J. FLYNN), pp. 319-334. Smithsonian Institution Press, Washington.
- MacFadden B. J. (1985) Drifting continents, mammals, and time scales : Current developments in South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* **5**(2), 169-174.
- MacFadden B. J., Campbell K. E., Jr., CIFELLI R. L., SILES O., JOHNSON N. M., NAESER C. W. and ZEITLER P. K. (1985) Magnetic polarity stratigraphy and mammalian fauna of the Deseadan (Late Oligocene-Early Miocene) Salla Beds of Northern Bolivia. *Journal of Geology* **93**, 223-250.
- MARTIN T. (1992) Schmelzmikrostruktur in den Inzisiven alt- und neuweltlicher hystricognather Nagetiere. *Palaeovertebrata, Mém. extra.*, 1-168.

- MARTIN T. (1997) Schmelzmikrostrukturen bei Säugetieren. In *Die Evolution der Zähne: Phylogenie - Ontogenie - Variation* (ed. J. C. TÜRP), pp. 401-422. Quintessenz-Verlag-GmbH, Berlin.
- MATTHEW W. D. (1915) A revision of the lower Eocene Wasatch and Wind River faunas. Part IV. Entelonychia, Primates, Insectivora (part). *Bulletin of the American Museum of Natural History* **34**, 429-483.
- MATTHEW W. D. and Granger W. (1925) Fauna and correlation of the Gashato Formation of Mongolia. *American Museum Novitates* **189**, 1-12.
- MCKENNA M. C. (1981) Early history and biogeography of South America's extinct land mammals. In *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift* (ed. A. B. CHIARELLI), pp. 43-77. Plenum Press, New York.
- MCKENNA M. C. and BELL S. K. (2000) Mammal Classification, Unitaxon. Mathemaesthetics, New York.
- NOVACEK M. J. (1992) Mammalian phylogeny: Shaking the tree. *Nature* **356**, 121-125.
- PASCUAL R. (1954) Adiciones a la fauna de la formación de los llanos de San Luis y su edad. *Revista del Museo de Mar del Plata* **1**, 113-121.
- PASCUAL R. (1966) *Paleontografía Bonarense, IV, Vertebrata*. Comisión de Investigación Científica, La Plata.
- PASCUAL R., ORTIZ JAUREGUIZAR E. and PRADO J. L. (1996) Land Mammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A* **30**, 265-320.
- PATTERSON B. (1934) Upper premolar-molar structure in the Notoungulata, with notes on taxonomy. *Geol. Ser. Field. Mus. Nat. Hist.* **6**(6), 91-111.
- PATTERSON B. (1936) The internal structure of the ear in some notoungulates. *Geol. Ser. Field. Mus. Nat. Hist.* **6**(15), 199-227.
- PATTERSON B. and PASCUAL R. (1968) Evolution of mammals on southern continents. V. The fossil mammal fauna of South America. *Quarterly Review of Biology* **43**, 409-451.
- PAULA COUTO C. d. (1979a) Capítulo XX: Ordens Litopterna, Astrapotheria e Trigonostyloidea. In *Tratado de Paleomastozoología*, pp. 363-386. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- PAULA COUTO C. d. (1979b) Capítulo XXI: Ordem Notoungulata ROTH, 1903. In *Tratado de Paleomastozoología*, pp. 387-418, Rio de Janeiro.
- PFRETZSCHNER H. U. (1988) Structural reinforcement and crack propagation in enamel. In *Teeth Revisited: Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental*

- Morphology* (ed. D. SIGOGNEAU-RUSSEL), pp. 133-143. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle / C., Paris 1986.
- PFRETZSCHNER H. U. (1990) Evolution des Zahnschmelzes in hochkronigen Molaren am Beispiel der Pferdereihe. In *Geotagung*, Bremen.
- PFRETZSCHNER H. U. (1993) Enamel microstructure in the phylogeny of the equidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* **13**(3), 342-349.
- PFRETZSCHNER H. U. (1994) Biomechanik der Schmelzmikrostruktur in den Backenzähnen von Grossäugern. *Palaeontographica Abt. A* **234**(Lfg. 1-3), 1-88.
- QUENSTEDT A. (1867) Handbuch der Petrefaktenkunde, pp. 64-65. Verlag der Laupp'schen Buchhandlung Tübingen.
- REGUERO M. (1998) El problema de las relaciones sistemáticas y filogenéticas de los Typotheria y Hegetotheria (Mammalia, Notoungulata): análisis de los taxones de Patagonia de la edad-mamífero Deseadense (Oligoceno). Ph.D. dissertation thesis. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- REGUERO M., CROFT D. A., FLYNN J. J. and WYSS A. R. (2003) Small archaeohyracids (Typotheria, Notoungulata) from Chubut, Argentina and central Chile: trans-Andean temporal correlation. *Fieldiana: Geology (New Series)* **48**, 1-17.
- RENSBERGER J. M. (1997) Mechanical adaptation in enamel. In *Tooth Enamel Microstructure* (eds. W. v. KOENIGSWALD and P. M. SANDER), pp. 237-257. Balkema, Rotterdam.
- RENSBERGER J. M. and KOENIGSWALD W. v. (1980) Functional and phylogenetic interpretation of enamel microstructure in rhinoceroses. *Paleobiology* **6**(4), 477-495.
- RENSBERGER J. M. and PFRETZSCHNER H. U. (1992) Enamel structure in astrapotheres and its functional implications. *Scanning Microscopy* **6**(2), 495-510.
- RIGGS E. S. and PATTERSON B. (1935) Descriptions of some notoungulates from the Casamayor (*Notostylops*) beds of Patagonia. *Proceedings of the American Philosophical Society* **75**(2), 163-215.
- SAHNI A. (1979) Enamel ultrastructure of certain north american cretaceous mammals. *Palaeontographica Abt. A* **166**, 37-49.
- SANDER P. M. (1994) *The Microstructure of Reptilian Tooth Enamel: Terminology, Function, and Phylogeny*, Bonn.
- SCHREGER D. (1800) Beitrag zur Geschichte der Zähne. *Beiträge für die Zergliederkunst* **1**, 1-7.
- SCOTT W. B. (1912) Mammalia of the Santa Cruz beds. Pt. 2. Toxodonta. Report. *Princeton Univ. Exped. Patagonia* **6**(2), 111-238.

- SHUPE J. L., CHRISTOFERSON P. V., OLSON A. E., ALLRAD A. S. and HURST R. L. (1987) Relationship of cheek tooth abrasion to fluoride-induced permanent incisor lesions in livestock. *American Journal of Veterinary Research* **48**, 1498-1503.
- SIMPSON G. G. (1945) The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **85**, 1-350.
- SIMPSON G. G. (1948) The beginning of the age of mammals in South America; Part 1. Introduction. Systematics: Marsupialia, Edentata, Condylarthra, Litopterna and Notioprogonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **91**(1), 1-232.
- SIMPSON G. G. (1967) The beginning of the age of mammals in South America; Part 2. Systematics: Notoungulata, concluded (Typotheria, Hegetotheria, Toxodonta, Notoungulata, incertae sedis);. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **137**, 1-260.
- SIMPSON G. G. (1980) *Splendid Isolation: the curious history of South American mammals*. CT (Yale University Press), New Haven. pp. 266.
- SORIA M. F. (2001) Los Proterotheriidae (Mammalia, Litopterna): sistemática, origen y filogenia. *Monografías Mus. Argentino Ciencias Naturales* **1**, 1-167.
- SORIA M. F. and Powell J. E. (1982) Un primitivo Astrapotheria (Mammalia) y la edad de la formación Rio Loro, provincia de Tucuman, Republica Argentina. *Ameghiniana* **18**(3-4), 155-168.
- STEFEN C. (1999) Evolution of enamel microstructure of archaic ungulates (Condylarthra), and comments of some other early Tertiary mammals. *PaleoBios* **19**(3), 15-36.
- STEVEN M. S. (1994) *Historische Geologie*. Spektrum Akademischer Verlag GmbH, Heidelberg. pp. 635.
- STROMBERG C. (2004) The "Great Transformation" and evolution of hypsodonty in equids: testing a hypothesis of adaptation. *Journal of Vertebrate Paleontology* **24**(Supplement to No. 3), 119A.
- TAUBER A. A. (1996) Los representantes del género *Protypotherium* (Mammalia, Notoungulata, Interatheriidae) del Mioceno Temprano del sudeste de la Provincia Santa Cruz, Republica Argentina. *Miscelanea* **95**, 1-29.
- THENIUS E. (1989) *Zähne und Gebiß der Säugetiere*. Walter de Gruyter, Berlin. pp. 517.
- WAHLERT J. H. and KOENIGSWALD W. v. (1985) Specialized enamel in incisors of eomyid rodents. *Nov. Amer. Mus. Nat. Hist.* **2832**, 1-12.

- WEBB S. D. (1985) Late Cenozoic Mammal Dispersals Between the Americas. In *The Great American Biotic Interchange* (ed. S. D. WEBB), pp. 357-386. Plenum Press, New York.
- WEBB S. D. and PERRIGO S. C. (1984) Late Cenozoic vertebrates from Honduras and El Salvador. *Journal of Vertebrate Paleontology* **4**(2), 237-254.
- WILLIAMS S. H. and KAY R. F. (2001) A Comparative Test of Adaptive Explanations for Hypsodonty in Ungulates and Rodents. *Journal of Mammalian Evolution* **8**(3), 207-229.

18. Tafeln

Anmerkungen

Soweit nicht anders angegeben sind die Bilder folgendermaßen orientiert:

Longitudinalschnitt: Die EDJ liegt links, occlusal befindet sich oben.

Transversalschnitt: Die EDJ liegt unten.

Tangentialschnitt: Occlusal befindet sich oben.

Invers: Das Bild ist seitenverkehrt wiedergegeben.

Sind Zähne abgebildet, so sind diese stets nach ihrer Orientierung im Kiefer ausgerichtet.

Tafel 1
Litopterna

Fig. 1: *Theosodon* sp., M sup., Luv-Seite, longitudinal, KOE 3781. Im Schmelz von *Theosodon* sp. dominieren HSB, die leicht konvex gebogen sind und nach außen hin abflachen. Auch der Winkel der HSB zueinander verringert sich zur Außenkante hin.

Fig. 2: *Theosodon* sp., M sup., Luv-Seite, KOE 3781. Das Ectoloph des M sup. ist stark strukturiert, Para- und Metacon treten deutlich hervor. Es sind Reste von Zement erhalten. Das Rechteck gibt die Lage von Fig. 3 an.

Fig. 3: *Theosodon* sp., M sup., Luv-Seite, tangential, KOE 3781, invers. Die HSB sind aus der normalerweise transversalen Ausrichtung ausgelenkt und verlaufen in Richtung des Mesostyls nach cervical. Durch die ausgeprägte Morphologie der buccalen Seite des Molars ist der Schmelz zum Mesostyl hin weggeschliffen, so dass hier das Dentin sichtbar ist. Der Mesostyl selbst ist mit seinen HSB bereits longitudinal angeschnitten.

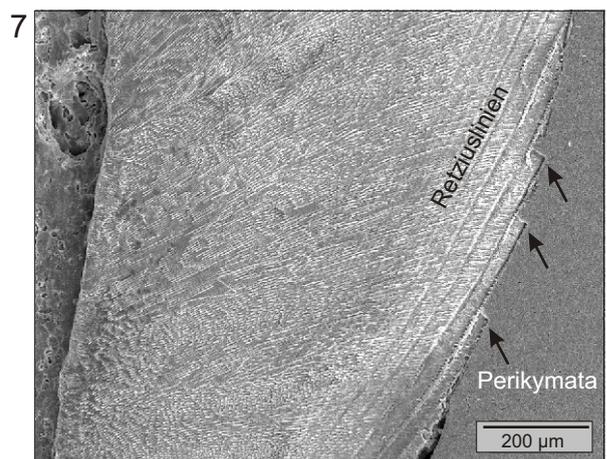
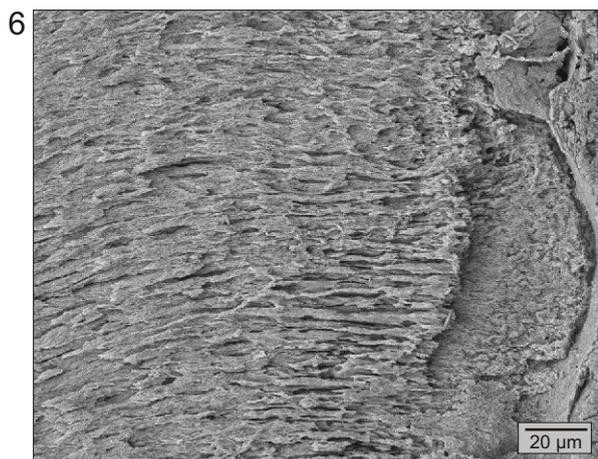
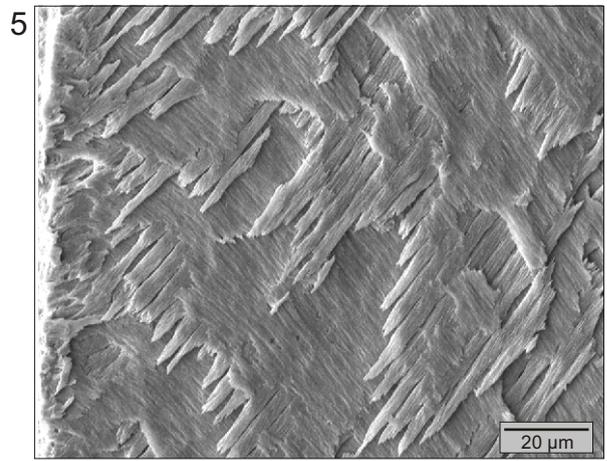
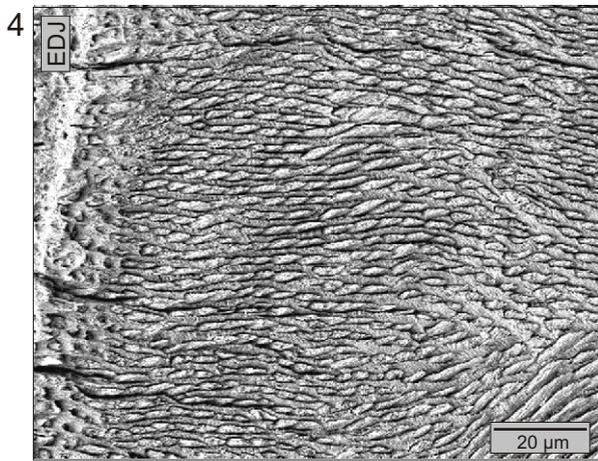
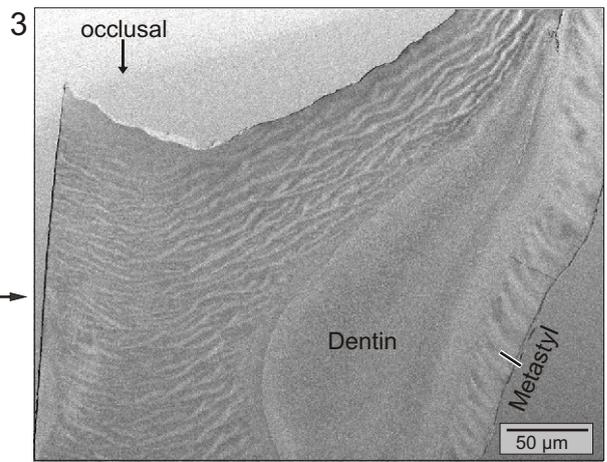
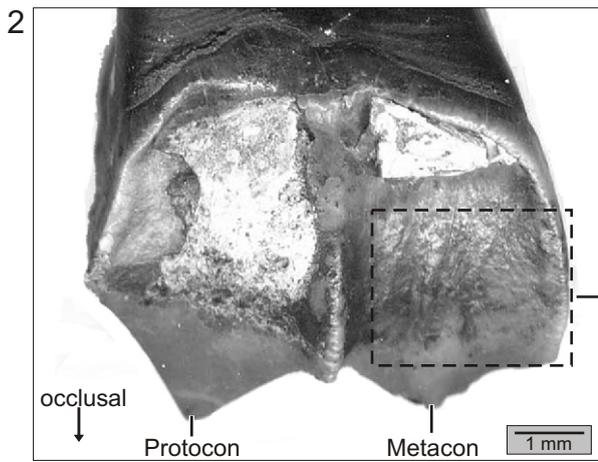
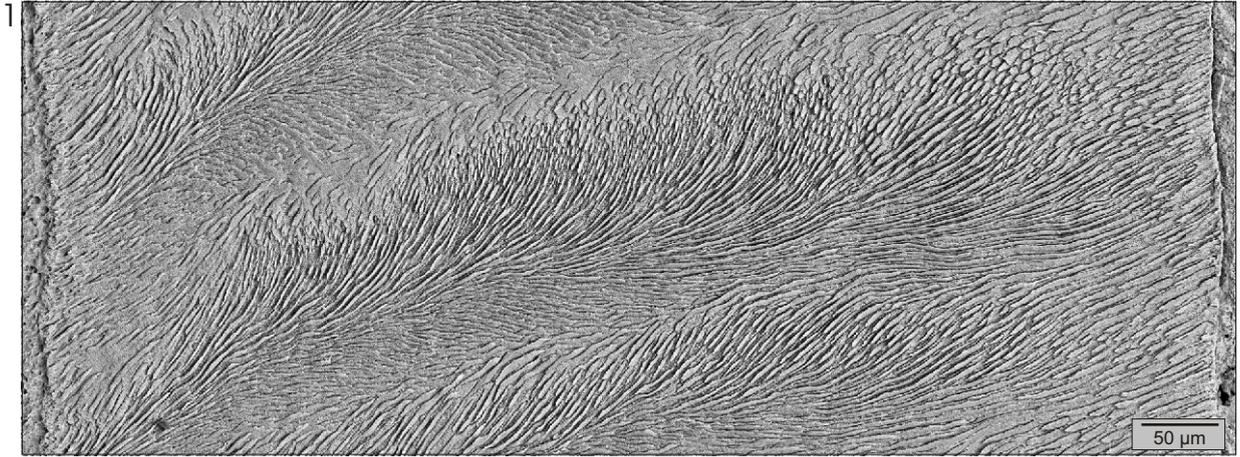
Fig. 4: *Theosodon* sp., M sup., Lee-Seite, transversal, KOE 371. An der EDJ sind die Prismen im RE in radialen Reihen angeordnet, die IPM ist sehr dick und plattig ausgebildet. Die Dicke der IPM übersteigt jedoch nicht die Dicke der Prismen. Weiterhin ist die Zone sehr dünn, weshalb hier lediglich die Tendenz zum mRE besteht.

Fig. 5: *Scalabrinitherium bravardi*, m inf., Lee-Seite, longitudinal, KOE 3791, invers. An der EDJ stehen Prismen und IPM im rechten Winkel zueinander, die IPM ist sehr dick und plattig ausgebildet.

Fig. 6: *Scalabrinitherium bravardi*, m inf., Lee-Seite, longitudinal, KOE 3791, invers. Durch diagenetische Veränderungen wurde im äußeren Bereich des Schmelzes die prismatische Struktur durch prismafreie ersetzt, so dass die genauen Faserverläufe von Prismen und IPM nur noch schwer bzw. gar nicht mehr erkennbar sind.

Fig. 7: *Cullinia levi*, m inf., Lee-Seite, longitudinal, KOE 3792. Im cervicalen Bereich des Zahns sind deutlich Retziuslinien ausgebildet. Die Perikymata auf der Schmelzaußenseite sind treppenförmig abgestuft.

Macraucheniiidae



Tafel 2
Litopterna

Fig. 1: *Cullinia* sp., M sup., Luv-Seite, KOE 3784. Das Ectoloph ist wenig strukturiert. Da nur dieses buccale Bruchstück vorhanden ist, ist die Orientierung mesial/distal unklar. Das Rechteck gibt die Lage von Fig. 2 an.

Fig. 2: *Cullinia* sp., M sup., Luv-Seite, tangential, KOE 3784. Die HSB biegen in Richtung des ?Parastyls/?Metastyls sowie zum Mesostyl hin deutlich nach cervical um. Die Orientierung mesial/distal ist unklar, da lediglich dieses Fragment vorhanden ist.

Fig. 3: *Cullinia* sp., M sup., Luv-Seite, transversal, KOE 3783. Im Schmelzband sind deutliche Hypoplasien in Form von Löchern und Vertiefungen erkennbar, in welcher die prismatischen Strukturen fehlen und stattdessen aus aprismatischem Schmelz bestehen. In diesem Zahn treten die Hypoplasien überwiegend im äußeren Bereich des Schmelzbands auf.

Fig. 4: *Cullinia* sp., M sup., Luv-Seite, transversal, KOE 3783. Vergrößerte Darstellung einer Hypoplasie im äußeren Bereich des Schmelzbands. Die vorhandenen Löcher sind von aprismatischem Schmelz umgeben und resultieren wahrscheinlich aus einer verzögerten Wiederaufnahme der Sekretion der Ameloblasten.

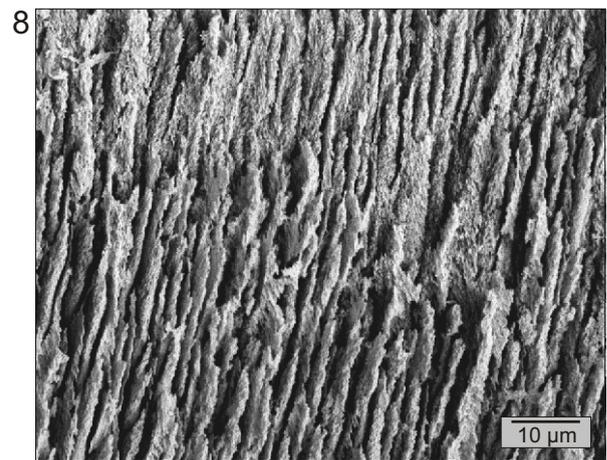
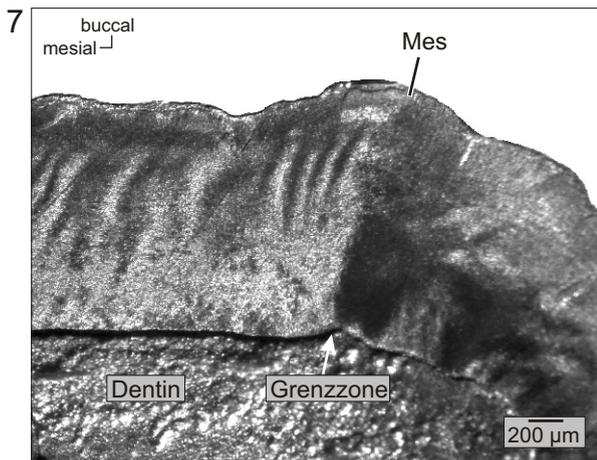
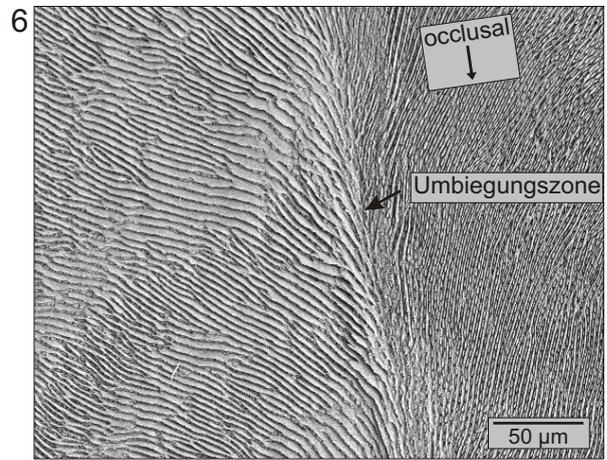
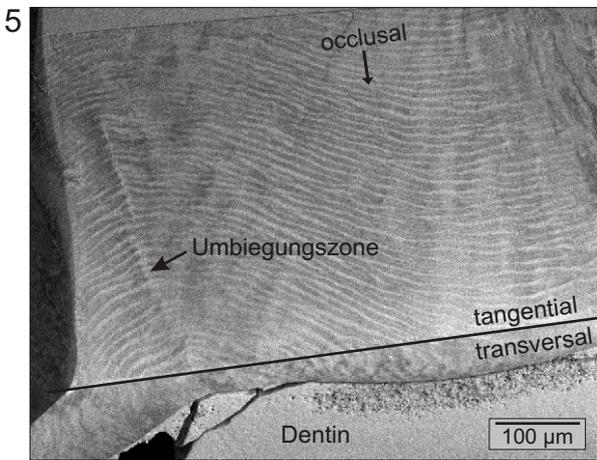
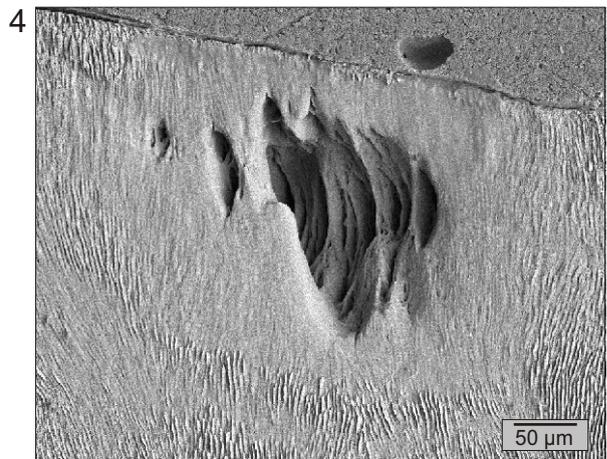
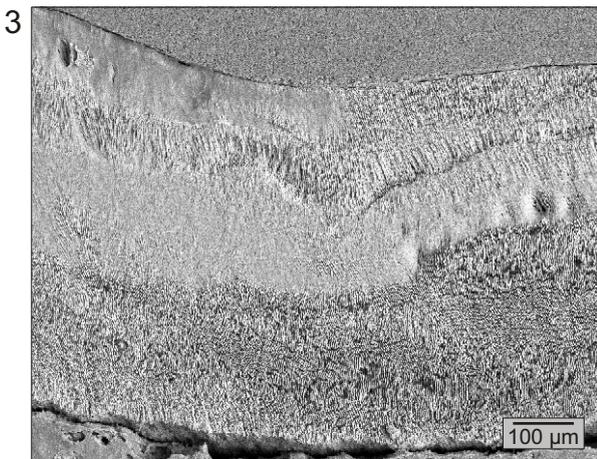
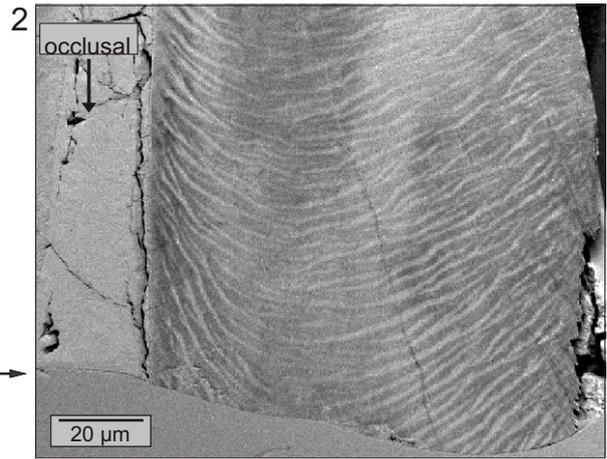
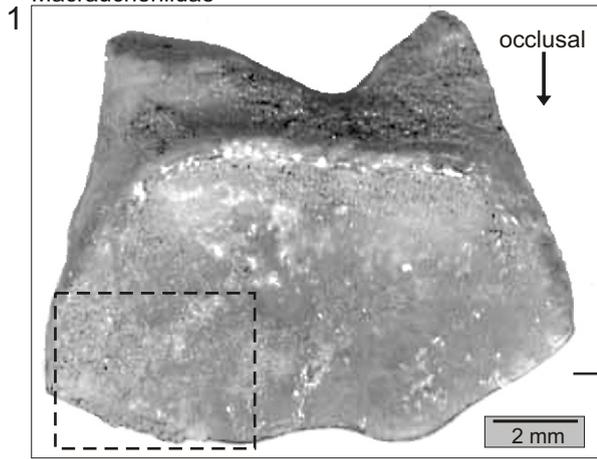
Fig. 5: *Macrauchenia* sp., M sup., tangential/transversal, Luv-Seite, KOE 3801. Die Probe ist unterhalb der eingezeichneten Linie transversal, oberhalb der Linie tangential angeschnitten. Die Linie selbst markiert die Kante, an der sich beide Schnittflächen im 90° Winkel treffen. Im Bereich des Mesostyls ist deutlich die Umbiegung der HSB nach cervical erkennbar. Des Weiteren sind die jeweiligen Scheitelpunkte der umbiegenden HSB durch eine Umbiegungszone miteinander verbunden, welche in Fig. 6 vergrößert dargestellt ist.

Fig. 6: *Macrauchenia* sp., M sup., tangential, Luv-Seite, Umbiegungszone der nach cervical verlaufenden HSB. Während sich die einzelnen Bänder in der linken Bildhälfte noch differenzieren lassen, erscheinen sie nach der Umbiegungszone - also rechts - einheitlich dunkel. Dies ergibt sich aus dem unterschiedlichen Anschnitt der Prismen: Links sind die Prismen schräg angeschnitten, rechts hingegen sind sie annähernd im 90° Winkel getroffen, weshalb die Richtungsänderung der Prismen bei dieser Vergrößerung nicht mehr ersichtlich ist.

