

**Funktionsmorphologische Veränderungen
und
Funktionalitätserhaltung
in bunodonten, selenodonten und secodonten Gebissen**

Dissertation

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

vorgelegt von
Ulrike Anders
aus
Luckenwalde

Bonn 2011

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

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

2. Gutachter: Prof. Dr. Thomas Martin

Tag der Promotion: 25.11.2011

Erscheinungsjahr: 2011

Inhaltsverzeichnis

Abbildungsverzeichnis

Tabellenverzeichnis

Dank

Kurzzusammenfassung	1
Abstract.....	3
1 Einleitung	5
1.1. Zielstellung	11
2. Das Gebiss	12
2.1. Funktionelle Strukturen auf der okklusalen Oberfläche.....	12
2.1.1. Funktionalität von Schneidkanten und Scherkanten	12
2.1.2. Funktionalität von Höcker-Becken-Systemen.....	13
2.2. Mastikation	14
2.2.1. Kaubewegung	14
2.2.2. Facetten.....	15
2.3. Veränderungen der postcaninen Zahnreihe im Laufe des Lebens.....	16
2.3.1. Milchbezahnung und Zahnwechsel	16
2.3.2. Zahnabrieb	17
2.4. Altersbestimmung aufgrund von Zahndurchbruch und Zahnabrieb.....	18
3. Material.....	20
3.1. Sammlungsmaterialien	20
3.2. Untersuchungsbereich	20
4. Messungen	22
4.1. Messtechniken und Auswertungsprogramme.....	22
4.1.1. Oberflächenscanner	22
4.1.2. Polyworks	23
4.1.3. Occlusal Fingerprint Analyser (OFA).....	23
4.1.3.1. Okklusaler Kompass.....	23
4.1.4. Excel und Statistik.....	24
4.2. Oberflächenmessungen.....	25
4.2.1. Bezugsebene	25
4.2.2. Ausrichtung und Eichung der Zahnreihen.....	26
4.2.3. Längen- und Breitenmessungen	27
4.2.4. Höhenmessungen.....	27
4.2.5. Scherkanten	28
4.2.5.1. Bestimmung der Scherkantenzahl	28
4.2.5.2. Scherkantenlängenmessungen	29

4.2.6. Beckenstrukturen	30
4.2.7. Facetten.....	33
4.2.7.1. Facettennomenklatur	33
4.2.7.2. Facettenfläche	33
4.2.8. Winkelmessungen.....	34
4.2.9. Höhenprofile.....	34
5. Ergebnisse und Diskussion.....	36
5.1. Alterseinteilung	36
5.2. Zahndurchbruch und Zahnwechsel.....	38
5.3. Zahnreihenentwicklung über die Lebenszeit.....	44
5.3.1. Bunodonte Bezahnung.....	44
5.3.1.1. Funktionalitätsänderung im Einzelzahn	44
5.3.1.2. Funktionalitätsverschiebung auf der Zahnreihe	53
5.3.1.3 Vergleich der bunodonten Bezahnung von <i>Sus scrofa</i> und <i>Ursus spelaeus</i>	58
5.3.1.4. Entwicklungstendenzen aus der bunodonten Bezahnung heraus	61
5.3.2. Selenodonte Bezahnung	63
5.3.2.1. Effizienzentwicklung auf der postcaninen Zahnreihe im Laufe des Lebens.....	64
5.3.2.2. Hypsodontie zur Kompensation des Zahnverschleißes	66
5.3.2.3. Auswirkungen des Effizienzverlustes im Alter auf die Mastikation.....	69
5.3.3. Secodonten Bezahnung	74
5.3.3.1. Schneidkantenentwicklung	76
5.3.3.2. Scherfacettenentwicklung.....	78
5.3.3.3. Entwicklung der Höcker-Becken-Systeme und knochenbrechenden Strukturen	81
5.3.3.4. Effizienz und Effektivität der secodonten Bezahnungen	83
6. Zusammenfassung	85
7. Literaturverzeichnis	89
8. Appendix	101
8.1. Abkürzungsverzeichnis der Sammlungen	101
8.2. Materialliste	101
8.2.1. bunodonte Vertreter.....	101
8.2.1.1. <i>Sus scrofa</i>	101
8.2.1.2. <i>Ursus spelaeus</i>	101
8.2.2. selenodonte Vertreter.....	102
8.2.2.1. <i>Capreolus capreolus</i>	102
8.2.2.2. <i>Ovis</i> sp.	102
8.2.2.2.1. <i>Ovis aries</i>	102
8.2.2.2.2. <i>Ovis musimon</i>	103
8.2.2.2.3. <i>Ovis ammon</i>	103
8.2.2.2.4. <i>Ovis</i> sp.	103
8.2.2.3. <i>Camelus</i> sp.....	103
8.2.2.4. <i>Caenomeryx filholi</i>	104

8.2.2.5. <i>Syncerus caffer</i>	104
8.2.2.6. <i>Bos bonasus</i>	104
8.2.3. secodonten Arten	104
8.2.3.1. <i>Canis lupus</i>	104
8.2.3.2. <i>Crocuta spelaea</i>	104
8.3. t-Test Auswertungen der Messungen	106
8.3.1. <i>Sus scrofa</i>	106
8.3.2. <i>Capreolus capreolus</i>	107
8.3.3. <i>Ovis</i> sp.	108
8.3.4. <i>Camelus</i> sp.....	109
8.3.5. <i>Caenomeryx filholi</i>	109
8.3.6. <i>Crocuta spelaea</i>	109
8.3.7. <i>Canis lupus</i>	111
8.3.8. <i>Ursus spelaeus</i>	113
8.4. Wertetabellen.....	115
8.4.1. <i>Sus scrofa</i>	115
8.4.2. <i>Capreolus capreolus</i>	123
8.4.3. Scherkantenhäufigkeit und –Länge verschiedener selenodonten Arten.....	128
8.4.4. Funktionalitätsdauer des ersten Molaren in Cerviden und Boviden.....	132
8.4.5. <i>Crocuta spelaea</i>	134
8.4.6. <i>Canis lupus</i>	136
8.4.7. <i>Ursus spelaeus</i>	138

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1 Zahnhöckermorphologie der bunodonten Molaren bei <i>Sus scrofa</i> (THENIUS 1989).....	6
Abb. 2 Dritter unterer Molar von <i>Sus scrofa</i> (verändert nach RHOMBERG (1932); der rot markierte Bereich zeigt den Zuwachs an bunodonten Strukturen im Vergleich zum typisch vierhöckrigen bunodonten Grundmodell	7
Abb. 3 Zahnmorphologie der selenodonten Molaren von <i>Cervus</i> (THENIUS 1989)	8
Abb. 4 Scherkantenanzahl auf der selenodonten postcaninen Zahnreihe (p2-m3) am Beispiel von <i>Capreolus capreolus</i>	8
Abb. 5 Fleischschneideschere <i>Panthera leo</i> (P4/m1) (verändert nach THENIUS (1989))	9
Abb. 6 <i>Capreolus capreolus</i> (m2 inf. dex.). Der rote Pfeil zeigt die Bewegung des Zahnes während der Mastikation an, bei der die Nahrung erst über die führende („leading edge“) und dann über die hintere Kante („trailing edge“) gerieben wird. Das Dentinbecken wird zur hinteren Kante hin stärker ausgekolkt, da diese nicht durch Schmelz vor Abrasion geschützt wird.	13
Abb. 7 Zahnreihen der vermessenen Arten; A – bunodonten Arten oben <i>Sus scrofa</i> , unten <i>Ursus spelaeus</i> ; B – secodonte Arten oben <i>Canis lupus</i> , unten <i>Crocota spelaea</i> ; C – selenodonte Arten oben <i>Capreolus capreolus</i> , mittig <i>Ovis ammon</i> , unten <i>Caenomeryx filholi</i>	21
Abb. 8 Facettenkompass am Beispiel eines linken unteren ersten Molaren von <i>Homo sapiens</i> (verändert nach KULLMER et al. (2009); A – dreidimensionale Darstellung des Kompass mit Winkel und Ausrichtung der Vektoren, B – zweidimensionale Projektion des Kompass, welche die Ausrichtung der Vektoren anzeigt; die Länge der Vektoren gibt dabei die Winkelstellung, wobei gilt, je länger der Vektor, desto flacher steht die Facette zur Bezugsebene.....	24
Abb. 9 Beispiel des ersten Molaren von <i>Ursus spelaeus</i> : A – Darstellung des Kronen-Wurzel-Überganges; B - Erzeugung der Bezugsebene in Polyworks ; Maßstab 1 cm	25
Abb. 10 Ausrichtung der Zahnreihe in mesio-distale Richtung auf der x-y-Ebene am Beispiel einer Unterkieferzahnreihe von <i>Sus scrofa</i>	26
Abb. 11 Setzen der Schieber zur Ermittlung der Längen und Breiten der Zahnreihe am Beispiel einer Unterkieferzahnreihe von <i>Sus scrofa</i>	27
Abb. 12 Aufnahme der Scherkantenanzahl auf der postcaninen Zahnreihe selenodonter Arten; A – Schemabogen mit eingezeichneten Scherkanten auf den einzelnen Zahnpositionen, B – Winkelung zwischen den Scherkanten am Beispiel eines rechten unteren ersten Molaren von <i>Capreolus capreolus</i> , C – Markierte Scherkanten auf der rechten Unterkieferzahnreihe (p2-m3) von <i>Capreolus capreolus</i>	29
Abb. 13 Scherkantenmessungen in Polyworks auf den ersten Molaren der untersuchten Zahntypen (von links nach rechts: <i>Sus scrofa</i> , <i>Capreolus capreolus</i> , <i>Canis lupus</i>)	30
Abb. 14 Vermessene Beckenstrukturen auf der postcaninen Zahnreihe der Unterkiefer von <i>Sus scrofa</i> , <i>Ursus spelaeus</i> und <i>Canis lupus</i>	31
Abb. 15 In Polyworks erzeugte Becken am Beispiel von <i>Canis lupus</i> (rechter Unterkiefer)	32
Abb. 16 Facettennomenklatur der ersten unteren Molaren von <i>Sus scrofa</i> , <i>Capreolus capreolus</i> und <i>Canis lupus</i> (von links nach rechts) nach BUTLER (1952).....	33

