

**Funktionelle und morphologische Transformationen
der Molaren bei frühen Hippomorpha im Hinblick auf
den Mastikationsprozess**

Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.)
der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

vorgelegt von Sandra Engels aus Reading

Bonn Mai 2011

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

1. Gutachter: Prof. em. Dr. Wighart von Koenigswald
2. Gutachter: Prof. Dr. Thomas Martin

Tag der Promotion: 28.10.2011

Erscheinungsjahr: 2011

Für meine Eltern

Funktionelle und morphologische Transformationen der Molaren bei frühen Hippomorpha im Hinblick auf den Mastikationsprozess

von Sandra Engels

Zusammenfassung

Der Mastikationsprozess ist für Säugetiere, und ganz besonders für die herbivoren Vertreter, von essentieller Bedeutung und nur bei diesen so stark ausgeprägt und entwickelt. Durch die Analyse der Kronenmorphologie der Molaren ist dadurch eine Rekonstruktion des „power stroke“ im Mastikationspfads möglich, bei dem Kontakte zwischen den antagonistischen Zahnflächen vorherrschend sind. So sind dann Rückschlüsse auf die Effektivität und Effizienz des gesamten Mastikationsprozesses an sich, sowie auf die Ernährung des fossilen Lebewesens, möglich. Durch die Untersuchung der Molaren der frühen Hippomorpha, die eine weit reichende Transformation ihrer brachydonten Molaren vom frühen Eozän bis zum mittleren Miozän von bunodonten zu lophodonten bzw. selenolophodonten Zähnen durchliefen, können diese Fragestellungen vor dem Hintergrund der Evolution diskutiert werden. Im Vergleich dazu wird die Bezahnung des funktionellen Vorläufers *Phenacodus* (Condylarthra) betrachtet. Hier findet sich eine vollständig bunodonte Bezahnung mit eher geringer Führung durch die Kronenmorphologie im „power stroke“. Der Mastikationszyklus besteht aus zwei Phasen, die buccale Facettengruppe nimmt hier den größten Anteil an der gesamten Facettenfläche ein. Die hauptsächlich ausgeführte Funktion ist das Quetschen. Man kann von einem vielseitigen Ernährungsspektrum ausgehen, bei der reproduktive Pflanzenteile die Hauptrolle gespielt haben werden. Auch die primitiven frühen Hippomorpha (*Hyracotherium* und *Propalaeotherium*) zeigen, ähnlich dem funktionellen Vorläufer, eine Zweiphasigkeit des Mastikationszyklus. Im Vergleich zu diesem kommt es hier nicht nur durch die flächenmäßige Ausprägung der Facetten zu einer Betonung der buccalen Zahnseite, sondern auch durch eine deutliche Schneidkante und stärker betonte Scherflächen. Durch die Ausprägung einer „mesostylartigen Struktur“ ist die Führung innerhalb des „power stroke“ deutlicher als bei der Außengruppe. Die primitiven Formen ernährten sich wohl folivor und frugivor, wobei die buccalen schneidenden Funktionen schon eine recht effektive Zerkleinerung von Blättern leisten konnten, ganz besonders im Vergleich zur Außengruppe. Somit entstehen vielseitigere Zähne als bei dieser. Die abgeleiteten

Vertreter beider untersuchter Familien (Equidae und Palaeotheriidae) der frühen Hippomorpha entwickeln dann einen Ectoloph, kombiniert mit einem hohen Relief und einer ausgeprägten schneidenden Funktion buccal. Sie zeigen einen ähnlich stark geführten Mastikationspfad wie die primitiven Hippomorpha, schlagen ansonsten jedoch verschiedene Entwicklungswege ein. Die hier untersuchten Equidae (*Mesohippus* und *Anchitherium*) zeigen eine Entwicklung hin zum einphasigen Mastikationszyklus und eine starke Spezialisierung und Effizienzsteigerung auf die schneidende Funktion buccal und die scherende buccal und lingual. Dies wird vor allem durch eine buccale Doppelklinge und generell steile Neigungswinkel der Facetten deutlich. Durch diese Betonung auf den schneidend scherenden Funktionskomplex ähneln sie den rezenten hypsodonten Vertretern der Familie. Die untersuchten abgeleiteten Palaeotheriidae (*Palaeotherium* und *Plagiolophus*) scheinen einen anderen Weg einzuschlagen. Der primitive Ausgangszustand des zweiphasigen Mastikationszyklus bleibt erhalten. Hier werden jedoch in jeder Phase unterschiedliche Funktionen betont und so buccal eine schierend schneidende, sowie lingual eine quetschend reibende Funktion ausgeführt. Die buccale Facettengruppe ist bei weitem die wichtigste. Diese Unterschiede werden sich auch in einem unterschiedlichen Nahrungsspektrum der Gattungen widerspiegeln: Die abgeleiteten Equidae sind tendenziell spezialisierte Blätterfresser, die alle Funktionen des Zahns auf diese Nahrung abstimmen und daher die scharfe Klingen entwickeln. Auch Gras konnte von ihnen wohl schon recht effektiv zerkleinert werden. Die abgeleiteten Palaeotheriidae hingegen spezialisierten sich zwar auch unter anderem auf das Fressen von Blättern, jedoch mit vielseitigeren Zähnen, die durch die ausgeprägten buccalen Scherflächen und die zweite Phase im „power stroke“ auch mit härterer Nahrung wie Zweigen oder auch harten Früchten zurechtkamen. Dies geht allerdings auf Kosten der Effizienz für die Zerkleinerung von Blättern. Generell kann man also bei der Entwicklung der frühen Hippomorpha eine Verschiebung des Nahrungsspektrums von reproduktiven zu strukturellen Pflanzenteilen beobachten. Dies hängt unmittelbar mit den evolutiven Transformationen in der Bezahnung zusammen, ohne die eine solche Verschiebung nicht möglich wäre. Die gefundenen deutlichen Unterschiede innerhalb des Mastikationspfads der Gattungen resultieren wohl hauptsächlich aus der verschieden ausgeprägten Kronenmorphologie, erfolgen also passiv; eine aktive Änderung des Bewegungsablaufs scheint nicht vorhanden. Trotz der brachydonten Bezahnung wird bei allen untersuchten Gattungen der abgeleiteten Formen deutlich, dass die Molaren

erst nach einiger Zeit der Benutzung ihre optimale Form zur effizienten Zerkleinerung erreichen, dies gilt für fast alle gemessenen Parameter. Bei den primitiveren Formen ist dieses Verhältnis tendenziell eher umgekehrt.

Functional and morphological transformations of the molars in early Hippomorpha with regard to mastication

By Sandra Engels

Abstract

The process of mastication is essential for mammals. This is especially true for herbivores and therefore distinctly pronounced and developed in them. By analysing the crown morphology a mastication path for the power stroke in which contacts between antagonistic surfaces are dominant can be reconstructed. From that, conclusions on effectivity and efficiency in the process of mastication in general can be drawn as well as on the most probable dietary spectrum of the fossil mammal. Investigating molars of early Hippomorpha which passed through an extensive evolutionary transformation of brachydont molars in the early Eocene to the middle Miocene from bunodont to lophodont respectively selenolophodont molars, those questions can be discussed. In comparison to that the dentition of the functional precursor *Phenacodus* (Condylarthra) is observed. Here a complete bunodont dentition with rather marginal guidance due to crown morphology in the power stroke can be found. The cycle of mastication consists of two phases and the buccal facet group takes the major part of the total facet surface. The primarily accomplished function is crushing. Therefore it can be assumed that the dietary spectrum was broad and mainly composed of reproductive parts of plants. In primitive early Hippomorpha (*Hyracotherium* and *Propalaeotherium*) the mastication cycle is also consisting of two phases, similar to the functional precursor. In comparison to it the accentuation of the buccal side is not only shown by the large surfaces of that facet group, but also by a distinct cutting edge and stronger developed shearing surfaces. Due to the forming of a “mesostyl like” structure the guidance of the power stroke is stronger. The primitive genera are folivor and frugivor, the buccal cutting functions already show a rather effective reduction of leaves compared to the outgroup. By that more versatile teeth arise. In both studied families of the early Hippomorpha (Equidae and Palaeotheriidae) the derived genera develop an ectoloph combined with a high relief and a distinct cutting function buccally. They also show a strong guidance of the power stroke, similar to the primitive genera studied here. Besides that however, both families develop different adaptations. The studied genera of the Equidae (*Mesohippus* and *Anchitherium*) show an evolution towards a one phase power stroke and a strong specialisation and increase of efficiency for a cutting function buccally and

a shearing function buccally and lingually. This is especially expressed by a double blade buccally and steep inclined angles of the facets. Due to this accentuation of a functional complex composed of cutting and shearing they show similarities to the extant hypsodont members of the family. The investigated genera of the derived palaeotheriidae (*Palaeotherium* and *Plagiolophus*) show different adaptations. The primitive condition of a two phase power stroke is conserved and different functions are pronounced. Buccally a cutting and shearing function takes place whereas lingually a crushing and grinding function occurs. The buccal facet group is by far the most important. Those differences also will be expressed in a different dietary spectrum. The derived Equidae are in general specialised leaf eaters, all functions of the sharp bladed molars are adjusted to that kind of diet. It was also possible for them to comminute grass in an effective way. The derived Palaeotheriidae specialise also on processing leaves, but due to their more versatile teeth with distinct large shearing surfaces buccally and a second phase in the power stroke they are also able to process harder food items as twigs or hard fruits. Due to this the reduction of leaves is not as efficient as in the studied derived Equidae. In general it can be concluded, that within the evolution of the early Hippomorpha a shift within the dietary spectrum from reproductive to structural plant parts can be found. This is directly connected to the evolutionary transformations of the dentition. The distinct differences within the cycle of mastication of the genera result mainly from the variable crown morphology and therefore can be called passive. An active change of the course of movement does not seem to take place. Despite the brachydont teeth of the early hippomorpha it can be seen in all derived genera that the molars need some wear to gain their ideal form to comminute efficient. This is true for almost all measured parameters. The primitive forms show a tendency to a contrary trend.

Abkürzungsverzeichnis

dex.	dexter
EW	Eintrittswinkel
Fac	Facette
frag.	fragmentarisch
M1	erster oberer Molar
M2	zweiter oberer Molar
M3	dritter oberer Molar
m1	erster unterer Molar
m2	zweiter unterer Molar
m3	dritter unterer Molar
NW	Neigungswinkel
o. Nr.	ohne Nummer
Oberfl.	Oberfläche
sin.	sinister
SKL	Schneidkantenlänge
AMNH	Sammlung des American Museum of Natural History in New York, USA
BSPG	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie in München, Deutschland
HLMD	Sammlung des Hessischen Landesmuseums in Darmstadt, Deutschland
NHMB	Sammlung des Naturhistorischen Museums in Basel, Schweiz
SMF-ME	Sammlung des Senckenberg Forschungsinstituts und Naturmuseums in Frankfurt am Main, Deutschland
SMNS	Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart, Deutschland
STIPB	Sammlung des Steinmann Instituts, Bereich Paläontologie in Bonn, Deutschland
UM	University of Michigan, Museum Paleontology
USGS	Sammlung der United States Geological Survey in Baltimore Johns Hopkins University, USA
USNM	Sammlung des United States National Museum in Washington D.C., USA

1	Einleitung	1
1.1	Intention der Arbeit.....	1
1.2	Mastikation bei Säugetieren	2
1.2.1	Form und Funktion der Molaren und der Spezialfall Herbivorie.....	2
1.2.2	Mastikationszyklus.....	5
1.2.3	Effektivität und Effizienz in Bezug auf den Mastikationsprozess	9
1.3	Taxa	11
1.3.1	Frühe Hippomorpha	11
1.3.1.1	Primitive Hippomorpha	13
1.3.1.2	Abgeleitete Equidae Gray, 1821.....	15
1.3.1.3	Palaeotheriidae (Bonaparte, 1850) Gill, 1872	16
1.3.2	Außengruppe <i>Phenacodus</i> Cope, 1873	17
1.4	Begriffsdefinitionen.....	18
1.4.1	Attrition und resultierende Facetten	18
1.4.2	Striationen	20
1.4.3	Abrasion	20
1.4.4	Definition von Hauptfunktionen beim Mastikationsprozess.....	21
2	Material und Methoden	24
2.1	Material.....	24
2.1.1	Auswahl des Materials und Abkaustadium	24
2.1.2	Auflistung der benutzen Stücke	26
2.2	Methoden.....	30
2.2.1	Abformungs- und Ausgussverfahren.....	30
2.2.2	3D-Digitalisierung.....	30
2.2.3	Messungen an Polygonmodellen.....	31
2.2.3.1	Referenzebene Basis.....	31
2.2.3.2	Eintrittswinkel und Neigungswinkel des Mesostyls.....	32
2.2.3.3	Schneidkantenlängen-Index.....	34
2.2.3.4	Skalierung und Höhenvergleich	35
2.2.3.5	Attritionsfacetten: qualitative und quantitative Analyse	36
2.2.3.6	Attritionsfacetten: Reliefkompass und Mastikationsbewegung.....	38
2.2.3.7	Virtuelle Simulation: Occlusal Fingerprint Analyser	39
2.2.4	Direkte Analyse der Originale und Abgüsse.....	40
2.2.4.1	Attritionsfacetten: Striationen.....	40
2.2.4.2	Schmelzdicke.....	40
2.2.5	Statistik.....	41
2.2.6	Fehlerquellen.....	42
3	Ergebnisse	43
3.1.	Facettenbeschreibungen und Striationskartierung der einzelnen Taxa.....	43
3.2	Neigungswinkel des Mesostyls.....	49
3.3	Schneidkantenlängen-Index.....	52
3.4	Eintrittswinkel	55
3.5	Höhenvergleich.....	58
3.6	Quantitative Analyse der Attritionsfacetten	62
3.7	Reliefkompass	65
3.8	Occlusal Fingerprint Analyser	70
3.9	Schmelzdicke.....	71

4	Diskussion	72
4.1	Rekonstruktion des Mastikationszyklus	72
4.1.1	„Power stroke“ – eine morphologieabhängige Bewegungsbahn.....	72
4.1.1.1	Phase I	76
4.1.1.2	Zentrale Okklusion	82
4.1.1.3	Phase II.....	83
4.1.2	„Recovery stroke“ und „preparatory stroke“	86
4.1.3	Mastikationspfad, zentrale Okklusion und Striationskartierung der einzelnen Gattungen	87
4.1.4	Fazit Mastikationspfad	99
4.2	Effektivität und Effizienz im Mastikationsprozess.....	101
4.2.1	Definitionen und Erklärungen in Bezug auf den Mastikationsprozess	101
4.2.2	Generelle Zahnmorphologie der Hippomorpha im Hinblick auf die Effizienz..	104
4.2.3	Führung im Mastikationsprozess.....	106
4.2.4	Gedankenmodell zu den Funktionen im Mastikationsprozess	109
4.2.5	Effizientes Schneiden und Scheren	111
4.2.6	Zentrale Okklusion und Übergang zu Phase II: Quetschen und Reiben	130
4.2.7	Höhenvergleich der Molaren.....	132
4.2.8	Fazit Effektivität und Effizienz und Abkauung.....	134
4.3	Rückschlüsse auf die Ernährung.....	137
4.3.1	Eigenschaften der Molaren und ihre Funktionen in Bezug auf die Nahrung	138
4.3.2	Eigenschaften der Nahrung in Bezug auf die Mastikation.....	139
4.3.3	Rückschlüsse auf die Ernährung der untersuchten Taxa.....	141
4.3.4	Zusammenfassung Ernährung	150
5	Zusammenfassung und Schlussfolgerungen	151
6	Danksagung.....	156
7	Literaturverzeichnis.....	158
	Appendix1: Messwerte und Statistik.....	168
	Appendix2: Zusammenfassende Tabelle.....	189

1 Einleitung

1.1 Intention der Arbeit

Säugetierzähne bergen viele Informationen bezüglich des Tiers zu dem sie gehören. Daher ist ihre Analyse ein wichtiger Bestandteil paläontologischer Studien. Unweigerlich verbunden mit den Zähnen ist der Vorgang der Mastikation, dessen Rekonstruktion weitere Rückschlüsse auf das ausgestorbene Tier ermöglicht. Betrachtet man diese Strukturen nun innerhalb der Evolution, kann ein umfassendes Bild über ein ganzes Taxon über die Zeit gesehen gezeichnet werden.

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der Analyse des Mastikationsprozesses am Beispiel der frühen Hippomorpha, die bezüglich ihrer Bezahnung eine wesentliche Transformation innerhalb der Evolution durchliefen. Zwei Familien bilden das Taxon der frühen Hippomorpha, die beide eine sehr ähnliche Entwicklung der Zahnstrukturen über die Zeit gesehen zeigen. Diese evolutiven Veränderungen können Trends zu bestimmten morphologischen Strukturen aufzeigen, die Selektionsvorteile für diese Taxa darstellten. Um ein ganzheitliches und vor allem vergleichendes Bild der beiden Familien zeigen zu können, wurden diese unter bestimmten Gesichtspunkten untersucht. Hierfür wurden Methoden entwickelt, mit denen zum einen der Mastikationspfad der fossilen Taxa rekonstruiert und simuliert sowie zum anderen der Mastikationsprozess auf seine Effektivität und Effizienz bezüglich der Nahrungszerkleinerung untersucht werden kann. Die entstehenden Ergebnisse sowie die Analyse anhand funktionsmorphologischer Aspekte erlauben dann Rückschlüsse auf das Nahrungsspektrum der fossilen Gattungen. Für die Evaluierung dieser Fragestellungen wurde moderne 3D-Technik aber auch klassische Methodik angewandt. Die Nutzung von virtuellen 3D-Modellen für Messungen und Rekonstruktionen sowie Simulationen von Mastikationsvorgängen stellt ganz neue Möglichkeiten und Blickwinkel zum Lösen dieser Fragestellungen bereit, die für dieses Taxon so noch nicht beantwortet sind. Dies gilt im Besonderen für die Palaeotheriidae. Die neu entwickelten Methoden sollen nicht nur innerhalb der Hippomorpha anwendbar, sondern auch auf andere Taxa übertragbar sein, um bei diesen in der Zukunft ähnliche Fragestellungen zu beantworten.

1.2 Mastikation bei Säugetieren

1.2.1 Form und Funktion der Molaren und der Spezialfall Herbivorie

Die Bezahnung eines Säugetiers zeichnet sich unter anderem durch die Heterodontie aus. Diese tritt schon relativ früh in der Säugerentwicklung, nämlich im frühen Mesozoikum, auf (Butler 1978). Das Gebiss ist hierbei in verschiedene Abschnitte gegliedert, um unterschiedliche Funktionen bei der Nahrungsaufnahme und der Mastikation zu übernehmen (Abb.1). Während Incisiven und Caninen des Vordergebisses neben der Nahrungsaufnahme auch als Waffen benutzt werden, besteht die Backenbezahnung aus Prämolaren und Molaren, die meist zur Zerkleinerung von Nahrung genutzt werden (Crompton und Hiiemäe 1969; Lucas 1979). Diese mechanische Zerkleinerung der Nahrung ist eine Neuerung der Säuger, die zusätzlich zur althergebrachten chemischen Zerkleinerung in Magen und Darm erfolgt. Die mechanische Zerkleinerung der Nahrung vor dem Abschlucken stellt sicher, dass eine größere Oberfläche für den Angriff der Verdauungsenzyme vorhanden ist. Diese ist vorteilhaft, da die Rate der chemischen Zerkleinerung proportional zu der Oberfläche, an der sie ausgeführt wird, ist (Lucas 1979). Der Verdauungsprozess wird durch das vermehrte Kauen bei Säugern also effektiver gemacht (Wright et al. 2008). Es kann daher davon ausgegangen werden, dass besonders bei Säugetieren ein enger Zusammenhang zwischen Zahnform und Nahrung besteht. Das jeweilige Zahnrelief spiegelt die Ernährungsbedingungen der jeweiligen ökologischen Nische wider und

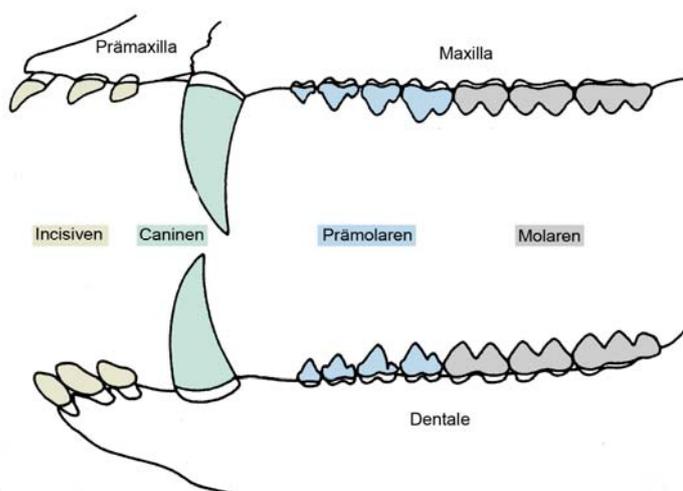


Abb.1: Schema des heterodonten Säugetiergebisses mit den verschiedenen Zahntypen und der ursprünglichen Zahnformel. Schema modifiziert nach Thenius (1989).

kann als Anpassungsstruktur aufgefasst werden (Maier 1980). Dies gilt besonders für die Zähne, die die eigentliche Mastikation übernehmen, also die Molaren und auch zum Teil die Prämolaren. Die Form der Molaren (und auch die der Prämolaren, wenn diese am Mastikationsprozess beteiligt sind) wiederum wird stark von den mechanischen Eigenschaften und Reaktionen der Nahrung beeinflusst (Lucas 2004). Durch die funktionsmorphologische Analyse von Zahnformen und Nahrungseigenschaften ist es wegen dieses starken Zusammenhangs möglich, auch ohne rezente Analoga von der Morphologie der Backenzähne Rückschlüsse auf die Funktion und auch die Nahrung zu ziehen. Studien dieser Art sind von zahlreichen Autoren für viele Tiergruppen durchgeführt (u.a.: Perissodactyla (Butler 1951*b*), Equidae (Rensberger et al. 1984), Rodentia (Butler 1980; Butler 1985; Koenigswald et al. 1994; Lazzari et al. 2008), mesozoische Säuger (Crompton und Kielan-Jaworowska 1978), Primaten (Kay 1975; Kay 1977), Carnivora (Evans und Fortelius 2008) Microchiroptera (Evans 2005), Rhinocerotidae (Fortelius 1981), Insectivora (Mills 1966), Suiden (Hunter und Fortelius 1994)). Ein Beispiel dafür, wie stark die Zähne die Ernährung widerspiegeln, ist die Existenz von konvergenten Entwicklungen, zum Beispiel die der Fleischschneideschere der Beutegreifer. Diese entwickelte sich dreimal innerhalb der Plazentalier (einmal innerhalb der Carnivora und zweimal innerhalb der Creodonta) und zweimal innerhalb der Marsupialier (einmal innerhalb der Borhyaenidae und einmal innerhalb der Thylacoleonidae), allerdings an verschiedenen Zahnpositionen (Janis 1990), jedoch mit der gleichen Funktion.

Ursprünglich ernährten sich die frühen Säuger insectivor bzw. omnivor. Dies kann neben der Bezahnung aus der geringen Körpergröße bzw. deren geringer Körpermasse geschlossen werden. Man geht davon aus, dass die kritische Körpermasse für eine ausschließlich herbivore Ernährung bei ca. einem Kilogramm liegt. Liegt sie darunter, kann der erhöhte Bedarf an Nährstoffen nicht durch eine rein herbivore Ernährung gedeckt werden (Janis 2000). Zu Beginn des Känozoikums nahm die Körpermasse der Säuger zu, viele Linien der archaischen Ungulaten oder „Condylarthra“ zeigen in ihrer Bezahnung jedoch trotzdem Merkmale von omnivorer oder generalisierter Ernährung (Rensberger 1986). Folivore Ernährung, das heißt die ausschließliche Ernährung von Blättern und Stängeln, kann für terrestrische herbivore Säuger etwa ab dem Eozän nachgewiesen werden (Janis 2000). Folivore Herbivoren werden in „grazer“ und „browser“, sowie Gemischtkostfresser („mixed feeder“) klassifiziert. Es werden hier die englischen Begriffe übernommen, da sie sich als Bezeichnungen unabhängig von der

Sprache etabliert haben. „Grazer“ ernähren sich von Grasblättern und -stängeln, „browser“ von Blättern und Stängeln von Bäumen, Büschen oder Kräutern, wohingegen die Gemischtkostfresser zwischen diesen beiden Ernährungsextremen anzusiedeln sind (Steuer et al. 2010). Frugivore Herbivoren ernähren sich hauptsächlich von Früchten und anderen nicht strukturellen Teilen von Pflanzen, wie Samen (Collinson und Hooker 1991; Janis 2000). Die Übergänge der verschiedenen Kategorien sind fließend. Dazu kommt, dass herbivore Tiere in vielen Fällen Saisonalitäten unterworfen sind und so oft zu einem gewissen Grad opportunistisch sein müssen. Somit variiert die Nährstoffsituation einer herbivoren Diät mit der Art und dem Teil der gefressenen Pflanze, dem Habitat, in dem die Pflanze vorkommt, und der Jahreszeit (Batzli und Hume 1994).

Eine herbivore Diät ist also generell anspruchsvoll für den Organismus, dies gilt auch im speziellen für den Mastikationsapparat und das Verdauungssystem. Die Zellwand, bestehend aus Zellulose, kann nicht direkt von Wirbeltieren aufgespalten werden, hierfür sind immer Symbiosen, meist mit Bakterien, nötig (Sanson 2006). Auf direktem Weg kann also nur der Zellinhalt selbst verdaut werden. Die Pflanzennahrung muss als Vorbereitung für die Verdauung daher zerkleinert und die Zellwände zerstört werden (Crompton und Hiimäe 1969), damit die symbiotischen Mikroben im Darm der Herbivoren eine möglichst große Oberfläche zum Angreifen haben und die Verdauung so schnell vonstatten gehen kann (Bjorndal et al. 1990). Dies gilt besonders für Hinterdarmfermentierer (Logan und Sanson 2002), zu denen auch die frühen Hippomorpha gehören, da diese nicht wiederkäuen. Pflanzliche Nahrung enthält also häufig eine geringe Konzentration an Nährstoffen, verbunden mit einem hohen Fasergehalt (Batzli und Hume 1994; Sanson 2006). Aus diesen Gründen muss pflanzliche Nahrung in großen Mengen konsumiert werden. Damit steht sie im Gegensatz zur carnivoren Ernährungsweise, bei der es vornehmlich um das Zerschneiden und Zerschneiden von leichtverdaulichen, nahrhaften Fleischstücken geht, welches sich unter anderem in der erwähnten Ausbildung einer Fleischschneideschere widerspiegelt. Typisch für herbivore Tiere sind quadrituberkuläre Molaren mit Graten und Lophen auf der Okklusalfäche, an denen die Nahrung zerkleinert wird, diese haben sich in vielen Säugerordnungen parallel entwickelt (Janis 1990). In vielen Fällen sind bei Herbivoren die Prämolaren zusätzlich molarisiert, um eine größere Fläche ähnlicher Zähne zu schaffen, an der Nahrung zerkleinert werden kann (Crompton und Hiimäe 1969; Janis 2000). Außerdem ist herbivore Nahrung durch Quarze und Opalphytolithe

abrasiv (Lucas 2004). Quarze kommen als externer Staub vor und spielen für terrestrische Säuger, wie auch für arboreale Arten bezüglich der Abrasion eine wichtige Rolle (Ungar et al. 1995; Lucas 2004). Opalphytolithe kommen in sehr vielen Pflanzengeweben vor, dabei variiert die Form und Größe mit den Zellen, die sie enthalten (Ball et al. 1993). Außerdem kann auch holziges Gewebe selbst die Zähne abnutzen (Lucas 2004). Auch enthalten beispielsweise Gräser als Monocotyledonen sehr viele Opalphytolithe und kommen bodennah, also in der Nähe von Quarzen, vor (Sanson 2007), sind also dementsprechend meist abrasiver als Blätter oder Früchte. Aus diesen Gründen sind herbivore Tiere oft hypsodont.

Da bei Herbivoren die Mastikation eine herausragende Rolle spielt, spiegelt sich dies ebenfalls in der Muskulatur wider. Es ist generell jener Muskelblock am stärksten ausgeprägt, der für die Seitwärtsbewegung verantwortlich ist, da dies die wichtigste Bewegung ihres Mastikationszyklus darstellt. Dies ist die obere Portion des Masseters und die laterale Pterygoidmuskulatur. Gleichzeitig sorgt das über der Zahnreihe stehende Kiefergelenk für eine Hebelwirkung, durch die die Beißkraft über die gesamte Zahnreihe inklusiver molarisierter Prämolaren verteilt wird (Crompton und Hiimäe 1969). Durch die Stellung des Kiefergelenks relativ zur Zahnreihe kann es zu einer simultanen Okklusion der gesamten Zahnreihe kommen, die für die Mastikation bei Herbivoren vorteilhaft ist (Greaves 1974). Der Temporalismuskel und die tiefe Portion des Masseters sind nicht ganz so stark ausgeprägt, da sie eher für die Aufwärtsbewegung zuständig sind (Crompton und Hiimäe 1969).

1.2.2 Mastikationszyklus

Die Mastikation und der genauer Ablauf bei Säugetieren ist schon lange Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen. Schon Ryder beschäftigte sich 1878 unter anderem mit dem Mastikationszyklus der Säuger und postulierte eine laterale Bewegung für den Unterkiefer, die je nach Gattung variiert. Cope (1887) bringt die Morphologie der Höcker mit der Mastikationsbewegung in Verbindung und auch Butler (1951a) beschäftigte sich eingehend mit dem Vorgang der Mastikation von fossilen Gattungen, die er anhand der Morphologie der Molaren rekonstruiert. Der Mastikationsvorgang wird erstmals eindeutig von Mills (1967) als Vorgang mit einer bzw. zwei Phasen beschrieben. Er teilt diesen in eine buccale und eine linguale Phase, wobei die linguale im Gegensatz zur buccalen nicht immer präsent sein muss. Dieser Gedankengang wird

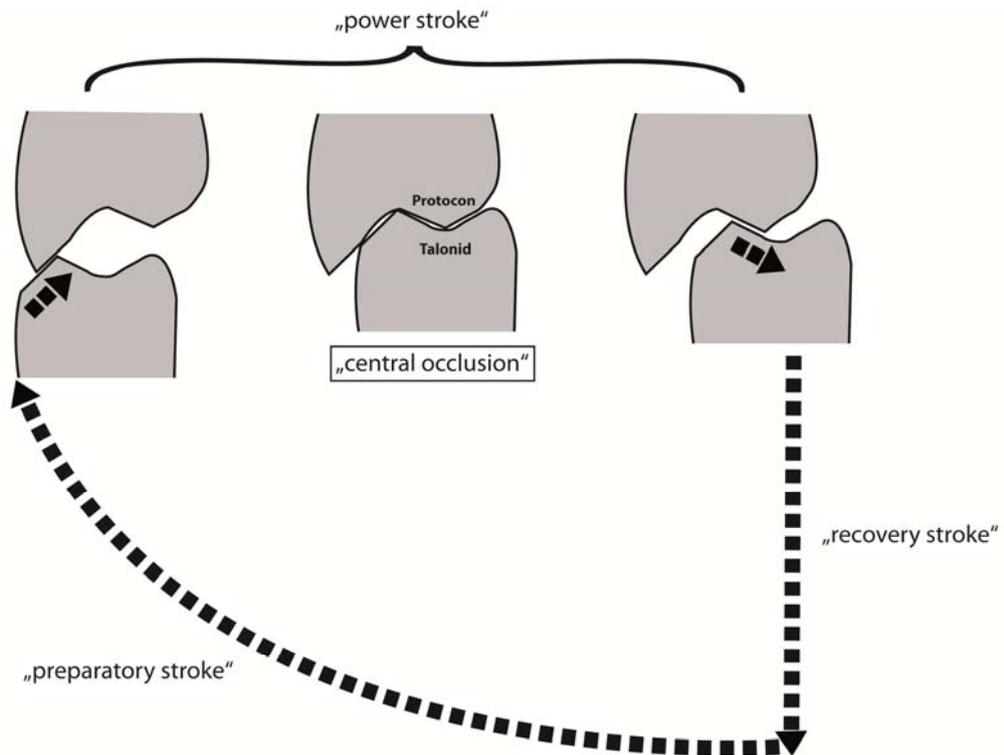


Abb.2: Darstellung des Mastikationszyklus nach Crompton und Hiimäe (1970) sowie Kay und Hiimäe (1974). Der „power stroke“ beginnt, sobald Zahn-Zahn-Kontakt oder Zahn-Nahrungs-Kontakt hergestellt wird. Hierbei bewegt sich der Unterkiefer in der Phase I aufwärts und anteromedial. Diese ist mit der darauffolgenden zentralen Okklusion abgeschlossen. Hierbei ist der Protocon im Talonid versenkt und die maximale Verzahnung der Antagonisten erreicht. Anschließend erfolgt die Phase II, soweit vorhanden. Es erfolgt hier eine Abwärtsbewegung des Unterkiefers in ebenfalls anteromedialer Richtung. Sobald der Kontakt der Antagonisten verloren gegangen ist, spricht man vom „recovery stroke“, der bis zur maximalen Öffnung des Kiefers reicht. Sobald dieser sich wieder zu schließen beginnt, bezeichnet man dies als den „preparatory stroke“. Die gestrichelten Pfeile bezeichnen die Bewegungsrichtung des Unterkiefers.

weitergeführt von Crompton und Hiimäe (1970), die neben Untersuchungen der Zahnmorphologie auch cinefluorographische Studien des Mastikationszyklus verschiedener rezenter Gattungen durchführten. Sie teilen den Mastikationszyklus in drei wesentliche Bewegungsmuster ein, die im Folgenden beschrieben werden (Abb.2). Der Kauvorgang beginnt mit dem „preparatory stroke“, der dann startet wenn der Unterkiefer den für den Mastikationszyklus größten Abstand vom Oberkiefer erreicht hat. Es erfolgt eine laterale Bewegung zur aktiven Kieferseite hin. Die Auslenkung und Dauer dieser Bewegung variiert unter anderem mit der Konsistenz der Nahrung. Je zäher die Nahrung, desto länger wird dieses Bewegungsmuster, aber auch der gesamte Zyklus. Es gibt keinen festen Punkt, an dem der „preparatory stroke“ abgeschlossen ist, er geht nahtlos über in den „power stroke“. Dieser beginnt per Definition sobald es zu

einem Kontakt der Unterkieferzähne mit der Nahrung oder mit den Oberkieferzähnen kommt und hält während des gesamten Kontakts an. Während dieser Bewegung wird die zwischen den Zähnen liegende Nahrung komprimiert. Es folgt als abschließende Bewegung des Mastikationszyklus der „recovery stroke“. Dies ist die Bewegung, bei der der Unterkiefer sich wieder vom Oberkiefer entfernt und die antagonistischen Molaren keinen Kontakt mehr haben. Im Verlauf kommt es nun zum größten Abstand zwischen den oberen und unteren Zahnreihen. Sobald der Unterkiefer sich nun wieder in Richtung des Oberkiefers bewegt findet wieder der „preparatory stroke“ statt und der Mastikationszyklus beginnt von neuem. Der Vorgang der Mastikation besteht also aus der Aneinanderreihung vieler solcher Zyklen. Falls eine Änderung der im Kauvorgang aktiven Seite erfolgt, dann wird sich eben dieser „recovery stroke“ modifizieren. Diese Definition hat auch heute noch Gültigkeit.

Der „power stroke“ ist nach der oben beschriebenen Definition der wichtigste Bewegungsablauf im Mastikationszyklus, hier findet die Zerkleinerung der Nahrung statt. Dementsprechend ist dies auch das Bewegungsmuster, dem die meiste Aufmerksamkeit zukommt. Wie erwähnt, trennte Mills (1967) den „power stroke“ in eine buccale und linguale Phase. Kay und Hiiemäe (1974) teilen den „power stroke“ in Phase I und Phase II, diese entsprechen in etwa den Phasen von Mills (Abb.2). Die von Kay und Hiiemäe definierte Terminologie ist die in der vorliegenden Studie verwendete; sie ist die gebräuchlichste. Die Phase I beginnt laut Definition mit dem Zahn-Nahrungs- bzw. Zahn-Zahn-Kontakt. Die unteren Molaren bewegen sich hier nach oben am oberen Molar entlang und gleichzeitig anteromedial bis zur zentralen Okklusion. Hier ist der Protocon im Talonidbecken versenkt. Nach der zentralen Okklusion beginnt die Phase II, bei der sich der Unterkiefer abwärts bewegt und sich ebenfalls anteromedial bewegt. Sie ist abgeschlossen, sobald der okklusale Kontakt zwischen den antagonistischen Zähnen verloren geht. Zwischen Phase I und Phase II erfolgt klassischerweise eine Winkeländerung. Nicht jeder Mastikationszyklus muss zwingend eine Phase II haben, jedoch hat er in jedem Fall eine Phase I. Entstehen nach der zentralen Okklusion keinerlei Facetten, ist also die Bewegung nach dieser ohne Zerkleinerungsfunktion, spricht man von einem einphasigen Mastikationszyklus. Man findet einphasige Mastikationszyklen zum Beispiel bei urtümlichen Säugern wie *Didelphis marsupialis* (Crompton und Hiiemäe 1970) und frühen Säugern (Crompton 1971). Zweiphasige Mastikationszyklen kommen u.a. bei Primaten einschließlich des Menschen (Hiiemäe und Kay 1973; Hiiemäe 1976), Insectivora (Mills 1967), primitiven

Rodentia (Butler 1985) und Schliefer (*Hyrax*) (Janis 1979) vor. Laut Janis (1990) und Hiimäe (1976) ist der zweiteilige „power stroke“ typisch für herbivore Tiere, wie bei den schon erwähnten Primaten, aber auch für Ungulaten. Auch für die frühen Perissodactyla postuliert Butler (1951a) einen mehrteiligen Mastikationszyklus, allerdings gibt es hier die Definition von Crompton und Hiimäe (1974) noch nicht. Einige Autoren diskutieren auch den Mastikationszyklus der frühen Pferde, und gehen immer von einem zweiphasigem Zyklus aus (u.a Janis 1979; Rensberger et al. 1984; Janis 1990), allerdings spielen die Palaeotheriidae hier keine Rolle bei den jeweiligen Untersuchungen. Die Bedeutung der verschiedenen Phasen des „power stroke“ wird unterschiedlich bewertet. Zum einen gibt es die „high-force hypothesis“, die von Kay und Hiimäe (1974) stammt und davon ausgeht, dass die Phase II eine wichtige Rolle bei der Verarbeitung der Nahrung und dementsprechend ein großer Anteil Nahrung hier zerkleinert und relativ viel Kraft ausgeübt wird. Demgegenüber steht die „low-force hypothesis“ (Hylander und Crompton 1986; Hylander et al. 1987; Wall et al. 2006), bei der davon ausgegangen wird, dass die in der Phase II ausgeübten Kräfte, im Vergleich zur Phase I, niedrig oder sogar vernachlässigbar sind. Demzufolge ist der Anteil der hier zerkleinerten Nahrung gering. Welche der Hypothesen für die frühen Hippomorpha gilt, soll unter anderem in der vorliegenden Studie diskutiert werden. Jedoch wird in der neueren Zeit generell die letzte Hypothese favorisiert.

Die genaue Definition des „power stroke“ und im Allgemeinen des Bewegungsmusters des Mastikationszyklus wurde, wie oben erwähnt, anhand cinefluorographischer Untersuchungen erreicht. Der „power stroke“ an sich, also das Bewegungsmuster bei dem die tatsächliche Zerkleinerung der Nahrung vonstatten geht, ist jedoch zum großen Teil von der Morphologie der Molaren geprägt und kann so auch bei Fossilien recht gut rekonstruiert werden. Während der Mastikation kommt es zu einem Punkt, an dem die Nahrung soweit zerkleinert ist, dass es zu direktem Zahn-Zahn-Kontakt kommt. Ab diesem Moment wird die relative Bewegung von oberen und unteren Zähnen, solange sie in Kontakt sind, durch ihre eigene Kronenmorphologie kontrolliert (Hiimäe und Kay 1973; Kay und Hiimäe 1974). In der heutigen Zeit ist die 3D-Technik von großem Vorteil bei der Rekonstruktion des Mastikationszyklus und wird in entsprechenden Studien angewandt (u. a. Evans 2005; Evans und Sanson 2006; Evans und Fortelius 2008; Lazzari et al. 2008; Kullmer et al. 2009; Koenigswald et al. 2010), wie auch in der vorliegenden Studie.

Natürlich ist auch zu erwähnen, dass nicht nur die Morphologie der Molaren eine Rolle

bei dem Mastikationspfad spielt, sondern auch die Form des Kiefergelenks und die Kaumuskulatur. Das Kiefergelenk der Herbivoren ist flach und tellerförmig, mit relativ freien möglichen Bewegungen, die im wesentlichen aber transversal sind (Starck 1979). Die Muskulatur favorisiert ebenfalls die seitliche Bewegung (Crompton und Hiimäe 1969) (siehe Kapitel 1.2.1). In Bezug auf die ganze Mandibula lässt sich feststellen, dass aktives Kauen bei den Säugetieren immer nur auf einer Seite des Kiefers vorkommt, und nie bei beiden Kieferseiten gleichzeitig; wenn eine Kieferseite aktiv kaut, ist die andere Kieferseite passiv (u.a. Crompton und Hiimäe 1969; Janis 1990), genau wie der dazugehörige Kondylus (Gibbs et al. 1971). Bei einer anisognathen Kieferstellung, wie sie bei den vielen Herbivoren (zum Beispiel Ruminantia und Equidae) (Thenius 1989) zu finden ist, kann sogar jeweils nur eine Seite in echtem okklusalen Kontakt sein.

Diese Studie beschäftigt sich ausschließlich mit der Rekonstruktion der Mastikation anhand der Kronenmorphologie der Molaren. Dies ist einerseits sinnvoll, da es im Fossilbericht eher selten Molaren mit dazugehörigen Kiefergelenken gibt und eine breit anwendbare Methodik entwickelt werden sollte. Andererseits ist der Teil des Mastikationszyklus, der für die Zerkleinerung zuständig und daher für diese Studie am interessantesten ist, zum Großteil von der Kronenmorphologie abhängig, denn hier sind die Antagonisten in Kontakt.

1.2.3 Effektivität und Effizienz in Bezug auf den Mastikationsprozess

Die Effektivität bezeichnet im Allgemeinen den Zielerreichungsgrad, dabei wird keine Aussage getroffen, auf welche Art und Weise die Zielerreichung geschieht (Gabler 2009). Effizienz bezeichnet dann klassischerweise die Wirksamkeit oder Leistung (Brockhaus 1982), also mit einem geringen Einsatz einen großen Ertrag zu erreichen. Innerhalb des Mastikationsprozesses wird meist von Effizienz gesprochen, oft vermischen sich aber auch beide Begriffe, ohne zwischen ihnen zu differenzieren. In Kapitel 4.2 soll jedoch auf beide Begriffe und ihre jeweilige Definition eingegangen werden. Zur Ermittlung der Effizienz/Effektivität des Mastikationsvorgangs bei rezenten Säugetieren gibt es unterschiedliche Herangehensweisen. Hierbei wird bei herbivoren Säugetieren meist die Effizienz/Effektivität des Kauvorgangs anhand der Kauschläge pro Zeiteinheit und/oder der Kotpartikelgröße gemessen (u.a. Bae et al. 1981; Pérez-Barberia und Gordon 1998a; Clauss et al. 2009; Fritz et al. 2009). Diese

Studien bewegen sich meist nicht auf der Ebene der Zahnstruktur und -form, sondern hier wird das Ergebnis der effizienten Zerkleinerung untersucht und dass eine solche generell stattfindet. Ebenfalls viele Studien zur Effizienz des Kauvorgangs findet man im Bereich der humanen Zahnmedizin. Oft handelt es sich hierbei um die Effizienz von Zahnersatz beim Kauvorgang, aber auch Studien der natürlichen Bezahnung kommen vor. Das am häufigsten herangezogene Maß hierfür ist die Größe der Nahrungspartikel nach einer bestimmten Zahl von Kauschlägen und/oder einer Zeitspanne, bevor diese abgeschluckt werden (u.a. Manly und Braley 1950; Helkimo et al. 1978; Sheine und Kay 1982; Shi et al. 1990; Boretti et al. 1995; Braxton et al. 1996). In der zahnärztlichen Humanmedizin wird der Begriff der Mastikationseffizienz dementsprechend als der Aufwand definiert, der nötig ist, um einen Standardgrad an Zerkleinerung zu erzielen (Glossary of Prosthodontic Terms 1987).

Insgesamt spielen jedoch viele Parameter eine Rolle, ob ein Mastikationsvorgang als effektiv oder effizient bezeichnet werden kann. Pérez-Barberia und Gordon (1998b) haben eine Auflistung von hypothetischen Faktoren erstellt, die die Effektivität der Mastikation beeinflussen (Abb.3). Bei Fossilien sind fast alle diese Parameter nicht messbar, weshalb hier nur die morphologischen Eigenschaften der Zähne eine Rolle spielen. Auch gibt es selten den Erhalt von Weichteilen, die hier in irgendeiner Weise nützlich wären. Im besten Fall kann eine Erhaltung des Magen- oder Darminhalts vorkommen, die Hinweise auf das Nahrungsspektrum des Tieres geben können. Dies kann zum Beispiel aufgrund der hervorragenden Fossilisationsbedingungen in der

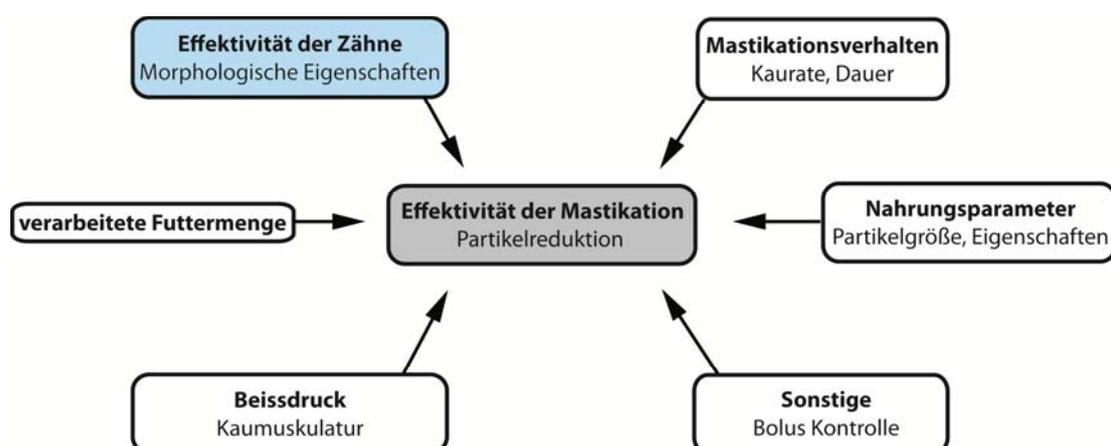


Abb.3: Faktoren die Effektivität der Mastikation bei Herbivoren Säugetieren beeinflussen (modifiziert nach Pérez-Barberia und Gordon 1998b). Für Fossilien ist lediglich der blau markierte Kasten realistisch zu beurteilen.

Grube Messel bei Darmstadt vorkommen (Richter 1988). Da man so aber lediglich einen Hinweis auf einen Teil der Nahrung des fossilen Tieres bekommt und keinerlei Rückschlüsse auf den Kauvorgang und erst recht nicht seine Effizienz oder Effektivität ziehen kann, muss man sich mit anderen Methoden behelfen. Es gibt daher reichlich Studien, die sich mit der Funktion der Zähne im Detail und deren Funktion im Kauvorgang beschäftigen (siehe Kapitel 1.2.1), dabei gehen einige davon auch auf die Effizienz im Mastikationsprozess ein (u.a. Kay und Hiimäe 1974; Rensberger et al. 1984; Evans 2005; Ang et al. 2006). Da sich diese Studien einzig und allein mit der Form und Funktion der Zähne beschäftigen, sind sie natürlich auch auf den Fossilbereich anwendbar und ihre Analyse eine unbedingt notwendige Vorarbeit, wenn man sich mit der Effizienz des Kauvorgangs auseinandersetzen möchte.

Man muss sich bewusst sein, dass man bei Fossilien niemals in der Lage sein wird, die Effizienz oder Effektivität des Kauvorgangs in dem Maße zu messen, wie dies bei lebenden Säugern der Fall ist. Außerdem kann man davon ausgehen, dass jedes Tier, welches man im Fossilbericht findet, auf seine Weise und für seinen Zweck effizient/effektiv gekaut hat, da es gelebt und überlebt hat. Dennoch kann man die Effizienz und Effektivität mit in die Beschreibung des Mastikationsprozesses einbeziehen, indem man den Mastikationsprozess in seine einzelnen Funktionen aufspaltet. Mithilfe physikalischer Kenntnisse kann man so die Effizienz und Effektivität der verschiedenen Funktionen innerhalb des Mastikationsprozesses bestimmen und so auch Rückschlüsse auf die Effizienz und Effektivität des gesamten Mastikationsprozesses ziehen. Dies bezieht sich dann jedoch immer nur auf eine bestimmte Funktion und auch auf eine bestimmte Art von Nahrung.

1.3 Taxa

1.3.1 Frühe Hippomorpha

Die Unterordnung der Hippomorpha, Wood 1937 innerhalb der Perissodactyla eignet sich aus mehreren Gründen besonders gut für die Evaluierung von funktionsmorphologischen Fragestellungen. Durch den außergewöhnlich reichen Fossilbericht handelt es sich hierbei um ein Taxon, bei dem man auf eine, für paläontologische Verhältnisse, recht große Stichprobe zurückgreifen kann. Zusätzlich ist dieser Fossilbericht auch unter phylogenetischen Gesichtspunkten weitest gehend

lückenlos, so dass man von vielen verschiedenen Entwicklungsstufen Fossilien zur Verfügung hat. So findet man zwei deutliche und gut belegbare Transformationen innerhalb der Evolution der Bezeichnung der Hippomorpha. Dies ist zum einen die Entwicklung von brachydonten lophodonten bzw. selenolophodonten Zähnen ausgehend von der ursprünglich bunodonten Bezeichnung bei den frühen Vertretern und zum anderen die darauffolgende Entwicklung einer hypsodonten Bezeichnung bei den späteren Vertretern. Der Schwerpunkt der meisten Untersuchungen der Hippomorpha in jeglicher Hinsicht liegt bei den hypsodonten Vertretern, die ungefähr ab dem frühen bis mittleren Miozän in Nord Amerika erstmals auftraten (Strömberg 2006). In dieser Studie werden jedoch ausgewählte frühe brachydonte Vertreter der frühen Hippomorpha untersucht, von denen bis heute viel weniger funktionelle Studien existieren. Dies gilt vor allem für die Familie der Palaeotheriidae. Als „frühe Hippomorpha“ werden hier also die brachydonten Vertreter der Hippomorpha bezeichnet.

Die Unterordnung der Hippomorpha besteht aus zwei Familien, den Equidae und den Palaeotheriidae (McKenna und Bell 1997; Froehlich 1999). Fossilien dieser Gruppen sind reichlich und relativ lückenlos in tertiären Ablagerungen von Europa, Amerika und Asien vom frühen Eozän bis zum mittleren Miozän zu finden (Abb.4). Die frühen

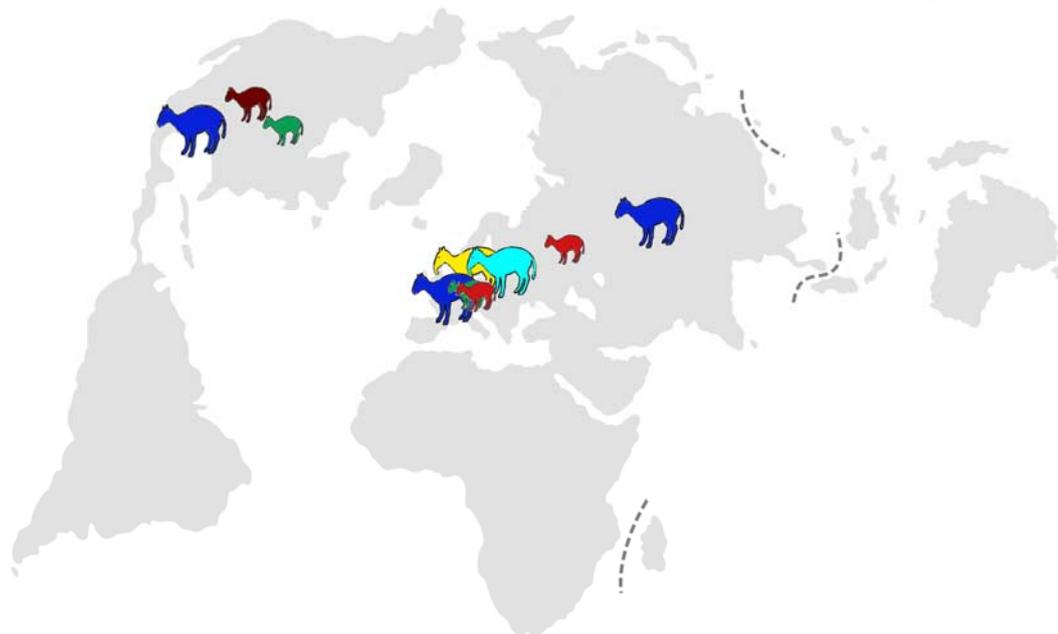


Abb.4: Vorkommen der frühen Hippomorpha vom frühen Eozän bis zum mittleren Miozän. Der Farbcode für die unterschiedlichen Gattungen wird in der gesamten Studie beibehalten. **Grün** *Hyracotherium*; **braun**: *Meshippus*; **blau**: *Anchitherium*; **rot**: *Propalaeotherium*; **gelb**: *Palaeotherium*; **türkis**: *Plagiolophus*
(nach Franzen (2007) und McKenna und Bell (1997))

Pferde waren herbivore Tiere, die allgemein als frugivor und in der weiteren Entwicklung als „browser“ bezeichnet werden (Janis 1990; Muhlbachler et al. 2011). Sicher ist, dass es auch hier schon eine Änderung in der Ernährung gegeben haben muss, die sich deutlich in der Änderung der Zahnmorphologie zeigt.

In beiden Familien tritt unabhängig voneinander eine Tendenz zur Molarisierung der Prämolaren auf, eine sich entwickelnde Lophodontie bzw. Selenolophodontie, und die Entwicklung von Mesostyl, Parastyl und Ectoloph. Diese Merkmale sind bei den abgeleiteten Vertretern beider Familien zu finden. Damit einher geht ebenfalls eine Größenzunahme. Bei der bunodonten Bezahnung finden sich isoliert stehende Höcker, die sich durch Grate verbinden können und so eine lophodonte Bezahnung bilden. Durch die halbmondförmigen Strukturen des Ectoloph wird die Struktur der Molaren dann auch als selenolophodont bezeichnet.

Die untersuchten Gattungen werden im Folgenden lediglich kurz in Bezug auf Vorkommen, Bezahnung und Systematik umrissen, da ausreichend weiterführende Literatur vorhanden ist.

1.3.1.1 Primitive Hippomorpha

Die primitiven Hippomorpha werden hier zusammengefasst, obwohl sie Vertreter aus beiden Familien enthalten. Diese Zusammenfassung ist aus funktionsmorphologischer Sicht sinnvoll, da sich beide Gattungen von der Bezahnung her sehr ähnlich sind. Dazu kommt, dass auch die Systematik unterschiedlich interpretiert wird und die Unterteilung innerhalb dieser Gattungen keineswegs eindeutig ist.

Hyracotherium Owen, 1840

Hyracotherium (Abb.5A und B) ist eine der am besten untersuchten Gattungen der basalen Perissodactyla und der primitivste bekannte Vertreter der Equidae (MacFadden 1992). Es wird davon ausgegangen, dass es sich um etwa hauskatzen große „browser“ und schnelle Läufer handelte (Rose 2006). Es herrscht Uneinigkeit bei der Einteilung und Benennung der Gattung, allerdings sind sie alle primitive Vertreter mit mitunter recht geringen Unterschieden (Rose 2006). *Hyracotherium leporinum*, eine Art die nicht in dieser Studie mit einbezogen ist, wird beispielsweise zum Teil auch als Vertreter der Palaeotheriidae angesehen (Froehlich 1999). Die Bezahnung von *Hyracotherium* ist vollständig (3143/3143=44) sowie bunodont. Es gibt keine Molarisierung der

Prämolaren (Thenius 1989). Die Gattung kommt im frühen Eozän in Europa und Nordamerika vor (McKenna und Bell 1997).

Propalaeotherium Gervais, 1849

Die Zähne des ursprünglichsten Vertreters der Palaeotheriidae (Abb.5C und D) gleichen denen von *Hyracotherium*, es können allerdings einige Divergenzen festgestellt werden (Rose 2006). In der systematischen Einteilung herrscht Uneinigkeit, besonders die Gattungseinteilung, aber auch die in die Familien betreffend. So bezeichnet zum Beispiel Franzen (2007) das auch hier in diese Studie eingeflossene *Propalaeotherium parvulum* als *Eurohippus parvulus*, während *Propalaeotherium hassiacum* weiterhin dieser Gattung angehört. Die Bezahnung von *Propalaeotherium* ist vollständig (3143/3143=44) sowie als bunolophodont zu bezeichnen. Die Lophen sind etwas deutlicher ausgeprägt als bei *Hyracotherium*. Es gibt keine Molarisierung der Prämolaren (Thenius 1989). Die Gattung kommt im frühen/mittleren Eozän in Asien und im frühen Eozän in Europa vor (McKenna und Bell 1997).

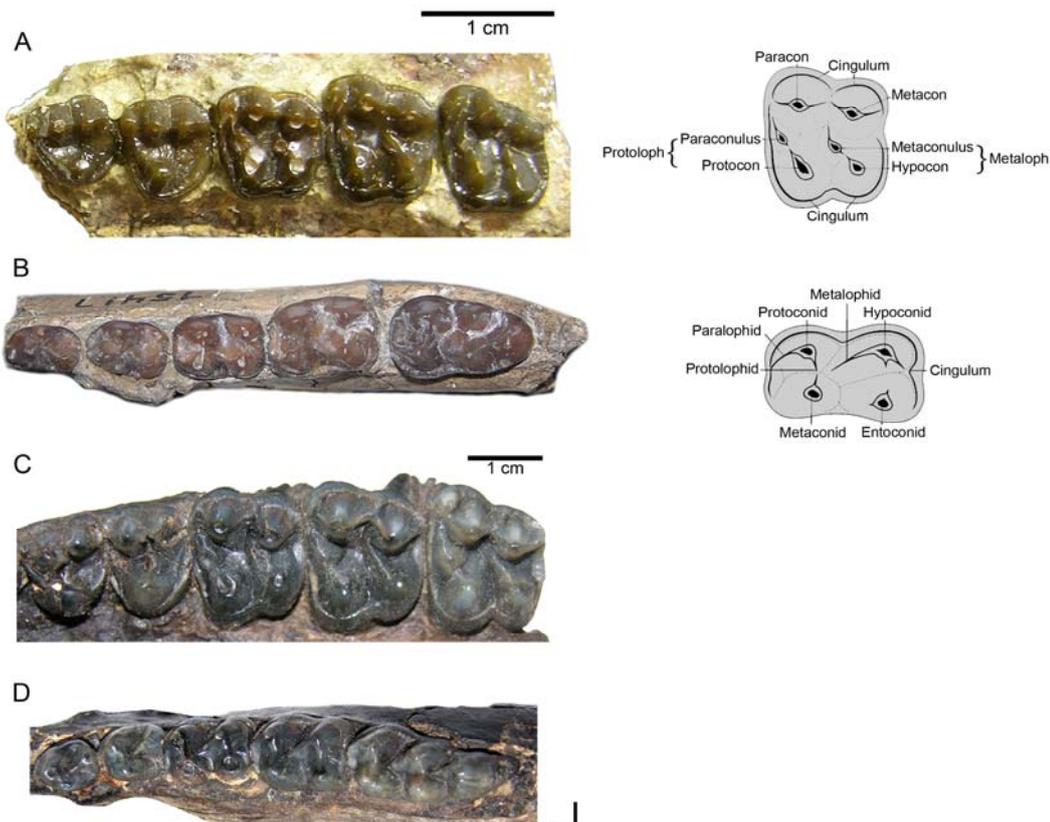


Abb.5: Postcanine Bezahnung der primitiven Hippomorpha mit bunodonter bzw. bunolophodonter Bezahnung **A** *Hyracotherium* sp. (USGS o.Nr. Loc. Y-45 E); P3-M3 sin. **B** (UM 75417); p3-m3 dex, **C** (HLMD Me54 a,b) P3-M3 sin. **D** (HLMD Me 54a,b) p3-m3 dex. Schemata rechts nach Thenius (1989).

1.3.1.2 Abgeleitete Equidae Gray, 1821

Die Familie der Equidae zählt wohl zu einer der am besten paläontologisch dokumentierten und dementsprechend auch untersuchten Gruppe. Nach dem Aussterben von *Hyracotherium* waren die Equidae bis zum Miozän lediglich in Nord Amerika verbreitet, von wo die Gattung sich dann erneut in die alte Welt ausdehnte (Rose 2006).

Mesohippus Marsh, 1875

Mesohippus (Abb.6A und B) zeigt eine deutliche Differenzierung in den Zähnen im Vergleich zu *Hyracotherium* und kann aus diesem Grund als abgeleiteter Vertreter der Equidae angesehen werden. Die Zähne sind lophodont, neben Protoloph und Metaloph ist der Ectoloph deutlich ausgeprägt (Vollmerhaus et al. 2001). P2 bis P4 sind vollständig molarisiert (Thenius 1989). Die Gattung ist um einiges größer als

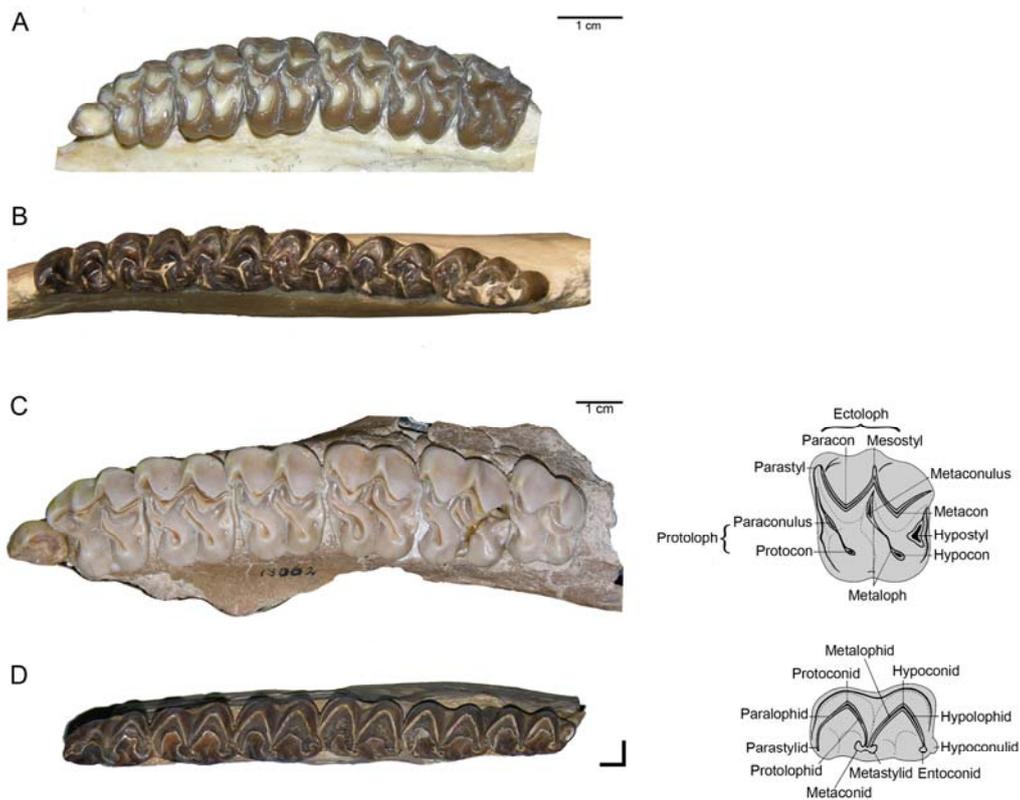


Abb.6: postcanine Bezahnung der abgeleiteten Equidae mit lophodonte/selenolophodonte Bezahnung von **A** *Mesohippus* (AMNH FAM 74001) P1-M3 dex (gespiegelt). **B** *Mesohippus* (M o. Nr.); p2-m3 sin. (gespiegelt); **C** *Anchitherium* (SMNS 13062) P1-M3 sin. **D** *Anchitherium* (NHMB SO 1981); p2-m3 dex.; Schemata rechts nach Thenius (1989).

Hyracotherium und kommt ausschließlich in Nordamerika vom mittleren Eozän bis mittlerem Oligozän vor (McKenna und Bell 1997).

Anchitherium von Meyer, 1844

Auch *Anchitherium* (Abb.6C und D) zeigt ein deutlich lophodontes, vollständiges Gebiss (3143/3143=44), von Thenius (1989) auch als selenolophodont bezeichnet. Protoloph, Metaloph und Ectoloph sind deutlich ausgeprägt, die Prämolaren, bis auf den P1, molarisiert. Die Tiere sind größer als *Meshippus* (Janis 2008), ansonsten von der Zahnmorphologie sehr ähnlich. *Anchitherium* wird klassischerweise in der Literatur als blattäsendes Waldpferd bezeichnet, ähnlich heutiger Hirsche (Ahbusch-Siewert 1983; Vollmerhaus et al. 2001). Es wanderte von Nordamerika nach Eurasien ein und kommt so im frühen bis mittleren Miozän in Nord Amerika, im frühen Miozän in Zentral Amerika, im frühen bis späten Miozän in Europa und im mittleren Miozän in Asien vor (McKenna und Bell 1997).

1.3.1.3 Palaeotheriidae (Bonaparte, 1850) Gill, 1872

Die Palaeotheriidae als Schwestergruppe der Equidae (Hooker 1994) sind nicht so intensiv untersucht wie die Equidae. Sie kamen ausschließlich in West- und Zentraleuropa vom mittleren Eozän bis frühem Oligozän vor (Franzen 1989). Dabei füllten sie weitgehend die Nische der Equidae in Europa aus (Rose 2006). Vom Körperbau ähneln sie Tapiren, sie sind vorne überbaut (Franzen 2007). Innerhalb der untersuchten Gattungen findet man bei der Bezahnung den Equidae sehr ähnliche Entwicklungen.

Palaeotherium Cuvier, 1804

Das Gebiss ist vollständig, mit weitgehend molarisierten Prämolaren (P2-P4) (3143/3143=44) (Abb.7A und B). Die Molaren sind wie bei den abgeleiteten Equidae lophodont bzw. selenolophodont, die Stellung von Proto- und Metaloph jedoch etwas verschieden zu diesen. Die Backenzähne sind subhypsodont, meist mit Cingulum (Thenius 1989). Die Gattung kommt im mittleren Eozän bis zum frühen Oligozän in Europa vor (McKenna und Bell 1997).

Plagiolophus Pomel, 1847

Das Gebiss ist vollständig ($3143/3143=44$), mit teilweise molarisierten Prämolaren (Abb.7C und D). Zum Teil kommen Zementeinlagerungen in den Zähnen vor (Franzen 2007). *Plagiolophus* kommt im mittleren/späten Eozän im mediterranen Raum und im mittleren Eozän bis frühen Oligozän in Europa vor (McKenna und Bell 1997).

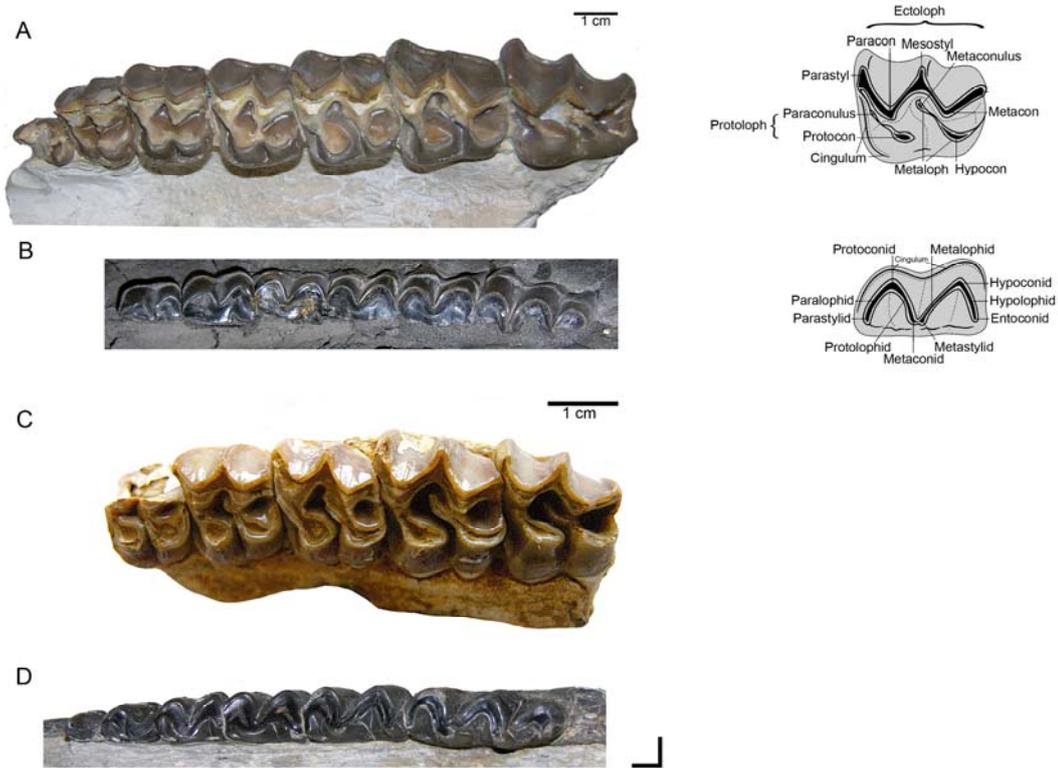


Abb.7: Postcanine Bezaehnung der abgeleiteten Palaeotheriidae mit lophodonte Bezaehnung von **A** *Palaeotherium* sp. (NHMB Lsg1) P1-M3 sin. **B** *Palaeotherium* sp. (NHMB Db 144) p2-m3 dex.; Schemata rechts nach Thenius (1989).

1.3.2 Außengruppe *Phenacodus* Cope, 1873

Phenacodus (Abb.8) wurde als Außengruppe gewählt, da es sich hierbei um einen funktionellen Vorläufer der Perissodactyla in Bezug auf die Bezaehnung handelt. Die Gattung gehört, systematisch betrachtet, dem heterogenen Taxon der nicht monophyletischen Condylarthra an (Thewissen und Domning 1992). Sie gelten als „Urhuftiere“, jedoch sind die phylogenetischen Zusammenhänge in Bezug auf die Perissodactyla hier nicht abschließend geklärt. Laut Thewissen und Domning (1992) ist die Ordnung Phenacodonta (*Phenacodontidae* und *Meniscotheriidae*) die Schwestergruppe der *Pantomesaxonia*, der auch die Perissodactyla angehören. Einige

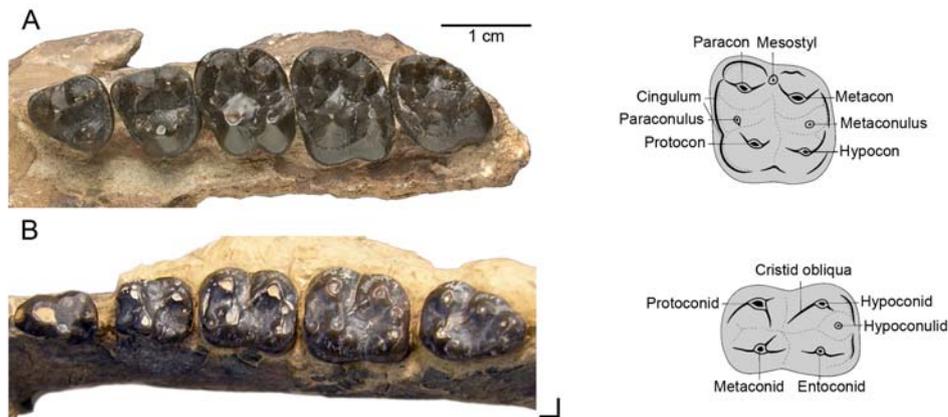


Abb.8: Bezahnung von *Phenacodus* sp. mit rein bunodonter, primitiver Bezahnung **A** (USNM 20068) P3-M3 dex (gespiegelt) (Foto: G. Oleschinski) **B** UM (76213) p3-m3 dex.; Schemata rechts aus Thenius (1989).

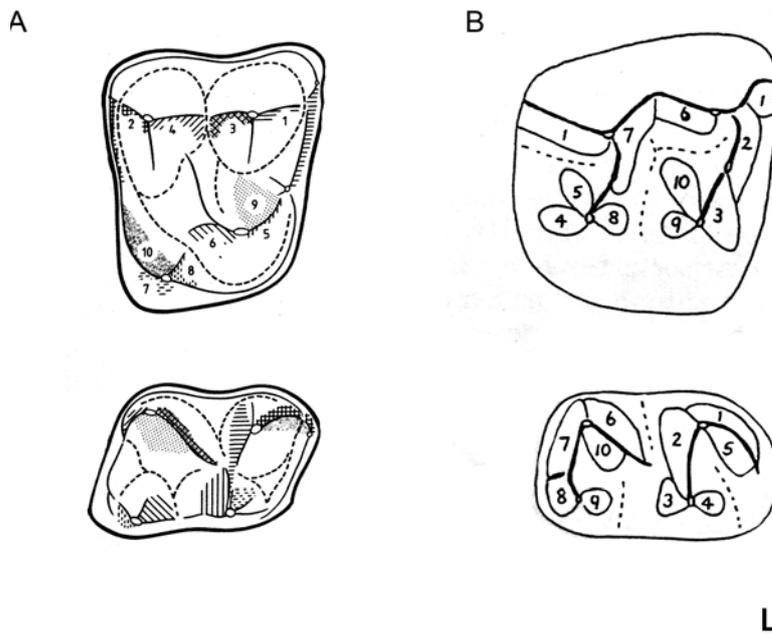
andere Autoren (Butler 1951a; Radinsky 1966; Thenius 1989) hingegen sehen *Phenacodus* und die Condylarthra als primitive Vorfahren der Perissodactyla. Die Phylogenie und Systematik spielt hierbei jedoch nur eine untergeordnete Rolle, da es sich um eine funktionsmorphologische Studie handelt.

Das Gebiss ist vollständig ($3143/3143=44$) und besteht aus bunodonten Molaren. Der erste und zweite Molar sind vierhöckrig, der dritte Molar dreihöckrig. Die Prämolaren sind nicht molarisiert (Thenius 1989). Das Gebiss entspricht einer omnivoren bis leicht herbivoren Form (Thenius 1989). *Phenacodus* taucht im späten Paläozän bis zum mittleren Eozän in Nordamerika und im frühen bis zum mittleren Eozän in Europa auf.

1.4 Begriffsdefinitionen

1.4.1 Attrition und resultierende Facetten

Die Abnutzung der Zähne erfolgt während des Prozesses der Mastikation auf unterschiedliche Arten. Eine mögliche Art der Abnutzung ist die Attrition, die durch den Kontakt zwischen den antagonistischen Zähnen selber entsteht und auf bestimmte Kontaktflächen limitiert ist (Glossary of Prosthetic Terms 1987; Grippo et al. 2004). Die Zähne sind hierbei entweder direkt in Kontakt oder nur durch einen dünnen Film aus Nahrung, Speichel oder ähnlichem Material getrennt (Hiimae und Kay 1973). Diese entstehenden Kontaktflächen sind plane, polierte Oberflächen, die Attritionsfacetten genannt werden. Sie erlauben eine genaue Passung der antagonistischen Zahnreihen und sind zum einen die primären Orte der mechanischen

**Abb.9:**

Facettenterminologie der oberen (obere Reihe) und unteren (untere Reihe) nach **A** Crompton (1971) und Crompton und Hiiemäe (Crompton und Hiiemäe 1970) dargestellt nach Maier (1980) am Beispiel von *Arctocebus calabarensis* und **B** nach Butler (1951a) am Beispiel von *Hyracotherium*. Die Terminologien gehen beide von zehn Facettenpaaren aus und unterscheiden sich neben der unterschiedlichen Nummerierung durch die zweiteilige Fac1 im oberen Molaren bei B.

Nahrungsaufbereitung sowie wichtige Führungsstrukturen bei der Okklusionsbewegung (Maier 1980). Die exakte Artikulation stellt sich allmählich durch die fortschreitende Abnutzung her, die endgültige Funktionsform wird erst nach einer gewissen Zeit des Einschleifens erreicht (Maier 1978). Die entstehenden Facetten können zwischen verschiedenen Säugerarten nicht als strikt homolog bezeichnet werden und noch nicht einmal zwischen Individuen derselben Art, denn sie werden (in den meisten Fällen) postnatal erworben, wenn die Mastikation einsetzt. Allerdings kann der komplette mastikatorische Apparat der ja für den Ablauf des Mastikationszyklus verantwortlich ist, als homolog bezeichnet werden und daher also auch die resultierenden Facetten quasi homologisiert werden (Janis 1990). Systematische Facettenterminologien wurden von Butler (1951a) und Crompton und Hiiemäe (Crompton und Hiiemäe 1970; Crompton 1971) erstellt (Abb.9). Außer in der Nummerierung gibt es hier einen weiteren Unterschied. Dieser besteht aus der zweiteiligen Fac1 am oberen Molar bei Butler. Die entsprechende Facette der Cromptonschen Terminologie ist als Fac1 und Fac2 bezeichnet. Für die vorliegende Studie wurde die Nummerierung nach Butler (1951a) gewählt, da dieser die Nomenklatur anhand der frühen Hippomorpha erstellt hat und sie dementsprechend genau auf diese angepasst ist. Die beiden Facettenterminologien entsprechen einander ansonsten jedoch und sind ohne größeren Aufwand ineinander übertragbar. Attritionsfacetten werden im Folgenden meist lediglich als Facetten bezeichnet.