Fig. 7: *Macrauchenia* sp., M sup., transversal, Luv-Seite, KOE 3801. Aufnahme unter dem Auflichtmikroskop. Die HSB stehen im mesialen Bereich des Metastyls steil auf der Occlusalfläche. Ab der Mitte des Metastyls nach distal sind die Bänder breit aufgefächert, es ist eine deutliche Grenze (hell/dunkel) erkennbar.

Fig. 8: *Macrauchenia* sp., M sup., transversal, Luv-Seite, KOE 3801. Im äußeren Bereich des Zahns ist der Schmelz diagenetisch verändert, die Struktur von Prismen und IPM erscheint leicht aufgelöst und beide Einheiten sind nur schwer voneinander zu unterscheiden.

Macraucheniiidae



Tafel 3
Litopterna

Fig. 1: *Macrauchenia* sp., M sup., Luv-Seite, transversal, KOE 3801. Im Schmelz sind deutlich Hypoplasien erkennbar, in denen die prismatische Struktur durch aprismatische ersetzt ist. Des weiteren ist dieser Defekt, der sich nahe der EDJ befindet, durch dünne, geschichtete Lagen gekennzeichnet, die zyklisch aneinander gereiht sind.

Fig. 2: *Macrauchenia* sp., p inf., Luv-Seite, transversal, KOE 3721. Der Prismenquerschnitt ist überwiegend sechseckig, vereinzelt können auch rundliche Querschnitte vorhanden sein.

Fig. 3: *Macrauchenia* sp., m inf., Lee-Seite, transversal, KOE 3802. Das Schmelzband in seiner vollständigen Dicke zeigt eine innere Zone mRE, gefolgt von HSB und nach außen einfachen RE. Das Rechteck gibt die Lage von Fig. 4 an.

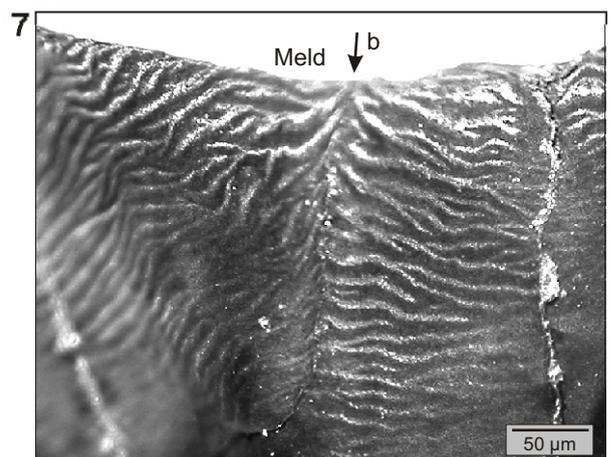
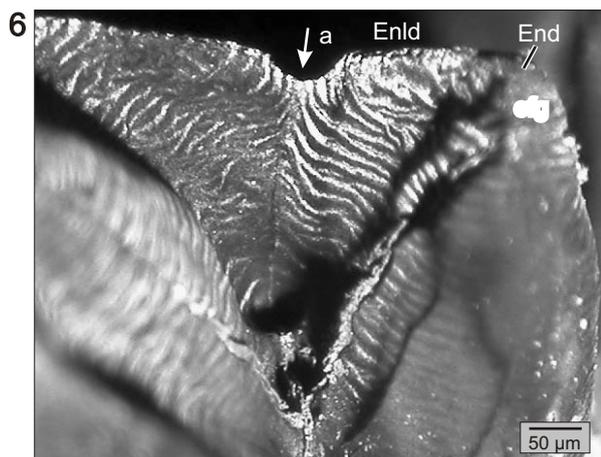
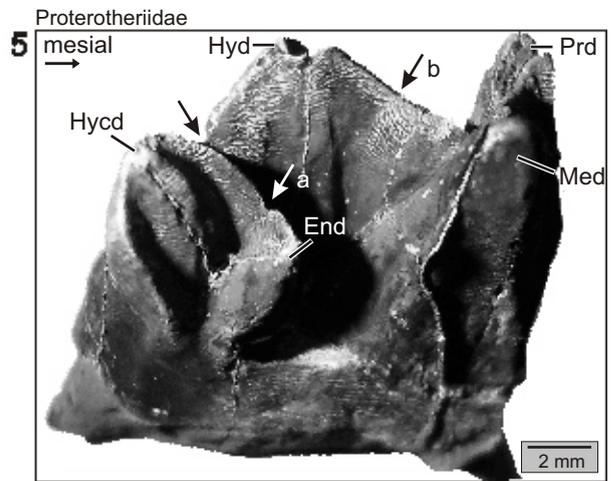
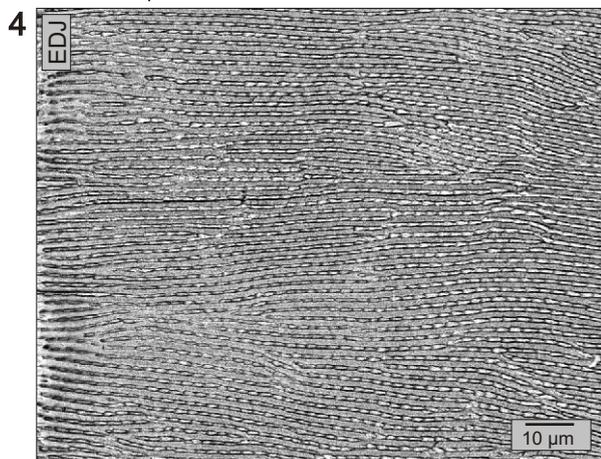
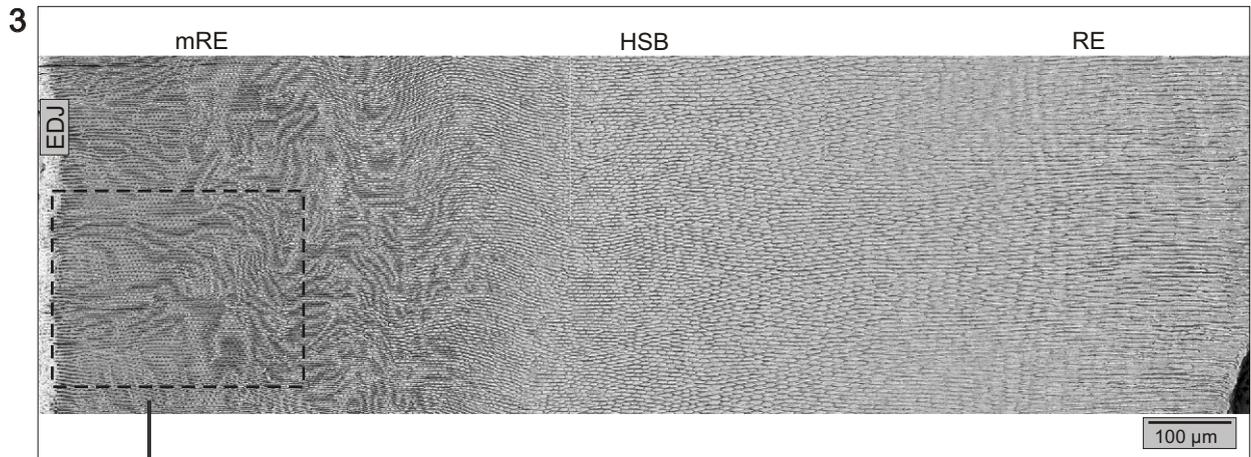
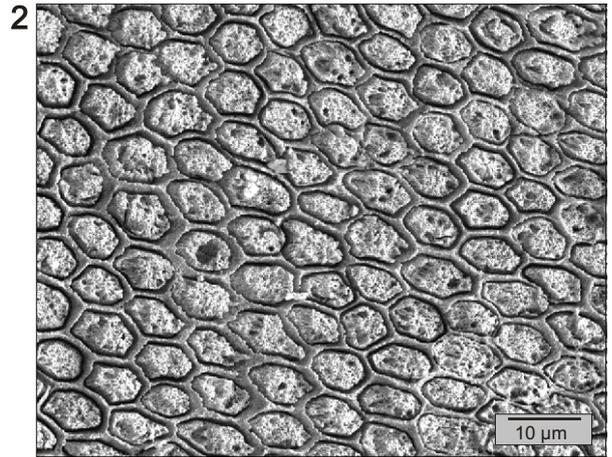
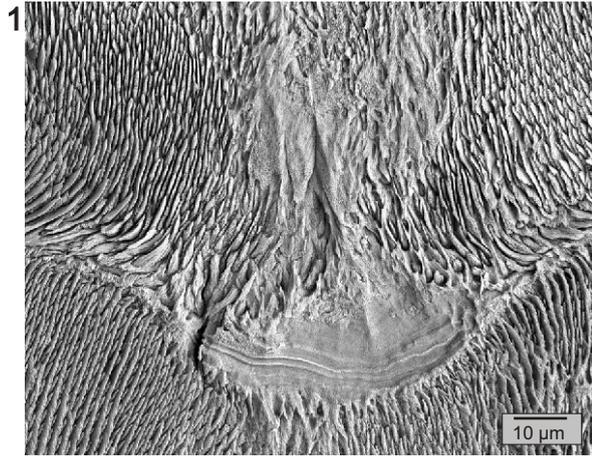
Fig. 4: *Macrauchenia* sp., m inf., Lee-Seite, transversal, KOE 3802, Ausschnitt aus Fig. 3. Im mRE, der inneren Zone des Schmelzes, sind die Prismen steil inkliniert und in radialen Reihen angeordnet. Die IPM liegt in dicken „interrow sheets“ vor.

Fig. 5: *Licaphrium* sp., m inf., nur distal vorhanden, Luv-Seite, KOE 3799. Der Zahn wurde solange von außen mit HCl angeätzt, dass die HSB sichtbar wurden. Die Pfeile markieren jeweils Stellen, an denen die HSB nach occlusal umbiegen.

Fig. 6: *Licaphrium* sp., m inf., Luv-Seite, KOE 3799, Ausschnitt a aus Fig. 5. In der Mitte des Entolophids biegen die HSB nach occlusal.

Fig. 7: *Licaphrium* sp., m inf., Luv-Seite, KOE 3799, Ausschnitt b aus Fig. 5. In der Mitte des Hypolophids biegen die HSB nach occlusal.

Macraucheniiidae



Tafel 4
Litopterna

Fig. 1: *Licaphrium* sp., m inf., Lee-Seite, longitudinal, KOE 3814, invers. Es treten deutliche Hypoplasien auf, vorzugsweise im äußeren Bereich des Schmelzbands. Die prismatische Struktur ist stellenweise durch aprismatische ersetzt. Das Rechteck gibt die Lage von Fig. 2 an.

Fig. 2: *Licaphrium* sp., m inf., Lee-Seite, longitudinal, KOE 3814, invers, Ausschnitt aus Fig. 1. Innerhalb der aprismatischen Struktur der Hypoplasien treten Risse auf, die der Richtung der Prismen aus den umliegenden Regionen entsprechen.

Fig. 3: *Diadiaphorus* sp., M sup., KOE 3794. Ansicht des M sup. auf die buccale Seite nach Entfernung des Zements. Der Ectoloph ist stark strukturiert, Para- und Metacon treten deutlich hervor. Das Rechteck gibt die Lage von Fig. 4 an.

Fig. 4: *Diadiaphorus* sp., M sup., Luv-Seite, tangential, KOE 3794. Der Zahn wurde nach Entfernung des Zements von außen her angeätzt, um den Verlauf der HSB verfolgen zu können. Über die Fläche des Paracons hin verlaufen die HSB transversal, zum Parastyl hin biegen sie nach cervical um.

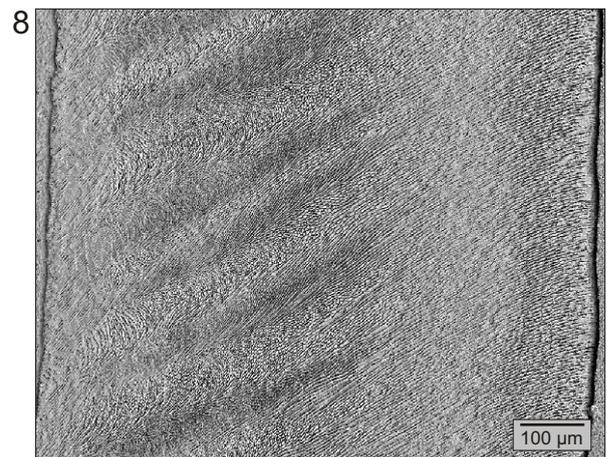
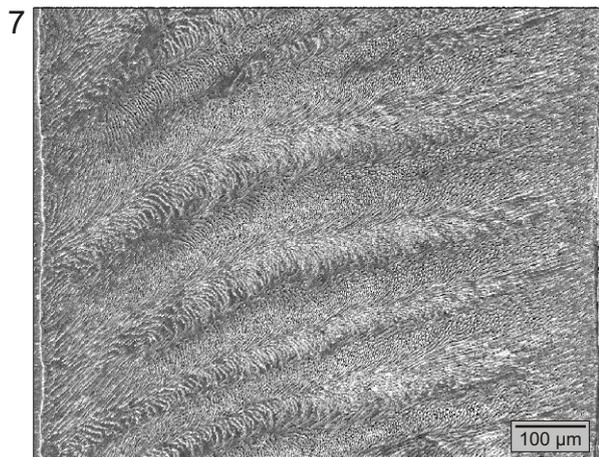
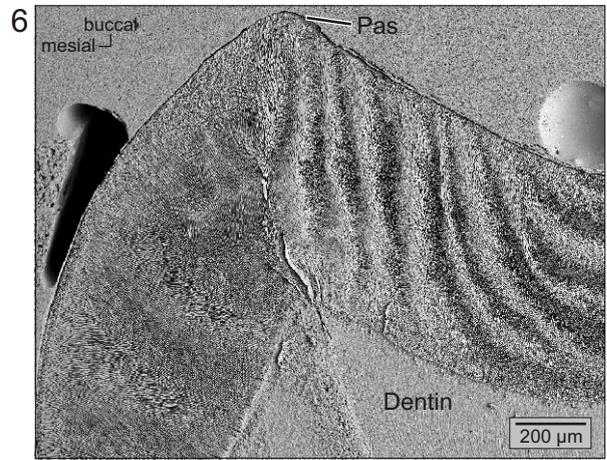
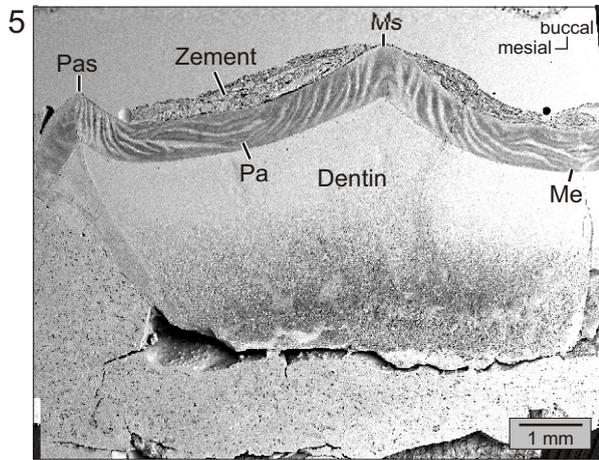
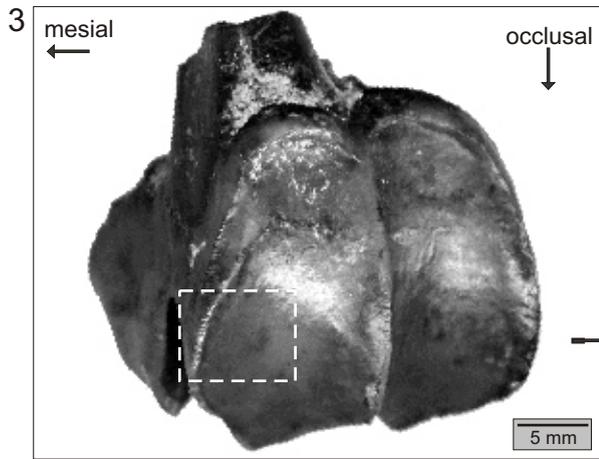
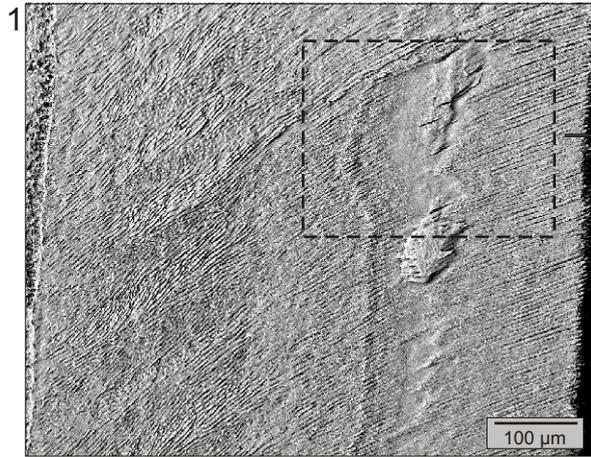
Fig. 5: *Diadiaphorus* sp., M sup., Luv-Seite, transversal, KOE 3795. Im Bereich des Ectolophs laufen die HSB über die Fläche von Para- und Metacon transversal, so dass sie im Transversalschnitt wellenförmig und annähernd parallel zur Schmelzaußenseite verlaufen. Jeweils zu Para, Meso- und Metastyl biegen die HSB nach cervical um, dadurch stehen die Bänder im Transversalschnitt beinahe senkrecht zur Außenseite.

Fig. 6: *Diadiaphorus* sp., M sup., Luv-Seite, transversal, KOE 3795, Ausschnitt aus Fig. 5. Auf der buccalen Seite des Parastyls treffen die HSB im Transversalschnitt mit ca. 60-70° auf die Schmelzaußenseite. Davon weicht die Orientierung im mesialen Bereich deutlich ab, hier sind die bis dahin gut voneinander abgegrenzten HSB auffallend breit mit sehr undeutlichen Übergängen.

Fig. 7: *Diadiaphorus* sp., M sup., Luv-Seite, longitudinal, KOE 3795, invers. Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, wobei die HSB dominieren. Zur Außenseite hin sind die HSB geringer inkliniert und gabeln häufig auf.

Fig. 8: *Diadiaphorus* sp. m inf., Lee-Seite, longitudinal, KOE 3796. Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, jedoch ist die äußere Zone RE mit ca. 35% wesentlich dicker ausgebildet als die der Luv-Seite des gleichen Zahns oder des oberen Molaren.

Proterotheriidae



Tafel 5
Litopterna

Fig. 1: *Diadiaphorus* sp., m inf., Luv-Seite, transversal, KOE 3796. Im Schmelzband ist eine Hypoplasie vorhanden, die Prismen sind im Bereich der Anomalie aus ihrer ursprünglichen Richtung ausgelenkt.

Fig. 2: *Thoatherium minusculum*, M sup., Luv-Seite, transversal, KOE 3815. An der EDJ stehen die Prismen zwischen der IPM in radialen Reihen. Die IPM erreicht jedoch bei weitem nicht die Dicke der Prismen, weshalb es sich hier um RE mit Tendenz zum mRE handelt. Am oberen Bildrand lösen sich die radialen Reihen bereits auf.

Fig. 3: *Thoatherium* sp., p inf., Lee-Seite, longitudinal, KOE 3803. Im Schmelzband sind auffallend viele Hypoplasien vorhanden. Sie verlaufen meist longitudinal und sind hier als leichte Vertiefungen erkennbar. Die Anomalien treten über die gesamte Schmelzbreite hin immer wieder auf.

Fig. 4: *Thoatherium* sp., p inf., Lee-Seite, transversal, KOE 3803. Insbesondere der äußere Schmelzbereich ist von Hypoplasien betroffen, in diesem Falle bis ca. 30% des gesamten Schmelzes. Trotz dieser oberflächennahen Defekte erschien der Schmelz bei äußerer Untersuchung unter dem Auflichtmikroskop intakt.

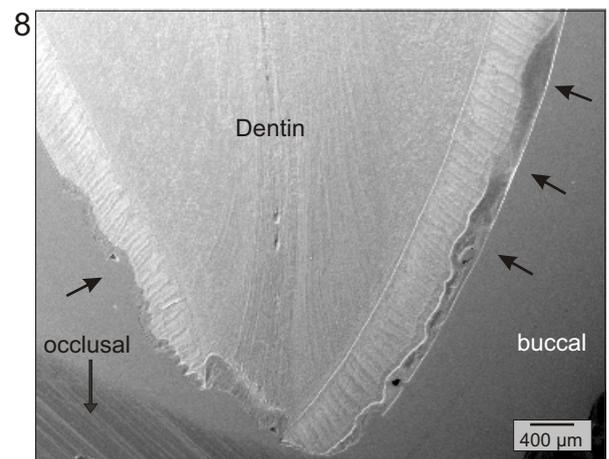
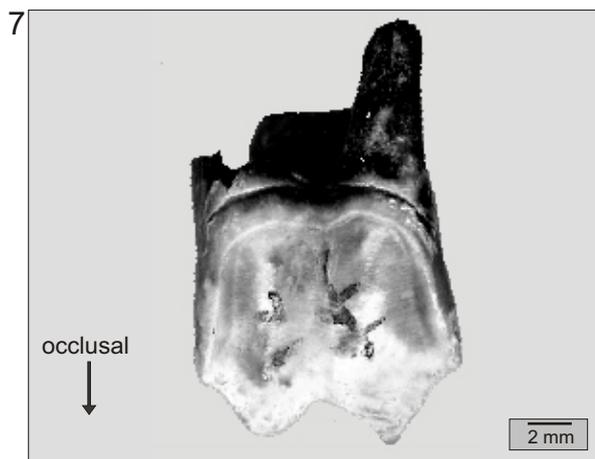
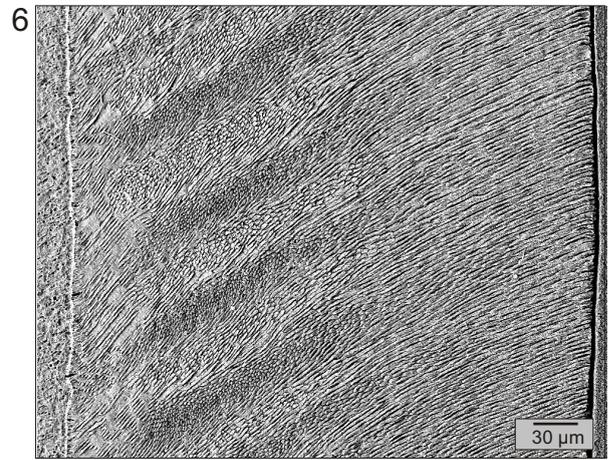
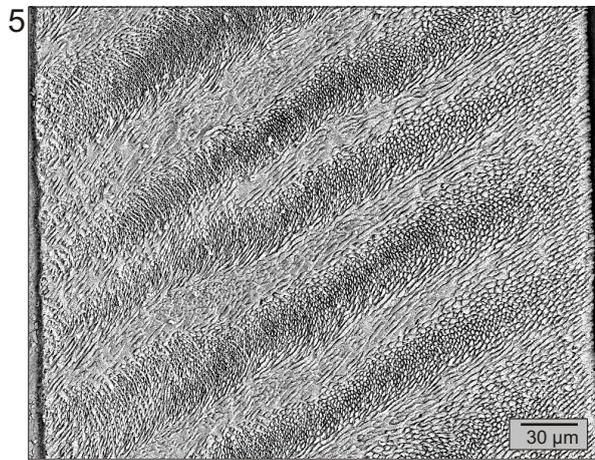
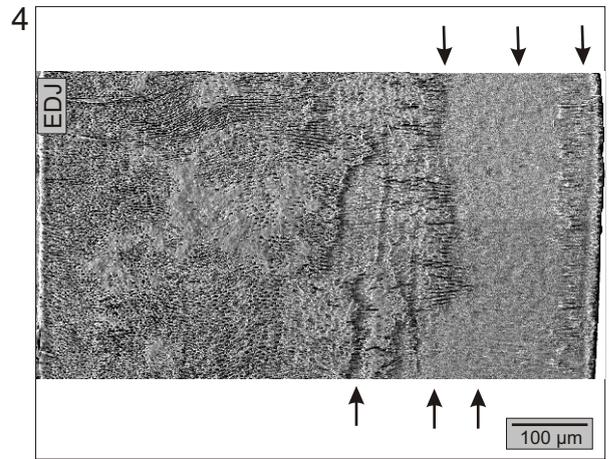
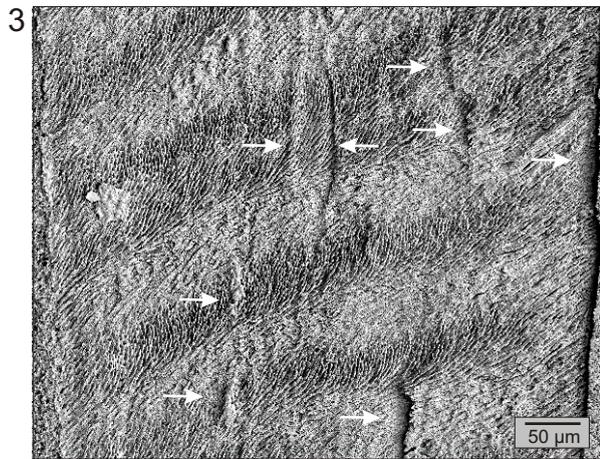
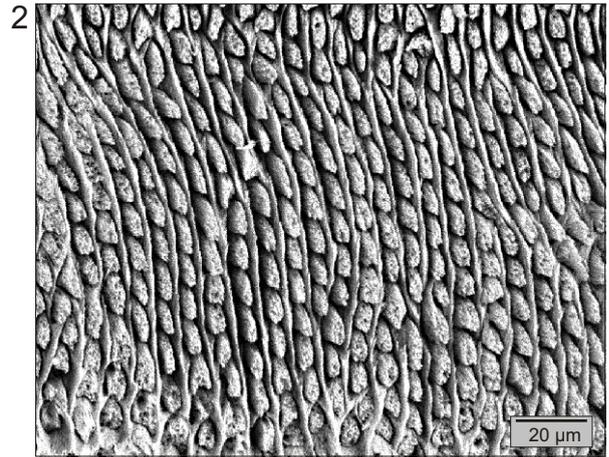
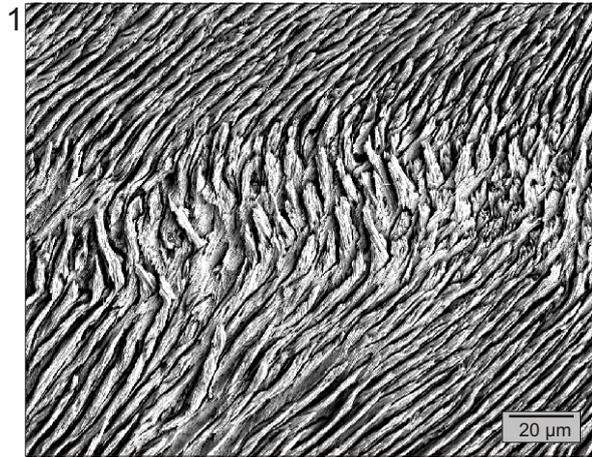
Fig. 5: *Proterotherium* sp., M sup., Luv-Seite, longitudinal, KOE 3788. Der Schmelz der Luv-Seite besteht fast ausschließlich aus HSB, nach außen hin schließt sich eine dünne Schicht RE an.

Fig. 6: *Proterotherium* sp., M sup., Lee-Seite, longitudinal, KOE 3788, invers. Der Schmelz der Lee-Seite ist – im Gegensatz zur Luv-Seite – dreischichtig aufgebaut, mit jeweils einer inneren und äußeren Schicht RE und einer mittleren aus HSB.

Fig. 7: *Proterotherium* sp., M sup., Luv-Seite, KOE 3789. Durch diagenetische Veränderungen zeigt insbesondere die buccale Seite weiße, opake Verfärbungen. Bei den schwarzen Zeichen auf der Buccalseite handelt es sich um Reste der ursprünglichen Sammlungsnummer.

Fig. 8: *Proterotherium* sp., M sup., Luv-Seite, longitudinal, KOE 3789. Abgebildet ist die buccale Spitze des M sup., die Krone ist entsprechend der Zahnorientierung nach unten gerichtet. Bei den dunklen Verfärbungen in der Schmelzbandaußenseite handelt es sich um diagenetische Veränderungen, bei stärkerer Vergrößerung sind diese Bereiche strukturlos ausgebildet.

Proterotheriidae



Tafel 6
Litopterna; Notoungulata: Notioprogonia, Toxodontia

Fig. 1: *Proterotherium* sp., m inf., Luv-Seite, longitudinal, KOE 3817. Der Schmelz besteht überwiegend aus HSB, nach außen hin schließt sich eine dünne Zone RE an. Im äußersten Bereich des Schmelzbandes sind Hypoplasien vorhanden, die als leichte Vertiefung parallel zur Außenkante verlaufen.