Abb. 17 Beispiel zur Berechnung der Scherfacettenfläche am unteren ersten Molaren von <i>Canis lupus</i> in Polyworks.....	34
Abb. 18 Vergleichende Höhenprofile unterschiedlich stark abgekauter erster unterer Molaren von <i>Ursus spelaeus</i> . Farbskala in Millimeter. Maßstab: 1 cm.....	35
Abb. 19 A – funktionelle IDAS Stadien am Beispiel der bunodonten Zahnreihe von <i>Sus scrofa</i> (aus ANDERS et al. 2011). B – Unterteilung der dritten IDAS Phase in der Fleischschneideschere carnivorer Vertreter mit oftmals reduzierter Zahnformel (m1 von <i>Crocota spelaea</i>).	37
Abb. 20 Länge der Altersstadien IDAS 1 und 2 (Eintritt des ersten Molaren und vollständige permanente Bezahnung) aufgetragen gegen die maximale Lebensspanne für einige omnivore, herbivore und carnivore Arten. Die Einteilung der Arten in unterschiedliche ökologische Gruppen erfolgte auf der Grundlage ihrer Bevorzugten Nahrung (NOWAK 1991).....	40
Abb. 21 Abnutzungsschema eines Schweinemolaren (verändert nach ROLLET und CHIU (1994))	45
Abb. 22 Mesiale und distale Höckerfacetten auf der bunodonten Zahnoberfläche am Beispiel des linken unteren vierten Milchprämolaren (dp4) von <i>Sus scrofa</i> , als Zeichen eine hohen Bewegungsfreiheit des Kiefers beim Kauvorgang.....	45
Abb. 23 Kaubewegungszyklus von <i>Sus scrofa</i> ; A – schematische Darstellung der Kaubewegung des gesamten Kiefers in frontaler Ansicht, B – OFA Darstellung der Kaubewegung einer einzelnen Zahnposition (M2/m2)	46
Abb. 24 Darstellung der Kontaktflächen eines wenig abgekauten unteren ersten Molaren von <i>Sus scrofa</i> über den gesamten Kauzyklus hinweg. Die farbigen Markierungen geben den Zahn-Zahn-Kontakt zwischen Ober- und Unterkiefer von der Einfahrbewegung bis zur Kieferöffnung wieder.	47
Abb. 25 Darstellung der Kontaktflächen eines stark abgekauten unteren ersten Molaren von <i>Sus scrofa</i> über den gesamten Kauzyklus hinweg. Die farbigen Markierungen geben den Zahn-Zahn-Kontakt zwischen Ober- und Unterkiefer von der Einfahrbewegung bis zur Kieferöffnung wieder.	48
Abb. 26 Zur Untersuchung der Facettennutzung während der Mastikation und wie diese sich durch fortschreitende Abnutzung ändert, wurden mit der OFA Software Kausimulationen unterschiedlich stark abgenutzter Molaren von <i>Sus scrofa</i> durchgeführt. In der Grafik dargestellt sind die unteren zweiten Molaren mit zunehmender Abnutzung von links nach rechts. Von oben nach unten sind beispielhaft einzelne Momente der jeweiligen Kauphasen herausgegriffen worden, die die typische Facettennutzung der Phasen zeigen. Unterhalb der einzelnen Zähne sind in einem Facettenkompass die Richtung, sowie die Steilheit der Facetten abzulesen (KULLMER et al. 2009).	49
Abb. 27 Dargestellt ist die Gesamtfläche der genutzten Facetten während des Kauzyklus auf einem frisch durchbrochenen unteren ersten Molar von <i>Sus scrofa</i> (M7048). Die Gesamtfläche wird dabei durch einen Index repräsentiert (Gesamtfläche der Facetten/Gesamtfläche der Kaufläche des ersten Molaren), um zu Vergleichszwecken den Größenfaktor auszuschließen. Beispielhaft zeigen die zwei Zahnabbildungen die Facettennutzung auf der Zahnoberfläche zum Kieferschluss, beziehungsweise am Ende der zweiten Phase.	50
Abb. 28 Dargestellt ist die Gesamtfläche der genutzten Facetten während des Kauzyklus auf einem vergleichsweise wenig abgenutzten unteren ersten Molar von <i>Sus scrofa</i> (ZMH9334). Die Gesamtfläche wird dabei durch einen Index repräsentiert (Gesamtfläche der Facetten/Gesamtfläche der Kaufläche des ersten Molaren), um zu Vergleichszwecken den Größenfaktor auszuschließen.	

- Beispielhaft zeigen die zwei Zahnabbildungen die Facettennutzung auf der Zahnoberfläche zum Kieferschluss, beziehungsweise am Ende der zweiten Phase. 51
- Abb. 29** Dargestellt ist die Gesamtfläche der genutzten Facetten während des Kauzyklus auf einem vergleichsweise stark abgekauten unteren ersten Molar von *Sus scrofa* (ZMH9335). Die Gesamtfläche wird dabei durch einen Index repräsentiert (Gesamtfläche der Facetten/Gesamtfläche der Kaufläche des ersten Molaren), um zu Vergleichszwecken den Größenfaktor auszuschließen. Beispielhaft zeigen die zwei Zahnabbildungen die Facettennutzung auf der Zahnoberfläche zum Kieferschluss, beziehungsweise am Ende der zweiten Phase. 51
- Abb. 30** Dargestellt ist die Gesamtfläche der genutzten Facetten während des Kauzyklus auf einem fast komplett abgenutzten unteren ersten Molar von *Sus scrofa* (ZFMK29IX1916). Die Gesamtfläche wird dabei durch einen Index repräsentiert (Gesamtfläche der Facetten/Gesamtfläche der Kaufläche des ersten Molaren), um zu Vergleichszwecken den Größenfaktor auszuschließen. Beispielhaft zeigt die Zahnabbildung die Facettennutzung auf der Zahnoberfläche zum Kieferschluss. 52
- Abb. 31** Beispiele bunodonter Zahnreihen mit Funktionalitätsverschiebung auf der Zahnreihe (von oben nach unten: *Homo sapiens*, *Papio ursinus*; *Peccarichoerus* sp., *Gomphotherium angustidens*); das freigelegte Dentin wird von Schmelz umrandet, welcher Scherkanten bildet. 53
- Abb. 32** Höhenprofile unterschiedlich alter Zahnreihen von *Sus scrofa* mit Hinblick auf die Verschiebung der funktionell quetschenden und scherenden Bereiche 54
- Abb. 33** Entwicklung der Nutzungsfläche (Länge*Breite [p1-m3]) der postcaninen unteren Zahnreihe in *Sus scrofa* über die Lebenszeit hinweg (IDAS 1-5). Dieser Verlauf entspricht der oberen Zahnreihe, aufgrund dessen hier nur der Unterkiefer dargestellt ist. 55
- Abb. 34** Dargestellt ist die Scherkanten- und Beckenentwicklung auf der mandibulären Zahnreihe in unterschiedlichen funktionellen Zahnstadien (IDAS Stadien) bei *Sus scrofa*. Auch hier entsprechen sich die Darstellungen im Ober- und Unterkiefer, weshalb zur besseren Übersicht die Werte im Unterkiefer dargestellt werden. Die Werte geben dabei Indices wieder, um den Größenfaktor zu eliminieren. Der Index für die Scherkanten bildet sich dabei aus der Gesamtlänge der Scherkanten auf der postcaninen Zahnreihe geteilt durch die Länge der postcaninen Zahnreihe. Der Index der Beckenvolumen wird gebildet aus dem Gesamtvolumen der Becken auf der postcaninen Zahnreihe geteilt durch das Gesamtvolumen der postcaninen Zahnreihe. 57
- Abb. 35** Dargestellt sind die Dauer der ersten beiden IDAS Stadien 1 und 2 im Verhältnis zur gesamten Lebensdauer von *Sus scrofa* und verschiedenen Beispiellarten der Carnivora, die stellvertretend auch die Dauer des Zahnwechsels von *Ursus spelaeus* repräsentieren. 59
- Abb. 36** Vergleich der Freilegung der sekundären Oberfläche (Dentin in gelb dargestellt) zwischen *Sus scrofa* und *Ursus spelaeus* im Laufe der fortschreitenden Abnutzung der Zahnreihen. Es ist zu beobachten, dass das Dentin bei *Ursus spelaeus* erst beim Übergang zu IDAS 4 stärker aufgeschlossen wird, wogegen bei *Sus scrofa* schon im frühen IDAS 2 Dentinflächen freigelegt sind. 60
- Abb. 37** Ausprägung der funktionellen Fleischschneideschere in der Bezahnung von *Ursus spelaeus*. 61