1.4.2 Striationen

Die durch die Attrition geformten Attritionsfacetten können Striationen und Rillen aufweisen (Hiemae und Kay 1973; Kay und Hiemäe 1974). Diese entstehen dadurch, dass während des Mastikationsvorgangs harte Partikel wie Opalphytolithe oder Sand, die mit der Nahrung aufgenommen werden, auf den Attritionsfacetten Kratzer entlang der Bewegungsrichtung hinterlassen (Abb.10). So können regelrechte Schleifbahnen entstehen, mit deren Hilfe es möglich ist, die Bewegungsrichtung des Unterkiefers zu rekonstruieren (u.a Maier 1980; Rensberger et al. 1984; Rensberger 1986). Striationen kommen vermehrt bei direktem Zahn-Zahn-Kontakt vor, dieser kann in Verbindung mit einer scherenden Funktion erfolgen (Crompton und Hiemäe 1970).

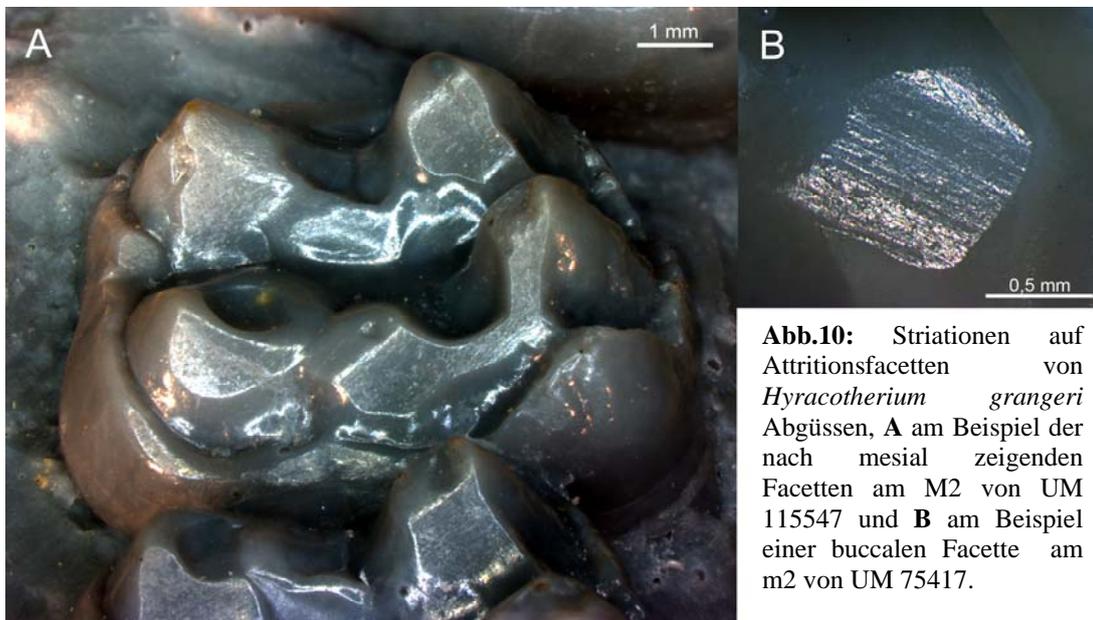


Abb.10: Striationen auf Attritionsfacetten von *Hyracotherium grangeri* Abgüssen, **A** am Beispiel der nach mesial zeigenden Facetten am M2 von UM 115547 und **B** am Beispiel einer buccalen Facette am m2 von UM 75417.

1.4.3 Abrasion

Eine weitere Form der Abnutzung, die während der Mastikation auftritt, ist die Abrasion. Hier erfolgt die Abnutzung der Zahnschmelze nicht, wie bei der Attrition, durch den antagonistischen Zahn, sondern durch eine exogene Substanz oder Struktur (Glossary of Prosthetic Terms 1987), wie etwa der Nahrung. Es erfolgt hierbei eine Verrundung der Höcker durch apikale Abnutzung und eine Aushöhlung der Höckerspitzen (Abb.11). Eine typische Funktion, die Abrasion nach sich zieht, ist nach

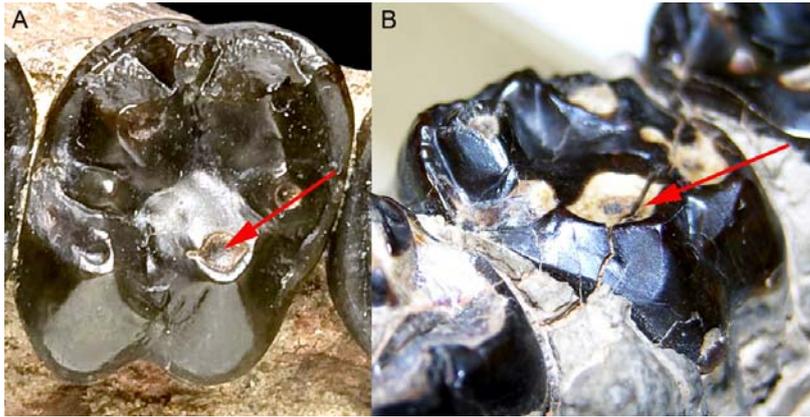


Abb.11: Abrasionsspuren mit apikaler Abnutzung am Beispiel von *Phenacodus*. **A** (USNM 20068) und **B** (NHMB Na 22) rote Pfeile: deutliche apikale Abnutzung durch Abrasion am jeweiligen Protocon und darauf folgende Auskolkung des Dentins **B** Unter der Abrasionsspur befindet sich eine steil geneigte Attritionsfacette mit Striationen.

Hiiemäe und Kay (1973) das „puncture-crushing“, also das Quetschen mit einem Höcker, der die Nahrung durchsticht. Hierbei wird diese zerfasert und gequetscht. Die Aushöhlung des Dentins kann je nach Ausprägung ebenfalls eine Information über die Bewegungsrichtung enthalten. Die Art der Auskolkung zeigt die Bewegungsrichtung an (Greaves 1973; Rensberger 1973; Costa und Greaves 1981). Die Eintrittskante zeigt einen eher sanften Übergang von Schmelz und Dentin, da dieses als weiches Material hier vom Schmelz „geschützt“ wird. Die Austrittskante zeigt eine deutliche Auskolkung des Dentins. Futterpartikel werden hier von dem härteren Schmelz zurückgehalten und kolken das Dentinbecken tiefer aus. Abrasions“facetten“ zeigen meist keine Striationen (Kay und Hiiemäe 1974).

1.4.4 Definition von Hauptfunktionen beim Mastikationsprozess

Durch die Literatur ziehen sich einige Begriffe, mit denen die Mastikation und die Art der jeweiligen Zerkleinerung charakterisiert werden. Zum Teil bedeuten die gleichen Begriffe in unterschiedlichen Studien nicht dasselbe. Daher sollen hier vier Hauptfunktionen im Mastikationsprozess für diese Studie definiert werden. Die folgenden Definitionen basieren auf theoretischen Hintergründen und es sind hierbei längst nicht alle Faktoren des Mastikationsvorgangs berücksichtigt. Es kommt zusätzlich neben dem Zahn-Zahn-Kontakt auch ein Zahn-Nahrungs-Kontakt vor, der besonders am Anfang des Mastikationsprozesses eine wichtige Rolle spielt (Crompton und Hiiemäe 1970). Dieser ist hier zunächst nur teilweise mit berücksichtigt. Dennoch ist es von großem Vorteil mit streng definierten Begriffen den Prozess der Mastikation funktionell zu beschreiben, da so Missverständnissen vorgebeugt wird und dadurch ein

Schema entworfen werden und verfeinert werden kann. Mit der Funktion geht immer auch ein Bewegungsablauf einher, auch dieser ist für die Rekonstruktion des Bewegungsablaufes im Mastikationsprozess von großer Bedeutung. Die einwirkende Kraft und die daraus resultierende Bewegungsrichtung entsprechen sich nicht immer. Es handelt sich jedoch jedes Mal um eine Interaktion von zwei Oberflächen oder Kanten, die zu den jeweiligen Antagonisten gehören.

Scheren (Abb.12A): Scherung tritt dann auf, wenn die Kräfte parallel zur Oberfläche des Körpers angreifen, der Körper reagiert mit einer Verformung, die als Scherung bezeichnet wird (Stöcker 2000). Sie tritt also dann auf, wenn Zahnteile parallel zu ihren Kontaktflächen aneinander vorbeigleiten (Kay und Hiimäe 1974). In dieser Studie ist der Begriff der scherenen Funktion etwas enger definiert, um die Funktionen im Zerkleinerungsprozess adäquat fassen zu können. Die parallelen Kontaktflächen müssen hier eine Neigung aufweisen, um als scherende Flächen bezeichnet zu werden, dabei kommt die wirkende Kraft von vertikal (Muskelkraft). Sind die Kontaktflächen um 45° geneigt, sind beide wirkenden Hauptkräfte, die senkrecht zur Zahnoberfläche und die parallel dazu wirkende Kraft gleich groß (Stöcker 2000). In den meisten Fällen dominiert durch unterschiedliche Neigungen eine der beiden Kräfte und lässt die Scherung überwiegen (steiler als 45°) oder fügt ihr eine reibend quetschende Komponente hinzu (flacher als 45°). Laut Crompton und Hiimäe (1970) verursacht Scherung geneigte Facetten mit Striationen und tritt vermehrt am Ende des Mastikationsprozesses auf, wenn nicht mehr so viel Nahrung zwischen den Zähnen vorhanden ist.

Quetschen (Abb.12B): Beim Quetschen wird Kraft senkrecht oder nahezu senkrecht zu der Kontaktfläche ausgeübt (Kay und Hiimäe 1974). Entscheidend ist hierbei nicht die Neigung der Kontaktflächen, sondern lediglich in welchem Winkel die ausgeübte Kraft auf sie auftritt und nachfolgend die beiden Flächen aufeinandertreffen. Die Flächen die aufeinandertreffen sind unbedingt flach (Rensberger 1973). Das Quetschen spielt laut Crompton und Hiimäe (1970) besonders zu Beginn des Mastikationsprozesses eine Rolle, wenn viel Nahrung zwischen des Zähnen vorhanden ist. Es produziert dementsprechend flache, ausgekolkte Höckerspitzen.

Reiben (Abb.12C): Auch hier bewegen sich zwei Oberflächen parallel aneinander vorbei. Der Unterschied zum oben definierten Scheren besteht lediglich in der Neigung der aneinander vorbeigleitenden Oberflächen und in der Richtung der einwirkenden

Kraft. Diese sind bei der reinen reibenden Funktion nicht geneigt. So enthält das Reiben als Mastikationsvorgang Komponenten von Quetschen und Scheren (Kay und Hiimäe 1974). Rein physikalisch gesehen tritt natürlich auch hier eine Scherung auf. Da es hier allerdings um die Definition von verschiedenen Bewegungsabläufen geht, scheint es der Autorin sinnvoll einen anderen Begriff zu definieren.

Schneiden (Abb.12D): Geschnitten wird an zwei Kanten nach Art einer Schere (Maier 1978). Auch hier bewegen sich die zwei gegeneinander agierenden Flächen parallel zueinander und rein physikalisch gesehen erfolgt auch hier eine Scherung an den Flächen. Für das Schneiden sind allerdings die Kanten das wichtige charakteristische Merkmal, da hier die beschriebene Funktion stattfindet.

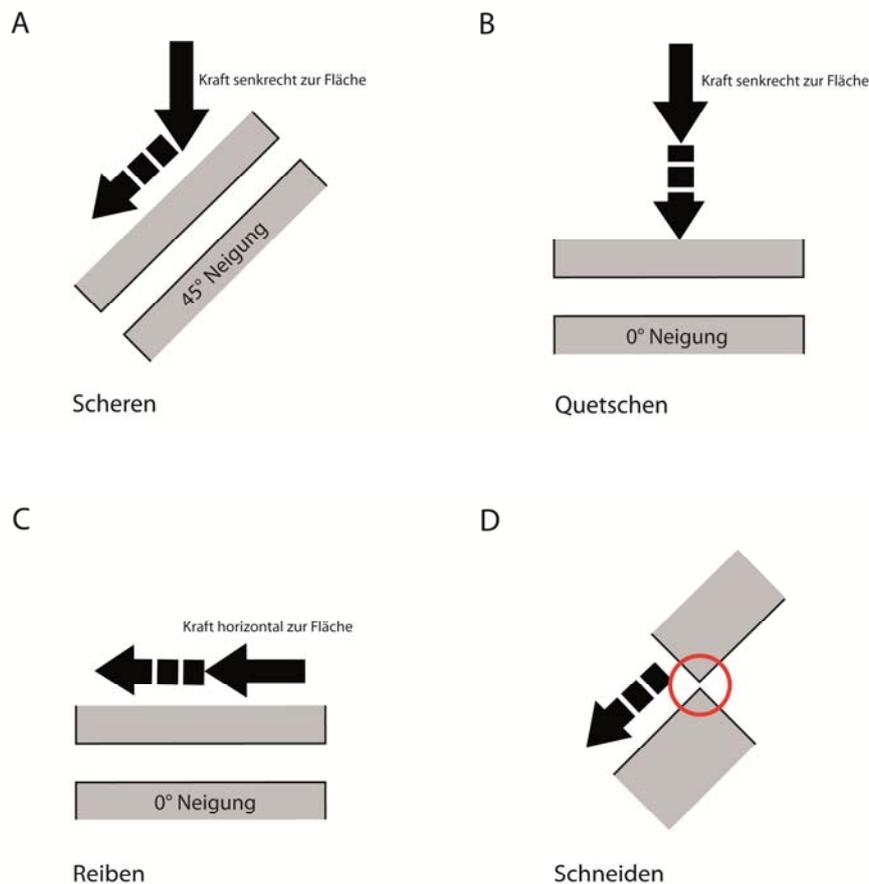


Abb.12: Schematische Darstellung zur Definition der vier Hauptbegriffe zur Charakterisierung der Zerkleinerungsfunktionen und den dazugehörigen Bewegungsabläufen. **A Scheren:** Die antagonistischen Flächen stehen geneigt zu der wirkenden Kraft, die resultierende Bewegungsrichtung lässt sie aneinander vorbeigleiten. Bei 45° Neigung sind die parallel wirkende Kraft und die senkrecht wirkende Kraft ausgeglichen, ab hier tritt nach dieser Definition Scheren als deutliche Komponente auf. Steilere Neigungswinkel verdeutlichen die Scherkomponente. **B Quetschen:** Wirkende Kraft und resultierende Bewegungsrichtung wirken senkrecht zu den antagonistischen Oberflächen zwischen denen gequetscht wird. **C Reiben:** Die wirkende Kraft verschiebt die antagonistischen Flächen parallel zueinander und die resultierende Bewegung ist ebenfalls parallel. **D Schneiden:** Zwei Kanten (roter Kreis) werden übereinander verschoben und können so an diesen Flächen schneiden.
massive Pfeile: Richtung der wirkenden Kraft; gestrichelte Pfeile: resultierende Bewegungsrichtung

2 Material und Methoden

2.1 Material

2.1.1 Auswahl des Materials und Abkaustadium

In der vorliegenden Studie wird auf Gattungsniveau gearbeitet. Diese Einteilung kann, von der allgemeinen Diskussion über die generelle Zugehörigkeit von einem Taxon zu einer bestimmten Gruppe abgesehen, stabiler als die Einteilung in Arten angesehen werden, da sie gröber ist. Dies ist besonders im fossilen Bereich von Vorteil, da es hier oft Uneinigkeiten über systematische Zugehörigkeiten gibt. Dieses Problem verstärkt sich, je genauer die systematische Einordnung erfolgen soll und ist dementsprechend ausgeprägt bei der Einordnung von Stücken in verschiedene Arten oder sogar Unterarten. Deren Einordnung ist zum Teil sogar im rezenten Bereich strittig. Bei der vorliegenden Arbeit handelt es sich um eine funktionsmorphologische Studie, bei der grundsätzliche Trends innerhalb verschiedener evolutiver Linien aufgedeckt und beschrieben werden sollen. Die erwarteten Ergebnisse können kaum so hochauflösend sein, als dass man davon ausgehen könnte Unterschiede zu finden, die Arten oder sogar Unterarten voneinander differenzieren würden.

Alle Messungen und Untersuchungen erfolgten an oberen Molaren. Untere Molaren wurden zur Überprüfung der Lage antagonistischer Attritionsfacetten und zur Simulation des Mastikationsprozesses herangezogen. Die oberen Molaren der frühen Hippomorpha sind generell kronenmorphologisch komplexer gestaltet als die unteren Molaren und spiegeln so eher gattungsspezifische Unterschiede wider. So eignen sie sich gut für Studien, die die Funktion des Mastikationsvorgangs und der Molarenmorphologie an sich betreffen. Für die Messungen wurden Zahnreihen verwendet, bei denen alle drei Molaren des Oberkiefers erhalten sind. Zusätzlich wurde ein bestimmtes Abkaustadium definiert. Durch diese Eingrenzung auf ein bestimmtes Stadium sollen Messfehler verhindert werden, die durch den Vergleich verschieden stark abgenutzter Molaren zustande kommen würden. Das Abkaustadium wurde so gewählt, dass die Molaren sich in einem voll funktionsfähigen Stadium befinden, aber noch nicht stark abgenutzt sind. Zwar beschränkt man sich so bei der Funktions- und Effizienzanalyse auf ein bestimmtes Stadium in der Ontogenie, jedoch ist dies im Hinblick auf die Vergleichbarkeit nicht zu vermeiden, die hier eine eindeutig höhere Priorität besitzt. Dadurch, dass Zahnreihen mit allen drei Molaren verwendet werden,

berücksichtigt man jedoch trotzdem in einem gewissen Rahmen verschiedene Abkaustadien. Dies liegt begründet in der Ontogenie. Der M1 ist der erste durchbrechende Molar und dementsprechend der in der Reihe der Molaren am stärksten abgenutzte Zahn, da er am längsten benutzt wird. Der M2 bricht als zweites durch und zeigt so eine mittlere Abnutzung. Der M3 als letzter durchbrechender Molar, zeigt die geringste Abnutzung, da er als letzter Molar in Benutzung kommt. So kann, mit Berücksichtigung auf Unterschiede, die sich durch die Zahnposition ergeben, auch die Veränderung der Molaren und damit der gemessenen Parameter im Hinblick auf Abnutzung mit beobachtet und untersucht werden. Völlig unbenutzte oder extrem stark abgenutzte Molaren werden hierbei nicht berücksichtigt; sie sind nicht in der Definition mit enthalten. Sie stellen Stadien ganz am Anfang und am Ende im Leben eines Tieres dar und sind als Sonderfälle zu betrachten, die man separat untersuchen müsste. Es ist essentiell, dass sich das definierte Abkaustadium auf alle zum Teil sehr verschiedenen untersuchten Gattungen übertragen lässt. Das Abkaustadium wurde daher wie folgt definiert: Der M3 als zuletzt hervorbrechender Molar der Zahnreihe muss mindestens sieben von zehn Facetten aufweisen, die vier buccalen Facetten müssen hierbei ausgebildet sein. Beim M1 als der Molar, der in der Ontogenie als erstes hervorbricht und dementsprechend der am stärksten abgekaute Molar der Zahnreihe ist, sollen die einzelnen Facetten noch voneinander unterscheidbar sein (Abb.13). Dieses Stadium entspricht in etwa einem frühen IDAS 3 Stadium (Anders et al. 2010).

Zum Teil gibt es Individuen, die vom Erhaltungszustand her zwei verwendbare

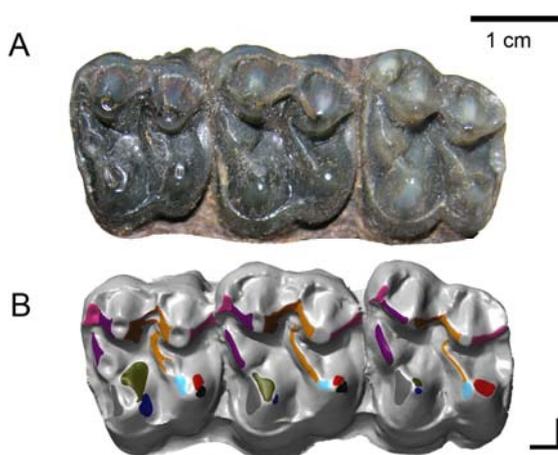


Abb.13: Beispiel für eine Molarenreihe von *Propalaeotherium* (HLMD Me54a,b), die sich im definierten Abkaustadium befindet **A** im Original und **B** als 3D Modell mit eingetragenen Facetten

Molarenreihen besitzen. Diese werden getrennt betrachtet. Die Molarenreihen werden also so betrachtet, als wären sie von verschiedenen Individuen. Diese Vorgehensweise wird dadurch gerechtfertigt, dass man bei Fossilien in vielen Fällen nie ganz sicher sein kann, ob sie vom gleichen oder von verschiedenen Individuen stammen. Die Stücke werden also so behandelt, als hätte man sie getrennt gefunden.

Um einen umfassenden Überblick über die untersuchten Gattungen zu bekommen, wurden insgesamt weit mehr Stücke untersucht als hier aufgelistet. Dazu zählen neben anderen Abkaustadien innerhalb der Gattungen auch die dazugehörigen Unterkiefer, wie oben schon erwähnt. So wird gewährleistet, dass ein umfassender Einblick in die Morphologie der Gattungen und der jeweiligen Art der Abkautung erfolgt und nicht nur in ein bestimmtes Abkaustadium der oberen Molaren. Dies ist zum Verständnis des Kauvorgangs unbedingt nötig. Hierfür wurden insgesamt 239 Stücke abgeformt, ausgegossen und z.T. gescannt sowie zusätzliche Stücke untersucht und fotografiert. Die Gattungen wurden so ausgewählt, dass die Familien durch in etwa gleich viele Vertreter repräsentiert werden sowie nach Verfügbarkeit in den Sammlungen. Es handelt sich hierbei jeweils um Gattungen, die recht häufig im Fossilbericht vorkommen.

2.1.2 Auflistung der benutzten Stücke

Bei den Untersuchungen und Messungen wurden, bis auf eine Ausnahme, nur Zahnreihen benutzt, die alle drei Molaren erhalten haben und sich innerhalb des strikt definierten Abkaustadiums befinden. In der folgenden Tabelle sind diejenigen Stücke aufgeführt, die tatsächlich in die direkten Betrachtungen und Messungen mit eingeflossen sind. Dies sind insgesamt 61 Zahnreihen mit jeweils allen drei oberen Molaren (Tab.1). Es gibt einen Sonderfall innerhalb der benutzten Stücke: NHMB N.A. 26 (*Phenacodus*) hat links nur den M2 und M3 erhalten, wurde aber trotzdem mit in die Messungen einbezogen, weil an der linken Seite alle drei Molaren erhalten sind, die sich zwar nicht für die Messungen eignen, wohl aber für die Beurteilung des Abkaustadiums. Daher wurde hier einmalig eine Zahnreihe mit weniger Molaren verwendet, allerdings nur unter der Bedingung, dass man am gleichen Individuum auf der anderen Maxillaseite das Abkaustadium genau definieren konnte. Hinzuzufügen ist des Weiteren, dass nicht immer alle Stücke für alle Messungen verwendet werden konnten. Beispielsweise konnte wegen Absplitterungen nicht immer an allen Zähnen der jeweilige Parameter gemessen werden. Für einige Messungen wurde das Hauptaugenmerk auf nur einen Zahn der Molarenreihe gelegt. Hierfür wurde stets der zweite Molar benutzt, da er innerhalb der Reihe das mittlere ontogenetische Stadium repräsentiert.

Tab.1: Auflistung der für die Messungen verwendeten Stücke. In der Spalte mit den Sammlungsnummern ist die neue Sammlungsnummer für den Abguss (wenn vorhanden) in Klammern gesetzt.

Phenacodus n=6, *Hyracotherium* n=9, *Meshippus* n=7, *Anchitherium* n=8, *Propalaeotherium* n=14, *Palaeotherium* n=8, *Plagiolophus* n=9, gesamt n=61

Familie	Gattung/Art	Sammlungsnummer Original und Abguss	Bemerkungen	Eigene Nummer
Phenacodontidae	<i>Phenacodus primaevus</i>	NHMB N.A. 26 (STIPB M7356)	sin. M3-M2	146
	<i>Phenacodus primaevus</i>	AMNH 15285 (STIPB M7359_1 STIPB M7359_2)	sin. M3-M1; m3-m1; dex. M3-M1; m3-p3	238_1 sin. 238_2 dex.
	<i>Phenacodus primaevus hemiconus</i>	AMNH 15286 (STIPB M7361)	sin. M3-P3, C (frag.)	237
	<i>Phenacodus</i> sp.	USNM 20068	dex. M3-P2, C, I3	198
	<i>Phenacodus</i> sp.	USNM 17855	dex. M3-M1; sin M3-M2	200
Equidae	<i>Hyracotherium angustidens</i>	USNM 522988 (STIPB M7164)	sin. M3-M1	16_1 sin.
	<i>Hyracotherium pernix</i>	USNM 522769 (STIPB M7194)	sin. M3-P3	89
	<i>Hyracotherium</i> sp.	USGS o. Nr. (Loc D-1978) (STIPB M7200_1)	dex. M3-M3	4_1 dex.
	<i>Hyracotherium</i> sp.	USGS 20874 (STIPB M7224)	dex. M3-P4	58
	<i>Hyracotherium</i> sp.	USGS o. Nr. (Loc D-1983) (STIPB M7244)	dex. M3-P4	61
	<i>Hyracotherium</i> sp.	USGS o. Nr. (Loc D-1177) (STIPB M7246)	sin. M3-M1	63_2 sin.
	<i>Hyracotherium</i> sp.	USGS o. Nr. (Loc Y-45) (STIPB M7234)	sin. M3-M1	71
	<i>Hyracotherium</i> sp.	USGS o. Nr. (Loc Y-45 E) (STIPB M7247)	sin. M3-P3	75
	<i>Hyracotherium</i> sp.	STIPG M6593	sin. M3-M1	98
	<i>Hyracotherium grangeri</i>	UM 115547	dex. M3-P1, m3-p3	106
	<i>Hyracotherium grangeri</i>	UM 75417	sin. m3-p3	96
	<i>Meshippus bairdii</i>	SMNS 43078 (STIPB M7257_1 STIPB M7257_2)	sin. M3-I1, m3-i1; dex. M3-I1, m3-i1	118_1 sin. 118_2 dex.
	<i>Meshippus bairdii</i>	SDSM 46534 (=BADL 29271) (STIPB M7259_1 STIPB M7259_2)	sin. M3-P1, dex. M3-P1	192_1 sin. 192_2 dex.
	<i>Meshippus bairdii</i>	BSPG 1959 XXIII 169 (STIPB M7262)	dex. M3-M1	204

	<i>Meshippus bairdii</i>	BSPG 1982 I 58 (STIPB M7265)	sin. M3-P2	224
	<i>Meshippus</i> sp.	AMNH o. Nr. S 612-26693 (STIPB M7267)	dex. M3-M1	230
	<i>Anchitherium aurelianense aurelianense</i>	BSPG 1959 II 544, 562 (STIPB M7145)	dex. M3-P4	210
	<i>Anchitherium aurelianense aurelianense</i>	BSPG 1959 II 685 (STIPB M7143)	dex. M3-P3	208
	<i>Anchitherium aurelianense aurelianense</i>	BSPG 1959 II 586,587,560 (STIPB M7144)	dex. M3-P2	209
	<i>Anchitherium aurelianense steinheimense</i>	SMNS 9861-1	sin. M3-P1, dex. M3-P1	187_1 sin. 187_2 dex.
	<i>Anchitherium aurelianense</i>	NHMB Ss146	dex. M3-P4	154
	<i>Anchitherium</i> sp.	SMNS 13062 (STIPB M7138_1 STIPB M7138_2)	sin. M3-P1, dex. M3-P1	186_1 sin. 186_2 dex.
	<i>Anchitherium</i> sp.	BSPG 1959 II 11888 (STIPB M7139)	sin. M3-P1	211
	<i>Anchitherium zitteli</i>	BSPG 1900 XII 32a-b, 514	dex. M3-M1	226
Palaeotheriidae	<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	HLMD Me 54 a,b (STIPB M7327_1, STIPB M7327_2)	sin. M3-P1, I3-I1; dex. M3-I1;	107_1 sin. 107_2 dex.
	<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	HLMD Me 78 (STIPB M7328)	dex. M3-P3	108
	<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	HLMD Me 77 (STIPB M7330)	sin. M3-P4	111
	<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	HLMD Me 63 (STIPB M7333)	sin. M3-P2	115
	<i>Propalaeotherium helveticum</i>	NHMB Ed 1a (STIPB M7334)	sin. M3-P2	127
	<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 117 (STIPB M7342)	sin. M3-P4	119
	<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 333 (STIPB M7344)	dex. M3-M1	121
	<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 108 (STIPB M7345)	dex. M3-P4 (frag.)	122
	<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 109 (STIPB M7346)	dex. M3-M1	123
	<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 793 (STIPB M7348)	sin. M3-P4	124
	<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 792 (STIPB M7350)	dex. M3-P4	125
	<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 10 (STIPB M7351)	sin. M3-M1	126
	<i>Propalaeotherium</i> sp.	SMF-ME 11034B (STIPB M7352)	dex. M3-P2	185

	<i>Palaeotherium curtum</i>	BSPG 1881 IV 7h (STIPB M7285_1, STIPB M7285_2)	sin. M3-I3, I1; dex. M3-I1	214_1 sin. 214_2 dex.
	<i>Palaeotherium curtum frohnstettense</i>	SMNS 1802 (STIPB M7286)	sin. M3-P1	189
	<i>Palaeotherium euzetense</i>	NHMB StH 2046 (STIPB M7289)	dex. M3-P2	139
	<i>Palaeotherium heimi</i>	BSPG 1969 XIII 82 (STIPB M7290)	sin. M3-P3	217
	<i>Palaeotherium renivieri</i>	NHMB StH 24 (STIPB M7293)	sin. M3-C	138
	<i>Palaeotherium sp.</i>	NHMB Lsg 1 (STIPB M7295)	sin. M3-P1	135
	<i>Palaeotherium sp.</i>	NHMB StH 624 (STIPB M7297)	dex. M3-M1	140
	<i>Plagiolophus annectens</i>	NHMB o. Nr. 217 C3-2 (STIPB M7301)	dex. M3-M1	170
	<i>Plagiolophus annectens</i>	NHMB o. Nr. 217 C 4-1 (STIPB M7302)	dex. M3-P4	171
	<i>Plagiolophus annectens</i>	NHMB St. H. 831 (STIPB M7299)	dex. M3-P4	167
	<i>Plagiolophus fraasi</i>	BSPG 1953 I 278 (STIPB M7310)	sin. M3-M1	216
	<i>Plagiolophus minor</i>	BSPG 1993 IX 132 (STIPB M7311)	dex. M3-P4	215
	<i>Plagiolophus minor</i>	BSPG 1888 VI 507 (STIPB M7313)	dex. M3-P2	219
	<i>Plagiolophus minor</i>	BSPG 1888 VI 511 (STIPB M7315)	dex. M3-M1	221
	<i>Plagiolophus sp.</i>	NHMB St. H. 229 (STIPB M7322)	dex. M3-P4	168
	<i>Plagiolophus sp.</i>	NHMB o. Nr. 217 C4-2 (STIPB M7321)	dex. M3-P4	172

2.2 Methoden

2.2.1 Abformungs- und Ausgussverfahren

Von denjenigen Fossilien deren Erhaltungszustand es zuließ, wurden zunächst Silikonabdrücke und dann Kunststoffabgüsse gefertigt. So konnte auch von Stücken in weit entfernten Sammlungen ein 3D-Modell erstellt werden, und ein reales Vergleichsstück war zusätzlich verfügbar. Die Fossilien wurden vor der Abformung mit der Silikonmasse zunächst mit Wattestäbchen und Wasser oder Ethanol (je nach Verfügbarkeit und Präparationsverfahren, welches am Stück angewandt wurde) gereinigt. Hierbei musste unbedingt vermieden werden, mit eventuell vorhandenen Sedimentresten oder Staub „unechte“ Striationen auf dem Schmelz zu produzieren. Von den gereinigten Zahnreihen wurden dann mit „Provil® novo light regular set“ und „Provil® novo putty regular set“ von Heraeus Kulzer Abdrücke angefertigt. Die Abdruckgenauigkeit der „Provil® novo“ Silikone beträgt hierbei $< 0,1 \mu\text{m}$ (Heraeus-Kulzer-GmbH 2011). Die Abdrücke wurden dann mit einem Laminierharz niedriger Viskosität (Renlam® M-1/Ren® HY956) ausgegossen. Das Laminierharz wurde vor dem eigentlichen Abgießen in weiß (Titandioxid) bzw. grau (50:50 Mischung aus Araldite® black und Araldite® white) eingefärbt, damit die Abgüsse gut mit dem Auge und unter dem Binokular zu untersuchen sind. Laminierharz eignet sich aufgrund der hohen mechanischen Festigkeit und der hohen Maßhaltigkeit gut zum Erstellen von sehr genauen Abgüssen. Beim Vergleich von Abgüssen und Originalen unter dem Binokular und sogar dem Rasterelektronenmikroskop konnte bei der Untersuchung von Striationen kein Unterschied festgestellt werden (unpublizierte Daten).

2.2.2 3D-Digitalisierung

Um dreidimensionale Oberflächen der Molarenreihen für die verschiedenen virtuellen Messungen zu generieren, wurden die Abdrücke und die gegebenenfalls verfügbaren Originale mit dem optischen 3D-Digitalisierungssystem optoTOP-HE von Breuckmann digitalisiert. Eine Sequenz von Streifenmustern wird hierbei auf das Messobjekt projiziert und das Gesamtbild dann mit einer hochauflösenden Digitalkamera erfasst. Aus den 2D-Bildern kann dann mittels Triangulation die Höheninformation gewonnen werden (Breuckmann-GmbH 2010). So entsteht ein dreidimensionales Polygonmodell

der Zahnreihe. Je nach Größe des zu scannenden Stückes wurden zwei verschiedene Objektive mit verschiedenen Bilddiagonalen (60mm bzw. 225mm) und Auflösungen (Pixelgröße: 16 μ m bzw. 60 μ m) genutzt. Die Auflösung der Kamera beträgt 3000 x 2200 Pixel. Da das Digitalisiergerät sehr empfindlich bezüglich Transparenz und Reflektionen der betreffenden Stücke ist, wurden alle Stücke vor dem Digitalisiervorgang mit Ammoniumchlorid bedampft. Nach dem Digitalisieren der Stücke werden diese mit der Breuckmann Software Optocat 2007 R₃ (Version 7.20.03-1226) weiter bearbeitet. Hier können selten auftretende Messfehler, wie zum Beispiel vom Polygonmodell abstehende Dreiecke, leicht entfernt und ein Glätten der Oberfläche durchgeführt werden. Die fertigen 3D Oberflächenmodelle werden dann als .stl oder .ply Dateiformat in die Software IMEdit von Polyworks® V11 von Innovmetric (Version 11.0.5 build 1583) überführt. Etwaige Löcher der Oberflächen, die beim Digitalisiervorgang nicht erfasst worden sind, können hier bis zu einem gewissen Grad geschlossen werden. Dabei wird allerdings immer großen Wert darauf gelegt, dass Struktur und Form des Polygonmodells nicht verändert und somit die Daten nicht verfälscht werden.

2.2.3 Messungen an Polygonmodellen

An den Polygonmodellen werden unterschiedliche Parameter gemessen, um die Fragestellungen beantworten zu können. Für einen sinnvollen Vergleich der verschiedenen Gattungen untereinander müssen hierfür zunächst Objekte als Referenzen am 3D-Oberflächenmodell definiert und erstellt werden. Diese Objekte sind immer nach den gleichen Voraussetzungen generiert und auf jedes Stück und jede Gattung in gleichem Maße anwendbar. Jedes Referenzobjekt und jede Messung wird für jeden Molar individuell erzeugt. Indem jeder Zahn in der Zahnreihe seine eigenen Referenzobjekte besitzt, anstatt die ganze Zahnreihe dieselben, kann Messfehlern durch eventuelle Verformungen der Zahnreihen aufgrund des Fossilisationsprozesses vorgebeugt werden.

2.2.3.1 Referenzebene Basis

Der Übergang von Zahnwurzel zu Zahnkrone dient als generelle Referenzebene bei vielen vorgenommenen Messungen (Referenzebene Basis). Diese Ebene ist bei

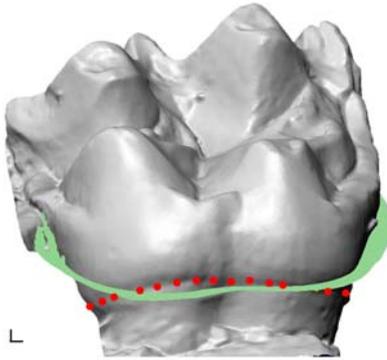


Abb.14: Referenzebene Basis am Beispiel eines rechten ersten Molar von *Propalaeotherium* (NHMB Eb109) von lingual gesehen. Die Punkte (rot) werden entlang dem Kronen-Wurzel-Übergang lingual und buccal gesetzt und dann die Best Fit Ebene (grün) generiert.

brachyodonten Zähnen eine zuverlässige Referenz, die in allen Gattungen wiedergefunden werden kann, und sie so untereinander vergleichbar macht. Um diese Referenzebene zu definieren, werden mit Polyworks® V11 IMInspect Punkte auf der 3D Oberfläche entlang dem Übergang von Zahnwurzel zu Zahnkrone buccal und lingual gesetzt. Auf jeder Seite werden mindestens 15 Punkte gesetzt. Aus diesen Punkten wird dann eine Ebene nach dem Prinzip des „Best Fit“ generiert. Diese wird anschließend auf die Größe des Zahns beschnitten (Abb.14). Beim Setzen der Punkte ist es wichtig, immer ein reales Stück, wie einen Abguss oder das

Original, zur Hand zu haben, da die Oberflächenmodelle den Wurzel-Kronen-Übergang aufgrund der Auflösung nicht immer genau zeigen.

2.2.3.2 Eintrittswinkel und Neigungswinkel des Mesostyls

Um den Mastikationspfad nachzuvollziehen, sowie Aussagen über Effektivität und Effizienz innerhalb des Mastikationsvorgangs treffen zu können, wird das Mesostyl bzw. die mesostylartige Struktur im oberen Molar genauer betrachtet. Hierbei handelt es sich um eine wichtige Führungsschiene für das Hypoconid des unteren Molar, die bei allen frühen Hippomorpha zumindest ansatzweise ausgeprägt ist. Interessant für die Fragestellung hier ist der Winkel des Mesostyls von okklusal gesehen und zusätzlich die Neigung des Mesostyls.

Für diese Messung des Eintrittswinkels und des Neigungswinkels werden zusätzlich Referenzebenen an den buccalen Facetten Fac6 und Fac7 an Paracon und Metacon benötigt. Hierzu werden auf der Fläche der jeweiligen Facetten in der Software Polyworks® V11 IMInspect Punkte gesetzt und aus diesen eine Ebene nach dem Prinzip des „Best Fit“ generiert. Hierzu werden ca. 50-100 Punkte auf jeder Facette gesetzt. Zum Teil sind bei diesen buccalen Facetten Dentinflächen zwischen zwei Schmelzflächen vorhanden. Diese können eine deutliche Auskolkung aufweisen. In diesem Fall wurde die Facettenebene nur auf den Schmelzflächen definiert, denn nur da kann es definitiven Zahn-Zahn-Kontakt geben. Wenn Schmelz und Dentin auf gleicher

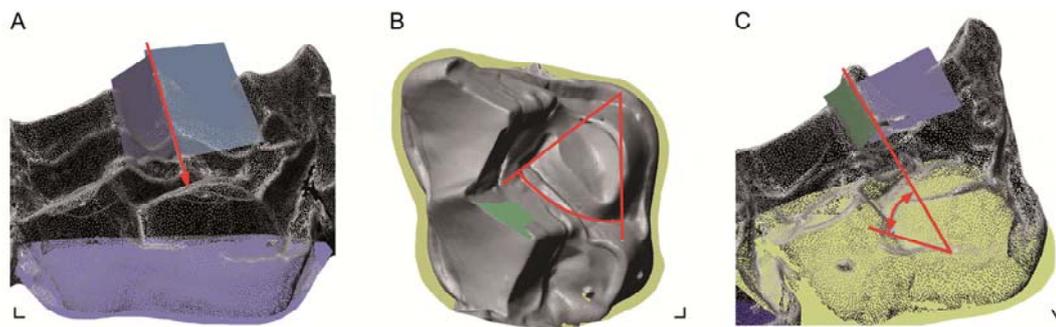


Abb.15: Beispiele an linkem *Palaeotherium* M1 (NHMB StH624) für **A** den Schnittgeradenvektor (rot), **B** den Eintrittswinkel (rot) gemessen zwischen projiziertem Schnittgeradenvektor und lingualem Referenzvektor von distal und **C** den Neigungswinkel (rot) gemessen zwischen Schnittgeradenvektor und Referenzebene Basis.

Höhe liegen und die Facette gemeinsam bilden, werden Punkte unabhängig vom Material auf der kompletten glatten Fläche gesetzt, da hier die Attritionsfacette unabhängig vom Zahnmaterial auf dem ganzen Bereich vorhanden ist. Die erstellten Referenzebenen werden dann auf die ungefähre Größe der Facette zugeschnitten und verlängert, so dass sie sich knapp unterhalb des Mesostyls schneiden. Über die entstehende Schnittgerade wird nun ein Vektor gelegt (Schnittgeradenvektor), der die grundlegende Struktur für die Messung des Eintritts- und Neigungswinkels am Mesostyl bildet (Abb.15A).

Für die Messung des Eintrittswinkels wird ein weiterer Vektor generiert, der lingual über Hypocon und Protocon von distal nach mesial führt (lingualer Referenzvektor). Hierfür werden zwei Punkte auf dem jeweils höchsten Punkt von Hypocon und Protocon auf das Oberflächenmodell gesetzt und durch einen Vektor verbunden. Bei okklusaler Betrachtung der Zahnreihe bildet dieser dann eine mesiodistale Achse, die durch den Molar verläuft. Schnittgeradenvektor und linguale Referenzvektor werden dann auf die Referenzebene Basis projiziert, und der sich aufspannende Winkel kann von distal aus gemessen werden. Dies ist der erwartete Eintrittswinkel des Unterkiefermolar, vorgegeben durch die Zahnmorphologie (Abb.15B).

Der Neigungswinkel kann ohne weiteres Einfügen von Objekten gemessen werden. Der Schnittgeradenvektor und die Referenzebene Basis bilden einen Winkel, der die Neigung des Mesostyls repräsentiert und gemessen werden kann (Abb.15C).

2.2.3.3 Schneidkantenlängen-Index

Innerhalb der Evolution der Hippomorpha lässt sich eine Vergrößerung der buccalen Strukturen bis hin zum deutlich ausgeprägten Ectoloph beobachten. Somit erfolgt eine absolute Verlängerung der Schneidkanten in Relation zur buccalen Zahnlänge. Diese Verlängerung soll in der vorliegenden Arbeit gemessen und durch den Schneidkantenlängen-Index zwischen den Gattungen vergleichbar gemacht werden.

Zur Indexbildung wird die buccale Zahnlänge der Molaren benötigt. Diese wird an der buccalen Zahnseite gemessen und durch die angrenzenden Zähne begrenzt. Die buccale Zahnlänge entspricht der Länge des Ectoloph bzw. der Länge der ectolophartigen Struktur der jeweiligen Molaren. Diese Messstrecke wird der sonst üblichen Längenmessung der Molaren, die mittig erfolgt, vorgezogen, da bei den Hippomorpha im Laufe der Entwicklung, besonders bei den abgeleiteten Formen, eine Verbreiterung der buccalen Seite stattfindet. Durch die Messung der buccalen Zahnlänge kann diese Verbreiterung berücksichtigt werden. Die buccalen Schneidkanten sind hier folgendermaßen definiert. Dort wo eine buccale Facette unmittelbar mit der buccalen Zahnseite abschließt und so eine Kante bildet, ist eine Schneidkante zu finden, die in eine Scherfacette übergeht. Dies ist eine klare attritive Abnutzung, hier gibt es reichlich Zahn-Zahn-Kontakt. Sobald eine abrasive Abnutzung der Höcker auftritt, also eine apikale Abnutzung, ist keine scharfe Kante mehr vorhanden und somit auch keine Schneidkante oder Scherfacette. Die Markierung

der Schneidkante wird an einer solchen Stelle dann nicht fortgeführt und auch nicht gemessen. Die Markierung der Schneidkanten erfolgt mit dem Polyworks® V11 Modul IMEdit, die Messung mit dem Modul IMInspect (Abb.16). Damit die doch erheblichen taxonomisch bedingten Größenunterschiede nicht ins Gewicht fallen, werden alle buccalen Schneidkantenlängen durch die buccale Zahnlänge geteilt. Man erhält hier also einen Index, der den relativen Anteil der buccalen Schneidkante an der buccalen Zahnlänge widerspiegelt.

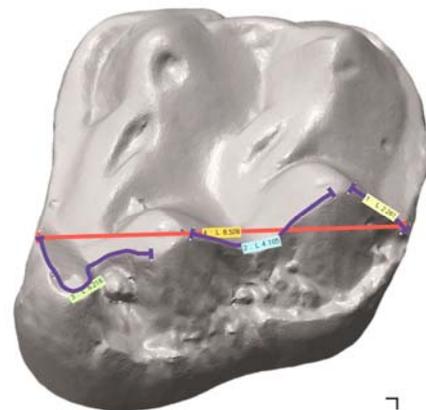


Abb.16: Beispiel für die Messung der buccalen Zahnlänge (rot) und der Schneidkantenlängen (blau) an einem rechten *Hyracotherium* M2 (USGS o. Nr. Loc-D1983). Beim Auftreten von apikaler Abnutzung ist keine Schneidkante mehr vorhanden.

2.2.3.4 Skalierung und Höhenvergleich

Um die unterschiedliche Morphologie der verschiedenen Gattungen der frühen Hippomorpha deutlicher heraus arbeiten zu können, werden Höhenvergleiche an skalierten Modellen durchgeführt. So können die zum Teil sehr unterschiedlich großen Molaren auf gleicher Ebene verglichen werden, ganz besonders auch in Bezug auf die Höhe der Zahnbasis und des sich entwickelnden Ectolophs. Hierfür wird ein Höhenprofil mit Polyworks® V11 IMInspect generiert und auf eine relativ gleiche Größe skaliert. Referenz hierfür ist ein *Phenacodus* M2 von einem bestimmten Stück (*Phenacodus primaevus* NHMB N.A. 26), welches aufgrund seiner guten Erhaltung und seiner Zugehörigkeit zur Außengruppe ausgewählt wurde. Da das Längen-Breiten-Verhältnis bei allen untersuchten Gattungen annähernd gleich bleibt, wird die Breite des M2 als Referenzlänge verwendet. Die Breite sowie die Länge des Zahns wurden an der breitesten Stelle (im Zweifelsfall bei den mesialen Höckern), aber immer rechtwinklig zur Länge, gemessen und dann auf die Referenzebene Basis projiziert (Abb.17A). Zur Kontrolle wird bei jedem Molar die Breite durch die Länge geteilt, um zu überprüfen, dass das Verhältnis gleich bleibt. Um den Skalierungsfaktor zu berechnen, wird dann der „Soll-“ durch den „Ist“- Wert geteilt, das heißt die Referenzbreite durch die gemessene Breite am jeweiligen Stück. Der sich ergebende Faktor ist der Skalierungsfaktor, um den das jeweilige zu skalierende 3D-Modell entweder vergrößert oder verkleinert wird. So sind alle Stücke unabhängig von der realen Größe miteinander vergleichbar. Stücke der gleichen Gattung wie das Referenzstück (*Phenacodus*) werden nicht skaliert, sondern unskaliert miteinander verglichen.

Die skalierten Modelle können dann absolut in ihrer Höhe verglichen werden. Hierzu wird bei Polyworks® V11 IMInspect ein Vergleich von Daten zur Regelgeometrie

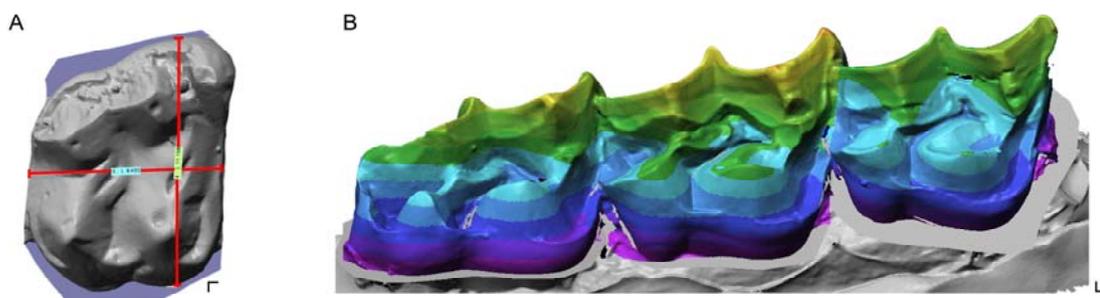


Abb.17: Beispiel für ein skaliertes Oberflächenmodell mit Höhenvergleich an einer rechten Molarenreihe von *Palaeotherium* (NHMB StH624); linguale Ansicht.

durchgeführt. Die Regelgeometrie ist hierbei die Referenzebene Basis, die bei jedem skalierten Modell neu eingefügt und definiert wird, da es sich in der Größe verändert hat. Der maximale Abstand von Regelgeometrie und Messung wird auf 12mm gesetzt, der maximale Winkel auf 180°. Die Falschfarben werden ausschließlich auf die Daten als Flächen projiziert. Die verwendete Farbskala ist selbst entwickelt. Diese besteht aus 25 Farben, die voneinander abgegrenzt dargestellt werden. Jedes Farbsegment ist ca. 1,2 mm hoch. Wird nicht nur der M2, sondern die ganze Zahnreihe dem Höhenvergleich unterzogen, wird nicht noch einmal neu skaliert, sondern die Skalierung vom M2 ausgehend übernommen. Referenzebene und Vergleich wird jedoch für jeden Zahn individuell erstellt (Abb.17B).

Um die unterschiedlichen Ausprägungen zu verdeutlichen und zu schematisieren, werden die Stufen an definierten Stellen der zweiten Molaren gezählt. Hier zählt immer die höchste ausgeprägte Höhe. Gezählt werden die Stufen der buccalen Höhe, die Trennung der buccalen Höcker (Paracon und Metacon), die linguale Höhe und die Trennung der lingualen Höcker (Protocon und Hypocon). Von den einzelnen Gattungen wird dann der Median für die jeweilige Messung gebildet; so sind diese gut vergleichbar. Durch die Darstellung in einem Balkendiagramm entsteht ein einfaches, schematisch gemitteltes Bild der Molaren.

2.2.3.5 Attritionsfacetten: qualitative und quantitative Analyse

Facetten und Höcker können, wie in der Einleitung beschrieben, als quasi homolog angesehen werden und aufgrund ihres stark konservativen Verhaltens homologisiert werden (Janis 1990). So können anhand dieser Strukturen Veränderungen der Zahnform und des Mastikationsvorgangs über die Zeit bei verschiedenen Gattungen innerhalb der Evolution dokumentiert werden. Es wurde die von Butler (1951a) an *Hyracotherium* und anderen frühen Perissodactyla erstellte Facettenterminologie angewendet (Abb.9B). Hierzu gab es einige wenige Ergänzungen in der Benennung der Facetten. Die Fac1 ist nach Butler stets zweigeteilt und die einzige Facette, die sich über zwei aneinander angrenzende Molaren erstreckt. Der Hauptteil der Fac1 erstreckt sich hierbei auf den distalen Teil des Metacons und wird von Butler als Fac1 bezeichnet. Auch der kleinere Teil, der auf dem Parastylar zu finden ist, wird nach Butler lediglich als Fac1 bezeichnet. In der vorliegenden Studie wird aber die ergänzende Bezeichnung Fac1` gewählt, um Verwechslungen vorzubeugen und die Beschreibungen klarer formulieren

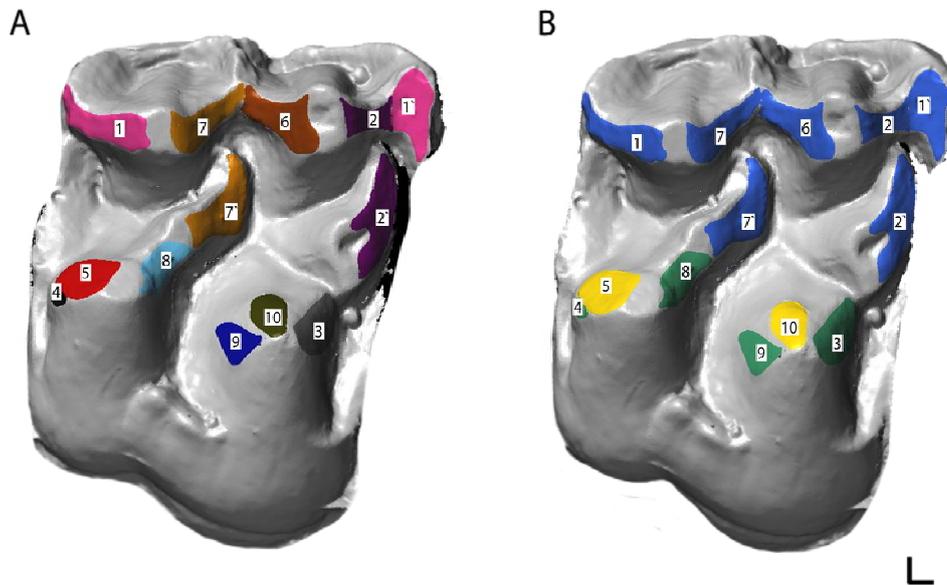


Abb.18: Modifizierte numerische Facettenterminologie nach Butler (1951a) am Beispiel eines zweiten rechten oberen Molaren von *Propalaeotherium* (NHMB Eb108). **A** zeigt die individuelle Farbterminologie für die Facetten, **B** die Farbterminologie für die gruppierten Facetten: **blau** buccale Facettengruppe, **grün** linguale Facettengruppe, **gelb** zentrale Facettengruppe.

zu können. Die Fac2 kann ebenfalls zweigeteilt sein; dies ist aber nicht immer der Fall. Sie ist auf dem mesialen Teil von Paracon und Paraconulus zu finden. Besteht sie aus einer zusammenhängenden Fläche, wird sie hier Fac2 genannt. Kommt ein zusätzlicher oder nicht zusammenhängender Teil auf dem mesialen Teil des Paraconulus vor, ist die Bezeichnung nach der hier vorgeschlagenen Terminologie Fac2`. Dieses Verfahren wird auf alle Facetten angewandt. Der Hauptteil, der auch von Butler schon definiert wurde, wird durch die Zahl benannt, kommt ein zusätzlicher Teil hinzu, dann wird die Zahl durch ein Apostroph ergänzt. Die benutzte Farbterminologie ist ebenfalls in der vorliegenden Arbeit entwickelt worden und auf alle Gattungen angewendet (Abb.18A). Die Facetten wurden mit der Software Polyworks® V11 IMEdit von Polyworks dargestellt. Hierzu wird der Abguss oder das Original im Binokular betrachtet und dann die Facetten in das Polygonmodell eingefügt. So ist eine qualitative als auch eine quantitative Analyse der Facetten möglich.

Die qualitative Facettenanalyse erfolgt durch eine Beschreibung der Ausprägung der Facetten bezogen auf die Entwicklung innerhalb der Hippomorpha. Zusätzlich kann durch das Verwenden von Zahnreihen auch in einem gewissen Rahmen die Abnutzung der Zähne mit einbezogen werden. Außerdem werden die Striationen auf den Facetten untersucht und für jede Gattung eine Striationskarte angefertigt. Diese kann sowohl beobachtete, als auch hypothetische Striationen enthalten, die dann mit einer

gestrichelten Linie dargestellt werden.

Die quantitative Analyse erfolgt durch eine Auswertung der Facettenoberflächen. Hierzu wird die Fläche jeder Facette mit der Software vermessen (in mm²). Um die Auswertung deutlicher zu machen, werden die Facetten in drei funktionelle Gruppen unterteilt und die Flächen zusammengefasst: buccale Facetten (Fac1, Fac2, Fac6, Fac7), linguale Facetten (Fac3, Fac4, Fac8, Fac9) und nach zentral zeigende Facetten (Fac5, Fac10). Die hier als zentral bezeichneten Facetten sind diejenigen Facetten, die klassischerweise als Phase II Facetten bezeichnet werden (Kay und Hiimäe 1974). Auch hierfür wird ein Farbcode erstellt (Abb.18B). Diese drei funktionellen Gruppen werden in der gesamten Arbeit durchgehend nach dieser Definition verwendet und bezeichnet. Von diesen Facettengruppen werden nun prozentual die Anteile an der Gesamtfacettenoberfläche eines Molar bestimmt. Die Gesamtfacettenoberfläche wird hierbei als 100% angenommen. Zur Überprüfung, ob die Facetten sinnvoll und richtig eingetragen wurden, werden bei ausgewählten Unterkieferzahnreihen ebenfalls die Facetten eingetragen. So ist es möglich die Facetten des Oberkiefers genau zu verifizieren. Attritionsfacetten sind nicht vom Material abhängig und können sich, je nach Molarenmorphologie über Schmelz und Dentin gleichermaßen erstrecken. Eindeutige Abrasionsfacetten werden nicht als Facetten eingezeichnet. Eine mögliche Fehlerquelle der beschriebenen Methode liegt darin, dass die Übergänge von Attrition und Abrasion fließend sein können. Die Grenzen der Attritionsfacetten können also nicht immer hundertprozentig festgelegt werden, da sie zum Teil in die Abrasionsfacetten übergehen.

2.2.3.6 Attritionsfacetten: Reliefkompass und Mastikationsbewegung

Um einen Einblick in die räumliche Anordnung aller Facetten zu bekommen, wird die Methode des dreidimensionalen okklusalen Kompasses nach Kullmer et al. (2009) verwendet. Hiermit kann die Neigung sowie Ausrichtung aller Facetten eines Zahns dargestellt werden. So ist ein detaillierter Einblick in die Strukturen der Okklusalfäche einzelner Molaren möglich. In der Darstellung werden einige leichte Modifikationen vorgenommen, die Grundidee jedoch bleibt bestehen. Diese beruht darauf, dass auf den Attritionsfacetten Ebenen erstellt werden und darauf die jeweilige Normale durch einen Vektor dargestellt wird. Diese Normalenvektoren werden dann auf die Referenzebene Basis projiziert und anschließend wieder auf die jeweiligen Facetten zurückgespiegelt.

Der letzte Schritt ist das Zentrieren der Vektoren auf einen gemeinsamen Punkt auf der Referenzebene. Die Vektoren besitzen alle eine einheitliche Größe. Um den zentralen Punkt wird nun ein Kreis auf die Referenzebene gelegt, der den gleichen Radius besitzt wie die Vektoren als Länge. Betrachtet man dieses Konstrukt nun von okklusal, zeigen die Vektoren nicht nur die Neigungsrichtung ihrer Facette an, sondern durch ihre Länge auch die Steilheit. Ein Vektor, der bis zur Kreislinie reicht, hat somit eine Neigung von 0° , kommt also von einer horizontalen Facette. Für die endgültige Darstellung des Kompasses erfolgt eine weitere Bearbeitung mit Adobe® Photoshop® CS2. Bei der Darstellung wird das gleiche Farb- und Einteilungskonzept wie bei der quantitativen Analyse (Oberflächenmessung) der Attritionsfacetten verfolgt. Die Linien der gleichen Facettengruppen werden gleich eingefärbt, die Nummer am Ende der Linie bezeichnet die Facette nach der modifizierten Terminologie von Butler (1951a).

2.2.3.7 Virtuelle Simulation: Occlusal Fingerprint Analyser

Innerhalb der DFG Forschergruppe 771 wurde eine Software entwickelt, mit der die virtuelle Simulation und Rekonstruktion von Mastikationsvorgängen möglich ist. Dadurch ist es möglich, detaillierte Einblicke in Vorgänge zu bekommen, die ohne diese Technik kaum einsehbar sind, wie zum Beispiel Kontaktflächen von antagonistischen Molaren. Der Occlusal Fingerprint Analyser (Version 0.7.2) kann anhand von zwei 3D-Zahnmodellen den wahrscheinlichsten Bewegungspfad für den Unterkiefermolar anhand der Kronenmorphologie des statischen oberen Molar berechnen. Hierfür ist ein grober Pfad einzugeben, dem das bewegliche 3D-Modell des unteren Molar folgt, bis es zu einer Kollision der beiden Modelle kommt. Die Software detektiert nun diese Kollisionen und berechnet einen alternativen Bewegungspfad unter Berücksichtigung der Morphologie. Diese Berechnung kann solange weiterverfolgt werden, bis ein kompletter „power stroke“ rekonstruiert ist. An den Kollisionsflächen entstehen so genannte Kollisionsgruppen, die die Kontaktflächen der Molaren untereinander darstellen und somit die Attritionsfacetten repräsentieren. So kann ein wahrscheinlicher Mastikationspfad berechnet, rekonstruiert und simuliert werden und Hypothesen zu diesem überprüft und aufgestellt werden.

2.2.4 Direkte Analyse der Originale und Abgüsse

Nicht alle Messungen und Beschreibungen können an den erzeugten virtuellen 3D-Modellen durchgeführt werden. Das liegt hauptsächlich an der Auflösung der Polygonmodelle, auf denen beispielsweise Striationen nicht sichtbar sind. Bei anderen Analysemethoden, wie dem Mikrocomputertomograph, sind Originale unersetzlich, da innere Strukturen untersucht werden.

2.2.4.1 Attritionsfacetten: Striationen

Da die Striationen auf den Attritionsfacetten zu fein sind, als dass sie mit dem verwendeten Digitalisiergerät erfasst werden könnten, werden sie direkt unter dem Binokular bei den Originalen oder den Abgüssen untersucht. Die Striationen weisen indirekt die Mastikationsrichtung nach (u.a. Maier 1980; Rensberger et al. 1984; Rensberger 1986) und sind so eine wichtige Ergänzung zu den restlichen digitalen Untersuchungen. Zusätzlich zur Untersuchung der Facetten wird hier eine Kartierung der Striationen auf den Facetten angefertigt. Das bedeutet, dass die jeweilige Striationsrichtung jeder Facette schematisch festgehalten wird. Dies wird jeweils für den M2 realisiert. So kommen wertvolle Hinweise auf die Mastikationsrichtung zustande.

2.2.4.2 Schmelzdicke

Um die Schmelzdicken der verschiedenen Gattungen buccal an der Schneid- und der Scherfläche bei den verschiedenen Gattungen zu vergleichen, wird exemplarisch für jede Gattung ein Molar eines Individuums mit dem Mikrocomputertomographen untersucht. Unterschiedlich dicke Schmelzkanten können Hinweise auf die Funktionalität der Kanten im Mastikationsprozess geben (Koenigswald et al. 2010). Hierbei werden vom zu untersuchenden Objekt aus verschiedenen Richtungen Röntgenaufnahmen aufgenommen und so viele Schnittbilder des Objekts erzeugt, anschließend wird optional ein dreidimensionales Modell erstellt. Die erzeugten Schnitte zeigen dann die inneren Strukturen der Fossilien. Durch Unterschiede in der Dichte besteht die Möglichkeit, Materialien wie Schmelz und Dentin zu unterscheiden. Das verwendete Gerät ist ein v|tome|x s240 von GE Measurement & Control Solutions

phoenix|x-ray. Hierbei wird eine Mikrofocus-Röhre verwendet. Die Auflösungen für die Scans waren je nach Größe der zu scannenden Stücke im Bereich von 14,69µm bis 35µm bei isotropen Voxeln. Die verwendeten Spannungen der Scans rangierten von 150kV bis 200kV. Pro Stück wurden 1500 Bilder aufgenommen (1024*1024px), die dann mit der Rekonstruktionssoftware zu Bilderstapeln mit ca. 800-1000 Bildern (Schnitten) konvertiert wurden. Mit der Software VG Studio Max 2.1 (Volume Graphics), ist es dann möglich innerhalb des Modells verschiedene Schnittebenen zu rekonstruieren.

Da die Zähne der untersuchten Gattungen recht groß sind, musste ein gewisser Abstand vom Objekt eingehalten werden, um während der Rotation beim Messen alle Partien zu erreichen. Daher wurde bei den verschiedenen Gattungen lediglich der zweite Molar untersucht, anstatt der ganzen Zahnreihe. So konnte die Mikrofocus-Röhre näher an das Objekt herangefahren werden, und die Auflösung verbesserte sich.

2.2.5 Statistik

Die Daten werden zunächst anhand deskriptiver Statistik beschrieben. Auf diese Weise ist es möglich, sich durch statistische Kennwerte einen umfangreichen Überblick über die Daten zu verschaffen. Als Lagemaße werden der Mittelwert und der Median angegeben, als Streuungsmaße die Standardabweichung, der Interquartilbereich, die Spannweite sowie das Minimum und Maximum der jeweiligen Stichprobe.

Da es sich um Stichproben mit geringem Umfang handelt, wird bei Zusammenfassungen von Werten generell mit dem Median gearbeitet. Er liegt so, dass unterhalb und oberhalb jeweils die Hälfte der Messwerte liegen, er teilt die Gesamtheit der Werte. Dieses Verfahren macht ihn unempfindlicher gegen Ausreißer und Extremwerte im Vergleich zum Mittelwert, mit denen bei einer geringen Stichprobe gerechnet werden muss. Der Interquartilbereich bezeichnet den Abstand vom ersten zum dritten Quartil, hier liegen die mittleren 50% der Verteilung. So repräsentiert dieser Wert ebenfalls eine sinnvolle Beschreibung der Streuung der Werte und kann anzeigen, wie weit die Werte auseinander gezogen sind.

Für Messungen, bei denen eine nähere Betrachtung sinnvoll erscheint, werden Boxplots mit Interquartilabstand angefertigt. Hiermit wird die Verteilung der statistischen Daten grafisch dargestellt und ist auf einen Blick zu erfassen. Ausreißer in den Daten und Extremwerte werden gekennzeichnet, sowie die Daten in Quartile (25% Perzentil, 50%

Perzentil [Median], 75% Perzentil) eingeteilt. Werte, die um mehr als anderthalb Kastenlängen außerhalb liegen, gelten als Ausreißer und werden mit einem Kreis markiert. Werte, die um mehr als drei Kastenlängen außerhalb liegen, sind hierbei als Extremwerte definiert und sind durch einen Stern markiert (Bühl und Zöfel 2005). Um die Tendenzen, die in den Werten zu sehen sind, weiter abzusichern, wird eine einfaktorielle Varianzanalyse mit anschließenden Post-hoc-Mehrfachvergleichen (Tamhane-T2) für jede Variable, bei der dies sinnvoll erscheint, durchgeführt.

Die statistischen Analysen, Tabellen und Diagramme werden mit der Software Microsoft® Office Excel 2003 und IBM® SPSS Statistics 18 (Version 18.0.0) angefertigt.

2.2.6 Fehlerquellen

Statistisch betrachtet wird eine recht kleine Stichprobe verwendet, die naturgemäß eine größere Fehlerquelle bietet als eine größere Stichprobe. Bei paläontologischen Untersuchungen sind sehr große Stichproben aufgrund der Seltenheit des Materials kaum möglich. Aus diesem Grund wird das Taxon der Hippomorpha gewählt, hier ist durch den reichen Fossilbericht eine für Fossilien relativ große Stichprobe möglich. Generell ist es aber wichtig zu betonen, dass lediglich Tendenzen mit den vorliegenden Messungen erfasst werden können, die dann durch weitere Stücke der Taxa oder andere Taxa verifiziert werden können. Mögliche Fehlerquellen sind außerdem ungenaue digitale Messungen oder Scans, die aber durch einen genauen Ablauf und eine genaue Definition der Messstrecken weitestgehend reduziert werden sollen. Generell können Messfehler natürlich nicht ausgeschlossen werden.

3 Ergebnisse

3.1. Facettenbeschreibungen und Striationskartierung der einzelnen Taxa

Die Bestimmung der Facetten der frühen Hippomorpha erfolgt nach der Terminologie von Butler (1951b), zu der einige wenige Ergänzungen vorgeschlagen werden. Außerdem sollen die homologen Facetten der unterschiedlichen Gattungen beschrieben und verglichen, sowie die auf ihnen vorhandenen Striationen kartiert werden. In seinen Ausführungen über die Facetten der Hippomorpha geht Butler nicht auf den dritten Molar ein, sondern beschreibt lediglich den M1 bzw. den M2. Der dritte Molar unterscheidet sich jedoch in Bezug auf eine Facette bei jeder Gattung von den restlichen Molaren, da hier keine Fac4 vorhanden ist. Dies kommt zustande, weil kein passender Antagonist auf dem dazugehörigen Unterkiefermolaren vorhanden ist, da der jeweilige dritte Molar den Abschluss der Zahnreihe bildet.

Die Zahnmorphologie verändert sich innerhalb der Evolution der frühen Hippomorpha maßgeblich und unterscheidet sich auch deutlich von der der Außengruppe. Dies zeigt sich besonders bei den Molaren des Oberkiefers. Damit einher gehen auch die Veränderung und die Ausprägung der homologen Facetten. Dadurch, dass nur Zahnreihen in die Untersuchung mit eingeflossen sind, werden durch die verschiedenen Durchbruchzeiten der Molaren unterschiedliche Abkaustadien der Gattungen repräsentiert. So können auch diese in einem gewissen Rahmen mit berücksichtigt werden.

Phenacodus

Die Außengruppe *Phenacodus* (Abb.19A) wird als Gattung mit bunodonter Bezahnung bezeichnet (Thenius 1989). Die Facetten stehen buccal wie lingual und zentral recht isoliert voneinander. Beim Vergleich der Molaren innerhalb der Zahnreihe fällt auf, dass es mit voranschreitender Abkauung recht schnell an allen Höckern zu einer apikalen, abrasiven Abnutzung kommt und Dentin exponiert wird. Sobald es zu dieser Exposition kommt, ist keine Attritionsfacette mehr an dieser Stelle vorhanden. Die Auskolkung des Dentins ist an den lingualen Höckern deutlicher ausgeprägt und scheint hier an der nach lingual zeigenden Seite auch tiefer zu sein. Der dritte Molar ist weniger stark ausgeprägt als die beiden anderen Molaren und enthält deshalb auch nicht alle Facetten der Terminologie. *Phenacodus* zeigt im Allgemeinen keine große Ausprägung

von Striationen (Abb.35). Auf einigen der buccalen Facetten können Striationen vorhanden sein, diese sind aber nie so deutlich ausgeprägt wie bei den untersuchten Gattungen der Hippomorpha. Dies gilt ebenfalls für die Striationen auf den lingualen Facetten. Die zentralen Striationen sind bei den meisten untersuchten Stücken vergleichsweise deutlich vorhanden. Auf die Ausrichtung der Striationen auf den Facetten wird in Kapitel 4.1.3 näher eingegangen.

Primitive Hippomorpha

Die primitiven Hippomorpha (*Hyracotherium* und *Propalaeotherium*) zeigen im Gegensatz zur Außengruppe schon eine deutliche Betonung der buccalen Zahnseite, obwohl noch kein Ectoloph vorhanden ist. *Hyracotherium* (Abb.19B), ein primitiver Vertreter der Hippomorpha innerhalb der Equidae, zeigt im Vergleich zu der Außengruppe außerdem eine deutliche Tendenz zur Lophenbildung an der lingualen Seite. Protocon und Paraconulus bilden einen Protoloph, sowie Hypocon und Metaconulus einen Metaloph (Thenius 1989). Auch an der buccalen Seite ist schon bei dieser recht ursprünglichen Gattung eine Tendenz zu erkennen, eine „ectolophartige Struktur“ zu bilden. Es gibt ein Parastyl und auch eine „mesostylartige Struktur“. Die Facetten bilden hier einen direkten Abschluss mit der buccalen Zahnseite und lassen so Schneidkanten entstehen. Außerdem ist deutlich, dass die buccalen Facetten zum großen Teil nahtlos ineinander übergehen. Die lingualen und zentralen Facetten hingegen stehen isoliert voneinander. Auch hier ist die apikale, abrasive Abnutzung der Höcker bei voranschreitender Abkauung deutlich zu sehen. Die Auskolkung des Dentins ist auch hier an den lingualen Höckern deutlicher ausgeprägt und an der nach lingual zeigenden Seite des Dentinbeckens auch tiefer. *Hyracotherium* zeigt deutlich Striationen auf den buccalen Facetten (Abb.37) bei allen untersuchten Stücken. Die lingualen und zentralen Facetten weisen in vielen Fällen keine Striationen auf. Auf den lingualen Facetten, die nach distal zeigen, sind kaum Striationen zu finden.

Propalaeotherium (Abb.19C), ebenfalls ein primitiver Vertreter, aber der Familie der Palaeotheriidae zugehörig, ist *Hyracotherium* in der Facettenausprägung sehr ähnlich, allerdings findet man hier die lingualen Lophen deutlich stärker ausgeprägt. Dies ist unter anderem daran zu erkennen, dass man zum Teil auch eine Verschmelzung der lingualen Facetten untereinander auf den Lophen findet, die die Höcker verbinden. Dies trifft im Besonderen auf die Facetten Fac7[^] und Fac8 auf dem distalen Teil des Zahns zu. Auf dem mesialen Teil finden wir bei der lingualen Gruppe die Facetten eher isoliert

voneinander. Außerdem wird die verstärkte Ausprägung der Lophen sichtbar durch die Zweiteiligkeit der Fac2 und Fac7, es entstehen hier die Fac2` und Fac7` auf den Lophen selbst. Auch die „ectolophartige Struktur“ scheint hier etwas betonter als bei *Hyracotherium* zu sein. Dies wird insbesondere durch das stärker ausgeprägte Parastyl und die ebenfalls deutlicher ausgeprägte „mesostylartige Struktur“ sichtbar. Die apikale Abnutzung der Höcker ist hingegen auch hier deutlich zu erkennen, sobald es zu einer Abnutzung der Molaren kommt. Auch hier tritt diese abrasive Abnutzung verstärkt an den lingualen Höckern auf, mit einer tieferen Auskolkung des Dentinbeckens in dessen lingualer Seite. *Propalaeotherium* zeigt ebenfalls deutliche Striationen auf den buccalen Schmelzfacetten (Abb.37). Die Striationen der lingualen Facetten sind wie bei den meisten anderen untersuchten Gattungen weit weniger deutlich. Die zentralen Striationen wiederum sind recht klar auf den entsprechenden Facetten zu sehen. Auf die Ausrichtung der Striationen beider Gattungen auf den Facetten wird in Kapitel 4.1.3 näher eingegangen.

Abgeleitete Equidae

Die beiden untersuchten Gattungen, die zu den abgeleiteten Equidae (*Mesohippus* und *Anchitherium*) gehören, sehen sich auf den ersten Blick morphologisch sehr ähnlich. In der Gesamtheit der Parameter sind die abgeleiteten Equidae jedoch deutlich von den abgeleiteten Palaeotheriidae und den primitiven Hippomorpha sowie der Außengruppe zu trennen. Eine deutliche morphologische Unterscheidung zwischen Equidae und Palaeotheriidae ist die Winkelung von Protoloph und Metaloph im Vergleich zum gesamten Molar. Die Equidae zeigen hier eine eher senkrecht zum Ectoloph stehende Winkelung, während die der Palaeotheriidae eher zu einer parallel dazu stehenden Ausrichtung tendieren. Damit einher geht auch eine unterschiedliche Form und Größe der lingualen Dentinbecken, die mit voranschreitender Abkautung entstehen. Die Höckermorphologie bei den abgeleiteten Equidae ist auch lingual deutlich mit schrägen Facetten ausgeprägt. Somit ist hier eine starke Verzahnung möglich.

Bei der Molarenform von *Mesohippus* (Abb.19D), einem abgeleiteten Vertreter der Equidae, ist deutlich die ausgeprägte linguale Lophenbildung von typisch lophodonten Zähnen zu finden. Die Fac2 und die Fac7 sind stets zweiteilig, da sie hier auf getrennten Teilen des Molar liegen, da Protoloph und Metaloph recht isoliert stehen. So sind auch hier insbesondere die Facetten des Metalops (Fac7` und Fac8) ineinander übergehend. Die restlichen lingualen Facetten stehen eher isoliert. Buccal kann eindeutig von einem

Ectoloph gesprochen werden. Dieser kennzeichnet sich durch ein deutliches Parastyl, Mesostyl und auch durch die Ansätze zu einem Metastyl. Die Facetten gehen hier nahtlos ineinander über und bilden eine zusammenhängende Fläche. Bei voranschreitender Abkautung finden wir eine deutliche Exposition von Dentin. Diese ist allerdings nicht ausschließlich apikal zu finden, wie bei den vorangegangenen Gattungen. Buccal ist diese Exposition des Dentins vielmehr über die gesamte Länge des Ectolophs vorhanden, gleichermaßen auf den Höckern wie auch dazwischen. So entstehen bei voranschreitender Abnutzung aus den glatten einheitlichen Facetten Schneidkanten mit einer doppelten Klinge, die von einem ausgekolkten Dentinbecken getrennt werden. Die stets vorhandenen Striationen auf den buccalen Facetten sind hierbei deutlich auf dem Schmelz zu erkennen und bei wenig Abnutzung können sie ebenfalls auf dem Dentin fortgesetzt werden. Generell erfolgt die Auskolkung des Dentins am buccalen Teil des Zahns jedoch recht schnell, so dass das Dentin unter dem Schmelz liegt und beide Materialien eine Stufe bilden. So weist das Dentin dann keine Striationen mehr auf. Lingual erfolgt ebenfalls eine Exposition von Dentin und zwar über den gesamten Loph von apikal. Hier entstehen tiefe, länglich ausgekolkte Dentinbecken, die lingual geringfügig tiefer ausgekolkte sind und einen gering größeren Abstand zur Schmelzkante haben als in Richtung buccal. Die lingualen Facetten stehen insgesamt isoliert voneinander und gehen nicht ineinander über. Zentrale Facetten sind wenig ausgeprägt. Striationen auf den lingualen Facetten sind recht deutlich, auf den zentralen Facetten hingegen sind sie kaum vorhanden (Abb.39).