Fig. 2: *Proterotherium* sp., m inf., Lee-Seite, longitudinal, KOE 3817, invers. Der Schmelz ist – wie die Luv-Seite – aus zwei Zonen aufgebaut, jedoch ist hier die äußere Zone RE wesentlich stärker ausgebildet als luvseitig. Zur Außenseite hin sind deutlich Retziuslinien ausgebildet.

Fig. 3: *Henricosbornia* sp., m inf., Lee-Seite, longitudinal, KOE 3831. Die HSB sind unter dem REM nur schwach erkennbar. Die äußere Schicht des Schmelzes ist diagenetisch verändert, hier sind kaum noch Strukturen vorhanden.

Fig. 4: *Notostylops* sp., M sup., Luv-Seite, longitudinal, KOE 3776, invers. Aufnahme unter dem Auflichtmikroskop. Die HSB sind relativ schwach ausgebildet, so dass sie unter dem Auflichtmikroskop deutlicher hervortreten als unter dem REM. Sie sind leicht konvex gebogen und treffen annähernd rechtwinklig (Inklination 0°) auf die Außenkante.

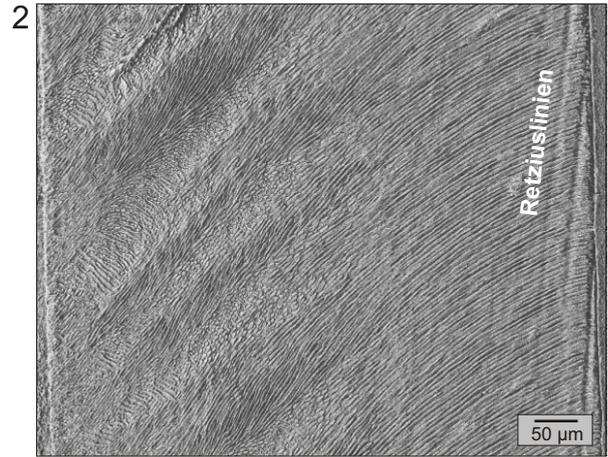
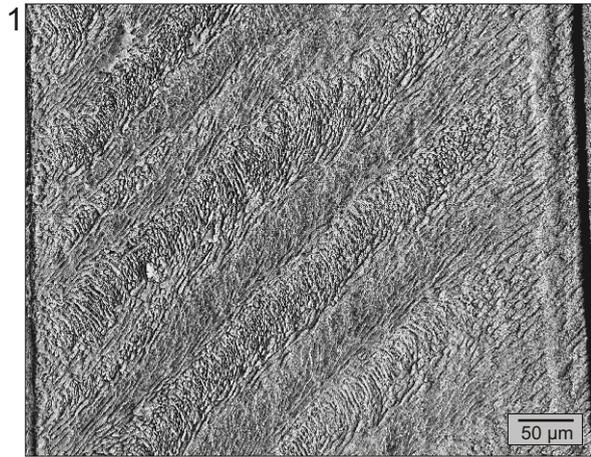
Fig. 5: *Isotemnus* sp., M sup., Lee-Seite, longitudinal, KOE 3766, invers. Die HSB stehen in sehr geringem Winkel zueinander und sind unter dem REM nur schwach zu erkennen. Der Ausschnitt zeigt ca. 1/3 der gesamten Schmelzbandbreite.

Fig. 6: *Isotemnus* sp., m inf., Lee-Seite, transversal, KOE 3767. Übersicht über das gesamte Schmelzband. Das Rechteck markiert den Ausschnitt von Fig. 7.

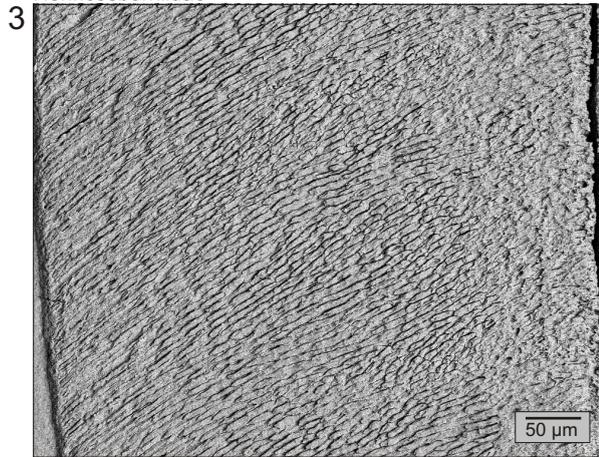
Fig. 7: *Isotemnus* sp., m inf., Lee-Seite, transversal, KOE 3767. Ausschnitt von Fig. 6. An der EDJ sind die Prismen teilweise in radialen Reihen angeordnet. In der oberen Bildhälfte beginnen bereits die HSB.

Fig. 8: *Pleurostylyodon* sp., M sup., Luv-Seite, longitudinal, KOE 2908, invers. Der Schmelz besteht ausschließlich aus RE. Im cervicalen Bereich sind in diesem Zahn sehr deutliche Retziuslinien ausgebildet.

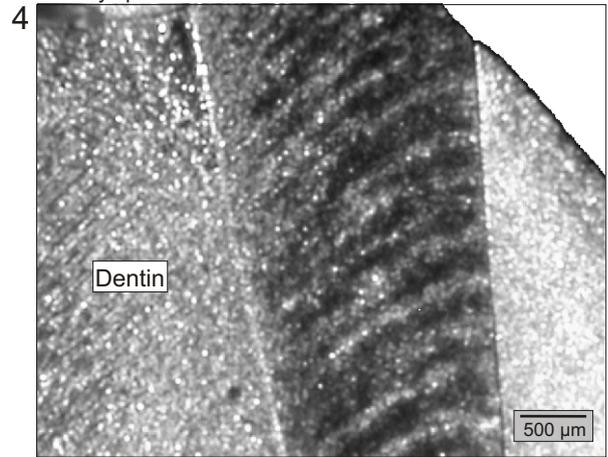
Proterotheriidae



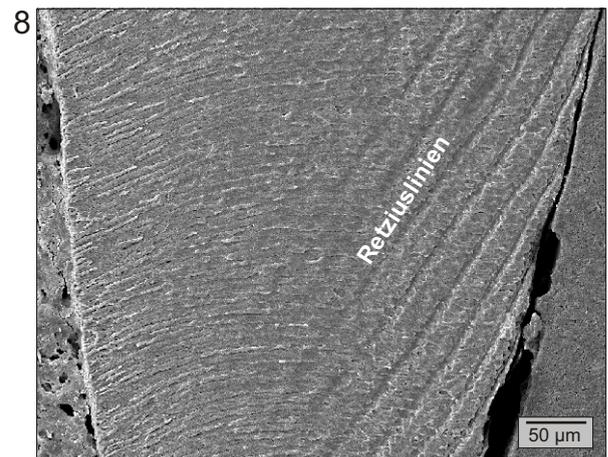
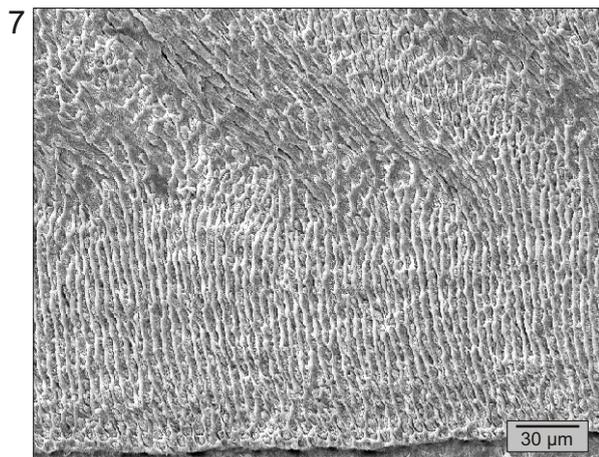
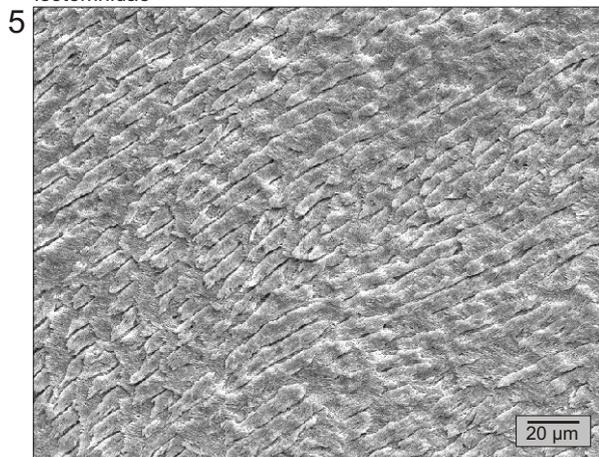
Henricosborniidae



Notostylopidae



Isotemnidae



Tafel 7
Notoungulata: Toxodontia

Fig. 1: *Pleurostylodon* sp., M sup., Luv-Seite, longitudinal, KOE 3771. Der Schmelz ist im oberen Zahnbereich - von der Krone bis zum Cingulum - überwiegend aus RE aufgebaut. Eine Übersicht gibt Fig. 3.

Fig. 2: *Pleurostylodon* sp., M sup., Luv-Seite, longitudinal, KOE 3771. Der untere Teil des in Fig. 1 erwähnten Zahns, also von cervical bis einschließlich zum Cingulum, besteht aus zwei Zonen, einer inneren aus RE und einer äußeren aus HSB. Eine Übersicht gibt Fig. 3.

Fig. 3: *Pleurostylodon* sp., M sup., Luv-Seite, longitudinal, KOE 3771.

a) Überblick des gesamten Schliffs der in Fig. 1 und 2 dargestellten Aufnahmen, deren Lage mittels weißer Rechtecke gekennzeichnet ist. Die Schmelz-Dentin Grenze wurde zur besseren Illustration nachgezogen.

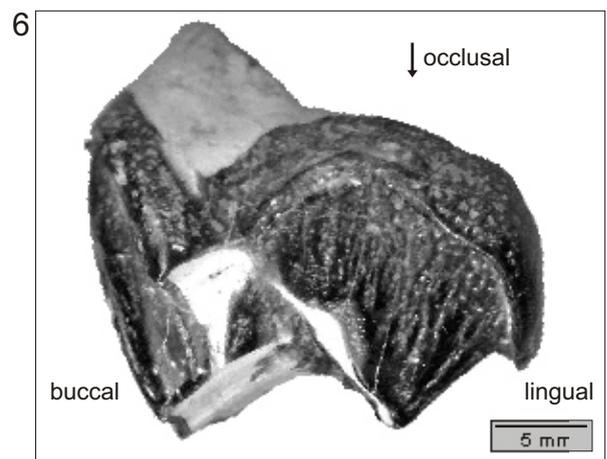
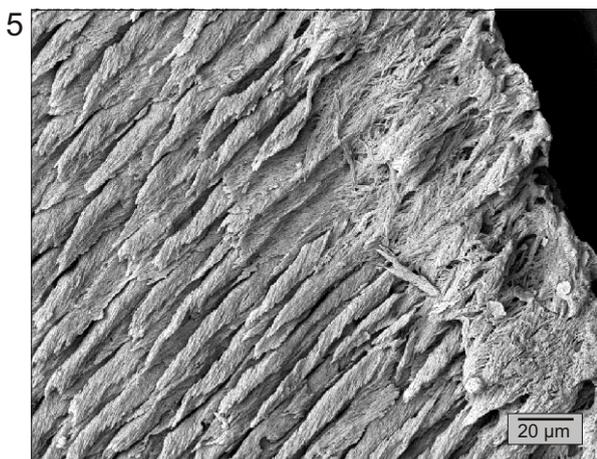
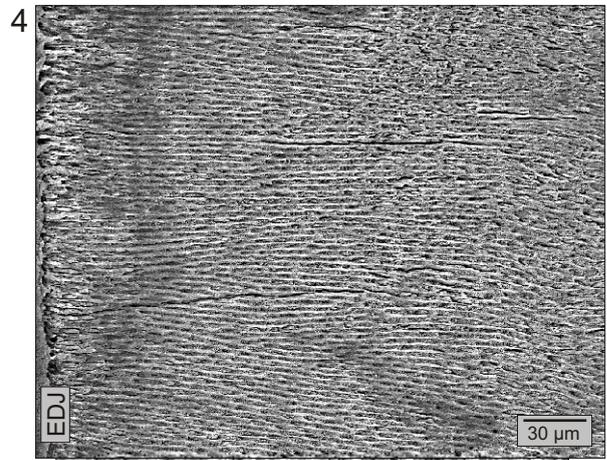
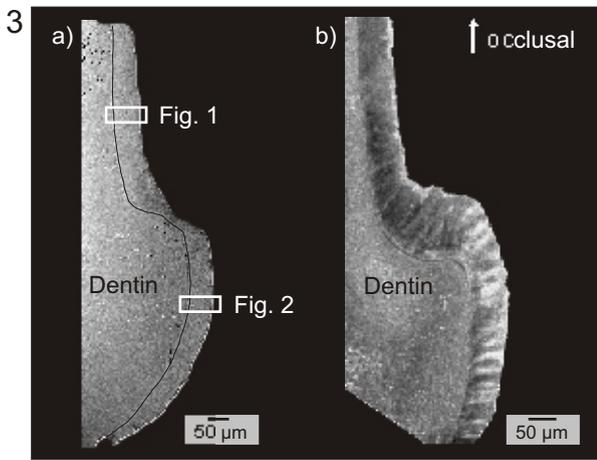
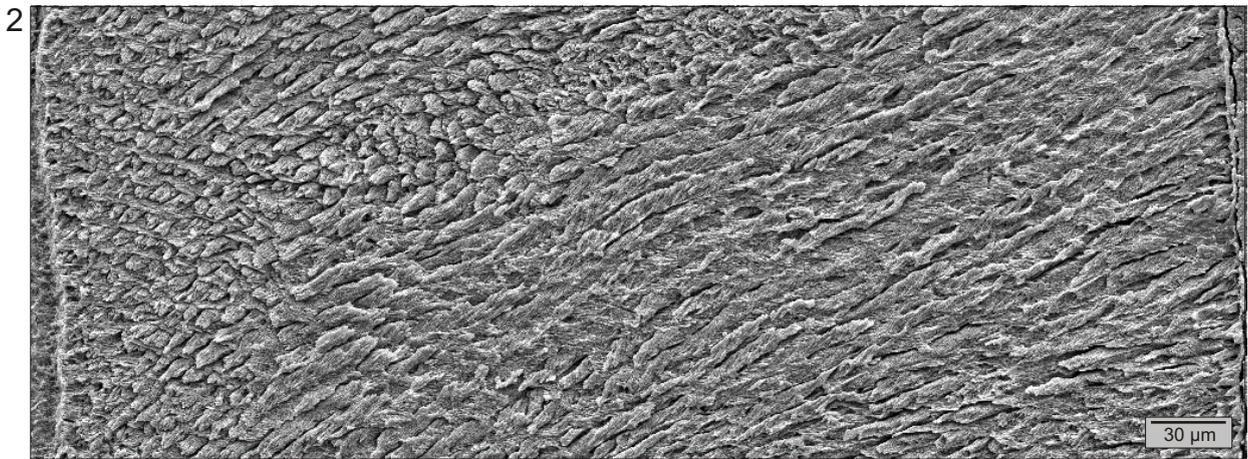
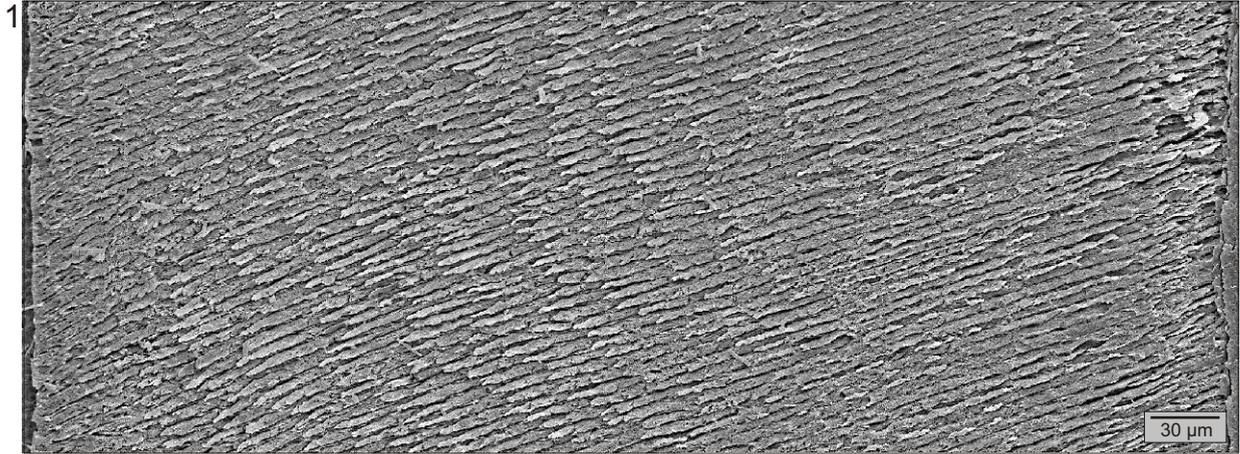
b) Aufnahme (invers) des gleichen Zahns in leicht veränderter Schnittlage unter dem Auflichtmikroskop. Im unteren Teil ist deutlich die hell-dunkel Streifung der HSB erkennbar, während der obere Teil, bestehend aus RE, annähernd einheitlich gefärbt ist.

Fig. 4: *Pleurostylodon* sp., M sup., Luv-Seite, transversal, KOE 3773. Die Prismen sind im inneren RE teilweise in radialen Reihen angeordnet. Die IPM erreicht jedoch nicht die Dicke der Prismen, weshalb lediglich die Tendenz zum mRE besteht.

Fig. 5: *Pleurostylodon* sp., m3, Lee-Seite, longitudinal, KOE 3772, invers. Der äußere Bereich des Schmelzes ist in diesem Zahn stark diagenetisch verändert, so dass die Strukturen von Prismen und IPM hier aufgelöst sind.

Fig. 6: *Periphragnis* sp., M sup., KOE 3765. Sicht auf mesial. Die Zahnschmelzoberfläche zeigt auf der lingualen Seite deutliche Längsriefen. Auf der buccalen Seite sind diese weit weniger stark ausgebildet.

Isotemnidae



Tafel 8
Notoungulata

Fig. 1: *Periphragnis* sp., m inf., Luv-Seite, transversal, KOE 3764. Der Schmelz besteht überwiegend aus HSB, mit einer inneren Zone aus RE mit Tendenz zum mRE und einer äußeren aus RE. Die Prismen stehen in der inneren Zone in radialen Reihen, jedoch erreicht die IPM nicht die Dicke der Prismen. Die HSB flachen zur Außenkante hin stark ab und sind daher im Transversalschnitt kaum mehr erkennbar.

Fig. 2: *Rhyphodon* sp., M sup., Luv-Seite, longitudinal, KOE 3768. Der Schmelz ist in oberen als auch in unteren Molaren ausschließlich aus RE aufgebaut.

Fig. 3: *Rhyphodon* sp., m inf., Luv-Seite, transversal, KOE 3769. Die Prismen flachen zur Schmelzaußenseite hin stark ab, so dass sie annähernd parallel zur Oberfläche verlaufen.

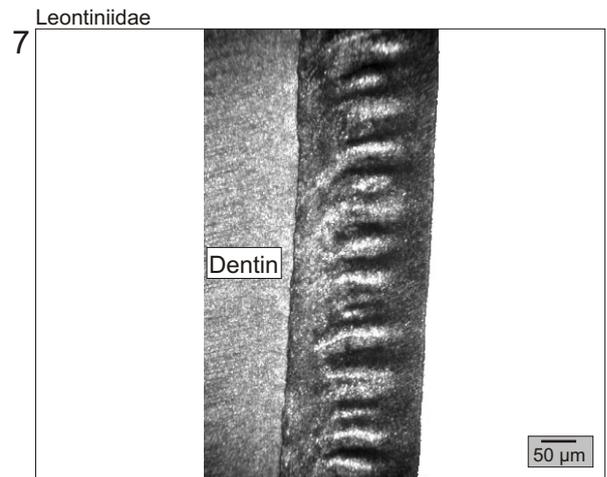
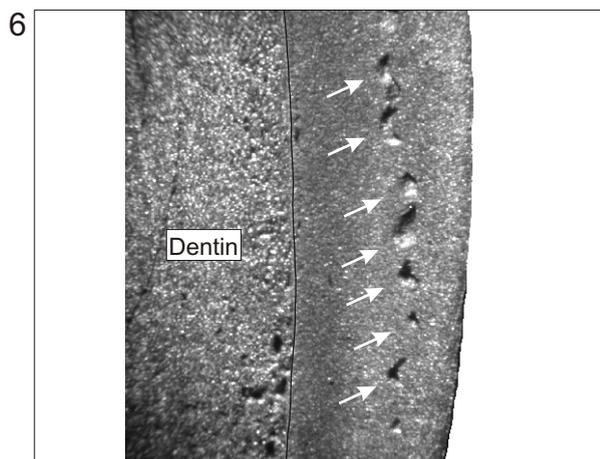
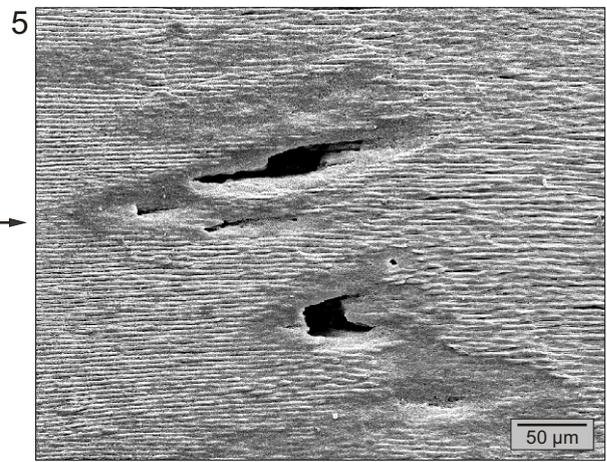
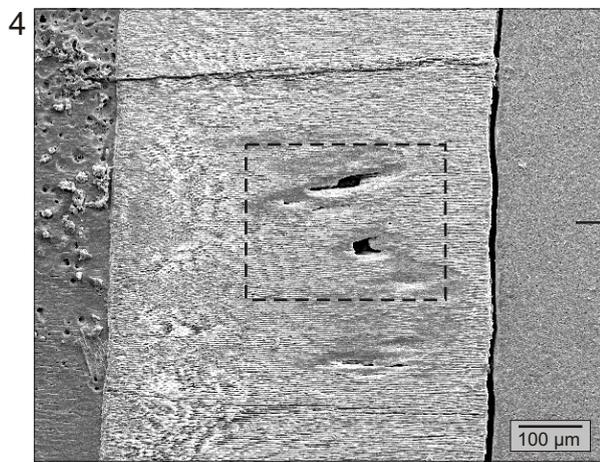
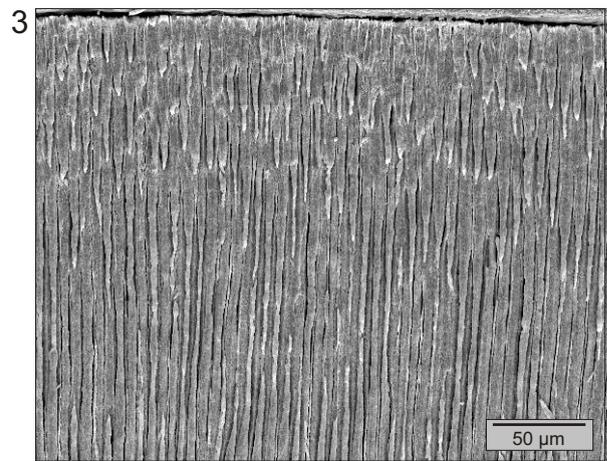
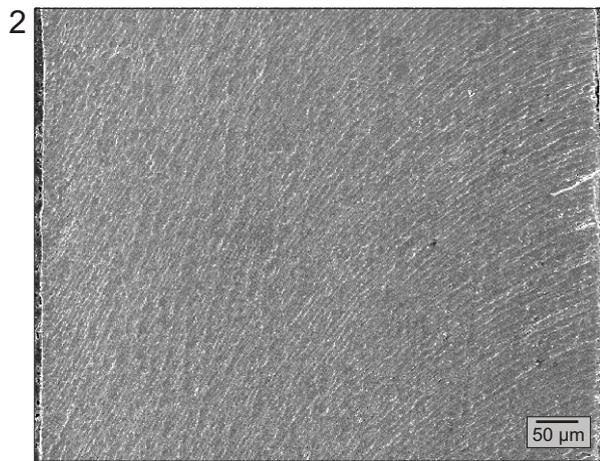
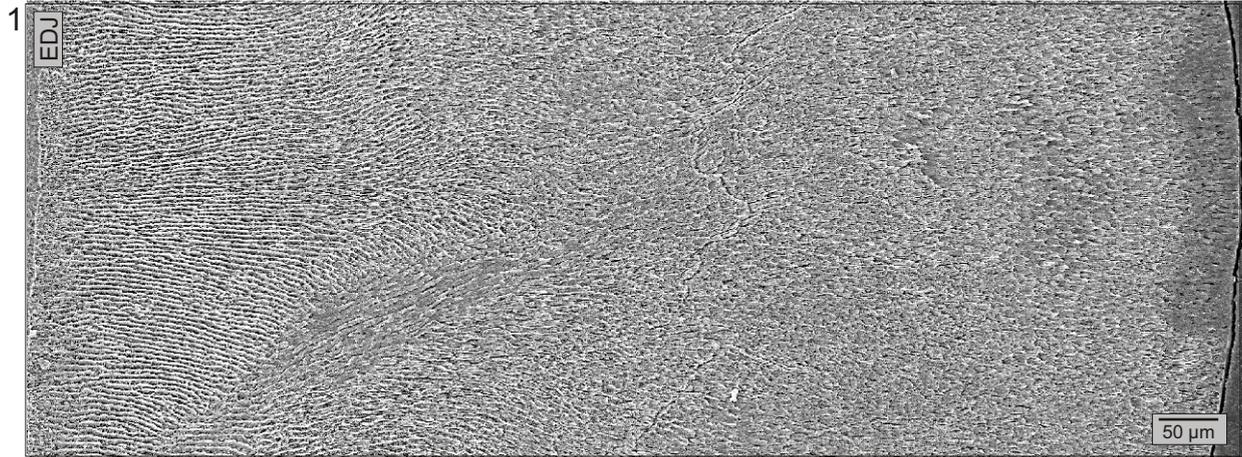
Fig. 4: *Rhyphodon* sp., m inf., mesial, transversal, KOE 3770. In diesem unteren Molar treten deutliche Hypoplasien in der Schmelzbandmitte auf. Das Rechteck gibt die Lage von Fig. 5 an.

Fig. 5: *Rhyphodon* sp., m inf., mesial, transversal, KOE 3770. Ausschnitt von Fig. 4. Im Schmelzinneren bestehen die Hypoplasien aus Löchern, die von aprismatischem Schmelz umgeben sind.

Fig. 6: *Rhyphodon* sp., m inf., Lee-Seite, longitudinal, KOE 3770. Aufnahme unter dem Auflichtmikroskop. Die Hypoplasien treten als Folge von Wachstumsstörungen in ungefähr gleichem Abstand von der EDJ auf. Die EDJ wurde zur besseren Illustration nachgezogen.

Fig. 7: *Scarrittia canquelensis*, M sup., Luv-Seite, longitudinal, KOE 2911, invers. Aufnahme unter dem Auflichtmikroskop. Der Schmelz besteht aus drei Zonen, RE mit HSB in der Mitte.

Isotemnidae



Tafel 9
Notoungulata: Toxodontia

Fig. 1: *Scarrittia canquelensis*, M sup., Luv-Seite, longitudinal, KOE 2911. Gleicher Schliff wie Taf. 8, Fig. 7. Die HSB weisen in der Anzahl der beteiligten Prismen eine gewisse Unregelmäßigkeit auf, zwischen den einzelnen Bändern liegen breite Übergangszonen.

Fig. 2: *Scarrittia canquelensis*, m inf., Luv-Seite, transversal, KOE 2911. Die EDJ bildet unregelmäßige Kreissegmente in das Dentin hinein. Da sie im Longitudinalschnitt schwächer ausgebildet sind, handelt es sich vermutlich um longitudinal verlaufende, unregelmäßige Riefen.

Fig. 3: *Scarrittia canquelensis*, m inf., Luv-Seite, longitudinal, KOE 2911, invers. Im Longitudinalschnitt des gleichen Zahns von Fig. 2 sind die Ausbuchtungen des Schmelzes in das Dentin hinein geringer ausgebildet als im Transversalschnitt. Das Bild ist eine Fotomontage aus zwei Einzelaufnahmen, wodurch der Helligkeitsunterschied bedingt wird.

Fig. 4: *Scarrittia canquelensis*, m inf., Lee-Seite, transversal, KOE 2911. Die HSB biegen buccal am Anterolophid nach cervical um und stehen im Transversalschnitt steil auf der Occlusalfläche. Diese Umbiegung ist lokal eng begrenzt und tritt in gleichem Maße auch mesial auf. Letzteres ist in diesem Bild nicht erkennbar.