Abb. 38 Zweiter und dritter unterer Molar von <i>Phacochoerus aethiopicus</i> . Der erste Molar, sowie die Prämolaren sind schon aus der Zahnreihe herausgeschoben worden.	61
Abb. 39 Scherkantenlänge aufgetragen gegen die Scherkantenanzahl auf der postcaninen Zahnreihe (p2-m3) im Unterkiefer bei Boviden ($R^2 = 0,8848$) und Cerviden ($R^2 = 0,9667$).	63
Abb. 40 Entwicklung der Nutzungsfläche (p2-m3) der Unterkieferzahnreihen von <i>Capreolus capreolus</i> über die Zeit. Der Verlauf der Kurve entspricht aufgrund der antagonistisch wirkenden Funktionalität des Kiefers der Entwicklung im Oberkiefer.	64
Abb. 41 Entwicklung der Scherkantenanzahl auf der postcaninen Zahnreihe verschiedener selenodonter Vertreter im Laufe der Zeit.	65
Abb. 42 Höhenprofile verschieden alter postcaniner Bezahnungen von <i>Capreolus capreolus</i> zur Darstellung von Scherkantenbildung und –Verlust auf der postcaninen Zahnreihe. In den Stadien IDAS 1 und 2 werden durch das Einrücken neuer Zahnpositionen immer wieder neue Scherkanten funktional. In den späten IDAS Stadien 4 und 5 zeigt sich der Verlust der Scherkanten durch den fortschreitenden Abrieb.	66
Abb. 43 Grafik übernommen aus (ANDERS et al. 2011). Dargestellt ist der prozentuelle Anteil der einzelnen Altersstadien (IDAS) bezogen auf die maximale Lebensspanne bei verschiedenen Cerviden und Boviden. Die dunklen vertikalen Balken geben dabei die durchschnittliche Lebenserwartung der einzelnen Arten wieder. Ein Stern zusammen mit stark schräggestellten Übergängen weist darauf hin, dass es für dieses Stadium in dieser Art keine Daten gibt.	67
Abb. 44 funktionelle Lebensdauer der ersten Molaren vom Durchbruch bis zum Verlust der inneren Schmelzstrukturen prozentual zur maximalen Lebenserwartung bei Boviden und Cerviden ($p = 0,002$)	68
Abb. 45 Vergleich brachydonter und hypsodonter Molaren am Beispiel von Cerviden (links) und Boviden (rechts). Die graphische Darstellung der Schmelzverteilung zeigt die tiefe Einschnidung innerhalb der Boviden, die im Laufe der Abnutzung zu Schmelzinseln führt.	68
Abb. 46 Kaubewegungsrichtungen in Cerviden und Boviden. Die zweiphasige Kaubewegung bei Cerviden zeigt durch die steil gestellten Scherkanten auf der buccalen Seite des Oberkiefers und der lingualen Seite des Unterkiefers eine Richtungsänderung des Inklinationswinkels. Das relativ flache Profil in den Zähnen der Boviden bestimmt eine einphasige Kaubewegung.	70
Abb. 47 Facettennutzung bei einem wenig abgekauten selenodonten unteren ersten Molaren während der Kaubewegung (<i>Capreolus capreolus</i> ZMH8582). Die Cerviden zeigen eine zweiphasige Kaubewegung, wobei in der ersten Phase vor allem die lingualen Facetten des Unterkiefers und dementsprechend die buccalen Facetten des Oberkiefers gegeneinander arbeiten. In der zweiten Phase scheren die Facetten der ersten Phase dann über die buccalen Facetten im Unterkiefer und lingualen Facetten im Oberkiefer.	71
Abb. 48 Facettennutzung bei einem stark abgekauten selenodonten unteren ersten Molaren während der Kaubewegung (<i>Capreolus capreolus</i> ZMH8517). Die abgeflachte Oberfläche bedingt nur noch eine einphasige Mastikationsbewegung. Dieses Stadium zeigt weiterhin den Verlust der inneren Schmelzkanten. Zahn-Zahn-Kontakt, und somit scherende Funktionalität, ist nur noch an der äußeren Schmelzumrandung des Zahnes möglich.	72

- Abb. 49** Verändert nach ANDERS et al. (2011). Dargestellt ist die prozentual zur maximalen Lebensspanne aufgetragene Dauer der einzelnen funktionellen Altersstadien (IDAS) in Beispiellarten für hypsodonte Bezahnungen. Die vertikalen schwarzen Balken zeigen dabei die mittlere Lebensdauer innerhalb der Arten an. Die Schrägstellung der Übergänge in den späten Stadien zeigt an, dass es aufgrund unterschiedlicher Abnutzungszustände Variationen in der Dauer dieser Stadien geben kann. Die Sterne zusammen mit den stark schräggestellt Übergängen weisen darauf hin, dass es für dieses Stadium in dieser Art keine Daten gibt. 73
- Abb. 50** Erster unterer Molar von *Crocuta spelaea* (hypercarnivor), *Canis lupus* (mesocarnivor) und *Ursus spelaeus* (hypocarnivor) (von links nach rechts) mit hervorgehobenen Scherkanten (rot gekennzeichnet)..... 75
- Abb. 51** Die Gesamtlänge der Scherkanten (Index Scherkantenlänge/Zahnlänge) auf dem ersten unteren Molaren von *Crocuta spelaea*, *Canis lupus* und *Ursus spelaeus* aufgetragen gegen das Alter. *Crocuta spelaea* zeigt aufgrund der reduzierten Zahnformel keine Ergebnisse für IDAS5. 77
- Abb. 52** Winkel der Scherkanten auf dem ersten unteren Molaren bei *Crocuta spelaea*, *Canis lupus* und *Ursus spelaeus* aufgetragen gegen das Alter. *Crocuta spelaea* zeigt aufgrund der reduzierten Zahnformel keine Ergebnisse für IDAS5..... 78
- Abb. 53** Scherfacettenfläche am ersten unteren Molaren bei *Crocuta spelaea*, *Canis lupus* und *Ursus spelaeus* aufgetragen gegen das Alter. *Crocuta spelaea* zeigt aufgrund der reduzierten Zahnformel keine Ergebnisse für IDAS5..... 79
- Abb. 54** Winkelstellung der Scherfacetten zur Bezugsebene bei *Crocuta spelaea*, *Canis lupus* und *Ursus spelaeus* aufgetragen gegen das Alter. *Crocuta spelaea* zeigt aufgrund der reduzierten Zahnformel keine Ergebnisse für IDAS5..... 80
- Abb. 55** Kauweg bei *Canis lupus*; A – wenig abgekaute Zahnreihe zu unterschiedlichen Schlüsselpunkten des Kauvorganges, B – stark abgekaute Zahnreihe zu unterschiedlichen Schlüsselpunkten des Kauvorganges, C – schematischer Vergleich des Kauweges (blau = wenig abgekaute Zahnreihe, rot = stark abgekaute Zahnreihe)..... 81
- Abb. 56** Beckenvolumina auf der Unterkieferzahnreihe (dp4/m1-m3) bei *Canis lupus* und *Ursus spelaeus* aufgetragen gegen die Zeit. Die linke y-Achse zeigt die Werte für *Canis lupus*, die rechte y-Achse zeigt die Werte für *Ursus spelaeus* 82
- Abb. 57** Darstellung der Facettenwinkel zur Bezugsebene im dritten und vierten inferioren Prämolaren bei *Crocuta spelaea* aufgetragen gegen die Zeit..... 83

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1 Zahnwechselreihenfolgen verschiedener Artiodactyla (erweitert nach SMITH (2000))	42
Tabelle 2 Zahnwechselreihenfolgen verschiedener Carnivora (erweitert nach SLAUGHTER et al. (1974))	43

Dank

Mein herzlichster Dank gilt der DFG für die finanzielle Förderung dieser Studie und den Mitgliedern der DFG Forschergruppe 771 für ihre Unterstützungen, Zusammenarbeit und Anregungen.

Vor allem möchte ich mich bei meinem Doktorvater Prof. Dr. Wighart von Koenigswald für ein stets offenes Ohr und die anregenden und inspirierenden Gespräche bedanken.