Anchitherium (Abb.19E) ähnelt in seiner Molarenform stark *Mesohippus*. In Bezug auf die Ausprägung der Facetten unterscheiden sie sich kaum sichtbar, außer in der absoluten Größe. *Anchitherium* zeigt auf dem Schmelz der buccalen Facetten deutliche Striationen, sie gehen hier nicht ins Dentin über (Abb.46A). Bei weniger starker Abkautung können vereinzelt auch Striationen auf dem Dentin vorkommen, die aber wegen der voranschreitenden Auskolkung recht schnell verschwinden. Die zentralen Facetten zeigen selten Striationen, diese gehen mit fortschreitender Abkautung verloren. Die lingualen Facetten, die nach mesial gerichtet sind, zeigen viel häufiger und deutlicher Striationen als die nach distal gerichteten. Die Fac4 beispielsweise zeigt bei keinem Stück Striationen. Insgesamt sind bei den untersuchten Stücken von *Anchitherium* auf den lingualen Facetten nicht so häufig Striationen zu erkennen wie bei den lingualen Facetten von *Mesohippus*. Dort sind diese etwa gleich häufig auf nach distal und mesial gerichteten Facetten zu erkennen. Auf die Ausrichtung der Striationen

beider Gattungen auf den Facetten wird in Kapitel 4.1.3 näher eingegangen.

Abgeleitete Palaeotheriidae

Bei den abgeleiteten Palaeotheriidae (*Palaeotherium* und *Plagiolophus*) sind Protoloph und Metaloph zum Ectoloph tendenziell eher parallel angeordnet. Dies steht im Gegensatz zu den abgeleiteten Equidae, bei denen sie eher im rechten Winkel zum Ectoloph stehen. *Palaeotherium* (Abb.19F) besitzt ebenfalls deutlich lophodont ausgeprägte Molaren, die jedoch im Allgemeinen etwas rechteckiger sind als die der abgeleiteten Equidae. Buccal ist auch hier der Ectoloph stark ausgeprägt mit Parastyl, Mesostyl und Metastyl und ineinander übergehenden ausgeprägten Facetten. Auch hier findet eine großflächige Exposition des Dentins statt. Generell entsteht hier jedoch mit voranschreitender Abkautung ein anderes Bild als bei den abgeleiteten Equidae. An der oberen Kante gehen Schmelz und Dentin fast unsichtbar ineinander über und das Dentin bildet so auch einen Teil der buccalen Facetten. Das Dentin bekommt jedoch hier in der Hälfte der gesamten Facetten einen Knick und ändert den Neigungswinkel des buccalen Teils. Dieser Teil gehört nun nicht mehr zu den beschriebenen buccalen Facetten, da eine Richtungsänderung erfolgt und die Abnutzung eher abrasiv erscheint. Der Schmelz kann auch hier am oberen Zahnrand leicht über dem Dentin stehen, jedoch nicht so stark ausgeprägt

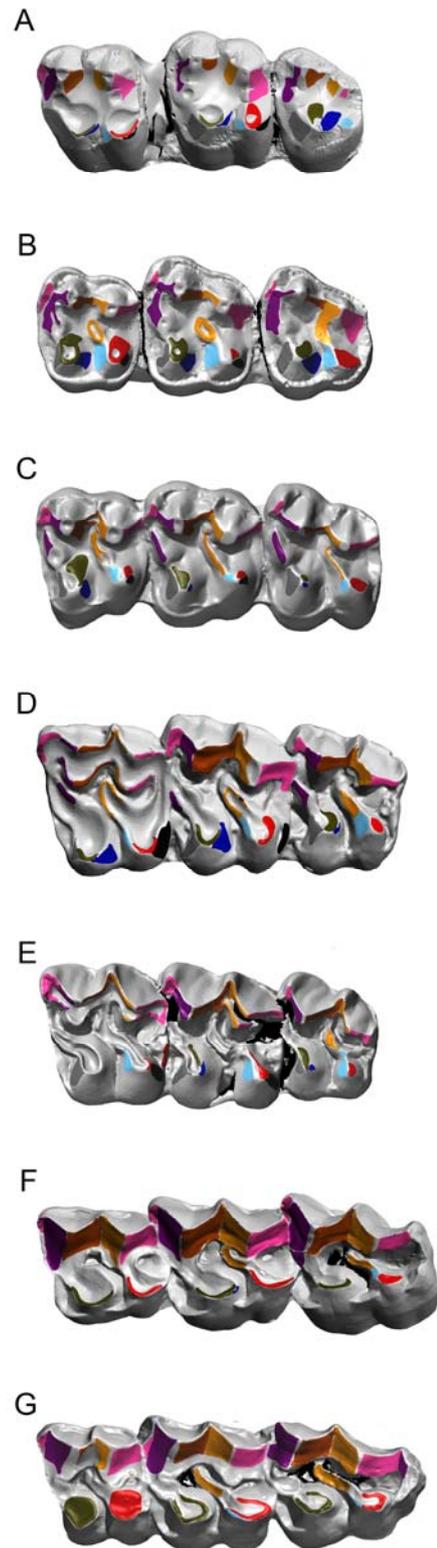


Abb.19: Beispiele linker Molarenreihen mit eingetragenen Facetten aller untersuchter Gattungen für **A** *Phenacodus* (AMNH 15285) **B** *Hyracotherium* (USNM 522769) **C** *Propalaeotherium* (SMNF Me54a,b) **D** *Mesohippus* (BSPG1959XXIII169) **E** *Anchitherium* (SMNS 13062) **F** *Palaeotherium* (NHMB StH2046 **G** *Plagiolophus* (NHMB StH229)

wie bei den abgeleiteten Equidae. Dadurch, dass hier ein Teil des Dentins Anteil an den Facetten hat, behalten die buccalen Facetten auch bei fortschreitender Abkautung mehr oder weniger ihre Größe bei. An den lingualen Höckern entstehen bei fortschreitender Abkautung tiefe Dentinbecken, die eine rundere Form haben als die der abgeleiteten Equidae, da auch schon der nicht angekaute linguale Loph eine etwas andere Form hat. Diese Auskolkung ist bei dieser Gattung gerichtet und somit nach lingual tiefer und deutlicher. Die lingual liegenden Facetten stehen isoliert voneinander. Die einzige zweigeteilte Facette, neben der Fac1, ist hier die Fac7, die sich auf dem mesialen Teil des Metaloph fortsetzen kann. Es ist auffällig, dass bei vielen untersuchten Stücken zwar schon alle buccalen Facetten vorhanden sind, aber noch nicht alle lingualen, und gleichzeitig der M1 als schon relativ abgenutzter Zahn erscheint. Der dritte Molar hat grundsätzlich eine andere Form als der der anderen vorangegangenen Gattungen. Er ist länger gezogen als die anderen und dreiteilig. *Palaeotherium* zeigt auf den buccalen Facetten deutliche Striationen (Abb.42), diese setzen sich in den meisten Fällen auch auf dem Dentin fort. Diese Fortsetzung der Striationen auf dem Dentin ist sehr viel deutlicher ausgeprägt als bei den abgeleiteten Equidae und wird auch während voranschreitender Abkautung für eine gewisse Zeit beibehalten. Die Striationen ähneln hier regelrechten Schleifbahnen. Die zentralen Facetten zeigen recht deutliche Striationen, obwohl die Fac5 und die Fac10 meist unterschiedlich steil sind, ist die Striationsrichtung anscheinend die gleiche. Die lingualen Facetten kommen selten vor und sind von der Fläche her sehr klein, auf ihnen sind selten Striationen zu erkennen. *Plagiolophus* (Abb.19G) ähnelt in seiner Morphologie sehr stark *Palaeotherium*, kann allerdings Zement im Zahnaufbau aufweisen. Hier ist das Phänomen der buccalen Dentinfacetten, die einen Knick ungefähr in der Mitte ihrer Fläche haben und somit eine Änderung der Neigung aufweisen sowie der Übergang zur abrasiven Abnutzung, noch stärker ausgeprägt. Außerdem wird die Dreiteiligkeit des dritten Molar deutlicher. Die Fac2 bildet hier zum Teil noch eine weitere Ausprägung und zwar noch hinter dem Metastyl. Der Antagonist hierzu ist auf dem Unterkiefermolar an der distalen Seite des Hypoconulids zu finden. Bei *Plagiolophus* können sich die Striationen an den buccalen Facetten ebenfalls auf dem Dentin deutlich fortsetzen, da beim Übergang zwischen den beiden Zahnmaterialien kaum ein Höhenunterschied besteht (Abb.42 und Abb.51A). Das Dentin kann also auch hier einen Teil der Facette bilden. Dies ist ähnlich stark ausgeprägt wie bei *Palaeotherium* und immer sehr viel deutlicher als bei den abgeleiteten Equidae. Die lingualen Facetten kommen selten vor und sind von der

Fläche her sehr klein, auf ihnen sind selten Striationen zu erkennen. Die Striationen der zentralen Facetten sind auf vielen Stücken sehr deutlich.

3.2 Neigungswinkel des Mesostyls

Ein gruppierter Boxplot der Werte für die Messung des Neigungswinkels des Mesostyls (Abb.20) zeigt die Ergebnisse im Kontext der deskriptiven Statistik. Der graue Kasten innerhalb des Boxplots symbolisiert die Spannweite der Mediane unabhängig von Gattung oder Zahnposition und hat eine Spannweite von 63° . Es wird deutlich, dass einzelne Taxa zum Teil durch die Werte ihrer Neigungswinkel der verschiedenen Zahnpositionen voneinander zu differenzieren sind. Die als Außengruppe fungierende Gattung *Phenacodus* ist nicht mit aufgeführt, da die morphologische Struktur dieser Gattung so ursprünglich ist, dass es nicht möglich ist, hier eine mesostylartige Struktur mit angrenzenden buccalen Facetten und somit die Neigung einer solchen zu bestimmen.

Hyracotherium und *Propalaeotherium*, beides primitive Vertreter der Hippomorpha, haben in allen drei Zahnpositionen einen ähnlichen Wertebereich. Er liegt zwischen 20° (Median des M1 von *Hyracotherium*) und 25° (Median des M2 für *Propalaeotherium*). Die Werte der anderen Zahnpositionen liegen dazwischen. Bei *Hyracotherium* erfolgt ein leichter Anstieg der Werte vom ersten bis zum dritten Molar. Bei *Propalaeotherium* ist dies nicht der Fall, hier ist der Wert des M1 der niedrigste, dann folgt der Wert des M3 und der höchste Wert ist der des zweiten Molar. *Propalaeotherium* weist am M1 und am M2 jeweils einen Extremwert auf, der zum gleichen Stück gehört (119 *Propalaeotherium parvulum* 65° und 72°). Außerdem finden wir bei dieser Gattung generell eine breitere Variation innerhalb der Werte als bei *Hyracotherium*, sichtbar gemacht durch die deutlichere Ausprägung der Whisker. Auch *Meshippus*, als abgeleiteter Vertreter der Equidae, weist für den Neigungswinkel niedrige Werte auf, die denen der primitiven Hippomorpha ähnlich sind. Am M2 besitzt *Meshippus* einen Neigungswinkel von 23° . Für den M1 gibt es einen Ausreißerwert, dieser liegt bei 28° (224 *Meshippus bairdii* $27,7^\circ$). Außerdem ist hier der niedrigste aller Mediane am M1 zu finden (18°), dieser kennzeichnet die untere Grenze der grauen Box, die die Spannweite der Mediane aller Gattungen und Zahnpositionen eingrenzt. Wie bei *Hyracotherium* ist hier ein Anstieg der Werte vom ersten bis zum dritten Molar zu finden. *Anchitherium*, ebenfalls ein abgeleiteter Vertreter der Equidae, zeigt eine

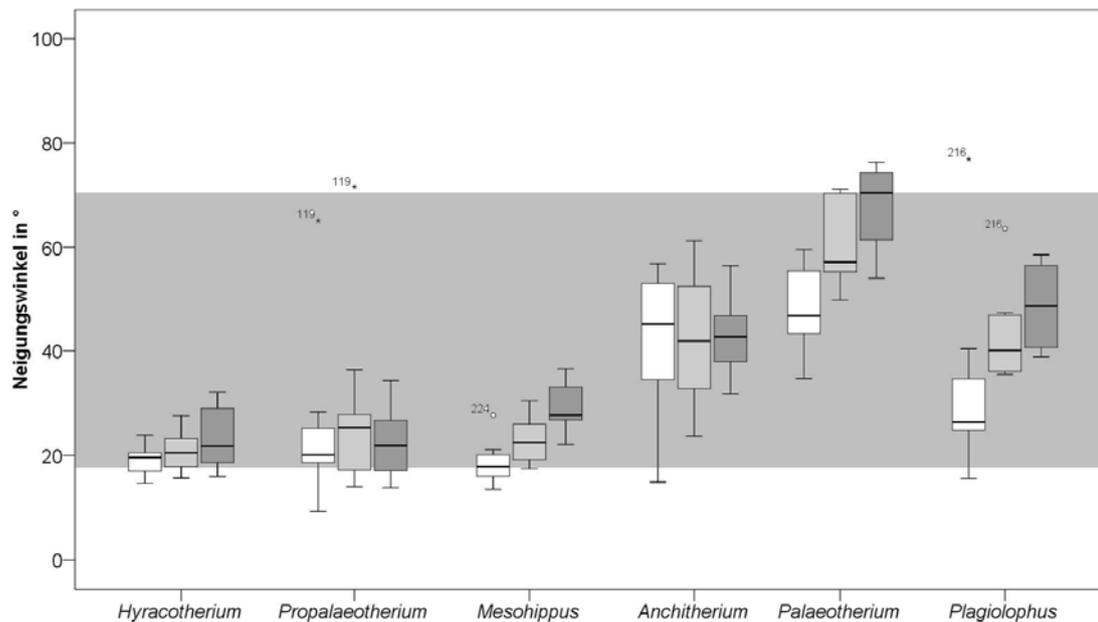


Abb.20: Gruppierter Boxplot für die Messung des Neigungswinkels des Mesostyls. Der graue Kasten innerhalb des Boxplots symbolisiert die Spannweite der Mediane unabhängig von Gattung oder Zahnposition (63°), ein Kreis markiert Ausreißerwerte, ein Stern Extremwerte.

deutliche Tendenz, sich in allen drei Zahnpositionen von den oben beschriebenen Gattungen durch höhere Werte zu unterscheiden. Am M2 beträgt der Neigungswinkel 42°, er repräsentiert den niedrigsten Wert innerhalb der Zahnpositionen der Gattung. Der höchste Wert ist am ersten Molar zu finden, der niedrigste am dritten Molar. Generell liegen aber die Mediane aller drei Zahnpositionen dicht beieinander. Es gibt allerdings zum Teil Überschneidungen der Werte von *Anchitherium* und den oben beschriebenen Gattungen. Dies wird dargestellt durch die langen Whisker am Boxplot und gilt besonders für den M1, aber auch den M2. Bei den Interquartilbereichen allerdings gibt es eine solche Überschneidung nur vom M3 von *Meshippus* und vom M2 von *Anchitherium*. Einen signifikanten Unterschied gibt es laut Varianzanalyse und Post-Hoc-Test am dritten Molar von *Anchitherium* zu *Hyracotherium* ($p=0,005$) und zu *Propalaeotherium* ($p = 0,003$).

Palaeotherium und *Plagiolophus*, beides abgeleitete Vertreter der Palaeotheriidae, sind ebenfalls durch ihre höheren Werte des Neigungswinkels von den Gattungen *Hyracotherium*, *Meshippus* und *Propalaeotherium* deutlich zu trennen. Jedoch treten auch hier, ähnlich wie bei *Anchitherium* und den drei oben genannten Gattungen Überschneidungen auf. Diese betreffen bei *Palaeotherium* nicht den Interquartilbereich; bei *Plagiolophus* betreffen sie lediglich den Interquartilbereich des M1, der sich mit Zahnpositionen aller drei Gattungen überschneidet. Mit *Anchitherium* kommen stärkere Überschneidungen vor, da sich hier ähnlich hohe Werte finden. *Palaeotherium* und

Plagiolophus fallen durch die ausgeprägte Staffelung der Werte auf, die sonst bei keiner anderen Gattung zu finden ist. Hier ist jeweils der erste Molar deutlich die Zahnposition mit dem geringsten Wert, der zweite Molar liegt von den Werten her mittig und der dritte Molar weist den höchsten Wert des Medians auf. Bei beiden Gattungen ist am ersten Molar die am stärksten ausgeprägte Streuung der Werte zu finden, dies wird deutlich durch die langen Whisker im Diagramm. Für *Palaeotherium* ist der Median des Neigungswinkels am ersten Molar 47° , für den zweiten 57° und den dritten 71° . Der dritte Molar repräsentiert hier den höchsten aller Werte und bildet die Obergrenze für den grauen Kasten, der die Spannweite der Mediane aller Gattungen und Zahnpositionen anzeigt. *Palaeotherium* unterscheidet sich am ersten Molar signifikant von *Hyracotherium* ($p=0,033$), *Mesohippus* ($p=0,020$) und *Propalaeotherium* ($p=0,029$). Auch am zweiten Molar sind die gleichen Gattungen signifikant voneinander unterschiedlich, jede von ihnen höchst signifikant ($p=0,001$). Für den dritten Molar gilt das gleiche wie für den zweiten, hier kommen jedoch als weitere Gattungen für signifikante Unterschiede *Anchitherium* ($p=0,004$) und *Plagiolophus* ($p=0,031$) hinzu.

Plagiolophus besitzt am M1 einen Neigungswinkel von 26° , am M2 von 40° und am M3 von 49° . Am ersten Molar findet sich ein Extremwert, am zweiten ein Ausreißerwert; beide stammen vom gleichen Stück (216 *Plagiolophus fraasi* 77°). Diese Gattung unterscheidet sich am ersten Molar von keiner anderen Gattung signifikant. Am zweiten Molar jedoch treten signifikante Unterschiede zu *Hyracotherium* ($p=0,003$) und *Mesohippus* ($p=0,005$) auf. Am dritten Molar werden diese noch deutlicher, so treten zu *Mesohippus* ($p=0,013$) und *Palaeotherium* ($p=0,031$) signifikante Unterschiede auf, zu *Hyracotherium* ($p=0,001$) und *Propalaeotherium* ($p=0,001$) höchst signifikante.

Generell sind also die primitiven Vertreter der Hippomorpha mit flachen Neigungswinkeln ausgestattet. Dies gilt auch für *Mesohippus*, einem Vertreter der abgeleiteten Equidae. Die restlichen abgeleiteten Formen zeichnen sich durch recht steile Neigungswinkel aus. Die abgeleiteten Palaeotheriidae heben sich hiervon wiederum durch die ausgeprägte Staffelung ihrer Werte ab.

Die detaillierten Daten für die Messungen des Neigungswinkels und die dazugehörige Statistik sind im Anhang (Tab.A1, A8 und A9) aufgeführt.

3.3 Schneidkantenlängen-Index

Ein gruppierter Boxplot (Abb.21) für den Schneidkantenlängen-Index verschafft zunächst einen Überblick über die gemessenen Werte. Die als Außengruppe fungierende Gattung *Phenacodus* ist nicht mit in diese Messung eingeflossen, da hier, im Gegensatz zu den untersuchten Gattungen der Hippomorpha, keine buccalen Schneidkanten vorhanden sind und diese dementsprechend nicht zu messen waren. Der graue Kasten bezeichnet die Spannweite aller Mediane unabhängig von Gattung und Zahnposition. Er beträgt im Fall des SKL-Index 0,7. Auffällig ist, dass alle Gattungen einen Schneidkantenlängen-Index von über 1 besitzen. Einige Gattungen scheinen durch diese Messung differenzierbar zu sein und unterscheiden sich durch verschieden hohe Wertebereiche. *Hyracotherium*, ein primitiver Vertreter der Hippomorpha, ist im unteren Wertebereich angesiedelt und besitzt am M2 einen Median von 1,23. Die Werte steigen hier vom ersten Molar bis hin zum dritten allmählich an. Der M1 bei *Hyracotherium* besitzt den niedrigsten aller gemessenen SKL-Indices mit einem Wert von 1,13 und definiert den unteren Rand des grauen Kastens und somit der Spannweite aller Gattungen und Zahnpositionen innerhalb der Mediane. Dieser erste Molar von *Hyracotherium* unterscheidet sich laut Varianzanalyse und Post-Hoc-Test höchst

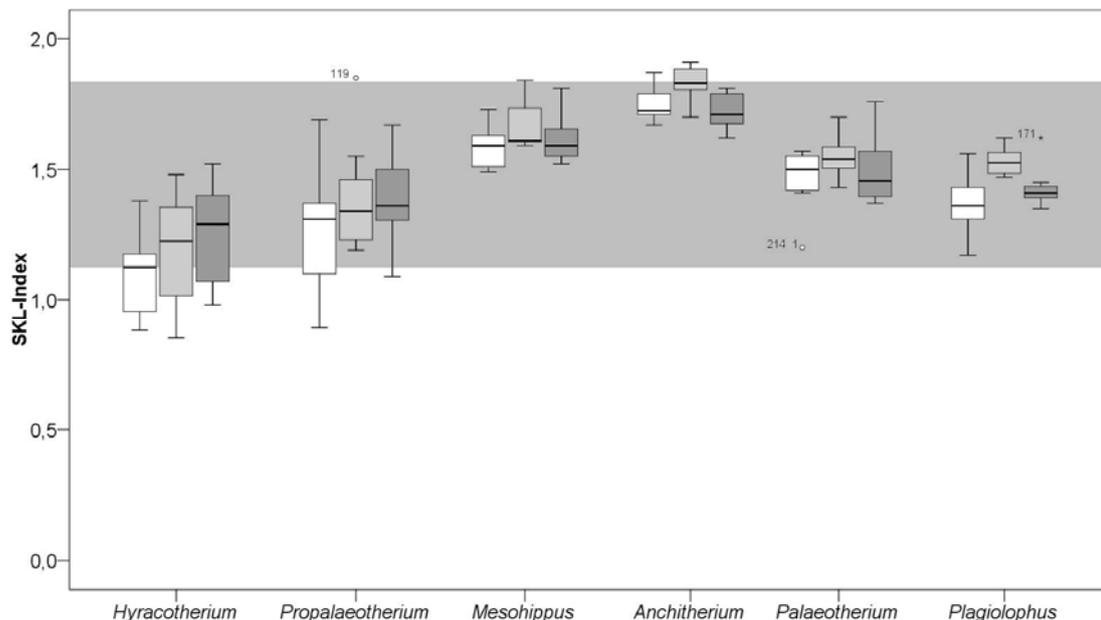


Abb.21: Gruppierter Boxplot für den Schneidkantenlängen-Index. Der graue Kasten innerhalb des Boxplots symbolisiert die Spannweite der Mediane unabhängig von Gattung oder Zahnposition (0,7 Einheiten), ein Kreis markiert Ausreißerwerte, ein Stern Extremwerte.

signifikant von den ersten Molaren von *Anchitherium* und *Mesohippus* ($p > 0,000$) und signifikant von den ersten Molaren von *Palaeotherium* ($p = 0,005$) und *Plagiolophus* ($p = 0,029$). Der M2 unterscheidet sich von den gleichen Gattungen signifikant wie der M1, nur mit einer unterschiedlichen Irrtumswahrscheinlichkeit (zu *Mesohippus* $p = 0,003$; zu *Anchitherium* $p < 0,000$; zu *Palaeotherium* $p = 0,026$; zu *Plagiolophus* $p = 0,040$). Der M3 von *Hyracotherium*, der einen Indexwert von 1,29 besitzt, unterscheidet sich durch die allmählich ansteigenden Werte nur vom M3 von *Mesohippus* ($p = 0,005$) und *Anchitherium* ($p = 0,001$) signifikant. Somit zeigt sich, dass sich *Hyracotherium* zumindest beim ersten und zweiten Molar signifikant von allen anderen Vertretern der Hippomorpha unterscheidet, außer von *Propalaeotherium*: Am dritten Molar besteht dieser signifikante Unterschied nur zu den abgeleiteten Equidae. *Propalaeotherium*, der ebenfalls als primitiver Vertreter angesehen werden kann, besitzt die Tendenz zu etwas höheren Werten als *Hyracotherium*, jedoch ist auch hier ein Anstieg vom M1 zum M3 zu finden, wenn auch schwächer. Besonders am M1 fällt die große Spannweite der Werte auf, angezeigt durch die ausgeprägten Whisker am Boxplot, der Median beträgt hier 1,31. Er unterscheidet sich dennoch signifikant bzw. höchst signifikant vom ersten Molar von *Mesohippus* ($p = 0,008$) und *Anchitherium* ($p < 0,000$). Am M2 finden wir einen Indexwert von 1,34, der sich von den gleichen Gattungen signifikant bzw. höchst signifikant unterscheidet wie der erste Molar (zu *Mesohippus* $p = 0,003$, zu *Anchitherium* $p < 0,000$). Ein Ausreißer ist an dieser Zahnposition vorhanden (119 *Propalaeotherium parvulum*: 1,85). Für den M3 (1,36) gilt das Gleiche (zu *Mesohippus* $p = 0,04$; zu *Anchitherium* $p = 0,001$), jedoch ist die Irrtumswahrscheinlichkeit etwas höher als bei den anderen beiden Zahnpositionen. Man kann hier also an jeder Zahnposition signifikante Unterschiede zu den abgeleiteten Equidae finden. Beide oben beschriebenen Gattungen sind die jeweils primitiven Vertreter der zwei untersuchten Familien und weisen insgesamt gesehen auch die am stärksten ausgeprägten Interquartilbereiche für jede Zahnposition auf. Bei den im Folgenden besprochenen Gattungen sind diese eher gering. Die nächst höheren Werte des SKL-Index weisen die Gattungen *Palaeotherium* und *Plagiolophus* auf, beide gelten als abgeleitete Vertreter der Familie der Palaeotheriidae. *Palaeotherium* zeigt am M1 einen SKL-Index von 1,50 und unterscheidet sich hiermit außer von *Hyracotherium* (s.o.) nur von *Anchitherium* signifikant ($p = 0,008$). Der höchste SKL-Index der Gattung ist am M2, mit einem Wert von 1,54 zu finden, der signifikante Unterschiede besteht zu den gleichen Gattungen wie am M1, zu *Anchitherium* ist er höchst signifikant

($p < 0,000$). Der M3 besitzt den niedrigsten Wert dieser Gattung (1,46) und unterscheidet sich lediglich vom M3 von *Anchitherium* signifikant ($p = 0,023$). Ein Ausreißerwert ist am ersten Molar vorhanden (214_1 *P. curtum*: 1,20), dessen Median liegt zwischen den beiden anderen Zahnpositionen (1,50). Generell liegen auch die Mediane von *Palaeotherium* bei den einzelnen Zahnpositionen recht dicht beieinander. Auch bei *Plagiolophus* ist der M2 die Zahnposition mit dem höchsten Index, er liegt hier bei 1,53 und unterscheidet sich außer von *Hyracotherium* höchst signifikant zu *Anchitherium* ($p = 0,000$) und signifikant zu *Mesohippus* ($p = 0,015$). Der M1 weist in diesem Fall den niedrigsten gemessenen Wert auf (1,36) und unterscheidet sich von den gleichen Gattungen wie der M2 außer *Mesohippus* signifikant bzw. höchst signifikant, nur mit zum Teil anderen Irrtumswahrscheinlichkeiten (zu *Hyracotherium* s.o.; zu *Anchitherium* $p < 0,000$). Der M3 liegt mittig (1,41) und unterscheidet sich von *Mesohippus* signifikant ($p = 0,031$) und *Anchitherium* höchst signifikant ($p < 0,000$). Die Streuung der Mediane der verschiedenen Zahnpositionen ist deutlicher ausgeprägt als bei *Palaeotherium*. Ein Extremwert ist am M3 zu finden (171 *P. annectens*: 1,62), der ansonsten einen sehr kleinen Interquartilbereich aufweist. Die höchsten gemessenen Werte für den Schneidkantenlängen-Index finden wir bei den abgeleiteten Equidae *Mesohippus* und *Anchitherium*. Der M2 von *Anchitherium* weist den höchsten aller gemessenen SKL-Indices mit 1,83 auf. Hiermit bildet dieser Wert auch die obere Begrenzung des grauen Kastens der die Spannweite anzeigt. Der M3 ist der niedrigste Wert dieser Gattung, der M1 ist mittig angesiedelt. *Anchitherium* weist zu allen Gattungen außer *Mesohippus* in jeder Zahnposition signifikante bzw. höchst signifikante Unterschiede auf und differenziert sich so deutlich von ihnen. *Mesohippus* weist generell etwas niedrigere Werte auf, am M2 beträgt der SKL-Index 1,61. Auch hier ist der M3 der Zahn mit dem niedrigsten SKL-Index, der M1 liegt dazwischen. Auch *Mesohippus* differenziert sich durch die Varianzanalyse deutlich von den primitiven Vertretern und am ersten und dritten Molar auch von *Plagiolophus*.

Die primitiven Vertreter beider Familien weisen, wie schon oben erwähnt, einen allmählichen Anstieg der Werte vom ersten bis zum dritten Molar auf. Alle anderen gemessenen Gattungen, die zu den weiter abgeleiteten Formen gezählt werden können, weisen am M2 den höchsten Wert auf, mal in der Kombination mit dem niedrigsten Wert am ersten Molar und mal in der Kombination mit dem niedrigsten Wert am dritten Molar. Die abgeleiteten Formen und hier speziell die Vertreter der Equidae weisen die höchsten Werte für den SKL-Index auf.

Alle gemessenen Werte und die dazugehörige Statistik der Schneidkantenlängen und des Index sind im Anhang (Tab.A1, A10 und A11) aufgeführt.

3.4 Eintrittswinkel

Um einen Überblick über die Daten zu bekommen, zeigt Abb.22 einen gruppierten Boxplot mit sämtlichen Werten aller Zahnpositionen und Gattungen. Die gemessenen Werte der unterschiedlichen Gattungen zeigen wenig aussagekräftige Unterschiede und differenzieren diese nicht deutlich voneinander. Es fällt auf, dass es viele Ausreißer und Extremwerte gibt. Der graue Kasten umfasst den jeweils höchsten und niedrigsten aller Mediane und zeigt so eine Spannweite an, die unabhängig von Gattung und Zahnposition ist. Sie beträgt 36° und ist somit deutlich geringer als die Spannweite aller Mediane der Neigungswinkel (Abb.20). Auch bei dieser Messung konnte die Gattung *Phenacodus* nicht berücksichtigt werden, da morphologisch keine mesostylartige Struktur ausgemacht werden kann, die vergleichbar mit den anderen Gattungen ist. Generell liegen die Werte der einzelnen Zahnpositionen Taxa übergreifend dicht beieinander. Die Spannweite der Mediane des ersten Molar liegt bei 8° (niedrigster Wert 61° *Plagiolophus*, höchster Wert 69° *Mesohippus*), am zweiten bei 13°

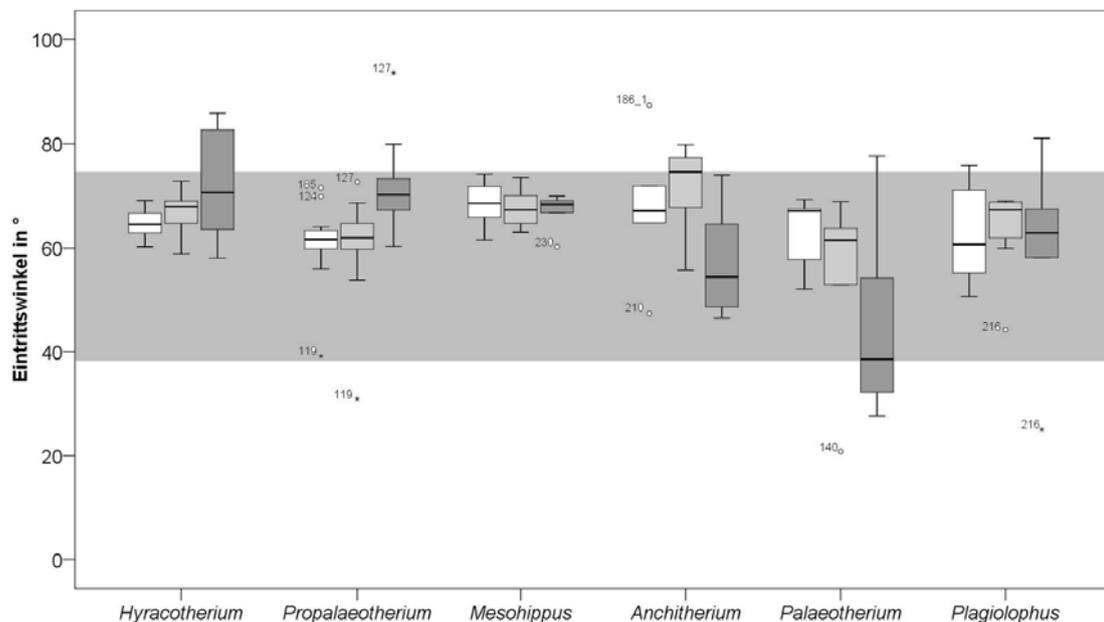


Abb.22: Gruppiertes Boxplot für den Eintrittswinkel des Unterkiefers. Der graue Kasten innerhalb des Boxplots symbolisiert die Spannweite der Mediane unabhängig von Gattung oder Zahnposition (36°), ein Kreis markiert Ausreißerwerte, ein Stern Extremwerte.

(niedrigster Wert 62° *Palaeotherium*, höchster Wert 75° *Anchitherium*) und am dritten Molar bei 32° (niedrigster Wert 39° *Palaeotherium*, höchster Wert 71° *Hyracotherium*). Auch ohne den stark hervorstechenden Wert am M3 von *Palaeotherium* kann man hier die größte Spannweite finden (16°). Dazu ist hervorzuheben, dass die Daten von *Palaeotherium* am M3 nicht nur den niedrigsten Median aufweisen, sondern auch den größten Interquartilbereich und die größte Spannweite, beides zeigt die große Variation innerhalb der Werte.

Hyracotherium und *Mesohippus* liegen jeweils innerhalb ihrer Zahnposition als auch bei ihren Werte untereinander recht nah beieinander. Der Median für den M2 liegt bei *Hyracotherium* bei 68°, für *Mesohippus* bei 67°. Bei *Hyracotherium* findet man einen Anstieg der Werte für die Zahnpositionen von M1 zu M3, bei *Mesohippus* ist dies nicht der Fall, hier ist der M2 der niedrigste und der M3 der höchste Wert. *Mesohippus* weist am M3 einen Ausreißerwert auf (230 *Mesohippus* sp. 63°). Ebenfalls in diesem Wertebereich befindet sich *Propalaeotherium*, wenn auch hier eine größere Differenz der Werte der unterschiedlichen Zahnpositionen auftritt als bei den beiden anderen Gattungen. Der Median des M2 beträgt hier 62°. Auch hier ist ein leichter Anstieg der Werte vom ersten Molar bis hin zum dritten zu finden, wo der deutlich höchste Wert vorkommt. Bei dieser Gattung finden sich die meisten Ausreißer (M1: 185 *P.* sp. 72°, 124 *P. parvulum* 70°; M2: 127 *P. helveticum* 94°) und Extremwerte (M1 und M2: 119 *P. parvulum*; M3: 127 *P. helveticum*). *Plagiolophus* ist ebenfalls im gleichen Wertebereich zu finden wie die bisher erwähnten Gattungen und ähnelt in der Spannbreite der Zahnposition *Propalaeotherium*. Der Median für den Eintrittswinkel am zweiten Molar beträgt hier 64°, wobei der M2 den höchsten und der M1 den niedrigsten Wert markiert. Am M2 ist ein Ausreißer zu finden, am M3 ein Extremwert, beide entstammen dem gleichen Stück (216 *P. fraasi* 44° und 25°).

Bei *Anchitherium* und *Palaeotherium* sind die größten Unterschiede zwischen den einzelnen Zahnpositionen zu beobachten. *Anchitherium* besitzt am M1 einen Eintrittswinkel von 67°, am M2 von 75° und am M3 von 55°. Der M1 zeigt zwei Ausreißer (186_1 *A.* sp.: 87°; 210 *A. aurelianense aurelianense*: 48°). Der M2 weist den höchsten gemessenen Eintrittswinkel aller Gattungen und Zahnpositionen vor und markiert die obere Grenze des grauen Kastens. *Palaeotherium* zeigt einen Abfall der Werte vom ersten Molar (67°) über den zweiten (62°) bis hin zum dritten (39°). Es kommt ein Ausreißer am M2 vor (140 *P.* sp. 21°). Bei beiden Gattungen fallen die ausgeprägten Interquartilbereiche am M3 und die langen Whisker an den Boxen auf.

Diese Tendenz ist bei den meisten Gattungen zu beobachten. Die Varianzanalyse und ein anschließender Post-Hoc-Test zeigen, dass es keinerlei signifikante Unterschiede zwischen den gemessenen Werten gibt. Dies entspricht dem erwarteten Ergebnis, da die Daten tendenziell große Ähnlichkeiten aufweisen.

Da es, wie schon erwähnt, keine großen Unterschiede der Werte zwischen den Gattungen gibt und diese weder in Bezug auf die Gattung noch auf die Familie unterscheidbar zu sein scheinen, ist es eine Möglichkeit, die Eintrittswinkel zusammenfassend für die einzelnen Gattungen zu betrachten und dann die Spannweiten und Interquartilbereiche zu interpretieren. Aus diesen Überlegungen ergibt sich ein zweiter Boxplot, der in Abb.23 dargestellt ist. Die Mediane aller drei Zahnpositionen sind fast identisch, für den M1 64° , den M2 65° und den M3 66° . Die Interquartilbereiche liegen hier bei 8° für den M1, 9° für den M2 und 14° für den M3 und unterscheiden sich hiermit kaum von den Interquartilbereichen, die für die einzelnen Gattungen gebildet werden konnten. Es ist also durchaus möglich die Gattungen zusammenzufassen, da es kaum Unterschiede gibt. Jedoch wird auch hier sichtbar, dass der dritte Molar derjenige Zahn ist, der wohl tendenziell den größten Interquartilbereich und die längsten Whisker besitzt sowie Ausreißer und Extremwerte. Diese Ausreißer und Extremwerte sind bei dem zusammengefassten Boxplot generell deutlicher ausgeprägt. Am M1 finden wir drei Ausreißer (186 *Anchitherium* sp.: 87° , 210 *Anchitherium aurelianense aurelianense*: 48° , 119 *Propalaeotherium parvulum*: 39°), am M2 einen Ausreißer (216 *Plagiolophus fraasi*: 44°) und zwei Extremwerte

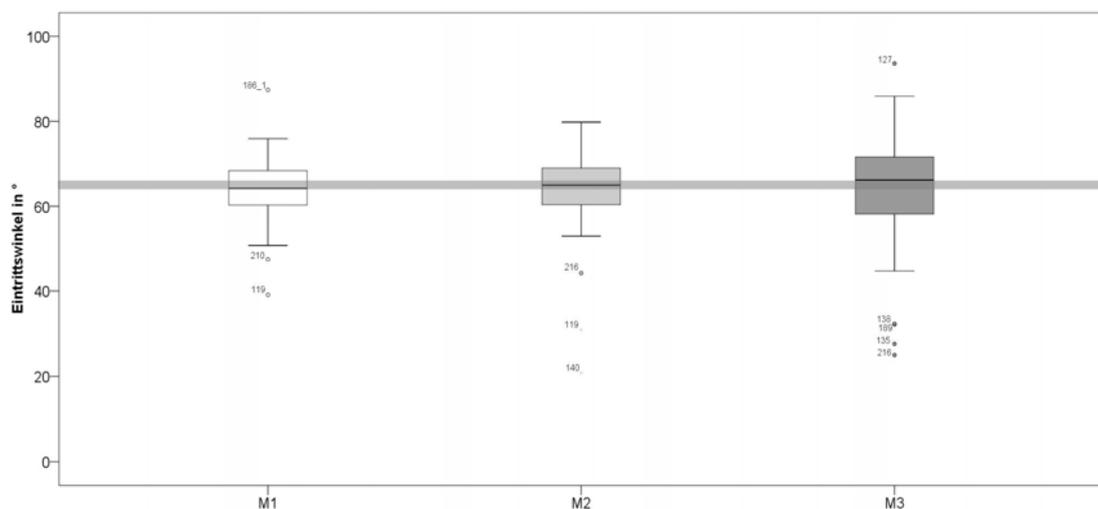


Abb.23: Gruppierter Boxplot für den Eintrittswinkel des Unterkiefers für alle Gattungen zusammen. Der graue Kasten innerhalb des Boxplots symbolisiert die Spannweite der Mediane unabhängig von der Zahnposition (2°), ein Kreis markiert Ausreißerwerte, ein Stern Extremwerte.

(119 *Propalaeotherium parvulum*: 31°; 140 *Palaeotherium*: sp. 21°) und am M3 fünf Ausreißer (127 *Propalaeotherium helveticum*: 94°; 138 *Palaeotherium renivieri*: 32°; 189 *Palaeotherium curtum frohnstettense* 32°; 135 *Palaeotherium* sp. 28°; 216 *Plagiolophus fraasi* 25°). Diese vielen „unpassenden“ Werte spiegeln allerdings auch die Uneinheitlichkeit der Werte von zumindest einigen Stücken wider.

Die Messwerte für die Eintrittswinkel und alle Werte der Statistik sind im Einzelnen im Anhang (Tab.A1, A5, A6 und A7) aufgeführt.

3.5 Höhenvergleich

Der Höhenvergleich wurde auf 46 zweite Molaren angewandt und wenn möglich zusätzlich auch auf Zahnreihen. Durch die relative Skalierung sind die unterschiedlichen morphologischen Ausprägungen deutlich sichtbar. Mit der vereinfachten Darstellung in den Balkendiagrammen aus den Ergebnissen für die Stufenzählungen ist es nun möglich, die Höhenmodelle innerhalb einer Gattung auf recht einfache Weise zu mitteln. Die Originalabbildungen der Höhenmodelle werden bei der Beschreibung allerdings immer mit berücksichtigt. Dies gilt im Besonderen für die Untersuchung der Höhenmodelle der ganzen Zahnreihe, für die keine Balkendiagramme erstellt wurden, da die Stichproben zu gering ausfielen. Es wurde hier für jede Gattung eine typische Zahnreihe zur Darstellung ausgewählt.

Es ist deutlich zu erkennen, dass die Außengruppe *Phenacodus* (Abb.24A) das einzige Taxon ist, bei dem die Höhe der lingualen Höcker, die Höhe der buccalen tendenziell übersteigt, die buccale Höhe liegt hier bei 5, die linguale bei 6 Einheiten. Die Trennung der buccalen und lingualen Höcker scheint hier eher auf gleicher Höhe stattzufinden, nämlich bei Stufe 4. Bei den primitiven Hippomorpha *Hyracotherium* und *Propalaeotherium* (Abb.24C und E) findet sich buccal das gleiche Bild wie bei *Phenacodus*. Im Gegensatz zu diesem erfolgt jedoch bei den primitiven Formen der Hippomorpha die Trennung der lingualen Höcker früher, bei *Hyracotherium* in Stufe 3, bei *Propalaeotherium* bei 2,5. Die Höhen der lingualen Höcker sind bei *Hyracotherium* auf der gleichen Stufe wie die buccalen, bei *Propalaeotherium* eine Stufe niedriger, bei 4. Bei *Propalaeotherium* ist deutlich zu erkennen, dass die linguale Höckerhöhe auf der gleichen Stufe ist wie die Trennung der buccalen Höcker. Die abgeleiteten Equidae setzten die Trends der primitiven Vertreter fort, diese werden jedoch deutlicher (Abb.25A bis D). Die buccale Höhe zeigt stets den höchsten Wert, er liegt bei

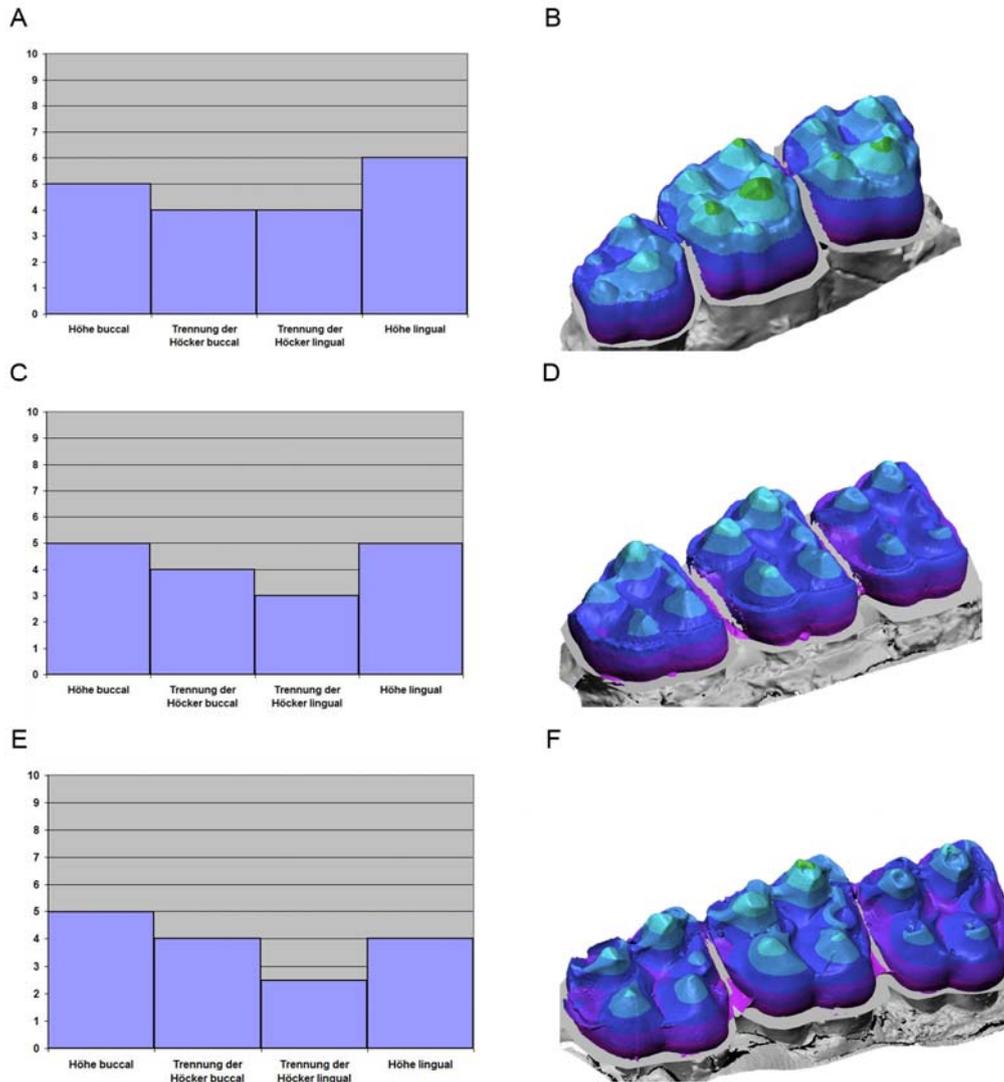


Abb.24: Ergebnisse des Höhenvergleichs im Balkendiagramm und Molarenreihe eines typischen Vertreters. **A** Balkendiagramm mit Medianwerten für *Phenacodus*, **B** exemplarische Zahnreihe von *Phenacodus* (USNM 17855), **C** Balkendiagramm mit Medianwerten für *Hyracotherium*, **D** exemplarische Zahnreihe von *Hyracotherium* (USNM522769), **E** Balkendiagramm mit Medianwerten für *Propalaeotherium*, **F** exemplarische Zahnreihe von *Propalaeotherium* (HLMD Me78).

Mesohippus bei 6, bei *Anchitherium* bei 5 Einheiten. Die Trennung der lingualen Höcker erfolgt auf der niedrigsten aller Stufen, nämlich bei 2 und zeigt damit die niedrigsten Werte aller gemessenen Gattungen. Die Trennung der buccalen Höcker und die linguale Höhe liegen auch hier auf einer Höhe (4), bei *Anchitherium* ist die linguale Höhe mit 3,5 etwas geringer. Die abgeleiteten Palaeotheriidae (Abb.26A und C) zeigen ein ähnliches Bild wie die abgeleiteten Equidae. Der deutliche Unterschied zwischen beiden Taxa ist jedoch der jeweilige Wertebereich. Dieser liegt bei den abgeleiteten Palaeotheriidae in allen gemessenen Parametern höher. Die Höhe der buccalen Seite beträgt bei *Palaeotherium* 7, bei *Plagiolophus* 6,5. Die Trennung der buccalen Höcker

erfolgt darunter (6,5 und 5). Auch hier ist die Trennung der lingualen Höckern die niedrigste zu findende Stufe und liegt bei 3. Die Höhe der lingualen Höcker liegt bei beiden Gattungen bei 5 und damit entweder unter der Trennung der buccalen Höcker (*Palaeotherium*) oder auf gleicher Höhe (*Plagiolophus*). Die hier zu erkennenden Trends sind also zum einen die zunehmende Betonung der buccalen Seite durch deren Erhöhung über die linguale und zum anderen die Absenkung der Basis bei den abgeleiteten Equidae und deren Erhöhung bei den abgeleiteten Palaeotheriidae.

Bei der Betrachtung der gesamten Zahnreihe und den dazugehörigen Höhenmodellen ist es möglich, die Abkautung bei den einzelnen Gattungen zu studieren. *Phenacodus* (Abb.24B), die Außengruppe, zeigt eine recht gleichmäßige Abkautung mit apikaler Abnutzung. Die Höhen werden unwesentlich erniedrigt. *Hyracotherium* (Abb.24D), der primitive Hippomorpha Vertreter der Familie der Equidae, zeigt ein ähnliches Bild, allerdings scheint hier der Verlust der Höhen etwas deutlicher zu sein, wie man am M1 sehen kann. Das gleiche gilt für *Propalaeotherium*, dem primitiven Vertreter der Palaeotheriidae (Abb.24F). Am M2 ist hier einmal eine höhere Stufe als bei dem M3 zu finden. *Mesohippus*, ein abgeleiteter Vertreter der Equidae, zeigt lingual und buccal

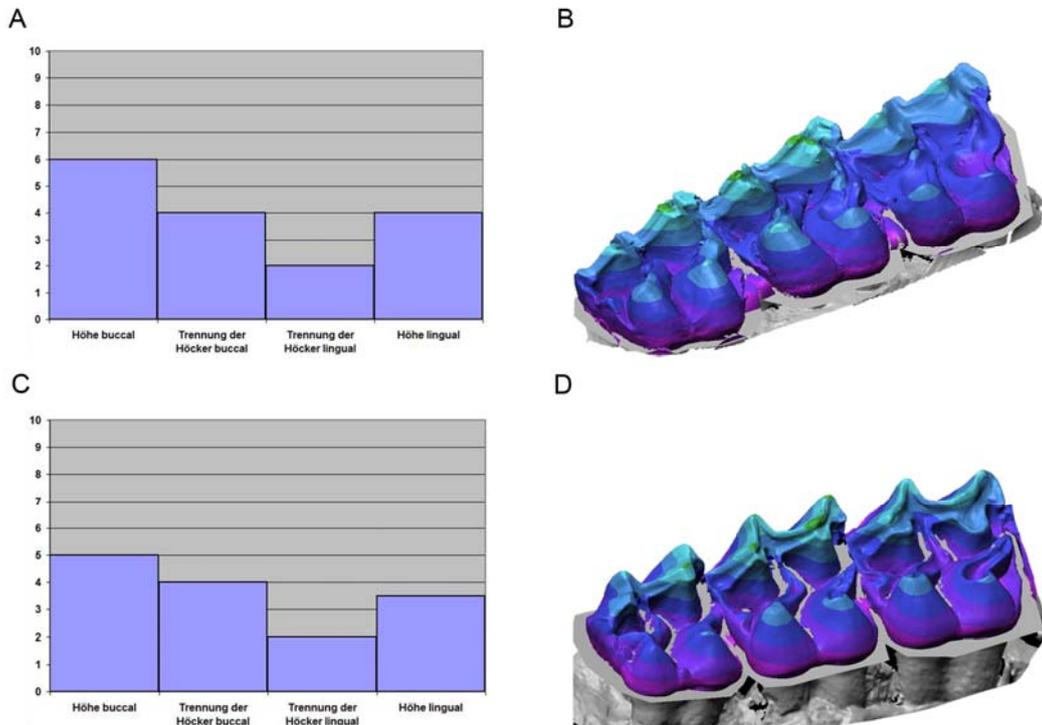


Abb.25: Ergebnisse des Höhenvergleichs im Balkendiagramm und Molarenreihe eines typischen Vertreters. **A** Balkendiagramm mit Medianwerten für *Mesohippus*, **B** Exemplarische Zahnreihe von *Mesohippus* (AMNH o. Nr. (230)), **C** Balkendiagramm mit Medianwerten für *Anchitherium* **D** Exemplarische Zahnreihe von *Anchitherium* (SMNS 13062).

recht deutlich eine Verringerung der Höhen (Abb.25B). Die buccale Seite bleibt dabei stets höher. *Anchitherium* ist *Mesohippus* hierbei sehr ähnlich, jedoch scheint die Erniedrigung der Höhen nicht ganz so ausgeprägt zu sein (Abb.25D). Auch *Palaeotherium*, Vertreter der abgeleiteten Palaeotheriidae, zeigt dieses Muster (Abb.26B), ähnlich wie bei *Propalaeotherium* sind die höchsten Höhen am M2 an der buccalen Seite zu finden. Bei *Plagiolophus* (Abb.26D), ebenfalls ein Vertreter der Palaeotheriidae, ist dies nicht der Fall, hier zeigt sich dieses Muster am M3. Ansonsten scheint die Abkautung recht schnell vonstatten zu gehen, der M1 ist stark erniedrigt und die buccale Seite nicht mehr so deutlich gegenüber der lingualen erhöht wie bei den anderen Zahnpositionen.

Im Anhang (Tab.A3 und A4) sind die Daten der Längen- und Breitenmessungen, die Skalierungsfaktoren und die Stufenzählungen für die einzelnen Stücke aufgeführt.

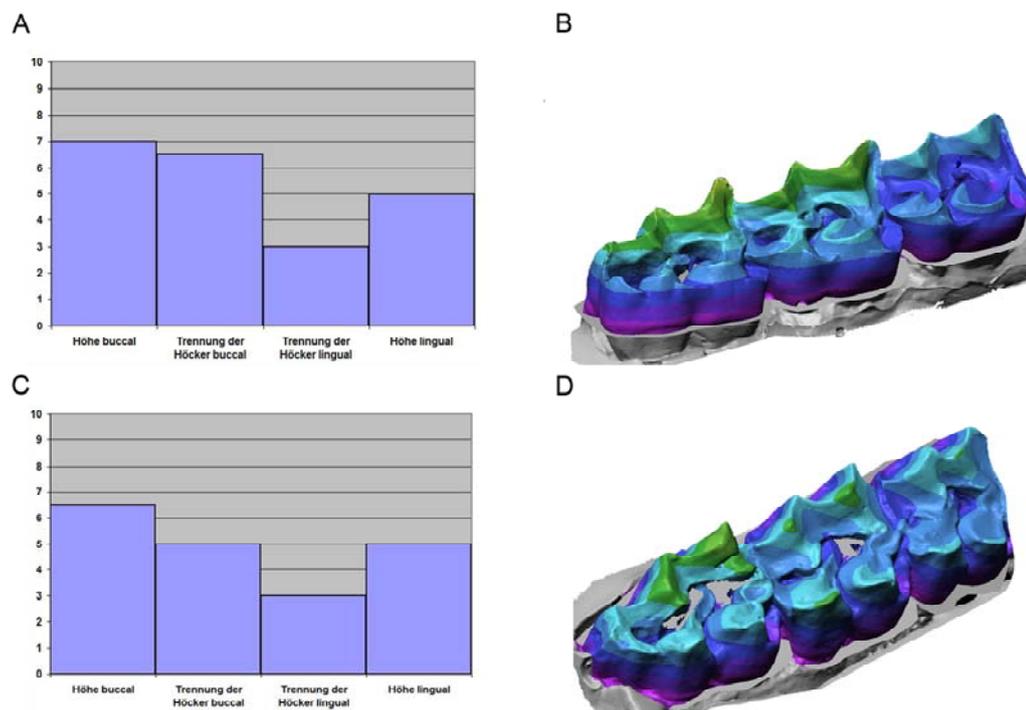


Abb.26: Ergebnisse des Höhenvergleichs im Balkendiagramm und Molarenreihe eines typischen Vertreters **A** Balkendiagramm mit Medianwerten für *Palaeotherium* **B** Exemplarische Zahnreihe von *Palaeotherium* (139) **C** Balkendiagramm mit Medianwerten für *Plagiolophus* **D** Exemplarische Zahnreihe von *Plagiolophus* (168)

3.6 Quantitative Analyse der Attritionsfacetten

Betrachtet man die prozentualen Anteile der verschiedenen Facettengruppen an der Gesamtoberfläche der Facette (Abb.27), können daraus deutliche Tendenzen abgeleitet werden. Zunächst erfolgt die Betrachtung und der Vergleich des Medians des zweiten Molar der verschiedenen Gattungen untereinander. Es fällt hierbei auf, dass alle Gattungen einen Anteil der buccalen Facetten von über 50% besitzen. Bei der Außengruppe *Phenacodus* und dem primitiven Vertreter der Equidae *Hyracotherium* ist dieser Anteil nur knapp darüber (beide 55%). Der primitive Vertreter der Palaeotheriidae *Propalaeotherium* hingegen zeigt etwas deutlicher die Betonung der buccalen Facetten mit einem Anteil von 62% an der Gesamtoberfläche. Bei *Meshippus* und *Anchitherium* als abgeleitete Equidae ist diese Betonung noch etwas deutlicher (71% und 70%). Einen signifikanten Unterschied zwischen den Anteilen der buccalen Facetten kann man hier lediglich zwischen *Meshippus* und *Propalaeotherium* feststellen ($p=0,005$). Eindeutig die auffälligste Betonung der buccalen Facetten haben die abgeleiteten Palaeotheriidae. *Plagiolophus* weist hier einen Wert von 80% auf und unterscheidet sich damit von allen anderen Gattungen außer von *Palaeotherium* und *Anchitherium* innerhalb der buccalen Facetten signifikant bzw. höchst signifikant (zu

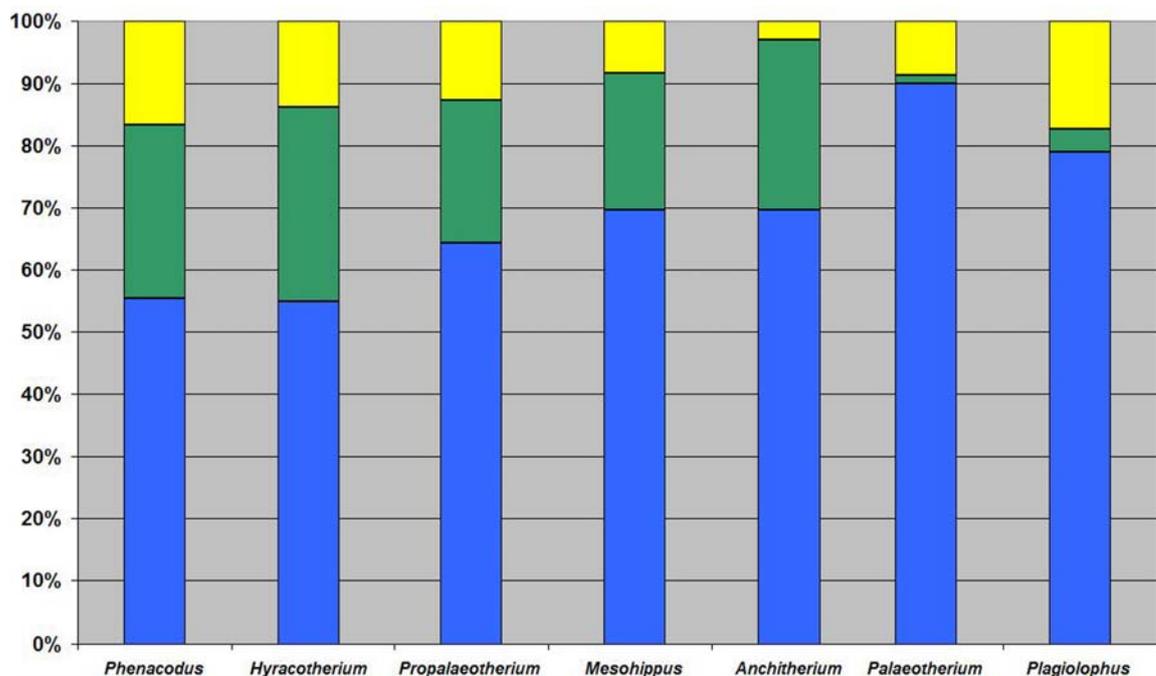


Abb.27: Mediane der prozentualen Anteile der Facettengruppen an der gesamten Facettenoberfläche. blau buccal, grün lingual, gelb zentral

Phenacodus $p=0,045$; zu *Hyracotherium* $p=0,001$; zu *Mesohippus* $p=0,015$; zu *Propalaeotherium* $p=0,000$). *Palaeotherium* besitzt den höchsten Wert aller Gattungen mit 89% und unterscheidet sich hiermit sogar von allen anderen Gattungen außer *Plagiolophus*, das zur selben Familie gehört, signifikant, bzw. höchst signifikant (zu *Phenacodus* $p=0,031$; zu *Hyracotherium* $p=0,001$; zu *Mesohippus* $p=0,000$; zu *Anchitherium* $p=0,007$; zu *Propalaeotherium* $p=0,000$).

Bei der Betrachtung der lingualen Facetten sind sich *Phenacodus* und *Hyracotherium* wiederum recht ähnlich (28% und 31%). Auch *Anchitherium* fällt in diesen Wertebereich (27%). *Propalaeotherium* und *Mesohippus* zeichnen sich durch die Tendenz zu etwas geringeren Werten aus (beide 22%). Sehr deutliche Unterschiede bestehen zu den abgeleiteten Palaeotheriidae. Hier liegt der Anteil für *Plagiolophus* bei 4% und für *Palaeotherium* sogar nur bei 1%. Sie sind anhand der Werte der lingualen Facetten von den anderen untersuchten Gattungen deutlich zu differenzieren. Diese Tendenzen werden durch die Varianzanalyse bestätigt, die bei *Palaeotherium* (zu *Phenacodus* $p=0,037$; zu *Hyracotherium* $p<0,000$; zu *Mesohippus* $p<0,000$; zu *Anchitherium* $p=0,001$; zu *Propalaeotherium* $p<0,000$) und *Plagiolophus* (zu *Phenacodus* $p=0,038$; zu *Hyracotherium* $p<0,000$; zu *Mesohippus* $p<0,000$; zu *Anchitherium* $p=0,001$; zu *Propalaeotherium* $p<0,000$) zu allen anderen Gattungen signifikante bzw. höchst signifikante Unterschiede aufzeigt. Die buccalen und lingualen Facetten differenzieren also sehr deutlich die Palaeotheriidae von den anderen untersuchten Gattungen.

Die zentralen Facetten weisen ebenfalls unterschiedliche Tendenzen auf. Den größten Anteil der zentralen Facetten an der Facettengesamtoberfläche hat *Plagiolophus* (18%), danach folgt mit dem zweithöchsten Wert *Phenacodus* (17%). *Hyracotherium* und *Propalaeotherium* besitzen hier fast identische Werte (14% und 12%), ebenso wie *Mesohippus* und *Palaeotherium* (beide 9%). Den niedrigsten Wert weist *Anchitherium* mit 3% auf. *Anchitherium* ist auch die einzige Gattung, die signifikante Unterschiede zu den zentralen Facetten aufweist. Hierzu gehören die primitiven Vertreter *Hyracotherium* ($p=0,045$) und *Propalaeotherium* ($p=0,002$) und die Vertreter der abgeleiteten Palaeotheriidae *Palaeotherium* ($p=0,010$) und *Plagiolophus* ($p=0,013$). Die deutlichste sichtbare Tendenz ist bei dieser Messung, dass sich die abgeleiteten Palaeotheriidae durch ihr Muster der Facettenverteilung von den restlichen untersuchten Gattungen abheben.

Betrachtet man die einzelnen Gattungen in jeder Zahnposition, kann man Aussagen über

die Veränderungen der Facetten mit der Abkautung treffen. *Phenacodus* (Abb.28A) zeigt vom dritten zum ersten Molar hin, also mit zunehmender Abnutzung der Molaren, eine Vergrößerung der buccalen Facetten und eine Tendenz zur Abnahme der lingualen. Am M3 gibt es geringere buccale als linguale Facettenoberflächen, dies kommt sonst bei keiner anderen Gattung und/oder Zahnposition vor. Die zentralen Facetten bleiben relativ gleich, zeigen aber den höchsten Wert am M2. Bei *Hyracotherium* (Abb.28B) sehen wir ein anderes Bild. Die Facettenverhältnisse vom ersten und zweiten Molar sind sich sehr ähnlich und nur der dritte Molar zeigt eine vergrößerte zentrale und dementsprechend verkleinerte linguale Facette, verglichen mit den beiden anderen Molaren. Die buccalen Facetten bleiben im Prinzip gleich. *Propalaeotherium* (Abb.28C) zeigt ein sehr ähnliches Bild, nur dass hier die zentrale Facette am M3 auf

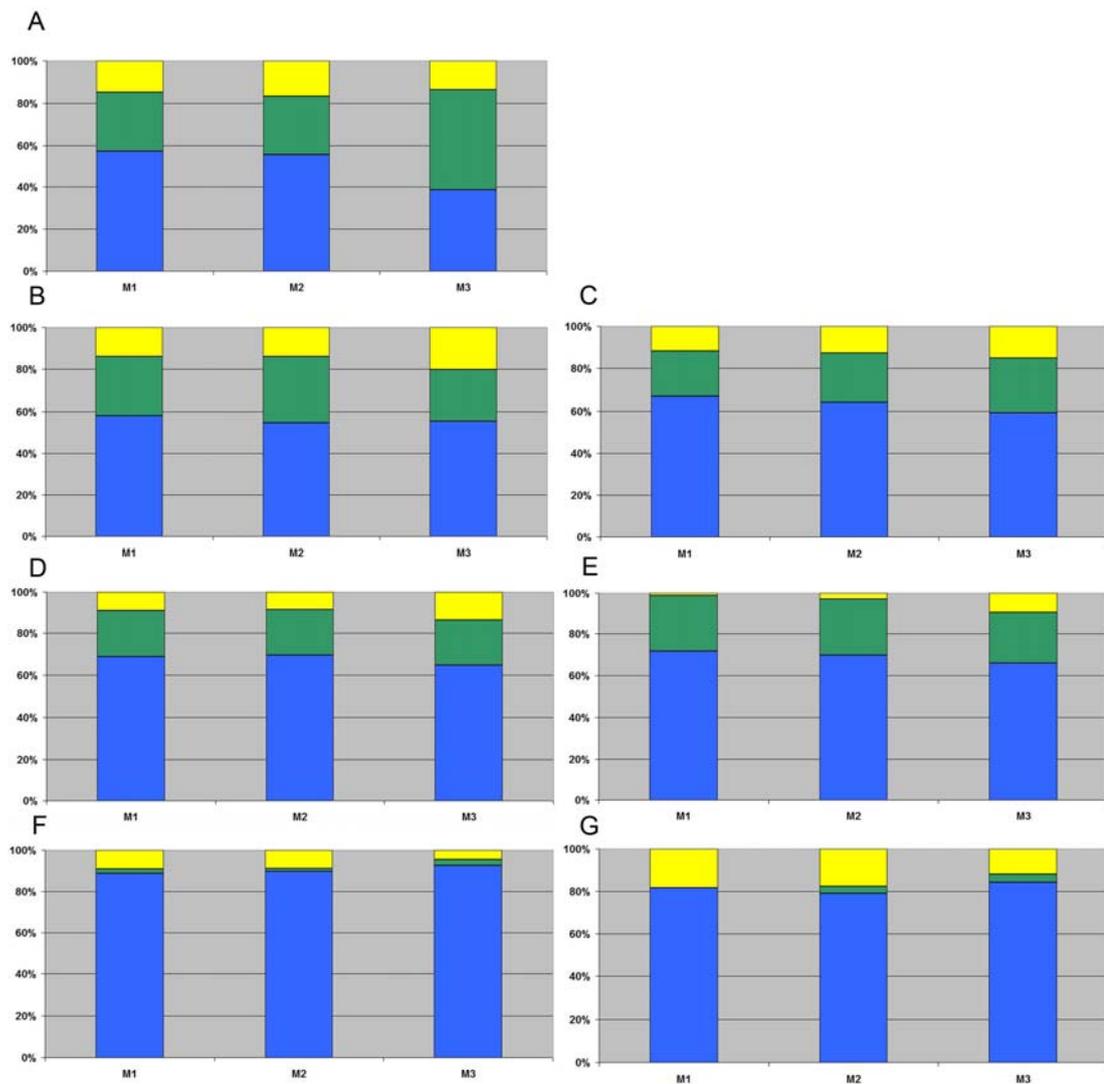


Abb.28: Mediane der prozentualen Anteile der Facettengruppen an der gesamten Facettenoberfläche für die gesamte Zahnreihe einer Gattung. **A** *Phenacodus* **B** *Hyracotherium* **C** *Propalaeotherium* **D** *Meshippus* **E** *Anchitherium* **F** *Palaeotherium* **G** *Plagiolophus*
blau buccal, **grün** lingual **gelb** zentral

Kosten der buccalen Facetten zunimmt. Die buccalen Facetten zeigen eine leichte Tendenz zur Abnahme der Werte zum M3 hin. *Mesohippus* (Abb.28D) zeigt die gleiche Tendenz wie *Propalaeotherium*, nur etwas ausgeprägter. Bei der Gattung *Anchitherium* (Abb.28E) ist eine relativ deutliche Tendenz der zentralen Facetten zur Abnahme in Richtung M1 zu erkennen. Eine Tendenz zur Zunahme in diese Richtung zeigt allerdings die buccale Facette. Dieselbe Tendenz ist auch bei den lingualen Facetten zu finden, hier jedoch nur schwach. Mit der Abkautung verstärkt sich also die ohnehin vorhandene Tendenz die zentrale Facettengruppe zu verkleinern. *Palaeotherium* (Abb.28F) zeigt vom M3 zum M1 hin eine Abnahme der buccalen Facetten und eine Zunahme der zentralen Facetten. Die lingualen Facetten bleiben recht gleich, zeigen jedoch am zweiten Molar den geringsten Wert. Auch hier scheinen sich die generell vorhandenen Tendenzen mit der Abkautung noch zu verstärken. *Plagiolophus* (Abb.28G) zeigt die buccalen und lingualen Facetten betreffend die gleichen Tendenzen wie *Palaeotherium*. Die lingualen Facetten scheinen hier jedoch auch zum ersten Molar hin abzunehmen, an diesem sind sie völlig abwesend. Damit finden wir auch hier bei zunehmender Abkautung eine Verstärkung der Trends, in diesem Fall die völlige Reduzierung der lingualen Facettengruppe.

Im Anhang (Tab.A2, A12, A13, A14 und A15) sind die Daten der Flächenmessungen und prozentualen Anteile der Facettengruppen aufgeführt.

3.7 Reliefkompass

Die Analyse der Attritionsfacetten mithilfe des Reliefkompasses zeigt einige deutliche Trends (Abb.29). Am augenscheinlichsten ist hier die Veränderung der Ausrichtung der zentralen Facetten, die den Phase II Facetten entsprechen. Auch die buccalen und lingualen Facetten zeigen Veränderungen in der Ausrichtung, sowie in der Steilheit. Dies wird im Folgenden genauer beschrieben. Zu beachten ist, dass es sich bei den erstellten Reliefkompassen um Beschreibungen einzelner Individuen handelt und nicht um Mittelwerte für einzelnen Gattungen.

Bei der Außengruppe *Phenacodus* (Abb.29A) sind die zentralen Facetten, die die Phase II repräsentieren, sehr flach ausgeprägt; sie zeigen nur eine sehr schwache Neigung in Richtung distobuccal. Die Fac10 ist hierbei sehr viel stärker Richtung buccal ausgerichtet und auch ein wenig flacher als die Fac5. Bei der lingualen und buccalen Facettengruppe sind zwei Hauptrichtungen festzustellen. Die distolinguale Gruppe ent-

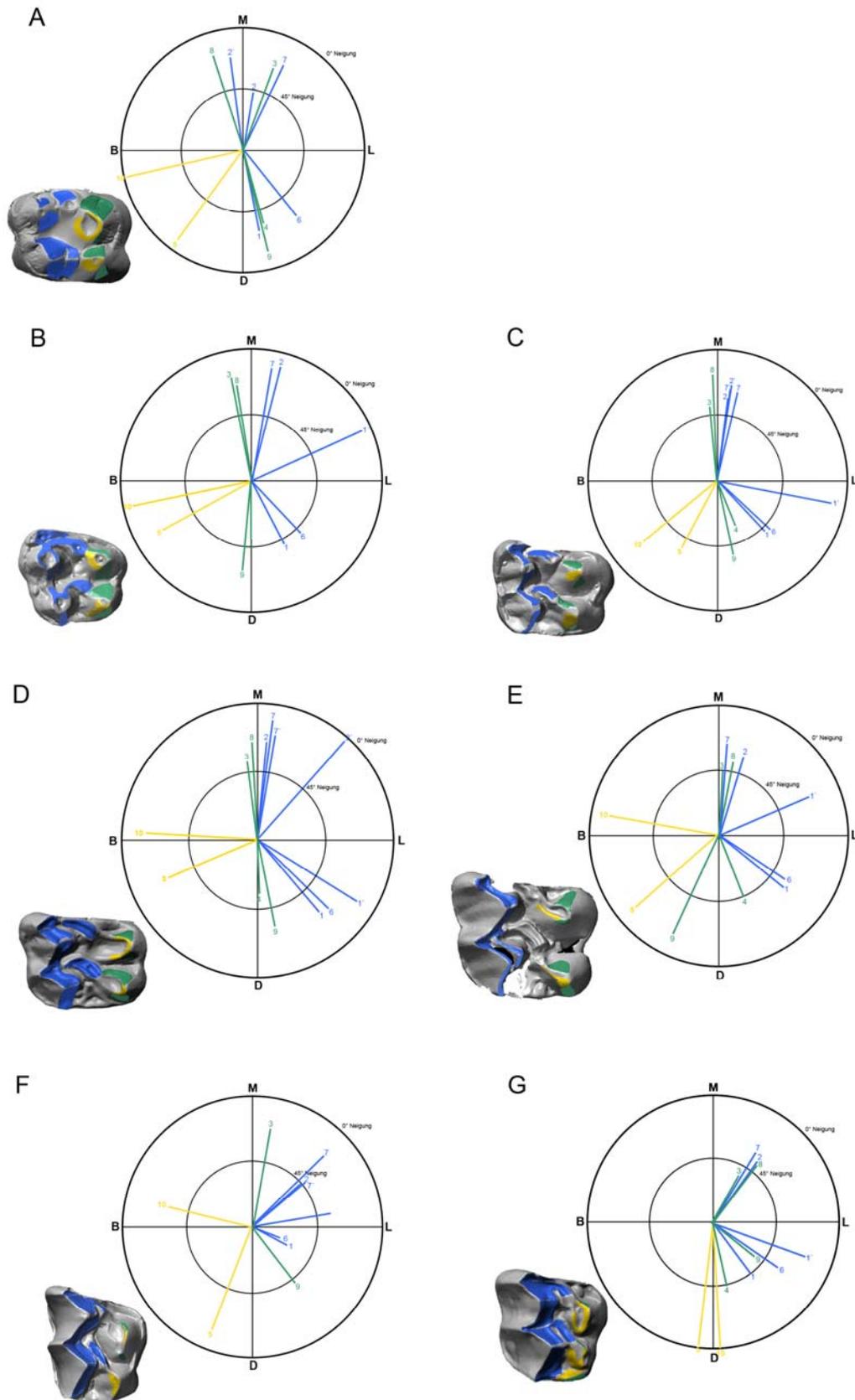


Abb.29: Reliefkompass am M2 für alle Gattungen **A** *Phenacodus* (AMNH 15285) **B** *Hyracotherium* (USNM 522988) **C** *Propalaeotherium* (NHMB Eb108) **D** *Mesohippus* (SDSM 46534) **E** *Anchitherium* (SMNS13062) **F** *Palaeotherium* (NHMB StH624) **G** *Plagiolophus* (BSPG 1888VI511)

hält Facetten des buccalen als auch des lingualen Typs. Die Facetten weisen eine Variationsbreite von ca. 30° in der Ausrichtung auf und sind außer der lingualen Fac9 deutlich steiler als die zentralen Facetten der Phase II. Die zweite Hauptrichtung zeigt nach mesial, es gibt zum einen mesiobuccale und zum anderen mesiolinguale Facetten in dieser Hauptrichtung. Auch hier sind die Facetten im Allgemeinen nicht so flach wie die der zweiten Phase und ähneln in der Steilheit den Facetten der anderen Hauptgruppe von lingualen und buccalen Facetten. Eine Facette sticht hier in dieser Gruppe durch eine steile Neigung unter 45° heraus, nämlich die mesiolinguale Fac2. Die Variationsbreite der mesialen Hauptrichtung liegt bei ca. 45°.