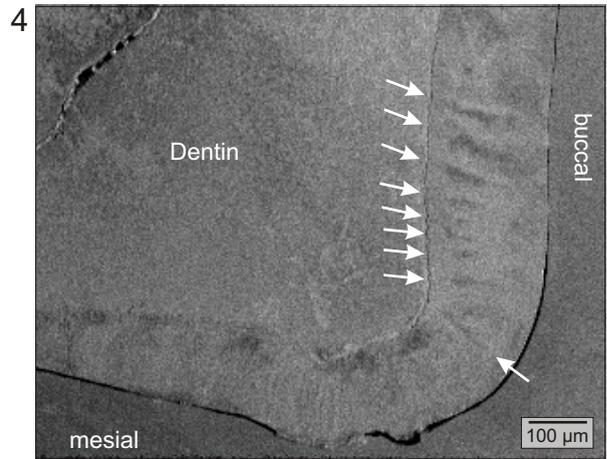
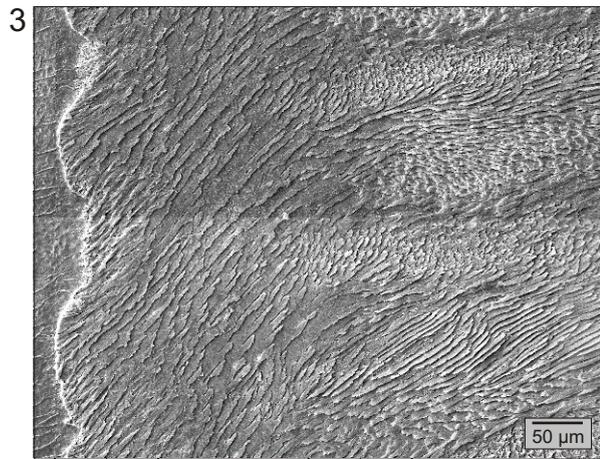
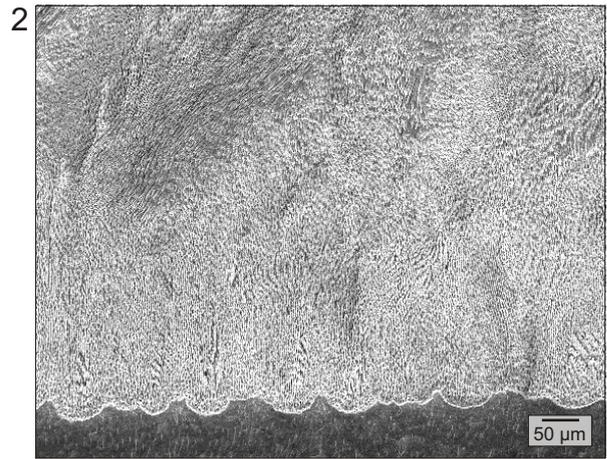
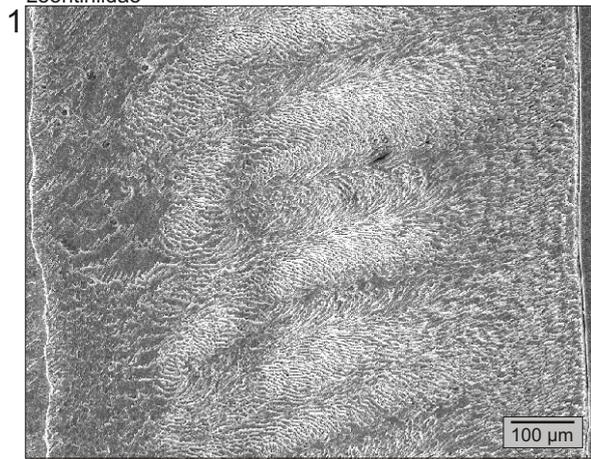
Fig. 5: *Puelia plicata*, m1, Luv-Seite, longitudinal, KOE 2869. Der Schmelz ist aus zwei Zonen aufgebaut, wobei jedoch die HSB der äußeren Zone in geringem Winkel zueinander stehen und daher unter dem REM nur äußerst schwer erkennbar sind. Die HSB treten bei Drehung der Probe unter dem Auflichtmikroskop deutlicher hervor.

Fig. 6: *Colpodon* sp., M sup, Luv-Seite, longitudinal, KOE 2912. Aufnahme unter dem Auflichtmikroskop. Die HSB als mittlere Schicht erscheinen durch ihre breiten Zwischenzonen unregelmäßig.

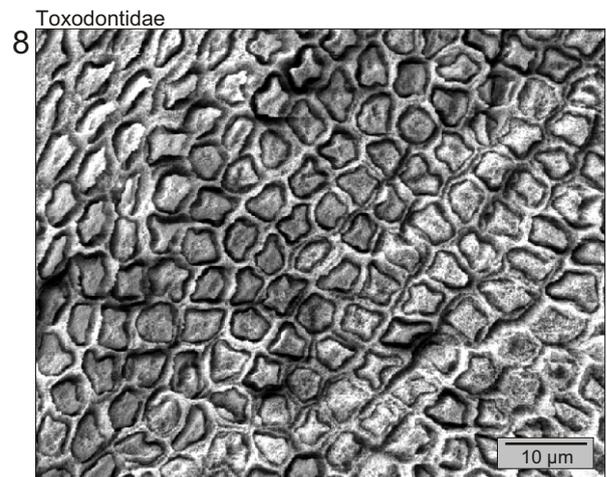
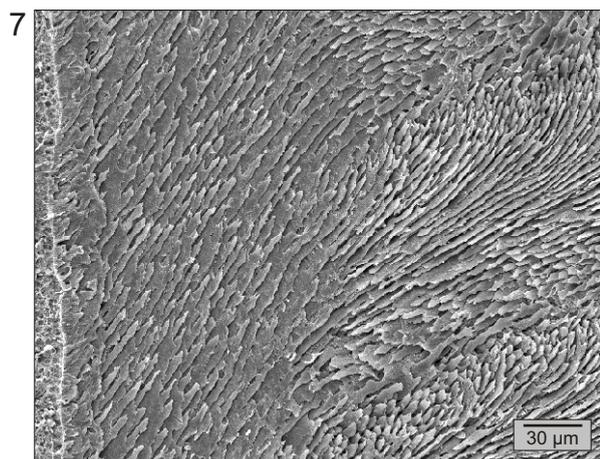
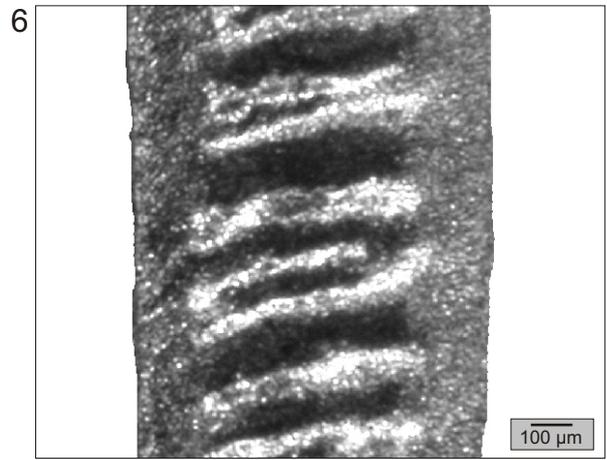
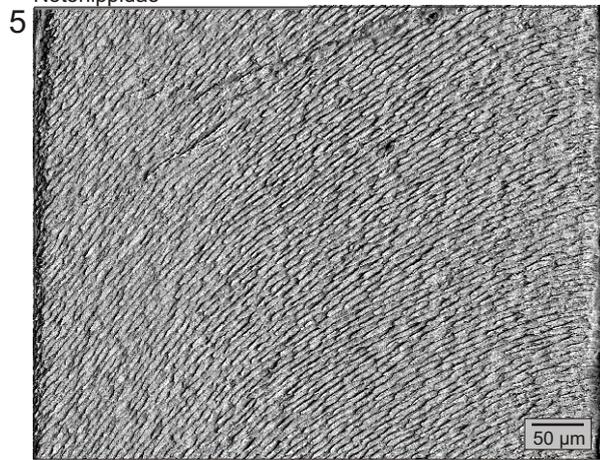
Fig. 7: *Colpodon* sp., M sup, Luv-Seite, longitudinal, KOE 2912. Der Übergang der inneren zur mittleren Schicht, also der Übergang vom RE zu HSB, ist deutlich voneinander abgegrenzt, so dass es sich hier um Schichten, nicht um Zonen handelt.

Fig. 8: *Adinotherium* sp., I1, Luv-Seite, tangential, KOE 3709. Der Prismenquerschnitt ist sehr unregelmäßig, er reicht von rundlich-ovaler bis zu eckiger Form.

Leontiniidae



Notohippidae



Toxodontidae

Tafel 10
Notoungulata: Toxodontia

Fig. 1: *Adinotherium* sp., I2, transversal, KOE 3834. Aufsicht auf den I2. Die buccale Seite des Zahns besteht nur aus Dentin; hier ist die natürliche, durch Abkautung entstandene Begrenzung abgebildet. Die Ausrichtung der HSB auf der distalen Seite deutet auf eine modifizierte Orientierung der Bänder hin, tatsächlich aber verlaufen sie nur leicht schräg wie Fig. 3 und 4 verdeutlichen. Die Rechtecke geben die Lage von Fig. 2-4 an.

Fig. 2: *Adinotherium* sp., I2, mesial, transversal/tangential, KOE 3834. Ausschnitt aus Fig. 1. Die EDJ befindet sich am oberen Bildrand. Das Material ist im oberen Viertel transversal, im restlichen Ausschnitt tangential angeschnitten, die Schnittebenen liegen etwa im rechten Winkel zueinander. Im tangentialen Schnitt undulieren die HSB leicht, gabeln regelmäßig auf und sind transversal zur Zahnachse orientiert. Die EDJ wurde aus Illustrationszwecken nachgezogen.

Fig. 3: *Adinotherium* sp., I2, distal, transversal/tangential, KOE 3834. Ausschnitt aus Fig. 1. Die EDJ befindet sich am oberen Bildrand. Wie in Fig. 2 ist auch diese Probe von zwei Seiten angeschliffen. Im transversalen Anschnitt verlaufen die HSB in relativ großem Winkel von der EDJ zur Schmelzaußenkante. Der tangentielle Schnitt gibt die Orientierung der HSB wieder, die leicht schräg in Richtung Zahnbasis verläuft. Die EDJ wurde zur besseren Illustration nachgezogen.

Fig. 4: *Adinotherium* sp., I2, distal, transversal/tangential, KOE 3834. Ausschnitt aus Fig. 1 und 3. Die EDJ befindet sich am oberen Bildrand. Die Vergrößerung aus Fig. 3 verdeutlicht den Übergang vom transversalen in den tangentialen Anschnitt. Die EDJ wurde zur besseren Illustration nachgezogen.

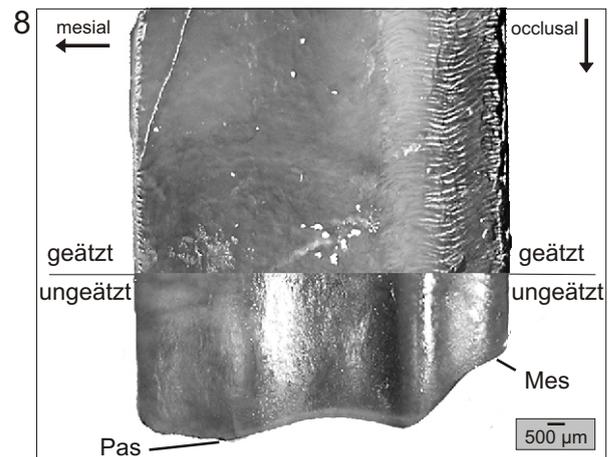
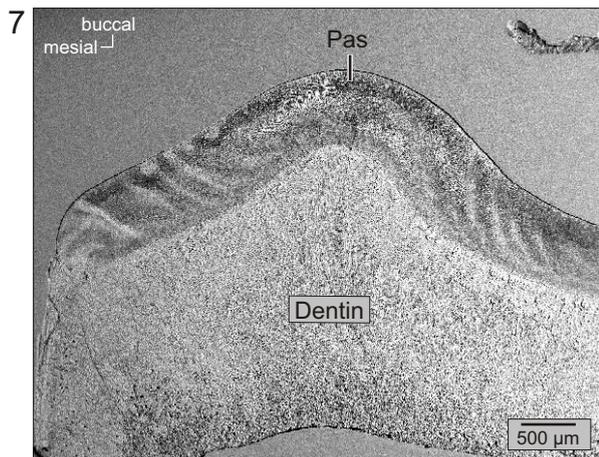
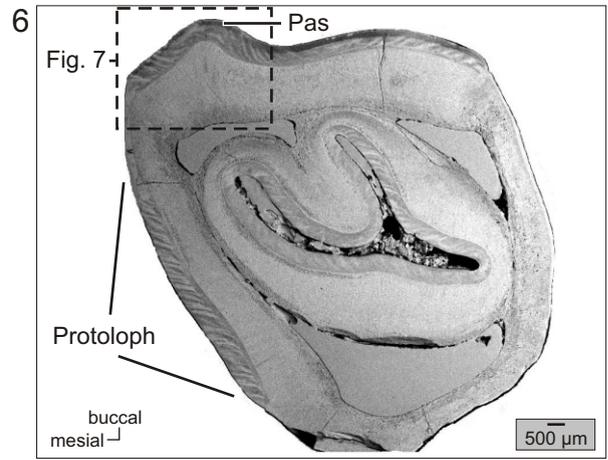
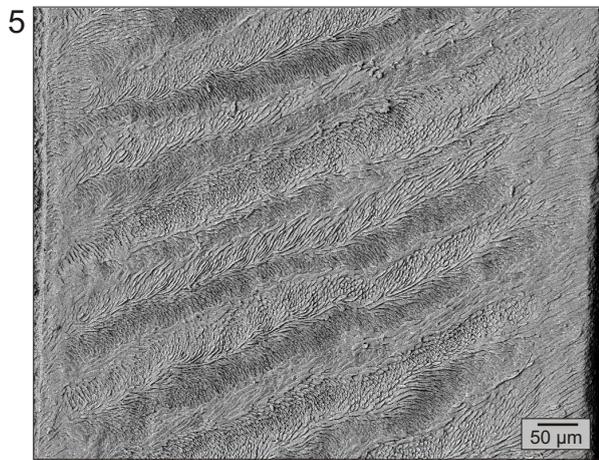
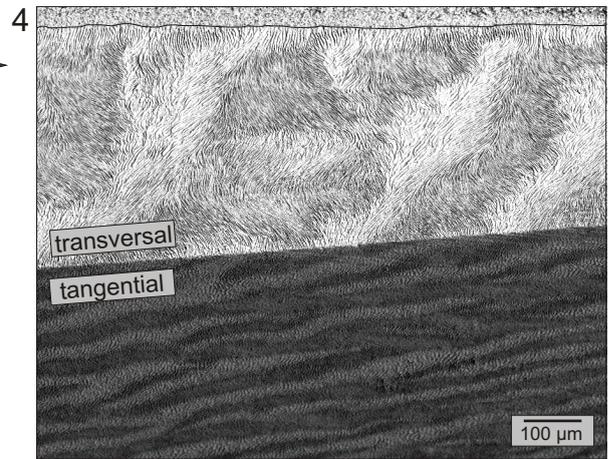
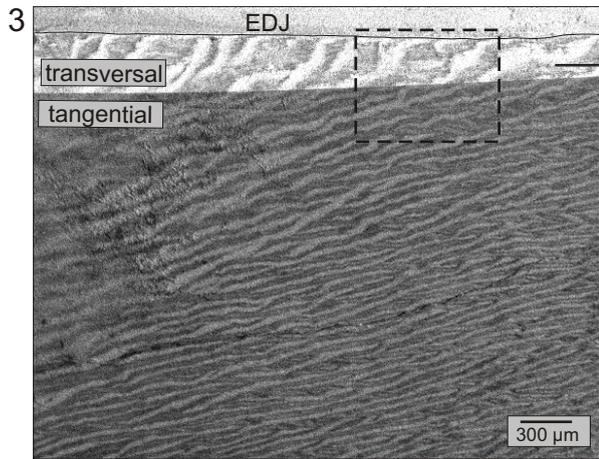
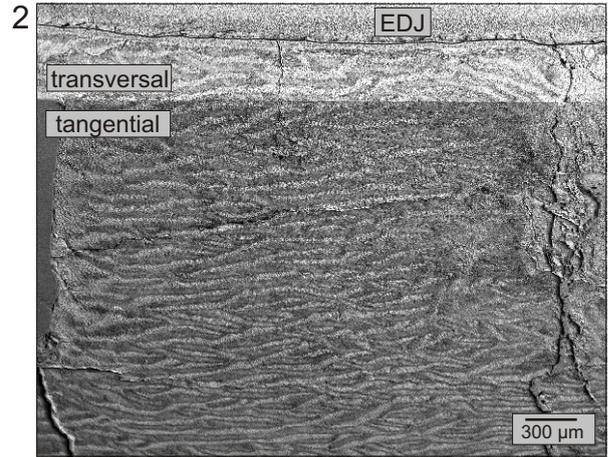
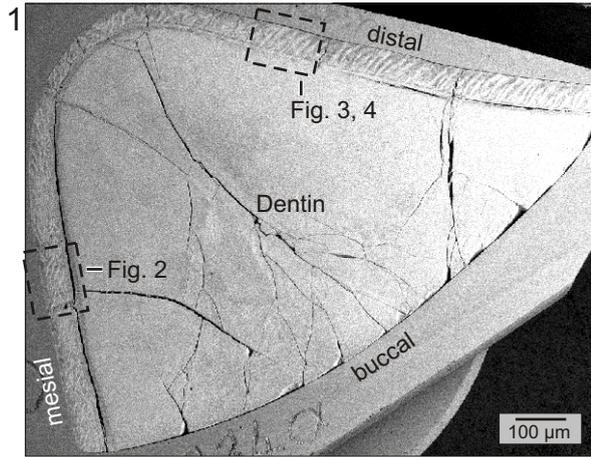
Fig. 5: *Adinotherium* sp., I2, mesial, longitudinal, KOE 3834, invers. Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer dünnen inneren und äußeren aus RE mit HSB in der Mitte. Die HSB steigen gerade zur Außenkante hin an, zwischen ihnen liegen breite Übergangszonen.

Fig. 6: *Adinotherium* sp., P sup., transversal, KOE 3835, Sicht auf Unterseite. Überblick über den P sup. im Querschnitt. Die linguale sowie die distale Seite bestehen ausschließlich aus Dentin. Das Rechteck gibt die Lage von Fig. 7 an.

Fig. 7: *Adinotherium* sp., P sup., Luv-Seite, transversal, KOE 3835, Sicht auf Unterseite. Ausschnitt aus Fig. 6. Mesial sowie distal des Parastyls stehen die HSB im Transversalschnitt relativ steil auf der Occlusalfläche. Durch anätzen von außen wird deutlich, dass die Bänder beiderseits des Parastyls nach cervical umbiegen. In diesen Bereichen ist zudem keine äußere Schicht RE ausgebildet, so dass die HSB direkt auf die Außenseite treffen.

Fig. 8: *Adinotherium* sp., P sup., Luv-Seite, transversal, KOE 3835, makroskopische Aufnahme. Fotomontage aus von außen geätztem (oben) und unbehandeltem (unten) Zahn. Die HSB biegen im Bereich des Metastyls nach cervical um. Aufgrund des Lichteinfalls sind die Bänder überwiegend zu den Seiten hin erkennbar. Durch das ungeätzte Bild wird die Zahnmorphologie deutlich, der die HSB annähernd folgen.

Toxodontidae



Tafel 11
Notoungulata: Toxodontia

Fig. 1: *Adinotherium* sp., P sup., Lee-Seite, transversal, KOE 3835, Sicht auf Unterseite. Die Lee-Seite ist - im Gegensatz zu ihrer Luv-Seite - zweischichtig aufgebaut, so dass die HSB hier bis an die Schmelzaußenseite reichen. Im äußeren Schmelzbereich sind deutliche Retziuslinien vorhanden.

Fig. 2: *Adinotherium* sp., m inf., Luv-Seite, longitudinal, KOE 3729, invers. Die Luv-Seite ist mit ca. 500µm dünner als die Lee-Seite, auch die äußere Zone RE ist mit ca. 5% nur sehr dünn ausgebildet.

Fig. 3: *Adinotherium* sp., m inf., Lee-Seite, longitudinal, KOE 3729. Die Lee-Seite ist mit ca. 750µm wesentlich dicker als die Luv-Seite. Die äußeren ca. 30% des Schmelzes werden von RE gebildet.

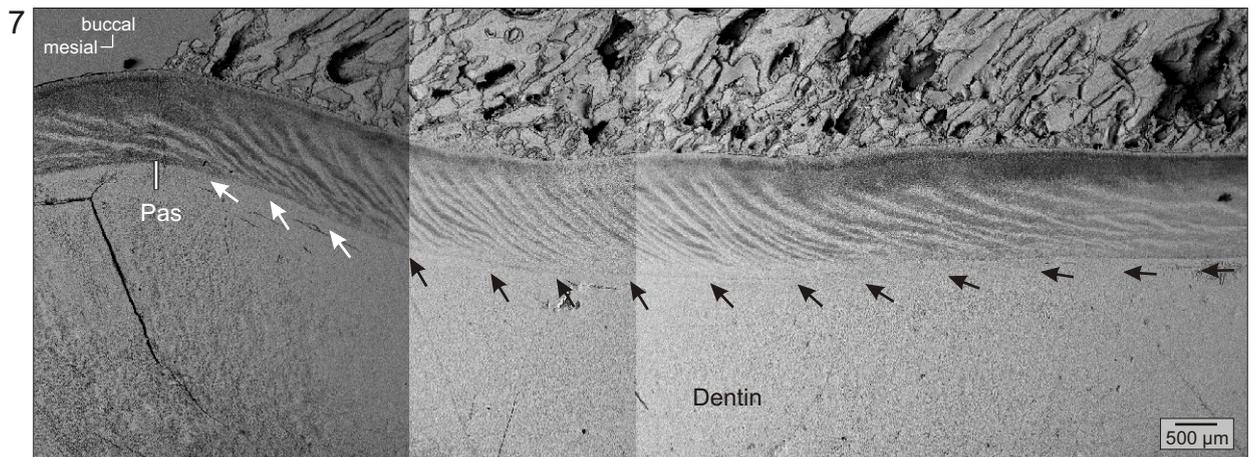
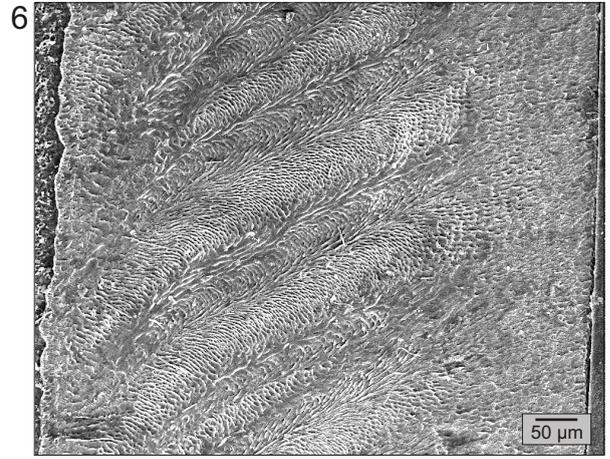
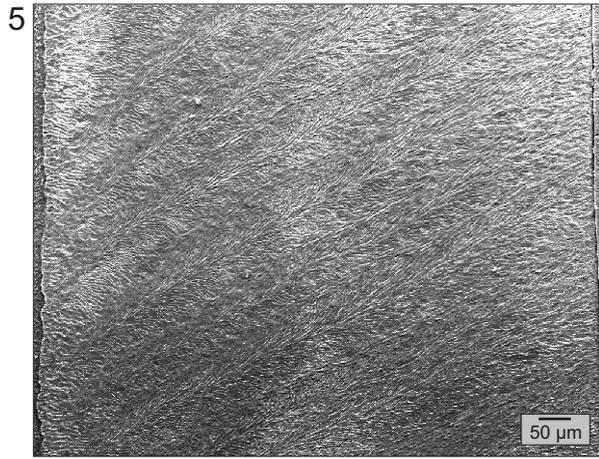
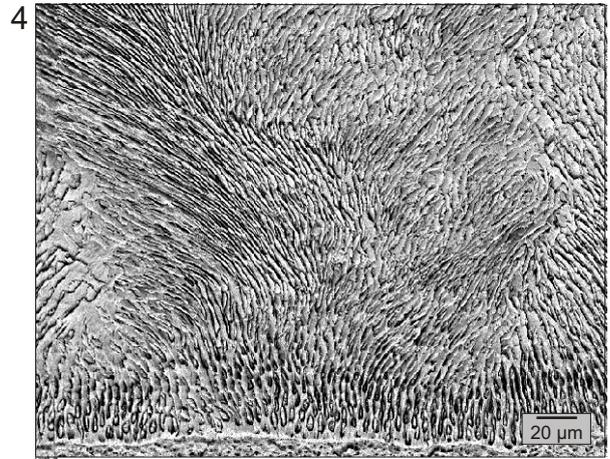
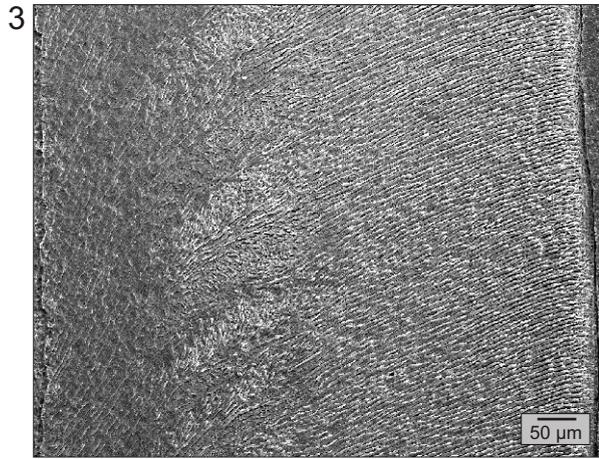
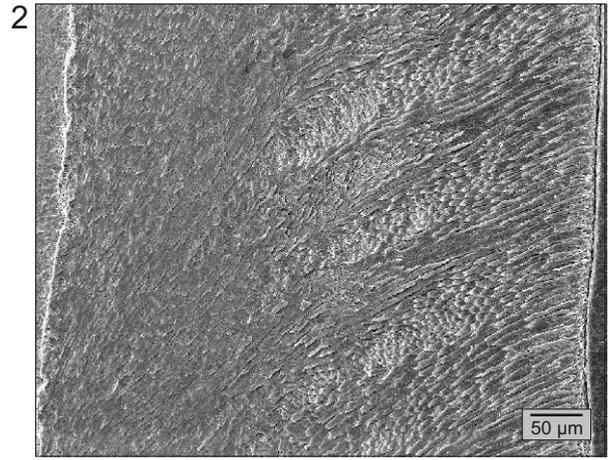
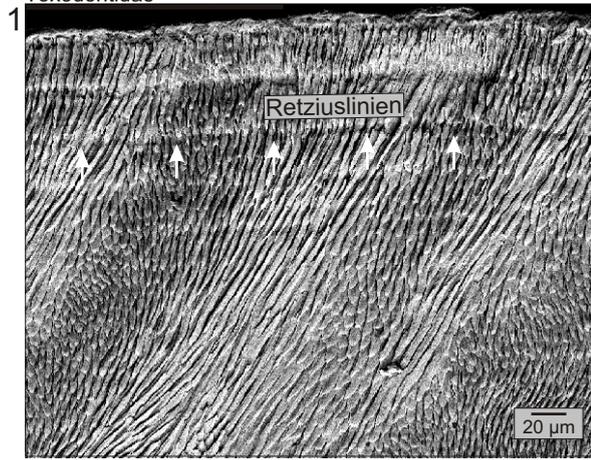
Fig. 4: *Nesodon* sp., I1, Luv-Seite, transversal, KOE 3722. An der EDJ besteht eine dünne Startzone, der übrige Schmelz ist vollständig aus HSB aufgebaut.

Fig. 5: *Nesodon* sp., i2 oder 3, Luv-Seite, longitudinal, KOE 3726. Mit ca. 890µm ist die Luv-Seite relativ dick ausgebildet. Der Schmelz ist bis auf eine dünne Startzone nur aus HSB aufgebaut, im äußeren Bereich verringert sich der Winkel der Bänder zueinander.

Fig. 6: *Nesodon* sp., i2 oder 3, Lee-Seite, longitudinal, KOE 3726, invers. Die Lee-Seite ist mit ca. 560µm deutlich dünner als die Luv-Seite. Der Schmelz ist jedoch aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren Zone aus mRE, HSB in der Mitte und einer äußeren Zone RE.

Fig. 7: *Nesodon* sp., M sup., Luv-Seite, transversal, KOE 3854, invers. Die HSB verlaufen am Ectoloph überwiegend transversal. Im Transversalschnitt sind die HSB als helle und dunkle Bänder zu erkennen, die etwa parallel zum Schmelzband orientiert sind (rechts im Bild). Nach mesial, in Richtung des Parastyls, ändern die HSB ihre Richtung und stehen in steilerem Winkel auf der Occlusalfläche. In diesem Bereich biegen sie nach cervical um. Am Parastyl selbst verlaufen die Bänder wieder annähernd parallel zum Schmelzband. Die Pfeile symbolisieren die Ausrichtung der jeweiligen HSB. Die buccale Schmelzbandlänge ist etwa zur Hälfte abgebildet. Es handelt sich um eine Fotomontage aus drei Einzelaufnahmen, wodurch die Helligkeitsunterschiede bedingt sind.