Mein besonderer Dank gilt im Weiteren den Instituten und Museen, welche mir bereitwillig und jederzeit ihr Material für die Untersuchungen zur Verfügung gestellt haben.

Mein größter Dank geht an meine Familie, die mich immer liebevoll und geduldig unterstützt haben.

Kurzzusammenfassung

Innerhalb der Mammalia haben sich verschiedenste Gebisstypen entwickelt. Die Ausbildung von scheren, schneidenden und quetschenden Oberflächenstrukturen auf der postcaninen Zahnreihe macht die Säugetierbezaehrung zu einem effizienten Werkzeug für die Zerkleinerung unterschiedlichster Nahrungskomponenten, um somit eine Energiegewinnung, mit möglichst geringem Aufwand zu gewährleisten. Die funktionellen Strukturen arbeiten dabei während der Masikation antagonistisch im Ober- und Unterkiefer, wobei Attrition und Abrasion einen steten Abrieb an Zahnmaterial bedingen. Gemeinsam mit Zahnwechsel und Zahndurchbruch unterliegt die Bezaehrung der Säugetiere im Laufe des Lebens somit ständigen Veränderungen der okklusalen Oberfläche. Inwieweit diese Veränderungen sich auf die Funktionalität und Effizienz des Gebisses auswirken, ist Gegenstand dieser Studie. Am Beispiel der drei morphologisch unterschiedlichen Zahntypen bunodont, selenodont und secodont, wird die Entwicklung der Scherkanten, Schneidkanten und Höcker-Becken-Systemen auf der okklusalen Oberfläche aufgezeigt, und somit der Funktionalitätsaufbau und die Funktionalitätserhaltung im Gebiss der Mammalia nachvollzogen.

Für die Ausbildung und Erhaltung eines funktionellen Gebisses ist der Zahnabrieb mit der Freilegung der sekundären Oberfläche essentiell. Aufgrund einer hohen Druck- und Bruchresistenz bedingen vor allem faserige und elastische Nahrungskomponenten eine effiziente Zerkleinerung durch Scherkräfte. Deshalb ist es speziell in den herbivoren und carnivoren Gebissen wichtig, scharfe Scher- und Schneidkanten auszubilden. Die Kantenschärfe ist dabei nicht von vornherein gegeben, sondern entwickelt sich mit dem ersten Einschleifen. In der selenodonten Bezaehrung führt der erste Einschleiff aufgrund einer relativ dünnen Schmelzoberfläche zu einer schnellen Freilegung der sekundären Oberfläche, was eine Verdoppelung der Scherkanten und somit eine enorme Effizienzsteigerung mit sich bringt. Die Schärfe der Kanten kann durch das stete Nachschleifen aufgrund von Attrition lange aufrechterhalten werden, wie man es vor allem in hypercarnivoren Vertretern der Carnivora beobachten kann. Auch in der bunodonten Bezaehrung spielt Attrition und Abrasion bei der Funktionalitätsbildung und -Erhaltung eine entscheidende Rolle. In vielen primitiveren bunodonten Formen wird aufgrund eines relativ dicken Schmelzes die primäre Oberfläche sehr lange aufrecht erhalten und somit einer starken Abnutzung entgegenwirkt. Dies verhindert eine Abflachung der Zahnhöcker und die quetschende Funktionalität von Höcker-Becken-

Systemen bleibt bestehen. Im Gegensatz dazu zeigen weiter entwickelte bunodonten Formen, dass eine relativ schnelle Freilegung der sekundären Oberfläche mit einer Funktionalitätssteigerung des Gebisses einhergehen kann. Neben den quetschenden Strukturen, werden durch die Schmelzberandungen der exponierten Dentinbecken auch scherende Elemente auf der Zahnoberfläche bereitgestellt, was eine Multifunktionalität begünstigt.

Für die Funktionalitäts- und Effizienzerhaltung im Alter ist des Weiteren die Dauer des Zahnwechsels von entscheidender Bedeutung. Ein relativ langsames Nachschieben der einzelnen postcaninen Zahnpositionen erlaubt eine sukzessive Abnutzung der Zahnreihe. Dadurch finden sich unterschiedlichen Abnutzungsstufen auf der postcaninen Bezahnung. In der bunodonten Zahnreihe beispielsweise arbeiten die wenig abgekauten Positionen quetschend und die weiter abgenutzten Zähne scherend, wobei es auch zu Überschneidungen dieser funktionellen Gebiete kommt. Mit fortschreitender Abnutzung verschieben sich diese Bereiche auf der postcaninen Zahnreihe von mesial nach distal, was die Erhaltung der Multifunktionalität über einen langen Zeitraum hinweg begünstigt. Auch in der selenodonten Bezahnung finden sich Anpassungen zur Etablierung eines langen Zahnwechsels. Vor allem in hypsodonten Bezahnungen können aufgrund der Abrasionsresistenz die Milchzähne länger funktional im Kiefer bestehen. Dadurch erfolgt der Einschliff der permanenten Zähne vergleichsweise spät, was die Lebensdauer der Bezahnung bis in die letzten Altersphasen ausdehnt. Somit wird ähnlich der bunodonten Bezahnung eine sukzessive Reduktion der okklusalen Oberfläche erreicht und die Funktionalität lange gewährleistet.

In den untersuchten Zahntypen zeigt sich somit, dass der Zahnabrieb nicht unbedingt nur den Verlust und Zerfall der okklusalen Oberfläche nach sich zieht, sondern entscheidend zur Ausbildung und Aufrechterhaltung der funktionalen Strukturen beiträgt. Zusammen mit Zahndurchbruch und Zahnwechsel wird somit in vielen Arten eine funktionelle und effiziente Zahnreihe über die gesamte Lebenszeit ermöglicht.

Abstract

In the mammalian species different tooth types have developed. Shearing, cutting and crushing elements on the occlusal surface allow the efficient fractioning of a great variation of food for energy requirement. Tooth exchange, tooth eruption and tooth wear caused by attrition and abrasion, lead to an alteration in the occlusal surface, what can affect the functionality of the whole tooth row. This study analyzes the functional preservation of shearing, cutting and crushing elements in bunodont, selenodont and secodont dentitions throughout the entire life time, to reflect the efficiency of the postcanine mammalian tooth row.

Tooth wear and the exposure of the secondary occlusal surface is essential for the formation and the retention of the functionality in the tooth row. Because of their crushing resistance, shearing forces are needed to chop fibrous or elastic soft food items. Therefore, sharp edges are established especially in herbivorous and carnivorous species. In the selenodont dentition the exposure of the secondary surface supports the duplication of shearing edges with an increase of the efficiency of the postcanine tooth row. Furthermore, attritional wear enables the self-sharpening progress of shearing edges during the whole life time, best shown in the carnassials of hyper carnivorous species. Also in the bunodont dentition wear is essential for the developing and preservation of a functional tooth row. The primary occlusal surface is kept for a long time in many primitive bunodont species to achieve the crushing cusps and basins. In contrast, some derived bunodont forms show an increased functionality with the exposure of the dentine. Enamel edges surrounding the dentine permit shearing functionality in the postcanine tooth row what leads to a multifunctional dentition with crushing and shearing elements.

In addition, a long lasting tooth exchange with a slow indentation of the single tooth positions benefits a successive wear in the postcanine tooth row. Therefore, teeth in different wear stages require shearing in the mesial part and crushing in the more distal part of the postcanine tooth row. During life time these functional areas move from mesial to distal on the occlusal surface and are kept until late age stages. In the selenodont dentitions, especially in hypsodont species, a long lasting tooth replacement is developed. The greater amount of tooth material enables the long consistency of the deciduous teeth, whereby the permanent teeth come into wear relatively late. That expands the functionality of the tooth row for a comparably long time.

In all tooth types, wear and tooth exchange are essential for the preservation of functionality in the tooth row. Therefore, tooth wear does not only imply the degeneration of teeth but allows the functionality of the dentition and offers the possibility of functional changes.

1 Einleitung

Das Gebiss der Säugetiere trägt entscheidend zur Energiegewinnung durch die Nahrungszerkleinerung bei. Die Morphologie der verschiedenen Zahntypen spiegelt dabei das bevorzugte Nahrungsspektrum wider und lässt Rückschlüsse auf das ökologische Umfeld zu. Die Bezahnung dient aber nicht ausschließlich der Nahrungsbeschaffung und –Zerkleinerung, sondern bestimmt aufgrund seiner Vielseitigkeit und Formenvielfalt auch viele soziale Aspekte des Individuums. So können beispielsweise die Incisiven, neben dem Ergreifen oder Abschneiden der Nahrung, auch für die Fellpflege und als zusätzliche Grabwerkzeuge eingesetzt werden (STARCK 1995), oder dienen den Jungtieren, wie in einigen Fledermausarten, zum Festhalten am Fell der Mutter während des Fluges (REEDER 1953). Die Caninen, die vor allem bei carnivoren Arten zum Halten und Töten der Beute eingesetzt werden, dienen in anderen Arten, wie beispielsweise dem Wildschwein, dem Zweck des Imponierens oder als Waffen (STARCK 1995).