Der primitive Vertreter der Equidae *Hyracotherium* (Abb.29B) zeigt einen Reliefkompass, der dem der primitiven Außengruppe grundsätzlich ähnlich ist. Auch hier weisen die zentralen Facetten eine geringe Neigung auf und eine distobuccale Richtung. Allerdings sind die Facetten nicht ganz so flach ausgerichtet wie die der Außengruppe, und Fac5 zeigt stärker Richtung buccal. Auch hier gibt es eine Facettengruppe, die Richtung distal zeigt, jedoch im distobuccalen und mesiolingualen Quadranten liegend. Es handelt sich hierbei um die gleichen Facetten, die auch bei der Außengruppe in diese Hauptrichtung zeigen. Die Variation der Facetten in der Hauptrichtung liegt bei ca. 50°; die Facetten liegen in ihrer Ausrichtung jedoch noch verhältnismäßig recht nah beieinander und können so als gruppiert angesehen werden. Die Facetten scheinen hier generell etwas steiler zu stehen als bei der Außengruppe, die ist besonders auffällig bei Fac4, aber auch Fac1 und Fac6. Die restlichen Facetten zeigen, wie auch bei der Außengruppe, hauptsächlich in eine mesiale Richtung; sie liegen dabei ebenfalls entweder im mesiobuccale oder mesiolingualen Quadranten. Die Verteilung auf die Quadranten ist nicht dieselbe wie bei *Phenacodus*. In der Neigung scheinen sie wiederum recht ähnlich zu sein, hier sind jedoch alle Facetten ausnahmslos recht flach. Die einzige Ausnahme ist die Fac1, die auf dem Parastylar lokalisiert ist. Sie ist relativ deutlich Richtung lingual ausgerichtet und außerdem sehr flach. Da *Phenacodus* kein Parastylar ausgebildet hat, finden wir diese Facette bei der Außengruppe nicht. Weiterhin ist zu sehen, dass die lingualen Facetten die buccalen bei der Ausrichtung „einrahmen“. Sie zeigen deutlicher in die rein distale bzw. mesiale Richtung.

Propalaeotherium (Abb.29C), der primitive Vertreter der Palaeotheriidae, ist trotz der sichtbar unterschiedlichen Zahnmorphologie im Reliefkompass *Hyracotherium* und auch *Phenacodus* überraschend ähnlich. Ein Unterschied ist der, dass es sich bei Fac2

und Fac7 um zusammengesetzte Facetten handelt, durch die Fac2` und Fac7` entstehen und dass alle Facetten generell etwas steiler ausgerichtet sind. Die Facetten der Phase II sind hier ebenfalls in buccodistaler Richtung ausgerichtet und von der Neigung her, wie schon erwähnt, tendenziell steiler. Hierbei ist, wie bei den oben beschriebenen Gattungen, die Fac5 steiler als die Fac10. Auch bei *Propalaeotherium* gibt es die nach mesial zeigende Hauptgruppe, die aus den gleichen Facetten wie bei den vorher beschriebenen Gattungen besteht und im Vergleich zu *Hyracotherium* auch in einer sehr ähnlichen Anordnung vorkommen. Auch hier kommen die Facetten in den beiden Quadranten von mesiobuccal und mesiolingual vor. Die Variation der Werte liegt bei ca. 20°. Die distale Gruppe ist nicht ganz so gerichtet, alle Facetten liegen jedoch im distolingualen Quadranten. In diesem Quadranten ist auch die Fac1` des Parastylar zu finden. Diese ist im Vergleich zu den anderen Facetten eher flach. Zu beachten ist die unterschiedliche Ausrichtung zur Fac1` von *Hyracotherium*. Auch bei *Propalaeotherium* rahmen die lingualen die buccalen Facetten von der Ausrichtung her ein.

Meshippus (Abb.29D), ein Vertreter der abgeleiteten Equidae, zeigt wie auch die anderen beschriebenen Gattungen eine Ausrichtung der zentralen Facetten in Richtung buccal. Die Fac10 zeigt hier eine starke Ausrichtung in die rein buccale Richtung und fällt ganz knapp in den mesiobuccalen Quadranten. Auch hier ist die Fac5 steiler als die Fac10, beide aber generell steiler ausgerichtet als die Phase II Facetten von *Phenacodus* oder *Hyracotherium*, wenn auch nicht ganz so steil wie die von *Propalaeotherium*. Es zeichnen sich die beiden Hauptrichtungen wie in den vorangegangenen Gattungen ab. Die nach mesial zeigenden Facetten zeigen eine sehr ähnliche Ausrichtung und Neigung wie die der vorher beschriebenen Gattungen der Hippomorpha, besonders *Propalaeotherium*. Es sind die gleichen Facetten und fast identisch in der Anordnung. Eine Ausnahme bildet die Fac2`, die eine stark lingual geprägte Komponente hat und insgesamt sehr flach ist. Diese Facette ausgenommen, besitzen die nach mesial zeigenden Facetten eine Variation von knapp 20°. Die nach distal zeigenden Facetten ähneln ebenfalls in Ausrichtung und Neigung sowie Anordnung stark der von *Propalaeotherium*. Sie zeigen eine Variationsbreite von knapp 60°. Auch bei *Meshippus* rahmen die lingualen die buccalen Facetten von der Ausrichtung her ein.

Anchitherium (Abb.29E), ein weiterer abgeleiteter Vertreter der Equidae, ist *Meshippus* von der Ausrichtung der zentralen Phase II Facetten sehr ähnlich. Die Fac10 ist hier allerdings etwas deutlicher im mesiobuccalen Quadranten lokalisiert und Fac5 mittig im distobuccalen. Beide Facetten sind tendenziell gleich flach. Die buccalen

und lingualen Facetten sind eher verstreut angeordnet und nicht so deutlich in zwei Hauptgruppen einzuteilen wie bei den oben beschriebenen Gattungen. Sie zeigen auch kein Muster in der Ausrichtung auf, linguale und buccale Facetten kommen gemischt vor. Die linguale Fac9 beispielsweise fällt hier deutlich in den distobuccalen Quadranten, ähnlich wie bei *Hyracotherium*, und ist zudem recht flach. Insgesamt ist eine Variationsbreite von ca. 85° vorhanden. Die restlichen buccalen und lingualen Facetten der distalen Hauptgruppe sind in der Ausrichtung und Neigung den oben beschriebenen Gattungen ähnlich. Dies gilt ebenso für die Ausrichtungen der Facetten der mesialen Hauptgruppe, die tendenziell allerdings etwas steiler stehen und alle deutlich in den mesiolingualen Quadranten fallen. Große Ähnlichkeit zu *Hyracotherium* besteht hier wiederum in der Ausrichtung der Fac1` auf dem Parastylar. Sie zeigt eine deutliche linguale Komponente und ist auch bei *Anchitherium* eine der flacher ausgerichteten Facetten, wenn auch nicht so flach wie die von *Hyracotherium*.

Palaeotherium (Abb.29F), ein Vertreter der abgeleiteten Palaeotheriidae, zeigt hier Tendenzen zu einigen Unterschieden zu der Außengruppe, den primitiven Hippomorpha und den abgeleiteten Equidae. Die zentralen Facetten der Phase II sind bei dieser Gattung in sehr unterschiedliche Richtungen ausgerichtet; bei keiner anderen untersuchten Gattung findet man eine solche Variationsbreite, die hier bei ca. 80° liegt. Hierbei ist außerdem die Fac10, die im mesiobuccalen Quadranten liegt, steiler geneigt als die Fac5 im distobuccalen Quadranten. Bei allen vorher untersuchten Gattungen ist die Fac5 die steiler geneigte. Diese Gattung lässt erkennen, dass alle buccalen Facetten eine starke linguale Ausrichtung besitzen und generell auch sehr steil stehen. Eine Ausnahme die Steilheit betreffend, scheint hier die Fac7 zu sein. Generell besitzt aber keine andere untersuchte Gattung so steil stehende buccale Facetten. Bei diesem Stück sind nur zwei linguale Facetten vorhanden; zum einen die distolinguale recht steile Fac9 und die mesiolinguale flachere Fac3. Beide umrahmen die lingual ausgerichteten buccalen Facetten. Auch bei *Palaeotherium* rahmen die lingualen die buccalen Facetten von der Ausrichtung her ein.

Plagiolophus (Abb.29G), die zweite untersuchte Gattung der abgeleiteten Palaeotheriidae, zeigt bei den zentralen Facetten der Phase II ein anderes Bild als alle anderen untersuchten Gattungen. Beide Facetten sind stark in die rein distale Richtung ausgerichtet; die Fac10 fällt hier zudem knapp in den distolinguale Quadranten. Beide Facetten sind extrem flach ausgeprägt, besonders die Fac10 zeigt kaum Neigung. Die lingualen und buccalen Facetten zeigen wieder eine Aufteilung in zwei Gruppen mit

einer ähnlichen Anordnung wie bei den anderen Gattungen, ausgenommen *Palaeotherium*. Tendenziell scheinen diese Facetten hier aber, wie schon bei *Palaeotherium*, insgesamt eine stärkere linguale Ausrichtung zu haben als die der anderen Taxa. Die Anordnung der lingualen und buccalen Facetten ist hier gemischt.

Die deutlichste beobachtete Tendenz ist die gattungsunabhängige sehr flache Ausprägung der zentralen Facettengruppe. Diese können zum Teil auch stark die Ausrichtung verändern. Bei den abgeleiteten Hippomorpha scheint für die Fac10 die mesiale Ausrichtung an Bedeutung zuzunehmen. Eine Ausnahme hiervon bildet *Plagiolophus*, bei dem beide zentrale Facetten sehr deutlich eine distale Ausrichtung zeigen. Außerdem entsprechen die lingualen und buccalen Facettengruppen sich im Großen und Ganzen in der Neigung und Ausrichtung, sobald sie auf der gleichen Höckerseite liegen.

3.8 Occlusal Fingerprint Analyser

Mithilfe der Software des Occlusal Fingerprint Analyser konnten einige wichtige Einblicke in den Mastikationsvorgang gewonnen werden. Eine der wichtigsten Erkenntnisse ist, dass der Mastikationspfad nur bei Molaren des gleichen Individuums sinnvoll zu rekonstruieren war. Sobald die Molaren nicht vom gleichen Individuum stammten, war es kaum möglich die Kollisionsberechnung so durchzuführen, dass es zu keiner „Sackgasse“ kam oder unsinnige Attritionsfacetten produziert wurden, da sie nicht optimal zueinander passten. Je komplexer die Zähne der frühen Hippomorpha, desto schwerwiegender wurde dieses Problem. So war es bei den abgeleiteten Gattungen kaum möglich, den Mastikationspfad sinnvoll und vollständig zu rekonstruieren. Bei der Rekonstruktion eines Mastikationspfades von einem Stück von *Hyracotherium*, von dem Unter- und Oberkiefermolaren vorhanden waren (*Hyracotherium grangeri* UM 115547), konnten allerdings sinnvolle Daten gewonnen werden. Die Kollisionsdetektion zeigt hierbei an, dass ein vollständiger „power stroke“ nur dann zu durchlaufen ist, wenn nicht alle Facetten gleichzeitig in Kontakt sind (Abb.31). So werden beispielsweise nur an den nach mesial zeigenden Facetten der buccalen und lingualen Gruppen sowie an der zentralen Facettengruppe Kollisionen detektiert.

3.9 Schmelzdicke

Nicht für alle Molaren konnte die Schmelzdicke bestimmt werden. Dies lag an den unterschiedlichen Erhaltungszuständen der Fossilien, so dass zum Teil kein Dichteunterschied zwischen Schmelz und Dentin überliefert wurde. Dies war bei *Propalaeotherium* der Fall, wie auch bei *Phenacodus*. Die Gattungen, bei denen ein Dichteunterschied für die exemplarischen Stücke am M2 zu erkennen war, sind: *Hyracotherium* (STIPB M585) (Abb.30A), *Mesohippus* (SDSM48598), *Anchitherium* (SMNS 13062) (Abb.30B), *Palaeotherium* (NHMB StH624) (Abb.30C), *Plagiolophus* (NHMB 217C4_2). Bei allen gescannten Stücken ist zu erkennen, dass sich die Schmelzdicken an der buccalen Seite bzw. dem Ectoloph, nicht wesentlich von denen an der lingualen Seite unterscheiden. Abb.30 zeigt eine Auswahl von Schnitten, bei denen dies sichtbar wird.

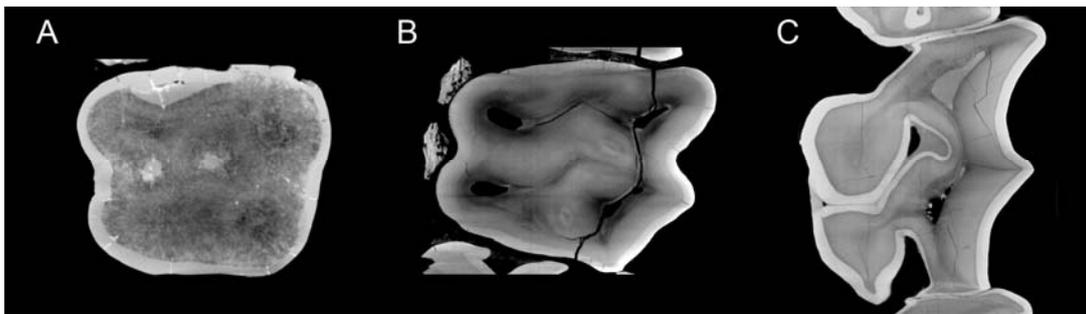


Abb.30: Exemplarische Mikro-CT Schnittbilder von **A** *Hyracotherium* (STIPB M585) **B** *Anchitherium* (SMNS 13062) **C** *Palaeotherium* (NHMB StH624). Die hellen Bereiche repräsentieren den Zahnschmelz.

4 Diskussion

4.1 Rekonstruktion des Mastikationszyklus

In den Anfängen der funktionellen Morphologie wurde die Backenbezahnung der Perissodactyla als ein System aus Mörser und Pistill beschrieben (Wood 1934), mit weitgehend orthaler Kieferbewegung und leichter transversaler Komponente. Heute weiß man, dass generell alle Herbivoren eine deutliche laterale Komponente während der Mastikation verwirklicht haben (Greaves 1974) und beschreibt dieses System weit komplexer. Dies gilt auch für die Perissodactyla (Butler 1951a).

Sobald die Zähne durchgebrochen sind, kann nur noch die Abnutzung ihre Form ändern (Jernvall 1995) und die entstehenden Attritionsfacetten beeinflussen dann stark den Mastikationspfad der Zähne (Evans und Fortelius 2008). Dies kommt dann zum Tragen, wenn die Nahrung soweit zerkleinert ist, dass es zu direktem Zahn-Zahn-Kontakt kommt, oder nur noch ein dünner Film von Nahrung oder Speichel zwischen den Zähnen vorhanden ist. Ab diesem Moment wird die relative Bewegung der unteren Zähne und der Mandibula durch ihre eigene Kronenmorphologie und die ihrer oberen Antagonisten kontrolliert. (Kay und Hiimäe 1974; Maier und Schneck 1982). Daher ist es möglich, den Mastikationszyklus, genauer den „power stroke“, von Fossilien, anhand dieser Strukturen zu rekonstruieren.

4.1.1 „Power stroke“ – eine morphologieabhängige Bewegungsbahn

Der „power stroke“ bezeichnet die Phase im Mastikationszyklus, bei der die antagonistischen Molaren über die jeweiligen Facetten in Kontakt sind, und die Kraft der Muskeln auf die Antagonisten bzw. die Nahrung übertragen wird. Je komplexer ausgeprägt die Topografie der Zähne ist, desto stärker erfolgt eine morphologieabhängige Führung und desto stärker werden Auslenkbewegungen abseits von dieser Bahn dadurch eingeschränkt. Dies ist ein Hinweis auf eine Steigerung der Effizienz im Mastikationszyklus (siehe Kapitel 4.2). Bei einer komplex ausgeprägten Topografie der Molaren ist es nötig, dass die Mastikationszyklen recht uniform sind. Es wäre sehr ungünstig, wenn es bei voller Beißkraft zu einer Fehllokklusion kommt. Diese führt im besten Fall zu einer Kraftverschwendung und im schlechtesten Fall zu einer Zahnfraktur, die dann den Tod des Wildtieres bedeuten könnte. Gerade bei komplexen

Zähnen, wie sie die frühen Hippomorpha besitzen, ist eine recht genaue Rekonstruktion der Bewegungsbahn innerhalb des „power stroke“ aus diesen Gründen anhand der Kronenmorphologie möglich.

Um den „power stroke“ zu rekonstruieren ist es hilfreich antagonistische Molaren miteinander okkludieren zu lassen. Dies ist zum einen manuell mithilfe von Originalen oder Abgüssen möglich oder aber virtuell mit den erstellten 3D-Oberflächenmodellen. Hierfür wurde innerhalb der Forschergruppe ein Programm entwickelt, mit dem diese virtuelle Simulation möglich ist. Der Occlusal Fingerprint Analyser detektiert die Kollisionen der Molaren untereinander und berechnet so unter Berücksichtigung der Morphologie die wahrscheinlichste Bewegungsbahn der Unterkiefermolaren gegen die Oberkiefermolaren. Es entstehen so Kollisionsgruppen, die die Kontaktflächen der Molaren untereinander darstellen und somit die Facetten repräsentieren. Schon die manuelle Manipulation von antagonistischen Molaren gegeneinander weist darauf hin, dass innerhalb eines Zyklus kaum alle Facetten einer Gruppe gleichzeitig in Kontakt sein können. Auch die virtuelle Rekonstruktion der Bewegungsbahn mithilfe des Occlusal Fingerprint Analyser gibt Hinweise auf diesen Umstand (Abb.31). Bei einer exemplarischen Berechnung der Okklusion von antagonistischen *Hyracotherium* Molaren (von demselben Individuum) zeigt sich, dass ein vollständiger „power stroke“ nur durchführbar ist, wenn nicht alle Facetten gleichzeitig benutzt werden, da dies morphologisch nicht möglich ist (Abb.31C). In der durchgeführten Berechnung kollidieren lediglich die nach mesial zeigenden Facetten am oberen und unteren Molaren miteinander und Teile der Phase II Facetten. Die nach distal zeigenden Facetten kommen einander nicht so nahe, als dass Kollisionsgruppen entstehen würden (Kollisionsdetektion ab einer Distanz von 0,15mm). Da man aber bei den untersuchten Gattungen und auch bei diesem speziellen Stück von *Hyracotherium*, Facetten auf den nach distal zeigenden Flanken der Höcker findet, kann man davon ausgehen, dass jeder einzelne aufeinanderfolgende Mastikationszyklus etwas anders abläuft. So werden bei einem Zyklus eventuell eher die nach mesial zeigenden Facetten genutzt, bei einem anderen Zyklus eher die nach distal zeigenden. Man kann ebenfalls davon ausgehen, dass die Eigenbewegung der Molaren in den Alveolen eine große Rolle für die Facettenbenutzung spielt. Durch diese können sich die Molaren im „power stroke“ in einem gewissen Rahmen bewegen, vor allem auch vor und während der zentralen Okklusion bei steigendem Druck. So ist es möglich, dass auch die nach distal zeigenden Facetten im gleichen Zyklus, zumindest zum Teil, in Berührung kommen. Diese

Eigenbewegung der Molaren in der Alveole aufgrund von Druck, der durch Kontakte und Kollisionen zwischen den Molaren zustande kommt, kann mit der Software (noch) nicht simuliert werden. Auch bei der Betrachtung der Striationen auf den Facetten zeigen sich weitere Hinweise darauf, dass nicht alle Facetten in der gleichen Art und Weise und Intensität benutzt werden. Es ist eine recht auffällige Tendenz bei der lingualen Facettengruppe zu beobachten, bei den nach mesial geneigten Facetten häufiger Striationen auszubilden, als bei den nach distal geneigten. Dies trifft auf alle untersuchten Gattungen der Hippomorpha zu, allerdings in unterschiedlichen Intensitäten. Damit spiegelt die Ausbildung der Striationen das durch die Simulation mit dem Occlusal Fingerprint Analyser gewonnene Bild wider. Interessant ist hierbei, dass es anscheinend die nach mesial geneigten Facetten sind, bei denen man eher von Zahn-Zahn-Kontakt ausgehen kann als bei den distalen. Das scheint im Besonderen für die lingualen Facetten zu gelten. Dies könnte damit zusammenhängen, dass durch die anteromediale Bewegung der Mandibel weniger Platz zwischen den nach mesial zeigenden Facetten des Oberkiefers und ihrer Antagonisten gelassen wird als zwischen den nach distal geneigten Facetten und ihren Antagonisten. So kommt es bei den erstgenannten zu mehr Druck und weniger Platz für Nahrung zwischen den Oberflächen, so dass eher Zahn-Zahn-Kontakt herrscht. Im Umkehrschluss müsste dann zwischen den nach distal zeigenden Facetten und ihren Antagonisten tendenziell mehr Nahrung und damit ein größerer Abstand zwischen ihnen vorhanden sein sowie mehr abrasive Abnutzung stattfinden. Die Benutzung der Facetten hat also mit der

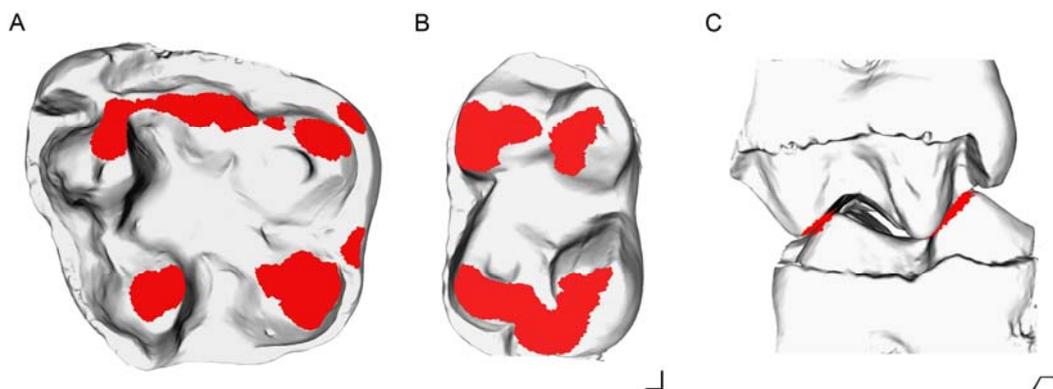


Abb.31: 3D-Oberflächenmodelle von einem **A** rechten oberen zweiten Molar und **B** rechten unteren Molar (gespiegelt) von *Hyracotherium* (UM115547) nach der Berechnung eines möglichen Okklusionspfades mithilfe des Occlusal Fingerprint Analyser. Rot markiert sind alle Kollisionsgruppen, die in einem Mastikationszyklus Kontakt hatten, dies sind in diesem Fall die nach mesial ausgerichteten Facetten. **C** Die gleichen Stücke aus der buccalen Perspektive, wobei sichtbar wird, dass ohne Bewegung innerhalb der Alveole während eines Mastikationszyklus nicht alle Facetten gleichzeitig Kontakt haben können.

Kronenmorphologie, mit der Eigenbewegung des Zahns in der Alveole sowie der Verteilung der Nahrung und deren Eigenschaften innerhalb der Mundhöhle zu tun. In der humanen Zahnmedizin gibt es ebenfalls Beobachtungen und Hinweise auf „working“ und „non-working“ Facetten im Mastikationszyklus (Kim et al. 2001). Da die Mastikation aber aus sehr vielen aufeinanderfolgenden Zyklen besteht, spiegeln die Facetten im Allgemeinen ein Durchschnittsbild der Benutzung bei der Mastikation wider und man kann so auch auf linguale nach distal zeigenden Facetten Striationen finden. Durch Studien an Miniatur-Schweinen weiß man, dass bei diesen durchschnittlich ca. 20 Mastikationszyklen aufeinanderfolgen, dann eine Pause zum Futter aufnehmen erfolgt, und dann wieder weitergekaut wird. Diese aufeinanderfolgenden Zyklen können variieren. Ein Grund ist, wie erwähnt, wie viel Nahrung zwischen den Zähnen vorhanden ist (Herring und Scapino 1973). Der erste Mastikationszyklus vergrößert am stärksten die Oberfläche der Nahrung (Sheine und Kay 1982), hier kann man also von einer stark abrasiven Abnutzung ausgehen. Erst nach einer ersten Zerkleinerung und Weichmachung der Nahrung folgen die echten morphologiegeführten „power-strokes“, bei denen es dann auch zur Attrition kommt (Herring und Scapino 1973; Kay und Hiiemäe 1974). Auch die interspezifische Variabilität wird sichtbar bei der Okklusionssimulation. Nur antagonistische Molaren von den gleichen Individuen können wirklich zur Okklusion gebracht werden und auch nur dann, wenn der Fossilisationsprozess keine Änderungen der Form verursacht hat. Das liegt daran, dass sich die Antagonisten im Mastikationsprozess gegenseitig einschleifen (Maier 1978), aber auch an der generellen interspezifischen Variabilität von Zähnen. Diese scheint jedoch umgekehrt proportional zur Komplexität der Zähne zu sein, das heißt dort wo die Okklusion am komplexesten ist, findet man die geringste Variabilität (Gingerich und Winkler 1979). An den Molaren würde nach dieser Regel also noch die geringste interspezifische Variabilität auftauchen (Gingerich und Schoeninger 1979), so dass eine Vorstellung und grobe Simulation des Mastikationsvorgangs auch bei antagonistischen Molaren von unterschiedlichen Individuen möglich ist, jedoch nie eine korrekte Simulation im Detail.

Neben der morphologieabhängigen Führung des „power stroke“ spielen auch noch andere Parameter eine Rolle, wie beispielsweise die Form des Kiefergelenks oder die Ausprägung der verschiedenen Kaumuskeln. Sobald es zu einem Kontakt der beiden Zahnoberflächen kommt, ist jedoch trotzdem im Großen und Ganzen nur noch ein Weg möglich, nämlich der an der Morphologie orientierte, um bis zur zentralen Okklusion zu

kommen (Phase I). Die Phase II ist ebenfalls morphologiegeführt, jedoch nie so stark wie die Phase I. Dies trifft auch für die brachyodonten Hippomorpha zu, die buccal eine weitaus stärker ausgeprägte Topografie besitzen als lingual und somit hier einen weit größeren Bewegungsspielraum für diese Phase aufweisen.

4.1.1.1 Phase I

Die Phase I des „power stroke“ des Mastikationszyklus beginnt mit der ersten Berührung der antagonistischen Molaren (Kay und Hiimäe 1974). Diese Berührung findet am buccalen Teil der Oberkiefermolaren und am buccalen Teil der Unterkiefermolaren statt. Der Unterkiefer bewegt sich hier nach anteromedial mit einer deutlich transversen Komponente (Kay und Hiimäe 1974; Janis 1979). So kommt recht gleichmäßig und gleichzeitig der Ectoloph der oberen Molaren mit Paracon und Metacon sowie eventuell vorhandenem Parastyl, Mesostyl und Metastyl mit dem buccalen Teil der Unterkiefermolaren, Protoconid und Hypoconid und wenn vorhanden mit Paralophid, Protolophid und Metalophid in Berührung. Bei den frühen Hippomorpha erfolgt hier als erstes eine schneidende Funktion, da die Bewegung über die buccale Kante geführt wird. Die schneidende buccale Kante an sich hat keine führende Funktion innerhalb des Mastikationszyklus, zeigt aber deutlich, dass schon der buccalste Teil des Zahns bei den Hippomorpha eine wichtige Rolle bei der Zerkleinerung übernimmt. Diese Schneidkante kann je nach Gattung stärker oder weniger stark ausgeprägt sein. Die Winkelung der Schneidkante und des gesamten Ectolophs hat jedoch in jedem Fall Einfluss auf die Führung des Mastikationspfades, auf diesen Umstand wird im Laufe des Kapitels eingegangen. Bei Außengruppe sind keine buccalen Schneidkanten ausgeprägt.

Nach der anfänglichen schneidenden Funktion der Bezahnung der Hippomorpha erfolgt das Gleiten mit den buccalen Facetten der Unterkiefermolaren entlang den buccalen Facetten der Oberkiefermolaren, deren Teil Mesostyl, Parastyl und Metastyl sein können (Abb.32A). Bei den primitiven Hippomorpha ist immer mindestens eine mesostylartige Struktur vorhanden, die als Führungsschiene dient. Je nach Winkelung dieser Facetten ergeben sich der Eintrittswinkel der Unterkiefermolaren von okklusal gesehen und die Neigung des Mastikationspfades. Die Messungen dieser Studie zeigen, dass der Eintrittswinkel bei den Hippomorpha für alle drei Molaren und alle untersuchten Gattungen sehr ähnlich ist und bei ca. 65° liegt. So zeigt dieser

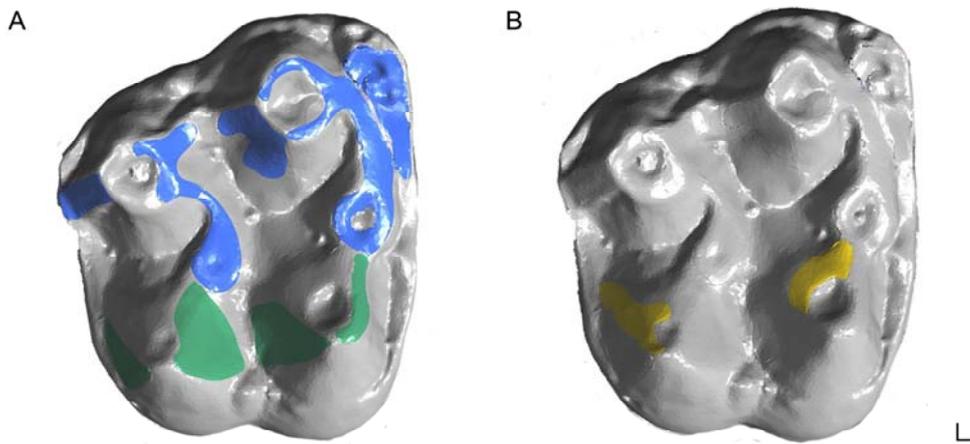


Abb.32: Facetten am Beispiel des linken M2 von *Hyracotherium* (USNM522988) **A** der Phase I (buccale Phase I in blau, linguale Phase I in grün) **B** der Phase II

Winkel(bereich) deutlich die postulierte anteromediale Bewegungsrichtung an. Der ähnliche Winkel der verschiedenen Gattungen ist damit zu erklären, dass nicht nur die okklusale Struktur, sondern auch andere Parameter, wie vor allem das Kiefergelenk, eine wichtige Rolle spielen. Alle untersuchten Gattungen weisen ein sehr ähnliches Kiefergelenk auf (Thenius 1989). Signifikante Unterschiede kann es höchstwahrscheinlich nur zu Gattungen geben, die zusätzlich auch ein anders strukturiertes Kiefergelenk, in Verbindung mit unterschiedlich ausgeprägter Muskulatur, besitzen. Ein weiterer Grund für den ähnlichen Eintrittswinkel ist höchstwahrscheinlich das gemeinsame phylogenetische Erbe, welches sich auch in der Bezahnung widerspiegelt. So ist also keine Veränderung des Eintrittswinkels zu beobachten, sondern das Gegenteil, eine stark ausgeprägte und konservative Führung des buccalen Teils der Phase I. Diese Führung lässt wenig Abweichung zu. Geringe Abweichungen aufgrund von unterschiedlich stark benutzten Facettengruppen in Mastikationszyklen, wie oben beschrieben, sind trotzdem möglich. Dieses vorhandene Spiel innerhalb der Bewegung ist zum Beispiel dann nötig, wenn Futterpartikel zwischen den Antagonisten vorhanden sind. Wären geringe Ausweichbewegungen nicht möglich, würde dies die fließenden Bewegungen der Mastikation behindern und sie würde ins Stocken geraten. Dies würde sich wiederum negativ auf den gesamten Mastikationsprozess auswirken. Trotz der minimal möglichen Ausweichbewegungen bleibt die generelle Richtung der Bewegung jedoch bestehen und durch die Morphologie vorgegeben. Ganz deutlich wird dieser Umstand bei der manuellen oder virtuellen Simulation des Mastikationsvorgangs. Nur passende Molaren von demselben

Individuum können sinnvoll miteinander okkludieren. Schon minimale Verdrückungen durch den Fossilisationsprozess können dafür verantwortlich sein, dass eine exakte Okklusion nicht mehr möglich ist.

Auch alle Zahnpositionen weisen im Median einen ungefähr gleichen Eintrittswinkel auf. Wegen des unterschiedlichen Abstands zum Kiefergelenk hätte man eventuell erwartet, dass es hier Tendenzen zu unterschiedlichen Winkelungen gibt. Da aber jeder Molar bei der durchgeführten Messung eine eigene Referenzlinie besitzt, wird bei den gemessenen Winkeln nicht berücksichtigt, dass es eventuell eine Rotation innerhalb der Anordnung der Molaren im Kiefer gibt, der diesen unterschiedlichen Abstand wieder ausgleicht. Diese Rotation kommt durch die leichte Biegung der postcaninen Zahnreihe zustande. Sie ist unterschiedlich stark ausgeprägt und kann ebenfalls durch den Fossilisationsprozess beeinträchtigt sein. Winkeländerungen, hervorgerufen durch einen unterschiedlichen Abstand der Molaren zum Kiefergelenk, können also mit der durchgeführten Messung kaum nachgewiesen werden. Kay und Hiimäe (1974) messen ebenfalls einen Winkel, der den Eintritt des Unterkiefermolaren beschreiben soll. Diese unterschiedlich ausgeführte Messung an unteren Molaren zeigt, dass dieser sich verändert, da die Position vom Rotationspunkt unterschiedlich weit weg ist. Es ist also insgesamt wahrscheinlich eine Veränderung da, die jedoch mit der hier durchgeführten Messung nicht zu fassen ist, da für jeden Molar einzeln gemessen wird. Eine Tendenz scheint jedoch trotz allem in den sehr heterogenen Werten des Eintrittswinkels abzulesen zu sein: Der dritte Molar der meisten Gattungen ist, verglichen mit den anderen Zahnpositionen der Gattungen, der mit dem weitesten Interquartilbereich; dies trifft auch zu, wenn man die Zahnpositionen unabhängig von der Gattung betrachtet. Eventuell sieht man hier doch die Auswirkungen der Nähe der dritten Molaren zum Kiefergelenk. Die dritten Molaren zeigen also anscheinend zum Teil zusätzlich zur Rotation durch die gebogene Zahnreihe eine leichte Veränderung der Morphologie. Besonders ausgeprägt ist dies bei den Palaeotheriidae, die einen dreiteiligen dritten Molar aufweisen (Abb.7). Es ist jedoch wichtig darauf hinzuweisen, dass es sich keineswegs um eine sehr eindeutige Tendenz innerhalb der Werte handelt.

Trotz des sehr ähnlichen Eintrittswinkels für alle Gattungen und Zahnpositionen, kommen recht viele Ausreißer und Extremwerte vor. Diese zeigen an, dass die Phase I zwar durch die Morphologie geführt ist, aber noch genug Freiheit vorhanden ist, den Eintrittswinkel zu modifizieren. Dies kann, wie schon oben erwähnt, durch Nahrung mit unterschiedlichen Eigenschaften passieren und nötig sein, um vor Frakturen zu

schützen. Es hat sich nicht bestätigt, dass die abgeleiteten Formen mit einem höheren Relief eine stärker geführte Phase I besitzen, da bei allen gemessenen Gattungen recht große Interquartilbereiche, Whisker und unregelmäßige Werteverteilungen vorkommen. Man kann also davon ausgehen, dass das niedrigere buccale Relief der Bezahnung der primitiven Hippomorpha schon genauso stark als Führungsschiene dient wie das stärker ausgeprägte buccale Relief der abgeleiteten Taxa. Die Erhöhung der Reliefstrukturen der abgeleiteten Formen dient anscheinend eher der Oberflächenvergrößerungen von Attritionsfacetten oder der Verlängerung von Schneidkanten (siehe Kapitel 4.2). Eine stärkere Führung bei Taxa mit einem höheren Relief ist jedoch trotzdem denkbar; dieser Grund würde sich allerdings nicht in der Messung des Eintrittswinkels zeigen, sondern hängt von ganz einfachen Größenverhältnissen ab. Alle untersuchten abgeleiteten Formen mit einem erhöhten Relief sind von der Körperstatur her um einiges größer als die primitiven Formen mit dem niedrigeren Relief buccal. Die größeren Herbivoren werden sich automatisch von größeren Pflanzenstrukturen ernähren, die, wenn sie zwischen die Zähne gelangen, natürlich auch mehr Platz einnehmen. Ein größerer Zahn mit einem höheren Profil kann auch mit größeren dazwischen liegenden Strukturen noch reliefgeführt kauen und verliert nicht den okklusalen Kontakt, wird also weiter durch den Antagonisten auf Kurs gehalten. Ein kleinerer Zahn wäre mit großen Strukturen schon schneller ohne Kontakt zum Antagonisten und ab dem Zeitpunkt auch nicht mehr fähig den Mastikationsprozess reliefgeführt auszuüben (Abb.33). Natürlich ändert sich dieses Verhältnis mit fortschreitender Zerkleinerung zusehends, da ja auch die großen Nahrungspartikel in kleinere Partikel zerteilt werden, jedoch werden große Nahrungspartikel generell weniger komplett gekaut als kleine (Sheine und Kay 1977). Außerdem sind große Nahrungspartikel im pflanzlichen Bereich jedoch auch meist mit mehr Struktur, also mehr Härte verbunden (Choong 1996). Das bedeutet, dass die

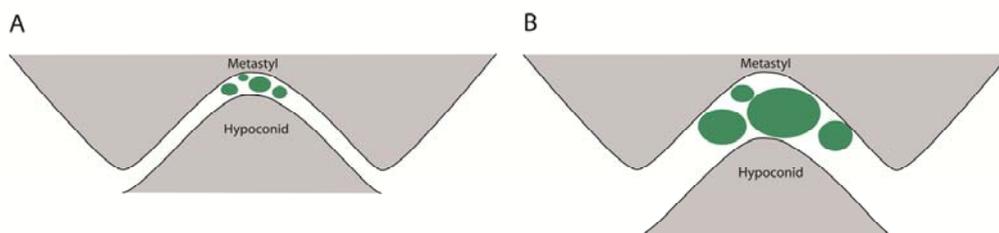


Abb.33: Ansicht von buccal auf okkludierende Molaren. **A** Eine stark reliefgeführte Bewegung ist möglich wenn im Verhältnis zur Zahngröße kleine Futterpartikel verarbeitet werden. **B** Diese Führung wird geringer, wenn im Verhältnis zur Zahngröße große Futterpartikel verarbeitet werden.

abgeleiteten Formen, zumindest zu Beginn, einige Mastikationszyklen lang vom erhöhten buccalen Profil (neben anderen Funktionen) im Sinne der reliefgeführten Mastikation profitieren. Man könnte also sagen, dass die erhöhten Reliefe bei den brachydonten primitiven Hippomorpha unter anderem die erhöhte Körpergröße der abgeleiteten Formen widerspiegeln, und damit auch die größer werdende Nahrung.

Betrachtet man die gesamte Zahnreihe buccal, fällt insgesamt bei den abgeleiteten Formen

eine Zick-Zack-Struktur auf, die auch im Reliefkompass mit der nach distal und nach mesial zeigenden Facettengruppe deutlich wird. Dies ist ebenfalls am Unterkiefer zu finden. So kann der Unterkiefer genau in den Oberkiefer eingepasst werden und wird effizient auf dem Mastikationspfad des „power stroke“ gehalten. So wird zum einen ein kaum veränderbarer Weg für den Beginn des Mastikationszyklus vorgegeben, aber auch durch das Profil die Nahrung optimal beim Zerkleinerungsprozess festgehalten (Abb.34).

Durch die okklusale Struktur wird nicht nur der Eintrittswinkel der Unterkiefermolaren „in“ die Oberkiefermolaren geführt, sondern auch der Neigungswinkel und somit die Steilheit des Hineingleitens. Je nach Steilheit dieses Winkels wird die Funktion, mit der die Nahrung zerkleinert wird, festgelegt und damit auch die Effizienz der entsprechenden Funktion (siehe Kapitel 4.2). Der Reliefkompass zeigt hierbei, dass die gemessene Neigung des Mesostyls tendenziell der Neigung der gesamten Ectolophfacetten entspricht und so als Maß für die gesamte Neigung und für die Effizienz der buccal ausgeführten Funktion dienen kann. Der Unterkiefermolar gleitet mit dem Hypoconid am Mesostyl oder der mesostylartigen Struktur entlang und wird dabei von Paracon und Metacon auf Kurs gehalten. Auch das Parastylar wirkt hier als Führungsschiene und leitet den Protoconid des unteren Molar. Dabei gleiten alle buccalen Facetten des Unter- und Oberkiefers so gut wie zeitgleich aneinander vorbei (jeweils vier bzw. fünf Facetten: Fac1, Fac1', Fac2 (ggf. Fac2'), Fac6 und Fac7 (ggf. Fac7')). Noch während die buccalen Facetten von Ober- und Unterkiefermolaren in Berührung sind und sich der Unterkiefermolar weiter in Richtung zentraler Okklusion

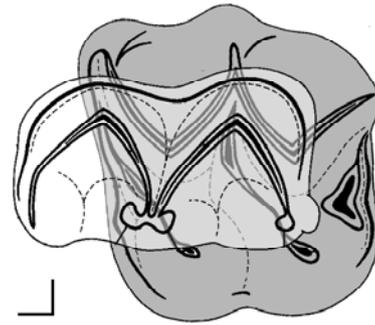


Abb.34: Bei den abgeleiteten Hippomorpha ergibt sich eine Zick-Zack-Struktur durch den Ectoloph des oberen Molaren und den Lophiden im unteren Molar (Schemata von *Anchitherium* verändert nach Thenius (1989))

bewegt, kommen die jeweils vier lingualen Facetten (Fac3, Fac4, Fac8, Fac9), soweit vorhanden, in Kontakt (Abb.32A). Sie liegen bei Ober- und Unterkiefer an den distalen und mesialen Seiten der lingualen Höcker Protocon und Hypocon sowie Metaconid und Entoconid. Die lingualen Facetten sind also zeitversetzt etwas nach den buccalen Facetten und dann gleichzeitig mit diesen in Kontakt. Wie oben beschrieben, ist in der Praxis wahrscheinlich keine Berührung von allen Facetten gleichzeitig möglich, sondern es liegt eher eine Betonung auf die nach distal oder mesial zeigenden Facetten vor, je nach Zyklus, abhängig von der jeweiligen Druckverteilung.

Die buccalen und lingualen Facetten nehmen bei allen untersuchten Gattungen den Großteil der Facettenoberflächen ein, dieser beträgt immer über 80%. Je nachdem wie stark die Rolle der zentralen Facettengruppe der Phase II ist, variiert dieser Wert und kann bis zu 97% für die Phase I am M2 betragen. Diese Betonung der Phase I ist auch von anderen herbivoren Ungulaten Gattungen bekannt (u.a. Janis 1979; Fortelius 1981; Fortelius 1982). Der Unterschied zwischen den Gattungen hier liegt in der Gewichtung der verschiedenen Facettengruppen der Phase I. Zwar ist bei allen der Hauptanteil bei der buccalen Facettengruppe zu finden, jedoch zeigen die abgeleiteten Palaeotheriidae eine ganz besonders deutliche Betonung der buccalen Facettengruppe und eine kaum ausgeprägte linguale Facettengruppe. Hier scheint also der eindeutige Schwerpunkt auf der buccalen Gruppe zu liegen. Im Gegensatz dazu stehen die primitiven Formen und die abgeleiteten Formen der Equidae, bei denen die lingualen Facettengruppe untereinander einen ähnlich hohen Wert einnimmt und dafür die buccale bzw. zentrale Facettenfläche reduziert wird. Diese Unterschiede geben eventuell Hinweise auf eine unterschiedliche Ernährungsstrategie (siehe Kapitel 4.3).

Diese buccalen und lingualen Facettengruppen der Phase I haben stets einen ähnlichen Neigungswinkel, jedoch je nachdem wie die Lage auf den Molaren ist, eine andere Ausrichtung. Dies ist deutlich auf dem Reliefkompass zu erkennen. Die unterschiedliche Ausrichtung ist dadurch bedingt auf welchem Teil eines Höckers die Facetten vorkommen, das heißt distal oder mesial. Das entscheidende Kriterium ist hier der Neigungswinkel und die Ausrichtung bei Facetten mit gleicher Lage (das heißt nach distal oder nach mesial). Dies zeigt an, dass sie überhaupt in der gleichen Bewegungsphase ohne eine Änderung der Hauptrichtung im Mastikationsvorgang benutzt werden können. Hätten die buccalen und die lingualen Facetten stark abweichende Neigungswinkel, und beispielsweise auf den nach distal zeigenden Höckern unterschiedliche Ausrichtungen, müsste man davon ausgehen, dass sie auch in

unterschiedlichen Bewegungsrichtungen bedient werden und damit wahrscheinlich auch in verschiedenen Phasen des Mastikationszyklus. Dies ist nicht der Fall. Es wird also fast die ganze Facettenoberfläche eines Molar in der ersten Phase benutzt. Dies ist auch die Phase, in der die größere Kraft und mehr Druck ausgeübt werden kann (Fortelius 1981; Hylander und Crompton 1986; Hylander et al. 1987; Wall et al. 2006), daher erscheint diese Flächenverteilung sinnvoll. Die Steilheit der Facetten bestimmt dann, wie erwähnt, die Funktion. Man kann davon ausgehen, dass diese Funktion, die ja dann durch den hohen Facettenanteil die vorherrschende ist, die optimalsten Voraussetzungen für die Zerkleinerung der jeweiligen Nahrung bietet. So ist es dann wiederum möglich, auf diese und die Effizienz bei ihrer Zerkleinerung zu schließen (siehe Kapitel 4.2 und 4.3). Alle untersuchten abgeleiteten Gattungen und auch *Propalaeotherium* zeigen außerdem eine Erhöhung der buccalen Seite gegenüber der lingualen. So wird die buccale Facettenfläche vergrößert und damit die insgesamt Funktionsdauer der Phase I verlängert. Die Phase I wird hier also länger sein als bei anderen Gattungen, wie *Hyracotherium* oder *Phenacodus*, bei denen buccale und linguale Seite gleich hoch sind oder die Verhältnisse sogar umgekehrt. Die abgeleiteten Palaeotheriidae zeigen eine weitere Vergrößerung der buccalen Scherflächen dadurch, dass sich die buccalen Höcker sehr spät trennen und es kein so ausgeprägtes W-förmiges Relief an der buccalen Seite gibt. Außerdem sind Attritionsfacetten hier besonders häufig auch auf Dentin zu finden. Die Phase I ist dadurch zwar nicht noch länger, allerdings wird mehr Kontaktfläche zur Verfügung gestellt.

In der vorliegenden Studie wurde für eine Gattung (*Anchitherium*) eine Besonderheit für die Phase I gefunden. Es handelt sich hierbei um deutliche Hinweise auf eine klare Änderung des Winkels in der Vertikalen, noch bevor es zu der zentralen Okklusion kommt. Dies ist also eine Änderung der Richtung des Mastikationspfads innerhalb der Phase I. Dieses Phänomen taucht bei der Gattung der abgeleiteten Equidae *Anchitherium* auf und wird im nachfolgenden Kapitel ausführlich diskutiert. Dieses Phänomen kommt innerhalb der untersuchten Gattungen nur hier vor und ist vorher in keiner der Autorin bekannten Studie dokumentiert worden.

4.1.1.2 Zentrale Okklusion

Die Phase I endet mit der zentralen Okklusion. Das Gleiten wird durch die maximale Verzahnung der Molaren gestoppt. Hier ist das Hypoconid der Unterkiefermolaren im

Trigon der Oberkiefermolaren versenkt. Durch diese Verzahnung erfolgt eine quetschende Funktion auf die eingekeilten Nahrung. Dieses Quetschen kurz vor und während der zentralen Okklusion zeigt sich durch die apikale Abnutzung sowie nachfolgende Ausbildung von deutlichen Dentinbecken an den lingualen Höckern der Oberkiefermolaren, Protocon und Hypocon und bei den abgeleiteten Gattungen auch zusätzlich an Protoloph und Metaloph und/oder an der deutlichen Abrasion an den nach buccal geneigten Flanken der lingualen Höcker Protocon und Hypocon. Auch auf der buccalen Seite der meist schmaleren Unterkiefermolaren entstehen antagonistische Quetschbecken. So entstehen Quetschkammern, in denen Nahrung komprimiert wird. Der genauere Ablauf dieser Quetschfunktion wird im nachfolgenden Kapitel bei der Besprechung des Mastikationszyklus der einzelnen Taxa erörtert, da sich hier einige deutliche Unterschiede zeigen. Neben den Attritionsfacetten der Molaren spielen also auch Quetschbecken eine maßgebliche Rolle, die den Abschluss der scherenden Funktion der Phase I bilden. Je steiler der buccale Neigungswinkel ist, desto direkter kommt der Unterkiefermolar auf dieses Quetschbecken zu und komprimiert die Nahrung hier. Es erfolgt aber tendenziell dennoch eine laterale Bewegung, wie sie ja auch von den Attritionsfacetten der ersten Phase vorgegeben wird. Je nach Gattung zeigen sich hier steilere oder flachere Neigungen, wonach sich dann auch die Bewegung in der Vertikalen richtet.

4.1.1.3 Phase II

Nach der zentralen Okklusion erfolgt die Phase II. Diese ist nicht bei allen Säugern vorhanden, wohl aber bei den primitiven Ungulaten (Butler 1951a; Janis 1979; Janis 1990), zu denen die frühen Hippomorpha gehören. Allerdings ist sie auch bei diesen sehr unterschiedlich deutlich ausgeprägt. Diese Phase wird nach dem heutigen Forschungsstand mit weniger Kraft ausgeführt als die Phase I (Fortelius 1981; Hylander und Crompton 1986; Hylander et al. 1987; Wall et al. 2006), da es sich um eine Exkursivbewegung handelt, deren Ausgangspunkt die zentrale Okklusion ist und die Kraft durch die Muskeln beim Zubeißen erzeugt wird, nicht beim Öffnen. Diese erzeugte Kraft ist bei der zentralen Okklusion schon auf Nahrung und Antagonisten übertragen worden. Dementsprechend vergleichsweise gering muss die Kraft sein, die für die Phase II aufgewendet werden kann. Die Phase II ist generell auch weniger geführt als die Inkursivbewegung, da die Okklusalfächen lingual bei weitem nicht so

komplex gestaltet sind. Dies gilt für alle untersuchten frühen Hippomorpha. Daher ist es nicht möglich, den Mastikationspfad auf die gleiche Weise für diese Phase wie für die Phase I zu messen; hier sind die Striationen und ihre Ausrichtung unersetzlich (Kay und Hiiemäe 1974). Die Phase I endet, wie erwähnt, mit der zentralen Okklusion, bei der eine deutliche Quetschfunktion ausgeübt wird und bei der die entstehenden Dentinbecken und/oder die nach buccal zeigenden Flanken der lingualen Höcker als Kompressionskammern für die Nahrung dienen. Diese Kompressionskammern sind nun in der Phase II zum Teil erneut in Gebrauch. In der Phase II wird der ausgeübte Druck in den Kompressionskammern auf die Nahrung durch die laterale Bewegung weiter erhöht. Dabei wird die Nahrung vom jeweiligen antagonistischen Molar an die nach zentral gelegenen Höckerflanken gegen die Schmelzleisten und in das Dentinbecken gepresst. Die Auskolkung des Dentins in den Quetschbecken kann hierbei zum Teil als gerichtet bezeichnet werden, das heißt dass die Stufe zwischen Dentin und Schmelz buccal größer ist als lingual, die Auskolkung buccal also ausgeprägter ist. Dies gilt, wenn vorhanden, für Ober- sowie Unterkiefermolaren. Der Grund hierfür ist die beschriebene laterale Bewegung, die die Phase II ausmacht und die die Auskolkung auf der Austrittsseite tiefer werden lässt (Greaves 1973; Rensberger 1973; Costa und Greaves 1981). Ist die Auskolkung nicht gerichtet, kann davon ausgegangen werden, dass es keine sehr starke laterale Tendenz nach der zentralen Okklusion gibt und damit auch eine wenig ausgeprägte Phase II. Die Facetten der Phase II (Fac5 und Fac10) sind auf dem buccalen Teil des Schmelzes am Rand des Dentinbeckens von Protocon und Hypocon zu erkennen und nach zentral ausgerichtet (Abb.32B), im Unterkiefer auf Hypoconid und Protoconid nach zentral zeigend. Sobald der Kontakt zwischen den Antagonisten verloren geht, ist die Phase II beendet. Auch wenn in der Phase II nicht ganz so viel Kraft ausgeübt wird, scheint die Bedeutung neben der reibenden Komponente auf den zentralen Facetten in der zum Teil vorkommenden weiteren Benutzung der Quetschbecken der Phase I zu liegen. Auch die zentralen Facetten selber sind je nach Gattung sehr unterschiedlich stark ausgeprägt. Daraus kann man schließen, dass die Phase II nicht bei jeder untersuchten Gattung von gleich großer Bedeutung ist. Auch die schon erwähnte Art der Auskolkung an den lingualen Höckern gibt Hinweise hierauf. Allen Gattungen gemeinsam ist jedoch, dass die Phase II von wesentlich geringerer Bedeutung ist als die Phase I. Deutlich ist die Tendenz innerhalb der untersuchten abgeleiteten Equidae die Phase II Facetten zu verringern. Dies wird ganz besonders deutlich bei *Anchitherium*, aber auch schon bei *Mesohippus*. Bei den

abgeleiteten Palaeotheriidae finden wir eine andere Tendenz. Die Phase II behält hier ihre ursprüngliche Bedeutung und ähnelt in der Ausprägung den primitiven Formen und der Außengruppe. Was sich im Vergleich zu den primitiven Formen verändert, ist die Ausprägung der lingualen Facettengruppe der Phase I. Man kann also von einer unterschiedlichen Ernährungsstrategie ausgehen (Kapitel 4.3). Diese Differenzierung der abgeleiteten Formen wird auch ganz klar in der Morphologie der lingualen Molarensseite deutlich. Bei den abgeleiteten Equidae findet man auch lingual eine ausgeprägte Höckermorphologie, bei den Palaeotheriidae eher ein flaches Profil, welches Platz für die Phase II Facetten bietet und vor allem Voraussetzungen für das seitliche Herübergleiten schafft. Lingual gibt es bei den abgeleiteten Palaeotheriidae also eine weniger starke Verzahnung.

Die Phase II ist bei allen untersuchten Gattungen von der Bewegungsrichtung fast horizontal ausgeprägt und entspricht so einem Reiben. Dies ist unter anderem am Reliefkompass ersichtlich, der für alle untersuchten Gattungen lange Vektoren, also flache Neigungen für die zentralen Facetten der Phase II zeigt. Sie unterscheiden sich jedoch in der Ausrichtung deutlich voneinander. Da es sich bei den Darstellungen des Reliefkompasses um einzelne Individuen handelt und nicht um Mittelwerte einer Stichprobe, muss man hier vorsichtig mit der Interpretation sein. Da man davon ausgehen kann, dass nach der zentralen Okklusion die beiden Facetten der zentralen Facettengruppe zum ungefähr gleichen Zeitpunkt in Benutzung sind, steht der Abstand zwischen ihnen eher für einen Bewegungsspielraum. Kombiniert man die Ergebnisse des Reliefkompasses mit denen der Dokumentation der Striationen, wird klar, dass die Ausrichtung der Facetten bei den zentralen Facetten keine brauchbaren Hinweise auf eine Bewegungsrichtung gibt. Dies wird besonders deutlich bei der Gattung *Plagiolophus*, die für die zentralen Facetten eine starke Ausrichtung nach distal zeigt. Die Vermutung, dass hier auch die Richtung der Exkursionsbewegung angezeigt wird, bestätigt sich nicht durch die Striationen. Dies gilt prinzipiell für alle untersuchten Gattungen. Die zum Teil recht großen Abstände der beiden Phase II Facetten untereinander kommen wohl dadurch zustande, dass der Reliefkompass extrem sensitiv auf Abkauung reagiert. Diese Ergebnisse passen mit denen durch den Eintrittswinkels gewonnenen Erkenntnissen zusammen, dass im Grunde die Bewegung des „power stroke“ innerhalb der untersuchten Gattungen gleich bleibt und die festgestellten Änderungen in der Bewegungsbahn nur durch die unterschiedliche Kronenmorphologie zustande kommt.

Auch bei der Phase II ist es wohl so, dass die Facetten nicht immer beide gleichzeitig voll in Kontakt sind. Sie werden zwar im gleichen Bewegungsablauf benutzt, aber zum Teil kommt die eine früher als die andere in Kontakt. Eventuell ist dies der Fall, wenn die zentralen Facetten eine deutlich unterschiedliche Ausrichtung haben, wie zum Beispiel bei *Palaeotherium*. Da es sich, wie schon mehrfach erwähnt, hier aber um die Reliefkompassse einzelner Individuen handelt, sollten die Ergebnisse nicht überbewertet werden. Klarheit kann hier nur von einer erhöhten Stichprobe kommen.

Bei den untersuchten Gattungen der frühen Hippomorpha ist die Phase II also nicht vorherrschend. Allerdings scheinen hier bei den abgeleiteten Vertretern der beiden Familien zwei unterschiedliche Mastikationspfade im „power stroke“ verwirklicht zu sein, die eine unterschiedlich starke Ausprägung der Phase II nach sich zieht; vorherrschend ist jedoch immer die Phase I. Bei herbivoren Primaten gibt es den Trend, die Phase II Facetten auf Kosten der Phase I Facetten zu vergrößern (Kay und Hiiemäe 1974; Hiiemae 1976; Kay 1977). Janis (1979) kann zeigen, dass dies bei den primitiven lophodonten Ungulaten *Hyrax*, deren Molarenmorphologie ein gutes Modell für frühe lophodonte Vertreter der Perissodactyla ist, nicht der Fall ist, da die Phase II wenig vorkommt. Jedoch scheint es schon ein genereller Trend bei Herbivoren zu sein, die Phase II auszuprägen (Rensberger 1986). Beide Ergebnisse spiegeln sich in dieser Studie wider und können innerhalb der Hippomorpha weiter differenziert werden (siehe Kapitel 4.1.3).

4.1.2 „Recovery stroke“ und „preparatory stroke“

Über den „recovery stroke“ und den „preparatory stroke“ einer fossilen Gattung lassen sich kaum Aussagen treffen. Hier erfolgt keinerlei Berührung von antagonistischen Zähnen, und daher gibt es bei einem nicht lebenden Tier, bei dem der Prozess der Mastikation nicht mehr beobachtet werden kann, auch kaum eine Möglichkeit diesen Teil des Mastikationszyklus zu rekonstruieren. Sicher ist aus anderen Studien aber, dass die Mandibula abwärts und wieder zurück Richtung buccal sowie wieder aufwärts zu den oberen Molaren geführt wird und dann der „power stroke“ wieder mit der Phase I beginnt (Crompton und Hiiemäe 1970; Kay und Hiiemäe 1974).

Neben der morphologieabhängigen Führung des „power stroke“ spielen jedoch, wie schon erwähnt, noch andere Parameter beim Mastikationspfad eine Rolle, wie beispielsweise die Form des Kiefergelenks oder die Ausprägung der verschiedenen

Kaumuskeln. Diese Parameter spielen ganz besonders bei dem „preparatory stroke“ bzw. „recovery stroke“ eine Rolle, bei dem es keinerlei Zahn-Zahn-Kontakt gibt und somit auch keine morphologieabhängige Führung stattfinden kann. Da das Kiefergelenk der Herbivoren sich insgesamt recht ähnlich ist Ermöglichung von im wesentlichen transversalen Bewegungen (Starck 1979), kann man von einem recht ähnlichen „preparatory stroke“ bzw. „recovery stroke“ für alle untersuchten Gattungen ausgehen. Diese erfolgen natürlich abgestimmt auf die jeweilige Zahngröße und Tendenz zur lateralen Bewegung. Da beide Bewegungsmuster jedoch keinen direkten Einfluss auf die Zerkleinerung haben, sollen sie hier nicht weiter diskutiert werden.

4.1.3 Mastikationspfad, zentrale Okklusion und Striationskartierung der einzelnen Gattungen

Für jede untersuchte Gattung der Hippomorpha wird nun ein Mastikationspfad für den „power stroke“ anhand der Ergebnisse schematisch rekonstruiert.

Phenacodus

Für den primitiven funktionellen Vorläufer der Hippomorpha *Phenacodus* ist die Führung des „power stroke“ weniger stark ausgeprägt als bei den frühen Hippomorpha. Es gibt keine mesostylartige Struktur, an der Eintritts- und Neigungswinkel gemessen werden könnten, und somit fehlt auch die ausgeprägte Führungsschiene für das Hypoconid. Im Gegensatz zu den primitiven Hippomorpha ist auch kein Parastylar als Führungsschiene für das Protoconid vorhanden. Beim Vorgang der Mastikation scheint also im „power stroke“ mehr Spiel vorhanden zu sein als bei den frühen Hippomorpha. Der Reliefkompass zeigt jedoch, dass die Facetten der Phase I sich nicht besonders deutlich von denen der primitiven Hippomorpha unterscheiden. Dies gilt für Neigung und Ausrichtung. Es fehlt also zwar die ausgeprägte Führung, vom reinen Mastikationspfad allerdings besteht eine große Ähnlichkeit. Rensberger (1986) ermittelt für *Phenacodus* und auch *Hyracotherium* einen „Winkel der Okklusion“, der dem hier gemessenen Neigungswinkel ähnelt, jedoch auf Messungen von Striationen zu einer horizontalen Ebene basiert. Beide Gattungen besitzen bei dieser Studie Werte um die 30°. Der hier gemessene Neigungswinkel von *Hyracotherium* ist um ca. 10° niedriger, jedoch kann man von einem ähnlich niedrigen Wertebereich sprechen. Daher wird hier für *Phenacodus* der gleiche Neigungswinkel angenommen, wie für *Hyracotherium*. Dieser liegt nach den Messungen der vorliegenden Studie bei 20°. Die geringere

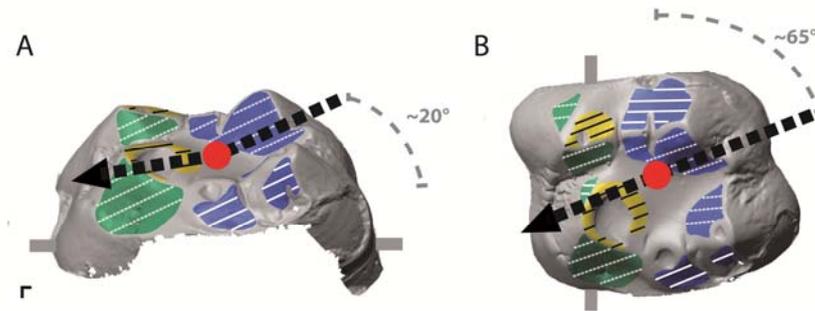


Abb.35: Schematischer Mastikationspfad und Striationen für *Phenacodus*. **A** Mastikationspfad von *Phenacodus* von mesial und **B** okklusal gesehen.

Es wird deutlich, dass die Änderung der Bewegungsrichtung nur in der Vertikalen erfolgt, von okklusal gesehen, verändert sich die Richtung der Bewegung kaum.

weiße Linien: Striationen der Phase I; schwarze Linien: Striationen der Phase II; gestrichelte Linien auf Facetten: Striationen wurden bei keinem Stück beobachtet, sondern sind angenommen; gestrichelter schwarzer Pfeil: Bewegungsrichtung des Unterkiefermolaren; roter Punkt: zentrale Okklusion, gestrichelte graue Linie: ungefähre geschätzter Neigungs- bzw. Eintrittswinkel, grauer Balken: Andeutung des Referenzobjektes an dem jeweils gemessen wurde

Führung wird auch durch das vergleichsweise niedrige Relief von *Phenacodus* deutlich. Man kann jedoch durch den Vergleich mit den anderen Gattungen und den Striationen ableiten, dass auch hier der Eintrittswinkel ungefähr bei 65° liegt und damit eine deutliche transverse Komponente verwirklicht ist. Der kaum vorhandene Breitenunterschied zwischen den oberen und den unteren Molaren, der bei den frühen Hippomorpha ansonsten immer deutlicher ausgeprägt ist, weist jedoch darauf hin, dass die vorhandene laterale Bewegung generell weniger lange andauert und so die gesamte laterale Verschiebung weniger stark ausgeprägt ist als bei Taxa, die sehr viel schmalere Unterkiefermolaren im Vergleich zu den oberen besitzen. Striationen sind generell viel weniger stark ausgeprägt als bei den anderen Gattungen (Abb.35), was für wenig Zahn-Zahn-Kontakt steht und mehr für eine abrasive Abnutzung mit viel Nahrungskontakt (Crompton und Hiimäe 1970). Wie bei den primitiven Formen findet auch hier ein klassisches Quetschen während und kurz vor der zentralen Okklusion statt. Daraus resultiert die apikale Abnutzung, die an allen Haupthöckern und an den Conuli zu finden ist. Schnitte durch die 3D-Modelle während bzw. kurz vor der zentralen Okklusion bieten einen neuen Einblick in diese Mastikationsphase, die generell sehr schwer zu untersuchen ist. Für alle untersuchten Gattungen wurden diese Schnitte durchgeführt und schematisiert. So wird bei *Phenacodus* neben den Größenverhältnissen von Unter- und Oberkiefer auch die Quetschfunktion deutlich (Abb.36). Nach der zentralen Okklusion erfolgt von okklusal gesehen kaum eine Winkeländerung, jedoch in der vertikalen schon, da die Exkursivbewegung schwach

Richtung ventral ausgeführt wird. Die Phase II spielt im „power stroke“ von *Phenacodus* flächenmäßig eine maßgebliche Rolle. Eventuell steht hiermit die zum Teil erhöhte linguale Seite im Vergleich zur buccalen in Zusammenhang. Generell kann man also von einem deutlich zweiphasigen, vergleichsweise schwach geführten Mastikationsprozess sprechen (Abb.35). Vergleicht man diese Molarenmorphologie mit denen von ganz flachen Molaren, beispielsweise mit den Molaren rezenter Equidae, wird jedoch deutlich, dass die buccalen Höcker trotzdem durch ihre Topographie in gewisser Weise einen Weg für den Mastikationspfad vorgeben.

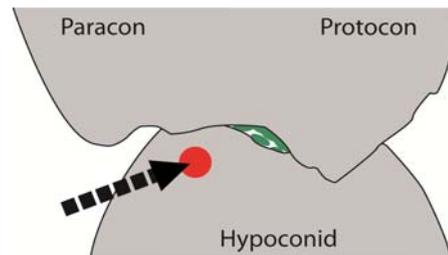


Abb.36: Schematisierte Schnitte durch 3D-Oberflächenmodelle zur Erklärung der Funktion während der zentralen Okklusion in der Phase I von mesial gesehen bei *Phenacodus*. Das Hypoconid gleitet am Mesostyl, also hinter dem Paracon entlang. So kommt es zu einer maximalen Verzahnung und einer Quetschfunktion, in denen auch die bei Abnutzung entstehenden Dentinbecken eine Rolle spielen.
gestrichelter schwarzer Pfeil: Bewegungsrichtung des Unterkiefermolaren; roter Punkt: zentrale Okklusion; grün: Nahrungspartikel

Primitive Hippomorpha

Der Eintrittswinkel des Unterkiefers beträgt wie bei allen anderen untersuchten Hippomorpha ca. 65° . Bei *Hyracotherium* und *Propalaeotherium* ist eine mesostylartige Struktur ausgeprägt, an der das Hypoconid entlang gleitet. Auch ein Parastyl ist ausgeprägt, an dem seinerseits das Protoconid gleitet. Eine Führung des buccalen Teils der Phase I ist daher deutlich vorhanden, ganz besonders im Vergleich zur Außengruppe, allerdings noch keine so ausgeprägte Zick-Zack-Struktur zum Festhalten der Nahrung, wie bei den abgeleiteten Hippomorpha. *Hyracotherium* und *Propalaeotherium* sind beide mit geringen Neigungswinkeln der buccalen Facetten ausgestattet (20° bzw. 25°), der Unterkiefer führt die Phase I des „power stroke“ also mit einer geringen orthalen Tendenz aus und bewegt sich mit einer deutlichen lateralen Komponente in Richtung zentraler Okklusion (Abb.37). Bei *Propalaeotherium* ist die orthale Tendenz ein wenig mehr ausgeprägt aufgrund der Tendenz zu etwas steileren Neigungswinkeln. Buccale und linguale Facettengruppen der Phase I spielen die wichtigste Rolle bei beiden Gattungen und nehmen bei *Hyracotherium* einen Wert von über 86% und bei *Propalaeotherium* von 84% an. Die benutzte Fläche der Phase I ähnelt sich also sehr, die Verteilung ist nur etwas unterschiedlich, da bei

Propalaeotherium die buccalen Facetten eine größere Rolle spielen als bei *Hyracotherium*. Dies besitzt einen höheren Anteil an lingualen Facetten verglichen zu *Propalaeotherium*. Striationen sind ganz besonders an den buccalen Facetten zu finden, kommen aber auch an den restlichen Facetten vor. Am seltensten sind sie an den nach distal zeigenden lingualen Facetten (Abb.37). Diese Beobachtung gilt ganz besonders für *Hyracotherium*, wie auch durch die Simulation mit dem Occlusal Fingerprint Analyser gezeigt (Abb.31). Der Mastikationspfad tendiert also zumindest bei *Hyracotherium* dazu, eher an den nach mesial zeigenden lingualen Facetten engen Kontakt zu halten. In der Phase I erfolgt keine Änderung der Bewegungsrichtung, alle Facetten werden im gleichen Bewegungsablauf einer Richtung bedient. Die Phase I wird mit der zentralen Okklusion abgeschlossen und endet mit einer quetschenden Funktion. Hierbei sind Höcker und Beckenstrukturen maximal ineinander verzahnt und man findet das klassische Quetschen, welches durch Höckerstrukturen in Becken vonstatten geht (Crompton und Hiiemäe 1970). Daraus resultiert auch die apikale Abnutzung, die an allen Haupthöckern und an den Conuli zu finden ist. Anhand von Schnitten, die durch das 3D-Modell durch das Mesostyl und das Hypoconid bei der

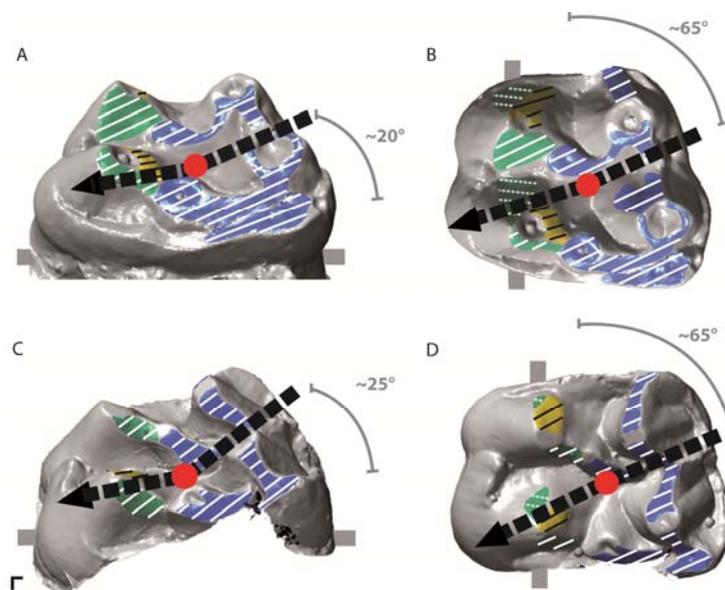


Abb.37: Schematischer Mastikationspfad und Striationen für die primitiven Hippomorpha. **A** Mastikationspfad von *Hyracotherium* von mesial und **B** okklusal gesehen; **C** Mastikationspfad von *Propalaeotherium* von mesial und **D** okklusal gesehen.

Es wird deutlich, dass die Änderung der Bewegungsrichtung nur in der Vertikalen erfolgt, von okklusal gesehen, verändert sich die Richtung der Bewegung kaum.

weiße Linien: Striationen der Phase I; schwarze Linien: Striationen der Phase II; gestrichelte Linien auf Facetten: Striationen wurden bei keinem Stück beobachtet, sondern sind angenommen; gestrichelter schwarzer Pfeil: Bewegungsrichtung des Unterkiefermolaren; roter Punkt: zentrale Okklusion, graue Linie: ungefähre Neigungs- bzw. Eintrittswinkel, graue Balken: Andeutung des Referenzobjektes an dem jeweils gemessen wurde

zentralen Okklusion gelegt werden, kann dieser Ablauf gut nachvollzogen werden (Abb.38). Die ausgeprägten Täler zwischen den Höckern bilden geeignete Ablaufstrukturen für in der Nahrung enthaltene Flüssigkeit, die so aus den Kompressionskammern entkommen kann. Von okklusal gesehen findet kaum eine Winkeländerung von der Phase I zur Phase II statt. Diese ist von mesial oder distal betrachtet vorhanden, da sie in der Vertikalen liegt und mit der Kronenmorphologie in engem Zusammenhang steht (Abb.37). Die Exkursivbewegung der Phase II ist sehr flach.

Die Auskolkung des Dentins hat lingual eine Tendenz zur Ausrichtung, und spiegelt so die laterale Bewegung wider (Greaves 1973; Rensberger 1973; Costa und Greaves 1981). Generell ist bei *Propalaeotherium* die Winkeländerung in der Vertikalen etwas deutlicher ausgeprägt, und zwar weil man hier minimal steilere Neigungswinkel und linguale Facetten findet. Daher tritt der Unterkiefermolar etwas steiler ein als bei *Hyracotherium*. Ansonsten kann man bei den primitiven Hippomorpha von sehr ähnlichen Bewegungsabläufen ausgehen, die im Vergleich zur Außengruppe eine deutlich stärker ausgeprägte Führung des Mastikationspfads aufweisen.

Abgeleitete Equidae

Die beiden Gattungen der abgeleiteten Equidae *Mesohippus* und *Anchitherium* zeigen beim Eintrittswinkel ebenfalls die charakteristischen 65°. Es ist allerdings zu beachten, dass während bei *Mesohippus* dieser Winkel recht eindeutig von allen Zahnpositionen wiedergegeben wird, bei *Anchitherium* deutliche Schwankungen vorkommen. Besonders aus dem Rahmen fällt hier der dritte Molar, bei dem deutlich niedrigere Winkel vorkommen. Der Grund hierfür könnte die Lage nahe dem Kiefergelenk auf einer wenig gebogenen Zahnreihe sein, wie sie bei *Anchitherium* vorkommt. Da die Tendenzen aber nicht bei jedem Stück vorkommen und eher undeutlich sind, sollen sie nicht überinterpretiert werden. Bei diesen Gattungen ist ein deutliches Mesostyl zusätzlich zum Parastyl ausgebildet; beide Strukturen dienen neben den Höckern als

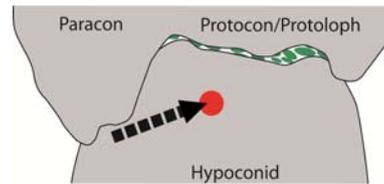


Abb.38: Schematisierte Schnitte durch 3D-Oberflächenmodelle zur Erklärung der Funktion während der zentralen Okklusion in der Phase I von mesial gesehen bei den primitiven Hippomorpha. Das Hypoconid gleitet am Mesostyl, also hinter dem Paracon entlang. So kommt es zu einer maximalen Verzahnung und einer Quetschfunktion, in denen auch die bei Abnutzung entstehenden Dentinbecken eine Rolle spielen.

gestrichelter schwarzer Pfeil: Bewegungsrichtung des Unterkiefermolaren; roter Punkt: zentrale Okklusion; grün: Nahrungspartikel

Führungsschienen. Die Zick-Zack-Struktur der ineinander greifenden Molaren (Abb.33) wird dadurch und durch das erhöhte buccale Relief deutlich. Das hohe Relief der Molaren macht eine morphologieabhängige Führung auch bei großen Nahrungsstücken möglich, dies gilt ganz besonders für die größere Gattung *Anchitherium* (Abb.34).

Die Ausprägung des Neigungswinkels unterscheidet beide Gattungen voneinander, die damit auch einen unterschiedlichen Bewegungspfad der Phase I besitzen. Während *Mesohippus* einen flachen Eintritt des Unterkiefers, ähnlich der primitiven

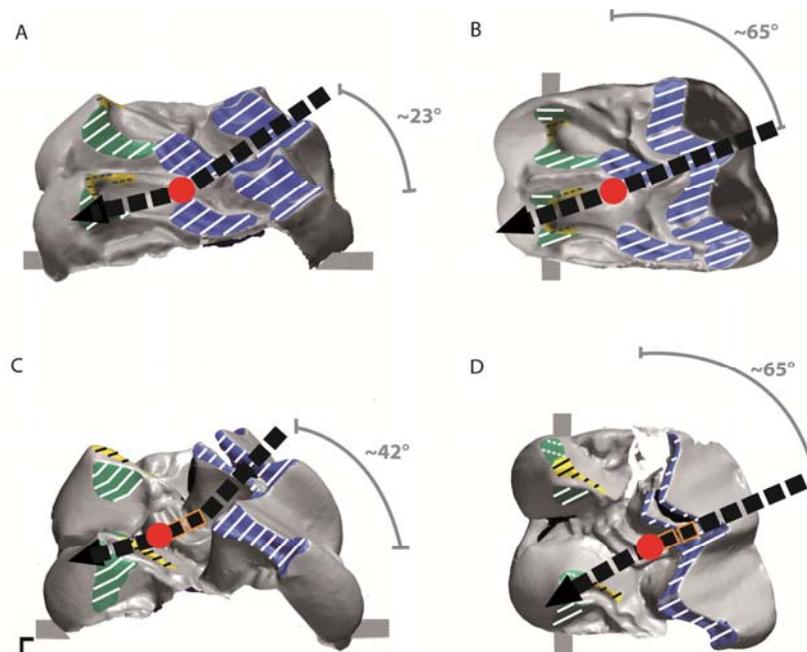


Abb.39: Schematischer Mastikationspfad und Striationen für die abgeleiteten Equidae. **A** Mastikationspfad von *Mesohippus* von mesial und **B** okkusal gesehen. **C** Mastikationspfad von *Anchitherium* von mesial und **D** okkusal gesehen; in orange markiert am Bewegungspfeil ist die Änderung der Bewegung in der Phase I.