Toxodontidae



Tafel 12
Notoungulata: Toxodontia

Fig. 1: *Nesodon* sp., M sup., Luv-Seite, KOE 3854, invers. An der Morphologie des Ectolophs ist die durch Abkauung entstandene Spitze markiert (Pfeil), an welcher die HSB aus ihrer transversalen Orientierung leicht ausgelenkt werden und nach cervical umbiegen (vgl. Taf. 11, Fig. 7).

Fig. 2: *Nesodon* sp., M sup., Luv-Seite, longitudinal, KOE 3854, invers. Die IPM bildet an der EDJ dicke Platten.

Fig. 3: *Nesodon* sp., m inf., Luv-Seite, longitudinal, KOE 2872. Der Schmelz besteht aus zwei Zonen, die HSB beginnen direkt an der EDJ. Nach außen schließt sich RE an.

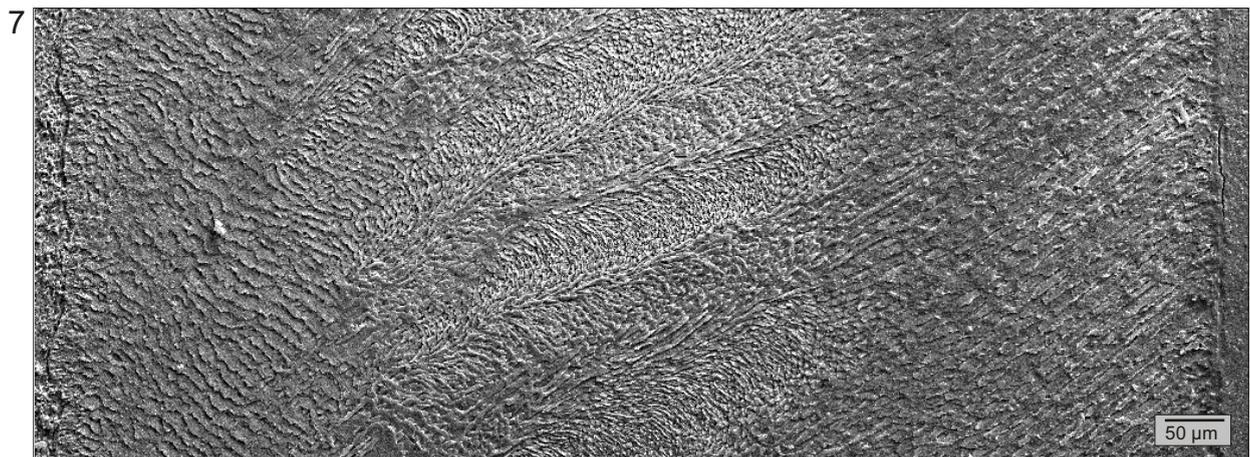
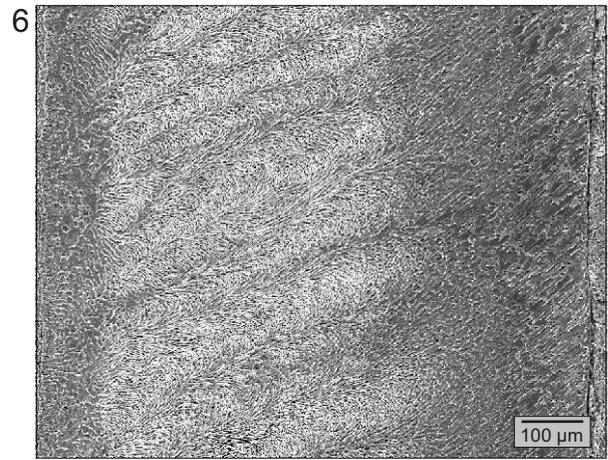
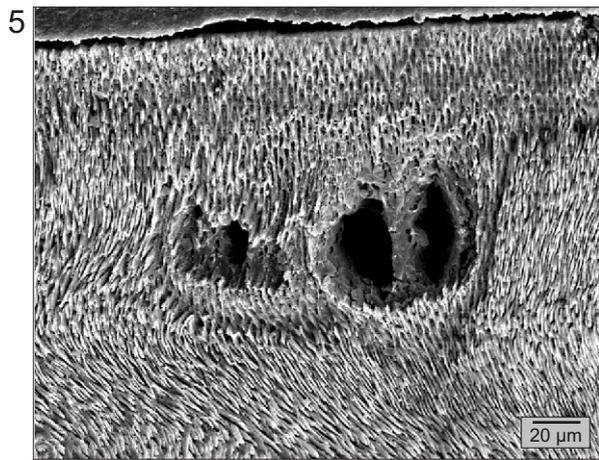
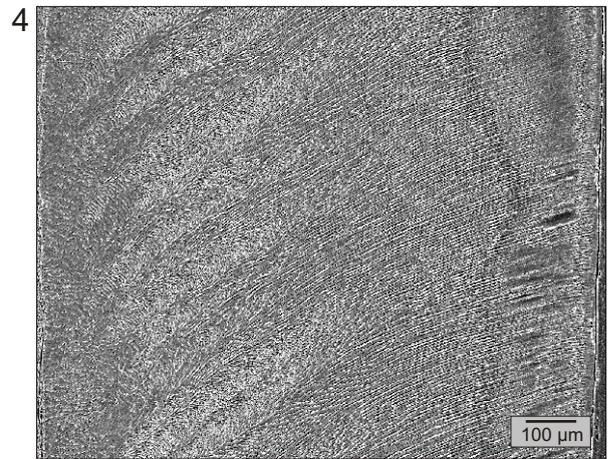
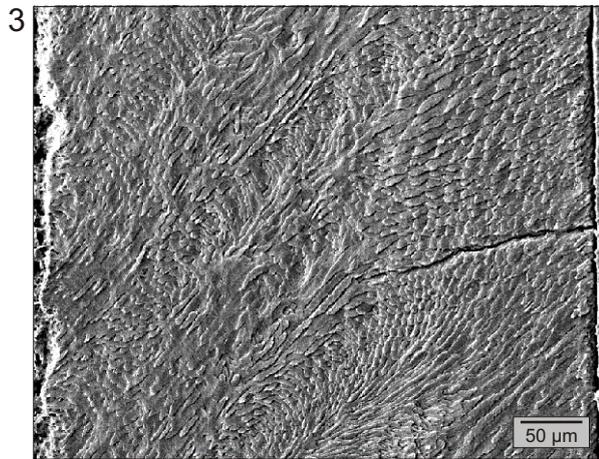
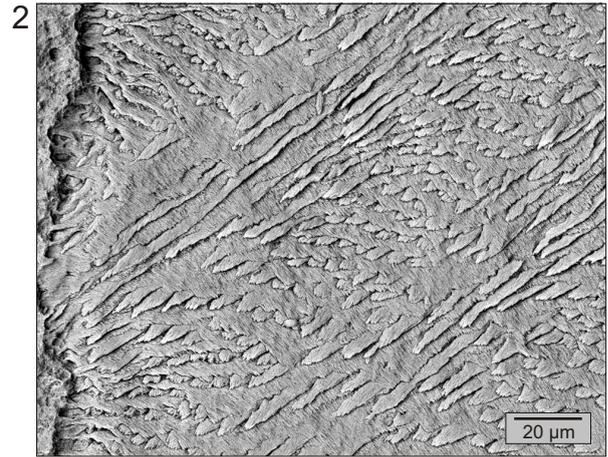
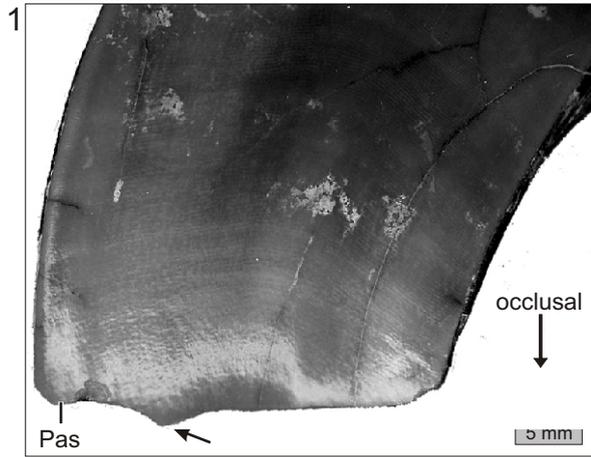
Fig. 4: *Nesodon* sp., m inf., Lee-Seite, longitudinal, KOE 2872. Der Schmelz besteht aus drei Zonen und ist etwa doppelt so dick ausgebildet wie die entsprechende Luv-Seite. An der EDJ ist eine Zone mRE ausgebildet, darauf folgen HSB und nach außen RE.

Fig. 5: *Nesodon* sp., m inf., Luv-Seite, transversal, KOE 2872. Im diesem unteren Molar treten mehrfach Hypoplasien auf, vorzugsweise zur Schmelzaußenseite hin. Abgebildet sind Löcher und Vertiefungen im Schmelz, es wurden aber auch aprismatische Strukturen beobachtet.

Fig. 6: *Stereotoxodon amgehinoi*, M1, Luv-Seite, longitudinal, KOE 3700, invers. Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer dünnen inneren Zone aus RE, daran anschließend HSB und nach außen hin erneut RE.

Fig. 7: *Stereotoxodon* sp., m1, Luv-Seite, longitudinal, KOE 3730. Der Schmelz besteht aus drei Zonen mit HSB in der Mitte.

Toxodontidae



Tafel 13
Notoungulata: Toxodontia, Typotheria

Fig. 1: *Stereotoxodon* sp., m1, Lee-Seite, longitudinal, KOE 3730, invers. Der Schmelz besteht aus zwei Schichten, zu jeweils 50% aus HSB als innere und RE als äußere Schicht. Weiterhin ist der Schmelz der Lee-Seite ca. 1/3 dicker als der der Luv-Seite. Es handelt sich um eine Fotomontage aus zwei Einzelaufnahmen, wodurch Helligkeitsunterschiede bedingt sind.

Fig. 2: *Stereotoxodon* sp., m1, Luv-Seite, transversal, KOE 3730. Im mRE ist die IPM als dicke „interrow sheets“ ausgebildet und die Prismen werden zwischen den Platten regelrecht eingequetscht. Die EDJ befindet sich knapp unterhalb der unteren Bildkante.

Fig. 3: *Toxodon* sp., i1 oder 2, Luv-Seite, longitudinal, KOE 2871, invers. Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, wovon die HSB als mittlere Zone bei weitem dominieren.

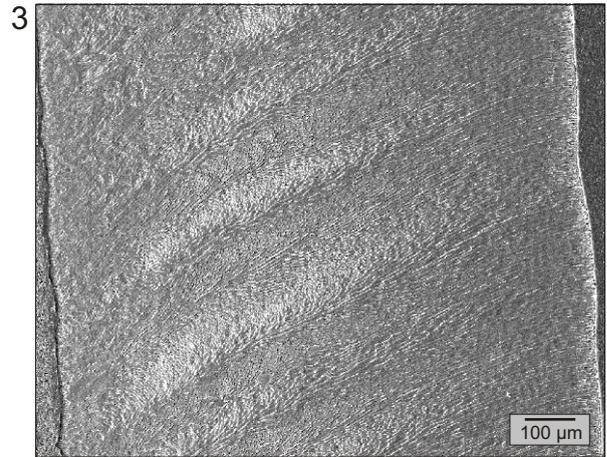
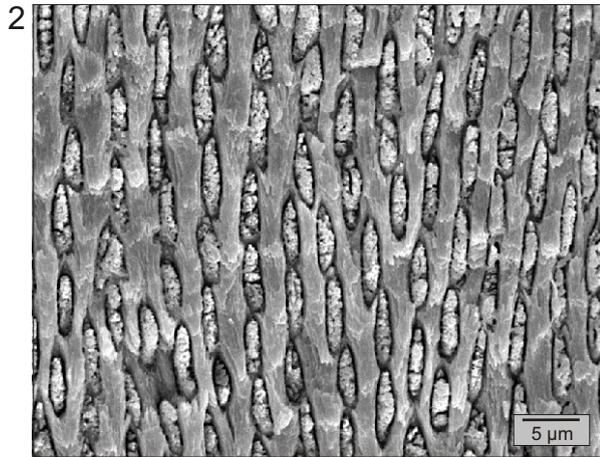
Fig. 4: *Oldfieldthomasia* sp., M sup., Lee-Seite, transversal, KOE 3824. An der EDJ (linker Bildrand) sind die Prismen teilweise in radialen Reihen angeordnet, jedoch ist die IPM verhältnismäßig dünn ausgebildet. Daher besteht die Tendenz zum mRE. Etwa parallel zur Schmelzaußenkante verläuft deutlich eine Vertiefung durch den Schmelz.

Fig. 5: Notopithecinae, m inf., Luv-Seite, longitudinal, KOE 3705. Der Schmelz besteht aus zwei Zonen, einer inneren aus mRE und nach außen hin HSB.

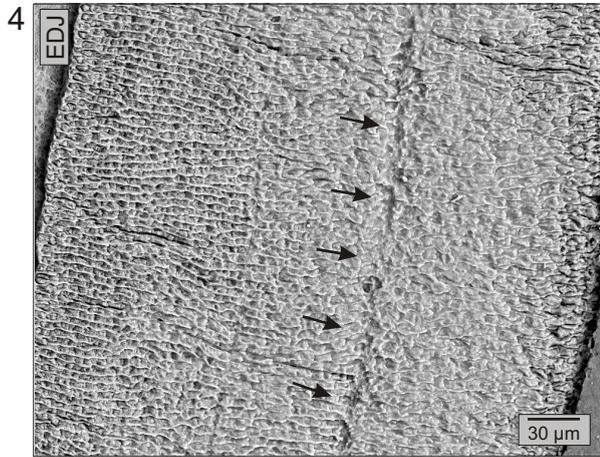
Fig. 6: Notopithecinae, m inf., Lee-Seite, transversal, KOE 3706. Im mRE verlaufen die Prismen von der EDJ aus in radialen Reihen, die IPM ist dick und plattig ausgebildet.

Fig. 7: *Cochilius* sp., M sup., transversal, KOE 3758, invers. Überblick über den M sup. im Querschnitt. Das Schmelzband ist mesial kurz unterbrochen, distal auf annähernd der gesamten Länge. Zur besseren Illustration wurde der Umriss des Schmelzbands nachgezogen.

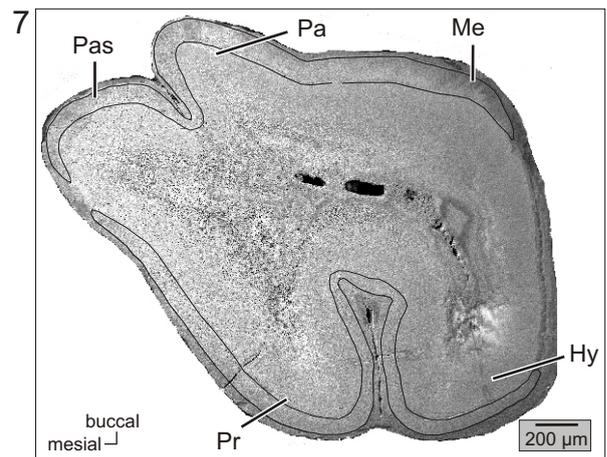
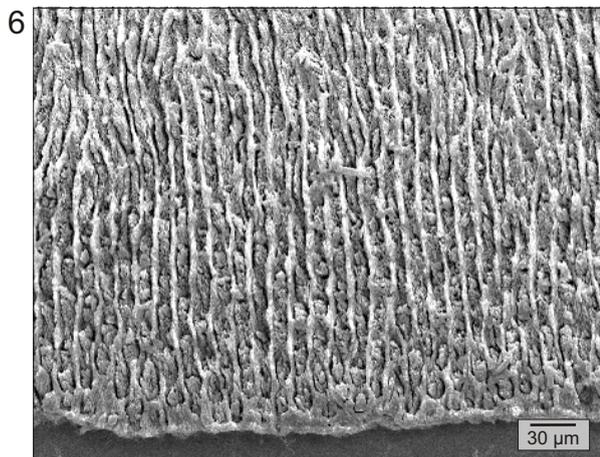
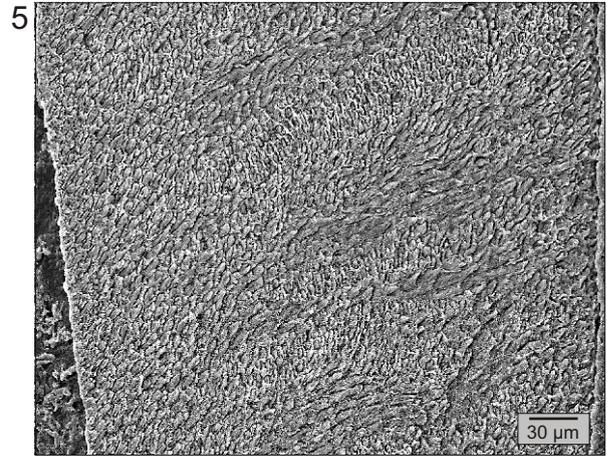
Toxodontidae



Oldfieldthomasiidae



Interatheriidae



Tafel 14
Notoungulata: Typotheria

Fig. 1: *Cochilius* sp., M sup., Luv-Seite, transversal, KOE 3758, invers. Im distalen Bereich des Metacons stehen die HSB relativ steil auf der Occlusalfläche. Sie sind hier aus ihrer sonst transversalen Orientierung ausgelenkt und biegen nach cervical um.

Fig. 2: *Plagiarthrus* sp., M sup., Lee-Seite, tangential, KOE 3701. Der Prismenquerschnitt ist unregelmäßig rundlich bis schwach sechseckig ausgebildet.

Fig. 3: *Plagiarthrus* sp., m3, Lee-Seite, longitudinal, KOE 3702, invers. An der EDJ ist eine dünne Zone mRE ausgebildet, daran schließen sich HSB an.

Fig. 4: *Plagiarthrus* sp., m3, transversal, KOE 3702, invers. Überblick über den m3 im Querschnitt, Sicht auf Unterseite. Zur besseren Übersicht wurde die EDJ nachgezogen. Das Rechteck markiert die Lage von Fig. 4.

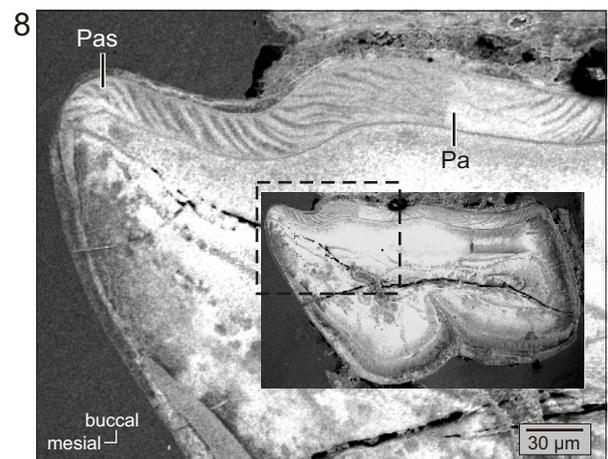
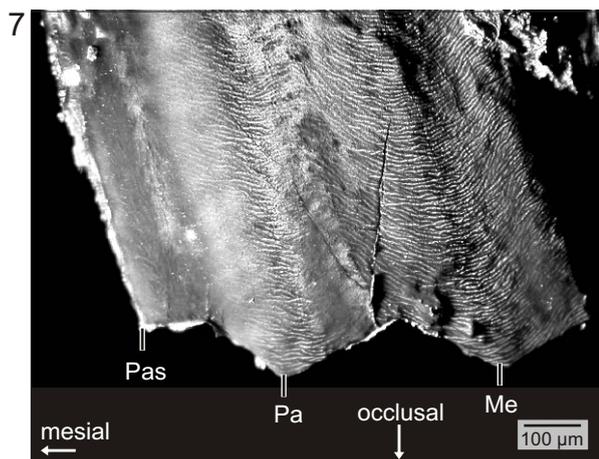
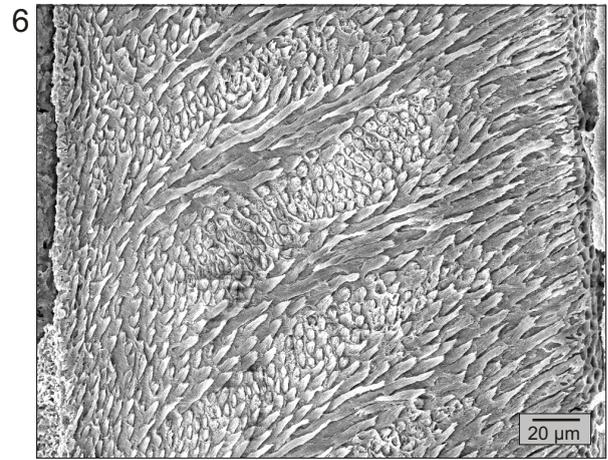
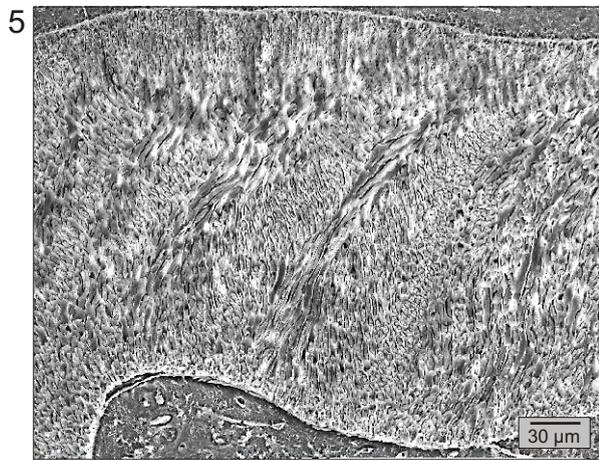
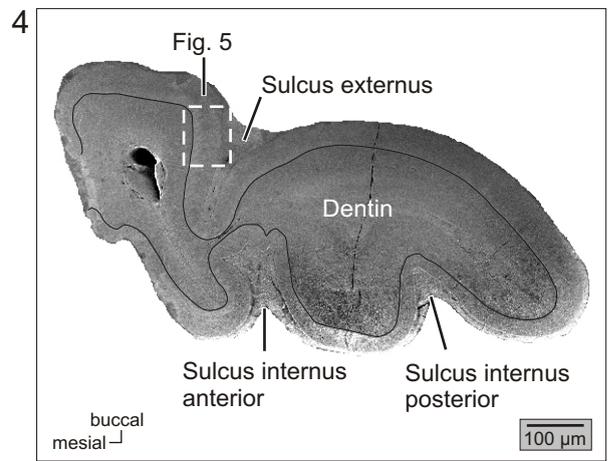
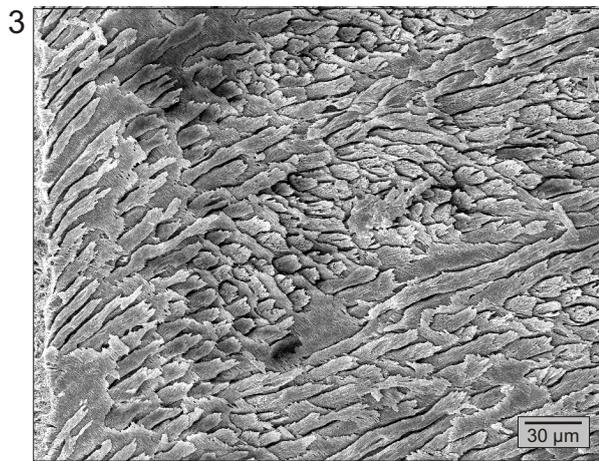
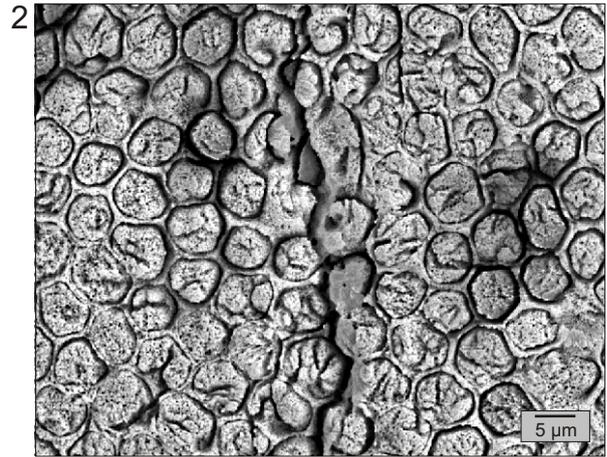
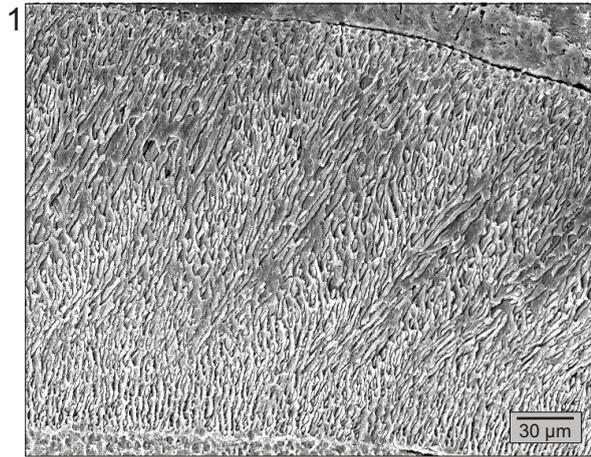
Fig. 5: *Plagiarthrus* sp., m3, Luv-Seite, transversal, KOE 3702, invers, Sicht auf Unterseite. Ausschnitt aus Fig. 3, um 90° entgegen dem Uhrzeigersinn gedreht. Im Bereich des Sulcus externus stehen die HSB relativ steil auf der Schneidekante. Die Bänder sind hier aus der transversalen Orientierung ausgelenkt und biegen leicht nach cervical um.

Fig. 6: *Protypotherium* sp., i inf., longitudinal, KOE 3707. Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren und äußeren aus RE sowie einer mittleren aus HSB.

Fig. 7: *Protypotherium* sp., M sup., Luv-Seite, KOE 3855, makroskopische Aufnahme. Der Schmelz wurde von außen angeätzt, so dass die HSB frei liegen. Entsprechend des Zahnreliefs verlaufen die HSB wellenförmig. Die Bänder steigen jeweils zum Paracon und Metacon hin nach apikal an, dazwischen biegen sie jedoch nach cervical um.

Fig. 8: *Protypotherium* sp., M sup., Luv-Seite, transversal, KOE 3763. Überblick über Parastyl und Paracon. Die HSB verlaufen im Bereich des Paracons annähernd parallel zum Schmelzband, der Winkel wird jedoch steiler in Richtung des Parastyls. Dort, wo die Bänder steiler stehen, biegen sie leicht nach cervical ab (vgl. Fig. 7). Das kleinere eingefügte Bild zeigt den gesamten Zahn im Querschnitt und markiert die Lage der Vergrößerung.

Intertheriidae



Tafel 15
Notoungulata: Typotheria

Fig. 1: *Interatherium* sp., M sup., Luv-Seite, transversal, KOE 3760. Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, einer inneren aus mRE, HSB in der Mitte und nach außen hin RE. Die Bänder stehen relativ steil auf der Occlusalfläche und sind im Tangentialschnitt diagonal orientiert, von mesial nach distal zur Wurzel hin abfallend. Das Rechteck markiert die Lage von Fig. 2.

Fig. 2: *Interatherium* sp., M sup., Luv-Seite, transversal, KOE 3760. Ausschnitt aus Fig. 1. Im inneren mRE sind die Prismen in radialen Reihen angeordnet, die IPM ist plattig ausgebildet und anastomosiert kaum zwischen den einzelnen Prismen.

Fig. 3: *Interatherium* sp., m inf., longitudinal, KOE 3759. Überblick über die Probe. Aufgrund des Anschliffs zeigt der Schmelz unregelmäßige Dicke. Zur besseren Illustration wurde die EDJ nachgezogen. Das Rechteck markiert die Lage von Fig. 4.

Fig. 4: *Interatherium* sp., m inf., Luv-Seite, longitudinal, KOE 3759. Im Schmelz ist eine kreisrunde Struktur vorhanden, die aprismatisch verfüllt ist. Es ist nicht klar, wie tief die Hypoplasie in den Schmelz hineinreicht.