Speziell zur Nahrungszerkleinerung ist vor allem der postcanine Zahnbereich mit den Prämolaren und Molaren etabliert worden. Durch quetschende, schneidende, scherende und reibende Strukturen auf der okklusalen Oberfläche wird sowohl pflanzliche, als auch tierische Nahrung schon im Mundbereich für die Verdauung aufbereitet (CROMPTON und HIEMAE 1969; STARCK 1995). Die Oberflächenvergrößerung bietet dabei den Verdauungsbakterien eine größere Angriffsfläche und erlaubt eine effiziente Verwertung der Nahrungskomponenten (CROMPTON und HIEMAE 1969; LUMSDEN und OSBORN 1977; HIEMAE und CROMPTON 1985; HERRING 1993; PRINZ und LUCAS 1997). Um eine hinreichende Aufspaltung zu gewährleisten, haben sich im Laufe der Evolution verschiedenste Gebisstypen innerhalb der Mammalia entwickelt, wobei die unterschiedlich prägnante Ausprägung von Scher-, Schneid- und Quetschelemente auf der okklusalen Oberfläche, die Nahrungspräferenzen widerspiegeln.

Die verschiedenen Molarentypen haben sich dabei aus einem Grundtypus heraus entwickelt, dem tribosphenischen Molar. Dieser zeichnet sich durch eine relativ einfache Zahnmorphologie aus, und ist bei den frühen fossilen Säugetieren, aber auch bei rezenten insektivoren Vertretern, wie Opossum, Maulwurf, Spitzhörnchen oder Spitzmäusen ausgeprägt (CROMPTON und HIEMAE 1969). Die oberen Molaren bilden eine Dreiecksform aus den Haupthöckern, Paracon, Metacon und Protocon. Diese umschließen das Trigonbecken. Die unteren Molaren bilden ein entsprechendes

Trigonid aus Paraconid, Protoconid und Metaconid, und zusätzlich noch ein distales Talonidbecken, welches von Hypoconid, Hypoconulid und Entoconid eingeschlossen wird (THENIUS 1989). Der tribosphenische Molar mit einerseits schierend-schneidenden Kanten und andererseits ineinandergreifenden quetschend-stechenden Höcker-Becken-Systeme bildet somit ein multifunktionales Werkzeug, das die Erschließung eines weiten Nahrungsspektrums erlaubt (CROMPTON und HIEMAE 1969).

Die basale Form des tribosphenischen Molaren bildet die Grundform, aus der sich im weiteren Verlauf der Evolution die verschiedensten Säugerbezahnungen ableiten lassen (CROMPTON und HIEMAE 1969; STARCK 1995). Spezialisierte Zahnmorphologien, einhergehend mit Neubildungen, Reduzierungen oder Verstärkungen der Oberflächenstrukturen, lassen sich vor allem auf die Anpassungen an unterschiedliche Nahrungstypen zurückführen (BUTLER 1971).

Eine relativ primitive abgeleitete Gebissform stellt die bunodonte Bezahnung dar. Der typische bunodonte Molar zeichnet sich durch seine vierhöckrige annähernd quadratische Form aus, mit den Haupthöckern Paracon, Metacon, Hypocon und Protocon im Oberkiefer, Protoconid, Hypoconid, Metaconid und Entoconid im Unterkiefer (THENIUS 1989) (Abb.1).

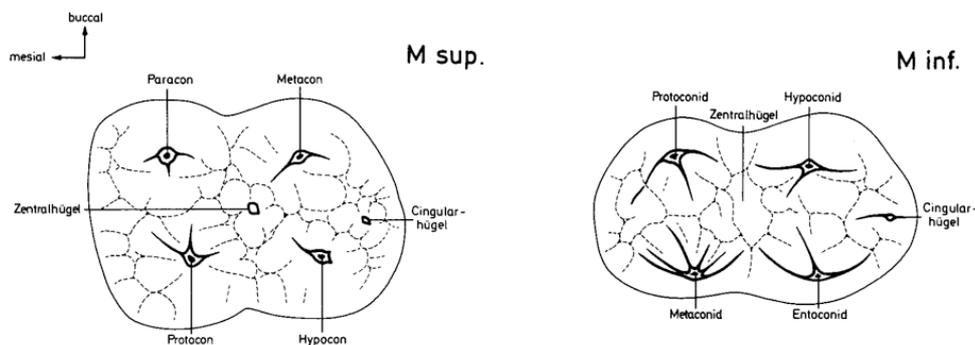


Abb. 1 Zahnhöckermorphologie der bunodonten Molaren bei *Sus scrofa* (THENIUS 1989)

Mit dem Zweck der Oberflächenvergrößerung kann es in einzelnen Zahnpositionen zu einer Vermehrung der Höckerstrukturen kommen, wie im Beispiel des unteren dritten Molaren von *Sus scrofa* (Abb.2). Häufig zeigt sich diese Vermehrung der Oberflächenstrukturen auch in der Milchbezahnung, wie im vierten unteren Milchprämolaren vieler Artiodactyla. Somit wird schon in den juvenilen Stadien eine effiziente, den späteren Molaren adäquate okklusale Oberfläche zur Nahrungszerkleinerung bereitgestellt.

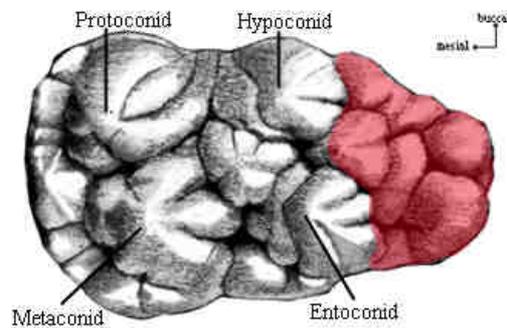


Abb. 2 Dritter unterer Molar von *Sus scrofa* (verändert nach RHOMBERG (1932)); der rot markierte Bereich zeigt den Zuwachs an bunodonten Strukturen im Vergleich zum typisch vierhöckrigen bunodonten Grundmodell

Die Reduzierung scherender Elemente auf der okklusalen Oberfläche und gleichzeitige Vermehrung abgerundeter Höcker bedingen ein ideales Mörser-Pastillen-System, um starke Druckkräfte auszuüben. Typisch für den bunodonten Zahntypen ist oftmals die lange Aufrechterhaltung der primären okklusale Oberfläche aufgrund eines relativ dicken Zahnschmelzes. Dies verhindert ein schnelles Abnutzen der Höcker und die Effizienz der Zahnreihe kann lange gewährleistet werden. Der bunodonte Zahntyp findet sich in verschiedensten Säugergruppen, wie Primaten, Ursiden, Suiden, aber auch einigen Rodentia, sowie einer Vielzahl früher fossiler Säugerarten. Aufgrund der überwiegend quetschenden Funktion wird die Entwicklung bunodonter Bezahnungen, wie sie auch in den frühen Artiodactyla nachgewiesen ist, vor allem mit einer frugivoren und omnivoren Ernährung verbunden (COLLISON und HOOKER 1987; WING und TIFFNEY 1987).

Mit der Abkühlung des Klimas zum Ende des Eozän und der Ausbreitung offener Waldlandschaften im Norden und Süden begannen die großen herbivoren Säuger, einen höheren Anteil an faseriger Nahrung aufzunehmen (LANGER 1987; JANIS 1989). Dies führte neben der Entwicklung eines komplexeren Magensystems (BODMER und WARD 2006) auch zu Anpassungen in der Bezahnung, wobei sich aus der relativ primitiven bunodonten Form der selenodonte Zahntyp herausbildete (LUMSDEN und OSBORN 1977). Dieser Zahntyp charakterisiert sich vor allem durch eine hohe Anzahl an Scherkanten, an denen hohe Scherkräfte auftreten können, die ein leichteres Zerreißen pflanzlicher Zellwände ermöglichen. Neben der Entwicklung von Graten, die die Höcker von mesial nach distal verbinden und auf der lingualen Seite halbmondförmig angeordnet sind, kam es auch zu einer Reduzierung der Schmelzdicke (LOOMIS 1925;

Einleitung

LUMSDEN und OSBORN 1977; THENIUS 1989). Dies erlaubt ein schnelles Freilegen der sekundären Oberfläche, was mit dem ersten Einschliff zu einer Verdoppelung der Scherkanten führt (LUMSDEN und OSBORN 1977; HOGUE und RAVOSA 2001; POPOWICS und HERRING 2006) (Abb.3). Mit dem Anschliff entsteht ein Schmelz-Dentin-Schmelz-Muster, wobei der härtere Schmelz etwas erhöht zum Dentin steht und somit eine Kante bildet, an der die größte Scherkraft ausgeübt werden kann (GREAVES 1973; OSBORN und LUMSDEN 1978; COSTA und GREAVES 1981).