Es wird deutlich, dass die Änderung der Bewegungsrichtung nur in der Vertikalen erfolgt, von okkusal gesehen, verändert sich die Richtung der Bewegung kaum.

weiße Linien: Striationen der Phase I; schwarze Linien: Striationen der Phase II; gestrichelte auf Facetten: Striationen wurden bei keinem Stück beobachtet, sondern sind angenommen; gestrichelter schwarzer Pfeil: Bewegungsrichtung des Unterkiefermolaren; roter Punkt: zentrale Okklusion, graue Linie: ungefähre Neigungs- bzw. Eintrittswinkel, graue Balken: Andeutung des Referenzobjektes an dem jeweils gemessen wurde

Hippomorpha, zeigt, ist dieser bei *Anchitherium* recht steil ausgeprägt. Dementsprechend ist die Bewegungsrichtung beim Letztgenannten mit einer deutlich orthalen Komponente ausgestattet (Abb.39). Beide Gattungen zeigen im Vergleich zu den primitiven Hippomorpha stark vergrößerte Flächen der Phase I Facetten. Diese nehmen bei *Mesohippus* 93% und bei *Anchitherium* sogar 97% ein. Davon entfällt ein recht großer Anteil auf die lingualen Facetten (22% bzw. 27%). Die Phase I besitzt also

eine sehr deutliche Ausprägung, wobei beide, die buccale wie auch die linguale Facettengruppe, eine wichtige Rolle spielen. Auch hier wird wieder die Tendenz deutlich, an der lingualen Facettengruppe lediglich an den nach mesial geneigten Facetten deutliche Striationen auszuprägen. Dies ist bei *Anchitherium* besonders deutlich, hier sind die Unterschiede in der Ausprägung sehr stark (Abb.39). *Anchitherium* zeigt eine weitere Besonderheit, die besonders hervorzuheben ist, da sie sonst bei keiner untersuchten Gattung vorkommt. In der Phase I, also noch vor der zentralen Okklusion, kommt es bei dieser Gattung zu einer klaren und deutlichen Änderung der Bewegungsrichtung. Diese Änderung kann klar an den Striationen vieler nach mesial gerichteten lingualen Facetten nachvollzogen werden (Abb.40) und kommt bei allen untersuchten Individuen vor. Der Grund hierfür scheinen die unterschiedlichen Größenverhältnisse der unteren und oberen Molaren zu sein, denn die Unterkiefermolaren von *Anchitherium* sind nur ca. halb so breit wie die Oberkiefermolaren. Nach dem Entlanggleiten der jeweiligen buccalen Strukturen wird die Bewegung von dem Aufeinandertreffen von Teilen von Protoconid und Hypoconid mit der nach zentral zeigenden Flanke von Protoloph und dem Hypostyl gestoppt. Dies ist allerdings noch nicht die zentrale Okklusion, die der maximalen Verzahnung entspricht, sondern nur ein „Zwischenstopp“. Die vollständige Interkuspitation kann nur durch eine Richtungsänderung zu einer stärker horizontalen Bewegung erreicht werden. Diese Richtungsänderung ist der nachweisbare Knick in den Striationen der nach mesial zeigenden lingualen Facetten. Diese Richtungsänderung wird durch die Beißkraft quasi automatisch herbeigeführt, ähnlich einem Einrasten in eine ideale Position, die aber eben nur durch eine Richtungsänderung herbeigeführt werden kann. So ist also auch diese Bewegungsänderung morphologiegeführt. In der Position der endgültigen zentralen Okklusion kommt dann der lingualste Teil der nach mesial zeigenden Facetten der lingualen Gruppe in Kontakt. Außerdem rücken nun die nach zentral zeigenden Flanken der buccalen Höcker der Molaren in Kontakt, bzw. mit der Nahrung zwischen ihnen, denn es handelt sich hier um Abrasionsfacetten. Außerdem kann durch diese stärker laterale Bewegung die Nahrung stärker in die Dentinbecken von Protoloph und Metaloph der oberen Molaren gequetscht werden. Durch die horizontale Bewegung erfolgt ein Quetschen gegen die Schmelzkanten buccal, aber auch mesial und distal (Abb.41A-C). Die unteren Molaren besitzen keine so stark ausgeprägten Dentinbecken wie die oberen, sie üben die Quetschfunktion hauptsächlich mit der nach zentral zeigenden Schmelzflanke von Protoconid und Hypoconid aus. Mit

fortschreitender Abkauung erfolgt jedoch auch hier eine Auskolkung. Sind aufgrund von geringer Abnutzung noch keine Dentinbecken vorhanden, dann wird an den Lophen eher eine schneidende Funktion ausgeführt. Bei *Mesohippus* erfolgen die zentrale Okklusion und die ausgeführte Quetschfunktion nach dem gleichen Prinzip, nur hier ist keine Richtungsänderung in der Phase I vorhanden (Abb.41D und E). Dies liegt wohl daran, dass die Größenverhältnisse etwas anders sind, da die unteren Molaren nicht so schmal im Vergleich zu den oberen sind. Durch den flacheren Neigungswinkel ist hier die buccale Phase der Phase I viel flacher ausgeprägt und hat eine stärker laterale ausgeprägte Komponente, welche sich auf die quetschende, komprimierende Funktion kurz vor und während der zentralen Okklusion auswirkt.

Die Phase II scheint tendenziell bei den untersuchten abgeleiteten Equidae eine geringe Rolle zu spielen. Auf sie entfällt der restliche, sehr geringe Flächenanteil der Facetten an der Gesamtoberfläche; zum Teil fehlt sie sogar ganz. Diese Tendenz nimmt bei *Anchitherium* mit zunehmender Abkauung zu. Da man bei *Anchitherium* eine Richtungsänderung vor der zentralen Okklusion auffinden, kann man davon ausgehen dass die Funktion der horizontalen Bewegung, die sonst in der Phase II vonstatten geht, nun auf die Phase I verlagert ist. So wird das Quetschen mit horizontaler Komponente innerhalb der Dentinbecken auch bei *Anchitherium* vorgenommen, nur eben in der Phase I anstatt in der Phase II. Bei *Mesohippus* spielt, wie schon erwähnt, die laterale Komponente sowieso schon in der Phase I eine maßgebliche Rolle, und so kommt hier die komprimierende Funktion ebenfalls zustande. Generell ist die Phase II bei beiden Gattungen und den meisten untersuchten Stücken jedoch gering ausgeprägt; dies ist an

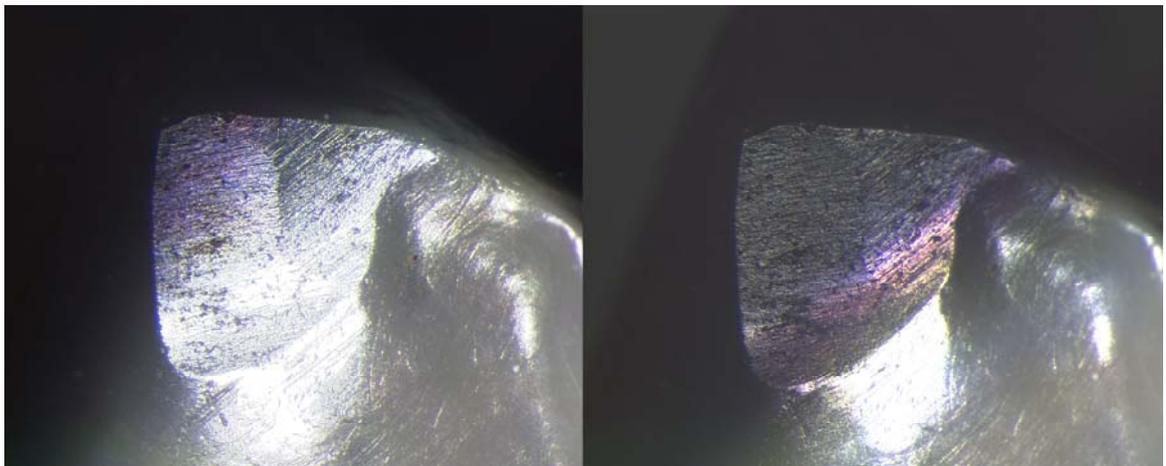


Abb.40: Beispiel für die Änderungen der Striationsrichtungen der lingualen Phase I auf der lingualen Fac8 von *Anchitherium* (SMNS 13062) bei unterschiedlichen Beleuchtungen, um die Änderungen der Richtung der Striationen zu verdeutlichen.

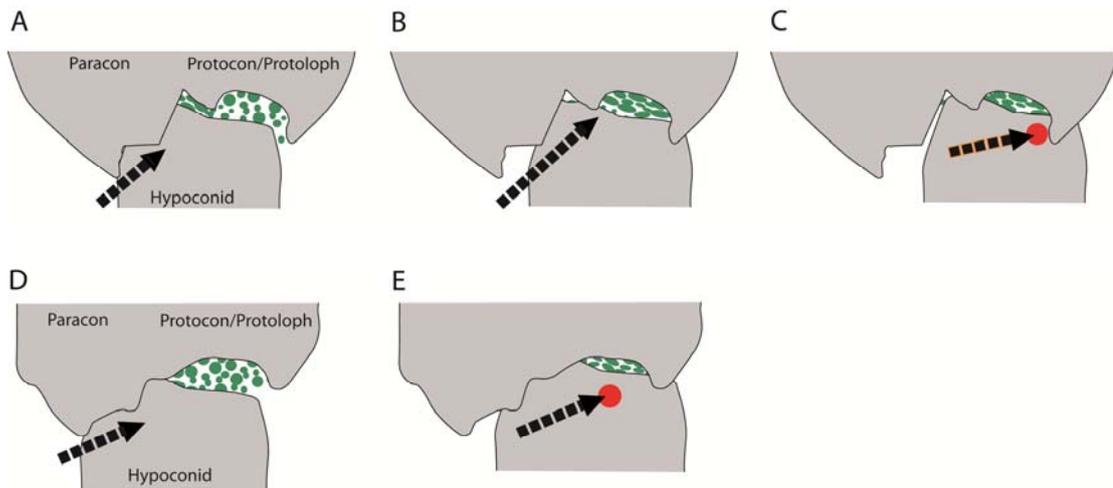


Abb.41: Schematisierte Schnitte durch 3D-Oberflächenmodelle zur Erklärung der Funktion vor und während der zentralen Okklusion in der Phase I von mesial gesehen bei den abgeleiteten Equidae (obere Reihe: *Anchitherium*, untere Reihe: *Mesohippus*). Das Hypoconid gleitet am Mesostyl, also hinter dem Paracon, entlang. **A** Bei *Anchitherium* erfolgt das steile Eingleiten des Hypoconid am Mesostyl, hierbei wird die Nahrung vor allem an den nach zentral zeigenden Flanken von Protocon bzw. Protoloph gequetscht. **B** Kurz vor der zentralen Okklusion erfolgt das Stoppen des unteren Molaren an den okklusalen Strukturen des oberen Molaren. Dieser Vorgang setzt sich fort, während die zentralen Teile der lingualen Facetten in Kontakt kommen. **C** Es erfolgt ein Richtungswechsel des Unterkiefermolaren noch vor der zentralen Okklusion, bei dem die Nahrung vor allem in die Dentinbecken der oberen Molaren gequetscht wird; während der zentralen Okklusion wird im Dentinbecken weiter komprimiert. **D** Bei *Mesohippus* ist das Eingleiten flacher und die Flanken von Protocon bzw. Protoloph sind nicht so sehr ausgeprägt. **E** Das Komprimieren und Quetschen der Nahrung erfolgt erst kurz vor und während der zentralen Okklusion im Dentinbecken von Protocon bzw. Protoloph.
gestrichelter schwarzer Pfeil: Bewegungsrichtung des Unterkiefermolaren; roter Punkt: zentrale Okklusion; grün: Nahrungspartikel

den Facetten belegbar. Die dazugehörigen zentralen Facetten zeigen bei *Anchitherium* Striationen. Diese zeigen, dass die Richtung der Exkursivbewegung von okklusal gesehen auch hier wie bei den primitiven Hippomorpha, ungefähr der Inkursivbewegung entspricht. Es gibt lediglich Änderungen in der Vertikalen (Abb.39C und D). Man kann also davon ausgehen, dass eine geringe Kompression in den Dentinbecken auch während der Phase II stattfindet. Bei *Mesohippus* fällt auf, dass die zentralen Facettengruppen keine Striationen ausgeprägt haben (Abb.39A und B). Dies spricht dafür, dass hier meist Nahrung zwischen den Molaren vorhanden war (Crompton und Hiiemäe 1970).

Diese Verringerung der Phase II scheint ein Hinweis auf die Entwicklung der Equidae insgesamt zu sein. Laut Janis (1979) verlieren diese generell im Laufe der Evolution die Phase II bis deren Mastikationszyklus nur noch aus einer Phase und Bewegungsrichtung besteht. Zu diesem Zeitpunkt sind sie „grazer“. Hier wird der Mastikationszyklus also dann auf die Phase I reduziert, die dann mit großer Kraft ausgeführt werden kann (Fortelius 1981). Eventuell zeigen die hier untersuchten Gattungen schon

Voraussetzungen für diese Änderungen. Die hier untersuchten abgeleiteten Equidae sind allerdings klassischerweise „browser“ (Rensberger et al. 1984) mit einem völlig anderen Zahnbau. Warum die Reduktion der Phase II bei dieser Ernährung von Vorteil ist, wird in Kapitel 4.3 diskutiert.

Abgeleitete Palaeotheriidae

Beide abgeleiteten Gattungen der Palaeotheriidae, *Palaeotherium* und *Plagiolophus*, zeigen den üblichen Eintrittswinkel von 65° . Ähnlich wie bei den abgeleiteten Equidae findet man bei einer Gattung, nämlich *Plagiolophus*, recht ähnliche Winkel für alle Zahnpositionen und bei einer Gattung, *Palaeotherium*, recht gestreute Werte mit einem ganz besonders niedrigen Winkel für den dritten Molar. Der Grund hierfür könnte, wie auch bei den Equidae, die Lage nahe dem Kiefergelenk auf einer wenig gebogenen Zahnreihe sein. Auch hier sind die Interquartilbereiche und Whisker stark ausgeprägt und die Tendenzen nicht allzu deutlich. Alle Molaren haben ein sehr deutliches Mesostyl, Parastyl und Metastyl ausgeprägt, die als Führungsschienen dienen. Dadurch und wegen des erhöhten Reliefs ist die Zick-Zack-Struktur zum Festhalten der Nahrung

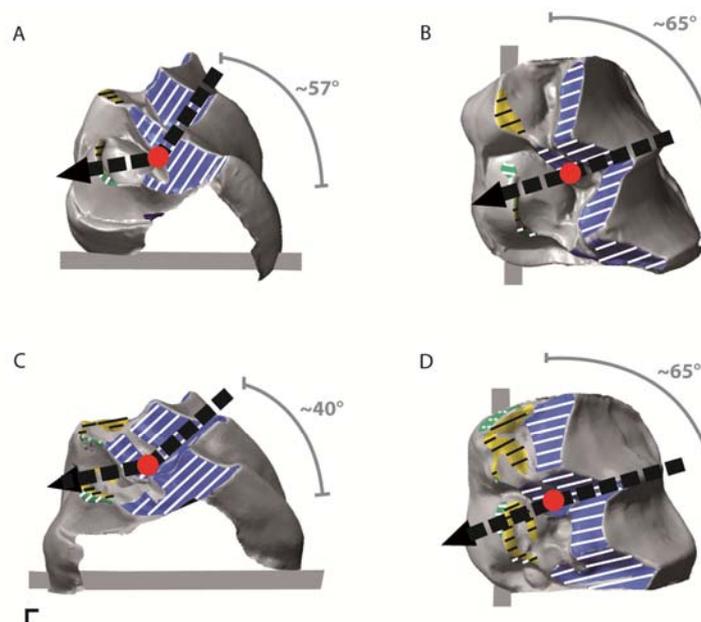


Abb.42: Schematischer Mastikationspfad und Striationen für die abgeleiteten Palaeotheriidae. **A** Mastikationspfad von *Palaeotherium* von mesial und **B** okklusal gesehen **C** Mastikationspfad von *Plagiolophus* von mesial und **D** okklusal gesehen.

Es wird deutlich, dass die Änderung der Bewegungsrichtung nur in der Vertikalen erfolgt, von okklusal gesehen, verändert sich die Richtung der Bewegung kaum.

weiße Linien: Striationen der Phase I; schwarze Linien: Striationen der Phase II; gestrichelte Linien auf Facetten: Striationen wurden bei keinem Stück beobachtet, sondern sind angenommen; gestrichelter schwarzer Pfeil: Bewegungsrichtung des Unterkiefermolaren; roter Punkt: zentrale Okklusion, graue Linie: ungefähre Neigungs- bzw. Eintrittswinkel, graue Balken: Andeutung des Referenzobjektes an dem jeweils gemessen wurde

deutlich ausgeprägt. Darauf folgt aufgrund der steilen Neigung des Mesostyls eine relativ orthal ausgerichtete Gleitbewegung in der Phase I. *Palaeotherium* zeigt hier die steilsten Winkel aller gemessenen Gattungen. *Plagiolophus* liegt etwa im gleichen Bereich wie *Anchitherium*. Bei beiden Gattungen der abgeleiteten Palaeotheriidae zeigt sich eine Tendenz zur Verflachung der Winkel mit fortschreitender Abkautung. Die buccale Phase der Phase I spielt bei diesem Taxon die wichtigste Rolle, die dazugehörige Facettengruppe nimmt bei *Palaeotherium* 89% und bei *Plagiolophus* 80% ein. Dies ist beispielsweise auch bei lophodonten Rhinocerotidae so (Fortelius 1981). Dafür ist die linguale Facettengruppe kaum vorhanden, bei vielen Stücken fehlen hier die Facetten gänzlich. Um diese große Fläche buccal zur Verfügung stellen zu können, ist das buccale Relief erhöht, aber auch das Dentin in die Attritionsfacette mit einbezogen. Diese zeigen auch Striationen, welche sich meist auch deutlich auf dem Dentin wiederfinden und buccal immer vorhanden sind. Die linguale Facettengruppe zeigt, wenn überhaupt, sehr viel seltener Striationsvorkommen (Abb.42). Vor und während der Okklusion wird auch bei diesen Taxa gequetscht. Die lingualen Höcker der Palaeotheriidae sind im Gegensatz zu den anderen untersuchten Gattungen etwas nach distal verrückt. So kommt das Hypoconid nach dem Entlanggleiten auf dem Mesostyl direkt mit dem Protocon in Kontakt und nicht mit dem Tal zwischen den beiden lingualen Höcker wie bei den anderen untersuchten Gattungen. Dies gilt auch für Protoconid und Hypocon. So kommt es zu der auffallend schnell voranschreitenden apikalen Abnutzung der lingualen Höcker, denn nur mit der Ausbildung von großen Dentinbecken ist die volle Funktionsfähigkeit der Molaren mit einer ausgeprägten Quetsch- und Reibefunktion gewährleistet. Durch die Schnitte der 3D-Modelle lässt sich zeigen, dass die Hauptquetschfunktion der abgeleiteten Palaeotheriidae der Phase I aber wohl eher an den zentralen Flanken der lingualen Höcker stattfindet sowie in den Interkuspidräumen (Abb.43). Diese sind besonders bei *Palaeotherium* sehr tief ausgeprägt. Man kann davon ausgehen, dass hier zu Lebzeiten des Tieres immer Nahrung festsaß und so das Widerlager beim Quetschen gebildet hat. Dieses Phänomen der immer vorhandenen Nahrung in Zähnen kennt man auch von rezenten Pflanzenfressern, wie beispielsweise dem rezenten *Equus*. Hier findet man bei Sammlungsstücken oft Nahrungsrückstände in den Prä- und Postfacetten. Bei *Plagiolophus* sind diese Interkuspidräume nicht so tief ausgeprägt wie bei *Palaeotherium*, zum Teil ist hier auch Zement vorhanden. Hier ist das Widerlager also aus Zahnmaterial. Auch der zur Zahnwurzel liegende Teil der buccalen Facetten scheint

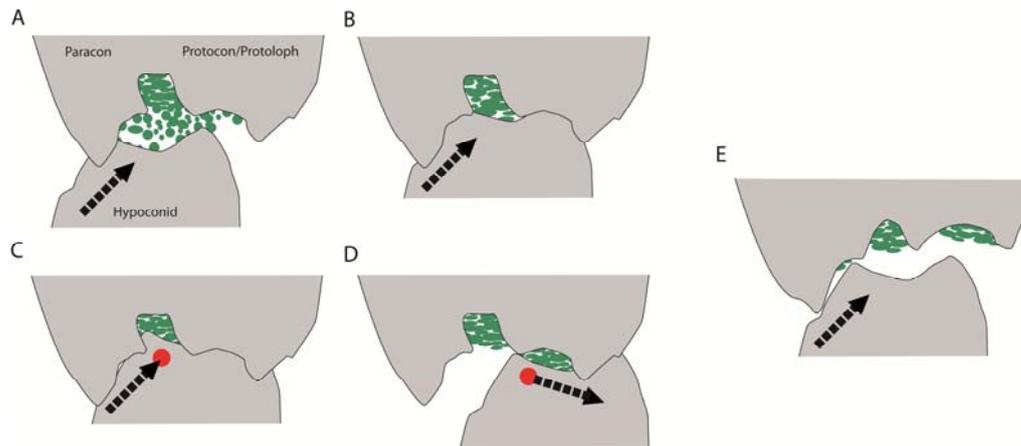


Abb.43: Schematisierte Schnitte durch 3D Oberflächenmodelle zur Erklärung der Funktion vor und während der zentralen Okklusion in der Phase I und dem Beginn der Phase II von mesial gesehen bei den abgeleiteten Palaeotheriidae (**A-D** *Palaeotherium*, **E:** *Plagiolophus*). Das Hypoconid gleitet am Mesostyl, also hinter dem Paracon entlang. **A** buccale Phase der Phase I und beginnendes Quetschen an den Facetten nach dem Knick der buccalen Facette. **B** Kurz vor der zentralen Okklusion wird die alte und die neue Nahrung in den Interkuspidräumen verdichtet. **C** Am Punkt der zentralen Okklusion ist die höchstmögliche Kompression vorhanden, die quetschende Funktion wird hauptsächlich an den zentral liegenden Flanken der lingualen Höcker ausgeführt. **D** Nach der zentralen Okklusion erfolgt das Reiben über die lingualen ausgeprägten Dentinbecken und die buccalen Facetten. **E** *Mesohippus* vor der zentralen Okklusion zur Darstellung der etwas anderen Molarenstruktur. Der Bewegungspfad und die Funktionen sind sehr ähnlich.

gestrichelter schwarzer Pfeil: Bewegungsrichtung des Unterkiefermolaren; roter Punkt: zentrale Okklusion; grün: Nahrungspartikel

eine Rolle bei der Quetschfunktion zu übernehmen, da die buccalen Facetten bei beiden Gattungen einen deutlichen Knick zeigen, der bei voranschreitender Abkautung immer mehr horizontal ausgerichtet ist und so mehr horizontalen Untergrund zum Quetschen bietet. Die Auskolkung der lingualen Höcker ist bei weitem nicht so tief wie bei den abgeleiteten Equidae. Der Grund hierfür ist wahrscheinlich die Tatsache, dass hier die Hauptbenutzungsphase der lingualen Dentinbecken die Phase II ist, und sie so in einer horizontalen Bewegung ausgekollt werden und nicht in einer vertikal auftreffenden. Dafür spricht auch, dass die Auskolkung deutlich gerichtet scheint, das heißt die Austrittskante aus Schmelz hat einen weit höheren Abstand zum Dentin des Beckens als die Eintrittskante und zeigt so die laterale Bewegung an (Greaves 1973; Rensberger 1973; Costa und Greaves 1981). Auch kann man bei fast allen untersuchten Individuen Striationen auf den Facetten der zentralen Gruppe erkennen. Die Phase II ist auch vom Anteil der Facetten deutlicher ausgeprägt als bei den abgeleiteten Equidae und entspricht eher den primitiven Gattungen. Man kann also von einer ausgeprägten, flachen Phase II im „power stroke“ ausgehen. Wie bei den vorher besprochenen Taxa ist auch hier die Änderung des Winkels nach der zentralen Okklusion lediglich durch die

Kronenmorphologie bedingt und nur in der Vertikalen vorhanden. Von Okklusal ist sie kaum zu erkennen.

4.1.4 Fazit Mastikationspfad

Die Änderung im Bewegungspfad innerhalb der Hippomorpha kommt hauptsächlich durch die Kronenmorphologie zustande. Dies gilt sowohl für die Winkeländerung zwischen den eventuell vorhandenen Phasen, als auch für die gefundene Winkeländerung innerhalb der Phase I. So kann man von einer passiven Winkeländerung sprechen. Der eigentliche aktive Bewegungsablauf ist bei allen untersuchten Gattungen inklusive der Außengruppe sehr ähnlich. Der Grund hierfür wird im ähnlichen Kiefergelenk und der ähnlich ausgeprägten Muskulatur sowie im gemeinsamen phylogentischen Erbe zu finden sein. Unterschiedliche Bewegungspfade werden nur bei Taxa anderer Gruppen vorkommen, die ein deutlich unterschiedliches Kiefergelenk im Zusammenhang mit unterschiedlich ausgeprägter Muskulatur besitzen. Darauf weisen ebenfalls Ergebnisse aus der humanen Zahnmedizin hin. In der gleichen Studie wird aber auch gezeigt, dass jedes Individuum einen für sich individuellen Mastikationspfad hat und es durchaus verschiedene Variationen und Bewegungstendenzen innerhalb einer Art geben kann (Kim et al. 2001). Studien des menschlichen Kiefergelenks bestätigen, dass jeder Mastikationszyklus an sich individuell ist und auch Änderungen im Bewegungspfad der Zähne nach sich zieht; mal mit mehr, mal mit weniger Zahnkontakt (Graf und Zander 1963; Hickey et al. 1963). Auch dies spiegelt sich in den Ergebnissen und den zum Teil großen Variationen innerhalb der Werte wider, das gilt im Speziellen für den Eintrittswinkel. Insgesamt kann man jedoch davon ausgehen, dass es bei den frühen Hippomorpha nicht so starke Variationen gibt wie beim Menschen, die eine bunodonte Bezahnung aufweisen. Ähnliche Variationen sind eher bei *Phenacodus* zu erwarten, der bunodonten Außengruppe. Insgesamt gilt: je komplexer die Kronenmorphologie, desto stärker die Führung im Mastikationsprozess. Außerdem spielt auch die zwischen den Antagonisten befindliche Nahrung eine wichtige Rolle bei der Festlegung des Pfads (Herring und Scapino 1973; Reed und Ross 2010). Die sichtbaren Unterschiede des Mastikationspfads innerhalb der Familien treten so am deutlichsten bei den abgeleiteten Vertretern zutage. Durch unterschiedliche Kronenmorphologien, die unterschiedliche Ausprägungen der Facetten nach sich ziehen, kommt es zu verschieden starken

Ausprägungen der Facettengruppen sowie Betonungen der Phasen des „power stroke“, oder sogar zur gänzlichen Reduzierung der Phase II. Dadurch unterscheiden sich dann auch die jeweiligen Funktionen, die während der Mastikation ausgeführt werden (siehe Kapitel 4.2). Trotz einer sehr ähnlichen Mastikationsbewegung kommt es also zu recht unterschiedlichen Ausprägungen des Mastikationspfads, abhängig von der jeweiligen Kronenmorphologie.

4.2 Effektivität und Effizienz im Mastikationsprozess

4.2.1 Definitionen und Erklärungen in Bezug auf den Mastikationsprozess

Wenn man die beiden üblichen Begriffe Effektivität und Effizienz auf den Mastikationsprozess anwendet, ergeben sich folgende Überlegungen. Die Effektivität bezeichnet im Allgemeinen den Zielerreichungsgrad, ohne dass auf die Art und Weise wie das Ziel erreicht wird, eingegangen wird (Gabler 2009). Drucker (2007) bezeichnet Effektivität auch als die „richtigen Dinge tun“. Übertragen auf die Mastikation kann man sagen, dass effektives Kauen bedeuten würde, dass die Nahrung ausreichend zerkleinert wird, denn so wird die Nahrung für die weitere Verdauung vorbereitet. Damit die Zerkleinerung ausreichend, also effektiv, ist, müssen die Zähne der jeweiligen Nahrung entsprechen. Ein herbivores Säugetier sollte also, um effektiv zu kauen, die Zerkleinerung den Eigenschaften der jeweiligen Nahrung entsprechend vornehmen. Voraussetzung hierfür sind Zähne, die dafür geeignet sind und die entsprechenden Merkmale besitzen. Dies sind für herbivore Säugetiere häufig quadrituberkuläre Molaren mit Graten und Lophen auf der Okklusalfäche sowie zum Teil molarisierten Prämolaren (Crompton und Hiiemäe 1969). Diese Überlegung ist übertragbar auf andere Nahrungsspektren. Ganz überspitzt ausgedrückt würde dies bedeuten, dass ein Säugetier mit Zähnen, die an eine carnivore Ernährung angepasst sind, nicht effektiv herbivore Nahrung zerkleinern kann. Wichtig zu erwähnen ist hierbei, dass eine Zerkleinerung an sich natürlich möglich wäre, diese wäre allerdings nicht ausreichend für eine Verdauung und somit auch kaum effektiv. Außerdem kann man davon ausgehen, dass bei für das Gebiss ungeeigneter Nahrung ein vergrößerter und ungünstiger Verschleiß auftritt. Bei diesem Beispiel wird lediglich der Zerkleinerungsaspekt betrachtet, denn natürlich gibt es weitere, weit wichtigere Aspekte, wie zum Beispiel das gesamte Verdauungssystem, warum ein carnivores Säugetier keine herbivore Nahrung zu sich nehmen kann. Damit eine Mastikation als effektiv bezeichnet werden kann, muss die Nahrung also ausreichend für die Verdauung zerkleinert werden. Man kann davon ausgehen, dass alle Gattungen, von denen wir Fossilien finden, die also überlebt haben, diesem Kriterium entsprechen.

Effizienz bezeichnet klassischerweise die Wirksamkeit oder Leistung (Brockhaus 1982), also mit einem geringen Einsatz einen großen Ertrag zu erreichen, oder auch die „Dinge die man tut, richtig zu tun“ (Drucker 2007). In Bezug auf die Mastikation würde dies also bedeuten, dass das Zerkleinern nicht nur auf eine der Verdauung und Nahrung

adäquate Weise erfolgen muss, sondern eben auch auf eine möglichst Energie sparende Weise und trotzdem den größtmöglichen Erfolg erzielend. Dies kann zum Beispiel durch eine Spezialisierung auf eine bestimmte Funktion und deren Optimierung erfolgen. Werden im ganzen Zahn hauptsächlich Voraussetzungen für die Funktion „schneiden“ verwirklicht und von der Nahrung erfordert, dann kann diese Funktion optimiert und energiesparend umgesetzt werden. Hierbei muss definiert werden, was „optimal“ für die jeweilige Funktion bedeutet. Eine andere Möglichkeit ist, die Spezialisierung der Morphologie des Zahns nicht nur auf eine Funktion, sondern mehrere Funktionen zu beziehen. Dabei sind zwar unter Umständen die Zähne nicht ganz so effizient für eine Funktion, dafür aber vielseitiger, welches ein erheblicher Vorteil für das Überleben sein kann. Das würde bedeuten, dass der Zahn die verschiedenen Nahrungsbestandteile nicht mit den gleichen Strukturen optimal zerkleinert, sondern mit unterschiedlichen: jede auf ihre Aufgabe spezialisiert. Man könnte dann von einer Arbeitsteilung sprechen. Denkbar wäre eine Spezialisierung auf zwei verschiedene Funktionen innerhalb eines Mastikationszyklus, gut zu verwirklichen in einem zweiphasigen „power stroke“. Eine weitere Möglichkeit, den Mastikationszyklus möglichst effizient zu gestalten, ist die Kompensation von Auslenkbewegungen der Unterkiefermolaren, die auf dem beweglichen Unterkiefer sitzen. Es wäre hier am Energie sparendsten, die Unterkiefermolaren gleich von Anfang an auf Kurs zu halten, damit keine Muskelkraft damit verschwendet werden muss, diese wieder zurück in die Bahn zu lenken. Erfolgt dieses „auf Kurs halten“ passiv, also nicht durch Muskelkraft, sondern durch die Kronenmorphologie, kann sie als Energie sparend bezeichnet werden. Ein weiterer Aspekt nach Rensberger (1973) für die Effizienz im Mastikationsprozess ist, den kritischen Druck aufrecht zu erhalten, der gebraucht wird, um die Nahrung zu zerkleinern. Dieser darf nicht zu gering sein, da sonst keine ausreichende Zerkleinerung vonstatten geht, aber auch nicht zu hoch, da sonst Kraft verschwendet wird und vor allem die Zähne unnötig abgenutzt werden. Auch dies ist also ein wesentlicher Bestandteil einer effizienten Zerkleinerung und die einzelnen Funktionen, in die der Mastikationsprozess zerlegbar ist, sind abhängig von diesem kritischen Druck.

Bei all diesen Überlegungen darf nicht vergessen werden, dass es sich hier um Überlegungen der Effektivität und Effizienz bezüglich des Mastikationsprozesses handelt. Ob ein Individuum insgesamt als effektiv und effizient bezeichnet werden kann, hängt von unzählig vielen zusätzlichen Parametern ab. Deswegen ist es von

großer Wichtigkeit zu erwähnen, dass es für ein Säugetier insgesamt gesehen auch die effizienteste Lösung sein kann, eben die oben hypothetischen Voraussetzungen nicht zu erfüllen und keinerlei Spezialisierungen, sondern extrem generalisierte, unspezialisierte und kronenmorphologisch völlig unauffällige Molaren zu besitzen. Man kann davon ausgehen, dass es sich dann um eine sehr anpassungsfähige generalistische Gattung handelt, deren Stärke eben nicht in der möglichst effizienten Zerkleinerung von einer bestimmten Nahrung liegt (in dem oben beschriebenen Sinne), denn wie schon erwähnt ist ein Individuum immer als Ganzes und somit als Summe vieler einzelner Faktoren zu bezeichnen. Ein Beispiel ist hierfür ist das rezente *Sus scrofa*, eines der terrestrischen Säugetiere mit der größten geografischen Ausbreitung, einem omnivoren sehr weiten Nahrungsspektrum (Oliver et al. 1993) und einem bunodonten unspezialisierten Gebiss (Thenius 1989). Der Erfolg dieser Art ist auf die generalisierte Ausprägung der Bezahnung zurückzuführen, die ihrerseits in gewisser Weise auch eine Spezialisierung ist. Sich auf nur eine Funktion und damit auch auf eine Nahrungsart zu spezialisieren, bedeutet ja auch immer, nicht mehr so vielseitig zu sein. So ist *Sus scrofa* in der Lage, mit einem vielseitigen Gebiss ein sehr weites Nahrungsspektrum abzudecken. Der von Rensberger (1973) beschriebene kritische Druck gilt jedoch auch für generalisierte Arten. Sobald das Nahrungsspektrum aber etwas spezialisierter ist, und das ist es sicherlich bei herbivoren Tieren, besonders wenn diese sich von blättriger Nahrung ernähren, wird es von Vorteil sein, effektiv und effizient zu kauen, da ein Großteil dieser Nahrung sehr schwer verdaulich ist und Säugetiere hauptsächlich den Zellinhalt verwerten können (Crompton und Hiiemäe 1969; Batzli und Hume 1994; Lucas 2004). Da es bei fossilen Gattungen nicht möglich ist, die Effizienz des Mastikationsvorgangs auf die gleiche Weise zu messen und darzustellen, wie dies bei rezenten Gattungen der Fall ist, müssen hier andere Möglichkeiten gefunden werden. Es besteht die Möglichkeit, die Effizienz von verschiedenen, definierten Funktionen im Hinblick auf die Mastikation zu evaluieren. Der Zerkleinerungsprozess wird hierfür in seine einzelnen Funktionen aufgespalten. Für diese Funktionen kann dann unter physikalischen Gesichtspunkten die Effizienz diskutiert werden und somit auch Rückschlüsse auf den gesamten Mastikationsprozess gezogen werden. Neben der definierten Funktion spielt natürlich auch die Art der Nahrung eine Rolle, da bestimmte Funktionen und Strukturen besonders geeignet für die Zerkleinerung von bestimmten Nahrungsarten sind (siehe Kapitel 4.3.1). Die herbivore Nahrung kann und muss so weiter differenziert werden, da sie sehr vielschichtig ist und dementsprechend viele

verschiedene Materialeigenschaften besitzt (siehe Kapitel 4.3.2). Ein weiterer zu berücksichtigender Punkt ist das phylogenetische Erbe der jeweiligen untersuchten Gattung, welches neben der Funktion eine wichtige Rolle bei der Morphologie der Zähne spielt. So sind die ausgebildeten Strukturen rein mechanisch betrachtet nicht immer das Optimum (Rensberger 1986; Evans und Sanson 2003), jedoch unter den gegebenen Voraussetzungen wahrscheinlich so optimal wie möglich.

In der Literatur gibt es für die einzelnen Funktionen, die im Prozess der Mastikation stattfinden, klassische Begriffe, die hier übernommen werden. Jedoch gibt es von verschiedenen Autoren hierzu zum Teil unterschiedliche Definitionen (z.B. Crompton und Hiiemäe 1970; Rensberger 1973; Kay und Hiiemäe 1974; Lumsden und Osborn 1977). Daher werden die klassischen Begriffe „scheren“, „schneiden“, „quetschen“ und „reiben“ gemäß der in dieser Studie definierten Art und Weise gebraucht (siehe Kapitel 1.4.4.).

4.2.2 Generelle Zahnmorphologie der Hippomorpha im Hinblick auf die Effizienz

Die Zahnmorphologie der Molaren der Hippomorpha muss für Aussagen über die Effizienz des Mastikationsprozesses neben der Betrachtung der einzelnen Funktionen auch in ihrer Gesamtheit betrachtet werden. Bei der Transformation der Molaren der Hippomorpha innerhalb ihrer Evolution ist die wichtigste Entwicklung die der Lophen. Die auffälligste Entwicklung ist hierbei die des prominenten Ectolophs buccal. Zusätzlich verbinden sich durch Grate Paraconulus und Protocon mesial zum Protoloph sowie Metaconulus und Hypocon distal zum Metaloph. Durch die Entwicklung von Protoloph und Metaloph werden einheitliche, vergrößerte, nach mesial zeigende Facettenoberflächen zur Verfügung gestellt. Die Fac2` und die Fac3 und ganz besonders die Fac7` und die Fac8 können hier dann zum Teil nahtlos ineinander übergehen und so die scherende Funktion in der Phase I von der buccalen zur lingualen Facettengruppe übergehen lassen, ohne dass eine Unterbrechung der Funktion stattfinden muss. Dies finden wir teilweise ausgeprägt bei *Propalaeotherium* und deutlich ausgeprägt bei *Mesohippus* und *Anchitherium*. Bei den übrigen Gattungen und der Außengruppe sind diese genannten Facetten immer getrennt voneinander liegend.

Mit voranschreitender Abkauung kann ein weiterer funktioneller Aspekt der Lophen beobachtet werden. Innerhalb der Lophen entwickeln sich durch abrasive, apikale

Abnutzung Dentinbecken, die über den ganzen Loph verlaufen. Je nach Ausrichtung der Lophen unterscheiden sie sich in ihrer Form bei den abgeleiteten Formen. So zeigen die abgeleiteten Equidae eher schmale, langgezogene Dentinbecken, die eine erhebliche Tiefe aufweisen können, wohingegen die der abgeleiteten Palaeotheriidae eher rund und vergleichsweise flach sind. Diese sich über den Loph erstreckenden Dentinbecken sind deutlich größer als die Dentinbecken, die lediglich an einer Höckerspitze entstehen können, wie beispielsweise bei der Außengruppe *Phenacodus*, *Hyracotherium* und zum Teil bei *Propalaeotherium* zu sehen. Diese Dentinbecken können eine maßgebliche Rolle bei der zentralen Okklusion spielen oder auch in der Phase II des Mastikationsvorgangs. In beiden Fällen dienen sie als Kompressionskammern für die Nahrung. Die Rolle dieser Dentinbecken während der zentralen Okklusion wird ausführlich in Kapitel 4.1.3 und 4.2.6 beschrieben.

Die apikale Abnutzung ist natürlich nicht nur an den Lophen und den einzelnen lingualen Höckern, sondern auch an den buccalen Höckern zu finden. Hier finden wir große Unterschiede. Die Gattungen *Phenacodus*, *Hyracotherium* und *Propalaeotherium* zeigen gewöhnliche apikale Abnutzung mit der Entstehung von relativ runden Dentinbecken an der Höckerspitze. Dadurch geht die scherende Funktion an den buccalen Facetten sowie die schneidende Funktion an den buccalen Kanten an diesen Stellen verloren. Ersetzt werden sie hier durch eine einfache Quetschfunktion. Die anderen Gattungen *Mesohippus*, *Anchitherium*, *Palaeotherium* und *Plagiolophus* zeigen diese Art von apikaler Abnutzung nicht. Hier wird zwar Dentin freigelegt, allerdings auf der kompletten buccalen Seite. Diese Freilegung hat einen komplexen funktionellen Sinn, auf den im Verlauf dieses Kapitels eingegangen wird. Bei den abgeleiteten Equidae sieht man allerdings mit voranschreitender Abnutzung eine stärker ausgeprägte Auskolkung auf den Höckerspitzen.

Die Lophen, als die wichtigste Erneuerung in den Molaren der frühen Hippomorpha, steigern also die Effizienz des Mastikationsvorgangs durch Verschmelzung von Facettenoberflächen und Ausprägung von großen Kompressionskammern und scheinen auch der apikalen Abkautung einen anderen Stellenwert, zumindest eine Zeitlang, geben zu können. So spielt die Abkautung hier eine wesentliche Rolle, da durch sie die genannten Strukturen erst entstehen können. Generell gehen Maier und Schneck (1982) davon aus, dass die Abkautung die Zähne auf eine funktionelle Weise ändert und sich so ihre Effizienz steigert. In den folgenden Abschnitten soll versucht werden, diese Aussage zu differenzieren. Außerdem wird generell auf die Eigenschaften der Molaren

in Bezug zur Effizienz weiter eingegangen.

4.2.3 Führung im Mastikationsprozess

Die Richtung und das Maß der Führung im Mastikationsprozess der frühen Hippomorpha können zum Teil mit dem Eintrittswinkel bestimmt werden. Zunächst einmal ist entscheidend, dass ein solcher anhand von einer Führungsschiene überhaupt bestimmt werden kann; dies trifft auf die primitiven Hippomorpha zu. Bei *Phenacodus*, der Außengruppe, ist dies aufgrund von einem fehlenden Mesostyl oder einer mesostylartigen Struktur nicht möglich. Hier findet sich eine rein bunodonte Bezahnung, die zwar auch den Weg durch die Höckermorphologie in einer gewissen Weise vorgibt, jedoch nie so stark, als wenn Führungsschienen wie Parastyl und Mesostyl vorhanden wären. Man kann daher davon ausgehen, dass die Führung bei den frühen Hippomorpha ausgeprägter ist als bei der Außengruppe (siehe Kapitel 4.1). Wie in Kapitel 4.2.1 beschrieben, ist eine Führung im Mastikationsprozess vorteilhaft bezüglich der Effizienz. Der passiv geleitete Mastikationspfad wirkt Auslenkungen entgegen, die aktiv kompensiert werden müssten, gäbe es keine mechanische Blockierung.

Im Vergleich der Gattungen der frühen Hippomorpha untereinander zeigen sich keine signifikanten Unterschiede bezüglich des Eintrittswinkels. Dies gilt auch für die unterschiedlichen Zahnpositionen. Die zum Teil recht unterschiedlichen Zahnmorphologien der frühen Hippomorpha scheinen also im Bezug auf die Ausrichtung des Mesostyls im Vergleich zum gesamten Zahn gleich geblieben zu sein. Hierbei wird das schon erwähnte gemeinsame phylogenetische Erbe der Gattungen die Hauptrolle spielen. Der hier gefundene Eintrittswinkel von ca. 65° für alle Gattungen und Zahnpositionen könnte allerdings eventuell im Vergleich mit anderen Großgruppen zu neuen Erkenntnissen führen. Man kann neben dem ähnlichen Winkel für alle Gattungen und Zahnpositionen auch sehen, dass es recht viele Ausreißerwerte gibt, viel mehr als bei den anderen gemessenen Parametern. Die Führung ist also zwar wichtig und deutlich, jedoch der Pfad nicht ganz so deutlich definiert und einheitlich wie zunächst angenommen. Genau wie eine wenig starke Führung des Mastikationsprozesses Auslenkbewegungen provoziert und zu einer eventuellen Kraftverschwendung führt, wäre eine zu starke Führung ohne jegliche Ausweichbewegungen jedoch auch nicht effizient. Hierbei würde der

Mastikationsprozess zu schnell ins Stocken geraten und der Bewegungspfad innerhalb der Mastikation müsste so exakt ablaufen, wie es unter natürlichen Umständen wahrscheinlich gar nicht zu leisten ist. Außerdem scheinen hier auch die Nahrungspartikel eine Rolle zu spielen (Herring und Scapino 1973) (siehe Kapitel 4.1). Da die meiste Nahrung von Herbivoren aus nicht komprimierbarer Flüssigkeit besteht (Maier 1980), könnten, wenn es keinerlei Ausweichräume sowie Ablaufbecken im Zahn geben würde, eventuell zu hohe Drücke entstehen, die die Mastikation, wie erwähnt, ins Stocken bringen würden. So könnte aber auch der kritische Druck überschritten werden, wobei mit einer erhöhten Abnutzung gerechnet werden müsste (Rensberger 1973). Insofern ist zwar eine Führung des Mastikationsprozesses sinnvoll, allerdings in Maßen. Im Vergleich zur Außengruppe, bei der eine solche Messung des Eintrittswinkels aufgrund der fehlenden Führungsstrukturen gar nicht möglich war, wird jedoch klar, dass trotz der Ausreißer von einer verhältnismäßig recht starken Führung im Mastikationsprozess ausgegangen werden kann. Dies wird auch dann deutlich, wenn man die Zähne manuell als Abgüsse oder Originale oder digital mit dem Occlusal Fingerprint Analyser okkludieren lässt. Molaren, die nicht dem gleichen Individuum angehören oder Zahnreihen, in denen Verdrückungen vorkommen, sind nicht korrekt zur Okklusion zu bringen und zeigen wie stark geführt und auf die Antagonisten abgestimmt der Mastikationsprozess ist. Dies gilt im Besonderen für die abgeleiteten Hippomorpha, allerdings auch schon für die primitiven Vertreter.

Diese Überlegungen gelten hauptsächlich für die buccale Phase der Phase I des Mastikationszyklus mit der sich anschließenden lingualen Phase. Die Phase II, die nach der zentralen Okklusion beginnt, ist nicht ganz so gut messbar, was die Bewegungsrichtung angeht, hier muss man sich meist auf Striationen verlassen (Kay und Hiimäe 1974). Dies hängt stark damit zusammen, dass meist die buccalen Strukturen die deutlicher ausgeprägten sind, wie bei den frühen Hippomorpha ganz klar am sich entwickelnden *Ectoloph* zu erkennen. Daher kann man auch davon ausgehen, dass die Phase II nicht ganz so stark durch okklusale Strukturen geführt ist wie die Phase I. Dies wird deutlich bei den abgeleiteten Palaeotheriidae durch die flachen plateauartigen Strukturen lingual, die weit weniger Führung bieten als ausgeprägte Höcker. Bei den abgeleiteten Equiden gibt es lingual zwar eine stärker ausgeprägte Höckerstruktur, jedoch spielt die Phase II im Mastikationsprozess hier generell eine untergeordnete Rolle. So haben wir bei diesem Taxon zwar eventuell eine stärker ausgeprägte Führung als bei den abgeleiteten Palaeotheriidae, jedoch ist dieses wie auch

die ganze Phase II eher von untergeordneter Rolle. Der Grund warum generell wohl lingual die starke Führung kaum nötig ist, mag in den Kräfteverhältnissen der beiden Phasen der Mastikation liegen. Man geht heute davon aus, dass die größten Kräfte in der Phase I ausgeübt werden und in der Phase II nur geringe Kräfte eine Rolle spielen und auch viel weniger Zerkleinerung ausgeübt wird (Hylander und Crompton 1986; Hylander et al. 1987; Wall et al. 2006). Der Umstand der starken buccalen und der geringen lingualen Führung zeigt, dass dies sehr wahrscheinlich auch bei den frühen Hippomorpha der Fall ist. Es wird so also nur die druckintensive Phase I stark geführt, für die Phase II mit relativ weniger Druckausübung ist dies nicht nötig. Auslenkbewegungen müssen hier nur mit wenig energetischem Aufwand kompensiert werden, da ja von vornherein schon weniger Kraft investiert wird.

Die frühen Hippomorpha steigern also durch die komplexe Okklusalfäche ihrer Zähne die Effizienz beim Mastikationsvorgang an der buccalen Seite. Auslenkbewegungen werden durch die Kronenmorphologie mechanisch verhindert und ihre Kompensation verschwendet keine Muskelkraft. Trotzdem ist noch genügend Spiel bei der Führung vorhanden. Lingual sind diese Merkmale aufgrund der geringeren Krafteinwirkung kaum verwirklicht und auch nicht so nötig. Dieses Muster ist bei den abgeleiteten Formen weitaus deutlicher ausgeprägt als bei den primitiven Formen. Der Grund hierfür kann zum einen in der Größe der Tiere liegen, da die großen abgeleiteten Formen auch größere Drücke erzeugen, die stärker geleitet werden, aber auch in der Ernährung, die bei den abgeleiteten Formen wesentlich anspruchsvoller für den Mastikationsapparat und spezialisierter ist.

Betrachtet man den Eintrittswinkel im Hinblick auf die Abkauung, die innerhalb der Zahnreihen deutlich wird, kann man erkennen, dass die Abkauung bei den untersuchten Gattungen anscheinend keine Auswirkung auf den Eintrittswinkel hat, zumindest nicht in den Abkaustadien, die noch in die Untersuchung mit eingeflossen sind. Die Werte aller Zahnpositionen sind relativ gleich. Jedoch ist zu sehen, dass man bei den dritten Molaren den größten Interquartilbereich und die längsten Whisker findet. Der M3 scheint also der variabelste aller Molaren für den Eintrittswinkel zu sein. Hier kommen recht verschiedene Werte vor, dies gilt besonders für *Anchitherium* und *Palaeotherium*. Hier sind die am stärksten ausgeprägten Interquartilbereiche zu finden, und bei Betrachtung des Medians wird zusätzlich klar, dass dieser ganz besonders bei *Palaeotherium* recht niedrig ist und somit eine Ausnahme bildet. Beim ersten und zweiten Molar ist dies relativ gleich. Dies liegt bei den abgeleiteten Gattungen der

Palaeotheriidae wie *Palaeotherium* und *Plagiolophus* sicherlich auch an der Dreiteiligkeit des M3 (siehe Kapitel 4.1.3). Zum anderen könnte die geringere Abkautung am jeweiligen M3 eine Rolle spielen. Arbeitshypothese war, dass am M3 ein stärker definierter Eintrittswinkel zu erkennen sein würde mit weniger Streuung der Daten, da durch weniger Abkautung auch mehr Struktur am Zahn vorhanden ist, die den Unterkieferzahn „leitet“. Nun ist es aber umgekehrt der Fall, was die Annahme zulässt, dass ein Zahn erst eine gewisse Zeit braucht, bis die Führungsschiene für den Unterkieferzahn soweit eingeschliffen ist, dass eine präzise Richtung vorgegeben wird. Eine wichtige Rolle könnten hierbei die Facettengrößen spielen. Am M3 sind die das Mesostyl umrahmenden buccalen Facetten noch nicht so groß und bieten nicht so viel Oberfläche, an der geführt werden kann. Die Facetten des M2 und unter Umständen des M1 hingegen sind stärker ausgeprägt und flächenmäßig größer, so dass mehr Oberfläche zur Führung des Unterkiefermolar zur Verfügung steht. Die Ausrichtung und Führungsschiene des Mesostyls scheint also eine Struktur zu sein, die eine Resistenz gegen Abkautung aufweist, bzw. diese sogar benötigt, um optimal zu funktionieren. Dieses Prinzip des Einschleifens bis zur vollständigen Funktion ist auch von anderen Tiergruppen bekannt (Maier 1978).

4.2.4 Gedankenmodell zu den Funktionen im Mastikationsprozess

Um weitere Aussagen über die Effizienz des Mastikationsprozesses und den hierbei stattfindenden Funktionen zu machen, wird folgendes Gedankenmodell am Beispiel des Mesostyl und des Hypocon entworfen. Es ist jedoch auf alle Attritionsfacetten und ihre jeweilige Antagonisten anwendbar. Es handelt sich um eine Hypothese, die auf einem Schema basiert, jedoch die grundsätzlichen stattfindenden Mechanismen aufzeigen kann.

Hierbei wird das Grundprinzip der Schiefen Ebene auf die geneigten Attritionsfacetten angewendet und die auftretenden Kräfte mithilfe eines Kräfteparallelogramms erklärt und dargestellt (Abb.44). Das Hypoconid entspricht in diesem Beispiel dem Körper auf der schiefen Ebene, die ihrerseits dem Mesostyl entspricht. Da die Schiefe Ebene, also das Mesostyl, bei anatomisch korrekter Betrachtung über dem Körper, dem Hypoconid, liegt, ist die Gewichtskraft (F_G) in diesem Fall nicht das Eigengewicht des Molar, sondern die Muskelkraft, die von der Kaumuskulatur ausgeübt wird und das Hypoconid über das Mesostyl bewegt. Diese Kraft wird daher hier als F_M (Muskelkraft) bezeichnet.

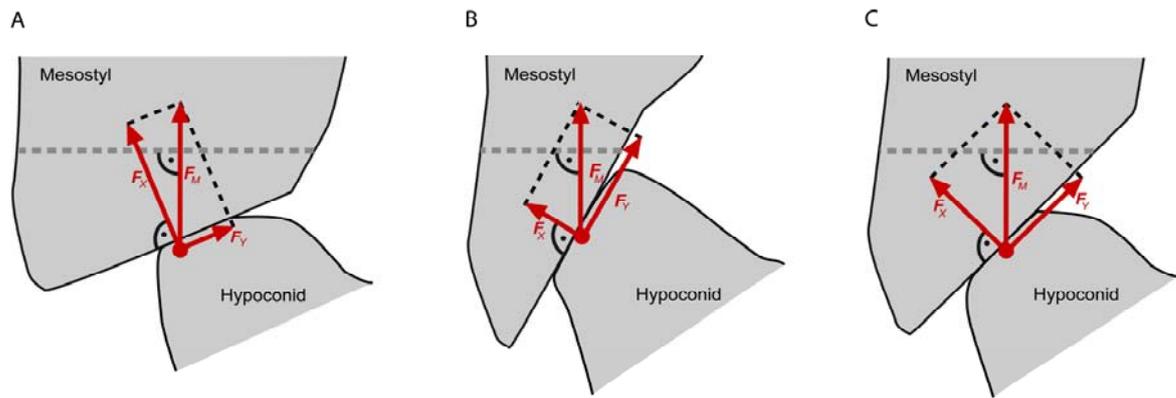


Abb.44: Kräfteparallelogramm am Beispiel des Mesostyls für **A** Scherflächen mit flacher Neigung unter 45° **B** Scherflächen mit steiler Neigung über 45° **C** Scherflächen mit 45° Neigung
 F_M Muskelkraft, F_X (ehemals Normalkraft); F_Y (ehemals Hangabtriebskraft)

Die Muskelkraft wird durch die Schiefe Ebene abgelenkt und wirkt so im Beispiel nicht mehr senkrecht nach dorsad, sondern kann mit dem Kräfteparallelogramm in die Normalkraft (F_N) und die Hangabtriebskraft (F_H) zerlegt werden. Da es sich hier nicht mehr um eine Schiefe Ebene im üblichen Sinn handelt, werden beide Kräfte mit F_X (ehemals Normalkraft) und F_Y (ehemals Hangabtriebskraft) bezeichnet. Zusätzlich tritt durch die Berührung der beiden Körper Haftreibungskraft auf. Diese wirkt der Bewegung des Körpers entgegen und wirkt parallel zur Berührungsfläche. Es kommt erst zu einer Bewegung, sobald die wirkende Kraft (Muskelkraft) größer als die Haftreibungskraft ist. Da es sich hier um Festkörperreibung handelt, ist diese unabhängig von der Größe der Berührungsfläche (Stöcker 2000).

Bei einem flachen Mesostyl (Abb.44A) ist F_Y , die parallel zu den Zahnoberflächen wirkt, sehr viel schwächer als F_X , die senkrecht zu diesen wirkt. Um also den Zahn weiter lingual zu bewegen, ist mehr Kraft in Richtung lingual nötig, also eine größere laterale Krafteinwirkung und Bewegung. Ansonsten ist F_X , die quetschend senkrecht zu den Zahnoberflächen wirkt, die vorherrschende Kraft sowie auch die quetschende Funktion. Da wir wissen, dass die Kieferbewegung bei fast allen Herbivoren auch eine laterale Komponente hat (Greaves 1974), kann man insgesamt von einer quetschend-reibenden Funktion ausgehen. Die Nahrung zwischen den beiden Körpern wird zerschert, da Kräfte parallel zur Oberfläche des Körpers angreifen; der Körper reagiert mit einer Verformung (Stöcker 2000). Durch F_Y wird die Scherung ausgeführt, nach der hier postulierten Definition hat diese eine starke reibende Komponente, da der Winkel weit unter 45° angesiedelt ist. Bei einem steilen Mesostyl (Abb.44B) ist das Verhältnis genau umgekehrt. Hier verliert F_X und ist weniger ausgeprägt als F_Y , die parallel zu den

Zahnoberflächen wirkt. Ein lateraler Kräfteinput ist hier nicht so sehr vonnöten, um den Zahn linguad zu leiten, dies geschieht zum großen Teil passiv durch die steile Neigung der Facetten. F_X , die der quetschenden Kraft entspricht, ist weitaus weniger stark ausgeprägt, aber vorhanden. Die vorherrschende Kraft ist die parallel zu den Zahnoberflächen wirkende F_Y , die scherende Wirkung hat. Auch hier ist eine reibende Komponente ausgeprägt, jedoch weit weniger deutlich, als bei dem flachen Mesostyl, daher bezeichnen wir die Funktion bei einem Mesostyl über 45° Neigung als scherend. Bei einer Neigung von 45° sind beide Kräfte, F_X und F_Y , gleich groß (Stöcker 2000). Hier herrscht also ein Gleichgewicht zwischen den scherenden und quetschenden Funktionen (Abb.44C).

Natürlich ist dieses hypothetische Modell stark vereinfacht und berücksichtigt längst nicht alle Faktoren, die beim Mastikationsprozess eine Rolle spielen. Außer der Muskelkraft, die ja weitaus variabler und unberechenbarer ist als hier dargestellt und eventuell auch anders als nur von senkrecht auftritt, spielen der Speichel (Slavicek et al. 2009) und die Nahrung selbst (Herring und Scapino 1973) eine große Rolle bei der Mastikation und der Kräfteverteilung. Jedoch sollte es möglich sein, mithilfe dieses Modells eine Idee davon zu erhalten, welche Funktion hauptsächlich an Attritionsfacetten im Mastikationszyklus abläuft, wenn ihre Neigung bekannt ist und auch, wie deren Effizienz zu beurteilen ist, immer im Hintergrund behaltend, dass es sich um ein theoretisches Modell handelt.

4.2.5 Effizientes Schneiden und Scheren

Am Ectoloph der frühen Hippomorpha findet buccal eine deutliche schneidende Funktion statt. Hier werden an der buccalen Zahnseite durch die angrenzenden Attritionsfacetten deutliche Kanten gebildet, die zusammen mit den Kanten der Unterkiefermolaren eine schneidende Funktion ausüben, während sie übereinander hinweg gleiten. Diese Schmelzkanten können als Klingen angesehen werden (Lucas 1979). Die funktionelle Effizienz dieser buccalen Schmelzkante hängt von ihrer Orientierung in Bezug auf die Kauichtung ab (Rensberger et al. 1984). Laut Rensberger et al. (1984) wäre der optimale Winkel rechtwinklig zum Ectoloph. Bei den frühen Hippomorpha ist der hier gemessene Eintrittswinkels ca. 65° von distal gesehen. Es kommt allerdings darauf an, wie man die Winkel misst. Die hier entwickelte Methode soll den generellen Eintrittswinkel in die Phase I bezüglich des gesamten Molar

beschreiben und sich nicht nur auf den Ectoloph beziehen. Betrachtet man den Winkel, in dem der Unterkiefermolar wahrscheinlich auf den Ectoloph auftreffen wird, befindet man sich nämlich auch bei den Hippomorpha nah an den idealen 90° , obwohl der hier gemessene Eintrittswinkel 65° beträgt (Abb.45). Diese effiziente Art des Auftreffens auf die Schneidkante kann dann weiter durch die Länge der Schneidkanten erhöht werden (Sheine und Kay 1982; Rensberger et al. 1984; Pérez-Barberia und Gordon 1998b). Auch dies trifft auf die Entwicklung innerhalb der abgeleiteten Hippomorpha zu. Auffällig ist hier, dass alle untersuchten Gattungen der frühen Hippomorpha eine buccale Schneidkante besitzen, die länger als die buccale Zahnseite ist; der Indexwert liegt also immer über eins. Man findet jedoch innerhalb der Entwicklung eine tendenzielle Zunahme der buccalen Schneidkanten. Der funktionelle Vorläufer *Phenacodus* hingegen besitzt keinerlei schneidende Kanten. Den niedrigsten SKL-Index am M2 besitzt *Hyracotherium* (1,2); der Unterschied zu allen anderen Gattungen außer dem wertemäßig nachfolgenden *Propalaeotherium* (1,3) ist signifikant. Hier ist die buccale Schneidkante also nur wenig länger ausgebildet als die buccale Zahnlänge. Beide Gattungen haben ein Parastylar sowie eine mesostylartige Struktur ausgeprägt und beide Strukturen verlängern die buccale Schneidkante. Auch das Profil der Molaren spielt hierbei eine Rolle, jedoch setzt bei diesen Gattungen recht schnell die apikale Abnutzung der buccalen Höcker ein, welche zu einer Verrundung der Schneidkanten und einer Exposition von Dentin führt und somit zu ihrer Funktionslosigkeit bezüglich der schneidenden Funktion. *Hyracotherium* und *Propalaeotherium* zeigen zusätzlich die größten Interquartilbereiche. Hier scheint es also eine recht große Variation der Schneidkanten zu geben. Diese Variation könnte einerseits an der systematischen Einordnung der Gattungen liegen, die bei den primitiven Hippomorpha nicht einstimmig geklärt ist oder aber auch ganz konkret an verschiedenen Habitaten, die Nahrung mit mehr oder weniger Früchteanteil aufweisen und die so zu unterschiedlich starken Verrundungen der apikalen Höckerteile führen (siehe Kapitel 4.3). Da diese Gattungen anfällig für apikale Abnutzung sind, verringert eine im Verhältnis gering anmutende apikale

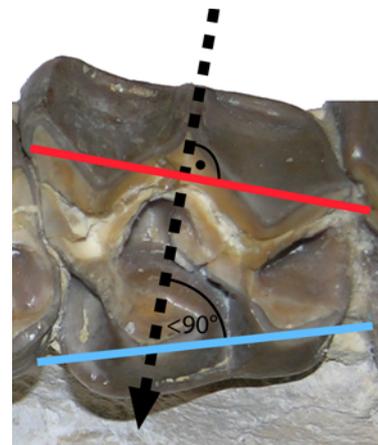


Abb.45: Der untere Molar trifft ungefähr im rechten Winkel auf den Ectoloph (rote Linie), obwohl der errechnete Eintrittswinkel für die Gattung eine anderer ist (blaue Linie). Dies liegt an den unterschiedlichen Referenzlinien. gestrichelter schwarzer Pfeil: Bewegungspfad des Unterkiefermolar.

Abnutzung schon erheblich die buccalen Schneidkanten. So könnten auch geringfügig unterschiedliche Abkaustadien diese große Varianz auslösen. Hat die apikale Abnutzung einmal eingesetzt, findet stattdessen an den Höckern eine quetschende Funktion statt, die ganz besonders kurz vor und während der zentralen Okklusion eine Rolle spielt (siehe Kapitel 4.2.6 und 4.1.3). Die im Folgenden beschriebenen Gattungen sind sehr viel weniger anfällig für apikale Abnutzung. Hier kann man buccal eher attritive Abnutzung finden, die gleichzeitig für die Aufrechterhaltung der „Schärfe“ der Schneidkanten sorgt (Popowics und Fortelius 1997; Evans et al. 2005). Die nächst höheren Werte für den SKL-Index zeigen dann *Palaeotherium* (1,5) und *Plagiolophus* (1,5). Sie liegen im mittleren Wertebereich mit Schneidkanten, die anderthalbmal so lang sind wie die buccalen Zahnlangen. Dies hängt vor allem mit den Strukturen des stark ausgeprägten Ectoloph zusammen, denn hier sind Parastyl, Mesostyl und auch Metastyl deutlich ausgeprägt. Ein anderer Grund ist die Erhöhung der Höcker und das Ausbleiben von apikaler Abnutzung buccal. Die Gattung mit dem nächst höheren Wert ist dann *Mesohippus* (1,6), dessen schneidende Kanten verhältnismäßig weiter verlängert sind. Zu den oben genannten Gründen für diese Verlängerung kommt hier noch dazu, dass die Zähne von *Mesohippus*, relativ gesehen, kürzer sind als die von *Palaeotherium* und *Plagiolophus* und so der Indexwert höher werden kann. Die verlängerte Schneidkante ist hier also auf einen kürzeren Zahn konzentriert. Erreicht wird dies durch ein stärker ausgeprägtes w-förmiges Profil. Diese Trends sind noch stärker ausgeprägt bei *Anchitherium* (1,8), bei dem die relative Schneidkantenlänge fast das Doppelte der buccalen Zahnlänge beträgt. Generell kann man also festhalten, dass die abgeleiteten Equidae die am stärksten ausgeprägten buccalen Schneidkanten besitzen. Solche Ausprägungen am Ectoloph kennt man auch von Prosimiae, welche so ebenfalls ihre funktionellen Schneidkanten verlängern (Maier 1980). Die abgeleiteten Equidae weisen hier jedoch zusätzlich eine Besonderheit auf, die so deutlich nur bei diesem Taxon innerhalb der untersuchten Gattungen zu finden ist. Sie besitzen nicht nur die beschriebene buccale Schneidkante, sondern eine weitere Schneidkante aus Schmelz an den buccalen Facetten, die weiter Richtung lingual am Zahn liegt, aber dennoch noch Teil der buccalen Facettengruppe ist (Abb.46A). Diese kann auch teilweise bei den abgeleiteten Palaeotheriidae vorkommen, jedoch nie so deutlich. Bei den abgeleiteten Palaeotheriidae verschwindet die Doppelklinge außerdem recht schnell mit voranschreitender Abkautung und ist etwas anders ausgeprägt. Zwischen den beiden Schmelzkanten der abgeleiteten Equidae ist Dentin vorhanden, welches deutlich unter

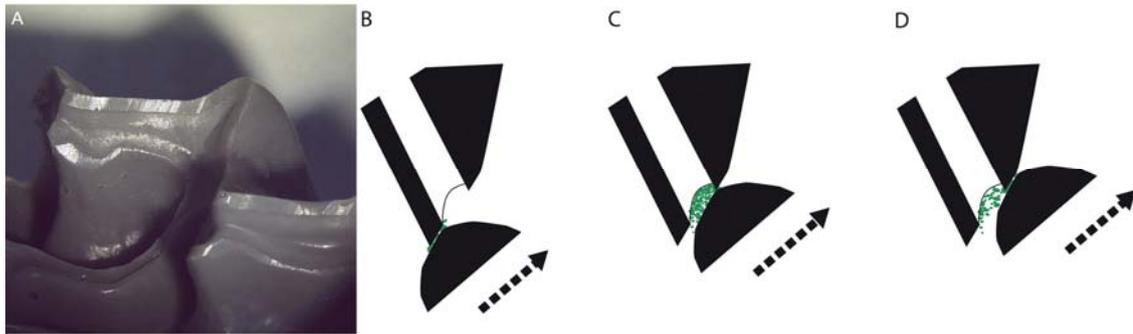


Abb.46: Doppelklinge der abgeleiteten Equidae am Beispiel von *Anchitherium*. **A** Fac7 von *Anchitherium* (BSPG 1900 XII 32a-b, 514) mit über dem Dentin erhabenen Schmelzklingen. **B** Scheidender und scherender Prozess an der buccalen Schneidkante und Facettenfläche. **C** Kompression im Dentinbecken und Auskolkung. **D** Scheidender und scherender Prozess an der zweiten buccalen Schneidkante und Facettenfläche.

Auch bei *Meshippus* läuft ein vergleichbarer Prozess ab, jedoch ist hier der Neigungswinkel sehr viel flacher.

gestrichelter Pfeil: Bewegungspfad des unteren Molaren; schwarze Fläche: Schmelz; weiße Fläche: Dentin

dem Niveau der Kanten liegt. Durch dieses Prinzip verdoppelt sich theoretisch die Länge der buccalen Schneidkanten für diese Gattungen, da sie mit hintereinander liegenden Doppelklingen die Nahrung zerschneiden können. Zusätzlich kann durch die niedriger liegenden Dentinflächen die Nahrung gut festgehalten, darin komprimiert und dann an den Schmelzkanten zerschnitten werden. Das Scheren erfolgt hier lediglich auf den spiegelglatten Schmelzoberflächen (Abb.46B-D). Hier scheint also die Funktion des Schneidens bei weitem die wichtigste Funktion buccal zu sein und übertrifft die aller anderen untersuchten Gattungen. Sanson (2006) geht davon aus, dass die effizienteste Zahnform für Herbivoren die mit ausgeprägten Klingen ist. Genau diese Zahnform ist hier bei den abgeleiteten Formen der Hippomorpha zu finden und in besonderem Maß bei den abgeleiteten Equidae. Interessant ist, dass trotz der Betonung auf die schneidende Funktion buccal, sich die Schmelzdicken für buccal und lingual nicht unterscheiden, wie man es beispielsweise von den Lagomorpha kennt, bei denen die funktionellen Schneidkanten dickeren Schmelz als andere Schmelzkanten aufweisen (Koenigswald et al. 2010). Laut Fortelius (1982) zeigen jedoch die Rhinocerosse auch keinen Unterschied bei den buccalen und lingualen Schmelzdicken auf. Die doppelten Schneidkanten der abgeleiteten Equidae erinnern an das ausgeprägte Klingensystem der modernen, hochkronigen Pferde, bei denen Schmelz und tiefer gelagertes Dentin und Zement sich abwechseln. Auch hier stehen die meisten Schmelzkanten rechtwinklig zur Mastikationsrichtung, und es entstehen vielfache effiziente Klingen. Das abgesenkte Dentin sorgt generell nicht nur für Kompressionskammern und ein gutes Festhalten der Nahrungsbestandteile, sondern auch für erhöhte Drücke im Mastikationsprozess. Je

kleiner die Kontaktflächen zwischen den Antagonisten, desto größer wird der herrschende Druck. Dies gilt für die buccalen Doppelklingen der abgeleiteten Equidae innerhalb der frühen Hippomorpha sowie auch für die modernen Pferde. Von den letztgenannten weiß man, dass sie nur ca. 4-10 Mastikationszyklen aneinanderreihen und trotzdem die faserreiche Nahrung ausreichend zerkleinern, welches an den hohen Drücken an den Schneidkanten und Scherflächen liegt, die sich aufgrund der recht geringen Kontaktfläche aufbauen können (Rensberger 1973).

Obwohl in der Literatur generell davon ausgegangen wird, dass eine verlängerte Schneidkante auch eine erhöhte Effizienz der Schneidefunktion mit sich bringt (Sheine und Kay 1982; Rensberger et al. 1984; Pérez-Barberia und Gordon 1998b), soll kurz auf die Frage eingegangen werden, ob dies wirklich der Fall sein kann. Eine verlängerte Kante zum Schneiden bedeutet, dass mehr Länge da ist, um diese Funktion auszuüben, allerdings eben auch gleichzeitig, dass die Kraft, die zum Schneiden eingesetzt wird, sich auf eine größere Länge verteilen kann und so pro Längeneinheit geringer ist, als wenn es hier eine kürzere Kante geben würde. Hierzu macht es nun Sinn, die beiden buccalen Parameter, Schneidkante und Neigungswinkel, zusammen zu betrachten

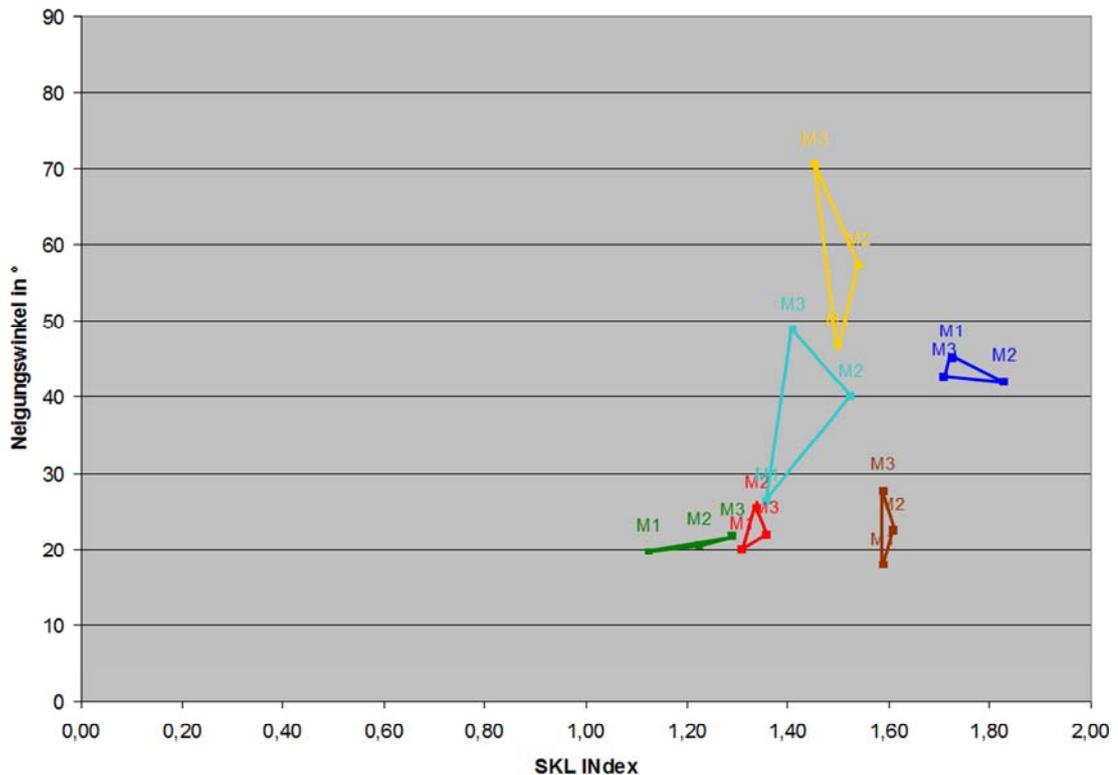


Abb.47: Kombination der Mediane des Neigungswinkels des Mesostyls und des Schneidkantenlängen-Index. **Grün:** *Hyracotherium*; **rot:** *Propalaeotherium*; **braun:** *Mesohippus*; **blau:** *Anchitherium*; **gelb:** *Palaeotherium*; **türkis:** *Plagiolophus*

(Abb.47). Die Gattungen, die die gering ausgeprägten Schneidkanten zeigen, *Hyracotherium* und *Propalaeotherium*, sind zusätzlich mit recht flachen Neigungswinkeln des Mesostyls ausgestattet. An den Schneidkanten kann geschnitten werden. Dadurch, dass die Kante aber ziemlich flach steht erfordert dieser Vorgang recht viel Kraftaufwand, weil die „Klinge“, also die Schneidkante, nicht so spitz ist (Lumsden und Osborn 1977; Crompton et al. 1994). Im Vergleich zu der Außengruppe ist hier jedoch dennoch eine Betonung auf den schneidenden Prozess vorhanden, da es Kanten an den buccalen Facetten gibt, die übereinander gleiten und so schneiden können. Dies geschieht nur eben nicht so effizient wie bei einem spitzeren Winkel. Die anderen Funktionen der primitiven Hippomorpha, die hier buccal bei der Zerkleinerung stattfinden, werden im Folgenden noch besprochen. Die beiden Gattungen mit den mittleren Werten des SKL-Index, *Plagiolophus* und *Palaeotherium*, weisen am M2 ein weit steileres Mesostyl auf als die davor erwähnten Gattungen und *Palaeotherium* sogar das steilste Mesostyl überhaupt. Da die buccalen Kanten effizienter schneiden, wenn der dazugehörige Winkel steil ist (Lumsden und Osborn 1977) und somit weniger Kraft brauchen, kann man wohl zumindest hier recht sicher davon ausgehen, dass diese beiden kombinierten Merkmale für ein effizientes Verwirklichen der Funktionen des Schneidens verantwortlich sind. Durch die Steilheit der buccalen Facetten werden die Kanten schärfer und schneiden so mit weniger Kraftaufwand. Spitzere Winkel bedeuten spitzere Klingen und diese sind bei Herbivoren von Vorteil (Sanson 2006). Zwar verringert sich durch eine Verlängerung der Kanten auch die Kraft, die pro Längeneinheit ausgeübt werden kann, jedoch ist diese durch die Kombination mit den steilen Neigungswinkeln auch weniger nötig. Wichtiger als die Kraft scheint hier dann die Menge Nahrung zu sein, die pro Zeiteinheit verarbeitet werden kann, und die ist bei einer verlängerten Kante höher als bei einer kürzeren. Die aufgenommene Futtermenge ist besonders wichtig bei sich herbivor ernährenden Tieren, wegen des geringen Nährstoffgehalts der Nahrung (Batzli und Hume 1994; Lucas 2004), und so wird hier die Betonung auf die Möglichkeit gelegt, möglichst viel Nahrung während des Zerkleinerungsprozesses gleichzeitig zu schneiden. Die beiden Gattungen wiederum, die die längsten relativen Schneidkanten besitzen, zeigen ein heterogenes Bild. *Anchitherium* zeigt ein ähnliches Bild wie die zuvor beschriebenen Gattungen; hier finden wir ein steil ausgeprägtes Mesostyl und zusätzlich die längsten relativen Schneidkanten. *Mesohippus* hingegen, weist zwar ausgeprägte Schneidkanten auf, allerdings sind diese mit sehr flachen Winkeln kombiniert, die denen der primitiven

Hippomorpha ähnlich sind. Während *Anchitherium* bezüglich des Mesostyls und den Schneidkanten eine ähnliche Strategie verfolgt wie die beiden vorher beschriebenen Gattungen, stellt *Mesohippus* hier nun eine Ausnahme dar. Hier kommt es zu einer ausgeprägten Verlängerung der Schneidkanten, diesmal aber ohne eine steile Neigung des Mesostyls. So ist das Schneiden nicht so effizient, jedoch bleibt durch den flachen Winkel F_X das Quetschen stark ausgeprägt, wodurch ein hoher Druck auf die flächenmäßig gering ausgeprägten Schmelzkanten ausgeübt wird, ganz ähnlich den rezenten Equidae, jedoch in einer primitiveren weil weniger stark ausgeprägten Weise. Die beiden abgeleiteten Equidae besitzen also beide die Doppelklinge, verteilen jedoch die bei der Mastikation entstehenden Drücke anders, was auch ein Hinweis auf unterschiedliche Nahrungsstrategien sein könnte (siehe Kapitel 4.3.2).