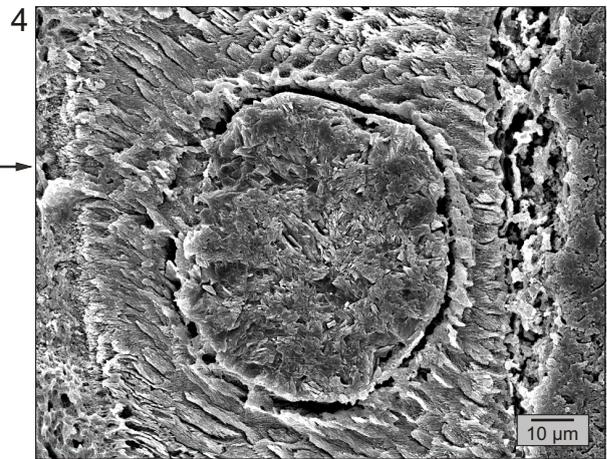
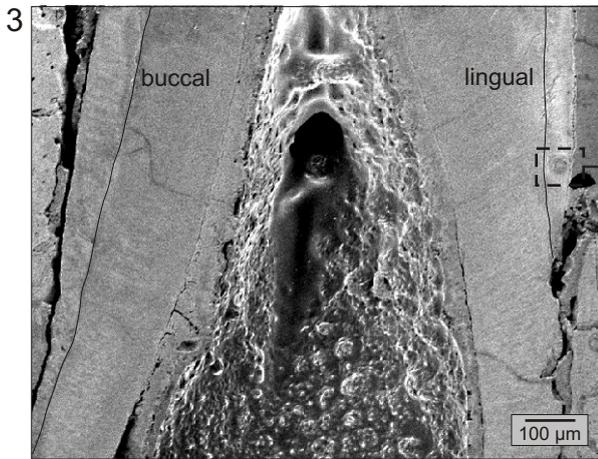
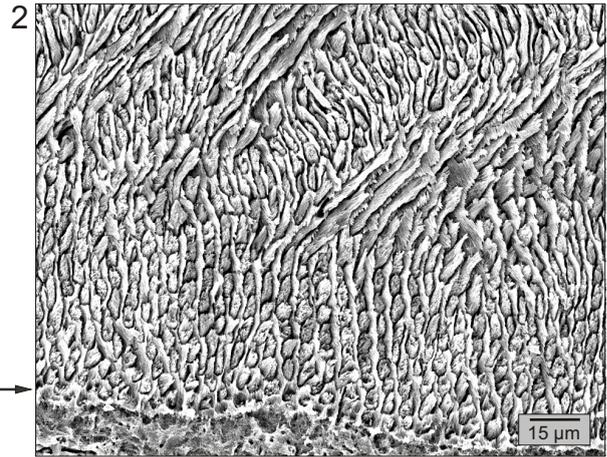
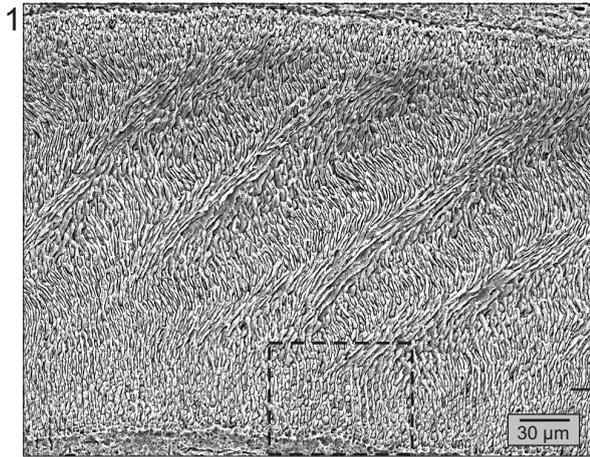
Fig. 5: *Trachytherus* sp., m3, Lee-Seite, transversal, KOE 3752. Im mRE der inneren Zone ist die IPM sehr dick und plattig ausgebildet, dadurch werden die Prismen im Querschnitt lateral stark abgeflacht.

Fig. 6: *Trachytherus* sp., m3, Lee-Seite, transversal, KOE 3752. In der äußeren Zone sind die Prismen wesentlich dicker als in der inneren Zone, die IPM liegt lediglich als dünne Hülle um die Prismen.

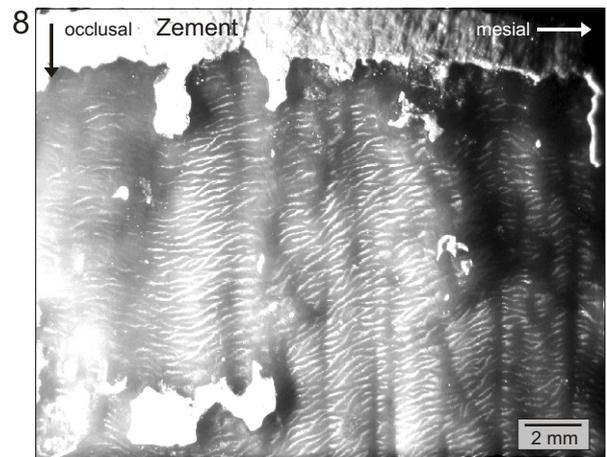
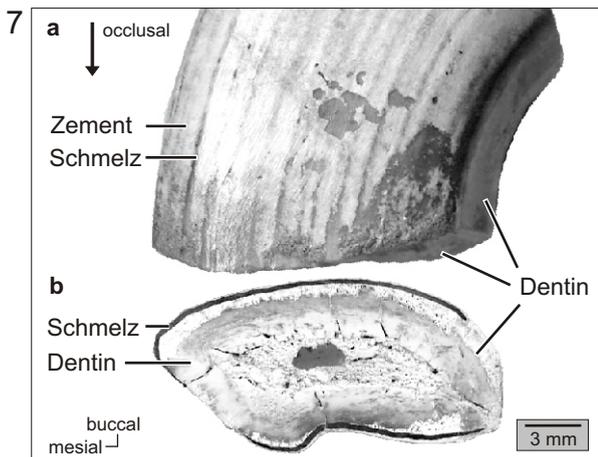
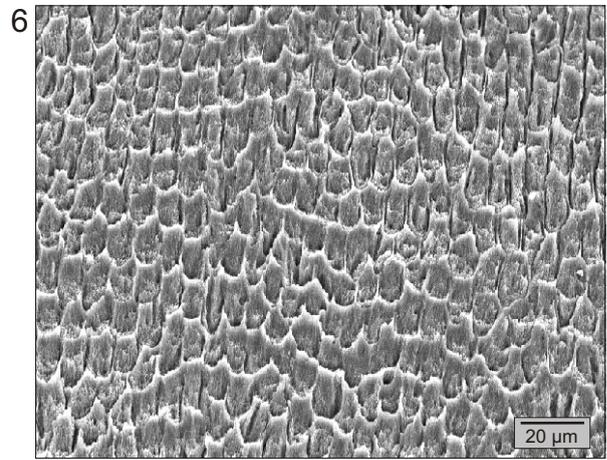
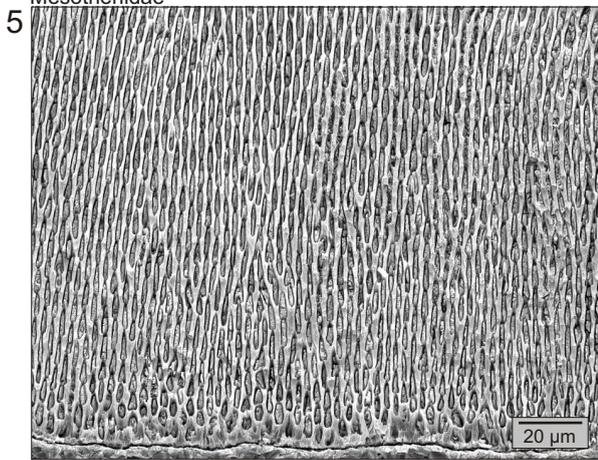
Fig. 7: *Typotheriopsis* sp., I1, KOE 3749, invers. Aufnahme mittels Flachbettscanner. a) Sicht auf buccale Seite des I1. Auffällig ist die deutliche Längsriefung der Schmelzoberfläche, die stellenweise durch die Zementauflage durchtritt. b) Gleicher Zahn im Transversalschnitt. Der Querschnitt des I1 ist nierenförmig, er besitzt eine Depression auf der lingualen Seite. Das Schmelzband (hier schwarz) ist mesial wie distal unterbrochen.

Fig. 8: *Typotheriopsis* sp., I1, Luv-Seite, KOE 3749, invers. Aufnahme unter dem Auflichtmikroskop. Der Zahn wurde von außen geätzt, so dass der Zement weitgehend entfernt ist und die HSB im Schmelz frei liegen. Die Bänder verlaufen in distaler Richtung leicht nach cervical und folgen damit ungefähr dem Verlauf der Occlusalfläche.

Interatheriidae



Mesotheriidae



Tafel 16
Notoungulata: Typotheria

Fig. 1: *Typotheriopsis* sp., M sup., Luv-Seite, transversal, KOE 3750. Der Schmelz der Luv-Seite besteht aus drei Zonen mit HSB in der Mitte. Die Bänder stehen auffallend steil auf der Occlusalfläche. Im Tangentialschnitt wird deutlich, dass die HSB nach mesial in cervicale Richtung biegen.

Fig. 2: *Typotheriopsis* sp., M sup., Luv-Seite, longitudinal, KOE 3750. Im Longitudinalschnitt verlaufen die HSB etwa gerade zur Außenkante und sind mit ca. 30° inkliniert.

Fig. 3: *Typotheriopsis* sp., M sup., Lee-Seite, longitudinal, KOE 3750. Die Lee-Seite besteht lediglich aus zwei Schichten, einer inneren aus mRE und nach außen hin HSB. Die HSB erreichen durch die wellige Außenstruktur nicht immer die Außenkante, so dass an den verdickten Stellen noch eine äußere Zone RE vorhanden ist.

Fig. 4: *Mesotherium* sp., I1, Lee-Seite, longitudinal, KOE 3756, invers. Der Schmelz ist aus drei Zonen aufgebaut, mRE, HSB und nach außen hin RE. Innerhalb der HSB sind häufig Prismenübertritte zwischen den Bändern zu beobachten.

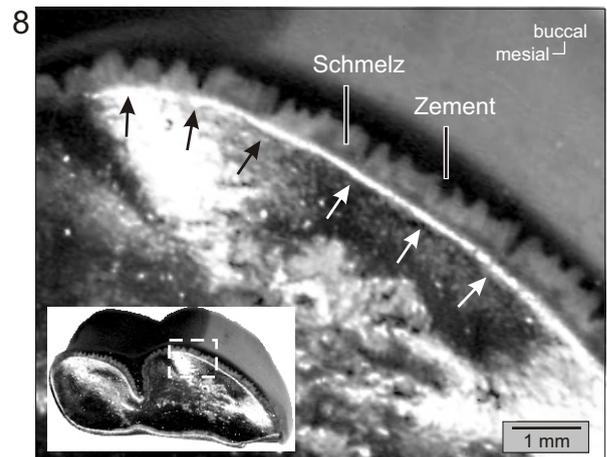
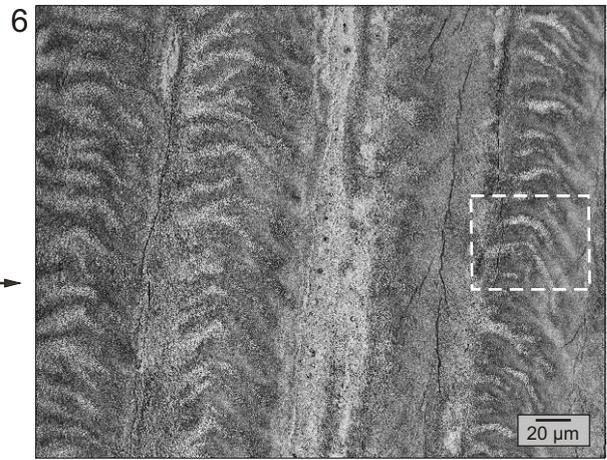
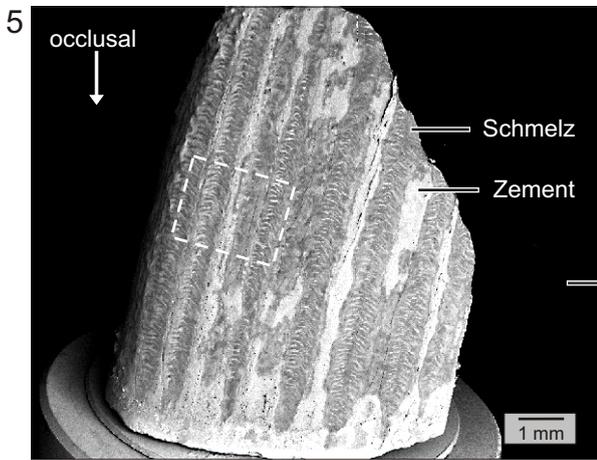
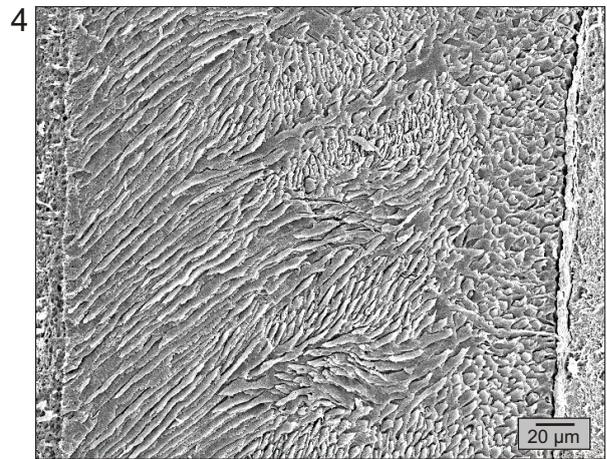
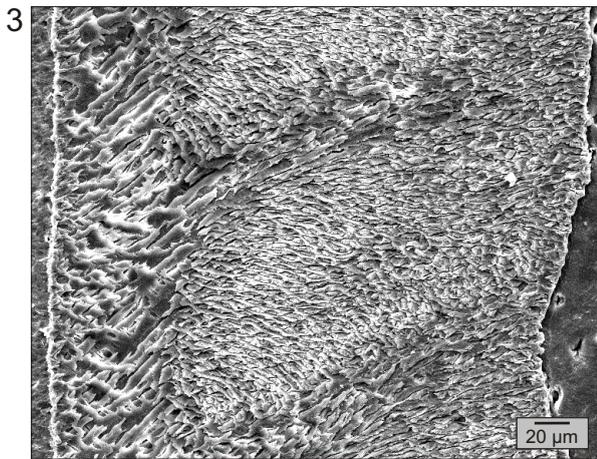
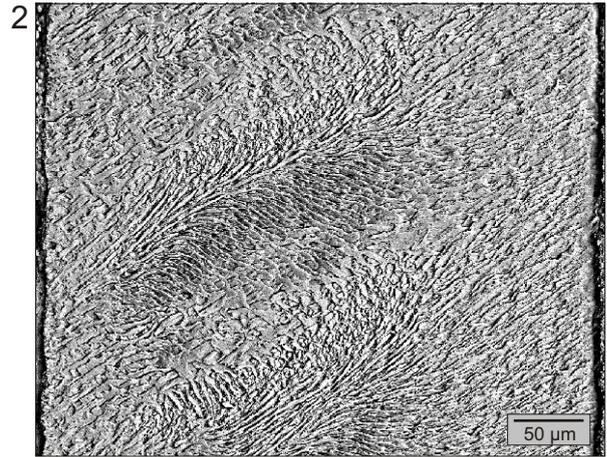
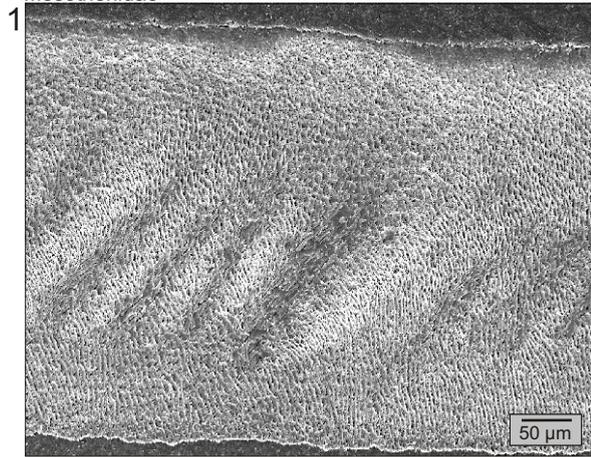
Fig. 5: *Mesotherium* sp., I1, Luv-Seite, KOE 3756. Der Zahn wurde von außen angeätzt, so dass der Zement weitgehend entfernt ist und die HSB frei liegen. Das Rechteck markiert die Lage von Fig. 6.

Fig. 6: *Mesotherium* sp., I1, Luv-Seite, KOE 3756. Ausschnitt aus Fig. 5. Auf den Schmelzrippen biegen die HSB jeweils nach cervical, in den dazwischen liegenden Tälern biegen sie nach occlusal. Das Rechteck markiert die Lage von Fig. 7.

Fig. 7: *Mesotherium* sp., I1, Luv-Seite, KOE 3756. Ausschnitt aus Fig. 6. Die HSB biegen in Winkeln von ca. 10-35° nach cervical. Die Vergrößerung verdeutlicht die Orientierung der Prismen innerhalb der Bänder.

Fig. 8: *Mesotherium* sp., m inf., Lee-Seite, occlusal, KOE 3733. Aufnahme mittels Flachbettscanner. Die Schmelzoberfläche besitzt eine starke, unregelmäßige longitudinale Berippung. Nach außen hin sitzt eine dicke Schicht Zement (hier schwarz) auf dem Schmelz, der weit in die Rippen hineingreift. Das kleine Bild gibt einen Überblick über den gesamten Zahn, das Rechteck markiert die Lage der Vergrößerung.

Mesotheriidae



Tafel 17
Notoungulata: Typotheria, Hegetotheria

Fig. 1: *Mesotherium* sp., m inf., Luv-Seite, transversal, KOE 3733. Die Prismen, welche die longitudinalen Schmelzrippen bilden, fächern innerhalb der Rippen leicht nach außen auf.

Fig. 2: *Protarchaeohyrax gracilis* (= *Bryanpattersonia sulcidens*), m inf., Lee-Seite, transversal, KOE 2843. Der Schmelz besteht aus einer inneren Zone mRE und einer äußeren Zone RE. Die Prismen sind in der inneren Zone - bedingt durch die Dicke der IPM - stark lateral abgeflacht. In der äußeren Zone hingegen ist die IPM wesentlich dünner ausgebildet, weshalb die Prismen hier wesentlich breiter erscheinen.

Fig. 3: *Protarchaeohyrax gracilis* (= *Bryanpattersonia sulcidens*), m inf., Lee-Seite, transversal, KOE 2843. In diesem Zahn treten mehrfach Hypoplasien auf. Dabei handelt es sich meist um tiefe Risse im Schmelz, die häufig in der Mitte des Schmelzbands liegen. Das innere Drittel des Schmelzes ist nicht betroffen.

Fig. 4: *Archaeohyrax* sp., m3, Lee-Seite, transversal, KOE 3710. Der Schmelz besteht aus drei Zonen, jedoch ist die mittlere Zone aus HSB nur sehr schwach ausgebildet. Die Bänder überkreuzen sich lediglich in geringem Winkel.

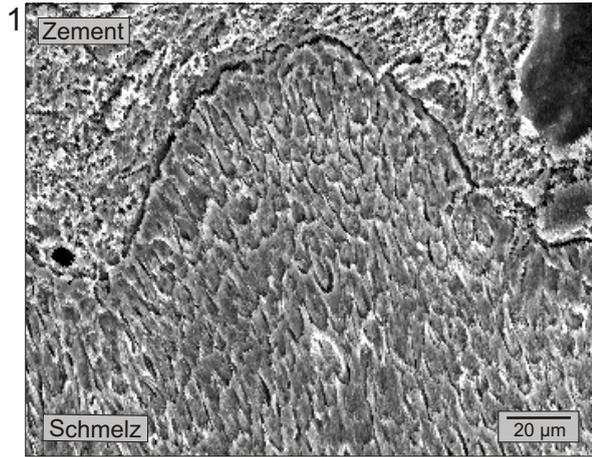
Fig. 5: *Archaeohyrax* sp., m3, Luv-Seite, longitudinal, KOE 3710, invers. Die Prismen steigen von der EDJ aus in konvexem Bogen nach occlusal, biegen aber bereits nach ca. 1/3 des Schmelzes nach cervical um. Auffallend sind die Retziuslinien, die hier mit ca. 30° sehr flach einfallen.

Fig. 6: *Pachyrukhos moyanoi*, M sup., transversal, KOE 3742. Das Schmelzband ist mesial und distal unterbrochen, wobei hier der distale Teil weggebrochen ist. Der Zement ist lingual wesentlich dicker als buccal.

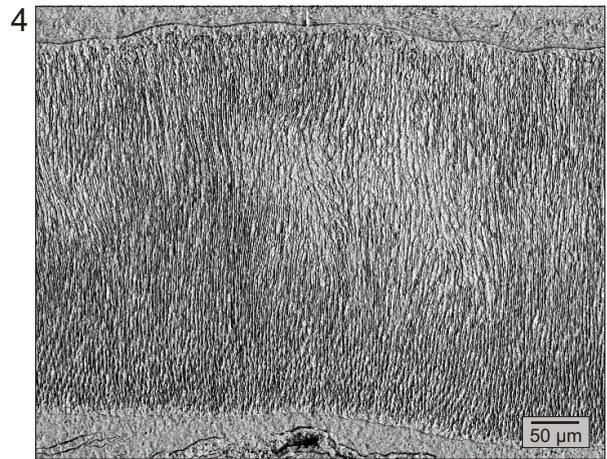
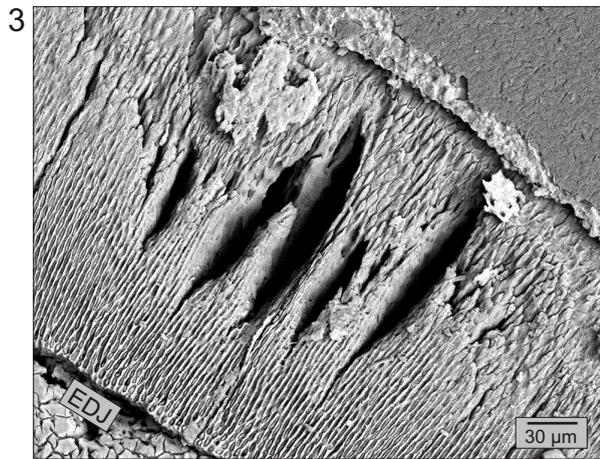
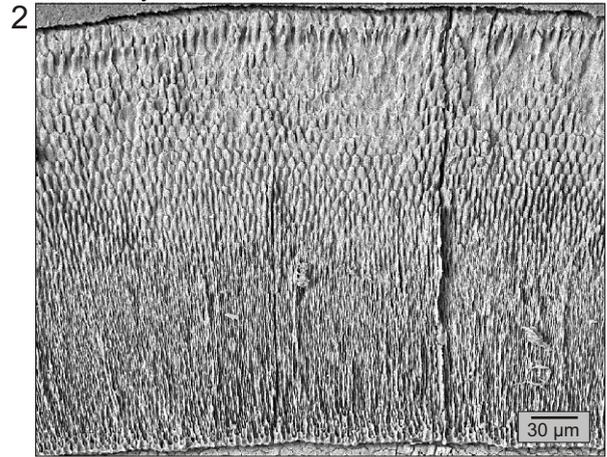
Fig. 7: *Pachyrukhos moyanoi*, M sup., Luv-Seite, transversal, KOE 3742. Die HSB stehen im Transversalschnitt sehr steil auf der Occlusalfläche. In diesen Bereichen biegen sie nach cervical um.

Fig. 8: *Pachyrukhos moyanoi*, M sup., Lee-Seite, transversal, KOE 3742. Im Gegensatz zur Luv-Seite besteht die linguale Seite aus zwei etwa gleich dicken Schichten, einer inneren aus mRE und einer äußeren aus RE.

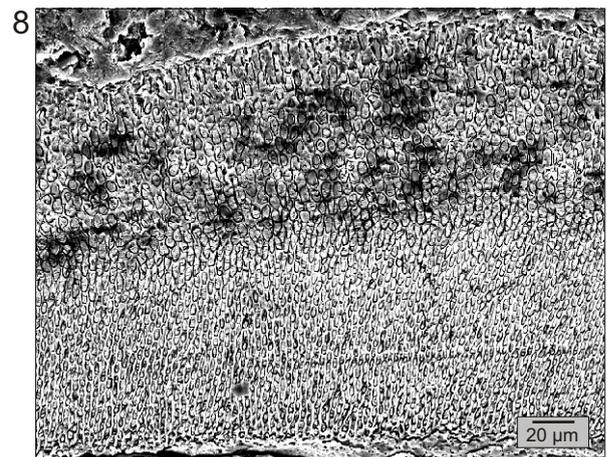
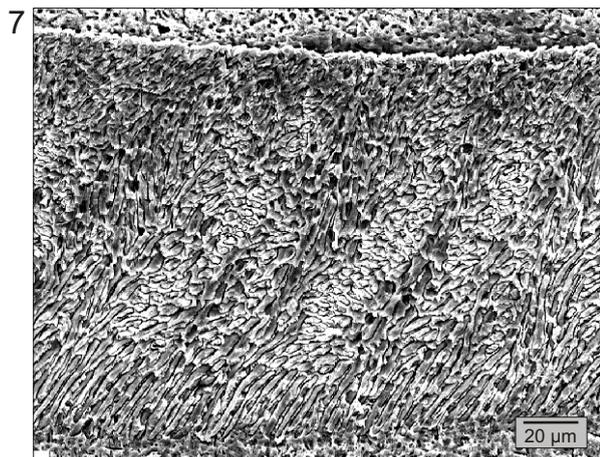
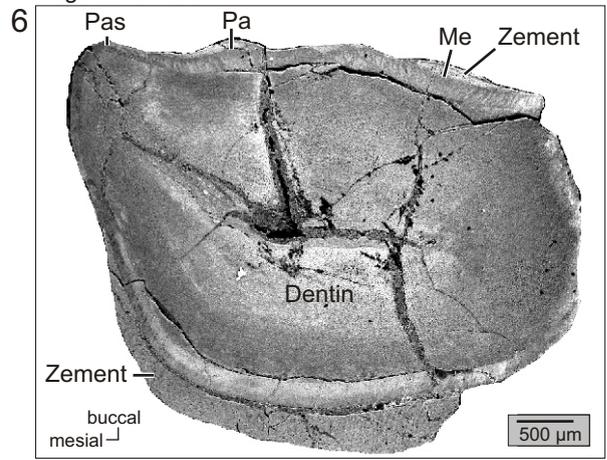
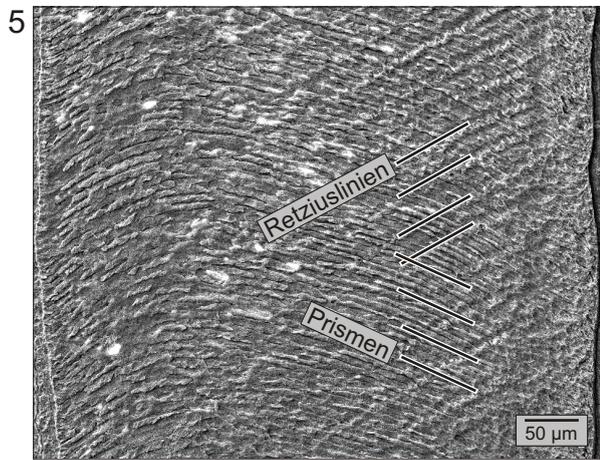
Mesotheriidae



Archaeohyracidae



Hegetotheriidae



Tafel 18
Notoungulata: Hegetotheria

Fig. 1: *Pachyrukhos moyanoi*, M sup., Lee-Seite, longitudinal, KOE 3742. Die Prismen steigen von der EDJ aus bis zur Schmelzmitte hin an und flachen dann in die Horizontale ab (Inklination 0°). Ebenso steht die IPM in der inneren Zone in einem großen Winkel zu den Prismen, in der äußeren Zone verläuft sie parallel.

Fig. 2: *Paedotherium* sp., m inf., transversal, KOE 3740. Die HSB stehen auf der lingualen Luv-Seite relativ steil auf der Occlusalfläche. Die Lee-Seite ist durch zwei Schichten gekennzeichnet, die innere besteht aus mRE (im Bild weiß), die äußere aus RE (im Bild hellgrau). Bemerkenswert ist die buccale, sehr dicke Zementschicht, die jedoch größtenteils weggebrochen ist. Auf der lingualen Seite ist nur eine dünne Zementauflage vorhanden.

Fig. 3: *Paedotherium* sp., m inf., Luv-Seite, KOE 3740. Der Zahn wurde von außen geätzt, so dass die HSB weitgehend frei liegen. Die Bänder folgen auf der lingualen Seite ungefähr dem Kauprofil. Die Pfeile markieren die Richtung der Bänder.

Fig. 4: *Paedotherium* sp., m inf., Lee-Seite, transversal, KOE 3740. Der Zahn wurde von außen geätzt. An der EDJ ist die IPM deutlich ausgebildet und steht in dicken Platten zwischen den Prismen. Nach außen hin dünnt sie immer mehr aus bis sie kaum noch erkennbar ist.