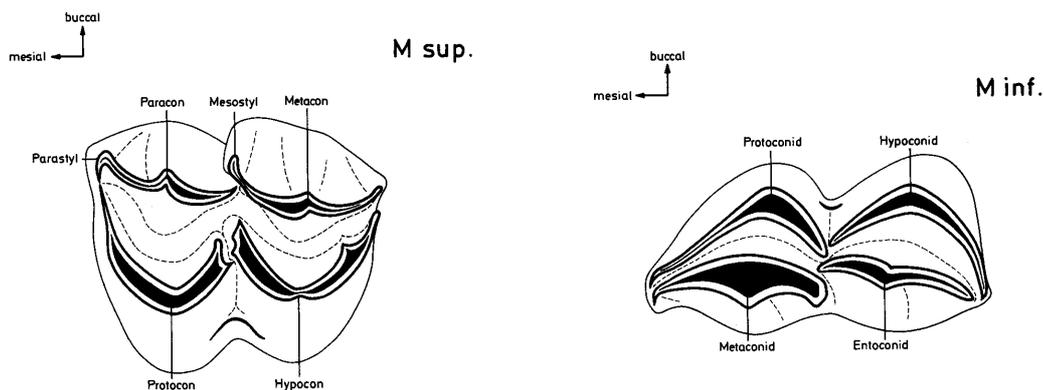


Abb. 3 Zahnmorphologie der selenodonten Molaren von *Cervus* (THENIUS 1989)

Um eine zusätzliche Vergrößerung der funktionell scherenden postcaninen Oberfläche zu erreichen, zeigt sich vor allem bei den rezenten selenodonten Artiodactyla eine Tendenz zur Molarisierung der Prämolaren. Dadurch stellt das postcanine selenodonte Gebiss eine regelrechte Scherbatterie dar (Abb.4).

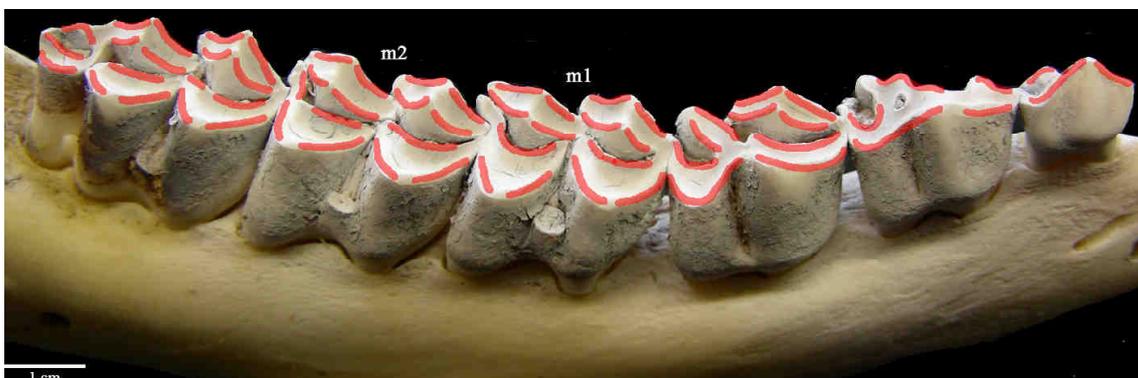


Abb. 4 Scherkantenanzahl auf der selenodonten postcaninen Zahnreihe (p2-m3) am Beispiel von *Capreolus capreolus*

Die Multifunktionalität des tribosphenischen Molaren ermöglichte aber auch die Entwicklung in andere Richtungen. So sind in der secodonten Bezahnung carnivorer Arten, anderes als beim bunodonten Typen, vor allem die Schneidkanten erweitert worden, was in vielen Gruppen mit einer gleichzeitigen Verringerung quetschender Höcker-Becken-Systeme einherging (CROMPTON und HIEMAE 1969). Weil gut verdauliches Muskelfleisch keiner starken Zerkleinerung unterzogen werden muss (CROMPTON und HIEMAE 1969), konzentriert sich die Morphologie dieser Zahntypen auf die Bildung weniger großer Schneidsysteme zur einfachen Portionierung der Nahrung (SAVAGE 1977). Die Fleischschneideschere findet sich in den meisten fleischfressenden Arten und bei den Carnivora, den fossilen Creodonta und Mesonychia gut entwickelt (VAN VALKENBURGH 1999). Der größte Unterschied zwischen diesen Gruppen liegt in der Position der Fleischschneideschere, wobei sie bei den Carnivora stets vom vierten oberen Prämolaren und ersten unteren Molaren gebildet wird (Abb.5), wohingegen die Creodonta bis zu drei schneidende Scheren auf den Molaren aufweisen können (THENIUS 1989; WANG und TEDFORD 2008). Neben den Creodonta und Carnivora entwickelten sich in Südamerika und Australien fleischfressende Marsupialia, die eine ähnliche Ausprägung schneidender Kanten im Gebiss zeigen (VAN VALKENBURGH 1999).

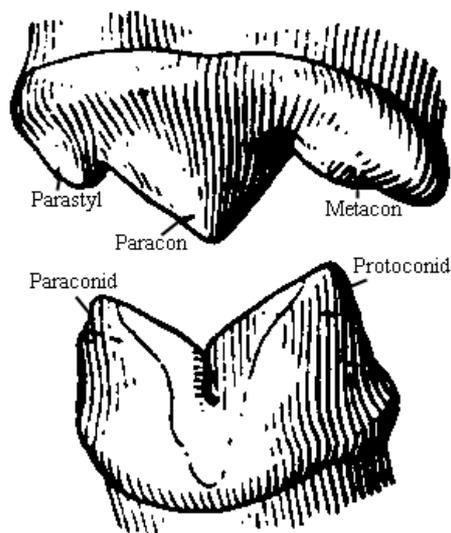


Abb. 5 Fleischschneideschere *Panthera leo* (P4/m1) (verändert nach THENIUS (1989))

Die Funktionsweise der Fleischschneideschere ist dabei immer gleich. Die v-förmigen Schneidkanten arbeiten während der Schließbewegung des Kiefers antagonistisch gegeneinander und bilden eine Art Schere, die Muskeln und Sehnen mit geringem

Kraftaufwand zerschneidet (CROMPTON und HIIEMAE 1969; WANG und TEDFORD 2008). Durch das punktuelle Aufeinandertreffen beim Schließen des Kiefers konzentriert sich die Kraft immer nur auf ein kleines Gebiet und kann so effizient schneidend wirken (CROMPTON und HIIEMAE 1969; POPOWICS und FORTELIUS 1997). Wie auch in der selenodonten Bezahnung werden die Schneidkanten der secodonten Zähne nur durch relativ dünnen Schmelz bedeckt. Dadurch wird durch beim ersten Einschleif der Kanten die sekundäre Oberfläche freigelegt und es bildet sich eine scharfe Schmelz-Dentin-Kante, die ihre scherende Wirkung aufgrund ständigen Nachschärfens über einen langen Zeitraum hinweg aufrecht erhält (MARKS und ERICKSON 1966; OSBORN und LUMSDEN 1978; MARTIN 1980).

1.1. Zielstellung

Die verschiedenen Zahntypen zeigen eine deutliche Konzentration der funktionellen okklusalen Oberfläche auf einerseits schneidende und scherende, andererseits quetschende Strukturen zur Zerkleinerung unterschiedlichster Nahrungsbestandteile. In Hinblick auf die Energiegewinnung ist es von entscheidender Bedeutung, die Funktionalität und Effizienz der Zahnreihe über das gesamte Leben hinweg aufrecht zu erhalten.

Die Ausbildung, Funktionalität und Abnutzung der einzelnen Zahnstrukturen spiegeln dabei die Effizienz der Zahnreihe wider. Inwieweit Zahndurchbruch, Zahnwechsel und Zahnabrieb die Funktionalität und Effizienz beeinflussen oder beeinträchtigen, wird innerhalb dieser Studie in verschiedenen Säugergebissen untersucht.

Dabei ergeben sich unterschiedliche Fragen die es zu beleuchten gilt:

1. Wie verändern sich die morphologischen Ausprägungen von Zerkleinerungsstrukturen, wie Schneidkanten, Scherkanten, Zahnhöckern und Zahnbecken, auf der okklusalen Oberfläche im Laufe der Lebenszeit?
2. Inwieweit nehmen diese Veränderungen Einfluss auf die Funktionalität und Effizienz der Zahnreihe?
3. Gibt es Mechanismen in den unterschiedlichen Zahntypen, die morphologischen Veränderungen der okklusalen Strukturen entgegenzuwirken, um die Funktion und Effizienz aufrecht zu erhalten?
4. Lassen sich gruppenspezifische Anpassungen in den unterschiedlichen Zahntypen beobachten, und inwieweit sind diese durch die verschiedenen Morphologien beeinflusst?

2. Das Gebiss

2.1. Funktionelle Strukturen auf der okklusalen Oberfläche

Die Funktionalität der Bezahnung in Bezug auf die Zerkleinerung der Nahrung bestimmt sich hauptsächlich aus der Ausbildung schneidender, reibender und quetschender Strukturen. Unabhängig vom Zahntyp lassen sich Scherkanten, Höcker und Becken in den meisten Säugergebissen nachweisen. Die Anordnung und Ausprägung der einzelnen Strukturen hängt dabei vorwiegend von den Materialeigenschaften der bevorzugten Nahrung, wie dem Härtegrad, ab (LUCAS 1979; ATKINS und MAI 1985).