Durch die Messung von Zahnreihen kann in einem gewissen Maße auch die Abnutzung der Molaren mit einbezogen werden. Bei den Arten mit den geringsten Schneidkanten, *Hyracotherium* und *Propalaeotherium*, kann man einen Abfall ihrer Länge vom M3 bis zum M1 erkennen (Abb.47). Dieser ist bei *Propalaeotherium* nicht ganz so deutlich, da es dichter zusammen liegende Werte aufweist als *Hyracotherium*. Die längsten Schneidkanten sind hier bei den gerade angekauften Molaren zu sehen und nehmen dann während der weiteren Abnutzung ab. Dies steht eindeutig im Zusammenhang mit der apikalen Abnutzung der buccalen Höcker, die bei diesen Gattungen bei fortschreitender Abnutzung auftaucht. Bei allen anderen untersuchten Gattungen zeigt sich, die Schneidkantenlängen betreffend, ein anderes Bild, denn hier kann man die längste Schneidkante immer am mittleren Molar, dem M2, sehen. Tendenziell scheint bei diesen Gattungen also eine Phase der Benutzung nötig zu sein, bis der Zahn die Phase der längsten Schneidkante erreicht. Dies ist vor allem möglich, da keine apikale Abnutzung erfolgt, sondern die Abnutzung auf der kompletten buccalen Seite vonstatten geht und so Klängen erzeugt werden. Dieses Prinzip, dass Zähne erst „eingekaut“ werden müssen, damit sie optimal benutzt werden können, ist auch von anderen Taxa bekannt (Maier 1978). Damit einher geht auch immer die Exposition von Dentin, die zumindest zeitweise eine Erhöhung der Effizienz des Mastikationsvorgangs nach sich ziehen kann (Maier 1980; Luke und Lucas 1983). Auf diesen Aspekt wird im weiteren Verlauf noch eingegangen. Die Unterschiede, welche Zahnposition mit dem nächst höheren Wert folgt, sind sehr wahrscheinlich vom jeweiligen Abkaugrad abhängig. Je länger die Molarenreihe in Benutzung ist, desto höher wird die Wahrscheinlichkeit sein, dass am M1 der geringste Wert vorhanden ist. Die doppelte Schneideklinge von

Mesohippus und *Anchitherium* wird erst nach einer gewissen Zeit der Abkautung exponiert, davor handelt es sich lediglich um eine Schmelzfacette, also eine Klinge. Durch fortschreitende Abkautung wird dann die doppelte Klinge mit einem mittigen Dentinfeld exponiert, die die Verringerung der buccalen Schneidkante ausgleichen kann. So wird über lange Zeit der Abnutzung die schneidende Funktion aufrechterhalten. Bei noch



Abb.:48: Stark abgenutzte molarisierte Prämolaren (P2-P4) von *Anchitherium* (NHMB Ss 146). Während die nach lingual zeigende Schneidkante verlorenggegangen ist sowie alle anderen internen Schmelzstrukturen, ist die buccale Schneidkante immer noch vorhanden, ohne sichtbare apikale Abnutzung. Neben der Schneidkante scheint sogar noch die Führungsschiene ausgeprägt zu sein.

stärkerer Abkautung steht nur noch die buccale Schneidkante da, die jedoch immer noch den Mastikationsprozess zu führen scheint und die schneidende Funktion aufrechterhält (Abb.48).

Die gemessenen Werte von Neigungswinkel des Mesostyls und der relativen Länge der buccalen Schneidkante lassen zusätzlich zu den Aussagen über die Effizienz im Mastikationsprozess auch eine Differenzierung der untersuchten Gattungen in Gruppen zu. Während die primitiven Formen nah beieinander liegen, kann man die abgeleiteten Equidae im Bereich der langen Schneidkanten sowie die abgeleiteten Palaeotheriidae im Bereich der steilen Neigungswinkel mit nicht ganz so langen Schneidkanten finden.

Um nun weiter die Funktionen an den unterschiedlich geneigten buccalen Facetten zu charakterisieren, wird der Neigungswinkel des Mesostyls im Hinblick auf das entworfene Gedankenmodell und die resultierenden Funktionen mit ihrer Effizienz betrachtet. Auch bei diesem Parameter ist *Phenacodus* nicht vertreten, da keine messbare Führungsstruktur vorhanden ist. In einer früheren Studie (Rensberger et al. 1984) wird für die frühen Equidae lediglich buccal eine scherende Funktion sowie lingual eine quetschende Funktion postuliert. Aufgrund des vorgeschlagenen Kräfteparallelogramms (Abb.44) können die Funktionen jedoch genauer differenziert sowie dies auch auf zusätzliche Taxa angewendet werden. Eine flache mesostylartige Struktur ist bei den untersuchten Gattungen *Hyracotherium*, *Propalaeotherium* und *Mesohippus* zu finden. Bei diesen Gattungen liegt der Neigungswinkel des Mesostyls in einer Spanne von 20°-25° am zweiten Molar. Diese schwache Neigung des Mesostyls impliziert zwar eine scherende Funktion, die aber sehr stark von einer quetschenden



Abb.49: Schema der buccalen Zerkleinerungsfunktion der primitiven Hippomorpha. An der Schmelzkante wird ein scherender Prozess ergänzt durch eine deutliche quetschend-reibende Funktion ausgeübt.
gestrichelter Pfeil: Bewegungspfad des unteren Molaren; schwarze Fläche: Schmelz

Komponente geprägt ist, da F_X deutlich ausgeprägt ist. Durch die dazukommende laterale Kieferbewegung, erweitert sich die Funktion auf eine quetschend-reibende. Die Effizienz ist dadurch für die scherende Funktion eingeschränkt, die quetschende Funktion allerdings durch die vergrößerte Fläche, an der komprimiert werden kann, effizienter (Rensberger 1986) (Abb.49). Die restlichen untersuchten Gattungen besitzen einen sehr viel steileren Neigungswinkel, der sich zum Teil auch signifikant von den Gattungen mit dem flachen Winkel unterscheidet. *Plagiolophus* und *Anchitherium* fallen hier in einen einander sehr ähnlichen Wertebereich von 40° - 42° für den M2; *Palaeotherium* besitzt den höchsten gemessenen Neigungswinkel mit ca. 57° . Diese Gattungen zeigen eine sehr viel stärker ausgeprägte Tendenz zum Scheren als die

oben beschriebenen und auch mit einer geringeren quetschenden Komponente, da F_X weniger deutlich ausgeprägt ist. *Plagiolophus* und *Anchitherium* zeigen einen Neigungswinkel, der annähernd bei 45° liegt, das bedeutet also, dass F_X und F_Y ebenfalls annähernd gleich ausgeprägt sind. Die quetschende Komponente ist also ungefähr gleich stark vorhanden wie die scherende und spielt auch hier eine wesentliche Rolle. Nach der hier beschriebenen Definition läuft bei den zwei genannten Gattungen also in der Hauptsache ein scherender Prozess ab, der jedoch noch eine deutliche Quetschkomponente zeigt. Bei *Palaeotherium* kann man aufgrund des steileren Neigungswinkels davon ausgehen, dass die scherende Komponente die wichtigste Funktion buccal ist, die durch den sehr steilen Winkel auch am effizientesten ausgeführt wird. Jedoch ist auch hier noch die quetschende Funktion, also F_X , vorhanden, nur eben weniger deutlich als F_Y , bei der die Kräfte parallel zur Zahnoberfläche verlaufen. Scherkräfte werden maximiert wenn Muskelkräfte parallel zu den Kontaktflächen wirken können, deshalb sind sie oft steil (Kay und Hiiemäe 1974). Die laterale Bewegung des Kiefers ist bei der buccalen Phase der Phase I der Gattungen mit den steileren Winkeln nicht ganz so deutlich wie bei den Gattungen mit flachen Neigungswinkeln.

Berücksichtigt man die Abkauung innerhalb der Molarenreihen auch hier, können weitere Erkenntnisse gewonnen werden. Hierbei ist bei vier Gattungen eine deutliche

Unterscheidung der Werte innerhalb der Zahnpositionen zu erkennen und damit einhergehend ein Abfall der Steilheit des Winkels vom M3 über den M2 zum M1 hin. Diese vier Gattungen sind *Hyracotherium*, *Mesohippus*, *Palaeotherium* und *Plagiolophus*. Dieser Unterschied ist besonders bei den drei letztgenannten Gattungen sehr deutlich und wird sichtbar durch die extrem große Spanne zwischen den Werten der einzelnen Zahnpositionen, die bei den übrigen untersuchten Gattungen so nicht vorkommt. Als Beispiel sei hier *Hyracotherium* genannt, welches eine Spanne von 2° zwischen der Zahnposition mit dem niedrigsten Wert und der mit dem höchsten Wert hat, oder *Propalaeotherium* bei dem dieser Wert 5° beträgt und im Gegensatz dazu *Plagiolophus* mit einem Unterschied von 22° oder *Palaeotherium* mit 24° . Ähnliche Verhältnisse sind bei den übrigen Gattungen mit den unterschiedlichen Wertespannen zueinander zu finden. Dies scheint also zu bedeuten, dass das Mesostyl mit fortschreitender Abkautung mindestens bei den drei genannten Gattungen abflacht und somit die Neigung abnimmt. Im Umkehrschluss scheint die Abkautung bei den anderen drei Arten *Hyracotherium*, *Anchitherium* und *Propalaeotherium* keine so große Rolle zu spielen, zumindest nicht in dem hier untersuchten Abkaustadium. Hier wird anscheinend über eine längere Zeit der Abnutzung die Funktion der Zähne aufrechterhalten, da sich alle Zahnpositionen in einem recht ähnlichen Wertebereich befinden. Die Gattungen, bei denen wir die starke Abflachung des Mesostyls innerhalb der Zahnreihe finden, werden anscheinend im Laufe der Zahnabnutzung weniger effizient für die Funktion des Scherens und auch des Schneidens. Die steilsten Mesostyle findet man hier bei den dritten Molaren, wenn diese gerade in Benutzung kommen und Facetten zeigen. *Palaeotherium*, welches generell die steilsten Neigungswinkel am M2 von allen Arten zeigt, weist hier ein extrem steiles Mesostyl von 71° auf und hat so eine deutlich betonte scherende Funktion und Ausprägung von F_Y . Diese kann man weniger stark auch für den M2 (57°) postulieren. Der M1 ist zwar auch noch als schierend zu bezeichnen (47°), jedoch macht sich hier die quetschende Komponente F_X wieder stärker bemerkbar. Durch die Abnutzung der Molaren verringert sich also die Effizienz der scherenden Funktion, dafür wird das Quetschen weiter ausgebaut. *Plagiolophus* liegt hier am M3 bei 49° und ist innerhalb der scherenden Funktion, dies gilt auch noch für den M2 (40°). Der M1 (26°) hingegen ist dann wieder stark von der quetschenden Komponente beeinflusst. Bei dieser Gattung nimmt die Effizienz der scherenden Funktion ebenfalls ab, während der Anteil der quetschenden Funktion mit der fortschreitenden Abnutzung größer wird. Durch die

laterale Unterkieferbewegung geht mit dieser auch die reibende Komponente einher. *Mesohippus*, das sowieso schon zu der Gruppe Taxa gehört, die buccal eine starke quetschende Komponente beinhalten, verstärkt diese lediglich vom M3 (28°) über den M2 (23°) zum M1 (18°) hin. Man kann also deutlich erkennen, dass die Effizienz für die Funktion Scheren zum Teil sofort bei Beginn der Benutzung abnimmt, und nicht erst zu und dann wieder abnimmt, wie bei der schneidenden Funktion. Jedoch liegt die Effizienz dieser Funktion nicht nur in der Steilheit der Winkel und damit im Energie sparenden Gleiten begründet, sondern auch in der größtmöglichen Zerkleinerung des aufgenommenen Futters. Daher ist die Effizienz der buccalen Scherflächen nicht nur an dem Winkel von diesen zu messen, sondern eben auch an der zur Verfügung gestellten Fläche. Diese Fläche nimmt mit voranschreitender Abkautung erst einmal zu, da sich die Facetten vergrößern. Auf die Flächenverhältnisse und deren Auswirkungen auf die Effizienz wird im Folgenden noch ausführlicher eingegangen. Zusätzlich wird die Funktion des Scherens auch durch eine andere Funktion ersetzt, die eventuell für die jeweilige Nahrung nicht ganz so optimal geeignet ist, jedoch trotzdem eine zerkleinernde Wirkung auf die Nahrung haben wird. Diese Funktion ist bei abgenutzten Zähnen immer die quetschende, eventuell ergänzt durch ein Reiben, welches durch die laterale Bewegung zustande kommt. Die Gattungen, die keine großen Spannen zwischen den Steilheiten der einzelnen Mesostyle an ihren verschiedenen Zahnpositionen aufweisen, behalten ihre Funktion während der hier beobachtbaren Abkautung bei. Für *Hyracotherium* und *Propalaeotherium* wäre dies ein Scheren mit einer deutlichen quetschenden Komponente und für *Anchitherium* ein Scheren mit einer geringen quetschenden Komponente.

Es scheint vorteilhaft zu sein, die ursprüngliche Funktion der Zähne auch während einem gewissen Grad der Abnutzung beizubehalten, da so die Nahrung zumindest über einen gewissen Zeitraum gleich effizient zerkleinert werden kann. Eine Erklärung für den besonders auffälligen Abfall der Effizienz für das Schneiden und Scheren bei den abgeleiteten Palaeotheriidae, die ja zu Anfang diese Funktion bei weitem am effizientesten ausführen, könnte der Zahnwechsel sein. Es wäre denkbar, dass die Molaren der abgeleiteten Palaeotheriidae mit einer größeren Zeitspanne zwischen den einzelnen Positionen durchbrechen. Folge wäre, dass ein M1 schon sehr abgenutzt ist, während am M3 kaum alle Facetten zu sehen sind. Dies würde die großen Unterschiede der Neigungswinkel bei diesen Taxa erklären. Diese Hypothese kann durch Beobachtungen unterstützt werden (Abb.50). Im Gegensatz dazu scheint bei den

abgeleiteten Equidae die Zahneruption schneller aufeinander zu folgen, da es kaum Unterschiede zwischen den verschiedenen Zahnpositionen gibt. Der Vorteil läge bei der letzteren Strategie darin, dass alle Molaren immer mehr oder weniger die gleiche Zerkleinerungsfunktion ausführen können, wie beispielsweise Scheren und Schneiden bei *Anchitherium*. Der Vorteil der anderen Methode läge darin, dass innerhalb der Zahnreihe verschiedene Funktionen mit einer für diese hohen Effizienz ausgeführt werden können. Dies wäre dann am dritten Molar eine hoch effiziente Ausführung für die Funktionen Schneiden und Scheren und gleichzeitig am M1 ein effizientes

Quetschen. So wäre also eine vielseitige Nutzung und eine Spezialisierung auf verschiedene Funktionen nicht nur innerhalb der Molaren denkbar, sondern zusätzlich dazu innerhalb der Zahnreihe. Diese Hypothese ist allerdings nicht abschließend zu beweisen, da das Lebensalter der fossilen Individuen schwer bestimmbar ist, jedoch stellt auch Butler (1951a) fest, dass es bei *Plagiolophus*, den späteren Pferden und Rhinozerosen zu einer sehr schnellen Exposition von Dentin kommt, damit der Zahn in volle Benutzung kommt.

Anhand der prozentualen Anteile der verschiedenen Facettengruppen an der gesamten Facettenoberfläche können weitere Aussagen bezüglich der Effizienz des Mastikation getroffen werden. Generell gilt, dass große Scherflächen weniger effizient wirken, denn durch diese wird der Druck auf eine größere Fläche verteilt (Evans und Fortelius 2008). Dies gilt jedoch nur dann, wenn diese großen Flächen gleichzeitig in Berührung sind. Um effiziente Scherflächen zu gestalten, muss also gewährleistet sein, dass der

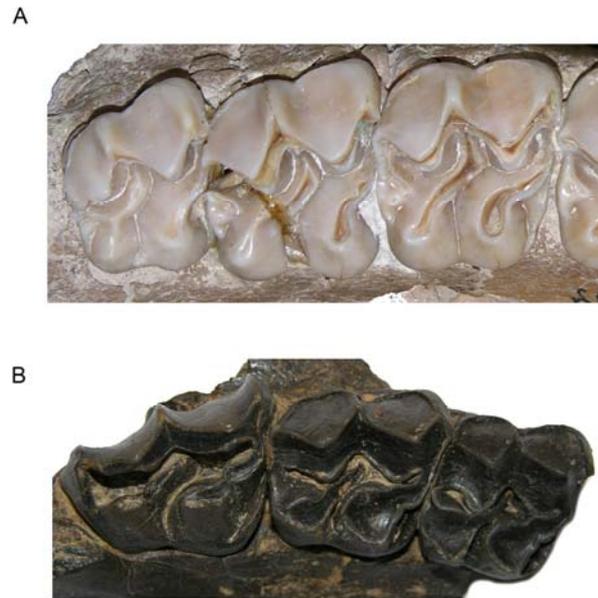


Abb.50: Vertreter der unterschiedlichen abgeleiteten Familien zeigen Hinweise auf unterschiedliche Durchbruchmuster und dementsprechend andere Abnutzung. **A** *Anchitherium* (SMNS 13062) als Vertreter der abgeleiteten Equidae zeigt bei einem gerade angekauften M3 auch an M2 und M1 noch eher geringe Abnutzungsspuren, jedoch sind diese deutlicher ausgeprägt. **B** *Plagiolophus* (NHMB 217C4-2) als Vertreter der abgeleiteten Palaeotheriidae zeigt trotz des frisch angekauften M3 schon eine relativ deutliche Abnutzung am M2 und besonders am M1, bei dem schon viele Schmelzstrukturen fehlen.

simultane Kontakt minimiert wird (Kay und Hiiemäe 1974). Dies geschieht zum Beispiel bei Carnivoren durch zwei v-förmige Klingen die entgegengesetzt aneinander vorbei gleiten (Evans und Fortelius 2008) und bei *Tupaia glis* durch konkave Flächen (Kay und Hiiemäe 1974). Beides sind Strategien, die dafür sorgen, dass möglichst wenig simultaner Kontakt herrscht. Bei den frühen Hippomorpha finden wir ebenfalls eine Strategie, die darauf abzielt, möglichst wenig Scherfläche simultan in Kontakt zu haben, nur ist sie auf eine andere Weise verwirklicht. Dies gilt ganz besonders für die abgeleiteten Formen. Für die buccalen Facetten der frühen Hippomorpha insgesamt lässt sich erkennen, dass ihr prozentualer Anteil an der gesamten Facettenoberfläche immer deutlich über 50% liegt. Es scheint also hier trotz allem von Vorteil zu sein, buccal große Facettenflächen zu besitzen. Dieser Umstand wird verständlich, sobald man sich die antagonistischen Scherflächen auf den unteren Molaren anschaut, die besonders bei den abgeleiteten Formen sehr gering im Verhältnis zu ihren antagonistischen Flächen an den oberen Molaren ausfallen und nur einen Bruchteil der Fläche von diesen aufweisen. Durch diesen Umstand ist gewährleistet, dass immer nur eine recht kleine Oberfläche simultan in Kontakt ist. Die buccale scherende Funktion wird, wie oben diskutiert, meist noch mit einer quetschenden oder quetschend-reibenden Komponente ausgeführt. Auch für diese Funktionen gilt, dass eine kleinere Fläche größere Drücke erzeugt, die sich unter Umständen vorteilhaft auf den Prozess der Mastikation auswirken können (Rensberger 1973). Die buccale Facettengruppe macht also so den größten Anteil an den Facetten aus, die in der Phase I benutzt werden. Hier wird auch die meiste Kraft ausgeübt (Hylander und Crompton 1986; Hylander et al. 1987; Wall et al. 2006). So kann buccal mehr Nahrung gleichzeitig verarbeitet werden. Außerdem sind die buccalen Facetten die ersten Facetten, die im Mastikationsprozess genutzt werden und eine größere buccale Fläche kann ein besseres „Festhalten“ der Nahrung am Beginn der Phase I garantieren. Dies könnte besonders stark von Vorteil sein, wenn neues, noch völlig unzerkleinertes, wohlmöglich sperriges und unhandliches Futter aufgenommen wird. Auch die verlängerten Schneidkanten werden hier vorteilhaft sein, besonders wenn Dentin exponiert wird. Man kennt dieses Prinzip von den Incisiven der rezenten Equidae, bei denen diese aufgrund von den unterschiedlichen Materialien wie eine Zange wirken und besonders gut die Nahrung festhalten können und sie vor dem Hindurchrutschen hindern (Vollmerhaus et al. 2001). Es ist an den Ergebnissen außerdem zu erkennen, dass der prozentuale Anteil der buccalen Facetten meist größer ist, wenn diese steiler sind. Der Reliefkompass zeigt,

dass die Neigung des Mesostyl im Großen und Ganzen auf die gesamte Neigung der buccalen Facetten anzuwenden ist. Einige Ausnahmen sind vorhanden, auf die im weiteren Verlauf eingegangen wird. So besitzt beispielsweise *Palaeotherium* insgesamt gesehen die steilsten buccalen Facetten, die zusätzlich auch flächenmäßig von allen Gattungen am deutlichsten ausgeprägt (90%) sind. Wir finden hier also den scherenden Prozess, der durch die starke Neigung der buccalen Facetten mit wenig Energieaufwand an einer großen Fläche stattfinden kann. Dies gilt ebenso für die Gattung *Plagiolophus* (Anteil der buccalen Facetten: 80%) und auch für *Anchitherium* (Anteil der buccalen Facetten: 70%), die zusätzlich zu einem hohen Anteil von buccalen Facetten steile Winkel an diesen zeigen. Der einzige Unterschied ist hier, dass beide Parameter nicht ganz so deutlich ausgeprägt sind wie bei *Palaeotherium*. Wichtig zu erwähnen ist hierbei, dass der Scherprozess nicht simultan an der Fläche stattfindet, sondern immer nur mit geringer Kontaktfläche. Die Vergrößerung der Scherflächen an den oberen Molaren zieht aber nach sich, dass über eine längere Zeitdauer innerhalb der Phase I buccal geschert werden kann. Die Ausnahme bildet hier erneut *Mesohippus*: Der Anteil der buccalen Facetten (71%) ist so hoch wie bei *Anchitherium*, die Neigung der buccalen Facetten allerdings eher flach. Hier wird also, wie schon erwähnt, eher die quetschend-reibende Funktion an den Scherflächen favorisiert. Es darf jedoch nicht vergessen werden, dass bei den abgeleiteten Equidae generell die schneidende Funktion mit der ausgeprägten Doppelklinge die am deutlichsten ausgeprägte ist, welches dann bei *Anchitherium* durch die steile Winkelung der buccalen Facetten noch etwas effizienter gestaltet wird. *Propalaeotherium* besitzt mit 62% einen vergleichsweise geringen Anteil an buccalen Facetten, die hier allerdings auch vom Kompass her etwas steiler ausgeprägt sind als bei *Mesohippus*, aber noch unter den anderen vorher beschriebenen Gattungen liegen. Es passt also wieder in den Trend, dass weniger buccale Facettenfläche auch mit weniger steilen Neigungswinkeln an den buccalen Facetten zusammenhängt. *Hyracotherium* und *Phenacodus* zeigen den geringsten Anteil an buccalen Facetten mit jeweils 55%. *Hyracotherium* zeigt passend hierzu eher flache Neigungen der buccalen Facetten, bei *Phenacodus* sind diese etwas steiler und generell heterogener; ein genauer Neigungswinkel des Mesostyls konnte für die Außengruppe aber nicht ermittelt werden. Dieser Vergleich zeigt also, dass der Zusammenhang von buccaler Facettenfläche und Neigungswinkel ein Trend innerhalb der Hippomorpha zu sein scheint. Eine Ausnahme ist, wie erwähnt, *Mesohippus*. Es ist hierbei auffällig, dass die Gattungen mit den größten buccalen Scherflächen den Palaeotheriidae angehören.

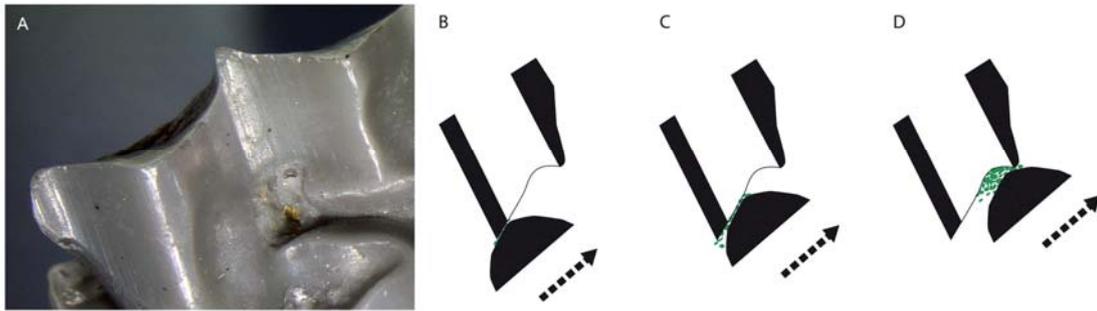


Abb.51: Vergrößerte Scherfläche der abgeleiteten Palaeotheriidae am Beispiel von *Plagiolophus*. **A** buccale Facetten von *Plagiolophus* (BSPG 1953I278), die von Schmelz in Dentin übergehen und ausgeprägte Striationen zeigen. **B** Schneidender und scherender Prozess an der buccalen Schneidkante und Facettenfläche. **C** Scherende Funktion an der Dentinfläche der Facette. **D** Kompression in der Dentinauskolkung, eventuell abschließendes Schneiden an der Schmelzkante.

Bei *Palaeotherium* läuft ein vergleichbarer Prozess ab.

gestrichelter Pfeil: Bewegungspfad des unteren Molaren; schwarze Fläche: Schmelz; weiße Fläche: Dentin

Dieser Umstand wird durch eine morphologische Besonderheit ermöglicht, die so deutlich nur hier zu finden ist. Sie zeigen als einzige der untersuchten Taxa die buccalen Facetten auf Schmelz und Dentin. Dies ist unter anderem an den sich deutlich über beide Materialien fortsetzenden Striationen (Abb.51A) zu erkennen und daran dass zwischen Schmelz und Dentin buccal meist kaum Höhenunterschiede vorhanden sind. So wird die buccale Scherfläche vergrößert. Dieser Umstand wird über eine recht lange Zeit innerhalb der Abkautung beibehalten. So kann also über eine große Fläche buccal die scherende Funktion ausgeübt werden. Dadurch, dass die antagonistische Fläche eher schmal ist, kann man davon ausgehen, dass die buccale Phase der Phase I hier verlängert wird, da eine lange Fläche zum Scheren vorhanden ist (Abb.51B-D). Oft entstehen nach einer Zeit Auskolkungen in dieser buccalen Facette, es entsteht so ein Knick der bei der zentralen Okklusion eine wichtige Rolle spielt. Sobald es zu einem deutlichen Knick und einer Auskolkung kommt, kann diese Fläche natürlich nicht mehr zur buccalen Attritionsfacette gezählt werden.

Die lingualen Facettenanteile der frühen Hippomorpha unterscheiden sich weniger deutlich. Auch sie gehören der Phase I des Mastikationszyklus an. Im Prinzip zeigen die meisten untersuchten Gattungen inklusive der Außengruppe alle einen sehr ähnlichen Wert, dieser liegt zwischen 22% und 31%. Es gibt lediglich zwei Ausnahmen hiervon, dies sind *Palaeotherium* (1%) und *Plagiolophus* (4%), die Vertreter der abgeleiteten Palaeotheriidae. Hier sind die lingualen Facettenanteile sehr viel kleiner und unterscheiden sich signifikant von denen der anderen Gattungen. Dies kommt zum einen durch die sehr viel geringer ausgeprägte Fläche der einzelnen Facetten, die der

lingualen Gruppe angehören, jedoch zum anderen auch dadurch, dass hier meist gar nicht alle lingualen Facetten dieser Gruppe ausgeprägt sind. Im Reliefkompass hat *Palaeotherium* zum Beispiel lediglich zwei der vier möglichen lingualen Facetten ausgeprägt. Durch diese starken Flächenunterschiede lässt sich auch die Bedeutung der lingualen Facettengruppe während der Phase I des Mastikationszyklus ableiten. Die Funktion ist mit der der buccalen Facetten durch die ähnliche Neigung weitestgehend übereinstimmend. Ausgenommen ist hier die schneidende Funktion, da es an den lingualen Facetten keine Schneidkanten gibt. Entscheidend ist hier jedoch stark die Fläche der lingualen Facetten. *Plagiolophus* beispielsweise zeigt recht steile buccale und linguale Facetten, an denen wir eine eindeutige scherende Funktion vorfinden, die an der buccalen Facettengruppe auf einer sehr großen Fläche stattfindet. Bei der lingualen Facettengruppe zeigt sich zwar ein ähnliches Bild, was die Neigung betrifft, jedoch spielen die lingualen Facetten von der Fläche her so gut wie keine Rolle. Hier findet also theoretisch ebenfalls ein scherender Prozess lingual statt, dieser ist jedoch auf einer so kleinen Fläche verwirklicht, dass diese Funktion lingual bei der Mastikation kaum eine Rolle spielt. Das Scheren ist hier rein vom steilen Winkel her effizient, jedoch durch die geringe Fläche und die Möglichkeit sehr wenig Futter zu verarbeiten, zu vernachlässigen. Auch *Palaeotherium* zeigt dieses generelle Muster, es ist hier sogar noch ausgeprägter. Allerdings erscheinen die Facetten im Kompass etwas heterogener. Es ist anzunehmen, dass dies der Fall ist, weil es sich hier um ein einziges Individuum handelt und keine Stichprobe untersucht wurde. Bei allen anderen Gattungen spielen die lingualen Facetten nach den buccalen Facetten die wichtigste Rolle und führen die jeweilige Funktion der buccalen Facette weiter. Dies bedeutet also, dass beispielsweise *Hyracotherium* mit den eher flachen buccalen Facetten eine scherende Funktion mit einer starken reibenden Komponente hat, die dann so bei der Bewegung bis zur zentralen Okklusion von den lingualen Facetten weitergeführt wird. Die abgeleiteten Palaeotheriidae betonen also buccal die Scherfunktion, die abgeleiteten Equidae diese buccal etwas weniger deutlich, dafür zusätzlich lingual.

Beide diskutierten Facettengruppen werden in der Phase I des Mastikationszyklus bedient; diese Phase scheint bei weitem die wichtigste Phase im Mastikationszyklus zu sein und stellt bei einigen Gattungen die einzige Phase des Kauvorgangs dar (Crompton und Hiimäe 1970; Crompton 1971). Bei den Gattungen, die eher weniger ausgeprägte buccale Facettenanteile besitzen, kann man erkennen, dass die lingualen Facetten, die ja auch in der Phase I bedient werden, diesen Anteil im Vergleich zu den anderen

Gattungen „aufholen“. Nimmt man also die Facettengruppen zusammen, die in der Phase I des Mastikationszyklus bedient werden, besitzen alle untersuchten Gattungen einen Wert von über 80%, nur eben mit unterschiedlicher Gewichtung der buccalen bzw. lingualen Facettengruppe. Es wird also immer mindestens 80% der gesamten Facettenoberfläche in der Phase I genutzt, nur eben an verschiedenen Stellen des Zahns. Die dritte Facettengruppe ist die zentrale, die die Phase II des Mastikationszyklus repräsentiert. Dieser Anteil an der gesamten Facettenoberfläche ist recht heterogen gestaltet, übersteigt aber nie 18%. Es ist also auch hier schon augenscheinlich, dass die Phase II im Mastikationszyklus eine wesentlich geringere Rolle spielt als die Phase I. Der auffälligste Wert ist hier bei *Anchitherium* mit 3% zu finden. Man kann bei dieser Gattung also davon ausgehen, dass die Phase II generell kaum eine Funktion innehat, ganz im Gegensatz zur Phase I, auf die die restlichen 97% der Fläche entfallen. Die Gattungen mit den geringsten Werten nach *Anchitherium* sind *Mesohippus* (9%) und *Palaeotherium* (9%), die sich bei dem Wert für die zentralen Facetten zwar ähneln, aber ansonsten ein völlig anderes Muster zeigen. Den höchsten Wert mit 18% zeigt *Plagiolophus*, was im Umkehrschluss bedeuten würde, dass hier die Phase II eine wichtigere Rolle spielt. Durch den Reliefkompass erfahren wir mehr über die Neigung und die Richtung der zentralen Facetten. Alle Gattungen zeigen sehr flache zentrale Facetten, die meist auch die flachsten Facetten sind, die bei dem untersuchten Molar insgesamt vorkommen. Da bei der Phase II insgesamt wohl weniger Kraft ausgeübt wird (Hylander und Crompton 1986; Hylander et al. 1987; Wall et al. 2006), kann man davon ausgehen, dass die reibende Funktion der Phase II mit nicht so viel Kraft ausgeübt werden kann wie an der buccalen Zahnseite bei flacher Neigung, da es sich um eine Exkursivbewegung handelt (siehe Kapitel 4.1). Außerdem sind an den zentralen Facetten oft wenig deutlich Striationen zu sehen, da hier anscheinend oft Zahn-Nahrungs-Kontakt herrscht (Crompton und Hiimäe 1970). Diese Beobachtung macht Janis bei Ungulaten allgemein (Janis 1990). Die einzige Gattung der frühen Hippomorpha, die nicht ganz so flache Phase II Facetten besitzt, ist *Propalaeotherium*; dieses Ergebnis sollte man jedoch nicht überbewerten, da es sich um einzelne Individuen handelt. Eine erhöhte Stichprobe würde hier ein klareres Bild zeigen. Man kann also tendenziell davon ausgehen, dass in der Phase II eine stark ausgeprägte reibende Funktion stattfindet. Diese ist zwar auch so bei den abgeleiteten Equidae ausgeprägt, jedoch kaum verwirklicht, da kaum Oberfläche für diese reibende Funktion vorhanden ist.

Diese beobachteten Tendenzen werden klarer, wenn man die komplette Zahnreihe und damit die Abkauung berücksichtigt. Bei *Anchitherium* kann man bei der Betrachtung des M2 deutlich die Tendenz erkennen, die zentrale Facettengruppe kaum auszuprägen. Am M1 der untersuchten Zahnreihen beträgt der Anteil der zentralen Facetten lediglich 1%. Bei *Anchitherium* scheint also buccal wie lingual eine deutliche Spezialisierung auf die Effizienz der Funktionen Scheren und Schneiden durch recht spitze Winkel vorzuliegen; die reibende Funktion der Phase II hat nur eine geringe Bedeutung, da sie in der Morphologie der Molaren verankert ist (siehe Kapitel 4.1). Diese Bedeutung nimmt mit zunehmender Benutzung ab, wenn die Zähne durch eine gewisse Abnutzung „eingeschliffen“ sind. Bei der Betrachtung der gesamten Zahnreihe ist zu sehen, dass auch *Meshippus* ähnliche Tendenzen wie *Anchitherium* zeigt, nur eben nicht ganz so stark ausgeprägt wie dieses. Hier ist der Anteil der zentralen Facetten insgesamt auch höher. Die reibende Komponente der Phase II wird also noch stärker genutzt. Eine so deutliche Tendenz, eine komplette Facettengruppe im Laufe der Abnutzung zu verlieren wie bei *Anchitherium*, ist nur noch bei *Plagiolophus* vorhanden. Hier handelt es sich allerdings um die linguale Facettengruppe, welche am M1 komplett verschwunden ist. Es existiert nur noch die buccale und zentrale Facettengruppe. Während die buccale Facettengruppe die Tendenz hat, sich im Anteil etwas zu verringern, kann man bei der zentralen Facettengruppe eine umgekehrte Tendenz erkennen. Man kann bei dieser Gattung also davon ausgehen, dass die Phase I mit der Scherfunktion eine sehr wichtige Rolle spielt, diese aber fast ausschließlich an den buccalen Facetten ausgeführt wird. Die lingualen Facetten spielen hier so gut wie keine Rolle. Wichtig ist aber zu sehen, dass die buccalen Facetten von der Fläche her ungefähr genauso viel einnehmen, wie bei *Anchitherium* die lingualen und buccalen Facetten zusammen: Beide Gattungen können also an ungefähr gleich großen Scherflächen Nahrung zerkleinern, nur eben an unterschiedlichen Stellen des Zahns. Dieser Umstand könnte mit der Ernährung zusammenhängen (siehe Kapitel 4.3). Die zentrale Facettengruppe hingegen spielt bei *Plagiolophus* eine ausgeprägte Rolle, die mit der Abkauung zunimmt. Dadurch kann man davon ausgehen, dass die Phase II eine wichtige Rolle bei der Mastikation von *Plagiolophus* spielt und nach einer gewissen Zeit der Abnutzung deutlicher zu Tage tritt. Man findet also hier, neben der ausgeprägten Funktion des Scherens mit steilen Winkeln auf der buccalen Seite, auf der lingualen Seite eine gänzlich andere Funktion, nämlich ein Reiben mit sehr flachen Winkeln, wie im Kompass zu sehen. Für *Palaeotherium* gilt eine sehr ähnliche Tendenz, nur hier scheint zumindest bei den

untersuchten Individuen die Phase II nie ganz zu verschwinden. Jedoch finden wir auch die tendenzielle Zunahme der zentralen Facetten mit der Abkautung und eine leichte Abnahme der buccalen Facetten; der geringe linguale Facettenanteil bleibt ungefähr gleich. *Propalaeotherium* und *Hyracotherium* sind sich recht ähnlich und zeigen innerhalb der Abnutzung keine große Veränderung der Verhältnisse der Facettenanteile. Man kann hier allerdings eine schwache Tendenz erkennen, die zentrale Facettengruppe zu verringern und dafür die buccale auszubauen. Die Außengruppe *Phenacodus* zeigt prinzipiell ein ähnliches Muster, jedoch ist der M3 deutlich verschieden ausgeprägt. Hier sieht man, dass die linguale Facettengruppe den größten Anteil an der Facettenoberfläche einnimmt. Dies könnte entweder ein Artefakt der relativ kleinen Stichprobe sein oder einfach zeigen, dass auch die buccale Seite bei *Phenacodus* erst „angekaut“ werden muss, bevor sie eine größere Fläche erreicht, wie dann bei den übrigen anderen Facettengruppen zu erkennen ist. Bei den drei letztgenannten Gattungen kann man ebenfalls davon ausgehen, dass der Mastikationszyklus eine relativ deutliche Phase II aufweist.

Auch der Reliefkompass birgt Aussagen über die Effizienz des Mastikationsprozesses in sich. Es findet sich, wie schon erwähnt auch indirekt die Messung des Neigungswinkels des Mesostyls wieder. Indirekt deshalb, weil bei dieser Darstellung des Reliefs nicht das Mesostyl in seiner Neigung dargestellt wird, sondern die Neigungsrichtung und Steilheit aller Facetten. Da das Mesostyl Teil der buccalen Facetten Fac6 und Fac7 auf Paracon und Metacon ist, findet sich die Information jedoch auch hier wieder. Was der Reliefkompass zeigt ist, dass der Neigungswinkel des Mesostyls Hinweise darauf gibt, wie der Trend der Neigung der buccalen Facetten allgemein ist und somit auch ihre Funktion und die darauf bezogene Effizienz. Es sind auch hier Ausnahmen vorhanden, die ganz besonders aus dem Grund zustande kommen, da es sich nicht um Mittelwerte oder Mediane von vielen Messungen handelt, sondern jeweils nur um ein exemplarisches Individuum. Die Grundtendenz, dass Gattungen mit einem steilen Mesostyl eher steile buccale Facetten zeigen als Gattungen mit einem flachen Mesostyl, ist jedoch zu erkennen. Recht deutlich ist dies zu sehen bei *Anchitherium*, *Mesohippus* und *Plagiolophus*. Auch die restlichen Gattungen der Hippomorpha zeigen grundsätzlich diesen Trend an, allerdings kann man erkennen, dass zwei distolinguale buccale Facetten, Fac1 und Fac6, steiler stehen als der Rest. Einerseits könnte es sich hier um interspezifische Variabilität handeln, und es ist kein

Muster zu erkennen. Es könnte sich jedoch auch eine Tendenz abzeichnen, die distolingualen buccalen Facetten steiler auszurichten. Dies wäre deshalb denkbar, da der Kauprozess bei den primitiven Hippomorpha immer eine anteromediale Tendenz hat (siehe Kapitel 4.1). So kommt immer ein wenig, senkrecht zur distolingual stehenden buccalen Facette gehender, Druck zustande, der eventuell besser genutzt wird, wenn die Facetten steiler stehen. Durch diesen Umstand kommt eventuell auch der oft größere Abstand zwischen den distalen lingualen Facetten verglichen mit den lingualen zustande. Da es sich hier um recht verschiedene Gattungen handelt, könnte es der Fall sein, dass die restlichen Gattungen aufgrund der interspezifischen Variabilität diese Tendenz nicht so deutlich anzeigen, oder sie hier tatsächlich nicht vorhanden ist. Die Außengruppe *Phenacodus* zeigt diesen Trend nicht an. Dies spricht eventuell für die Hypothese, da hier die Okklusalfäche generell sehr unspezialisiert ist. Auffällig ist auch, dass die lingualen Facetten oft eine stärker mesiale bzw. stärker distale Ausrichtung als die buccalen Facetten haben und diese im Kompass häufig „umrahmen“. Ob es sich hier um eine Tendenz handelt, und warum diese vorhanden ist, kann hier anhand der geringen Stichprobe nicht geklärt werden.

4.2.6 Zentrale Okklusion und Übergang zu Phase II: Quetschen und Reiben

Am Ende der Bewegung der buccalen Phase der Phase I kommt es zur zentralen Okklusion, bei der eine quetschende Funktion ausgeübt wird, da Höcker in Interkuspidräume versenkt werden. Auch hier finden sich gattungsspezifische Unterschiede (siehe Kapitel 4.1.3). Die quetschende Funktion kann bei einem steilen Neigungswinkel beispielsweise mit mehr Kraft erfolgen, als bei einem flachen Mesostyl, da weniger Kraft durch Haftreibung verloren geht und das Quetschen direkt mehr oder weniger senkrecht erfolgt. Die Effizienz der quetschenden Funktion nimmt hierbei bei senkrechtem Auftreffen der Kraft (Kay und Hiimäe 1974) und mit einer größeren Fläche, an der komprimiert wird, zu (Rensberger 1973). Im Folgenden soll die zentrale Okklusion und der Übergang in die Phase II nur in Kürze bezüglich der stattfindenden Funktionen diskutiert werden, der genaue Ablauf findet sich in Kapitel 4.1. bzw. in den vorangegangenen Kapiteln.

Bei den primitiven Hippomorpha und *Phenacodus* entwickeln sich runde linguale Quetschbecken, die eine Auskolkung aufgrund des Nahrungskontakts aufweisen. Es findet eine Kompression der Nahrung statt. Durch die recht deutlich lateral ausgeprägte

Komponente der Phase I, die durch die flachen Winkel entsteht, ist die quetschende Funktion nicht ganz so effizient, wie bei einem steileren Winkel und eher senkrechtem Auftreffen (Kay und Hiimäe 1974). Die Richtungsänderung in der Phase II sorgt dann dafür, dass die Quetschbecken erneut als Kompressionskammern genutzt werden und gleichzeitig auch die zentralen Facetten, diese mit einer reibenden Funktion. Bei den abgeleiteten Formen werden die hier dargestellten Funktionen unterschiedlich stark ausgeprägt und so verschiedene Schwerpunkte gesetzt. Bei den abgeleiteten Equidae sind diese Becken durch Protoloph und Metaloph langgestreckt und zusätzlich tief ausgekollt. Die Kräfte, die während der zentralen Okklusion wirken, sind also auf diese Becken konzentriert und üben hohen Kompressionsdruck auf die Nahrung aus. Durch den steilen buccalen Neigungswinkel ist dieser Effekt bei *Anchitherium* noch verstärkt, und man kann von einer recht großen Druckausübung während der zentralen Okklusion ausgehen. Auch die Tiefe der Dentinbecken trägt bei vorangeschrittener Abnutzung ihren Teil zum Entstehen hoher Drücke bei, da die Kammern so von steilen Wänden umgeben sind, und so der Druck erhöht wird, da die Nahrung zunächst nicht entweichen kann (Kay und Hiimäe 1974). In der Phase II können diese Kompressionskammern unter Umständen noch einmal bei der lateralen Bewegung genutzt werden. Da die Auskollung jedoch kaum gerichtet scheint, wird die hier ausgeübte laterale reibende Kraft sich, wenn vorhanden, eher auf die zentralen Facetten auswirken und nicht so sehr auf die Kompressionskammern.

Bei den abgeleiteten Palaeotheriidae findet man weitaus rundere und größere Becken an deren buccalen Schmelzrand recht deutliche Attritionsfacetten der Phase II zu finden sind. Die gerichtete Auskollung ist hier deutlicher als bei den abgeleiteten Equidae. Nach dem Scherprozess der Phase I endet auch diese mit einer deutlichen Quetschfunktion. Diese wird jedoch hauptsächlich vor den Becken verwirklicht (siehe Kapitel 4.1.3) und so kommt auch der deutliche Knick am Dentin der buccalen Facetten bei voranschreitender Abnutzung zustande. Das weiche Dentin wird hier durch die großen herrschenden Drücke, verursacht durch den steilen Neigungswinkel, abradiert, und es entsteht eine große Kompressionskammer. Diese großen Kammern sind in der Lage, viel Nahrung gleichzeitig zu verarbeiten. Danach erfolgt durch eine Winkeländerung eine recht ausgeprägte Benutzung der zentralen Facetten. Hierbei werden die Quetschbecken als Kompressionskammern benutzt. Es erfolgt eine deutlich laterale Bewegung, die über die Becken und die zentralen Facettengruppen der Phase II reibt. Die Auskollung ist aus diesem Grund hier deutlicher gerichtet und durch die stark

reibende Komponente mit nur wenig Quetschfunktion sind die Becken nicht so tief. Auch die Facetten der Phase II werden innerhalb dieser genutzt. Die Kraft, die hier auf die Dentinbecken und Facetten ausgeübt wird, ist also vornehmlich eine stark laterale, die Funktion dementsprechend reibend; insgesamt sind die ausgeübten Kräfte jedoch weit geringer als in der Phase II (Hylander und Crompton 1986; Hylander et al. 1987; Wall et al. 2006). So wird also klar, dass die Steilheit des Neigungswinkels sich indirekt auch auf die Effizienz des Quetschens innerhalb der zentralen Okklusion auswirkt. Je steiler, also je direkter der Weg hier auf eine dazu annähernd senkrecht stehende Fläche ist, desto mehr Kraft wird direkt auf diese mithilfe einer quetschenden Funktion übertragen (Kay und Hiiemäe 1974), da durch einen steilen Winkel weniger Kraft durch die Quetschfunktion und die Haftreibung verloren geht.

4.2.7 Höhenvergleich der Molaren

Auch mit dem Höhenvergleich lassen sich Aussagen über die Effizienz des Mastikationszyklus treffen. Alle abgeleiteten Gattungen und auch *Propalaeotherium* zeigen eine insgesamt Erhöhung der buccalen Seite. Dies ist der sich entwickelnde bzw. schon ausgeprägte Ectoloph. Laut Fortelius (1982) ist der Ectoloph generell vorhanden, weil es buccal größere Drücke gibt und so buccal mehr Material zum Abkauen da ist, es kommt daher zu einer Erhöhung. Der Ectoloph hat, wie in den vorhergegangenen Kapiteln gezeigt, weitere Funktionen, wie die scherende und schneidende, jedoch könnte auch die Entgegenwirkung der Abnutzung ein weiterer Grund für dessen Entwicklung sein. Für die Palaeotheriidae fällt eine generelle Erhöhung der Zahnbasis auf, so dass die Erhöhung buccal, wie auch lingual vorhanden ist. Thenius (1989) bezeichnet *Palaeotherium* auch als subhypsodont. So könnte auch diese Anpassung eine Resistenz gegen Abnutzung darstellen. Die buccale Zahnseite bleibt jedoch allgemein ein gutes Stück höher (ca. 2 Höhenstufen) als die linguale Seite. Durch die im Kapitel 4.2.6 beschriebenen aufkommenden Kräfte während der zentralen Okklusion und die ausgeprägte reibende Funktion in der Phase II kann es von Vorteil sein, ein genügend hohes Widerlager für diese Kräfte zu entwickeln, um so vorzeitiger Abnutzung entgegenzuwirken (Abb.52A). Die abgeleiteten Equidae besitzen im Vergleich zu den abgeleiteten Palaeotheriidae lingual eine sehr niedrige Basis. Zwar finden sich wohl auch hier durch die ausgeprägten Neigungswinkel hohe Kaudrücke während der zentralen Okklusion, jedoch ist kaum eine Phase II vorhanden. Die

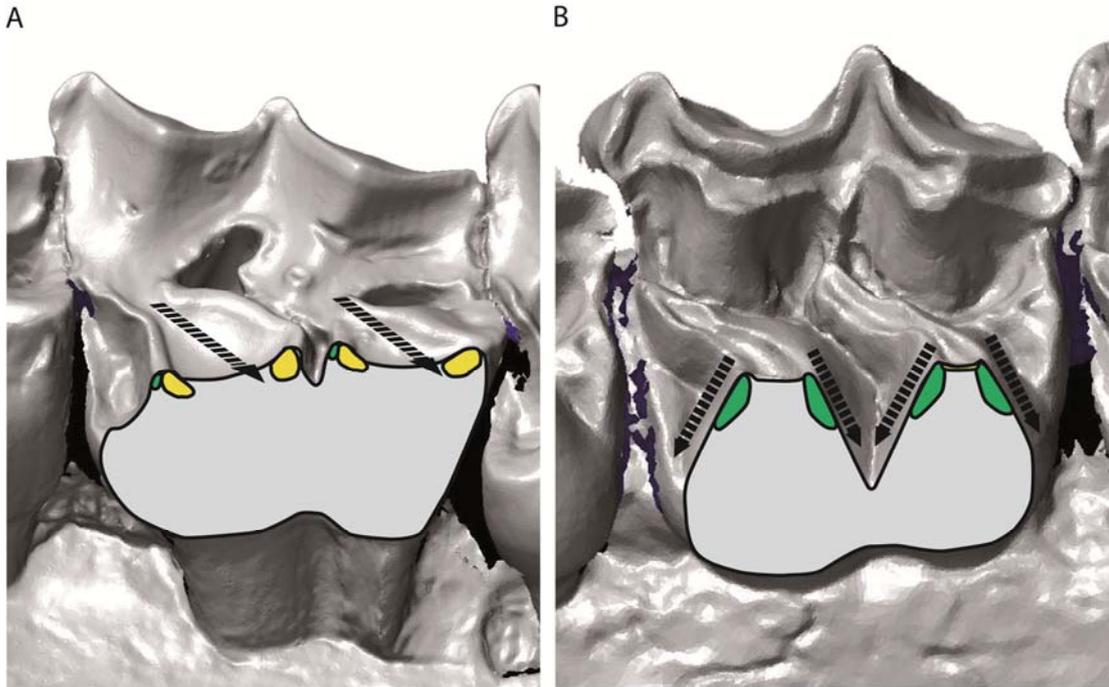


Abb.52: Schematische Darstellung eines Querschnitts der lingualen Zahnseite zur Bewegungsrichtung der Unterkiefermolaren über die Oberkiefermolaren bei Beispielen für die abgeleiteten frühen Hippomorpha. **A** Bei *Palaeotherium* ist die Benutzung der lingualen Höcker vor allem in der Phase II ausgeprägt führt eine reibende Funktion über die plateauartigen lingualen Höcker aus, die so deutlich abgenutzt werden. **B** Bei *Anchitherium* sind die lingualen Höcker vor allem in der lingualen Phase der Phase I in Benutzung. Die Kräfte werden hier nach schräg cervical abgeleitet. gestrichelter schwarzer Pfeil: Bewegungsrichtung der unteren Molaren, Farbfelder: Facetten der jeweiligen Gruppe: grün linguale gelb zentrale

lingualen Höcker spielen lediglich in der lingualen Phase der Phase I eine Rolle. Hier werden die Kaudrücke durch die steile Neigung der lingualen Facetten schräg abgeleitet und treffen nicht direkt auf die lingualen Höcker (Abb.52B). Ahbusch-Siewert (1983) geht für *Anchitherium* ebenfalls von einer Erhöhung der Zahnkrone aus, jedoch ist diese Erhöhung nach den hier durchgeführten Messungen und Vergleichen nur auf die buccale Seite zu beziehen. *Propalaeotherium* ist als primitiver Vertreter den beiden Gattungen der abgeleiteten Equiden recht ähnlich, jedoch nicht mit ganz so ausgeprägten Tendenzen. *Hyracotherium* zeigt eine mittlere Zahnbasis, bei der die buccale und linguale Seite gleich hoch ausgeprägt sind. Die recht ausgeglichene Verteilung der Facettengruppen scheint sich also auch hier im Höhenmodell widerzuspiegeln. Dies gilt ebenfalls für die Außengruppe *Phenacodus*, die in der Facettenverteilung *Hyracotherium* sehr ähnlich ist. Hier findet man außerdem noch eine recht hohe Zahnbasis und eine höhere linguale Seite. Es ist die einzige untersuchte Gattung bei der dies vorkommt. Allerdings ist dies nicht bei allen Individuum der Fall, und man sollte wohl eher von einer gleich hohen lingualen und buccalen Seite ausgehen. Die ausgeprägte Basis ist eventuell aus einem ähnlichen Grund vorhanden,

wie bei den abgeleiteten Palaeotheriidae postuliert. Die Quetschfunktion ist hier die am deutlichsten ausgeprägte Funktion, welches durch die schnelle Verrundung und apikale abrasive Abnutzung der Höcker ersichtlich wird. Die auftreffenden Unterkiefer mit wenig lateraler Bewegung übertragen ihre Kraft relativ direkt auf den Oberkiefermolaren, der durch die ausgeprägte Basis ein stabiles Widerlager aufweist und so resistenter gegen schnelle Abnutzung ist.

Die Erhöhung der buccalen Seite steht außerdem im Zusammenhang mit der Vergrößerung der Scherflächen. Die beiden Gattungen *Palaeotherium* und *Plagiolophus* zeigen auch die höchste Erhöhung der buccalen Seite. So wird Platz geschaffen, über einen längeren Zeitraum die scherende Funktion der buccalen Phase der Phase I auszuführen. Erfolgt dann noch die Trennung der beiden buccalen Höcker ähnlich hoch, wie bei *Palaeotherium* der Fall, dann vergrößert sich die Scherfläche ein weiteres Mal, da hier keine große Einkerbung bzw. ein wenig ausgeprägtes w-förmiges Profil vorhanden ist. So kann mehr Nahrung innerhalb eines Mastikationszyklus verarbeitet werden. Eine Erhöhung der buccalen Seite steigert also die Effizienz der dort ausgeführten Scherfunktion. Wenn hier dann zusätzlich die Winkel steil stehen, erfolgt eine weitere Effizienzsteigerung dieser Funktion. Die Erhöhung der buccalen Seite kann jedoch auch für verlängerte Schneidkanten sorgen, wie besonders deutlich bei den abgeleiteten Equidae, aber insgesamt bei allen abgeleiteten Formen, zu beobachten.

Auch bei voranschreitender Abkautung bleiben die Tendenzen, die innerhalb der Zahnreihen gefunden wurden, immer noch sichtbar. Man kann also davon ausgehen, dass die verschiedenen Funktionen auch bei einer gewissen Abkautung genauso aufrechterhalten werden wie davor, obwohl Abnutzung einsetzt. Auch dies ist eine Art von Effizienz innerhalb der Bezahnung.

4.2.8 Fazit Effektivität und Effizienz und Abkautung

Es ist durch die durchgeführten Untersuchungen deutlich zu sehen, dass die Effizienz bestimmter Funktionen im Vergleich zwischen den Gattungen untereinander gesteigert wird. Es gibt hierbei innerhalb der untersuchten Gattungen diejenigen, die sich auf bestimmte Funktionen im gesamten Molar spezialisieren, wie das Schneiden und Scheren, bei den abgeleiteten Equidae oder solche, die verschiedene Funktionen innerhalb des Molars in verschiedenen Phasen verwirklichen und diese optimieren, wie die abgeleiteten Palaeotheriidae das Schneiden, Scheren und Reiben. Außerdem gibt es

noch die primitiven Hippomorpha, deren Weg die relativ generalistische Molarenform ist, bei denen aber auch schon ganz klar Hinweise auf beginnende Spezialisierung vorhanden sind. Auch ist insgesamt bei allen Gattungen der primitiven Hippomorpha die Führung des Mastikationsprozesses deutlich ausgeprägt. Die primitive Außengruppe *Phenacodus* ist effizient in Bezug auf ein generalistisches Quetschgebiss, welches mit unterschiedlicher Nahrung umgehen kann. Diese Gattung besitzt

bunodonte Höcker, diese sind für ein effizientes Quetschen unbedingt nötig (Luke und Lucas 1983).

Auch die Prämolaren, die in dieser Studie nicht berücksichtigt wurden, tragen insgesamt einen großen Teil zur effektiven und effizienten Nahrungszerkleinerung bei. Bei allen hier untersuchten abgeleiteten Gattungen können diese als molarisiert bezeichnet werden (Thenius 1989). Sie üben dann eine den Molaren ähnliche und somit viel stärker spezialisierte Funktion aus, als wenn sie nicht molarisiert wären. Wenn Prämolaren nicht molarisiert sind, dann üben sie höchstwahrscheinlich eine quetschende Funktion mit ihrer Höckerspitze aus, denn nur an den Molaren kann das echte Kauen stattfinden (Fortelius 1985). Die abgeleiteten Formen, die hier untersucht wurden, besitzen also von vorneherein eine erhöhte Effektivität und Effizienz für den gesamten Mastikationsprozess.

Viele Ergebnisse dieser Studie bestätigen die Aussage, dass Zähne erst nach einiger Zeit der Abkautung ihre höchste Effektivität aufweisen (u.a. Maier 1980; Luke und Lucas 1983), diese aber dann mit zunehmender Abkautung wieder abnimmt (Pérez-Barberia und Gordon 1998b) (Abb.53). Das gilt im Besonderen für die Schneidkante, aber auch den Eintrittswinkel und die Facettenflächen. Der Neigungswinkel des Mesostyls nimmt mit Abkautung sofort ab und wird, sobald er in Benutzung ist, ineffizienter für die Funktion Schneiden und Scheren; für diesen Parameter gilt die Behauptung also nicht. Die Parameter reagieren also nicht alle in gleichem Maße auf die Abnutzung, einige sind resistenter und behalten länger ihre Funktion bei als andere. Dies ist beispielsweise auch bei Microchiroptera ähnlich beobachtet worden (Evans 2005). Trotzdem ist es möglich, dass die Effizienz für den gesamten Molar und die Bezahnung insgesamt bei einiger Abkautung steigt. Dieser Effekt ist auch für andere brachydonte Säuger, wie den



Abb.53: Grafik, die die Zahnabnutzung in Bezug auf die Effektivität schematisch aufzeigt. Dies gilt für viele, jedoch nicht für alle gemessenen Parameter (modifiziert nach Pérez-Barberia und Gordon 1998b).

Suiden, nachgewiesen (Hunter und Fortelius 1994).

Stärker werdende Abkauung ist jedoch bei brachydonten Säugetieren einschränkend und hat das Potential, ernste Limitierungen auf das Verhalten, die Physiologie und die Langlebigkeit von Tieren zu haben (Lanyon und Sanson 2006). Es gibt Studien die zeigen, dass die Kaeffizienz mit der Abkauung abnimmt, und zwar für Ringbeutler und Koalas (Gipps und Sanson 1984; Lanyon und Sanson 1986). Bei späteren Abkaustadien ist das Funktionieren der ganzen Bezahnung bedroht und vieles deutet darauf hin, dass die dentale Abnutzung das Limit für die Lebensspanne eines Wildtieres ist (Lucas 2004). Die Hauptmechanismen, mit denen reduzierte Kaeffizienz (durch Änderungen der Zahnmorphologie) kompensiert werden kann, sind die Zeit, die ins Kauen investiert wird, zu verlängern und/oder die Modifikation Nahrungsaufnahme (Pérez-Barberia und Gordon 1998a). Koalas kompensieren die Abnutzung der Molaren durch erhöhte Nahrungsaufnahme, und sie kauen länger pro Blatt; die Abnutzung wird also durch einen erhöhten Energieaufwand kompensiert (Logan und Sanson 2002). Dieser Umstand ist auch für *Cervus elaphus* (Pérez-Barberia und Gordon 1998a) und zum Teil für den Menschen bekannt (Helkimo et al. 1978). Auch die Veränderung und stärkere Auswahl der Nahrung bei stärker abgenutzten Zähnen ist bei Säugern bekannt. (Gross et al. 1996; Lentle et al. 2002). Diese Beispiele unterstützen die Hypothese von Herring (1993), dass eine effektive Bezahnung für Säugetiere wichtiger ist als eine effiziente. Frei übersetzt würde dies bedeuten, dass eine Zerkleinerung in jedem Fall erfolgen muss, um zu überleben. Die Kosten für diese Zerkleinerung sind zunächst unwichtig. Theoretisch muss das Überleben eines Tieres nur so lange gesichert sein, bis es sich fortgepflanzt hat und während es fortpflanzungsfähig ist. Die restliche Zeit ist biologisch gesehen unwichtig. Daher ist es tendenziell zweitrangig wie schnell sich Zähne abnutzen, solange die oben genannten Bedingungen erfüllt sind. Auf der anderen Seite erhöhen sich natürlich die Überlebenschancen bei optimaler Bezahnung, weshalb man hier die vielen Anpassungsstrukturen finden.

Diese Überlegungen sollen als theoretische Ergänzung für das Verständnis der Mastikation bei den frühen Hippomorpha dienen, da diese Fragestellungen bei Fossilien nicht zu klären sind. Durch den Rezentvergleich kann man jedoch davon ausgehen, dass auch ausgestorbene Taxa durch ihr Verhalten einige durch Abkauung entstandene Defizite in der Bezahnung kompensieren konnten.

4.3 Rückschlüsse auf die Ernährung

Die Rekonstruktion des Mastikationszyklus und Überlegungen hinsichtlich seiner Effektivität und Effizienz, sowie die generelle Beurteilung der funktionellen Morphologie ermöglichen es nun, Rückschlüsse auf das jeweilige Nahrungsspektrum der fossilen Taxa zu ziehen. Ergänzend sollen hier die vielzähligen existierenden Studien zu dieser Thematik hinzugezogen werden. Hierfür kommen, neben der Betrachtung aus dem Blickwinkel der klassischen funktionellen Morphologie, wie sie auch hier angewendet wurde, weitere Methoden in Betracht, die hier kurz im Hinblick auf das untersuchte Taxon erläutert werden sollen. Bei der weit verbreiteten Methode der Microwear kann mithilfe der mikroskopisch kleinen Abnutzungsmuster auf den Facetten das fossile Nahrungsspektrum für herbivore Säuger rekonstruiert werden. Dies ist möglich, da unterschiedliche Nahrung unterschiedliche Spuren auf den Zähnen hinterlässt (Rensberger 1973; Walker et al. 1978; Teaford 1994; Semprebon et al. 2004). Bei dieser Methode entsteht ein sehr hochauflösendes Bild, sogar saisonale Unterschiede in der Ernährung können festgestellt werden, da die Microwear die Nahrung kurz vor dem Tod widerspiegelt (Joomun et al. 2008). Diese Methode wurde unter anderem auch an den fossilen frühen Equidae (Solounias und Semprebon 2002; Mihlbachler et al. 2011) angewendet, und die erzielten Ergebnisse bieten eine gute Ergänzung für die vorliegende Studie. Auch die Methode der Mesowear (Fortelius und Solounias 2000) bietet eine Möglichkeit der Rekonstruktion der fossilen Nahrungsspektren, indem das Zahnrelief und die Höckerstruktur kategorisiert werden. Auch diese Methode wurde für die Equidae schon ausführlich angewendet (Kaiser und Solounias 2003; Kaiser und Schulz 2006; Kaiser 2009). Bei den Palaeotheriidae ist die Datenlage nicht ganz so reichlich. Hier gibt es kaum Studien, die sich mit der Rekonstruktion der Paleodiät beschäftigen (Joomun et al. 2008).

Zum Teil wird es kritisch gesehen Rückschlüsse auf die Ernährung mit den genannten Methoden zu ziehen wenn es sich um ältere Gattungen handelt, die beispielsweise aus dem Eozän stammen. Argument ist hier die anders gestaltete Flora dieser Zeit, verglichen mit der heutigen (Mai 1989). Da sich die Ergebnisse aller Methoden aber trotz allem recht gut gegenseitig bestätigen, wird hier die Meinung vertreten, dass die Rekonstruktion eines relativ groben Nahrungsspektrums generell möglich ist. Dazu kommt, dass die Nahrung hier eher nach physikalischen Eigenschaften kategorisiert wird und nicht nach Arten oder Familien. So kann man beispielsweise Aussagen treffen,

ob eher Blätter oder Früchte gefressen werden, da diese unterschiedliche Eigenschaften besitzen.

4.3.1 Eigenschaften der Molaren und ihre Funktionen in Bezug auf die Nahrung

Es ist wahrscheinlich, dass das untersuchte Lebewesen zumindest einen Anteil seines Nahrungsbedarfs mit der Nahrung gedeckt hat, für dessen Zerkleinerung die Zähne funktionsmorphologisch besonders geeignet sind. Die Zähne sind in direktem Kontakt mit der Nahrung und so stark von der Ökologie des jeweiligen Lebewesens beeinflusst, daher kann man in einem gewissen Rahmen Rückschlüsse auf diese ziehen (Jernvall 1995). Nicht zu vergessen ist allerdings das phylogenetische Erbe, dass jede Gattung in sich trägt und das ebenfalls maßgeblich die Form und damit auch die Funktion der Zähne beeinflusst (Jernvall 1995; Evans und Sanson 2003). Trotzdem kann man wohl davon ausgehen, dass der funktionelle Bau des Zahnreliefs annähernd optimal für die in der jeweiligen ökologischen Nische vorherrschenden Ernährungsbedingungen ist (Maier 1980).

Im Allgemeinen können die Molaren von Herbivoren als Zähne mit Klingen bezeichnet werden. Diese Klingen der Herbivoren werden in der Literatur auch als Lophen bezeichnet (Luke und Lucas 1983). Lophen scheinen immer dann auf den Molaren vorhanden zu sein, wenn fibröse Nahrung, wie Blätter und Gräser, verarbeitet wird. Dies zeigt sich bei einer Studie von Jernvall et al. (1996): So zeigen sich bei rezenten Säugern 89% der Familien, die nur fibröse Vegetation fressen, zwei oder mehr Lophen auf den oberen Molaren. Nur 64% der weniger spezialisierten Herbivoren Familien (die auch Früchte, Nektar und Samen fressen) und 45% der generalistischen Familien prägen ebenfalls zwei oder mehr Lophen aus. Auch die hier untersuchten Taxa zeigen eine unterschiedlich starke Ausprägung von Lophen. Außer bei der Außengruppe sind sie bei allen untersuchten Gattungen zu finden. Mit Lophen einher gehen oft schneidende Kanten. Die Länge von schneidenden Kanten korreliert mit deren Effektivität (siehe Kapitel 4.2.5) (Sheine und Kay 1982). Im Rezentmodell zeigt sich bei Lemuren, dass viele schneidende Kanten ein Anzeiger für Blätter und andere fibröse Nahrung sind, hier besteht eine positive Korrelation; Blätter werden also am besten mit Klingen zerkleinert (Sheine und Kay 1982; Lucas 1994). Schneidende Kanten können durch ihre geringe Fläche hohe Drücke aufbauen, den gleichen Effekt hat man auch mit hervorstehenden Graten, die mit diesen kombiniert sein können. Viele Grate scheinen

ein Anzeiger für hartes Futter zu sein und sind beispielsweise bei den rezenten Equidae verwirklicht (Rensberger 1973; Rensberger 1986). Bei quetschenden Strukturen hingegen kommt wegen der recht großen Kontaktfläche ein geringerer Druck zustande. Aus diesem Grund eignet sich das Quetschen nur gut für Nahrung, die vergleichsweise weniger Druck braucht, um zerkleinert zu werden (Rensberger 1973). In Frage kommt hierfür zum Beispiel frugivore Nahrung; hier werden sich eher niedrige gerundete Höcker finden und eher weniger ausgeprägte laterale Bewegung (Collinson und Hooker 1991). Für die Zerkleinerung von wirklich harten Futterbestandteilen ist jedoch immer verdickter Schmelz notwendig (Ungar 2008). Auch die verschiedenen Phasen des Mastikationszyklus können Informationen bezüglich der Ernährung liefern. Bei Ungulaten, die sich auch von Früchten ernähren, ist laut Janis (Janis 1990) die Phase II vorhanden und diese durch wenige Striationen und Kanten geprägt. „Graser“ hingegen weisen tendenziell nur eine Phase im Mastikationszyklus auf. Da Nahrung zu einem großen Teil aus Flüssigkeit besteht, die nicht komprimierbar ist, sind auch Ablaufstrukturen unentbehrlich (Maier 1980). Außerdem wirkt sich eine nicht ganz exakt festgelegte Okklusion positiv auf das Ablaufen aus.

4.3.2 Eigenschaften der Nahrung in Bezug auf die Mastikation

Lucas (2004) geht davon aus, dass das mechanische Verhalten der Nahrung der Haupteinfluss auf die Zahnform ist. Daher ist es umgekehrt möglich, von der Morphologie der Zähne auf die mechanischen Eigenschaften der Paleodiät zu schließen und so Hinweise auf diese zu bekommen. Die in der Einleitung definierten Hauptzerkleinerungsfunktionen hängen unmittelbar mit der Molarenmorphologie zusammen. So finden wir beispielsweise an Kanten die Funktion des Schneidens und an Höckern die des Quetschens, zum Reiben und Scheren sind flache oder schräg stehende Flächen nötig. Die Übergänge zwischen den einzelnen Funktionen sind fließend.

Es gibt nach Lucas (2004) zwei Hauptparameter, mit denen die mechanischen Eigenschaften der Nahrung charakterisiert werden können. Dies sind zum einen der Elastizitätsmodul als Werkstoffkonstante und zum anderen die Zähigkeit als Materialeigenschaft. Der Elastizitätsmodul hat einen hohen Wert, wenn ein Material seiner Verformung viel Widerstand entgegensetzt, wie zum Beispiel Eisen und einen niedrigen Wert, wenn es das nicht tut, wie zum Beispiel Blei (Stöcker 2000). Materialien mit hohem Elastizitätsmodul sind also eher steif und reagieren nur mit

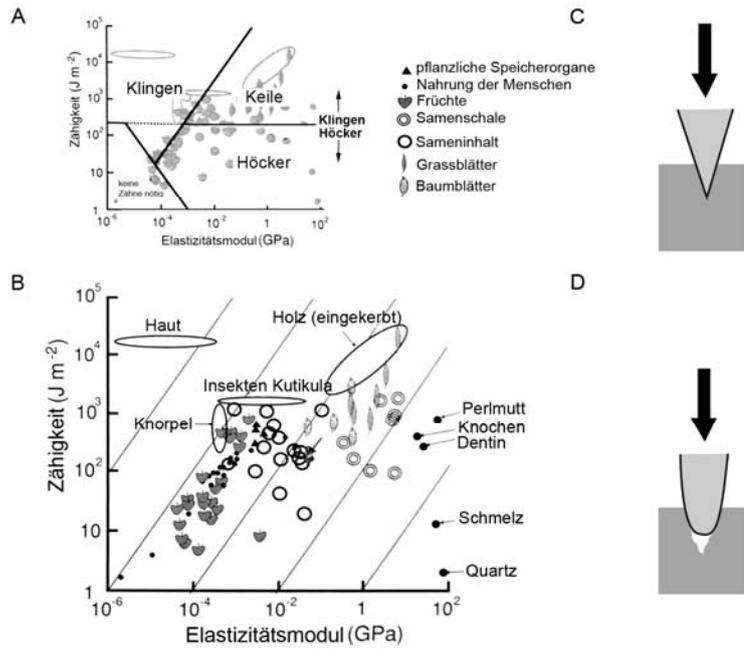


Abb.54: Nahrungseigenschaften in Bezug auf ihre Zähigkeit und ihren Elastizitätsmodul. **A** Eigenschaften der Nahrung und bevorzugte Zahnmerkmale zur Zerkleinerung **B** Eigenschaften der Nahrung und verschiedene Nahrungsarten **C** scharfe Klingen schneiden **D** stumpfe Höcker verursachen Risse (alle nach Lucas (2004))

wenig Verformung auf Druck, solche mit einem niedrigen Wert sind eher schlaff und reagieren auf Druck mit Verformung (Popowics und Fortelius 1997). Pflanzen beispielsweise haben einen hohen Elastizitätsmodul hauptsächlich aufgrund ihrer zusammengesetzten Zellwand, die aus verschiedenen verbundenen Materialien (zellulosehaltige Mikrofibrillen in einer Hemizellulose und zum Teil einer Lignin-Matrix) besteht (Lucas et al. 2000). Die Zähigkeit ist die Widerstandsfähigkeit eines Materials gegen Risse oder Bruch, das Gegenteil hiervon ist sprödes Material, welches wenig Energie aufnehmen kann, bevor es bricht (Stöcker 2000; Lucas 2004). Mit diesen Parametern kann nun die Nahrung nach Lucas (2004) im Folgenden beschrieben werden (Abb.54A und B): Scharfe Klingen und Keile sind dementsprechend geeignet für Nahrung mit einer hohen Elastizität und Zähigkeit. Durch diese Eigenschaften wird die Ausbreitung von Rissen in dem zu zerkleinernden Material verhindert, es findet eher eine Verformung statt, und für die Zerkleinerung muss geschnitten werden. Auch die Klingen an sich verhindern schon eine Rissbildung (Abb.54C). Bei der tierischen Nahrung der Carnivora spielt vor allem die große Zähigkeit eine Rolle, deswegen sind hier scharfe Klingen von Vorteil. Stumpfe Höcker eignen sich hingegen für Nahrung, die schnell bricht, also geringe Elastizität besitzt und wenig zäh ist. Dies gilt, bezogen

auf die Zähigkeit, vor allem für Früchte, aber auch für Samen. Die stumpfen Höcker verursachen Risse und treiben diese im Material voran (Abb.54D.). Aufgrund der zellulären Struktur der Pflanzen ist es in diesem Material kaum möglich, Risse aufzuhalten. Bei Tieren, die sich ausschließlich von Samen ernähren, kann man von knolligeren Höckern und eventuell einem verdickten Schmelz ausgehen. Beide Merkmale würden vor Zahnbruch schützen. Sehr saftreiche Früchte erfordern etwas lockere Okklusionsstrukturen, um Säfte abfließen zu lassen. Früchte können wiederum auch so wenig zäh sein, dass gar keine Zähne für deren Zerkleinerung nötig sind, sondern lediglich die Zunge oder das Palatinum ausreicht. Dann würde sich ihr Vorhandensein im Nahrungsspektrum gar nicht auf die Zahnmorphologie auswirken. Dünne Blätter bilden einen Sonderfall bei der Zerkleinerung. Mit einem recht hohen Elastizitätsmodul und einer mittleren bis recht hohen Zähigkeit sind Klingen die beste Möglichkeit diese zu zerkleinern. Bei einer sehr geringen Zähigkeit von Blättern können aber auch Höcker ausreichen (Abb54A.). Wenn Materialien in einen solch dünnen Bereich kommen, wie bei Blättern meist der Fall, können sie nicht mehr so viel Energie speichern, als dass sie Risse weitergeben könnten. Risse, die von Höckern verursacht werden, würden sich also nicht ausbreiten können. Dies sind die Gründe, warum dünne Blätter eher mit Klingen als mit Höckern zerkleinert werden. Werden junge Blätter geschnitten, ist nicht so viel Kraft nötig wie bei älteren, da das Gewebe noch wenig Struktur besitzt, die es härter macht, daher sind ausgewachsene Blätter härter als junge (Choong 1996). Viele Säugetiere kombinieren außerdem Höcker mit Graten, so kann erst ein Riss verursacht und dann mit dem Grat ausgeweitet werden. Die physikalischen Eigenschaften der Nahrung sind laut Popowics et al (1997) außerdem zusätzlich ein sekundärer Einfluss auf die Schärfe von Klingen, da sie die Art der Abnutzung bestimmen. Sehr harte Nahrung, wie beispielsweise reife Pflanzenteile und Gräser, benötigen hohe Beißkräfte und produzieren Attrition auf den Facetten. So schärfen sich die Klingenspitzen, die durch Silicate oder ähnliche Materialien abgestumpft sein können.