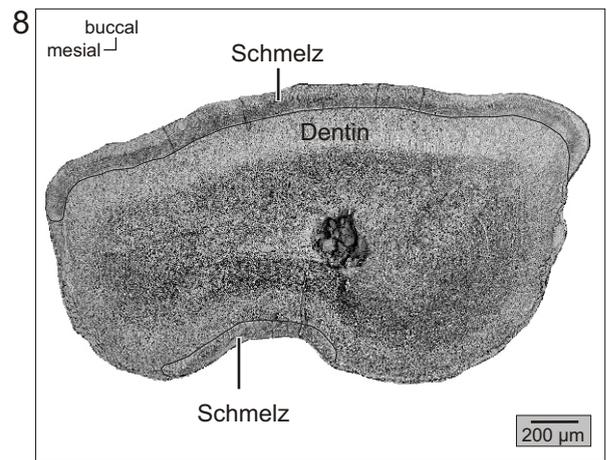
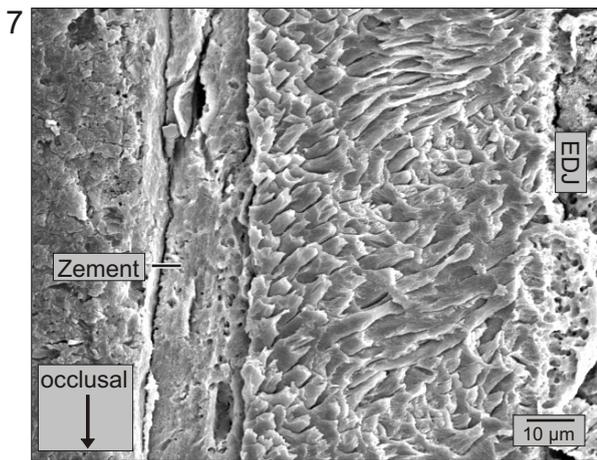
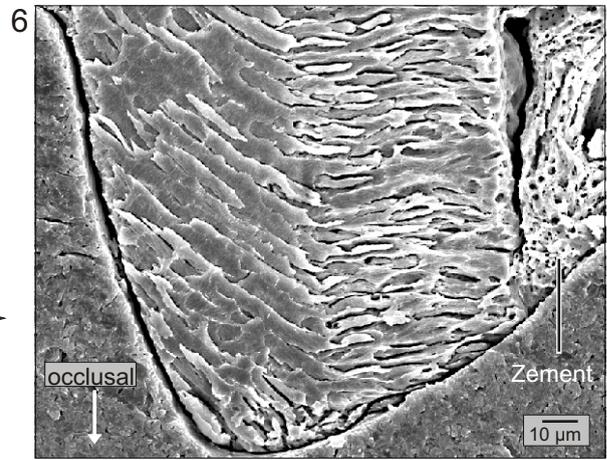
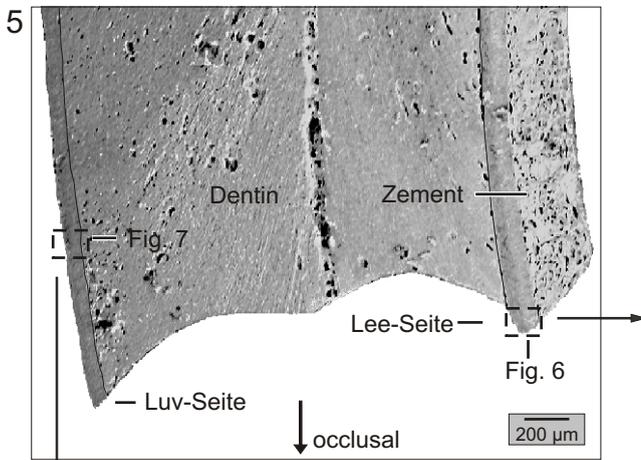
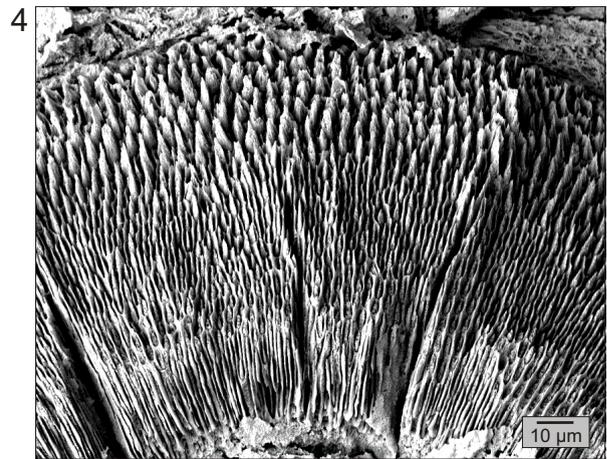
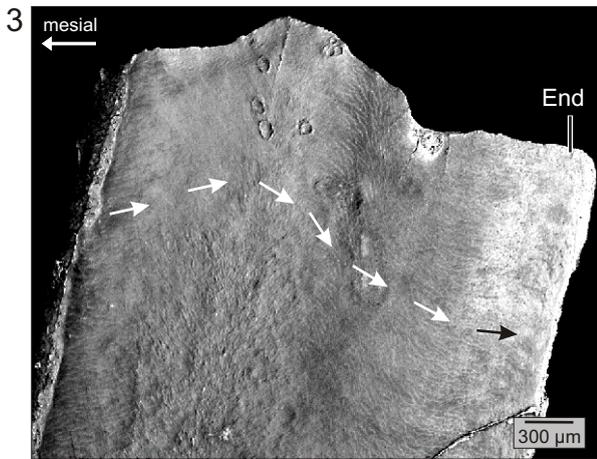
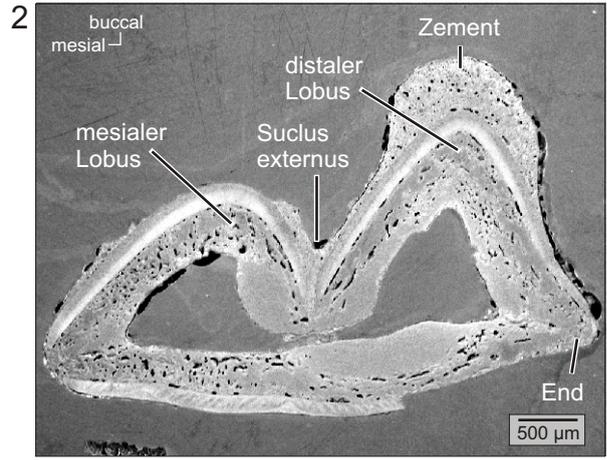
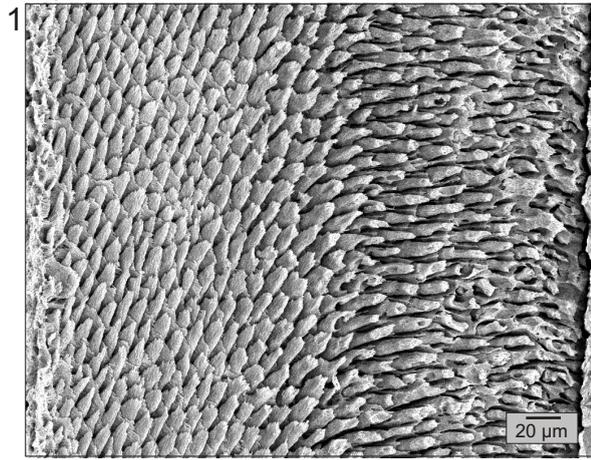
Fig. 5: *Tremacyllus* sp., M sup., longitudinal, KOE 3741. Im Längsschnitt werden die Unterschiede von Luv- und Lee-Seite deutlich. Der Schmelz der Luv-Seite ist im Vergleich zur Lee-Seite relativ dünn. Die Lee-Seite besitzt zusätzlich eine dicke Schicht Zement. Die asymmetrische Auskolkung des Dentins erlaubt ebenfalls eine Differenzierung der Luv- und Lee-Seite. Die EDJ wurde zur besseren Illustration nachgezogen.

Fig. 6: *Tremacyllus* sp., M sup., Lee-Seite, longitudinal, KOE 3741. Die Prismen steigen von der EDJ aus steil nach occlusal und biegen ab der Schmelzmitte in die Horizontale (Inklination 0°) um.

Fig. 7: *Tremacyllus* sp., M sup., Luv-Seite, longitudinal, KOE 3741. Der Schmelz besteht hauptsächlich aus HSB, mit einer dünnen inneren und äußeren Zone RE. Die EDJ liegt hier entsprechend der Übersicht in Fig. 5 rechts im Bild.

Fig. 8: *Hegetotherium* sp., i2, transversal, KOE 3736. Die buccale Seite ist durchgängig von Schmelz bedeckt, während auf der lingualen Seite nur im Bereich der Depression Schmelz vorhanden ist. Zur besseren Illustration wurde die EDJ nachgezogen.

Hegetotheriidae



Tafel 19
Notoungulata: Hegetotheria

Fig. 1: *Hegetotherium* sp., i2, Luv-Seite, longitudinal, KOE 3736, invers. Die Prismen steigen in der inneren Zone steil nach apikal an und biegen etwa in der Schmelzmitte nach cervical um. Der äußere Bereich ist stark diagenetisch verändert. Es sind deutliche Retziuslinien vorhanden.

Fig. 2: *Hegetotherium* sp., i2, Lee-Seite, transversal, KOE 3736. Die HSB sind nur schwer erkennbar, sie treten bei Drehung der Probe unter dem Auflicht wesentlich deutlicher hervor.

Fig. 3: *Hegetotherium* sp., m inf., Luv-Seite, KOE 3840. Der Zahn wurde von außen geätzt, so dass die HSB frei liegen. Die Bänder steigen, von mesial beginnend, im ersten Drittel nach apikal an und verlaufen dann auf Höhe des distalen Lobus diagonal nach cervical.

Fig. 4: *Hegetotherium* sp., m inf., Luv-Seite, transversal/tangential, KOE 3840. Der Zahn wurde von außen geätzt, daher fehlt die äußere Zone RE. Nach der inneren Zone RE stehen die HSB relativ steil auf der Occlusalfläche. In der tangentialen Ansicht biegen die Bänder nach cervical.

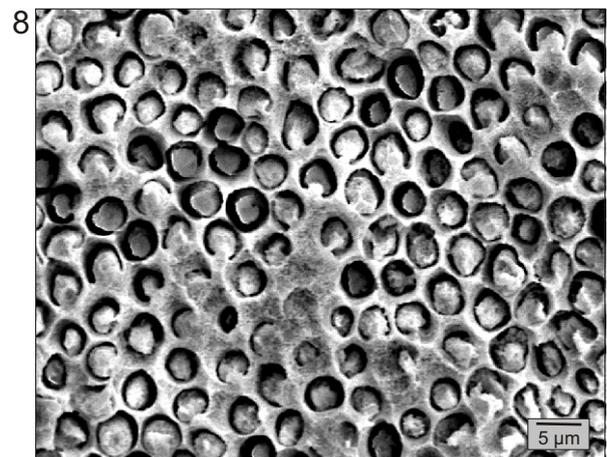
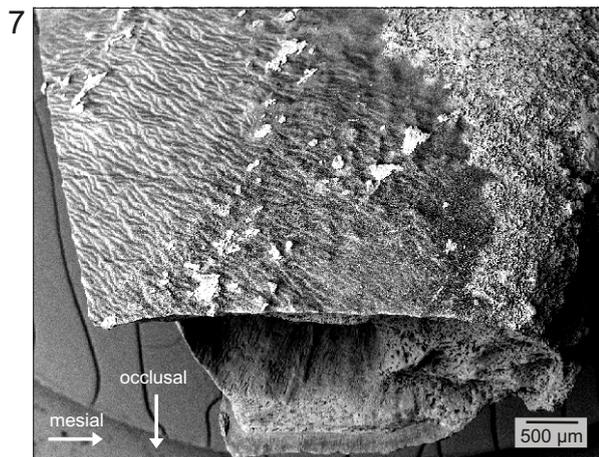
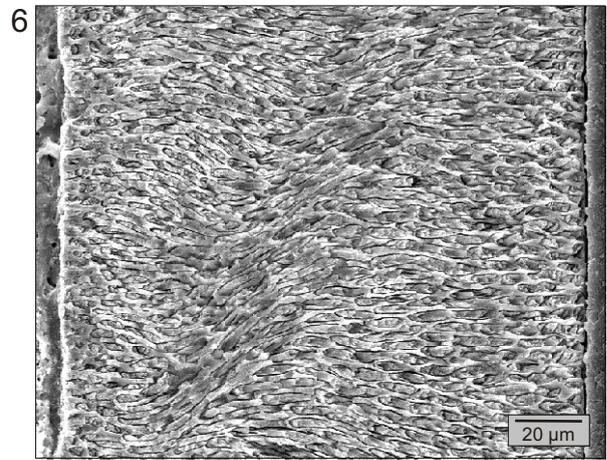
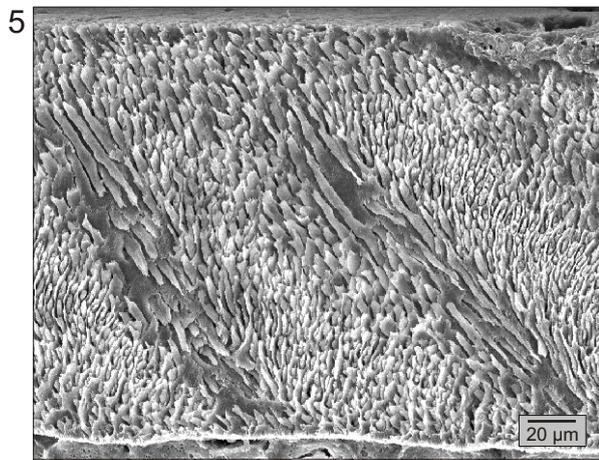
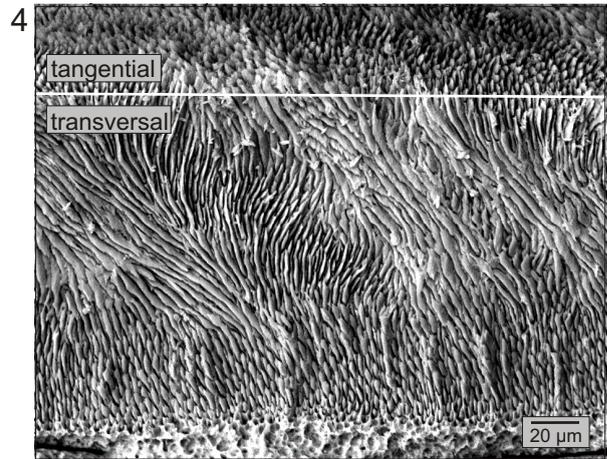
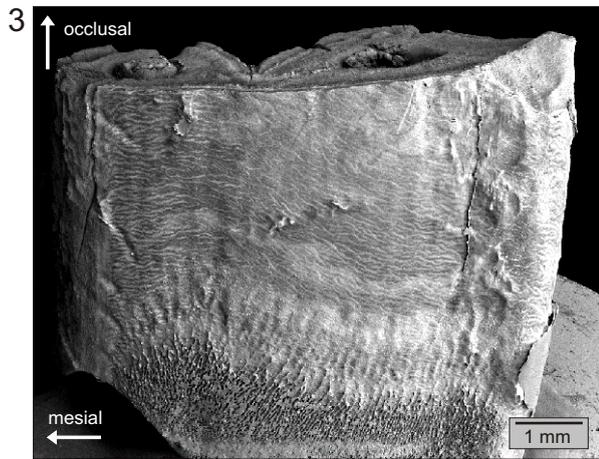
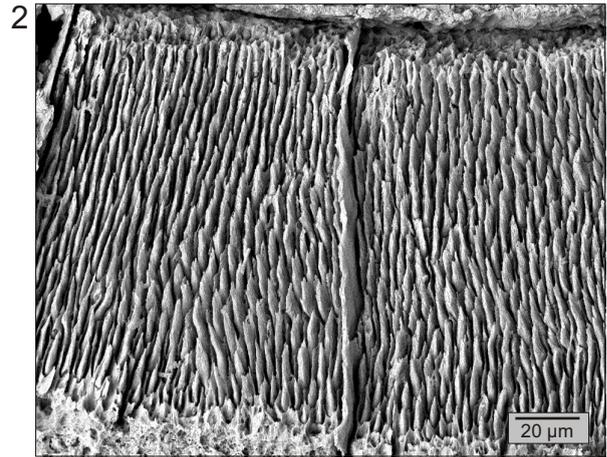
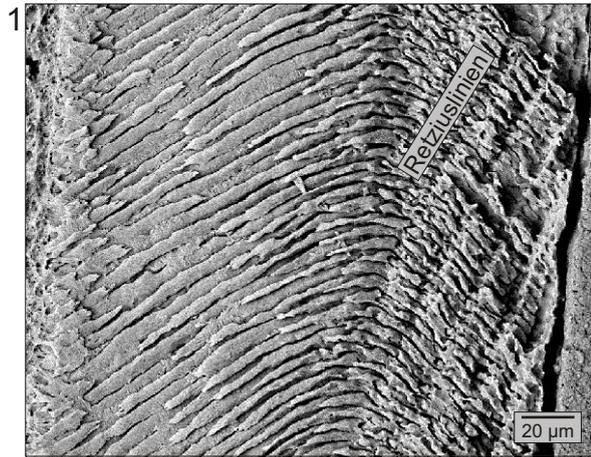
Fig. 5: *Pseudohegetotherium* sp., I1, Luv-Seite, transversal, KOE 3753. Die HSB stehen sehr steil auf der Occlusalfläche, wodurch die gesamte Ausrichtung der Prismen einem Longitudinalschnitt ähnelt. Wie in Fig. 7 deutlich wird, sind die Bänder diagonal orientiert.

Fig. 6: *Pseudohegetotherium* sp., I1, Luv-Seite, longitudinal, KOE 3753, invers. Die HSB sind im Longitudinalschnitt weniger deutlich abgebildet als im Transversalschnitt.

Fig. 7: *Pseudohegetotherium* sp., I1, Luv-Seite, KOE 3753. Der Zahn wurde von außen geätzt, so dass die HSB frei liegen. In der rechten oberen Bildecke befinden sich Reste von Zement. Die Bänder steigen steil nach cervical an und gabeln dabei regelmäßig auf.

Fig. 8: *Pseudohegetotherium* sp., I1, Lee-Seite, tangential, KOE 3753. Der Prismenquerschnitt ist überwiegend rundlich, teilweise sind auch leicht sechseckige Querschnitte vorhanden.

Hegetotheriidae



Tafel 20
Notoungulata: Hegetotheria; Astrapotheria

Fig. 1: *Pseudohegetotherium* sp., M sup., Luv-Seite, transversal/tangential, KOE 3745. Die Probe ist von zwei Seiten angeschnitten, im unteren Teil transversal mit Blick auf die Occlusalfläche, im oberen Teil tangential. Der Verlauf der im Transversalschnitt steil stehenden HSB lässt sich im Tangentialschnitt gut verfolgen und zeigt, dass die Bänder nach cervical biegen.

Fig. 2: *Trigonostylops* sp., m3, transversal/tangential, KOE 3829. Es wurde direkt von occlusal in den Zahn hineingeschliffen, so dass es sich in erster Linie um einen Transversalschnitt handelt. Aufgrund der Morphologie erhält der Schnitt nach außen hin tangentialen Charakter. Die HSB stehen senkrecht auf der Occlusalfläche und gabeln nach außen hin auf.

Fig. 3: *Trigonostylops* sp., m3, longitudinal, KOE 3829. Überblick über den Zahn im Längsschnitt. Das Rechteck markiert die Lage von Fig. 4.

Fig. 4: *Trigonostylops* sp., m3, longitudinal, KOE 3829. Ausschnitt aus Fig. 3. Die HSB steigen senkrecht zur Occlusalfläche hin an. Die Schmelzaußenseite zeigt diagenetische Veränderungen.

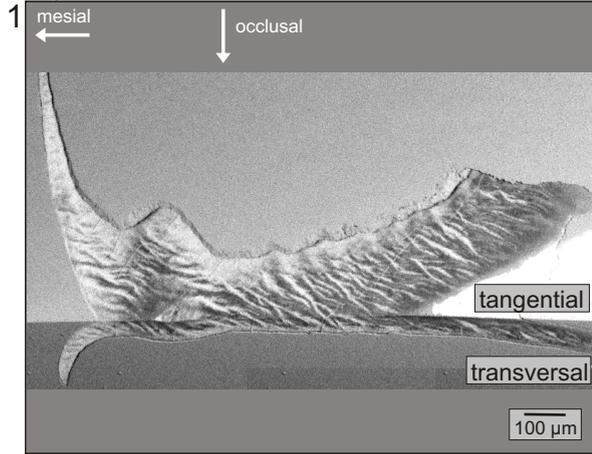
Fig. 5: *Trigonostylops* sp., m3, longitudinal, KOE 3829. Bei stärkerer Vergrößerung der inneren Schmelzhälfte steigt innerhalb der HSB die im Bild hellere Lage Prismen vertikal zur Occlusalfläche, die überkreuzende dunklere Lage hingegen zeigt einen abrupten Richtungswechsel direkt nach der inneren Schicht RE.

Fig. 6: *Trigonostylops* sp., m3, Lee-Seite, longitudinal, KOE 3829, invers. Nach der dünnen inneren Schicht RE biegt die eine Prismenlagen der HSB steil nach cervical um, während die andere Lage nach apikal ansteigt.

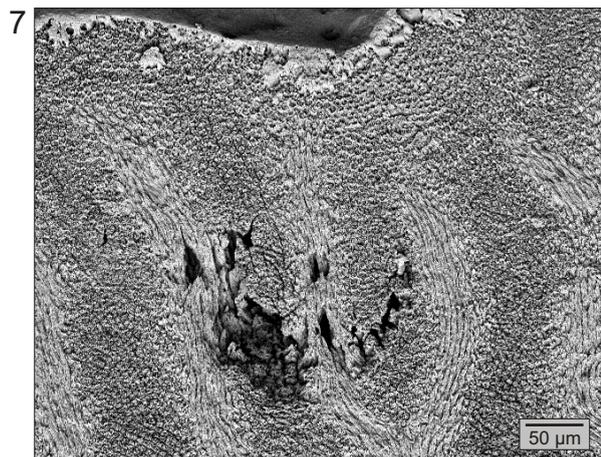
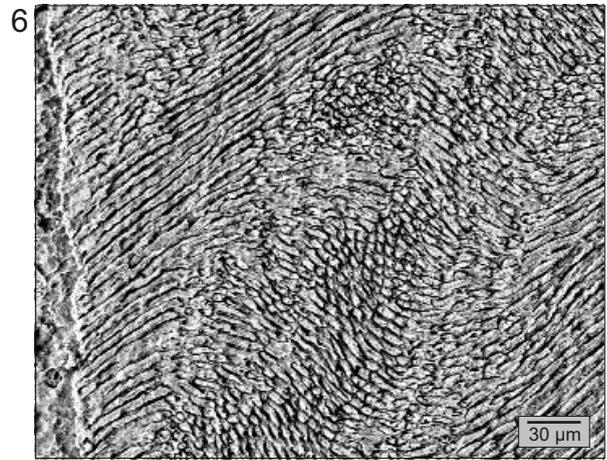
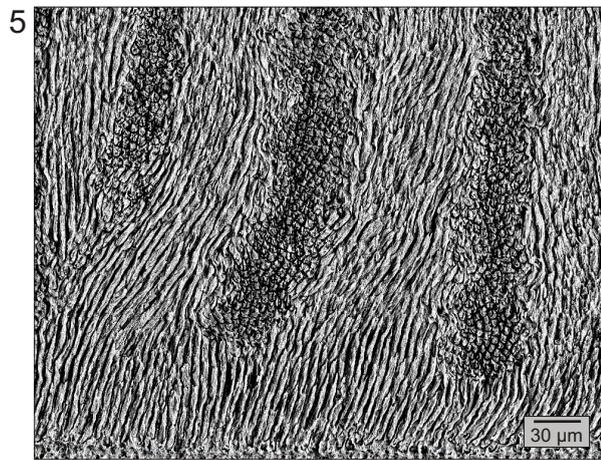
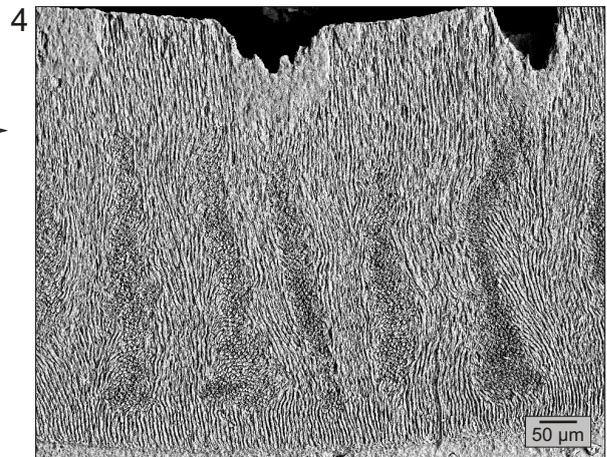
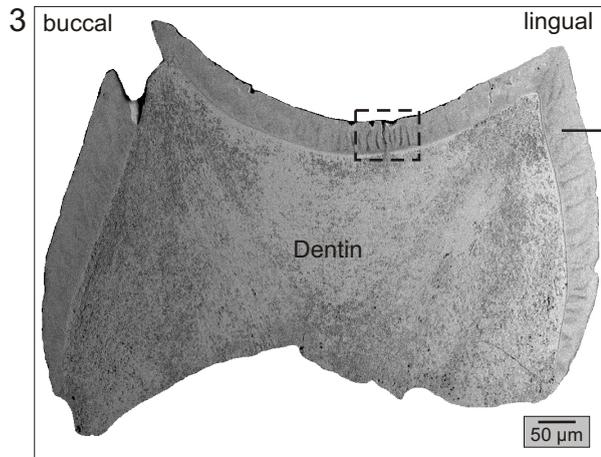
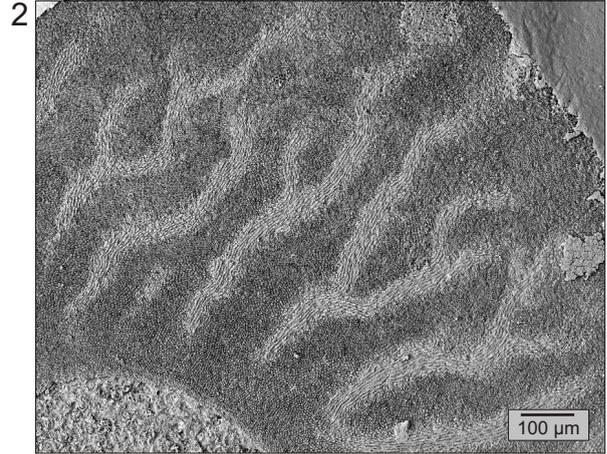
Fig. 7: *Trigonostylops* sp., m3, Lee-Seite, transversal, KOE 3829. Im Schmelz dieses Zahns sind Missbildungen in Form von Löchern vorhanden. Die Hypoplasie liegt in der äußeren Hälfte des Schmelzbands.

Fig. 8: *Albertogaudrya* sp., M sup., Lee-Seite, transversal, KOE 3827. An der EDJ befindet sich eine dünne Schicht RE, daran schließen sich vertikale HSB an, deren eine Lage annähernd parallel zur Occlusalfläche verläuft. Die überkreuzende Lage steht etwa im rechten Winkel dazu.

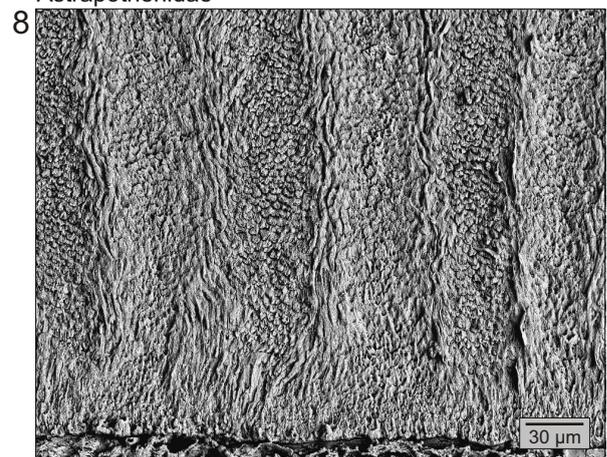
Hegetotheriidae



Trigonostylopidae



Astrapotheriidae



Tafel 21
Astrapotheria

Fig. 1: *Albertogaudrya* sp., m inf., Luv-Seite, longitudinal, KOE 3828, invers. Überblick über den Prismenverlauf. Im inneren Bereich biegen die an den HSB beteiligten Prismenlagen steil nach cervical bzw. occlusal, nach außen hin flachen sie zunehmend ab. In der äußeren Schicht RE treffen die Prismen mit sehr geringer Inklination auf die Außenkante. In der rechten oberen Bildecke ist eine Hypoplasie vorhanden. Die Rechtecke markieren die Lage von Fig. 2 und 3. Es handelt sich um eine Fotomontage aus mehreren Einzelaufnahmen, wodurch die Helligkeitsunterschiede bedingt sind.

Fig. 2: *Albertogaudrya* sp., m inf., Luv-Seite, longitudinal, KOE 3828, invers. Ausschnitt aus Fig. 1. Direkt nach der inneren Schicht RE biegen die Prismen steil nach cervical.

Fig. 3: *Albertogaudrya* sp., m inf., Luv-Seite, longitudinal, KOE 3828, invers. Ausschnitt aus Fig. 1. Die Ränder des röhrenförmigen Hohlraums sind scharf abgegrenzt, es liegt kein aprismatischer Schmelz vor. Der Ursprung solcher Löcher ist bislang ungeklärt.