2.1.1. Funktionalität von Schneidkanten und Scherkanten

Schneid- und Scherkanten dienen vor allem der Zerkleinerung von weicher und faseriger Nahrung mit hoher Resistenz gegenüber Druckkräften (HIEMÄE und CROMPTON 1985; JANIS 1990; POPOWICS und FORTELIUS 1997). Dazu zählen tierische Gewebe, wie Muskeln, Haut und Sehnen, aber auch faserhaltige Pflanzenbestandteile, wie Gräser, Blätter und Stängel. Der Hauptunterschied dieser beiden okklusalen Elemente liegt vor allem in ihrer Anordnung auf der Zahnoberfläche und der daraus resultierenden Krafteinwirkung auf die zu zerkleinernde Nahrung.

Schneidkanten, wie beispielsweise in der Fleischschneideschere carnivoren Arten, sind meist mesio-distal auf der Bezahnung ausgerichtet und arbeiten vor allem beim Schließen des Kiefers gegeneinander. Die punktuelle orthale Krafteinwirkung auf die Nahrung führt bei vergleichsweise geringem Kraftaufwand zum ersten Einreißen des Materials (LUCAS 1979; POPOWICS und FORTELIUS 1997). Beim weiteren Kieferschluss pflanzt sich der Bruch mit geringerem Kraftaufwand fort und es kommt zu einem glatten Schnitt mit nur einem Biss (HIEMÄE und CROMPTON 1985; POPOWICS und FORTELIUS 1997). Schneidkanten arbeiten am wirksamsten, wenn sie in möglichst geringem Abstand aneinander vorbei gleiten (HIEMÄE und CROMPTON 1985). Aufgrund der großen Kraft, die beim Zerschneiden benötigt wird, ist die Aufrechterhaltung einer scharfen Kante essentiell (POPOWICS und FORTELIUS 1997). In der Schärfung der Kanten spielt der Attritions-Abrasions-Quotient eine wichtige Rolle, wobei hohe Attrition die Aufrechterhaltung der Schärfe begünstigt, eine hohe Abrasion aber zur Verrundung der Kanten führt.

Im Gegensatz dazu arbeiten die Scherkanten der herbivoren Arten meist reibend während der transversalen Kieferbewegung gegeneinander (CROMPTON und HIEMAE

1969). Die Nahrung wird dabei beim Kieferschluss komprimiert und durch die dann einsetzende Seitwärtsbewegung starken Scherkräften ausgesetzt, die an den flach stehenden Kanten ihre größte Wirkung entfalten (OSBORN und LUMSDEN 1978). In der selenodonten Bezahnung wird die Nahrung erst über die führende Kante („leading edge“) geschert, die sich durch ihre Schärfe auszeichnet, und dann über die hintere Kante („trailing edge“), an der der Nahrungsbrei nochmals gerieben wird (GREAVES 1973; COSTA und GREAVES 1981) (Abb.6). Da die hintere Kante nicht wie die vordere durch Schmelz geschützt wird, kommt es an dieser zur Auskautung des Dentins. Dies ermöglicht die Bestimmung der Kaurichtung, da die Nahrung von der „leading edge“ hin zur „trailing edge“ über die Kaufläche geschoben wird (COSTA und GREAVES 1981). Diese Art der Scherkanten findet sich neben den selenodonten Artiodactyla auch in Perissodactyla und einigen Rodentia, sowohl bei brachydonten, als auch hypsodonten Arten (HIEMÄE und CROMPTON 1985; POPOWICS und FORTELIUS 1997). Auch die Proboscidea zeigen Scherkanten auf der Zahnoberfläche, welche aber aufgrund der von hinten nach vorne ausgeführten Kaubewegung, bucco-lingual ausgerichtet sind. Dies zeigt deutlich die meist senkrechte Stellung der Scherkanten in Bezug zur Kaurichtung.

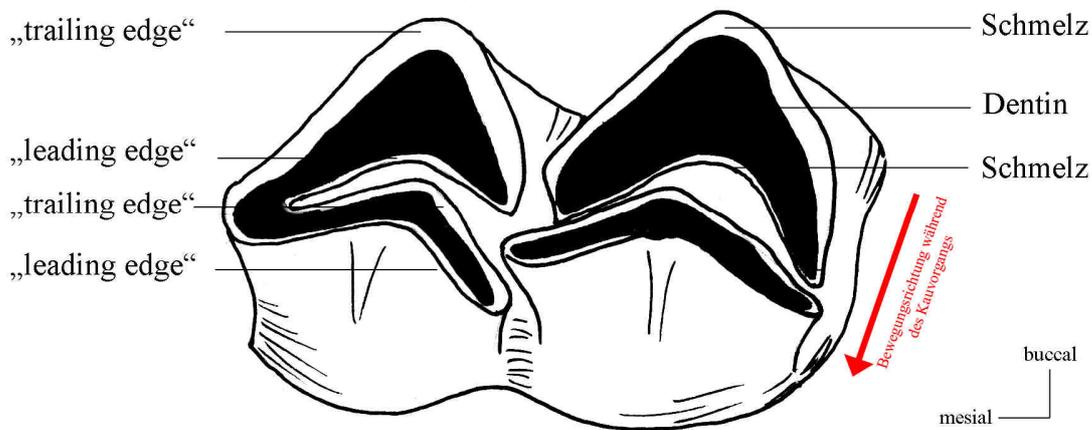


Abb. 6 *Capreolus capreolus* (m2 inf. dex.). Der rote Pfeil zeigt die Bewegung des Zahnes während der Mastikation an, bei der die Nahrung erst über die führende („leading edge“) und dann über die hintere Kante („trailing edge“) gerieben wird. Das Dentinbecken wird zur hinteren Kante hin stärker ausgekollt, da diese nicht durch Schmelz vor Abrasion geschützt wird.

2.1.2. Funktionalität von Höcker-Becken-Systemen

Höcker-Becken-Systeme dienen vor allem der Zerkleinerung weicher, aber auch harter und spröder Nahrung, wie Früchten und Nüssen (JANIS und FORTELIUS 1988). Dabei werden große Nahrungspartikel zwischen den Höckern der Ober- und

Unterkiefermolaren durch Kompressionskräfte zerbrochen, um sie auf eine adäquate Größe zu bringen (OSBORN und LUMSDEN 1978). Aufgrund ihrer Morphologie greifen die Höcker in die Becken der antagonistischen Zähne und bewirken durch einen optimalen Druckaufbau die Zerkleinerung der Nahrung bei vergleichsweise geringem Energieaufwand (LUCAS et al. 2004). Das Höcker-Becken-System dient gleichzeitig als Widerlager und verhindert, dass die Nahrungspartikel während der Zerkleinerung entweichen können (LUCAS 1979; SPEARS und CROMPTON 1996). Die entstehenden kleineren Nahrungspartikel werden durch quetschende Reibung in den Becken weiter zerkleinert (JANIS 1990).

2.2. Mastikation

2.2.1. Kaubewegung

Bei der Kaubewegung bewegen sich die Oberflächenstrukturen präzise gegeneinander und unterstützen eine hinreichende Kraftübertragung zur Zerkleinerung der Nahrungsbestandteile (CROMPTON und HIIEMAE 1969).

Die Mastikationsbewegung innerhalb der Säuger ist meist mehrphasig, und setzt sich im Allgemeinen aus orthalen und transversalen Bewegungselementen zusammen, die entsprechend der Nahrung und Morphologie unterschiedlich stark ausgeprägt sind (CROMPTON und HIIEMAE 1969; BUTLER 1971; KOENIGSWALD et al. 2010). So zeigen die carnivoren Arten eine eher orthale Bewegungsrichtung des Unterkiefers, wohingegen die laterale Komponente weitaus stärker bei den herbivoren Arten ausgeprägt ist, da im Gegensatz zu relativ leicht verdaulichem Muskelfleisch (EVANS et al. 2007), die vorwiegend faserigen und harten pflanzlichen Nahrungsbestandteile eine vollständige Zerkleinerung schon im Mundbereich durch wiederholte Kaubewegungen bedingen (STEVENS und HUME 1995).

Der Kauweg wird hauptsächlich von der Anordnung der funktionellen Strukturen auf der okklusalen Oberfläche bestimmt (CROMPTON und HIIEMAE 1969; GREAVES 1973). Eine orthale Bewegung unterstützt vorwiegend das Quetschen der Nahrung durch Höcker-Becken-Systeme, aber auch das Schneiden in carnivoren Arten. Die transversale Bewegung begünstigt wiederum das Scheren von harter abrasiver pflanzlicher Nahrung, wie beispielsweise in der selenodonten Bezahnung vieler Artiodactyla.