4.3.3 Rückschlüsse auf die Ernährung der untersuchten Taxa

Der Trend, über die Zeit gesehen, geht bei den frühen Hippomorpha eindeutig in die Richtung, die schneidenden und scherenden Strukturen anhand von Schneidkanten und Scherflächen auszubauen und effizienter auszuführen. Vor dem oben erläuterten

Hintergrund steht dieser Umstand eindeutig für einen erhöhten Anteil von strukturellen Pflanzenteilen wie Blättern. Zu diesem Trend gehört auch die Entwicklung eines prominenter werdenden Ectoloph. Diese Struktur an sich ist laut Popowics und Fortelius (1997) schon ein Merkmal der Mischkostfresser, die der erhöhten buccalen Abnutzung entgegenwirkt. Bei den abgeleiteten Formen wird Dentin recht schnell exponiert. Dies ist typisch für spezialisierte Herbivoren. Durch das Dentin, das weicher ist und sich schneller abnutzt als der härtere Zahnschmelz, ist gewährleistet, dass Schmelzkanten über dem Rest der Zahnkrone emporragen und so als kurze Klingen bei dünner Vegetation wirken können (Lucas 2004). Diese Strategie ist bei den abgeleiteten Equidae buccal verwirklicht. Bei den abgeleiteten Palaeotheriidae ist Dentin buccal eher Teil der Scherfacette, dafür erfolgt lingual eine Auskolkung und eine reibende Funktion über erhöhte Schmelzkanten. Generell sind verlängerte Schneidkanten ein Hinweis auf eine faserreiche fibröse Nahrung (Sheine und Kay 1982), zu der auch die Blätter gezählt werden können (Kay und Hylander 1978).

Insgesamt ist auch ein Anstieg der Körpergröße zu beobachten, von daher kann man auch aus diesem Grund davon ausgehen, dass ein erhöhter Fasergehalt der Nahrung bei den abgeleiteten Formen im Vergleich zu den primitiven vorkommt. Größere Herbivoren ernähren sich weniger selektiv und nehmen mehr Nahrung geringerer Qualität auf (Owen-Smith 1988).

Phenacodus

Für *Phenacodus* wird generell eine omnivore Ernährung mit herbivorer Tendenz postuliert (Thenius 1989). Die Prämolaren sind nicht molarisiert. Die Bezahnung zeigt relativ deutlich eine Betonung der quetschenden Funktion, jedoch ist aufgrund der Striationen auch eine laterale Komponente vorhanden. Die bunodonten stumpfen Molaren sind geeignet, Saft aus saftigen weichen Früchten zu pressen und diese zu zerquetschen; Zähne mit scharfen Graten würden nur einige Zellen zerstören und nicht die ganze Frucht (Luke und Lucas 1983). Die starke apikale Höckerabnutzung spricht also für einen hohen Anteil von Früchten in der Ernährung (Lucas 2004). Die buccale Seite spielt zwar von der Facettenfläche her knapp die Hauptrolle, allerdings zeigt sie ansonsten keine Betonung, wie etwa ausgeprägte Scherflächen oder Schneidkanten oder gar eine Erhöhung über die linguale Seite. Dass die buccalen Facetten den Hauptflächenanteil innehaben, liegt sehr wahrscheinlich nur daran, dass die Phase I generell die wichtigere Phase der beiden „power stroke“ Phasen ist und hier die meiste

Kraft ausgeübt wird (Hylander und Crompton 1986; Hylander et al. 1987; Wall et al. 2006). Die Phase II spielt bei dieser Gattung von der Facettenfläche her eine Rolle, auch dieser Umstand spricht für einen Fruchtfresser (Janis 1990), genau wie die ausgeprägte quetschende Funktion im Allgemeinen (Kay und Hiiemäe 1974; Janis 1990). Generell sind die quetschende (Phase I) und die reibende (Phase II) Funktion vorherrschend. Durch die reibende Funktion könnten eventuell auch zähere Nahrungsbestandteile zerkleinert werden. Durch die Größenverhältnisse der oberen und unteren Molaren ist aber ersichtlich, dass die laterale Verschiebung im Mastikationszyklus nicht als stark ausgeprägt bezeichnet werden kann (siehe Kapitel 4.1.3). Die hoch ausgeprägte Basis von *Phenacodus* könnte ein Hinweis darauf sein, dass recht hohe senkrechte Beißkräfte auf die Molaren wirken und die Basis ein Widerlager zu diesen darstellt. Für die Zerkleinerung von wirklich harten Nahrungsbestandteilen ist jedoch auch immer verdickter Schmelz nötig (Ungar 2008), daher scheint es bei der Basiserhöhung nur um die Ableitung Beißkräfte zu gehen. Insgesamt sind bei *Phenacodus* auch sehr wenig Striationen vorhanden. Dies spricht ebenfalls für viel abrasive Abnutzung mit reichlich Futter zwischen den Molaren (Crompton und Hiiemäe 1970), was typisch für den Quetschvorgang ist.

Man kann also davon ausgehen, dass es sich bei *Phenacodus* um einen Fruchtfresser handelt. Insgesamt werden also eher die reproduktiven, nährstoffreichen Pflanzenteile gefressen als die strukturellen. Diese sind generell weniger leicht zu bekommen, jedoch nahrhafter (Batzli und Hume 1994). Die reproduktiven Pflanzenteile umfassen eine große Bandbreite von Eigenschaften. Durch die recht generalisierte Bezahnung, können im Prinzip alle die Früchte besonders gut zerkleinert werden, die wenig zäh sind (Abb. 53A). Hierzu zählen harte Früchte wie Nüsse, wie auch recht weiche oder spröde Früchte. Durch die vorhandene laterale Komponente geht die Mastikation jedoch über ein pures Quetschen hinaus und gewinnt durch die entstehende reibende Komponente an Vielseitigkeit. So können in einem gewissen Rahmen eventuell auch zähe Früchte zerkleinert werden. Zusätzlich können durch die recht lockere Okklusion die ausgepressten Säfte der zerquetschten Früchte gut abfließen (Lucas 2004).

Primitive Hippomorpha

Die Microwear von *Hyracotherium* weist darauf hin, dass es sich um einen Frucht und Samen fressenden Browser handelte und unterscheidet sich so von der jüngeren Equidae (Solounias und Semprebon 2002). Von der Abnutzung und Morphologie der

Zähne wird meist eine Ernährung von sukkulenten Pflanzen, Früchten, Nüssen, Samen und Blättern abgeleitet (Rensberger et al. 1984; Janis 1990; Mihlbachler et al. 2011). Die in dieser Studie erlangten Ergebnisse können diese Aussagen stützen. Der sehr flache Neigungswinkel der buccalen Facetten erlaubt in Verbindung mit der buccalen Schneidkante eine (wenn auch nicht sehr effiziente) Zerkleinerung von Blättern, allerdings bleibt so auch eine starke quetschende Komponente erhalten, mit der die restliche spröde Nahrung gut zerkleinert werden kann. So ist das Gebiss im Vergleich zur Außengruppe schon recht differenziert, insgesamt aber sehr vielseitig. Ähnlich wie bei *Propalaeotherium* wird es sich eher um einen opportunistischen Fresser gehandelt haben (Koenigswald und Schaarschmidt 1983; Wilde und Hellmund 2010). Die recht schnell eintretende apikale Abnutzung der Höcker spricht für einen relativ hohen Fruchtanteil (Lucas 2004). Ebenfalls für einen recht hohen Frucht- und Samenanteil in der Nahrung sprechen die ausgeprägten Höckerstrukturen (Lucas 2004), die besonders lingual ausgeprägt sind. Es ist allerdings zu betonen, dass es im Gegensatz zur Außengruppe, wie schon erwähnt, eine Ausprägung der buccalen Schneidkante gibt, die vorteilhaft bei der Zerkleinerung von Blättern ist und als funktioneller Vorläufer des in jüngeren Formen vorkommenden mächtigen Ectolophs der Blätterfresser gesehen werden kann. Für *Propalaeotherium* gibt es Funde mit Magen-Darminhalt (Koenigswald und Schaarschmidt 1983; Franzen 1984; Franzen 1985; Wilde und Hellmund 2010); beide Funde ähneln sich. Es wird von einer Ernährung von gemischter Kost gesprochen, die allerdings von Blättern dominiert ist und Früchte und Samen und eventuell Blumen beinhaltet. Wilde und Hellmund (2010), sowie von Koenigswald und Schaarschmidt (1983), sprechen, wie oben erwähnt, von einer eher opportunistischen als einer selektiven Ernährung. Hier können also die Ergebnisse der herangezogenen Methoden der Ernährungsrekonstruktion direkt durch den Fossilbericht bestätigt werden. Im Vergleich mit *Hyracotherium* wird die große Ähnlichkeit der beiden Gattungen sichtbar. *Propalaeotherium* scheint aber tendenziell steilere buccale Winkel und deutlicher ausgeprägte Schneidkanten auszubilden. Dies sind Hinweise darauf, dass es sich von einem größeren Anteil Blättern ernährt hat als *Hyracotherium*. Hierfür spricht ebenfalls der etwas höhere Anteil an buccalen Facetten und die im Gegensatz zu *Hyracotherium* leichte Erhöhung der buccalen Zahnseite gegenüber der lingualen, die den Platz für diese Flächen stellt. Bei beiden Gattungen spielt die Phase II eine wichtige Rolle, typisch für Fruchtfresser (Janis 1990). Auch bei *Propalaeotherium* findet sich dies in der apikalen Abnutzung wieder. Die brachydonten Zähne der primitiven

Hippomorpha zeigen generell eine niedrige Basis, was für eine wenig abrasive Nahrung spricht und nicht allzu große orthale Beißkräfte. Dies deckt sich mit den anderen Ergebnissen, dass es hier eher reibende, laterale Komponenten in der Phase I und der Phase II gibt, sichtbar an den Striationen und dem flachen Neigungswinkel. Die ausgeprägten lingualen Facetten sind ebenfalls in der Lage, einen Teil der orthalen Beißkraft abzuleiten. Beide Gattungen besitzen keine molarisierten Prämolaren, auch dies ist ein Hinweis auf weniger strukturelle pflanzliche Nahrung, sondern eher auf Nahrung, bei der die Mastikation an sich nicht so intensiv ausgeführt werden muss. Jedoch können beide Gattungen durch die beginnende Ausprägung der schneidenden und scherenden Funktion Blätter schon recht gut zerkleinern.

Abgeleitete Equidae

Mesohippus zeigt in der Microwear (Solounias und Semperebon 2002) die Eigenschaften eines Tieres, das sich von Gemischtkost ernährt, also von Blättern und auch von C3-Gräsern, die in Wäldern und geschlossenen Habitaten vorkommen. In der vorliegenden Studie wurde für *Mesohippus* ein sehr flacher Neigungswinkel der buccalen Facetten gefunden, ähnlich den primitiven Hippomorpha, allerdings kombiniert mit der für die abgeleiteten frühen Equidae ausgeprägten doppelten Schneidkante. Diese Kombination spricht ebenfalls für eine andere Ernährung als eine reine Blätternahrung, da diese am effizientesten mit steilen buccalen Scherflächen einhergeht. Die ausgeprägten Schneidkanten sprechen aber dennoch für eine spröde Nahrung, die am besten zerschnitten wird. Hierbei kann es sich um das in das Nahrungsspektrum aufgenommene C3-Gras handeln. Zu beachten ist allerdings die recht niedrige Basis der Zähne, ganz besonders lingual, die es eher unwahrscheinlich macht, dass eine solch abrasive Nahrung den Hauptteil ausmacht. Jedoch ist zu erwähnen, dass C3-Gras weniger Silikate enthält als C4-Gras (Piperno und Pearsall 1998). Die recht ausgeprägten buccalen Scherflächen sind, wie erwähnt, flach und immer von einer doppelten Klinge umschlossen. Sie haben so neben einer starken schneidenden Komponente auch eine deutlich quetschende, die auch noch ganz andere Nahrung, wie Früchte, effizient zerquetschen kann. Auch die linguale Facettengruppe ist ausgeprägt und kann die schierend reibende Funktion der buccalen Facetten hier ebenfalls ausführen, allerdings ohne die ausgeprägten Doppelklingen. Die zentralen Facetten der Phase II sind gegenüber den primitiven Formen und auch *Plagiolophus* verringert, jedoch vorhanden. Mit ihrer sehr flachen Ausprägung ist die reibende Komponente

vorherrschend. Die Molaren von *Mesohippus* scheinen also schon recht gut mit den erhöhten Anforderungen von Gräsern an die Bezahnung zurechtzukommen, bleiben aber im Grunde Generalisten. *Mesohippus* besitzt so jedoch die Möglichkeit, zeitweise Gräser in sein Ernährungsspektrum aufnehmen zu können und dieses auch relativ effektiv zu zerkleinern.

Anchitherium ähnelt *Mesohippus* in Bezug auf die generelle Morphologie, jedoch gibt es auch einige deutliche Unterscheide zwischen beiden Gattungen. Auch hier deuten Mesowear Untersuchungen darauf hin, dass abrasive Nahrung wohl ein Teil der Paläodiät ist (Kaiser 2009). Zusätzlich dazu können auch Isotopenuntersuchungen die Aufnahme von C3-Gräsern nicht ausschließen (Tütken und Vennemann 2009). Man kann also davon ausgehen, dass auch *Anchitherium* ein breiteres Ernährungsspektrum hat als klassischerweise gedacht. Die Ergebnisse der vorliegenden Studie weisen jedoch generell schon sehr deutlich auf eine stark auf Blätter geprägte Ernährung hin, die beschränkter darauf zu sein scheint als bei *Mesohippus*. Hierfür sprechen zum einen die sehr stark ausgeprägten Facetten der buccalen und lingualen Facettengruppen (Phase I), die alle recht steil stehen; außerdem findet man buccal bei *Anchitherium* die am stärksten ausgeprägten Schneidkanten, die zusätzlich hierzu noch als Doppelklingen ausgeprägt sind. Dadurch ist die schneidende und scherende Funktion hier besonders effizient (siehe Kapitel 4.2.5). Die zentrale Facettengruppe (Phase II) spielt so gut wie keine Rolle mehr, das ist vor allem bei voranschreitender Abkauung zu erkennen. Die reibende Funktion, und damit auch sehr wahrscheinlich die Nahrung, bei der dies eine vorteilhafte Zerkleinerungsfunktion ist, spielen hier keine Rolle mehr und somit nach Janis (1990) wohl auch nicht die Ernährung von Früchten. Auch das hohe Relief im Allgemeinen und das Fehlen von deutlicher abrasiver Abnutzung spricht wohl für die Ernährungsweise eines „browser“ (Fortelius und Solounias 2000). Dieses Fehlen von abrasiver Abnutzung kann ganz besonders buccal beobachtet werden. So hat *Anchitherium* alle Anpassungsstrukturen eines typischen spezialisierten folivoren Säugers innerhalb der Bezahnung. Die Untersuchungen, die die Aufnahme von Gras in Betracht ziehen, sind allerdings nicht kontrovers hierzu anzusehen. Zum einen sind diese Molaren mit ihren Doppelklingen und Scherfacetten sicherlich auch geeignet, um damit Gras zu zerkleinern, jedoch eben nur nicht auf Dauer, da auf lange Sicht die Abrasion durch Phytolithe oder Grit zu hoch wäre (Ungar et al. 1995; Lucas 2004). Zum anderen wird ein Säugetier immer in gewisser Weise innerhalb seiner Möglichkeiten opportunistisch sein und die Nahrung aufnehmen, die sich anbietet.

Wenn zeitweise oder saisonal Gras die sich bietende Nahrung ist, dann wird dieses natürlich aufgenommen, auch wenn die Molaren sich dadurch schneller abnutzen. Auch für *Anchitherium* gilt der zusätzliche Hinweis, dass C3-Gras weniger Silikate enthält als C4-Gras (Piperno und Pearsall 1998). Jedoch gehen Mhlbacher et al (2011) davon aus, dass *Anchitherium* relativ gut mit der Abrasion des erweiterten Nahrungsspektrum leben kann. Die Ergebnisse dieser Studie stützen also die Theorien, dass Gras als Nahrung schon vor der sich entwickelnden Hypsodontie eine Rolle bei den brachydonten Equidae spielt. Früchte scheinen bei den abgeleiteten Equidae eher keine Rolle gespielt zu haben, dies gilt besonders für *Anchitherium*. Es fehlen deutliche quetschende Strukturen und auch die Reduktion der Phase II spricht dafür (Janis 1979; Hylander et al. 1987; Janis 1990).

Bei beiden Gattungen zeigt sich anhand der tiefen Auskolkung der lingualen Lophenbecken, dass in der zentralen Okklusion die Kompression von Nahrung eine wichtige Rolle spielt. Nach dem Zerschneiden und Zerscheren der Zellstrukturen an den Schneidkanten und Scherflächen, werden die Zellen dann in den Becken regelrecht ausgepresst (Archer und Sanson 2002). Diese Kompressionskammern sind relativ klein, aber dafür tief, was als Indikator für die hohen entstehenden Drücke angesehen werden kann. Diese lingualen Kompressionsbecken sind laut Archer und Sanson (2002) typisch für „browser“ und tragen dazu bei, dass die Zahnteile verschiedene Aufgaben übernehmen können, welches ebenfalls bei der effektiven Zerkleinerung bei „browsern“ eine wichtige Rolle spielt. Außerdem besitzen beide Gattungen weitgehend molarisierte Prämolaren, an denen auch die Funktionen der Molaren ausgeführt werden. Somit steigt die Menge der Nahrung, die verarbeitet werden kann, an.

Abgeleitete Palaeotheriidae

Joomun et al (2008) gehen in ihrer Arbeit davon aus, dass Blätter für beide Gattungen, *Palaeotherium* und *Plagiolophus*, als „browser“ die Hauptnahrungsquelle sind, ergänzt durch einen gewissen Anteil von Früchten. Auch Janis nimmt für die Palaeotheriidae eine folivore Ernährung an (Janis 2008). Sie zeigen kaum apikale Verrundung von Höckerspitzen, daher sind sie nicht die typischen Fruchtfresser und leben hauptsächlich als „browser“ (Joomun et al. 2008). In der vorliegenden Studie zeigt sich, dass die buccale Phase der Phase I bei diesem Taxon die wichtigste Rolle spielt, die dazugehörige Facettengruppe nimmt bei *Palaeotherium* 89% und bei *Plagiolophus* 80% ein. Dies ist beispielsweise auch bei dem lophodonten *Diceros bicornis* so (Fortelius

1981), welches ein typischer „browser“ ist. Seine Ernährung setzt sich zu 95% Dicotyledonen zusammen (Owen-Smith 1988). An diesen ausgeprägten, langen Scherflächen können große Gefäßbündel zerschert werden (Archer und Sanson 2002). Auf die Phase I erfolgt dann die zentrale Okklusion, in der bei diesem Taxon eine ausgeprägte Quetschfunktion auf den Flanken der lingualen Höcker ausgeübt wird. Auch der Interkuspidaum spielt hier eine maßgebliche Rolle, der bei *Plagiolophus* tendenziell eher aus Zahnmaterial und bei *Palaeotherium* eher aus stark komprimierten Futterrückständen besteht (siehe Kapitel 4.1.3). So könnte für *Plagiolophus* eine Zerkleinerung von härteren Materialien eventuell eher möglich sein. Um wirklich harte Futterbestandteile zu zerkleinern muss aber wie schon erwähnt verdickter Schmelz vorhanden sein (Ungar 2008). Da diese zentrale Okklusion hauptsächlich auf Schmelzflanken und Zahnmaterialien stattfindet und nicht in Dentinbecken, wäre es denkbar, dass auch härtere Früchte eine maßgebliche Rolle im Ernährungsspektrum spielen. Dazu würde auch die Erhöhung der gesamten Zahnbasis passen, die hier für beide Arten festgestellt wurde. Die ausgeprägte Basis ist eventuell zum einen für die großen Beißkräfte der zentralen Okklusion ein Widerlager (die sehr steilen buccalen Facetten lassen die Unterkiefermolaren fast orthal auf die lingualen Höcker auftreffen), und zum anderen kann durch eine hohe Basis der Zahn weniger schnell aufgrund attritiven Futters abgenutzt werden und bleibt länger intakt. Dies ist besonders wichtig, da die Kräfte des zentralen Kieferschlusses nicht seitlich abgeleitet werden können, wie bei den abgeleiteten Equidae (siehe Kapitel 4.2.7), sondern voll auf die lingualen Höcker bzw. deren Flanken treffen. Nach dem Zerschneiden und Zerschneiden der Nahrung, können die Zellen also zusätzlich in der zentralen Okklusion weiter zerstört werden. Durch diese vorhandene Kombination von Scheren und Quetschen wird laut Fortelius (1982) die Zerkleinerung von sperrigem Futter wie Zweigen, Früchten und weichen Pflanzen impliziert, wie man sie von lebenden Rhinocerosen kennt. Der steile Neigungswinkel in Verbindung mit einer recht ausgeprägten buccalen Schneidkante, ganz besonders bei *Palaeotherium*, macht deutlich, wie wichtig das effiziente Scheren und Schneiden mithilfe von spitzen Winkeln für beide Gattungen ist. Auch dieser Umstand weist ebenfalls deutlich auf die folivore Ernährung hin. Der Umstand, dass in der vorliegenden Studie für *Palaeotherium* deutlich steilere Winkel und tendenziell längere Schneidkanten buccal gefunden wurden als für *Plagiolophus*, stützt ebenfalls die Aussage der Studie von Joomun et al (2008), dass es sich hierbei um die Gattung handelt, die einen größeren Anteil Blätter im Nahrungsspektrum besitzt. Diese

Scherflächen und Schneidkanten sind bei beiden Gattungen lediglich buccal vorhanden und spielen lingual kaum eine Rolle.

Die linguale Molareseite spielt also fast ausschließlich bei der schon beschriebenen zentralen Okklusion und der Phase II eine Rolle. Im Höhenvergleich zeigt sich auch lingual eine höhere Basis als bei den anderen frühen Hippomorpha in Kombination mit breiten lingualen, bei voranschreitender Abnutzung, fast quadratischen Höckern. Diese bilden die große Oberfläche für die reibende Funktion der Phase II. Diese reibende Funktion auf einer unregelmäßigen Oberfläche, geprägt durch Schmelz-Dentin-Übergänge, ist gut geeignet für faserige Nahrung, da partiell große Drücke entstehen können (Rensberger 1973). Dies ist jedoch in der Phase II durch die generell eher niedrige Beißkraft hier nicht der Fall. Auch Janis (1979; 1990) und Hylander et al (1987) assoziiert den erhöhten Anteil der Phase II mit der reibenden Komponente eher mit einer frugivoren Ernährung. In der hier vorliegenden Studie kann die ausgeprägte Phase II, in der eine reibende Komponente die Hauptrolle spielt, ebenfalls nachgewiesen werden, allerdings sehr viel deutlicher bei *Plagiolophus* als bei *Palaeotherium*. Der Anteil der Phase II ähnelt bei *Plagiolophus* dem von *Phenacodus*, der primitiven Außengruppe, *Palaeotherium* hingegen zeigt einen ähnlich geringen Wert wie *Meshippus*. Mit voranschreitender Abkautung erhöht sich der Anteil der Phase II Facetten sogar noch. Tendenziell kann man wohl also davon ausgehen, dass die abgeleiteten Palaeotheriidae zwar einen Fruchtanteil in ihrer Ernährung aufweisen, jedoch zu unterschiedlich starken Anteilen. Auch bei den Palaeotheriidae finden wir also, typisch für „browser“, die Kombination von schneiden, scheren und quetschen in der zentralen Okklusion (Archer und Sanson 2002), im Vergleich zu den abgeleiteten Equidae zusätzlich erweitert um eine reibende Komponente. Außerdem besitzen beide Gattungen weitgehend molarisierte Prämolaren, an denen auch die Funktionen der Molaren ausgeführt werden. Somit steigt die Menge der Nahrung, die verarbeitet werden kann, an.

Zusammenfassend lässt sich also für *Palaeotherium* eine stärker folivore Ernährung als für *Plagiolophus* postulieren, die durchaus bei beiden Gattungen durch die sehr starke scherende Funktion der buccalen Phase auch aus härterem Material, wie kleinen Zweigen, bestehen könnte. Beide Gattungen sind in der Lage Früchte effizient zu zerkleinern, hier können auch durchaus härtere Früchte eine Rolle spielen, die zunächst während der zentralen Okklusion zerknackt und dann in der Phase II zerrieben werden könnten.

4.3.4 Zusammenfassung Ernährung

Insgesamt gesehen findet eine Verschiebung des Nahrungsspektrums innerhalb der Evolution der frühen Hippomorpha von reproduktiven Pflanzenteilen in Richtung struktureller Pflanzenteile statt. Diese sind zwar nicht ganz so nahrhaft wie die Erstgenannten, jedoch sind sie wesentlich leichter zu bekommen (Batzli und Hume 1994), und so stellte diese Art der Ernährung anscheinend einen Selektionsvorteil dar. Diese Entwicklungen sind schon bei den primitiven Formen zu erkennen. Bei den untersuchten brachydonten Equidae kommt das Gras als Nahrungsbestandteil hinzu. Von vielen Tieren ist bekannt, dass sie Gräser und Blätter fressen, jedoch haben sie dann meist Zähne, die ans Grasen angepasst sind (Sanson 2006). Man kann also davon ausgehen, dass das Gras noch keinen besonders hohen Anteil an der Nahrung hat. So findet man umgekehrt auch bei hochkronigen Pferden „browser“ (MacFadden et al. 1999). Wenn „browser“ allerdings nicht dauerhaft Gras fressen, sondern nur ab und zu, dann behalten sie anscheinend ihre an „browse“ angepassten Zähne (Heywood 2009), so wie bei den hier untersuchten abgeleiteten Formen der frühen Hippomorpha. Eine Verschiebung von omnivorer zu mehr folivorer Nahrung im Allgemeinen ist von Ungulaten insgesamt und auch von Rodentia bekannt (Collinson und Hooker 1991; Meng und McKenna 1998). Bei den abgeleiteten Palaeotheriidae ist es ebenfalls möglich, dass Gräser ab und an in die Nahrung integriert wurden. Hier ist allerdings aufgrund der weniger ausgeprägten schneidenden Funktion eine wirklich effektive Zerkleinerung kaum denkbar. Die Stärke dieser Gruppe wird aufgrund der ausgeprägten Scherfunktion, ergänzt durch ein Quetschen und Reiben, eher in der Zerkleinerung von noch stärker strukturierten Pflanzenteilen liegen, wie kleinen Zweigen und härteren Früchten. Auch allein die Größe der Zähne von *Palaeotherium* sind ein Hinweis hierauf, da sich der große herbivore Säuger auch von größeren Pflanzenteilen minderer Qualität ernähren musste (Owen-Smith 1994).

5 Zusammenfassung und Schlussfolgerungen

Die evolutiven Transformationen der Molarenmorphologie der frühen Hippomorpha untereinander und im Vergleich zu der Außengruppe über die Zeit, sind mit den entwickelten Methoden deutlich nachzuvollziehen. Die Veränderungen in der Kronenmorphologie ziehen Veränderungen des Mastikationspfads sowie der Effizienz einzelner Funktionen im Mastikationsprozess nach sich. Außerdem ist durch die veränderte Morphologie ein unterschiedliches Nahrungsspektrum nutzbar. Auch einige als eher allgemein zu betrachtende Ergebnisse konnten erzielt werden. Eine zusammenfassende Tabelle der Messwerte ist im Appendix 2 aufgeführt (Tab.A16).

- Alle Gattungen der frühen Hippomorpha zeigen eine Führung des Mastikationsprozesses durch Führungsschienen. Diese Führung ist bei allen untersuchten Gattungen ungefähr gleich deutlich ausgeprägt. Trotz der starken Führung ist ein gewisser Spielraum nötig, um eine Mastikation durchführen zu können, dieser ist hier vorhanden. Auch *Phenacodus*, die Außengruppe, zeigt eine Führung durch Höckerstrukturen, nur vergleichsweise viel geringer ausgeprägt und ohne Führungsschienen.
- Die Phasen des Mastikationszyklus spielen eine verschieden stark ausgeprägte Rolle bei den untersuchten Gattungen. Während die Außengruppe, die primitiven Hippomorpha und die abgeleiteten Palaeotheriidae eine deutlich ausgeprägte Phase II besitzen, ist diese bei den abgeleiteten Equidae kaum mehr vorhanden und zum Teil auch gänzlich reduziert. Trotz der Annahme, dass die Phase II wenig Kraft ausübt und so generell weniger Funktion ausüben kann, kann man davon ausgehen, dass, besonders bei den abgeleiteten Palaeotheriidae, hier die reibende Funktion dennoch ein wichtiger Bestandteil der Zerkleinerung in der Mastikation ist.
- Auch die Facettenanteile sind bei den verschiedenen Taxa unterschiedlich verteilt, jedoch spielt bei allen Taxa, inklusive der Außengruppe, die buccale Gruppe die wichtigste Rolle. Dies ist ganz besonders stark ausgeprägt bei den abgeleiteten Palaeotheriidae, welche fast die gesamte Facettenoberfläche auf die buccale

Facettengruppe konzentrieren. Die linguale Facettengruppe, die ebenfalls in der Phase I bedient wird, ist bei ihnen kaum vorhanden. Dies steht im Gegensatz zu allen anderen untersuchten Taxa, die diese immer recht deutlich ausgeprägt haben.

- Durch die virtuelle und manuelle Rekonstruktion des Mastikationspfads und die Facetten- und Striationsausprägungen wird deutlich, dass nicht alle Facetten innerhalb eines Mastikationszyklus gleichzeitig und auf die gleiche Art und Weise genutzt werden (können). So bestätigt sich die Vermutung, dass die Eigenbewegung der Molaren eine überaus wichtige Rolle während der Mastikation spielt. Außerdem ist jeder Mastikationszyklus individuell, abhängig von Nahrungspartikeln und den nachfolgenden Druckverteilungen. Zuletzt kaut auch jedes Individuum individuell. Generell scheinen zum Beispiel die nach mesial zeigenden Facetten der linguale Gruppe bei den primitiven Hippomorpha und den abgeleiteten Equidae eher Zahn-Zahn-Kontakt widerzuspiegeln und die nach distal zeigenden Facetten eher Zahn-Nahrungs-Kontakt. Die nach mesial zeigenden Facetten scheinen also öfters näher aneinander vorbeizugleiten. In der Gesamtheit aller Mastikationszyklen allerdings werden im Großen und Ganzen immer die gleichen Facetten erzeugt und genutzt, nur eben nicht auf dieselbe Weise.
- Der Mastikationspfad wird bei den untersuchten Gattungen hauptsächlich durch die Morphologie der Okklusalfäche verändert, nicht durch aktive Änderungen von Bewegungsmustern des Unterkiefers im Verhältnis zum Oberkiefer. Die beobachteten Änderungen des Mastikationspfads sind also passiv hervorgerufen. Dementsprechend sind alle diese Änderungen jeweils in der Vertikalen zu beobachten, also in direktem Zusammenhang mit der Morphologie der Okklusalfäche. Hier ist auch die Winkeländerung nach der zentralen Okklusion zu beobachten, die den Pfad und die Funktion der Phase II (falls vorhanden) deutlich von dem der Phase I unterscheidet. Von okklusal betrachtet gibt es kaum eine Winkeländerung zwischen den beiden Phasen, da die Grundvoraussetzungen einer aktiven Änderung bei keiner Gattung zu finden ist. Solche Voraussetzungen wären zum Beispiel ein unterschiedlich ausgeprägtes Kiefergelenk in Zusammenhang mit unterschiedlich ausgeprägter Kaumuskulatur.

- Bei einer Gattung (*Anchitherium*) wurde anhand der Striationen eine deutliche Winkeländerung während der Phase I beobachtet. Auch diese hängt mit der Morphologie der Molaren, ganz konkret mit den Größenverhältnissen von Unter- und Oberkiefermolaren zueinander, zusammen. Damit die verhältnismäßig sehr schmalen Unterkiefermolaren mit den breiten Oberkiefermolaren in die Stellung der zentralen Okklusion kommen können, muss bei *Anchitherium* nach der steilen buccalen Phase eine Verflachung des Winkels der Phase I erfolgen, ansonsten könnte sich das Hypoconid nicht vollständig in das Trigon versenken. Dieses Phänomen taucht innerhalb der untersuchten Gattungen nur bei *Anchitherium* auf. Es ist also auch eine Winkeländerung in der Phase I möglich und nicht nur zwischen den beiden Phasen, die durch die zentrale Okklusion getrennt sind.
- Bei dem Vorgang der zentralen Okklusion ist allen Gattungen eine komprimierende Funktion gemeinsam, nur findet diese nicht immer an den gleichen morphologischen Strukturen statt. Bei den primitiven Hippomorpha und der Außengruppe spielen die nach zentral zeigenden Höckerflanken sowie die Dentinbecken gemeinsam die Hauptrolle, während bei den abgeleiteten Equidae eher die tiefen Dentinbecken von Protoloph und Metaloph die vorherrschenden funktionellen Strukturen sind, an denen die Kompression stattfindet. Bei den abgeleiteten Palaeotheriidae findet die Kompression der zentralen Okklusion hauptsächlich an den nach zentral zeigenden Flanken der lingualen Höcker und den tiefen Interkuspidräumen statt. Bei den abgeleiteten Palaeotheriidae gibt es im Vergleich zu den anderen untersuchten Gattungen eine Verschiebung der lingualen Höcker nach distal. So ist gewährleistet, dass bei der zentralen Okklusion Protoconid und Hypoconid auf die nach mesial zeigenden Flächen von Protocon und Hypocon treffen und in der ausgeprägten Phase II direkt über diese hinweg reiben können.
- Allen abgeleiteten Gattungen ist, im Vergleich zu den primitiven Formen, die Ausprägung eines deutlichen Ectolophs gemein. Trotzdem werden zwei verschiedene funktionelle Wege eingeschlagen. Bei den abgeleiteten Equidae ist die Hauptzerkleinerungsfunktion vor allem die buccal schneidende, verstärkt durch eine Doppelklinge, kombiniert mit einer weniger stark ausgeprägten scherenden Funktion. Lingual ist die scherende Funktion an recht steilen lingualen Facetten die

vorherrschende. Diese Funktionen finden alle in der Phase I statt. Diese Spezialisierungen sind bei *Anchitherium* weitaus deutlicher ausgeprägt und können effizienter ausgeführt werden als bei *Mesohippus*. Insgesamt findet man hier also eine Spezialisierung auf einen zusammengehörigen Funktionskomplex, nämlich Schneiden und Scheren, der insgesamt zu einer effizienten Zerkleinerung der Nahrung führt.

Bei den abgeleiteten Palaeotheriidae ist die Hauptzerkleinerungsfunktion die scherende buccal ausgeführte Funktion an den großen Flächen des Ectoloph, kombiniert mit einer weniger stark ausgeprägten schneidenden an den Kanten. Beide Funktionen werden relativ effizient ausgeführt. Lingual spielt vor allem die reibende Funktion der Phase II die vorherrschende Rolle. Hier kommt es also eher zu einer Arbeitsteilung innerhalb des Zahns, der auf diese Weise effizient arbeiten kann.

- Bei den primitiven Formen handelt es sich um recht vielseitige Zähne, die einerseits schon die schneidende und scherende Funktion buccal und auch die scherende lingual verwirklicht haben, aber eben auch noch deutlich das Reiben und Quetschen. Daher können die scherenden und schneidenden Funktionen nicht so effizient ausgeführt werden, wie bei den abgeleiteten Formen, jedoch trotzdem recht effektiv, ganz besonders im Vergleich mit der Außengruppe. Die reibende Funktion spielt hier neben der Phase II auch in der Phase I eine Rolle.

Die Außengruppe führt hauptsächlich die quetschende Funktion aus, verbunden mit einer reibenden, insgesamt mit weniger lateraler Bewegung als alle Gattungen der primitiven Hippomorpha.

- Durch die Spezialisierung auf eine Funktion oder eine Arbeitsteilung innerhalb der Zähne in Verbindung mit der ausgeprägten Führung im Mastikationsprozess und der Aufrechterhaltung des kritischen Drucks kann man so von einer effizienten Zerkleinerung der jeweiligen Nahrung bei den abgeleiteten Formen sprechen. Die primitiven Formen sind insgesamt eher als effektiv zu bezeichnen.
- Die brachydonten Molaren der frühen Hippomorpha zeigen bei vielen der gemessenen Parameter, dass es erst nach einer gewissen Zeit der Abnutzung zur effizientesten Zerkleinerung der Nahrung kommen kann, da erst durch diese die

effizienteste Kronenmorphologie geschaffen wird. Dies gilt für die buccalen Schneidkanten, die Facettenflächen sowie den Eintrittspfad für den Unterkiefer, aber nicht für die Neigungen der Facetten, besonders buccal. Hier ist die effizienteste Form die, die direkt nach der Abnutzung verwirklicht ist, und diese nimmt mit jeder weiteren Abnutzung ab, zumindest für die Funktion des Scherens und Schneidens. Dies gilt im Besonderen für die abgeleiteten Formen, für die primitiven Hippomorpha ist das Verhältnis zum Teil umgekehrt. So kann man davon ausgehen, dass die abgeleiteten Formen eher eine Resistenz gegen die Abkautung aufweisen, diese sogar nötig ist.

- Die Merkmale sprechen bei den abgeleiteten Equidae dafür, dass die Zerkleinerung von Blättern am effizientesten verwirklicht werden konnte, und diese dementsprechend auch den größten Anteil am Nahrungsspektrum gestellt haben. Früchte scheinen kaum eine Rolle gespielt zu haben. Diese Spezialisierungen sind bei *Anchitherium* weitaus deutlicher ausgeprägt als bei *Mesohippus*. Beide Gattungen konnten durch ihre Zahnstrukturen auch schon Gras recht effektiv zerkleinern.
- Die Merkmale bei den abgeleiteten Palaeotheriidae sprechen für eine Ernährung in der, neben Blättern, auch harte Substanzen wie Zweige oder hartschalige Früchte eine Rolle gespielt haben könnten.
- Die primitiven Formen besitzen generalistische Zähne, die für eine ebensolche Ernährung stehen. So kann man von einer folivoren und frugivoren Ernährungsweise ausgehen. Jedoch konnten durch die schon hier ausgeprägten buccalen schneidenden Strukturen Blätter recht effektiv zerkleinert werden, ganz besonders im Vergleich zur Außengruppe.
- Allen frühen Hippomorpha ist gemein, dass die strukturellen Pflanzenmaterialien im Nahrungsspektrum im Vergleich zur Außengruppe zunehmen. Dies ist möglich durch die sich verändernde Morphologie der Molaren.

6 Danksagung

Besonderer Dank geht an meinen Doktorvater Prof. em. Dr. Wighart von Koenigswald für die Betreuung dieser Dissertation sowie Anregungen und Diskussionen im Rahmen dieses Projekts. Auch meinem Zweitbetreuer Prof. Dr. Thomas Martin schulde ich herzlichen Dank für seine vielfältigen Unterstützungen und Anregungen.

Finanziert wurde meine Arbeit durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft innerhalb der DFG Forschergruppe 771 „Funktion und Leistungssteigerung in der Bezahnung von Säugetieren - phylogenetische und ontogenetische Einflüsse auf den Kauapparat“, ohne die diese Arbeit nicht möglich gewesen wäre. Auch den Mitgliedern unserer Forschergruppe möchte ich für die vielen Diskussionen und bereichernden Treffen danken.

Ohne das Sammlungsmaterial und die freundliche Unterstützung und Hilfe von vielen Menschen wäre keine so umfassende Stichprobe entstanden. Hierbei möchte ich mich bei den folgenden Personen bedanken: Dr. Ken Rose und François Gould von der Johns Hopkins University Baltimore; David Bohaska vom Smithsonian National Museum of Natural History Washington D.C.; Marisa Blume und Eric Milsom vom Hessischen Landesmuseum Darmstadt; Elvira Brahm, Dr. Jörg Habersetzer und Michael Ackermann vom Senckenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum Frankfurt; Prof. Dr. Philip Gingerich von der University of Michigan; Dr. Reinhard Ziegler vom Staatlichen Naturkunde Museum Stuttgart; Dr. Loïc Costeur und Martin Schneider vom Naturhistorischen Museum Basel; Sally Shelton vom Museum of Geology South Dakota School of Mines & Technology Rapid City; PD Dr. Gertrud Rößner von der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie der LMU München; Judy Galkin vom American Museum of Natural History New York und Dr. Rico Schellhorn vom Steinmann Institut der Universität Bonn.

Für hilfreiche, anregende Gespräche, bei denen neue Ideen entstanden und wichtige Hinweise gegeben wurden, möchte ich außerdem ganz herzlich Dr. Ken Rose, PD Dr. Gertrud Rößner, Julia Schultz, Martin Look sowie Paul Ryszewski danken.

Für die technische Unterstützung gebührt besonderer Dank Olaf Dülfer und Peter Göddertz, die mir immer hilfsbereit zur Seite standen und eine sehr große Hilfe waren, sowie Georg Oleschinski, Dorothea Kranz und die studentischen Hilfskräfte Janka Brinkkötter und Jessica Link.

Ich danke besonders herzlich den Korrekturlesern meines Manuskripts Gabriele Engels, Adelheid Keller und Paul Ryszewski, die hier für mich viel Arbeit und Zeit investiert haben.

Außerdem gilt mein Dank meinen Freunden, die immer an mich geglaubt haben und mir drei Jahre lang Mut zugesprochen haben. Ganz besonders möchte ich mich hier bei Julia Schutz bedanken, mit deren Unterstützung und Freundschaft ich zu jeder Zeit rechnen konnte und kann.

Meine ganze Familie hat mich über meine Studien- und Promotionszeit begleitet und moralisch, tatkräftig und finanziell mit aller Kraft und Liebe unterstützt. Dafür bin ich ihnen und ganz besonders meinen Eltern sehr dankbar.

Zu guter letzt danke ich meinem Lebensgefährten Paul Ryszewski, der immer für mich da war und mir auf so viele unterschiedliche Arten seine Unterstützung zukommen ließ.

7 Literaturverzeichnis

- Ahbusch-Siewert, S. (1983). Gebissmorphologische Untersuchungen an eurasiatischen Anchitherien (Equidae, Mammalia) unter besonderer Berücksichtigung der Fundstelle Sandelzhausen. Frankfurt a. M., Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft 361 S.
- Anders, U., Koenigswald, W. v., Ruf, I. et al. (2010). Generalized individual dental age stages for fossil and extant placental mammals. *Paläontologische Zeitschrift*. DOI: 10.1007/s12542-12011-10098-12549.
- Ang, K. Y., Lucas, P. W. und Tan, H. T. W. (2006). Incisal Orientation and Biting Efficiency. *Journal of Human Evolution* 50: 663-672.
- Archer, D. und Sanson, G. (2002). Form and function of the selenodont molar in southern African ruminants in relation to their feeding habits. *Journal of Zoology* 257: 13-26.
- Bae, D. H., Welch, J. G. und Smith, A. M. (1981). Efficiency of Mastication in Relation to Hay Intake by Cattle. *Journal of Animal Science* 52(6): 1371-1375.
- Ball, T. B., Brotherson, J. D. und Gardner, J. S. (1993). A typologic and morphometric study of variation in phytoliths from einkorn wheat (*Triticum monococcum*). *Canadian Journal of Botany* 71(9): 1182-1192.
- Batzli, G. und Hume, I. (1994). Foraging and Digestion in Herbivores. *The Digestive System in Mammals: Food, Form and Function*. Ed. D. Chivers und P. Langer. Cambridge, Cambridge University Press: 313-314.
- Bjorndal, K. A., Bolten, A. B. und Moore, J. E. (1990). Digestive Fermentation in Herbivores: Effect of Food Particle Size. *Physiological Zoology* 63(4): 710-721.
- Boretti, G., Bickel, M. und Geering, A. H. (1995). A Review of Masticatory Ability and Efficiency. *The Journal of Prosthetic Dentistry* 74(4): 400-403.
- Braxton, D., Dauchel, C. und Brown, W. E. (1996). Association between Chewing Efficiency and Mastication Patterns for Meat, and Influence on Tenderness Perception. *Food Quality and Preference* 7(3/4): 217-223.
- Breuckmann-GmbH. (2010). "Schneller - genauer - zuverlässiger." Retrieved 12.1.2011, 2011.
- Brockhaus (1982). dtv Brockhaus Lexikon Band 4 Cuc-Eis: 339.
- Bühl, A. und Zöfel, P. (2005). SPSS 12 - Einführung in die moderne Datenanalyse unter Windows. München, Pearson Studium: 744 S.
- Butler, M. (1951a). The milk-molars of Perissodactyla, with remarks on molar occlusion. *Proceedings of the Zoological Society of London* 121: 777-817.

- Butler, P. M. (1951*b*). Molarization of the premolars in the Perissodactyla. *Proceedings of the Zoological Society of London* 121: 819-843.
- Butler, P. M. (1978). The ontogeny of mammalian heterodonty. *Journal of Biol. Buccale* 6: 217-227.
- Butler, P. M. (1980). Functional Aspects of the Evolution of Rodent Molars. *Palaeovertebrata*: 249-262.
- Butler, P. M. (1985). Homologies of Molar Cusps and Crests, and Their Bearing on Assessments of Rodent Phylogeny. *Evolutionary Relationships Among Rodents*. Ed. W. P. Luckett und J. L. Hartenberger. New York, Plenum Press. A 92.
- Choong, M. F. (1996). What makes a leaf tough and how this affects the pattern of *Castanopsis fissa* leaf consumption by caterpillars. *Functional Ecology* 10: 668-674.
- Clauss, M., Nunn, C., Fritz, J. et al. (2009). Evidence for a tradeoff between retention time and chewing efficiency in large mammalian herbivores. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 154: 376-382.
- Collinson, M. E. und Hooker, J. J. (1991). Fossil evidence of interactions between plants and plant-eating animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 333: 197-208.
- Cope, E. D. (1887). The Perissodactyla. *The American Naturalist* 21(11): 985-1007.
- Costa, R. L. J. und Greaves, W. S. (1981). Experimentally Produced Tooth Wear Facets and the Direction of Jaw Motion. *Journal of Paleontology* 55(3): 635-638.
- Crompton, A., Wood, C. und Stern, D. (1994). Differential Wear of Enamel: A Mechanism for Maintaining Sharp Cutting Edges. *Biomechanics of Feeding in Vertebrates: Advances in Comparative and Environmental Physiology*. Ed. V. Bels, M. Chardon und P. Vandewalle. Berlin, Springer Verlag. 18: 321-346.
- Crompton, A. W. (1971). The origin of the tribosphenic molar. London, Zoological Journal of the Linnean SocietyS.
- Crompton, A. W. und Hiimäe, K. (1969). How Mammalian Teeth Work. *Discovery* 5(1): 23-34.
- Crompton, A. W. und Hiimäe, K. (1970). Molar occlusion and mandibular movements during occlusion in the American opossum, *Didelphis marsupialis* L. *Zoological Journal of the Linnean Society* 49: 21-47.
- Crompton, A. W. und Kielan-Jaworowska, Z. (1978). Molar Structure and Occlusion in Cretaceous Therian Mammals. *Development, Function and Evolution of Teeth*. Ed. P. M. Butler und K. A. Joysey. London, Academic Press: 523.
- Drucker, P. F. (2007). *The Effective Executive*. Oxford, Elsevier: 167 S.
- Evans, A. R. (2005). Connecting morphology, function and tooth wear in microchiropterans. *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 81-96.

- Evans, A. R. und Fortelius, M. (2008). Three-dimensional reconstruction of tooth relationships during carnivoran chewing. *Palaeontologia Electronica* 11(2): 1-11.
- Evans, A. R., Hunter, J., Fortelius, M. et al. (2005). The scaling of tooth sharpness in mammals. *Annales Zoologici Fennici* 42: 603-613.
- Evans, A. R. und Sanson, G. D. (2003). The tooth of perfection: functional and spatial constraints on mammalian tooth shape. *Biological Journal of the Linnean Society* 78: 173-191.
- Evans, A. R. und Sanson, G. D. (2006). Spatial and Functional Modeling of Carnivore and Insectivore Molariform Teeth. *Journal of Morphology* 267: 649-662.
- Fortelius, M. (1981). Functional aspects of occlusal cheek-tooth morphology in hypsodont, non-ruminant ungulates. *Proceedings of the "Symposium on Concept and Method in Paleontology"*: 1-10.
- Fortelius, M. (1982). Ecological Aspects of Dental Functional Morphology in the Plio-Pleistocene Rhinoceroses of Europe. *Teeth: Form, Function, and Evolution*. Ed. B. Kurtén. New York, Columbia University Press: 163-181.
- Fortelius, M. (1985). Ungulate cheek teeth: developmental, functional and evolutionary interrelations. *Acta Zoologica Fennica* 180: 4-76.
- Fortelius, M. und Solounias, N. (2000). Functional Characterization of Ungulate Molars Using the Abrasion-Attrition Wear Gradient: A New Method for Reconstructing Paleodiets. *American Museum Novitates* 3301: 1-36.
- Franzen, J. L. (1984). Die Stammesgeschichte der Pferde in ihrer wissenschaftshistorischen Entwicklung. *Natur und Museum* 114(6): 149-162.
- Franzen, J. L. (1985). Exceptional Preservation of Eocene vertebrates in the Lake Deposit of Grube Messel (West Germany). *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 311: 181-186.
- Franzen, J. L. (1989). Origin and systematic position of the Palaeotheriidae. *The Evolution of Perissodactyls*. Ed. D. R. Prothero und R. M. Schoch. Oxford, Oxford University Press. 15: 102-109.
- Franzen, J. L. (2007). Die Urpferde der Morgenröte. München, Spektrum Akademischer Verlag: 221 S.
- Franzen, J. L. (2007). Eozäne Equoidea (Mammalia, Perissodactyla) aus der Grube Messel bei Darmstadt (Deutschland). *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen* 127: 1-245.
- Fritz, J., Hummel, J., Kienzle, E. et al. (2009). Comparative Chewing Efficiency in Mammalian Herbivores. *Oikos* 118: 1623-1632.
- Froehlich, D. J. (1999). Phylogenetic Systematics of Basal Perissodactyls. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19(1): 140-159.

- Gabler (2009). Gabler Wirtschaftslexikon. 8 Bände: Die ganze Welt der Wirtschaft: Betriebswirtschaft, Volkswirtschaft, Wirtschaftsrecht, Recht und Steuern, Gabler Verlag: 3662 S.
- Gibbs, C. H., Messerman, T., Reswick, J. B. et al. (1971). Functional movement of the mandible. *Journal of Prosthetic Dentistry* 26(6): 604-620.
- Gingerich, P. D. und Schoeninger, M. J. (1979). Patterns of Tooth Size Variability in the Dentition of Primates. *American Journal of Physical Anthropology* 51: 457-465.
- Gingerich, P. D. und Winkler, D. A. (1979). Patterns of Variation and Correlation in the Dentition of the Red Fox, *Vulpes vulpes*. *Journal of Mammalogy* 60(4): 691-704.
- Gipps, J. M. und Sanson, G. D. (1984). Mastication and digestion in *Pseudocheirus Possums and Gliders*. Ed. A. P. Smith und I. D. Hume. Sydney, Australian Mammal Society: 237-246.
- Glossary-of-Prosthetic-Terms (1987). *The Journal of Prosthetic Dentistry* 58(6): 713-762.
- Graf, H. und Zander, H. A. (1963). Tooth contact patterns in mastication. *Journal of Prosthetic Dentistry* 13(6): 1055-1066.
- Greaves, W. S. (1973). The Inference of Jaw Motion from Tooth Wear Facets. *Journal of Paleontology* 47(5): 1000-1001.
- Greaves, W. S. (1974). Functional Implications of Mammalian Jaw Point Position. *forma et functio* 7: 363-376.
- Grippe, J. O., Simring, M. und Schreiner, S. (2004). Attrition, abrasion, corrosion and abfraction revisited: A new perspective on tooth surface lesions. *The Journal of the American Dental Association* 135: 1109-1118.
- Gross, J. E., Alkon, P. U. und Demment, M. W. (1996). Nutritional ecology of dimorphic herbivores: digestion and passage rates in Nubian ibex. *Oecologia* 107: 170-178.
- Helkimo, E., Carlsson, G. E. und Melkimo, M. (1978). Chewing efficiency and state of dentition. *Acta Odontologica Scandinavica* 36(1): 33-41.
- Heraeus-Kulzer-GmbH. (2011). "Provil novo - Silikone." Retrieved 12.01.2011, 2011.
- Herring, S. W. (1993). Functional Morphology of Mammalian Mastication. *American Zoologist* 33: 289-299.
- Herring, S. W. und Scapino, R. P. (1973). Physiology of Feeding in Miniature Pigs. *Journal of Morphology* 141: 427-460.
- Heywood, J. J. N. (2009). Functional anatomy of bovid upper molar occlusal surfaces with respect to diet. *Journal of Zoology* 281: 1-11.

- Hickey, J. C., Allison, M. L., Woelfel, J. B. et al. (1963). Mandibular movements in three dimensions. *Journal of Prosthetic Dentistry* 13(1): 72-92.
- Hiiemae, K. (1976). Masticatory movements in primitive mammals. *Mastication*. Ed. A. B. und B. Matthews. Bristol, Wright: 105-118.
- Hiiemae, K. und Kay, R. F. (1973). Evolutionary Trends in the Dynamics of Primate Mastication. *Symposia of the International Congress of Primatology*. Ed. Basel, Karger: 28-64.
- Hooker, J. J. (1994). The Beginning of the Equoid Radiation. *Zoological Journal of the Linnean Society* 112: 29-63.
- Hunter, J. und Fortelius, M. (1994). Comparative Dental Occlusal Morphology, Facet Development, and Microwear in Two Sympatric Species of *Listriodon* (Mammalia: Suidae) from the Middle Miocene of Western Anatolia (Turkey). *Journal of Vertebrate Paleontology* 14(1): 105-126.
- Hylander, W. L. und Crompton, A. W. (1986). Jaw Movements and Patterns of Mandibular Bone Strain During Mastication in the Monkey *Macaca fascicularis*. *Archives of Oral Biology* 31(12): 841-848.
- Hylander, W. L., Johnson, K. R. und Crompton, A. W. (1987). Loading Patterns and Jaw Movements During mastication in *Macaca fascicularis*: A Bone-Strain, Electromyographic, and Cineradiographic Analysis. *American Journal of Physical Anthropology* 72: 287-314.
- Janis, C. M. (1979). Mastication in the hyrax and its relevance to ungulate dental evolution. *Paleobiology* 5(1): 50-59.
- Janis, C. M. (1990). The Correlation Between Diet and Dental Wear in Herbivorous Mammals, and its Relationship to the Determination of Diets of Extinct Species. *Evolutionary Paleobiology of Behaviour and Coevolution*. Ed. A. J. Boucot. Amsterdam, Elsevier.
- Janis, C. M. (2000). Patterns in the evolution of herbivory in large terrestrial mammals: the Paleogene of North America. Cambridge, Cambridge University Press: 266 S.
- Janis, C. M. (2008). An Evolutionary History of Browsing and Grazing Ungulates. Berlin Heidelberg, Springer-Verlag: 328 S.
- Jernvall, J. (1995). Mammalian molar cusp patterns: Developmental mechanisms of diversity. *Acta Zoologica Fennica* 198: 1-61.
- Jernvall, J., Hunter, J. P. und Fortelius, M. (1996). Molar Tooth Diversity, Disparity, and Ecology in Cenozoic Ungulate Radiations. *Science* 274: 1489-1492.
- Joomun, S. C., Hooker, J. J. und Collinson, M. E. (2008). Dental wear variation and implications for diet: An example from Eocene perissodactyls (Mammalia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 263: 92-106.

- Kaiser, T. M. (2009). *Anchitherium aurelianense* (Equidae, Mammalia): a brachydont "dirty browser" in the community of herbivorous large mammals from Sandelzhausen (Miocene, Germany). *Paläontologische Zeitschrift* 83: 131-140.
- Kaiser, T. M. und Schulz, E. (2006). Tooth wear gradients in zebras as an environmental proxy - a pilot study. *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut* 103: 168-210.
- Kaiser, T. M. und Solounias, N. (2003). Extending the tooth mesowear method to extinct and extant equids. *Geodiversitas* 25(2): 321-345.
- Kay, R. F. (1975). The Functional Adaptions of Primate Molar Teeth. *American Journal of Physical Anthropology* 43(2): 195-216.
- Kay, R. F. (1977). The Evolution of Molar Occlusion in the Cercopithecidae and Early Catarrhines. *American Journal of Physical Anthropology* 46: 327-352.
- Kay, R. F. und Hiiemäe, K. M. (1974). Jaw Movement and Tooth Use in Recent and Fossil Primates. *American Journal of Physical Anthropology* 40(2): 227-256.
- Kay, R. F. und Hylander, W. L. (1978). The Dental Structure of Mammalian Folivores with Special Reference to Primates and Phalangerioidea. *The Ecology of Arboreal Folivores*. Ed. G. G. Montgomery. Washington, D.C., The Smithsonian Institution Press: 173-191.
- Kim, S. K., Kim, K. N., Chang, I. T. et al. (2001). A study of the effects of chewing patterns on occlusal wear. *Journal of Oral Rehabilitation* 28: 1048-1055.
- Koenigswald, W. v., Anders, U., Engels, S. et al. (2010). Tooth Morphology in Fossil and Extant Lagomorpha (Mammalia) Reflects Different Mastication Patterns. *Journal of Mammalian Evolution* 17(4): 275-299.
- Koenigswald, W. v., Sander, P. M., Leite, M. B. et al. (1994). Functional symmetries in the schmelzmuster and morphology of rootless rodent molars. *Zoological Journal of the Linnean Society* 110: 141-179.
- Koenigswald, W. v. und Schaarschmidt, F. (1983). Ein Urpferd aus Messerl, dass Weinbeeren fraß. *Natur und Museum* 113(3): 79-84.
- Kullmer, O., Benazzi, S., Fiorenza, L. et al. (2009). Technical Note: Occlusal Fingerprint Analysis: Quantification of Tooth Wear Pattern. *American Journal of Physical Anthropology* 139(4): 600-605.
- Lanyon, J. M. und Sanson, G. D. (1986). Koala (*Phascolarctos cinereus*) dentition and nutrition. II. Implications of tooth wear in nutrition. *Journal of Zoology* 209: 169-181.
- Lanyon, J. M. und Sanson, G. D. (2006). Mechanical disruption of seagrass in the digestive tract of the dugong. *Journal of Zoology* 270(2): 277-289.
- Lazzari, V., Charles, C., Tafforeau, P. et al. (2008). Mosaic Convergence of Rodent Dentitions. *PLoS ONE* 3(10): 1-13.

- Lentle, R. G., Stafford, K. J., Kennedy, M. S. et al. (2002). Rheological Properties of Digesta Suggest Little Radial or Axial Mixing in the Forestomach of the Tammar (Macropus eugenii) and the Parma (Macropus parma) Wallaby. *Physiological and Biochemical Zoology* 75(6): 572-582
- Logan, M. und Sanson, G. D. (2002). The effect of tooth wear on the feeding behaviour of free-ranging koalas (*Phascolarctos cinereus*, Goldfuss). *Journal of Zoology, London* 256: 63-69.
- Lucas, P. W. (1979). The dental-dietary adaptations of mammals. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 8: 486-512.
- Lucas, P. W. (1994). Categorisation of food items relevant to oral processing. *The digestive system in mammals - food, form and function*. Ed. D. J. Chivers und P. Langer. Cambridge, Cambridge University Press: 197-218.
- Lucas, P. W. (2004). Dental Functional Morphology - How Teeth Work Cambridge, Cambridge University Press: 355 S.
- Lucas, P. W., Turner, I. M., Dominy, N. J. et al. (2000). Mechanical Defences to Herbivory. *Annals of Botany* 86: 913-920.
- Luke, D. A. und Lucas, P. W. (1983). The significance of cusps. *Journal of Oral Rehabilitation* 10: 197-206.
- Lumsden, A. G. S. und Osborn, J. W. (1977). The evolution of chewing: a dentist's view of paleontology. *Journal of Dentistry* 4(4): 269-287.
- MacFadden, B. J. (1992). Fossil horses: systematics, paleobiology, and evolution of the family equidae, Cambridge University Press: 369 S.
- MacFadden, B. J., Solounias, N. und Cerling, T. E. (1999). Ancient Diets, Ecology, and Extinction of 5-Million-Year-Old Horses from Florida. *Science* 283: 824-827.
- Mai, D. H. (1989). Development and regional differentiation of the European vegetation during the tertiary. *Plant Systematics and Evolution* 162: 79-91.
- Maier, W. (1978). Zur Evolution des Säugetiergebisses - Typologische und konstruktionsmorphologische Erklärungen. *Natur und Museum* 108(10): 288-300.
- Maier, W. (1980). Konstruktionsmorphologische Untersuchungen am Gebiß der rezenten Prosimiae (Primates). *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 538: 1-158.
- Maier, W. und Schneck, G. (1982). Functional Morphology of Hominoid Dentitions. *Journal of Human Evolution* 11: 693-696.
- Manly, R. S. und Braley, L. C. (1950). Masticatory Performance and Efficiency. *Journal of Dental Research* 29(448): 448-462.
- McKenna, M. und Bell, S. K. (1997). Classification of Mammals, Columbia University Press: 640 S.

- Meng, J. und McKenna, M. C. (1998). The faunal turnovers of Palaeogene mammals from the Mongolian Plateau. *Nature* 394: 364-367.
- Mihlbachler, M. C., Rivals, F., Solounias, N. et al. (2011). Dietary Change and Evolution of Horses in North America. *Science* 331: 1178-1181.
- Mills, J. R. E. (1966). The functional occlusion of the teeth of Insectivora. *Zoological Journal of the Linnean Society* 47(308): 1-22.
- Mills, J. R. E. (1967). A Comparison of Lateral Jaw Movements in some Mammals From Wear Facets on the Teeth. *Archives of Oral Biology* 12: 645-661.
- Oliver, W. L. R., Group, I. S. P. a. P. S. und Group, I. S. H. S. (1993). Pigs, Peccaries, and Hippos. Status Survey and Conservation Action Plan, IUCN: 294 S.
- Owen-Smith, N. (1988). Megaherbivores - The Influence of Very Large Body Size on Ecology. Cambridge, Cambridge University Press: 388 S.
- Owen-Smith, N. (1994). Foraging responses of kudu to seasonal changes in food resources: elasticity in constraints. *Ecology* 75: 1050-1062.
- Pérez-Barberia, F. J. und Gordon, I. J. (1998a). The influence of molar occlusal surface area on the voluntary intake, digestion, chewing behaviour and diet selection of red deer (*Cervus elaphus*). *Journal of Zoology, London* 245: 307-316.
- Pérez-Barberia, F. J. und Gordon, I. J. (1998b). Factors effecting food comminution during chewing in ruminants: a review. *Biological Journal of the Linnean Society* 63: 233-256.
- Piperno, D. und Pearsall, D. H. (1998). The silica bodies of tropical american grasses: morphology, taxonomy and implications for the grass systematics and fossil phytolith identification. *Smithsonian Contributions to Botany* 85: 1-40.
- Popowics, T. E. und Fortelius, M. (1997). On the cutting edge: Tooth blade sharpness in herbivorous and faunivorous mammals. *Annales Zoologici Fennici* 34: 73-88.
- Radinsky, L. (1966). The Adaptive Radiation of the Phenacodontid Condylarths and the Origin of the Perissodactyla. *Evolution* 20: 408-417.
- Reed, D. A. und Ross, C. F. (2010). The influence of food material properties on jaw kinematics in the primate, *Cebus*. *Archives of Oral Biology* 55: 946-962.
- Rensberger, J. M. (1973). An Occlusion Model for Mastication and Dental Wear in Herbivorous Mammals. *Journal of Paleontology* 47(3): 515-528.
- Rensberger, J. M. (1986). Early chewing mechanisms in mammalian herbivores. *Paleobiology* 12(4): 474-494.
- Rensberger, J. M., Forsten, A. und Fortelius, M. (1984). Functional evolution of the cheek tooth pattern and chewing direction in Tertiary horses. *Paleobiology* 10(4): 439-452.

- Richter, G. (1988). Versteinerte Magen/Darm-Inhalte, ihre Analyse und Deutung. *Messel - Ein Schaufenster in die Geschichte der Erde und des Lebens*. Ed. S. Schaal und W. Ziegler. Frankfurt am Main, Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft. Senckenberg Buch 64: 315.
- Rose, K. D. (2006). *The Beginning of the age of mammals*, Johns Hopkins University Press: 428 S.
- Ryder, J. A. (1878). On the Mechanical Genesis of Tooth Forms. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 79: 45–80.
- Sanson, G. (2006). The Biomechanics of Browsing and Grazing. *American Journal of Botany* 93(10): 1531-1545.
- Sanson, G. D. (2007). Do silica phytoliths really wear mammalian teeth? *Journal of Archaeological Science* 34: 526-531.
- Semprebon, G. M., Godfrey, L. R., Solounias, N. et al. (2004). Can low-magnification stereomicroscopy reveal diet? *Journal of Human Evolution* 47: 115-144.
- Sheine, W. S. und Kay, R. F. (1977). An Analysis of Chewed Food Particle Size and Its Relationship to Molar Structure in the Primates *Cheirogaleus medius* and *Galago senegalensis* and the Insectivoran *Tupaia glis*. *American Journal of Physical Anthropology* 47: 15-20.
- Sheine, W. S. und Kay, R. F. (1982). A Model for Comparison of Masticatory Effectiveness in Primates. *Journal of Morphology* 172: 139-149.
- Shi, C.-S., Ouyang, G. und Guo, T.-W. (1990). Masticatory efficiency determined with direct measurement of food particles masticated by subjects with natural dentitions. *The Journal of Prosthetic Dentistry* 64(6): 723-726.
- Slavicek, G., Soykher, M., Gruber, H. et al. (2009). A novel standard food model to analyse the individual parameters of human mastication. *International Journal of Stomatology & Occlusion Medicine* 2: 163-174.
- Solounias, N. und Semprebon, G. M. (2002). Advances in the Reconstruction of Ungulate Ecomorphology with Application to Early Fossil Equids. *American Museum Novitates* 3366: 1-49.
- Starck, D. (1979). *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage*, Springer-Verlag 776 S.
- Steuer, P., Clauss, M., Südekum, K.-H. et al. (2010). Comparative investigations on digestion in grazing (*Ceratotherium simum*) and browsing (*Diceros bicornis*) rhinoceroses. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 156: 380-388.
- Stöcker, H. (2000). *Taschenbuch der Physik*. Frankfurt am Main, Verlag Harru Deutsch: 1088 S.
- Strömberg, C. A. E. (2006). Evolution of hypsodonty in equids: testing a hypothesis of adaptation. *Paleobiology* 32(2): 236-258.

- Teaford, M. F. (1994). Dental Microwear and Dental Function. *Evolutionary Anthropology* 3(1): 17-30.
- Thenius, E. (1989). Zähne und Gebiss der Säugetiere. Berlin, Walter de Gruyter & Co.: 513 S.
- Thewissen, J. G. M. und Domning, D. P. (1992). The Role of Phenacodontids in the Origin of the Modern Orders of Ungulate Mammals. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12(4): 494-504.
- Tütken, T. und Vennemann, T. (2009). Stable isotope ecology of Miocene large mammals from Sandelzhausen, southern Germany. *Paläontologische Zeitschrift* 83: 207-226.
- Ungar, P. S. (2008). Strong teeth, strong seeds. *Nature* 452: 703-705.
- Ungar, P. S., Teaford, M. F., Glander, K. E. et al. (1995). Dust Accumulation in the Canopy: A Potential Cause of Dental Microwear in Primates. *American Journal of Physical Anthropology* 97: 93-99.
- Vollmerhaus, B., Knospe, C. und Roos, H. (2001). Zur Phylogenie des Equidengebisses. *Anatomia, Histologia, Embryologia: Journal of Veterinary Medicine Series C* 30: 237-248.
- Walker, A., Hoeck, H. N. und Perez, L. (1978). Microwear of Mammalian Teeth as an indicator of Diet. *Science* 201: 908-910.
- Wall, C. E., Vinyard, C. J., Johnson, K. R. et al. (2006). Phase II Jaw Movements and Masseter Muscle Activity During Chewing in *Papio anubis*. *American Journal of Physical Anthropology* 129: 215-224.
- Wilde, V. und Hellmund, M. (2010). First record of gut contents from a middle Eocene equid from the Geiseltal near Halle (Saale), Sachsen-Anhalt, Central Germany. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 90: 153-162.
- Wood, H. E. (1934). Revision of the Hyrachyidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 67: 179-295.
- Wright, B. W., Ulibarri, L., O'Brian, J. et al. (2008). It's Tough Out There: Variation in the Toughness of Ingested leaves and Feeding Behavior Among Four Colobinae in Vietnam. *International Journal of Primatology* 29: 1455-1466.

Appendix1: Messwerte und Statistik

Tab.A1: Messwerte für alle Stücke für den Eintrittswinkel (EW) und den Neigungswinkel (NW) (in °) sowie den Schneidkantenlängen-Index (SKL-Index).

Gattung/Art	Sammlungsnummer	Abgussnr.	eigene Nr.	Seite	EW M1	EW M2	EW M3	NW M1	NW M2	NW M3	SKL-Index M1	SKL-Index M2	SKL-Index M3
<i>Phenacodus primaevus</i>	NHMB N.A. 26	STIPB M7356	146	dex.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phenacodus primaevus</i>	AMNH 15285	STIPB M7359_1	238_1	sin.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phenacodus primaevus</i>	AMNH 15285	STIPB M7359_2	238_2	dex.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phenacodus primaevus hemiconus</i>	AMNH 15286	STIPB M7361	237	sin.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phenacodus sp.</i>	USNM 20068	-	198	dex.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phenacodus sp.</i>	USNM 17855	-	200	dex.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hyracotherium angustidens</i>	USNM 522988	STIPB M7164	16_1	sin.	64,40	69,00	85,90	16,10	15,70	21,80	0,90	1,00	1,40
<i>Hyracotherium pernix</i>	USMN 522769	STIPB M7194	89	dex.	69,10	66,80	65,20	19,60	20,10	32,10	1,20	1,00	1,00
<i>Hyracotherium sp.</i>	USGS o.Nr.(Loc D-1978)	STIPB M7200_1	4_1	dex.	68,40	68,00	58,10	20,50	22,90	24,20	0,90	0,90	1,10
<i>Hyracotherium sp.</i>	USGS 20874	STIPB M7224	58	dex.	64,80	62,80	63,60	14,70	16,30	18,60	-	1,30	1,30
<i>Hyracotherium sp.</i>	USGS o.Nr.(Loc D-1983)	STIPB M7244	61	dex.	63,30	58,90	58,30	20,90	24,90	29,00	1,20	1,50	1,30
<i>Hyracotherium sp.</i>	USGS o.Nr.(Loc D-1177)	STIPB M7246	63_2	sin.	62,60	72,90	70,70	23,90	27,60	20,90	1,40	1,40	1,00
<i>Hyracotherium sp.</i>	USGS o.Nr.(Loc Y-45)	STIPB M7234	71	sin.	65,00	70,50	82,70	17,00	20,50	18,30	1,10	1,20	1,40
<i>Hyracotherium sp.</i>	USGS o.Nr.(Loc Y-45 E)	STIPB M7247	75	sin.	60,30	64,80	83,20	20,40	23,20	31,60	1,20	1,30	1,40
<i>Hyracotherium sp.</i>	STIPG M 6593	-	98	sin.	-	69,00	76,30	18,10	17,90	16,00	1,00	-	1,50
<i>Mesohippus bairdii</i>	SMNS 43078	STIPB M7257_1	118_1	sin.	61,60	64,80	-	17,90	17,50	-	1,50	1,80	1,70
<i>Mesohippus bairdii</i>	SMNS 43078	STIPB M7257_2	118_2	dex.	65,90	69,50	-	17,10	22,50	-	1,70	1,80	1,80
<i>Mesohippus bairdii</i>	SMNS 46534 (=BADL 29271)	STIPB M7259_1	192_1	sin.	71,80	-	66,80	13,50	19,10	26,80	1,60	1,60	1,60
<i>Mesohippus bairdii</i>	SMNS 46534 (=BADL 29271)	STIPB M7259_2	192_2	dex.	-	65,20	69,10	15,00	19,30	27,70	1,60	1,60	1,50
<i>Mesohippus bairdii</i>	BSPG 1959 XXIII 169	STIPB M7262	204	dex.	74,20	70,10	70,00	19,10	26,50	33,10	1,50	1,60	1,60

Appendix

<i>Meshippus bairdii</i>	BSPG 1982 I 58	STIPB M7265	224	sin.	69,90	73,50	68,40	27,70	30,50	36,60	-	1,70	1,60
<i>Meshippus sp.</i>	AMNH o.Nr. S 612-26693	STIPB M7267	230	dex.	67,20	63,10	60,30	21,10	25,50	22,10	1,60	1,60	1,50
<i>Anchitherium aurelianense aurelianense</i>	BSPG 1959 II 544, 562	STIPB M7145	210	dex.	47,50	-	64,70	42,40	-	31,80	1,70	-	1,80
<i>Anchitherium aurelianense aurelianense</i>	BSPG 1959 II 685	STIPB M7143	208	dex.	71,90	79,80	64,60	34,50	23,80	40,10	1,90	1,90	-
<i>Anchitherium aurelianense aurelianense</i>	BSPG 1959 II 586,587,560	STIPB M7144	209	dex.	67,80	74,60	-	14,90	23,70	-	1,70	1,90	1,70
<i>Anchitherium aurelianense steinheimense</i>	SMNS 9861-1	-	187_1	sin.	-	75,20	46,90	-	41,90	42,70	-	1,90	1,70
<i>Anchitherium aurelianense steinheimense</i>	SMNS 9861-1	-	187_2	dex.	-	66,00	50,60	-	41,70	43,50	-	1,80	1,80
<i>Anchitherium sp.</i>	SMNS 13062	STIPB M7138_1	186_1	sin.	87,40	69,60	54,50	53,10	61,30	56,50	1,70	1,70	1,80
<i>Anchitherium sp.</i>	SMNS 13062	STIPB M7138_2	186_2	dex.	66,50	55,80	46,60	47,80	56,70	49,90	1,70	1,80	1,60
<i>Anchitherium sp.</i>	BSPG 1959 II 11888	STIPB M71939	211	sin.	64,90	79,60	74,00	56,90	48,40	35,80	1,80	1,80	1,70
<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	HLMD Me 54 a,b	STIPB M7327_1	107_1	sin.	61,20	59,80	79,90	20,10	27,80	17,10	1,30	1,30	1,40
<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	HLMD Me 54 a,b	STIPB M7327_2	107_2	dex.	61,60	62,70	-	23,60	26,00	-	1,30	1,30	-
<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	HLMD Me 78	STIPB M7328	108	dex.	61,70	64,20	68,70	9,30	18,80	24,10	1,40	1,20	1,10
<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	HLMD Me 77	STIPB M7330	111	sin.	-	60,40	70,70	-	22,90	13,80	0,90	1,20	1,50
<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	HLMD Me 63	STIPB M7333	115	sin.	61,80	66,90	73,20	11,80	14,90	19,10	1,00	1,30	1,40
<i>Propalaeotherium helveticum</i>	NHMB Ed 1a	STIPB M7334	127	sin.	63,40	72,70	93,60	27,00	36,40	34,30	-	-	-
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 117	STIPB M7342	119	sin.	39,10	30,90	-	65,10	71,60	-	1,70	1,90	-
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 333	STIPB M7344	121	dex.	59,90	61,50	69,80	28,30	14,00	17,10	1,50	1,60	1,70
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 108	STIPB M7345	122	dex.	64,10	68,60	68,40	19,40	28,50	29,30	1,20	1,40	1,30
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 109	STIPB M7346	123	dex.	58,40	58,00	60,40	25,20	26,90	32,70	1,50	1,50	1,40
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 793	STIPB M7348	124	sin.	69,90	64,80	61,50	18,40	24,70	22,60	1,30	1,40	1,60
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 792	STIPB M7350	125	dex.	62,20	62,50	66,20	24,30	26,40	23,00	1,10	1,20	1,30
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 10	STIPB M7351	126	sin.	56,00	53,90	73,50	18,60	17,10	21,20	1,40	1,50	1,60
<i>Propalaeotherium sp.</i>	SMF-ME 11034B	STIPB M7352	185	dex.	71,60	59,80	71,60	19,20	17,20	17,10	0,90	1,20	1,20
<i>Palaeotherium curtum</i>	BSPG 1881 IV 7h	STIPB M7285_1	214_1	sin.	-	-	-	-	-	-	1,20	1,50	1,40
<i>Palaeotherium curtum</i>	BSPG 1881 IV 7h	STIPB M7285_2	214_2	dex.	-	-	-	-	-	-	1,50	1,60	1,40
<i>Palaeotherium curtum frohnstettense</i>	SMNS 1802	STIPB M7286	189	sin.	67,10	63,80	32,30	46,70	70,40	74,30	1,60	1,70	1,50
<i>Palaeotherium euzetense</i>	NHMB StH 2046	STIPB M7289	139	dex.	69,30	60,40	54,30	43,30	55,30	54,10	1,40	1,50	1,40
<i>Palaeotherium heimi</i>	BSPG 1969 XIII 82	STIPB M7290	217	sin.	67,50	68,90	77,70	59,60	56,10	61,40	-	-	1,60
<i>Palaeotherium renivieri</i>	NHMB StH 24	STIPB M7293	138	dex.	-	62,70	32,20	-	49,90	72,30	1,40	1,40	1,60

Appendix

<i>Palaeotherium</i> sp.	NHMB Lsg 1	STIPB M7295	135	sin.	57,80	53,00	27,60	34,70	58,30	76,30	1,60	1,50	1,80
<i>Palaeotherium</i> sp.	NHMB StH 624	STIPB M7297	140	dex.	52,20	20,80	44,70	55,50	71,10	68,70	1,50	1,60	1,40
<i>Plagiolophus annectens</i>	NHMB o.Nr. 217 C3-2	STIPB M7301	170	dex.	62,40	68,90	62,00	15,60	43,30	40,20	1,20	1,50	1,40
<i>Plagiolophus annectens</i>	NHMB o.Nr. 217 C4-1	STIPB M7302	171	dex.	75,40	60,00	63,90	24,80	47,50	55,90	1,60	1,60	1,60
<i>Plagiolophus annectens</i>	NHMB St. H. 831	STIPB M7299	167	dex.	-	-	-	-	-	-	1,30	1,50	1,50
<i>Plagiolophus fraasi</i>	BSPG 1953 I 278	STIPB M7310	216	sin.	59,10	44,20	25,00	76,90	63,60	48,80	1,40	-	1,40
<i>Plagiolophus minor</i>	BSPG 1993 IX 132	STIPB M7311	215	dex.	54,00	68,10		40,40	36,90	57,20	1,30	1,50	-
<i>Plagiolophus minor</i>	BSPG 1888 VI 507	STIPB M7313	219	dex.	56,60	69,00	81,10	25,40	46,10	58,60	1,50	1,60	1,40
<i>Plagiolophus minor</i>	BSPG 1888 VI 511	STIPB M7315	221	dex.	66,90	66,60	-	28,90	35,50	-	1,40	1,50	1,40
<i>Plagiolophus</i> sp.	NHMB St. H. 229	STIPB M7322	168	dex.	50,80	68,70	58,20	24,80	36,10	41,10	1,30	1,50	1,40
<i>Plagiolophus</i> sp.	NHMB o.Nr. 217 C4-2	STIPB M7321	172	dex.	75,90	64,00	67,50	27,30	36,10	38,80	1,40	1,50	1,40

Tab.A2: Messwerte für alle Stücke für die Oberflächen der Facetten (in mm²).