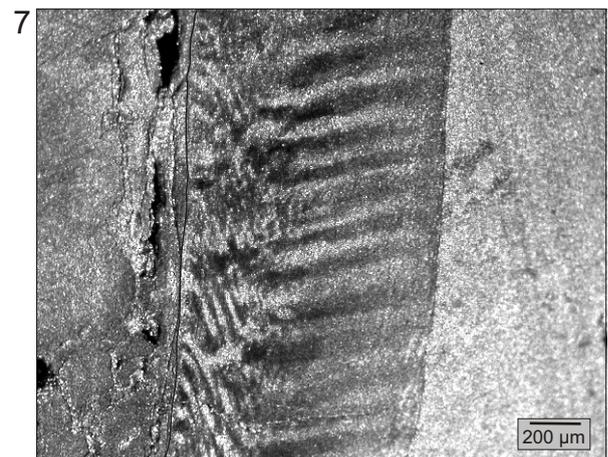
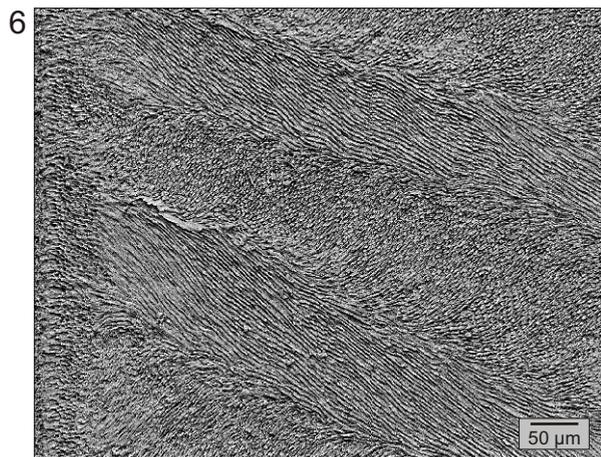
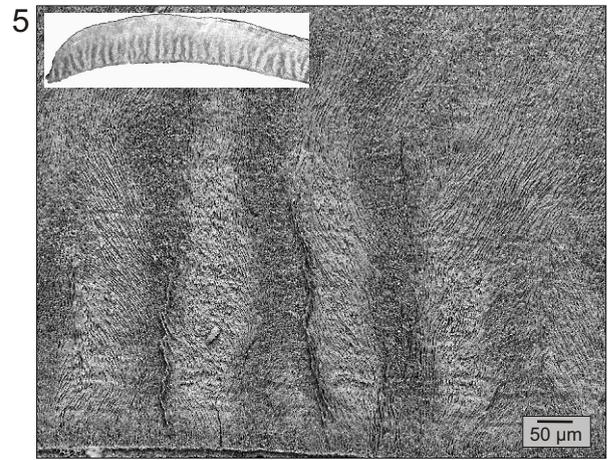
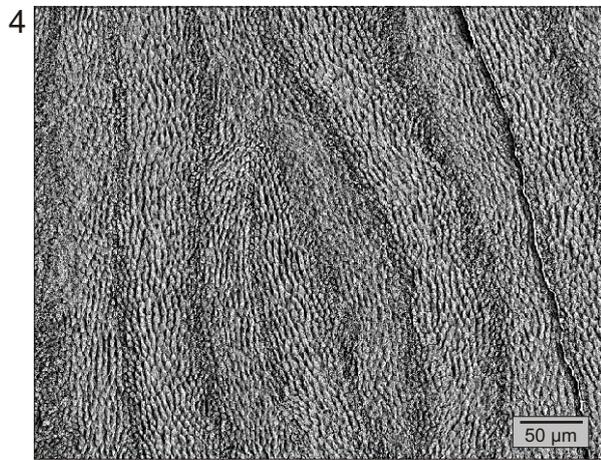
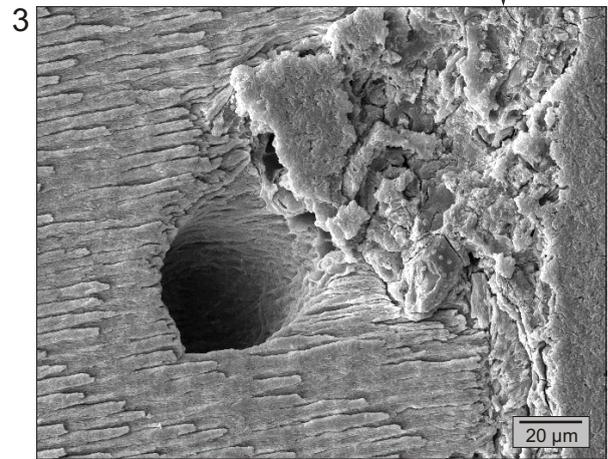
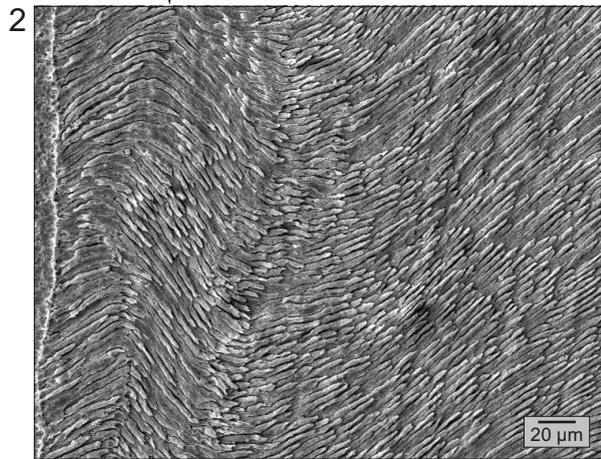
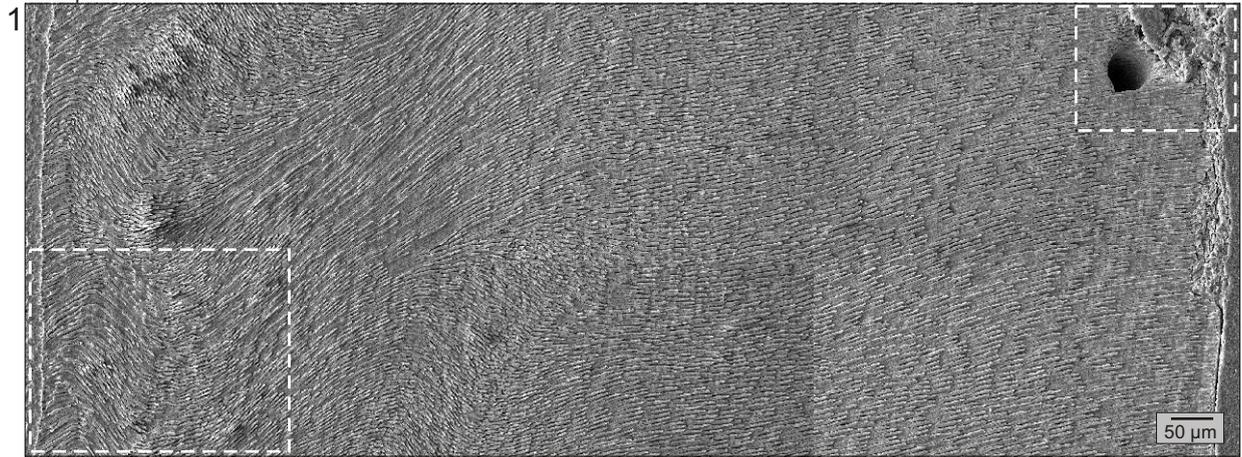
Fig. 4: *Albertogaudrya* sp., M sup., Luv-Seite, tangential, KOE 3827. Die HSB verlaufen vertikal. Zwischen den einzelnen Bändern liegen Zwischenzonen, die im Bild als dunkle Lagen erscheinen.

Fig. 5: *Parastrapotherium* sp., i inf., Lee-Seite, transversal, KOE 3830. Nach einer dünnen inneren Schicht RE stehen die HSB vertikal auf der Occlusalfläche. Etwa ab der Schmelzmitte flachen sie ab und orientieren sich neu zu transversalen HSB (oberer Bildrand). Das kleine Fenster gibt einen Überblick über das Schmelzband.

Fig. 6: *Parastrapotherium* sp., i inf., Lee-Seite, longitudinal, KOE 3830, invers. Direkt nach der inneren Schicht RE biegen breite Prismenlagen nach cervical um, die überkreuzenden Lagen nach occlusal.

Fig. 7: *Parastrapotherium* sp., i inf., Lee-Seite, longitudinal, KOE 3830. Aufnahme unter dem Auflichtmikroskop. Die HSB sind in der inneren Schicht vertikal orientiert, so dass die beteiligten Prismenbündel im Longitudinalschnitt als helle und dunkle Streifen nach cervical gerichtet sind. Nach außen hin wechselt die Orientierung der HSB, sie sind nun transversal orientiert und steigen schwach nach occlusal an. Die EDJ wurde zur besseren Illustration nachgezogen.

Astrapotheriidae



Tafel 22
Astrapotheria

Fig. 1: *Parastrapotherium* sp., C oder c, transversal, KOE 3739. Übersicht über die Ausrichtung der HSB. Die Bänder stehen relativ steil auf der Occlusalfläche, zeigen jedoch keine einheitliche Orientierung. Das Rechteck markiert die Lage von Fig. 2.

Fig. 2: *Parastrapotherium* sp., C oder c, transversal, KOE 3739. Ausschnitt aus Fig. 1. Bei stärkerer Vergrößerung wird deutlich, wie häufig die Bänder ihre Richtung wechseln.

Fig. 3: *Parastrapotherium* sp., C oder c, longitudinal, KOE 3739, invers. Die Prismen der inneren Zone RE besitzen eine negative Inklination, auch die sich anschließenden HSB sind steil nach cervical orientiert.

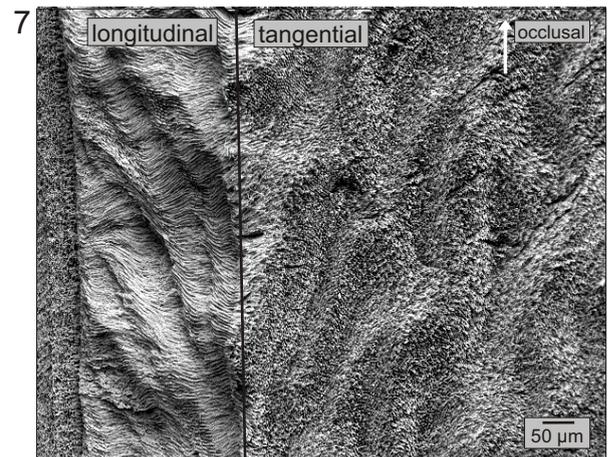
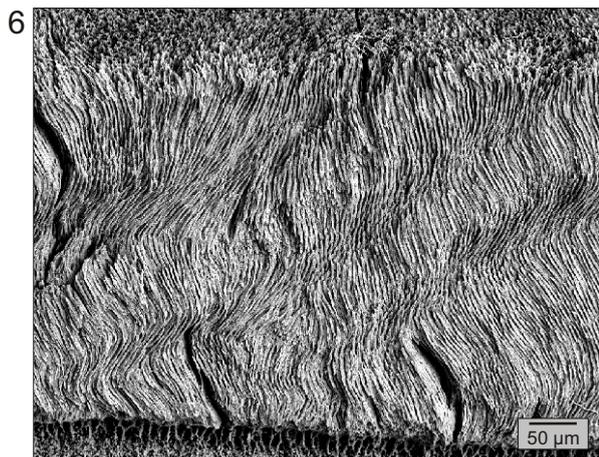
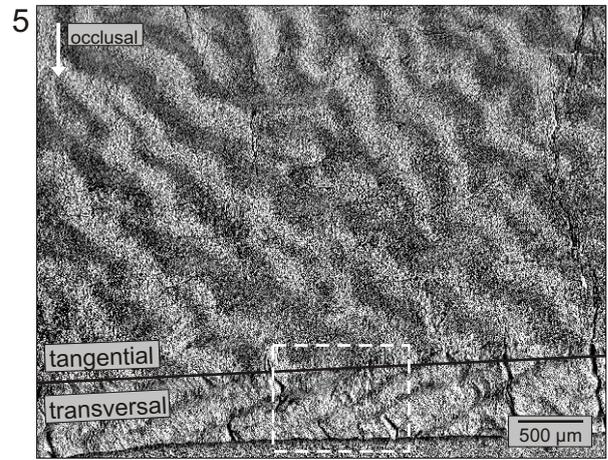
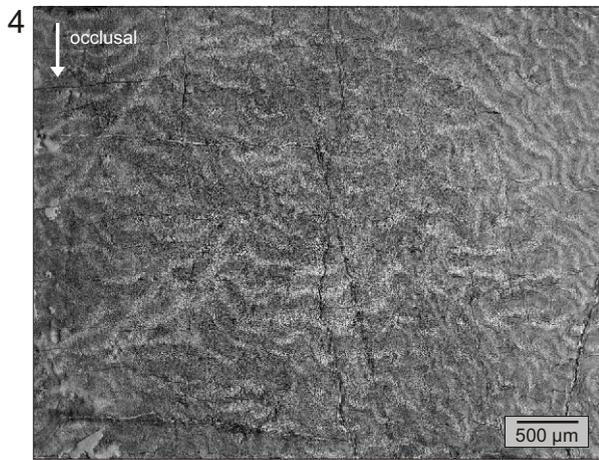
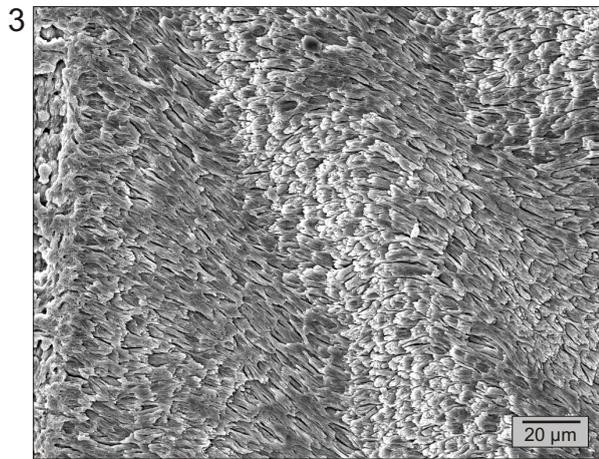
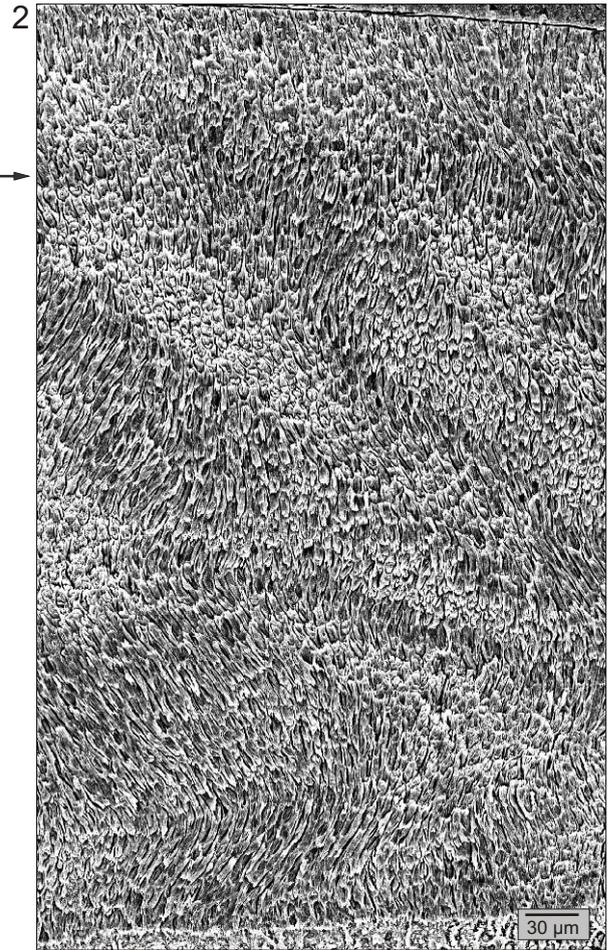
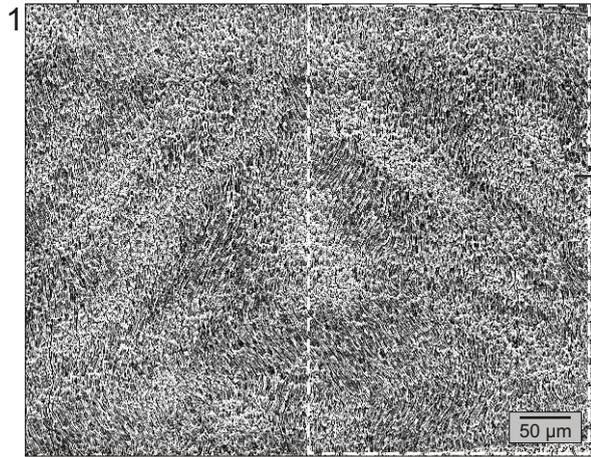
Fig. 4: *Parastrapotherium* sp., C oder c, tangential, KOE 3739. Die Schmelzaußenseite ist nur gering angeschliffen, der Zahn wurde von außen geätzt. Der Überblick zeigt die unterschiedliche Orientierung der HSB, die überwiegend diagonalen Charakter besitzen, aber auch transversale Ausrichtung ist zu beobachten. Auffällig ist der Zick-Zack Verlauf der Bänder.

Fig. 5: *Parastrapotherium* sp., C oder c, tangential/transversal, KOE 3739. Die Probe ist in zwei Schnittebenen dargestellt, im oberen Bereich tangential, im unteren transversal. In dieser Aufnahme sind die HSB ausschließlich diagonal orientiert. Durch die gleichzeitige Betrachtung der transversalen Ebene wird der Übergang der Bänder von beiden Schnitten verdeutlicht. Das Rechteck markiert die Lage von Fig. 6.

Fig. 6: *Parastrapotherium* sp., C oder c, transversal, KOE 3739. Ausschnitt aus Fig. 5. Der Zahn wurde von außen geätzt, die äußerste Schmelzschicht ist aufgrund des Tangentialschnitts nicht erhalten. Die Prismen verlaufen von der EDJ aus wellenförmig nach außen. Durch jeweils leichte Verschiebung der Wellenberge und -täler verlaufen die HSB diagonal zur Schmelzaußenkante.

Fig. 7: *Parastrapotherium* sp., C oder c, longitudinal/tangential, KOE 3739, invers. Die Probe ist in zwei Schnittebenen dargestellt, in der linken Bildhälfte longitudinal, in der rechten tangential. Der Zahn wurde von außen geätzt. Im Longitudinalschnitt ist das Profil der HSB durch das Ätzen deutlich erkennbar, die Bänder sind steil nach cervical gerichtet. Der Übergang zum Tangentialschnitt, der hier nach rechts in die hintere Bildebene läuft, deutet die diagonale Orientierung der HSB an.

Astrapotheriidae



Tafel 23
Astrapotheria

Fig. 1: *Astrapotherium* sp., i inf., Luv-Seite, transversal, KOE 3835, Sicht auf Unterseite. Die HSB sind in der inneren Zone deutlich herausgeätzt. In der äußeren Zone sind die Bänder nur noch schwer zu erkennen, sie stehen in wesentlich geringerem Winkel zueinander und zeigen im Longitudinalschnitt transversale Ausrichtung. Der äußere Bereich dieses Zahns ist stark diagenetisch verändert, so dass die Strukturen teilweise nicht mehr erkennbar sind.

Fig. 2: *Astrapotherium* sp., i inf., Luv-Seite, longitudinal, KOE 3835. Nach einer dünnen inneren Schicht RE biegt eine Prismenlage steil nach occlusal, während die überkreuzende Lage nach cervical gerichtet ist.

Fig. 3: *Astrapotherium* sp., C sup., longitudinal, KOE 3738. Aufnahme unter dem Auflichtmikroskop. In der Übersicht sind die HSB gut erkennbar. Sie biegen von der EDJ aus nach cervical, ab der Schmelzmitte verlaufen die Bänder annähernd transversal.

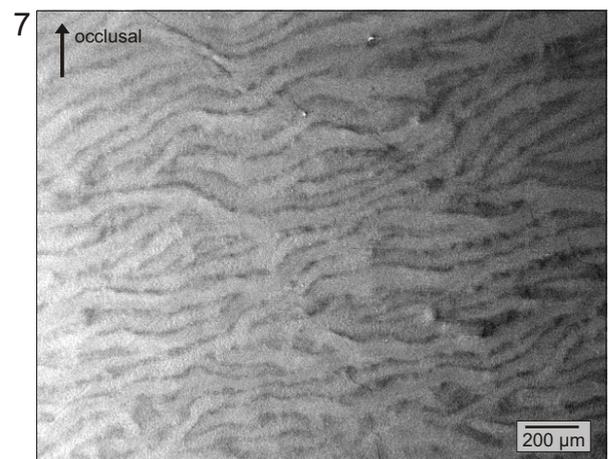
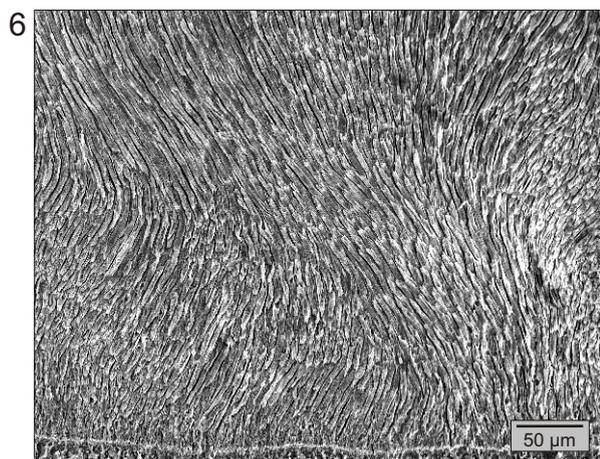
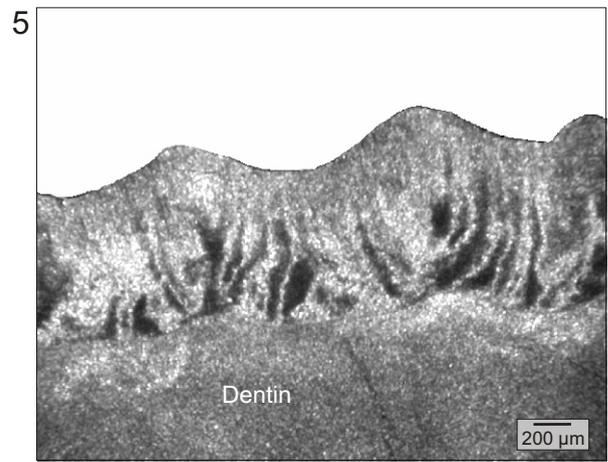
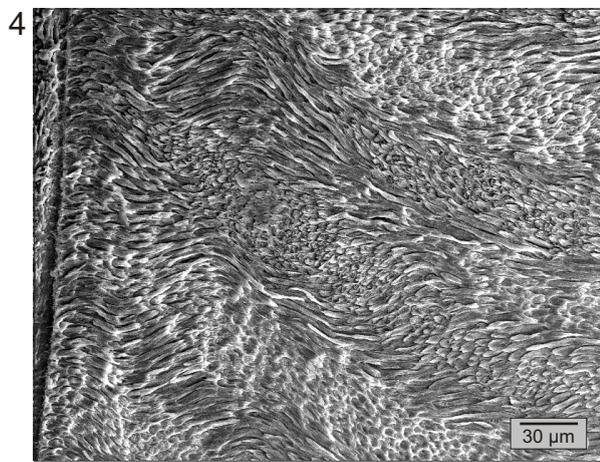
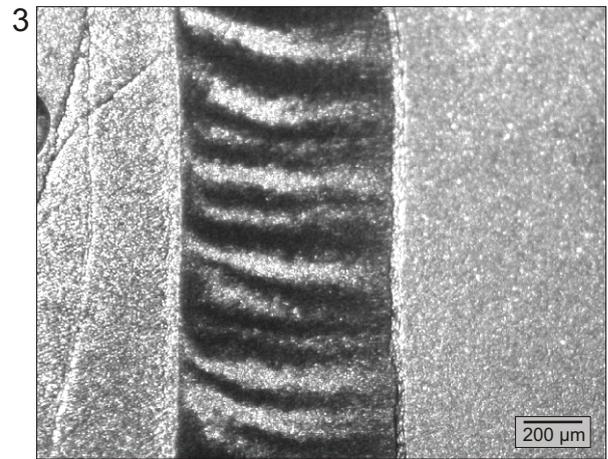
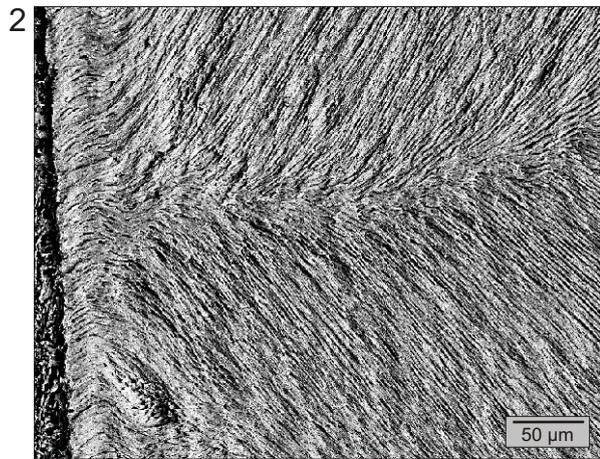
Fig. 4: *Astrapotherium* sp., c inf., longitudinal, KOE 3836, invers. Die HSB sind mit ca. 30° nach cervical inkliniert, zwischen den einzelnen Bändern befinden sich breite Zwischenzonen.

Fig. 5: *Astrapotherium* sp., c inf., transversal, KOE 3728. Aufnahme unter dem Auflichtmikroskop. Der Schmelz ist in diesem Bereich des Zahns im Querschnitt wellig ausgebildet. Von der EDJ ausgehend sind die HSB überwiegend vertikal orientiert, etwa ab der Schmelzmitte ändert sich die Orientierung und die Bänder verlaufen horizontal.

Fig. 6: *Astrapotherium* sp., c inf., transversal, KOE 3728. Der Ausschnitt an der EDJ verdeutlicht die Ausrichtung der Prismenlagen. Sie stehen nicht rechtwinklig auf der EDJ sondern biegen leicht diagonal.

Fig. 7: *Astrapotherium* sp., c inf., tangential, KOE 3728. Die Ausrichtung der HSB im äußeren Bereich des Zahns ist transversal. Die Bänder spalten regelmäßig auf, die breiten Zwischenzonen sind als dunklere Umrandungen der hellen Bänder gut erkennbar.

Astrapotheriidae



Tafel 24
Astrapotheria

Fig. 1: *Astrapotherium* sp., M sup., Luv-Seite, tangential, KOE 3727. Die HSB sind vertikal orientiert, die einzelnen Bänder gabeln regelmäßig auf.

Fig. 2: *Astrapotherium* sp., M sup., Luv-Seite, transversal, KOE 3727. Aufnahme unter dem Auflichtmikroskop. Die HSB stehen senkrecht auf der Occlusalfläche. Die Zwischenzonen treten besonders im inneren Bereich als helle Umrandungen der hier schwarzen Bänder hervor. In den äußeren ca. 25% des Schmelzbandes ist der Winkel der HSB schwächer, weshalb sie undeutlicher erscheinen.

Fig. 3: *Astrapotherium* sp., M sup., Luv-Seite, longitudinal, KOE 3727, invers. In der inneren Schicht biegt die eine Prismenlage der vertikalen HSB steil nach cervical, während die überkreuzende etwa im rechten Winkel nach occlusal gerichtet ist.

Fig. 4: *Astrapotherium* sp., M sup., Luv-Seite, longitudinal, KOE 3727, invers. In der äußeren Schicht lassen sich die Bänder unter dem REM kaum von einander unterscheiden, sie sind eher transversal orientiert.

Fig. 5: *Astrapotherium* sp., m2 oder 3, Luv-Seite, transversal, KOE 3737. Zwischen den einzelnen Bändern, die hier im Bild relativ steil auf der Occlusalfläche stehen, befinden sich annähernd transversal verlaufende Zwischenzonen.

Fig. 6: *Astrapotherium* sp., M sup., Luv-Seite, longitudinal, KOE 3727, invers. Aufnahme unter dem Auflichtmikroskop. In der inneren Schicht sind die nach occlusal bzw. cervical biegenden Prismenlagen als helle und dunkel Felder gut erkennbar. Im äußeren Viertel hingegen zeigen die HSB eher transversalen Charakter und verlaufen relativ flach zur Außenkante.

Fig. 7: *Astrapotherium* sp., m2 oder 3., Lee-Seite, transversal, KOE 3737. Aufnahme unter dem Auflichtmikroskop. Der Schmelz ist in zwei Zonen unterteilt, einer inneren aus vertikalen HSB und einer äußeren aus überwiegend transversalen HSB. Die Zwischenzonen treten als helle Umrandungen der hier schwarzen Bänder hervor. In der äußeren Zone sind kaum noch vertikale Strukturen vorhanden.

Fig. 8: *Astrapotherium* sp., m2 oder 3., Lee-Seite, longitudinal, KOE 3737, invers. Aufnahme unter dem Auflichtmikroskop. Bei Drehung der Probe unter Auflicht werden die transversalen HSB deutlich, die mit geringer Inklination zur Außenkante hin ansteigen.

ASTRAPOTHERIA

Astrapotheriidae