Gattung/Art	Sammlungsnummer	Abgussnr.	Fac.Oberfl. buccal M1	Fac.Oberfl. buccal M2	Fac.Oberfl. buccal M3	Fac.Oberfl. lingual M1	Fac.Oberfl. lingual M2	Fac.Oberfl. lingual M3	Fac.Oberfl. zentral M1	Fac.Oberfl. zentral M1	Fac.Oberfl. zentral M1
<i>Phenacodus primaevus</i>	NHMB N.A. 26	STIPB M7356	-	32,70	-	-	25,50	-	-	41,70	-
<i>Phenacodus primaevus</i>	AMNH 15285	STIPB M7359_1	57,40	55,00	40,70	28,00	30,80	53,20	14,60	14,20	6,10
<i>Phenacodus primaevus</i>	AMNH 15285	STIPB M7359_2	58,10	55,40	42,30	34,50	28,00	43,60	7,30	16,60	14,10
<i>Phenacodus primaevus hemiconus</i>	AMNH 15286	STIPB M7361	56,40	60,40	25,40	25,40	30,00	50,60	18,10	9,60	24,10
<i>Phenacodus</i> sp.	USNM 20068	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phenacodus</i> sp.	USNM 17855	-	-	56,80	-	-	12,80	-	-	30,50	-
<i>Hyracotherium angustidens</i>	USNM 522988	STIPB M7164	59,80	56,10	57,60	33,10	32,90	20,10	7,10	10,90	22,30
<i>Hyracotherium pernix</i>	USMN 522769	STIPB M7194	47,20	55,70	53,00	26,90	32,00	29,00	26,00	12,40	18,00
<i>Hyracotherium</i> sp.	USGS o.Nr.(Loc D-1978)	STIPB M7200_1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hyracotherium</i> sp.	USGS 20874	STIPB M7224	57,10	53,20	64,20	29,30	30,30	24,10	13,60	16,40	11,70
<i>Hyracotherium</i> sp.	USGS o.Nr.(Loc D-1983)	STIPB M7244	59,50	52,80	49,20	18,80	26,30	24,80	21,80	20,90	26,00
<i>Hyracotherium</i> sp.	USGS o.Nr.(Loc D-1177)	STIPB M7246	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hyracotherium</i> sp.	USGS o.Nr.(Loc Y-45)	STIPB M7234	63,80	69,20	76,60	23,80	24,30	21,70	12,00	6,30	1,70

Appendix

<i>Hyracotherium sp.</i>	USGS o.Nr.(Loc Y-45 E)	STIPB M7247	54,40	48,30	37,30	31,10	36,30	30,20	14,20	15,20	32,10
<i>Hyracotherium sp.</i>	STIPG M 6593	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mesohippus bairdii</i>	SMNS 43078	STIPB M7257_1	-	71,90	-	-	19,60	-	-	8,50	-
<i>Mesohippus bairdii</i>	SMNS 43078	STIPB M7257_2	78,40	66,70	60,60	12,60	24,90	29,70	9,10	8,40	9,70
<i>Mesohippus bairdii</i>	SMNS 46534 (=BADL 29271)	STIPB M7259_1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mesohippus bairdii</i>	SMNS 46534 (=BADL 29271)	STIPB M7259_2	-	72,30	-	-	17,70	-	-	9,90	-
<i>Mesohippus bairdii</i>	BSPG 1959 XXIII 169	STIPB M7262	57,60	68,30	63,40	32,90	21,60	21,40	9,60	10,00	14,90
<i>Mesohippus bairdii</i>	BSPG 1982 I 58	STIPB M7265	-	71,90	-	-	23,10	-	-	5,00	-
<i>Mesohippus sp.</i>	AMNH o.Nr. S 612-26693	STIPB M7267	71,50	69,30	68,50	23,30	28,00	18,40	5,30	2,70	13,20
<i>Anchitherium aurelianense aurelianense</i>	BSPG 1959 II 544, 562	STIPB M7145	66,80	65,80	63,40	33,20	34,20	30,50	0,00	0,00	6,10
<i>Anchitherium aurelianense aurelianense</i>	BSPG 1959 II 685	STIPB M7143	82,60	79,10	80,80	9,90	18,30	6,60	7,50	2,60	12,60
<i>Anchitherium aurelianense aurelianense</i>	BSPG 1959 II 586, 587, 560	STIPB M7144	78,20	78,90	78,90	21,80	20,50	16,40	0,00	0,70	4,70
<i>Anchitherium aurelianense steinheimense</i>	SMNS 9861-1	-	-	66,30	-	-	31,10	-	-	2,60	-
<i>Anchitherium aurelianense steinheimense</i>	SMNS 9861-1	-	-	64,30	-	-	31,90	-	-	3,90	-
<i>Anchitherium sp.</i>	SMNS 13062	STIPB M7138_1	58,20	60,90	60,10	36,40	30,40	24,90	5,40	8,70	15,00
<i>Anchitherium sp.</i>	SMNS 13062	STIPB M7138_2	58,50	72,70	57,10	41,50	24,00	28,10	0,00	3,30	14,80
<i>Anchitherium sp.</i>	BSPG 1959 II 11888	STIPB M71939	79,90	82,70	69,30	17,70	13,90	25,00	2,40	3,40	5,80
<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	HLMD Me 54 a,b	STIPB M7327_1	59,10	65,60	58,50	21,40	22,40	26,50	19,50	11,90	15,00
<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	HLMD Me 54 a,b	STIPB M7327_2	-	65,10	-	-	31,60	-	-	3,30	-
<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	HLMD Me 78	STIPB M7328	67,40	59,90	56,50	21,20	34,10	25,30	11,40	6,00	18,20
<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	HLMD Me 77	STIPB M7330	-	63,10	-	-	19,30	-	-	17,60	-
<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	HLMD Me 63	STIPB M7333	74,70	70,50	68,90	13,40	19,30	17,80	11,80	9,90	13,50
<i>Propalaeotherium helveticum</i>	NHMB Ed 1a	STIPB M7334	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 117	STIPB M7342	-	67,80	-	-	20,00	-	-	12,30	-
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 333	STIPB M7344	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 108	STIPB M7345	-	60,20	-	-	22,20	-	-	17,60	-
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 109	STIPB M7346	-	59,70	-	-	18,80	-	-	21,50	-
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 793	STIPB M7348	72,40	57,70	60,10	18,00	30,30	27,20	9,40	12,10	12,80
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 792	STIPB M7350	-	66,50	-	-	13,00	-	-	20,70	-

Appendix

<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 10	STIPB M7351	56,50	57,20	48,50	22,90	21,80	24,70	20,60	21,10	26,80
<i>Propalaeotherium sp.</i>	SMF-ME 11034B	STIPB M7352	-	58,60	-	-	32,00	-	-	9,40	-
<i>Palaeotherium curtum</i>	BSPG 1881 IV 7h	STIPB M7285_1	88,00	90,60	96,70	3,00	1,30	3,30	9,00	8,20	0,00
<i>Palaeotherium curtum</i>	BSPG 1881 IV 7h	STIPB M7285_2	89,30	89,90	94,90	1,90	1,10	1,40	8,80	8,90	3,70
<i>Palaeotherium curtum frohnstettense</i>	SMNS 1802	STIPB M7286	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Palaeotherium euzetense</i>	NHMB StH 2046	STIPB M7289	90,00	89,40	87,80	0,00	0,60	2,70	10,00	10,10	9,50
<i>Palaeotherium heimi</i>	BSPG 1969 XIII 82	STIPB M7290	-	89,30	-	-	2,10	-	-	8,60	-
<i>Palaeotherium renivieri</i>	NHMB StH 24	STIPB M7293	-	87,70	-	-	3,40	-	-	8,80	-
<i>Palaeotherium sp.</i>	NHMB Lsg 1	STIPB M7295	-	92,00	-	-	0,90	-	-	7,10	-
<i>Palaeotherium sp.</i>	NHMB StH 624	STIPB M7297	90,70	89,40	91,80	2,80	3,30	2,60	6,40	7,20	5,60
<i>Plagiolophus annectens</i>	NHMB o.Nr. 217 C3-2	STIPB M7301	-	81,80	-	-	3,20	-	-	14,90	-
<i>Plagiolophus annectens</i>	NHMB o.Nr. 217 C4-1	STIPB M7302	90,30	88,50	84,00	3,00	4,80	8,30	6,60	6,70	7,70
<i>Plagiolophus annectens</i>	NHMB St. H. 831	STIPB M7299	83,20	80,30	83,40	0,00	0,90	4,70	16,80	18,80	11,90
<i>Plagiolophus fraasi</i>	BSPG 1953 I 278	STIPB M7310	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plagiolophus minor</i>	BSPG 1993 IX 132	STIPB M7311	71,60	75,10	82,80	7,00	6,70	1,90	21,40	18,20	15,30
<i>Plagiolophus minor</i>	BSPG 1888 VI 507	STIPB M7313	80,20	76,00	80,50	1,50	7,00	14,60	18,30	17,00	4,90
<i>Plagiolophus minor</i>	BSPG 1888 VI 511	STIPB M7315	81,50	76,80	84,90	0,00	0,00	2,50	18,50	23,20	12,60
<i>Plagiolophus sp.</i>	NHMB St. H. 229	STIPB M7322	53,70	79,60	87,40	0,00	1,80	1,00	46,30	18,60	11,70
<i>Plagiolophus sp.</i>	NHMB o.Nr. 217 C4-2	STIPB M7321	90,90	91,20	85,50	0,00	3,90	3,80	9,10	4,90	10,80

Tab.A3: Messerte für die Skalierung der 3D Modelle für den Höhenvergleich; die schattierte Zeile enthält das Referenzstück für die Skalierung.

Gattung/Art	Sammlungsnummer	Abgussnr.	eigene Nr.	Breite M2	Länge M2	Breite/Länge	Soll/Ist	Skalierungs- faktor	neue Breite
<i>Phenacodus primaevus</i>	NHMB N.A. 26	STIPB M7356	146	12,93	12,19	1,06	14,494/12,933	1,12	-
<i>Phenacodus primaevus</i>	AMNH 15285	STIPB M7359_1	238_1	-	-	-	-	-	-
<i>Phenacodus primaevus</i>	AMNH 15285	STIPB M7359_2	238_2	15,61	11,76	1,33	14,494/15,607	0,93	-
<i>Phenacodus primaevus hemiconus</i>	AMNH 15286	STIPB M7361	237	14,61	11,23	1,30	14,494/14,605	0,99	-
<i>Phenacodus spec.</i>	USNM 20068	-	198	14,49	11,65	1,24	14,494/14,494	1,00	14,49
<i>Phenacodus spec.</i>	USNM 17855	-	200	14,58	11,40	1,28	14,494/14,576	0,99	-
<i>Hyracotherium angustidens</i>	USNM 522988	STIPB M7164	16_1	9,03	7,22	1,25	14,494/9,025	1,61	14,72

Appendix

<i>Hyracotherium pernix</i>	USMN 522769	STIPB M7194	89	9,51	7,11	1,34	14,494/9,509	1,52	14,43
<i>Hyracotherium spec.</i>	USGS o.Nr.(Loc D-1978)	STIPB M7200_1	4_1	-	-	-	-	-	-
<i>Hyracotherium spec.</i>	USGS 20874	STIPB M7224	58	9,71	7,45	1,30	14,494/9,709	1,49	13,47
<i>Hyracotherium spec.</i>	USGS o.Nr.(Loc D-1983)	STIPB M7244	61	11,20	8,49	1,32	14,494/11,198	1,29	14,49
<i>Hyracotherium spec.</i>	USGS o.Nr.(Loc D-1177)	STIPB M7246	63_2	-	-	-	-	-	-
<i>Hyracotherium spec.</i>	USGS o.Nr.(Loc Y-45)	STIPB M7234	71	10,16	8,21	1,24	14,494/10,161	1,43	14,30
<i>Hyracotherium spec.</i>	USGS o.Nr.(Loc Y-45 E)	STIPB M7247	75	8,71	6,83	1,28	14,494/8,712	1,66	14,31
<i>Hyracotherium spec.</i>	STIPG M 6593	-	98	8,39	6,92	1,21	14,494/8,385	1,73	14,47
<i>Mesohippus bairdii</i>	SMNS 43078	STIPB M7257_1	118_1	14,13	10,23	1,38	14,494/14,13	1,03	14,64
<i>Mesohippus bairdii</i>	SMNS 43078	STIPB M7257_2	118_2	14,56	10,24	1,42	14,494/14,557	1,00	14,56
<i>Mesohippus bairdii</i>	SMNS 46534 (=BADL 29271)	STIPB M7259_1	192_1						
<i>Mesohippus bairdii</i>	SMNS 46534 (=BADL 29271)	STIPB M7259_2	192_2	15,13	10,17	1,49	14,494/15,129	0,96	14,42
<i>Mesohippus bairdii</i>	BSPG 1959 XXIII 169	STIPB M7262	204	15,44	11,56	1,34	14,494/15,444	0,94	
<i>Mesohippus bairdii</i>	BSPG 1982 I 58	STIPB M7265	224	15,34	11,04	1,39	14,494/15,339	0,94	14,44
<i>Mesohippus spec.</i>	AMNH o.Nr. S 612-26693	STIPB M7267	230	14,44	11,11	1,30	14,494/14,442	1,00	14,44
<i>Achitherium aurelianense aurelianense</i>	BSPG 1959 II 544, 562	STIPB M7145	210	23,48	17,63	1,33	14,494/23,475	0,62	14,72
<i>Achitherium aurelianense aurelianense</i>	BSPG 1959 II 685	STIPB M7143	208	19,86	15,10	1,31	14,494/19,855	0,73	14,64
<i>Achitherium aurelianense aurelianense</i>	BSPG 1959 II 586,587,560	STIPB M7144	209	22,16	20,30	1,09	14,494/22,16	0,65	14,65
<i>Anchitherium aurelianense steinheimense</i>	SMNS 9861-1	-	187_1	24,98	17,57	1,42	14,494/24,977	0,58	14,43
<i>Anchitherium aurelianense steinheimense</i>	SMNS 9861-1	-	187_2	25,03	18,20	1,37	14,494/25,029	0,58	14,27
<i>Anchitherium spec.</i>	SMNS 13062	STIPB M7138_1	186_1	23,58	18,41	1,28	14,494/23,582	0,61	14,43
<i>Anchitherium spec.</i>	SMNS 13062	STIPB M7138_2	186_2	22,98	16,96	1,36	14,494/22,979	0,63	14,33
<i>Anchitherium spec.</i>	BSPG 1959 II 11888	STIPB M71939	211	20,12	14,60	1,38	14,494/20,124	0,72	14,64
<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	HLMD Me 54 a,b	STIPB M7327_1	107_1	18,03	13,24	1,36	14,494/18,031	0,80	14,78
<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	HLMD Me 54 a,b	STIPB M7327_2	107_2	-	-	-	-	-	-
<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	HLMD Me 78	STIPB M7328	108	15,20	12,64	1,20	14,494/15,203	0,95	14,49
<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	HLMD Me 77	STIPB M7330	111	14,82	11,12	1,33	14,494/14,822	0,98	14,81
<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	HLMD Me 63	STIPB M7333	115	18,39	14,12	1,30	14,494/18,386	0,79	14,41
<i>Propalaeotherium helveticum</i>	NHMB Ed 1a	STIPB M7334	127	-	-	-	-	-	-
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 117	STIPB M7342	119	11,52	9,20	1,25	14,494/1	1,26	14,46
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 333	STIPB M7344	121	12,56	8,99	1,40	14,494/12,561	1,15	14,46
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 108	STIPB M7345	122	11,81	8,30	1,42	14,494/11,813	1,23	14,47
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 109	STIPB M7346	123	12,80	9,73	1,32	14,494/12,799	1,13	14,46

Appendix

<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 793	STIPB M7348	124	-	-	-	-	-	-
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 792	STIPB M7350	125	-	-	-	-	-	-
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 10	STIPB M7351	126	-	-	-	-	-	-
<i>Propalaeotherium spec.</i>	SMF-ME 11034B	STIPB M7352	185	-	-	-	-	-	-
<i>Palaeotherium curtum</i>	BSPG 1881 IV 7h	STIPB M7285_1	214_1	-	-	-	-	-	-
<i>Palaeotherium curtum</i>	BSPG 1881 IV 7h	STIPB M7285_2	214_2	-	-	-	-	-	-
<i>Palaeotherium curtum frohnstettense</i>	SMNS 1802	STIPB M7286	189	28,68	22,04	1,30	14,494/28,680	0,51	14,51
<i>Palaeotherium euzetense</i>	NHMB StH 2046	STIPB M7289	139	21,97	20,57	1,07	14,494/21,971	0,66	14,29
<i>Palaeotherium heimi</i>	BSPG 1969 XIII 82	STIPB M7290	217	18,57	14,22	1,31	14,494/1	0,78	14,54
<i>Palaeotherium renivieri</i>	NHMB StH 24	STIPB M7293	138	20,95	22,85	0,92	14,494/1	0,69	14,71
<i>Palaeotherium spec.</i>	NHMB Lsg 1	STIPB M7295	135	25,55	22,43	1,14	14,494/25,548	0,57	14,33
<i>Palaeotherium spec.</i>	NHMB StH 624	STIPB M7297	140	19,83	20,55	0,96	14,494/19,825	0,73	14,08
<i>Plagiolophus annectens</i>	NHMB o.Nr. 217 C3-2	STIPB M7301	170	17,92	16,30	1,10	14,494/1	0,81	14,49
<i>Plagiolophus annectens</i>	NHMB o.Nr. 217 C4-1	STIPB M7302	171	17,95	16,78	1,07	14,494/1	0,81	15,07
<i>Plagiolophus annecteus</i>	NHMB St. H. 831	STIPB M7299	167	19,00	14,88	1,28	14,494/18,996	0,76	14,42
<i>Plagiolophus fraasi</i>	BSPG 1953 I 278	STIPB M7310	216	-	-	-	-	-	-
<i>Plagiolophus minor</i>	BSPG 1993 IX 132	STIPB M7311	215	14,52	14,10	1,03	14,494/1	1,00	14,52
<i>Plagiolophus minor</i>	BSPG 1888 VI 507	STIPB M7313	219	-	-	-	-	-	-
<i>Plagiolophus minor</i>	BSPG 1888 VI 511	STIPB M7315	221	-	-	-	-	-	-
<i>Plagiolophus spec.</i>	NHMB St. H. 229	STIPB M7322	168	17,13	15,66	1,09	14,494/17,127	0,85	15,03
<i>Plagiolophus spec.</i>	NHMB o.Nr. 217 C4-2	STIPB M7321	172	16,37	15,84	1,03	14,494/1	0,89	14,59

Tab.A4: Messwerte für alle Stücke für die Stufen des Höhenvergleichs.

Gattung/Art	Sammlungsnummer	Abgussnr.	Höhenmodell Höhe lingual M2	Höhenmodell Trennung lingual M2	Höhenmodell Höhe buccal M2	Höhenmodell Trennung buccal M2
<i>Phenacodus primaevus</i>	NHMB N.A. 26	STIPB M7356	5	4	6	4
<i>Phenacodus primaevus</i>	AMNH 15285	STIPB M7359_1	-	-	-	-
<i>Phenacodus primaevus</i>	AMNH 15285	STIPB M7359_2	5	4	5	4
<i>Phenacodus primaevus hemiconus</i>	AMNH 15286	STIPB M7361	6	4	5	4

Appendix

<i>Phenacodus</i> sp.	USNM 20068	-	6	4	5	4
<i>Phenacodus</i> sp.	USNM 17855	-	6	5	6	4
<i>Hyracotherium angustidens</i>	USNM 522988	STIPB M7164	4	3	5	3
<i>Hyracotherium pernix</i>	USMN 522769	STIPB M7194	5	3	5	4
<i>Hyracotherium</i> sp.	USGS o.Nr.(Loc D-1978)	STIPB M7200_1	-	-	-	-
<i>Hyracotherium</i> sp.	USGS 20874	STIPB M7224	4	3	4	3
<i>Hyracotherium</i> sp.	USGS o.Nr.(Loc D-1983)	STIPB M7244	5	3	5	4
<i>Hyracotherium</i> sp.	USGS o.Nr.(Loc D-1177)	STIPB M7246	-	-	-	-
<i>Hyracotherium</i> sp.	USGS o.Nr.(Loc Y-45)	STIPB M7234	5	3	5	4
<i>Hyracotherium</i> sp.	USGS o.Nr.(Loc Y-45 E)	STIPB M7247	-	-	-	-
<i>Hyracotherium</i> sp.	STIPG M 6593	-	4	3	5	4
<i>Mesohippus bairdii</i>	SMNS 43078	STIPB M7257_1	4	2	6	4
<i>Mesohippus bairdii</i>	SMNS 43078	STIPB M7257_2	5	2	6	4
<i>Mesohippus bairdii</i>	SMNS 46534 (=BADL 29271)	STIPB M7259_1	-	-	-	-
<i>Mesohippus bairdii</i>	SMNS 46534 (=BADL 29271)	STIPB M7259_2	4	3	5	4
<i>Mesohippus bairdii</i>	BSPG 1959 XXIII 169	STIPB M7262	3	1	5	4
<i>Mesohippus bairdii</i>	BSPG 1982 I 58	STIPB M7265	4	1	6	5
<i>Mesohippus</i> sp.	AMNH o.Nr. S 612-26693	STIPB M7267	5	2	6	5
<i>Anchitherium aurelianense aurelianense</i>	BSPG 1959 II 544, 562	STIPB M7145	3	2	4	3
<i>Anchitherium aurelianense aurelianense</i>	BSPG 1959 II 685	STIPB M7143	4	2	5	4
<i>Anchitherium aurelianense aurelianense</i>	BSPG 1959 II 586, 587, 560	STIPB M7144	4	2	5	4
<i>Anchitherium aurelianense steinheimense</i>	SMNS 9861-1	-	3	2	5	4
<i>Anchitherium aurelianense steinheimense</i>	SMNS 9861-1	-	-	-	-	-
<i>Anchitherium</i> sp.	SMNS 13062	STIPB M7138_1	4	2	6	5
<i>Anchitherium</i> sp.	SMNS 13062	STIPB M7138_2	4	2	6	5
<i>Anchitherium</i> sp.	BSPG 1959 II 11888	STIPB M71939	3	2	5	3
<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	HLMD Me 54 a,b	STIPB M7327_1	4	2	4	3
<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	HLMD Me 54 a,b	STIPB M7327_2	-	-	-	-
<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	HLMD Me 78	STIPB M7328	5	3	6	4
<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	HLMD Me 77	STIPB M7330	3	1	5	3

Appendix

<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	HLMD Me 63	STIPB M7333	5	3	5	3
<i>Propalaeotherium helveticum</i>	NHMB Ed 1a	STIPB M7334	-	-	-	-
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 117	STIPB M7342	3	2	6	4
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 333	STIPB M7344	4	2	5	4
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 108	STIPB M7345	4	3	5	4
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 109	STIPB M7346	4	3	5	4
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 793	STIPB M7348	-	-	-	-
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 792	STIPB M7350	-	-	-	-
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	NHMB Eb 10	STIPB M7351	-	-	-	-
<i>Propalaeotherium sp.</i>	SMF-ME 11034B	STIPB M7352	-	-	-	-
<i>Palaeotherium curtum</i>	BSPG 1881 IV 7h	STIPB M7285_1	-	-	-	-
<i>Palaeotherium curtum</i>	BSPG 1881 IV 7h	STIPB M7285_2	-	-	-	-
<i>Palaeotherium curtum frohnstettense</i>	SMNS 1802	STIPB M7286	4	3	7	6
<i>Palaeotherium euzetense</i>	NHMB StH 2046	STIPB M7289	5	4	7	7
<i>Palaeotherium heimi</i>	BSPG 1969 XIII 82	STIPB M7290	5	3	6	5
<i>Palaeotherium renivieri</i>	NHMB StH 24	STIPB M7293	5	3	7	6
<i>Palaeotherium sp.</i>	NHMB Lsg 1	STIPB M7295	5	3	8	7
<i>Palaeotherium sp.</i>	NHMB StH 624	STIPB M7297	6	4	10	9
<i>Plagiolophus annectens</i>	NHMB o.Nr. 217 C3-2	STIPB M7301	5	3	5	3
<i>Plagiolophus annectens</i>	NHMB o.Nr. 217 C4-1	STIPB M7302	5	2	7	6
<i>Plagiolophus annectens</i>	NHMB St. H. 831	STIPB M7299	4	3	5	3
<i>Plagiolophus fraasi</i>	BSPG 1953 I 278	STIPB M7310	-	-	-	-
<i>Plagiolophus minor</i>	BSPG 1993 IX 132	STIPB M7311	-	-	-	-
<i>Plagiolophus minor</i>	BSPG 1888 VI 507	STIPB M7313	-	-	-	-
<i>Plagiolophus minor</i>	BSPG 1888 VI 511	STIPB M7315	-	-	-	-
<i>Plagiolophus sp.</i>	NHMB St. H. 229	STIPB M7322	-	-	-	-
<i>Plagiolophus sp.</i>	NHMB o.Nr. 217 C4-2	STIPB M7321	-	-	-	-

Tab.A5: Deskriptive Statistik für den Eintrittswinkel (in °).

<i>Hyracotherium</i>	n	Mittelwert	Median	Standard- abweichung	Minimum	Maximum	Spannweite	Interquartil- bereich
M1	8	64,7	64,6	2,9	60,3	69,1	8,8	4,8
M2	9	67,0	68,0	4,2	58,9	72,9	14,0	6,0
M3	9	71,6	70,7	10,9	58,1	85,9	27,8	22,0
<i>Propalaeotherium</i>								
M1	13	60,8	61,7	7,8	39,1	71,6	32,5	4,6
M2	14	60,5	62,0	9,7	30,9	72,7	41,8	6,0
M3	12	71,4	70,3	8,7	60,4	93,6	33,2	6,7
<i>Mesohippus</i>								
M1	6	68,4	68,6	4,5	61,6	74,2	12,6	7,6
M2	6	67,7	67,4	4,0	63,1	73,5	10,4	6,6
M3	5	66,9	68,4	3,9	60,3	70,0	9,7	6,0
<i>Anchitherium</i>								
M1	6	67,6	67,2	12,8	47,5	87,4	39,9	15,2
M2	7	71,5	74,6	8,5	55,8	79,8	24,0	13,6
M3	7	57,4	54,5	10,5	46,6	74,0	27,4	17,8
<i>Palaeotherium</i>								
M1	5	62,8	67,1	7,4	52,2	69,3	17,1	13,4
M2	6	54,9	61,6	17,5	20,8	68,9	48,1	20,1
M3	6	44,8	38,5	18,9	27,6	77,7	50,1	29,1
<i>Plagiolophus</i>								
M1	8	62,6	60,8	9,4	50,8	75,9	25,1	18,6
M2	8	63,7	67,4	8,5	44,2	69,0	24,8	7,9
M3	6	59,6	63,0	18,7	25,0	81,1	56,1	21,0

Tab.A6: Univariate Varianzanalyse und Post-hoc-Mehrfachvergleich (Tamhane-T2) für den Eintrittswinkel.

Abhängige Variable	Gattung	Mittlere Differenz (I-J)	Standard- fehler	Signifikanz	95%-Konfidenzintervall	
					Untergrenze	Obergrenze
<i>Hyracotherium</i>	<i>Mesohippus</i>	-3,6958	2,1052	,845	-12,320	4,929
	<i>Anchitherium</i>	-2,9292	5,3374	1,000	-29,481	23,623
	<i>Propalaeotherium</i>	3,8990	2,3837	,855	-4,234	12,032
	<i>Palaeotherium</i>	1,9575	3,4731	1,000	-16,753	20,668
	<i>Plagiolophus</i>	2,1000	3,4838	1,000	-11,997	16,197
<i>Mesohippus</i>	<i>Hyracotherium</i>	3,6958	2,1052	,845	-4,929	12,320
	<i>Anchitherium</i>	,7667	5,5511	1,000	-24,713	26,246
	<i>Propalaeotherium</i>	7,5949	2,8299	,220	-2,145	17,335
	<i>Palaeotherium</i>	5,6533	3,7932	,953	-11,562	22,868
	<i>Plagiolophus</i>	5,7958	3,8030	,923	-8,490	20,081
<i>Anchitherium</i>	<i>Hyracotherium</i>	2,9292	5,3374	1,000	-23,623	29,481
	<i>Mesohippus</i>	-,7667	5,5511	1,000	-26,246	24,713
	<i>Propalaeotherium</i>	6,8282	5,6625	,991	-18,132	31,789
	<i>Palaeotherium</i>	4,8867	6,2004	1,000	-20,364	30,138
	<i>Plagiolophus</i>	5,0292	6,2064	1,000	-19,572	29,631
<i>Propalaeotherium</i>	<i>Hyracotherium</i>	-3,8990	2,3837	,855	-12,032	4,234
	<i>Mesohippus</i>	-7,5949	2,8299	,220	-17,335	2,145
	<i>Anchitherium</i>	-6,8282	5,6625	,991	-31,789	18,132
	<i>Palaeotherium</i>	-1,9415	3,9546	1,000	-18,484	14,601

<i>Palaeotherium</i>	<i>Plagiolophus</i>	-1,7990	3,9640	1,000	-16,011	12,413
	<i>Hyracotherium</i>	-1,9575	3,4731	1,000	-20,668	16,753
	<i>Mesohippus</i>	-5,6533	3,7932	,953	-22,868	11,562
	<i>Anchitherium</i>	-4,8867	6,2004	1,000	-30,138	20,364
	<i>Propalaeotherium</i>	1,9415	3,9546	1,000	-14,601	18,484
	<i>Plagiolophus</i>	,1425	4,7004	1,000	-17,677	17,962
<i>Plagiolophus</i>	<i>Hyracotherium</i>	-2,1000	3,4838	1,000	-16,197	11,997
	<i>Mesohippus</i>	-5,7958	3,8030	,923	-20,081	8,490
	<i>Anchitherium</i>	-5,0292	6,2064	1,000	-29,631	19,572
	<i>Propalaeotherium</i>	1,7990	3,9640	1,000	-12,413	16,011
	<i>Palaeotherium</i>	-,1425	4,7004	1,000	-17,962	17,677
<i>Hyracotherium</i>	<i>Mesohippus</i>	-,7333	2,1489	1,000	-8,642	7,176
	<i>Anchitherium</i>	-4,5476	3,5263	,981	-18,831	9,736
	<i>Propalaeotherium</i>	6,4881	2,9546	,463	-3,381	16,357
	<i>Palaeotherium</i>	12,0333	7,2865	,920	-24,177	48,244
	<i>Plagiolophus</i>	3,2792	3,3114	,998	-9,332	15,891
<i>Mesohippus</i>	<i>Hyracotherium</i>	,7333	2,1489	1,000	-7,176	8,642
	<i>Anchitherium</i>	-3,8143	3,6121	,997	-18,187	10,559
	<i>Propalaeotherium</i>	7,2214	3,0566	,363	-3,078	17,521
	<i>Palaeotherium</i>	12,7667	7,3284	,889	-23,186	48,719
	<i>Plagiolophus</i>	4,0125	3,4027	,990	-8,806	16,831
<i>Anchitherium</i>	<i>Hyracotherium</i>	4,5476	3,5263	,981	-9,736	18,831
	<i>Mesohippus</i>	3,8143	3,6121	,997	-10,559	18,187
	<i>Propalaeotherium</i>	11,0357	4,1424	,248	-3,616	25,687
	<i>Palaeotherium</i>	16,5810	7,8436	,676	-17,412	50,574
	<i>Plagiolophus</i>	7,8268	4,4040	,792	-7,981	23,634
<i>Propalaeotherium</i>	<i>Hyracotherium</i>	-6,4881	2,9546	,463	-16,357	3,381
	<i>Mesohippus</i>	-7,2214	3,0566	,363	-17,521	3,078
	<i>Anchitherium</i>	-11,0357	4,1424	,248	-25,687	3,616
	<i>Palaeotherium</i>	5,5452	7,6038	1,000	-28,943	40,033
	<i>Plagiolophus</i>	-3,2089	3,9611	1,000	-16,744	10,326
<i>Palaeotherium</i>	<i>Hyracotherium</i>	-12,0333	7,2865	,920	-48,244	24,177
	<i>Mesohippus</i>	-12,7667	7,3284	,889	-48,719	23,186
	<i>Anchitherium</i>	-16,5810	7,8436	,676	-50,574	17,412
	<i>Propalaeotherium</i>	-5,5452	7,6038	1,000	-40,033	28,943
	<i>Plagiolophus</i>	-8,7542	7,7494	,995	-42,890	25,382
<i>Plagiolophus</i>	<i>Hyracotherium</i>	-3,2792	3,3114	,998	-15,891	9,332
	<i>Mesohippus</i>	-4,0125	3,4027	,990	-16,831	8,806
	<i>Anchitherium</i>	-7,8268	4,4040	,792	-23,634	7,981
	<i>Propalaeotherium</i>	3,2089	3,9611	1,000	-10,326	16,744
	<i>Palaeotherium</i>	8,7542	7,7494	,995	-25,382	42,890
<i>Hyracotherium</i>	<i>Mesohippus</i>	4,6356	4,0246	,992	-10,338	19,609
	<i>Anchitherium</i>	14,1413	5,3806	,268	-4,992	33,274
	<i>Propalaeotherium</i>	,0972	4,4197	1,000	-15,243	15,438
	<i>Palaeotherium</i>	26,7556	8,5226	,211	-9,657	63,168
	<i>Plagiolophus</i>	11,9389	8,4529	,964	-24,082	47,960
<i>Mesohippus</i>	<i>Hyracotherium</i>	-4,6356	4,0246	,992	-19,609	10,338
	<i>Anchitherium</i>	9,5057	4,3337	,600	-8,226	27,237
	<i>Propalaeotherium</i>	-4,5383	3,0599	,926	-15,193	6,116
	<i>Palaeotherium</i>	22,1200	7,9034	,407	-16,689	60,929
	<i>Plagiolophus</i>	7,3033	7,8282	,999	-31,095	45,701
<i>Anchitherium</i>	<i>Hyracotherium</i>	-14,1413	5,3806	,268	-33,274	4,992
	<i>Mesohippus</i>	-9,5057	4,3337	,600	-27,237	8,226

	<i>Propalaeotherium</i>	-14,0440	4,7029	,173	-31,578	3,490
	<i>Palaeotherium</i>	12,6143	8,6728	,954	-23,782	49,011
	<i>Plagiolophus</i>	-2,2024	8,6044	1,000	-38,221	33,816
<i>Propalaeotherium</i>	<i>Hyracotherium</i>	-,0972	4,4197	1,000	-15,438	15,243
	<i>Mesohippus</i>	4,5383	3,0599	,926	-6,116	15,193
	<i>Anchitherium</i>	14,0440	4,7029	,173	-3,490	31,578
	<i>Palaeotherium</i>	26,6583	8,1117	,219	-10,953	64,270
<i>Palaeotherium</i>	<i>Plagiolophus</i>	11,8417	8,0385	,958	-25,358	49,041
	<i>Hyracotherium</i>	-26,7556	8,5226	,211	-63,168	9,657
	<i>Mesohippus</i>	-22,1200	7,9034	,407	-60,929	16,689
	<i>Anchitherium</i>	-12,6143	8,6728	,954	-49,011	23,782
<i>Plagiolophus</i>	<i>Propalaeotherium</i>	-26,6583	8,1117	,219	-64,270	10,953
	<i>Plagiolophus</i>	-14,8167	10,8498	,966	-56,186	26,552
	<i>Hyracotherium</i>	-11,9389	8,4529	,964	-47,960	24,082
	<i>Mesohippus</i>	-7,3033	7,8282	,999	-45,701	31,095
<i>Plagiolophus</i>	<i>Anchitherium</i>	2,2024	8,6044	1,000	-33,816	38,221
	<i>Propalaeotherium</i>	-11,8417	8,0385	,958	-49,041	25,358
	<i>Palaeotherium</i>	14,8167	10,8498	,966	-26,552	56,186

Tab.A7: Deskriptive Statistik für den gemeinsamen Eintrittswinkel aller Gattungen.

	n	Mittelwert	Median	Standard-abweichung	Minimum	Maximum	Spannweite	Interquartil-bereich
M1	46	63,9	64,3	8,0	39,1	87,4	48,3	8,4
M2	50	63,9	65,0	10,2	20,8	79,8	59,0	8,6
M3	45	63,7	66,2	15,0	25,0	93,6	68,6	14,3

Tab.A8: Deskriptive Statistik für den Neigungswinkel (in °).

<i>Hyracotherium</i>	n	Mittelwert	Median	Standard-abweichung	Minimum	Maximum	Spannweite	Interquartil-bereich
M1	9	19,0	19,6	2,8	14,7	23,9	9,2	4,1
M2	9	21,0	20,5	4,0	15,7	27,6	11,9	6,9
M3	9	23,6	21,8	6,0	16,0	32,1	16,1	11,8
<i>Propalaeotherium</i>								
M1	13	23,9	20,1	13,6	9,3	65,1	55,8	7,6
M2	14	26,7	25,4	14,4	14,0	71,6	57,6	10,8
M3	12	22,6	21,9	6,5	13,8	34,3	20,5	10,9
<i>Mesohippus</i>								
M1	7	18,8	17,9	4,7	13,5	27,7	14,2	6,1
M2	7	23,0	22,5	4,7	17,5	30,5	13,0	7,4
M3	5	29,3	27,7	5,7	22,1	36,6	14,5	10,4
<i>Anchitherium</i>								
M1	6	41,6	45,1	15,3	14,9	56,9	42,0	24,4
M2	7	42,5	41,9	14,7	23,7	61,3	37,6	32,9
M3	7	42,9	42,7	8,3	31,8	56,5	24,7	14,1
<i>Palaeotherium</i>								
M1	5	47,9	46,7	9,9	34,7	59,6	24,9	18,5
M2	6	60,2	57,2	8,6	49,9	71,1	21,2	16,6

M3	6	67,8	70,5	8,5	54,1	76,3	22,2	15,2
<i>Plagiolophus</i>								
M1	8	33,0	26,4	19,0	15,6	76,9	61,3	12,7
M2	8	43,1	40,1	9,6	35,5	63,6	28,1	11,0
M3	7	48,7	48,8	8,7	38,8	58,6	19,8	17,0

Tab.A9: Univariate Varianzanalyse und Post-hoc-Mehrfachvergleich (Tamhane-T2) für den Neigungswinkel.

Abhängige Variable	Gattung	Mittlere Differenz (I-J)	Standardfehler	Signifikanz	95%-Konfidenzintervall	
					Untergrenze	Obergrenze
<i>Hyracotherium</i>	<i>Mesohippus</i>	,2508	2,0005	1,000	-7,536	8,037
	<i>Anchitherium</i>	-22,5778	6,3123	,200	-54,566	9,410
	<i>Propalaeotherium</i>	-4,8470	3,8742	,981	-18,580	8,886
	<i>Palaeotherium</i>	-28,9378	4,5234	,033	-55,025	-2,850
	<i>Plagiolophus</i>	-13,9903	6,7823	,697	-42,909	14,928
<i>Mesohippus</i>	<i>Hyracotherium</i>	-,2508	2,0005	1,000	-8,037	7,536
	<i>Anchitherium</i>	-22,8286	6,4863	,181	-53,719	8,062
	<i>Propalaeotherium</i>	-5,0978	4,1517	,983	-19,308	9,112
	<i>Palaeotherium</i>	-29,1886	4,7632	,020	-53,163	-5,214
	<i>Plagiolophus</i>	-14,2411	6,9445	,688	-42,809	14,327
<i>Anchitherium</i>	<i>Hyracotherium</i>	22,5778	6,3123	,200	-9,410	54,566
	<i>Mesohippus</i>	22,8286	6,4863	,181	-8,062	53,719
	<i>Propalaeotherium</i>	17,7308	7,2856	,444	-11,178	46,640
	<i>Palaeotherium</i>	-6,3600	7,6506	1,000	-36,982	24,262
	<i>Plagiolophus</i>	8,5875	9,1689	,999	-24,820	41,995
<i>Propalaeotherium</i>	<i>Hyracotherium</i>	4,8470	3,8742	,981	-8,886	18,580
	<i>Mesohippus</i>	5,0978	4,1517	,983	-9,112	19,308
	<i>Anchitherium</i>	-17,7308	7,2856	,444	-46,640	11,178
	<i>Palaeotherium</i>	-24,0908	5,8048	,029	-46,159	-2,023
	<i>Plagiolophus</i>	-9,1433	7,6964	,989	-37,465	19,178
<i>Palaeotherium</i>	<i>Hyracotherium</i>	28,9378	4,5234	,033	2,850	55,025
	<i>Mesohippus</i>	29,1886	4,7632	,020	5,214	53,163
	<i>Anchitherium</i>	6,3600	7,6506	1,000	-24,262	36,982
	<i>Propalaeotherium</i>	24,0908	5,8048	,029	2,023	46,159
	<i>Plagiolophus</i>	14,9475	8,0427	,759	-15,053	44,948
<i>Plagiolophus</i>	<i>Hyracotherium</i>	13,9903	6,7823	,697	-14,928	42,909
	<i>Mesohippus</i>	14,2411	6,9445	,688	-14,327	42,809
	<i>Anchitherium</i>	-8,5875	9,1689	,999	-41,995	24,820
	<i>Propalaeotherium</i>	9,1433	7,6964	,989	-19,178	37,465
	<i>Palaeotherium</i>	-14,9475	8,0427	,759	-44,948	15,053
<i>Hyracotherium</i>	<i>Mesohippus</i>	-1,9746	2,2300	,999	-10,115	6,166
	<i>Anchitherium</i>	-21,4889	5,7087	,109	-46,746	3,769
	<i>Propalaeotherium</i>	-5,6460	4,0618	,952	-19,597	8,305
	<i>Palaeotherium</i>	-39,1722	3,7715	,000	-56,163	-22,182
	<i>Plagiolophus</i>	-22,1264	3,6412	,003	-36,393	-7,860
<i>Mesohippus</i>	<i>Hyracotherium</i>	1,9746	2,2300	,999	-6,166	10,115
	<i>Anchitherium</i>	-19,5143	5,8313	,162	-44,443	5,415
	<i>Propalaeotherium</i>	-3,6714	4,2324	,999	-17,997	10,654
	<i>Palaeotherium</i>	-37,1976	3,9547	,000	-53,862	-20,533
	<i>Plagiolophus</i>	-20,1518	3,8306	,005	-34,562	-5,742

Anchitherium	Hyracotherium	21,4889	5,7087	,109	-3,769	46,746
	Mesohippus	19,5143	5,8313	,162	-5,415	44,443
	Propalaeotherium	15,8429	6,7475	,433	-8,761	40,447
	Palaeotherium	-17,6833	6,5769	,294	-42,840	7,474
	Plagiolophus	-,6375	6,5030	1,000	-25,360	24,085
Propalaeotherium	Hyracotherium	5,6460	4,0618	,952	-8,305	19,597
	Mesohippus	3,6714	4,2324	,999	-10,654	17,997
	Anchitherium	-15,8429	6,7475	,433	-40,447	8,761
	Palaeotherium	-33,5262	5,2120	,000	-51,520	-15,533
	Plagiolophus	-16,4804	5,1185	,064	-33,552	,591
Palaeotherium	Hyracotherium	39,1722	3,7715	,000	22,182	56,163
	Mesohippus	37,1976	3,9547	,000	20,533	53,862
	Anchitherium	17,6833	6,5769	,294	-7,474	42,840
	Propalaeotherium	33,5262	5,2120	,000	15,533	51,520
	Plagiolophus	17,0458	4,8913	,070	-,923	35,015
Plagiolophus	Hyracotherium	22,1264	3,6412	,003	7,860	36,393
	Mesohippus	20,1518	3,8306	,005	5,742	34,562
	Anchitherium	,6375	6,5030	1,000	-24,085	25,360
	Propalaeotherium	16,4804	5,1185	,064	-,591	33,552
	Palaeotherium	-17,0458	4,8913	,070	-35,015	,923
Hyracotherium	Mesohippus	-5,6489	3,2260	,839	-18,443	7,145
	Anchitherium	-19,2889	3,7267	,005	-33,295	-5,283
	Propalaeotherium	,9944	2,7456	1,000	-8,247	10,236
	Palaeotherium	-44,2389	4,0160	,000	-60,526	-27,952
	Plagiolophus	-25,0460	3,8347	,001	-39,571	-10,521
Mesohippus	Hyracotherium	5,6489	3,2260	,839	-7,145	18,443
	Anchitherium	-13,6400	4,0397	,101	-29,043	1,763
	Propalaeotherium	6,6433	3,1573	,640	-5,942	19,229
	Palaeotherium	-38,5900	4,3080	,000	-55,778	-21,402
	Plagiolophus	-19,3971	4,1395	,013	-35,192	-3,602
Anchitherium	Hyracotherium	19,2889	3,7267	,005	5,283	33,295
	Mesohippus	13,6400	4,0397	,101	-1,763	29,043
	Propalaeotherium	20,2833	3,6675	,003	6,435	34,131
	Palaeotherium	-24,9500	4,6947	,004	-42,559	-7,341
	Plagiolophus	-5,7571	4,5407	,980	-22,272	10,758
Propalaeotherium	Hyracotherium	-,9944	2,7456	1,000	-10,236	8,247
	Mesohippus	-6,6433	3,1573	,640	-19,229	5,942
	Anchitherium	-20,2833	3,6675	,003	-34,131	-6,435
	Palaeotherium	-45,2333	3,9610	,000	-61,464	-29,003
	Plagiolophus	-26,0405	3,7772	,001	-40,428	-11,653
Palaeotherium	Hyracotherium	44,2389	4,0160	,000	27,952	60,526
	Mesohippus	38,5900	4,3080	,000	21,402	55,778
	Anchitherium	24,9500	4,6947	,004	7,341	42,559
	Propalaeotherium	45,2333	3,9610	,000	29,003	61,464
	Plagiolophus	19,1929	4,7809	,031	1,325	37,061
Plagiolophus	Hyracotherium	25,0460	3,8347	,001	10,521	39,571
	Mesohippus	19,3971	4,1395	,013	3,602	35,192
	Anchitherium	5,7571	4,5407	,980	-10,758	22,272
	Propalaeotherium	26,0405	3,7772	,001	11,653	40,428
	Palaeotherium	-19,1929	4,7809	,031	-37,061	-1,325

Tab.A10: Deskriptive Statistik für den Schneidkantenlängen-Index.

<i>Hyracotherium</i>	n	Mittelwert	Median	Standard- abweichung	Minimum	Maximum	Spannweite	Interquartil- bereich
M1	8	1,10	1,13	0,16	0,90	1,40	0,50	0,20
M2	8	1,19	1,23	0,22	0,90	1,50	0,60	0,40
M3	9	1,25	1,29	0,19	1,00	1,50	0,50	0,40
<i>Propalaeotherium</i>								
M1	13	1,26	1,31	0,24	0,90	1,70	0,80	0,40
M2	13	1,38	1,34	0,18	1,20	1,90	0,70	0,20
M3	11	1,39	1,36	0,17	1,10	1,70	0,60	0,30
<i>Mesohippus</i>								
M1	6	1,59	1,59	0,09	1,50	1,70	0,20	0,10
M2	7	1,67	1,61	0,10	1,60	1,80	0,30	0,20
M3	7	1,62	1,59	0,10	1,50	1,80	0,30	0,10
<i>Anchitherium</i>								
M1	6	1,75	1,73	0,07	1,70	1,90	0,20	0,10
M2	7	1,83	1,83	0,07	1,70	1,90	0,20	0,10
M3	7	1,72	1,71	0,07	1,60	1,80	0,20	0,10
<i>Palaeotherium</i>								
M1	7	1,46	1,50	0,13	1,20	1,60	0,40	0,20
M2	7	1,55	1,54	0,09	1,40	1,70	0,30	0,10
M3	8	1,50	1,46	0,13	1,40	1,80	0,40	0,20
<i>Plagiolophus</i>								
M1	9	1,36	1,36	0,11	1,20	1,60	0,40	0,20
M2	8	1,53	1,53	0,06	1,50	1,60	0,20	0,10
M3	8	1,43	1,41	0,08	1,40	1,60	0,30	0,10

Tab.A11: Univariate Varianzanalyse und Post-hoc-Mehrfachvergleich (Tamhane-T2) für den Schneidkantenlängen-Index.

Abhängige Variable	Gattung	Mittlere Differenz (I-J)	Standard- fehler	Signifikanz	95%-Konfidenzintervall	
					Untergrenze	Obergrenze
<i>Hyracotherium</i>	<i>Mesohippus</i>	-,4938	,0679	,000	-,745	-,242
	<i>Anchitherium</i>	-,6521	,0644	,000	-,897	-,407
	<i>Propalaeotherium</i>	-,1684	,0879	,669	-,463	,126
	<i>Palaeotherium</i>	-,3623	,0756	,005	-,633	-,092
	<i>Plagiolophus</i>	-,2693	,0690	,029	-,518	-,020
<i>Mesohippus</i>	<i>Hyracotherium</i>	,4938	,0679	,000	,242	,745
	<i>Anchitherium</i>	-,1583	,0464	,102	-,338	,021
	<i>Propalaeotherium</i>	,3254	,0758	,008	,067	,584
	<i>Palaeotherium</i>	,1314	,0610	,573	-,098	,360
	<i>Plagiolophus</i>	,2244	,0527	,015	,035	,414
<i>Anchitherium</i>	<i>Hyracotherium</i>	,6521	,0644	,000	,407	,897
	<i>Mesohippus</i>	,1583	,0464	,102	-,021	,338
	<i>Propalaeotherium</i>	,4837	,0726	,000	,233	,734
	<i>Palaeotherium</i>	,2898	,0570	,008	,069	,510
	<i>Plagiolophus</i>	,3828	,0480	,000	,211	,554
<i>Propalaeotherium</i>	<i>Hyracotherium</i>	,1684	,0879	,669	-,126	,463
	<i>Mesohippus</i>	-,3254	,0758	,008	-,584	-,067

	<i>Anchitherium</i>	-,4837	,0726	,000	-,734	-,233
	<i>Palaeotherium</i>	-,1940	,0827	,373	-,473	,085
	<i>Plagiolophus</i>	-,1009	,0768	,968	-,359	,157
Palaeotherium	<i>Hyracotherium</i>	,3623	,0756	,005	,092	,633
	<i>Mesohippus</i>	-,1314	,0610	,573	-,360	,098
	<i>Anchitherium</i>	-,2898	,0570	,008	-,510	-,069
	<i>Propalaeotherium</i>	,1940	,0827	,373	-,085	,473
	<i>Plagiolophus</i>	,0930	,0622	,927	-,133	,319
Plagiolophus	<i>Hyracotherium</i>	,2693	,0690	,029	,020	,518
	<i>Mesohippus</i>	-,2244	,0527	,015	-,414	-,035
	<i>Anchitherium</i>	-,3828	,0480	,000	-,554	-,211
	<i>Propalaeotherium</i>	,1009	,0768	,968	-,157	,359
	<i>Palaeotherium</i>	-,0930	,0622	,927	-,319	,133
Hyracotherium	<i>Mesohippus</i>	-,4843	,0857	,003	-,809	-,159
	<i>Anchitherium</i>	-,6414	,0813	,000	-,965	-,318
	<i>Propalaeotherium</i>	-,1862	,0922	,632	-,515	,142
	<i>Palaeotherium</i>	-,3600	,0835	,026	-,683	-,037
	<i>Plagiolophus</i>	-,3400	,0789	,040	-,666	-,014
Mesohippus	<i>Hyracotherium</i>	,4843	,0857	,003	,159	,809
	<i>Anchitherium</i>	-,1571	,0470	,096	-,333	,018
	<i>Propalaeotherium</i>	,2981	,0640	,003	,082	,514
	<i>Palaeotherium</i>	,1243	,0507	,377	-,061	,310
	<i>Plagiolophus</i>	,1443	,0428	,119	-,025	,314
Anchitherium	<i>Hyracotherium</i>	,6414	,0813	,000	,318	,965
	<i>Mesohippus</i>	,1571	,0470	,096	-,018	,333
	<i>Propalaeotherium</i>	,4553	,0581	,000	,258	,653
	<i>Palaeotherium</i>	,2814	,0430	,000	,124	,439
	<i>Plagiolophus</i>	,3014	,0331	,000	,178	,424
Propalaeotherium	<i>Hyracotherium</i>	,1862	,0922	,632	-,142	,515
	<i>Mesohippus</i>	-,2981	,0640	,003	-,514	-,082
	<i>Anchitherium</i>	-,4553	,0581	,000	-,653	-,258
	<i>Palaeotherium</i>	-,1738	,0611	,150	-,380	,032
	<i>Plagiolophus</i>	-,1538	,0547	,179	-,344	,036
Palaeotherium	<i>Hyracotherium</i>	,3600	,0835	,026	,037	,683
	<i>Mesohippus</i>	-,1243	,0507	,377	-,310	,061
	<i>Anchitherium</i>	-,2814	,0430	,000	-,439	-,124
	<i>Propalaeotherium</i>	,1738	,0611	,150	-,032	,380
	<i>Plagiolophus</i>	,0200	,0382	1,000	-,127	,167
Plagiolophus	<i>Hyracotherium</i>	,3400	,0789	,040	,014	,666
	<i>Mesohippus</i>	-,1443	,0428	,119	-,314	,025
	<i>Anchitherium</i>	-,3014	,0331	,000	-,424	-,178
	<i>Propalaeotherium</i>	,1538	,0547	,179	-,036	,344
	<i>Palaeotherium</i>	-,0200	,0382	1,000	-,167	,127
Hyracotherium	<i>Mesohippus</i>	-,3641	,0748	,005	-,633	-,095
	<i>Anchitherium</i>	-,4698	,0700	,001	-,731	-,208
	<i>Propalaeotherium</i>	-,1374	,0823	,838	-,419	,145
	<i>Palaeotherium</i>	-,2418	,0797	,124	-,521	,038
	<i>Plagiolophus</i>	-,1756	,0705	,366	-,437	,086
Mesohippus	<i>Hyracotherium</i>	,3641	,0748	,005	,095	,633
	<i>Anchitherium</i>	-,1057	,0472	,514	-,281	,070
	<i>Propalaeotherium</i>	,2268	,0641	,040	,007	,447
	<i>Palaeotherium</i>	,1223	,0607	,637	-,095	,340
	<i>Plagiolophus</i>	,1886	,0480	,031	,013	,364

Anchitherium	Hyracotherium	,4698	,0700	,001	,208	,731
	Mesohippus	,1057	,0472	,514	-,070	,281
	Propalaeotherium	,3325	,0584	,001	,129	,536
	Palaeotherium	,2280	,0547	,023	,025	,431
	Plagiolophus	,2943	,0402	,000	,151	,438
Propalaeotherium	Hyracotherium	,1374	,0823	,838	-,145	,419
	Mesohippus	-,2268	,0641	,040	-,447	-,007
	Anchitherium	-,3325	,0584	,001	-,536	-,129
	Palaeotherium	-,1044	,0698	,917	-,342	,133
	Plagiolophus	-,0382	,0590	1,000	-,243	,166
Palaeotherium	Hyracotherium	,2418	,0797	,124	-,038	,521
	Mesohippus	-,1223	,0607	,637	-,340	,095
	Anchitherium	-,2280	,0547	,023	-,431	-,025
	Propalaeotherium	,1044	,0698	,917	-,133	,342
	Plagiolophus	,0663	,0554	,988	-,137	,269
Plagiolophus	Hyracotherium	,1756	,0705	,366	-,086	,437
	Mesohippus	-,1886	,0480	,031	-,364	-,013
	Anchitherium	-,2943	,0402	,000	-,438	-,151
	Propalaeotherium	,0382	,0590	1,000	-,166	,243
	Palaeotherium	-,0663	,0554	,988	-,269	,137

Tab.A12: Deskriptive Statistik für die buccalen Facettenoberflächen (in mm²).

	buccale							
Phenacodus	Mittelwert	n	Median	Standard- abweichung	Minimum	Maximum	Spannweite	Interquartil- bereich
M1	57,3	3	57,4	0,9	56,4	58,1	1,7	-
M2	52,1	5	55,4	11,0	32,7	60,4	27,7	14,4
M3	36,1	3	40,7	9,3	25,4	42,3	16,9	-
Hyracotherium								
M1	57,0	6	58,3	5,7	47,2	63,8	16,6	8,2
M2	55,9	6	54,5	7,1	48,3	69,2	20,9	7,7
M3	56,3	6	55,3	13,4	37,3	76,6	39,3	21,1
Propalaeotherium								
M1	66,0	5	67,4	8,0	56,5	74,7	18,2	15,8
M2	62,7	12	61,7	4,4	57,2	70,5	13,3	7,4
M3	58,5	5	58,5	7,3	48,5	68,9	20,4	12,0
Mesohippus								
M1	69,1	3	71,5	10,6	57,6	78,4	20,8	-
M2	70,1	6	70,6	2,3	66,7	72,3	5,6	4,1
M3	64,2	3	63,4	4,0	60,6	68,5	7,9	-
Anchitherium								
M1	70,7	6	72,5	11,0	58,2	82,6	24,4	22,2
M2	71,3	8	69,5	8,1	60,9	82,7	21,8	14,4
M3	68,2	6	66,4	9,9	57,1	90,8	23,7	20,0
Palaeotherium								
M1	89,5	4	89,7	1,2	88,0	90,7	2,7	2,2
M2	89,8	7	89,4	1,3	87,7	92,0	4,3	1,3
M3	92,8	4	93,4	3,9	87,8	96,7	8,9	7,5
Plagiolophus								
M1	78,8	7	81,5	12,8	53,7	90,9	37,2	18,7
M2	81,2	8	80,0	5,9	75,1	91,2	16,1	10,6
M3	84,1	7	84,0	2,2	80,5	87,4	6,9	2,7

Tab.A13: Deskriptive Statistik für die linguale Facettenoberflächen (in mm²).

	linguale							
<i>Phenacodus</i>	Mittelwert	n	Median	Standard-abweichung	Minimum	Maximum	Spannweite	Interquartil-bereich
M1	29,3	3	28,0	4,7	25,4	34,5	9,1	-
M2	25,4	5	28,0	7,3	12,8	30,8	18,0	11,3
M3	49,1	3	50,6	5,0	43,6	53,2	9,6	-
<i>Hyracotherium</i>								
M1	27,2	6	28,1	5,2	18,8	33,1	14,3	9,1
M2	30,4	6	31,2	4,4	24,3	36,3	12,0	8,0
M3	25,0	6	24,5	4,0	20,1	30,2	10,1	8,0
<i>Propalaeotherium</i>								
M1	19,4	5	21,2	3,8	13,4	22,9	9,5	6,5
M2	23,7	12	22,0	6,6	13,0	34,1	21,1	12,0
M3	24,3	5	25,3	3,8	17,8	27,2	9,4	5,6
<i>Mesohippus</i>								
M1	22,9	3	23,3	10,2	12,6	32,9	20,3	-
M2	22,5	6	22,4	3,7	17,7	28,0	10,3	6,5
M3	23,2	3	21,4	5,9	18,4	29,7	11,3	-
<i>Anchitherium</i>								
M1	26,7	6	27,5	12,2	9,9	41,5	31,6	21,9
M2	25,5	8	27,2	7,4	13,9	34,2	20,3	12,8
M3	21,9	6	25,0	8,9	6,6	30,5	23,9	14,8
<i>Palaeotherium</i>								
M1	1,9	4	2,4	1,4	0,0	3,0	3,0	2,5
M2	1,8	7	1,3	1,1	0,6	3,4	2,8	2,4
M3	2,5	4	2,7	0,8	1,4	3,3	1,9	1,5
<i>Plagiolophus</i>								
M1	1,6	7	0,0	2,6	0,0	7,0	7,0	3,0
M2	3,5	8	3,6	2,6	0,0	7,0	7,0	5,1
M3	5,2	7	3,8	4,8	1,0	14,6	13,6	6,4

Tab.A14: Deskriptive Statistik für die zentralen Facettenoberflächen (in mm²).

	zentrale							
<i>Phenacodus</i>	Mittelwert	n	Median	Standard-abweichung	Minimum	Maximum	Spannweite	Interquartil-bereich
M1	13,3	3	14,6	5,5	7,3	18,1	10,8	-
M2	22,5	5	16,6	13,3	9,6	41,7	32,1	24,2
M3	14,7	3	14,1	9,0	6,1	24,1	18,0	-
<i>Hyracotherium</i>								
M1	15,8	6	13,9	6,9	7,1	26,0	18,9	12,1
M2	13,7	14	13,8	5,0	6,3	20,9	14,6	7,8
M3	18,6	6	20,2	10,8	1,7	32,1	30,4	18,3
<i>Propalaeotherium</i>								
M1	14,5	5	11,8	5,1	9,4	20,6	11,2	9,7
M2	13,6	12	12,2	6,1	3,3	21,5	18,2	10,4
M3	17,3	5	15,0	5,7	12,8	26,8	14,0	9,4
<i>Mesohippus</i>								
M1	8,0	3	9,1	2,3	5,3	9,6	4,3	-
M2	7,4	6	8,5	2,9	2,7	10,0	7,3	5,5
M3	12,6	3	13,2	2,6	9,7	14,9	5,2	-
<i>Anchitherium</i>								
M1	2,6	6	1,2	3,2	0,0	7,5	7,5	5,9
M2	3,2	8	3,0	2,6	0,0	8,7	8,7	2,6

M3	9,8	6	9,4	4,8	4,7	15,0	10,3	9,3
Palaeotherium								
M1	8,6	4	8,9	1,5	6,4	10,0	3,6	2,8
M2	8,4	7	8,6	1,0	7,1	10,1	3,0	1,7
M3	4,7	4	4,7	3,9	0,0	9,5	9,5	7,6
Plagiolophus								
M1	19,6	7	18,3	12,9	6,6	46,3	39,7	12,3
M2	15,3	8	17,6	6,3	4,9	23,2	18,3	10,0
M3	10,7	7	11,7	3,4	4,9	15,3	10,4	4,9

Tab.A15: Univariate Varianzanalyse und Post-hoc-Mehrfachvergleich (Tamhane-T2) für die Facettenoberflächen am M2.

	Abhängige Variable	Gattung	Mittlere Differenz (I-J)	Standardfehler	Signifikanz	95%-Konfidenzintervall	
						Untergrenze	Obergrenze
buccale Facettenoberflächen	Phenacodus	Hyracotherium	-3,8233	5,7201	1,000	-30,993	23,346
		Meshippus	-18,0067	5,0223	,352	-49,996	13,983
		Anchitherium	-19,2775	5,7095	,232	-46,130	7,575
		Propalaeotherium	-10,5983	5,0920	,884	-41,551	20,354
		Palaeotherium	-37,6971	4,9579	,031	-70,775	-4,620
		Plagiolophus	-29,1025	5,3505	,045	-57,546	-,659
	Hyracotherium	Phenacodus	3,8233	5,7201	1,000	-23,346	30,993
		Meshippus	-14,1833	3,0462	,069	-29,356	,989
		Anchitherium	-15,4542	4,0809	,056	-31,166	,257
		Propalaeotherium	-6,7750	3,1598	,779	-21,389	7,839
		Palaeotherium	-33,8738	2,9388	,001	-49,776	-17,971
		Plagiolophus	-25,2792	3,5615	,001	-39,768	-10,790
	Meshippus	Phenacodus	18,0067	5,0223	,352	-13,983	49,996
		Hyracotherium	14,1833	3,0462	,069	-,989	29,356
		Anchitherium	-1,2708	3,0262	1,000	-14,158	11,617
		Propalaeotherium	7,4083	1,5775	,005	1,732	13,085
		Palaeotherium	-19,6905	1,0681	,000	-24,417	-14,964
		Plagiolophus	-11,0958	2,2778	,015	-20,363	-1,828
	Anchitherium	Phenacodus	19,2775	5,7095	,232	-7,575	46,130
		Hyracotherium	15,4542	4,0809	,056	-,257	31,166
		Meshippus	1,2708	3,0262	1,000	-11,617	14,158
		Propalaeotherium	8,6792	3,1405	,353	-4,053	21,411
		Palaeotherium	-18,4196	2,9181	,007	-31,531	-5,308
		Plagiolophus	-9,8250	3,5445	,289	-23,172	3,522
	Propalaeotherium	Phenacodus	10,5983	5,0920	,884	-20,354	41,551
		Hyracotherium	6,7750	3,1598	,779	-7,839	21,389
		Meshippus	-7,4083	1,5775	,005	-13,085	-1,732
		Anchitherium	-8,6792	3,1405	,353	-21,411	4,053
		Palaeotherium	-27,0988	1,3585	,000	-32,102	-22,095
		Plagiolophus	-18,5042	2,4276	,000	-27,757	-9,251
	Palaeotherium	Phenacodus	37,6971	4,9579	,031	4,620	70,775
		Hyracotherium	33,8738	2,9388	,001	17,971	49,776
		Meshippus	19,6905	1,0681	,000	14,964	24,417
		Anchitherium	18,4196	2,9181	,007	5,308	31,531
		Propalaeotherium	27,0988	1,3585	,000	22,095	32,102
		Plagiolophus	8,5946	2,1321	,080	-,779	17,968
	Plagiolophus	Phenacodus	29,1025	5,3505	,045	,659	57,546
		Hyracotherium	25,2792	3,5615	,001	10,790	39,768
		Meshippus	11,0958	2,2778	,015	1,828	20,363

		<i>Anchitherium</i>	9,8250	3,5445	,289	-3,522	23,172
		<i>Propalaeotherium</i>	18,5042	2,4276	,000	9,251	27,757
		<i>Palaeotherium</i>	-8,5946	2,1321	,080	-17,968	,779
linguale Facetten- oberflächen	Phenacodus	<i>Hyracotherium</i>	-4,9300	3,7479	,996	-23,157	13,297
		<i>Mesohippus</i>	2,9367	3,6166	1,000	-15,787	21,660
		<i>Anchitherium</i>	-,1175	4,2047	1,000	-17,827	17,592
		<i>Propalaeotherium</i>	1,6867	3,8000	1,000	-16,005	19,378
		<i>Palaeotherium</i>	23,6057	3,3136	,037	1,787	45,425
		<i>Plagiolophus</i>	21,8825	3,4087	,038	1,477	42,288
	Hyracotherium	<i>Phenacodus</i>	4,9300	3,7479	,996	-13,297	23,157
		<i>Mesohippus</i>	7,8667	2,3542	,151	-1,687	17,420
		<i>Anchitherium</i>	4,8125	3,1845	,973	-7,468	17,093
		<i>Propalaeotherium</i>	6,6167	2,6272	,403	-3,025	16,258
		<i>Palaeotherium</i>	28,5357	1,8553	,000	18,830	38,241
		<i>Plagiolophus</i>	26,8125	2,0203	,000	17,787	35,838
	Mesohippus	<i>Phenacodus</i>	-2,9367	3,6166	1,000	-21,660	15,787
		<i>Hyracotherium</i>	-7,8667	2,3542	,151	-17,420	1,687
		<i>Anchitherium</i>	-3,0542	3,0289	1,000	-14,967	8,859
		<i>Propalaeotherium</i>	-1,2500	2,4362	1,000	-10,040	7,540
		<i>Palaeotherium</i>	20,6690	1,5734	,000	12,653	28,685
		<i>Plagiolophus</i>	18,9458	1,7649	,000	11,438	26,454
	Anchitherium	<i>Phenacodus</i>	,1175	4,2047	1,000	-17,592	17,827
		<i>Hyracotherium</i>	-4,8125	3,1845	,973	-17,093	7,468
		<i>Mesohippus</i>	3,0542	3,0289	1,000	-8,859	14,967
		<i>Propalaeotherium</i>	1,8042	3,2456	1,000	-10,181	13,789
		<i>Palaeotherium</i>	23,7232	2,6598	,001	11,744	35,702
		<i>Plagiolophus</i>	22,0000	2,7774	,001	10,277	33,723
	Propalaeotherium	<i>Phenacodus</i>	-1,6867	3,8000	1,000	-19,378	16,005
		<i>Hyracotherium</i>	-6,6167	2,6272	,403	-16,258	3,025
		<i>Mesohippus</i>	1,2500	2,4362	1,000	-7,540	10,040
		<i>Anchitherium</i>	-1,8042	3,2456	1,000	-13,789	10,181
		<i>Palaeotherium</i>	21,9190	1,9584	,000	14,454	29,384
		<i>Plagiolophus</i>	20,1958	2,1153	,000	12,536	27,856
	Palaeotherium	<i>Phenacodus</i>	-23,6057	3,3136	,037	-45,425	-1,787
		<i>Hyracotherium</i>	-28,5357	1,8553	,000	-38,241	-18,830
		<i>Mesohippus</i>	-20,6690	1,5734	,000	-28,685	-12,653
		<i>Anchitherium</i>	-23,7232	2,6598	,001	-35,702	-11,744
		<i>Propalaeotherium</i>	-21,9190	1,9584	,000	-29,384	-14,454
		<i>Plagiolophus</i>	-1,7232	1,0074	,929	-5,780	2,334
	Plagiolophus	<i>Phenacodus</i>	-21,8825	3,4087	,038	-42,288	-1,477
		<i>Hyracotherium</i>	-26,8125	2,0203	,000	-35,838	-17,787
		<i>Mesohippus</i>	-18,9458	1,7649	,000	-26,454	-11,438
		<i>Anchitherium</i>	-22,0000	2,7774	,001	-33,723	-10,277
		<i>Propalaeotherium</i>	-20,1958	2,1153	,000	-27,856	-12,536
		<i>Palaeotherium</i>	1,7232	1,0074	,929	-2,334	5,780
zentrale Facetten- oberflächen	Phenacodus	<i>Hyracotherium</i>	8,8367	6,2711	,994	-26,742	44,415
		<i>Mesohippus</i>	15,1033	6,0476	,741	-23,152	53,358
		<i>Anchitherium</i>	19,3700	5,9995	,471	-19,645	58,385
		<i>Propalaeotherium</i>	8,9033	6,1799	,993	-27,519	45,325
		<i>Palaeotherium</i>	14,1057	5,9407	,809	-25,966	54,177
		<i>Plagiolophus</i>	7,2325	6,3342	1,000	-27,688	42,153
	Hyracotherium	<i>Phenacodus</i>	-8,8367	6,2711	,994	-44,415	26,742
		<i>Mesohippus</i>	6,2667	2,3716	,466	-4,019	16,553
		<i>Anchitherium</i>	10,5333	2,2463	,045	,197	20,870
		<i>Propalaeotherium</i>	,0667	2,6912	1,000	-10,205	10,339
		<i>Palaeotherium</i>	5,2690	2,0842	,655	-5,906	16,444
		<i>Plagiolophus</i>	-1,6042	3,0288	1,000	-13,193	9,985
	Mesohippus	<i>Phenacodus</i>	-15,1033	6,0476	,741	-53,358	23,152

		<i>Hyracotherium</i>	-6,2667	2,3716	,466	-16,553	4,019
		<i>Anchitherium</i>	4,2667	1,5141	,316	-1,789	10,323
		<i>Propalaeotherium</i>	-6,2000	2,1188	,188	-13,811	1,411
		<i>Palaeotherium</i>	-,9976	1,2612	1,000	-7,263	5,268
		<i>Plagiolophus</i>	-7,8708	2,5338	,201	-17,934	2,192
	Anchitherium	<i>Phenacodus</i>	-19,3700	5,9995	,471	-58,385	19,645
		<i>Hyracotherium</i>	-10,5333	2,2463	,045	-20,870	-,197
		<i>Mesohippus</i>	-4,2667	1,5141	,316	-10,323	1,789
		<i>Propalaeotherium</i>	-10,4667	1,9775	,002	-17,566	-3,368
		<i>Palaeotherium</i>	-5,2643	1,0059	,010	-9,389	-1,140
		<i>Plagiolophus</i>	-12,1375	2,4169	,013	-22,070	-2,205
	Propalaeotherium	<i>Phenacodus</i>	-8,9033	6,1799	,993	-45,325	27,519
		<i>Hyracotherium</i>	-,0667	2,6912	1,000	-10,339	10,205
		<i>Mesohippus</i>	6,2000	2,1188	,188	-1,411	13,811
		<i>Anchitherium</i>	10,4667	1,9775	,002	3,368	17,566
		<i>Palaeotherium</i>	5,2024	1,7913	,242	-1,628	12,032
		<i>Plagiolophus</i>	-1,6708	2,8351	1,000	-12,021	8,679
	Palaeotherium	<i>Phenacodus</i>	-14,1057	5,9407	,809	-54,177	25,966
		<i>Hyracotherium</i>	-5,2690	2,0842	,655	-16,444	5,906
		<i>Mesohippus</i>	,9976	1,2612	1,000	-5,268	7,263
		<i>Anchitherium</i>	5,2643	1,0059	,010	1,140	9,389
		<i>Propalaeotherium</i>	-5,2024	1,7913	,242	-12,032	1,628
		<i>Plagiolophus</i>	-6,8732	2,2670	,313	-17,051	3,304
	Plagiolophus	<i>Phenacodus</i>	-7,2325	6,3342	1,000	-42,153	27,688
		<i>Hyracotherium</i>	1,6042	3,0288	1,000	-9,985	13,193
		<i>Mesohippus</i>	7,8708	2,5338	,201	-2,192	17,934
		<i>Anchitherium</i>	12,1375	2,4169	,013	2,205	22,070
		<i>Propalaeotherium</i>	1,6708	2,8351	1,000	-8,679	12,021
		<i>Palaeotherium</i>	6,8732	2,2670	,313	-3,304	17,051

Appendix2: Zusammenfassende Tabelle

Tab.A16: Zusammenfassende Tabelle für die Mediane der Messwerte zur Übersicht über die einzelnen Gattungen.

	<i>Phenacodus</i>	<i>Hyracotherium</i>	<i>Propalaeotherium</i>	<i>Mesohippus</i>	<i>Anchitherium</i>	<i>Palaeotherium</i>	<i>Plagiolophus</i>
EW M1 [°]	-	64,6	61,7	68,6	67,2	67,1	60,8
EW M2 [°]	-	68,0	62,0	67,4	74,6	61,6	67,4
EW M3 [°]	-	70,7	70,3	68,4	54,5	38,5	63,0
NW M1 [°]	-	19,6	20,1	17,9	45,1	46,7	26,4
NW M2 [°]	-	20,5	25,4	22,5	41,9	57,2	40,1
NW M3 [°]	-	21,8	21,9	27,7	42,7	70,5	48,8
SKL-Index M1	-	1,13	1,31	1,59	1,73	1,50	1,36
SKL-Index M2	-	1,23	1,34	1,61	1,83	1,54	1,53
SKL-Index M3	-	1,29	1,36	1,59	1,71	1,46	1,41
Fac.Oberfl. buccal M1 [mm ²]	57,4	58,3	67,4	71,5	72,5	89,7	81,5
Fac.Oberfl. buccal M2 [mm ²]	55,4	54,5	61,7	70,6	69,5	89,4	80
Fac.Oberfl. buccal M3 [mm ²]	40,7	55,3	58,5	63,4	66,4	93,4	84
Fac.Oberfl. lingual M1 [mm ²]	28,0	28,1	21,2	23,3	27,5	2,4	0,0
Fac.Oberfl. lingual M2 [mm ²]	28,0	31,2	22,0	22,4	27,2	1,3	3,6
Fac.Oberfl. lingual M3 [mm ²]	50,6	24,5	25,3	21,4	25,0	2,7	3,8
Fac.Oberfl. zentral M1 [mm ²]	14,6	13,9	11,8	9,1	1,2	8,9	18,3
Fac.Oberfl. zentral M2 [mm ²]	16,6	13,8	12,2	8,5	3	8,6	17,6
Fac.Oberfl. zentral M3 [mm ²]	14,1	20,2	15	13,2	9,4	4,7	11,7
Höhenmodell Höhe lingual	6	5	5	4	3,5	5	5
Höhenmodell Trennung lingual	4	3	2,5	2	2	3	3
Höhenmodell Höhe buccal	5	5	5	6	5	7	6,5
Höhenmodell Trennung buccal	4	4	4	4	4	6,5	5