Altersbedingte Abnutzungen der Zähne können die Mastikation beeinflussen, wie der Abfall der Kau-effizienz (30 – 40% in abgenutzten Bezahnungen) in einer Studie bei *Homo sapiens* zeigt (NAGAO 1992). Weiterhin kann davon ausgegangen werden, dass mit zunehmender Abnutzung der gesamte Mastikationsapparat seine Funktion verändert, wie eine deutliche Zunahme der lateralen Kaukomponente im Alter beim Menschen zeigt (AHLGREN 1976). Damit wird klar, wie wichtig es ist, vor allem bei spezialisierten Arten, die Morphologie des Gebisses so lange wie möglich aufrecht zu erhalten, um eine effiziente Zerkleinerung zu gewährleisten. Bei Tieren mit einem breiten Nahrungsspektrum, wie beispielsweise bunodonten Arten, kann die Abnutzung der Zähne zu einem Strategiewechsel in der Nahrungszerkleinerung führen, welcher den Verlust der okklusalen Oberfläche teilweise ausgleicht (OSBORN und LUMSDEN 1978). Dennoch zieht ein erhöhter Verlust der okklusalen Oberfläche in den meisten Fällen auch immer einen Effizienzverlust nach sich, der sich negativ auf die Energiegewinnung auswirken kann.

2.2.2. Facetten

Durch die Kaubewegung und die antagonistisch arbeitenden Zähne des Ober- und Unterkiefers bilden sich auf der okklusalen Oberfläche Facetten, die zur Beschreibung der Zahnabnutzung herangezogen werden können. Dabei liefern sie vor allem Informationen über den Zusammenhang zwischen Struktur und Funktion (BUTLER 1952; MILLS 1955; BUTLER 1973; GREAVES 1973; KAY und HIEMAE 1974; KAY 1977; RENSBERGER 1978; GORDON 1984). Schleifspuren und Striationen auf den Facetten können zur Beschreibung der Kaubewegung dienen (GRINE und KAY 1988; KOENIGSWALD et al. 2010) und lassen mittels Microwear-Analysen Rückschlüsse auf Nahrungspräferenzen zu (RENSBERGER 1978; WALKER et al. 1978; WALKER 1980; GORDON 1982; TEAFORD und WALKER 1984; VAN VALKENBURGH et al. 1990; FORTELIUS und SOLOUNIAS 2000). Zusammen mit weiteren Methoden, wie Mesowear-Analysen, können somit Erkenntnisse zur Rekonstruktion ökologischer Zusammenhänge gewonnen werden (FORTELIUS und SOLOUNIAS 2000; KAISER et al. 2000; FRANZ-ODENDAAL et al. 2003; KAISER und FORTELIUS 2003; KAISER und CROITOR 2004; MIHLBACHER und SOLOUNIAS 2006; KAISER und RÖSSNER 2007; SCHULZ et al. 2007; SEMPREBON und RIVALS 2007; RIVALS et al. 2008). Ausrichtung und Abflachungsgrad der Facetten, sowie deren Veränderungen im Laufe der Zeit,

lassen Rückschlüsse auf Änderungen der Kaubewegungen, sowie der Funktionalität zu, was eine Beurteilung der Effizienz des Gebisses über die Lebenszeit hinweg erlaubt.

Facetten sind sowohl an Schneid- und Scherkanten, als auch in den Beckenstrukturen ausgeprägt. Sie werden grundsätzlich durch Attrition und Abrasion gebildet (BUTLER 1971; BUTLER 1973; ADDY und SHELLIS 2006). Attritionsfacetten entstehen vor allem durch Zahn-Zahn-Kontakt und zeigen eine typische spiegelnde, meist flache Oberfläche (BUTLER 1973). Sie sind vorwiegend auf dem Schmelz ausgeprägt und deren Berandung bildet Schmelzkanten, die als Scher- und Schneidkanten in Funktion treten. Im Gegensatz dazu entstehen Abrasionsfacetten überwiegend durch Zahn-Nahrungskontakt und finden sich meist in Zahnbecken oder auf Dentinflächen (BUTLER 1971). Dennoch zeigt sich zwischen den beiden Facettenarten ein fließender Übergang, da sowohl Nahrung über Attritionsflächen reiben kann, als auch Zahn-Zahn-Kontakt auf Abrasionsflächen zustande kommen kann.

2.3. Veränderungen der postcaninen Zahnreihe im Laufe des Lebens

Die Effizienz der postcaninen Zahnreihe bedingt sich vorwiegend durch eine lange Stabilität von Nahrungszerkleinernden Oberflächenstrukturen. Diese Stabilität sieht sich aber im Laufe des individuellen Lebens unterschiedlichen Einflüssen wie Zahndurchbruch, Zahnwechsel und Zahnabrieb ausgesetzt.

2.3.1. Milchbezzahnung und Zahnwechsel

Das Gebiss der Mammalia zeichnet sich durch meist zwei Zahngenerationen aus (THENIUS 1989). Die erste Generation bildet die Milchbezzahnung, welche mit zunehmendem Alter durch die permanente Bezzahnung ersetzt wird. Dabei weisen lediglich Incisiven, Caninen und Prämolaren Milchvorläufer auf, wohingegen die Molaren, die meist sehr spät in die Zahnreihe eintreten, nur durch eine Generation vertreten sind. Ausnahmen innerhalb der Mammalia, bezogen auf den Zahnwechsel, stellen die meisten Marsupialia dar, bei denen nur ein Prämolare gewechselt wird, wobei die anderen Zahnpositionen mit nur einer Generation in der Bezzahnung verbleiben (THENIUS 1989; CIFELLI und MUIZON 1998; NIEVELT und SMITH 2005).

Zahndurchbruch und Zahnwechsel beeinflussen die Effizienz des Gebisses in der Zeit von der Geburt bis zur vollständigen Ausbildung der permanenten Bezzahnung. Aufgrund der ständig variierenden Zahnanzahl verändert sich die postcanine okklusale

Oberfläche mehrmals. Der typische Zahnwechsel innerhalb der Mammalia zeichnet sich dadurch aus, dass die Milchzähne durch das Nachschieben der permanenten Zähne von unten aus der Alveole gedrückt werden und herausfallen. Der permanente Zahn kann dann vollständig in die Zahnreihe einrücken. Der Zeitpunkt des Zahnwechsels der einzelnen Zahnpositionen kann dabei je nach Taxa variieren (SMITH 2000). Dies ergibt sich einerseits aus der Kiefergröße, da Zahnpositionen wie die Molaren erst einrücken können, wenn genügend Platz vorhanden ist. Andererseits bedingen verschiedene Milch Zahnpositionen eine lange Verweildauer innerhalb der Zahnreihe, da diese in vielen Säugerarten die funktionellen Vorläufer der permanenten Molaren bilden.

Die Variationen in der Dauer des Zahnwechsels innerhalb der Mammalia lässt sich in vielen Fällen mit der Lebensweise korrelieren (HABERMEHL 1975; FORTELIUS 1985; HABERMEHL 1985; SMITH 2000; ASHER und LEHMANN 2008). Arten mit relativ kurzer Lebenserwartung müssen ihren Zahnwechsel schnell vollziehen, um somit frühzeitig volle Funktionalität zu erlangen. So besitzen viele Arten der Myomorpha und Caviomorpha schon direkt nach der Geburt voll ausgebildete und funktionsfähige Molaren, wie beispielsweise die Meerschweinchen (*Cavia cobaya*) (HARMAN und SMITH 1936). Im Gegensatz dazu dauert der Zahnwechsel in Arten mit einer hohen Lebenserwartung oftmals solange an, dass er bis ins fortpflanzungsfähige Altersstadium andauert (HABERMEHL 1975; HABERMEHL 1985). Diese Verlängerung des Zahnwechsels ist in einigen Arten, wie den rezenten Proboscidea, in einen horizontalen Zahnwechsel übergegangen, bei dem ein Einrücken der Zähne über die gesamte Lebenszeit hinweg erfolgt, was zu einem steten Nachschub an funktionellen Oberflächen führt (ASHER und LEHMANN 2008).

2.3.2. Zahnabrieb

Mit zunehmendem Alter und Abrieb verlieren die Zähne ihre funktionellen Strukturen auf der Zahnoberfläche (BUTLER 1971; FORTELIUS 1985). Inwieweit der Verlust der okklusalen Zahnoberfläche einen limitierenden Faktor der Lebensspanne darstellt (FLOWER 1931; HUXLEY 1953; KURTÉN 1953), hängt dabei von der verbliebenen Funktionalität und Effizienz der gesamten Zahnreihe ab (JANIS und FORTELIUS 1988).

Geht die Abnutzung der Zahnreihe so weit, dass die Nahrung nicht mehr genügend zerkleinert werden kann, und somit der Energiehaushalt nicht gedeckt ist, kann man von einem vollständigen Effizienzverlust des Gebisses sprechen.

Die Abnutzungsrate wird durch verschiedene Faktoren, wie der Resistenz gegenüber abrasiver Nahrung oder der Verhinderung von Zahnschmelzbruch, bestimmt. Insbesondere die Anordnung der Schmelzprismen kann dabei entscheidend zur Bruchsicherheit beitragen, da Risse der Richtung der Prismen folgen und somit schneller aufgehalten werden, sobald sie auf eine im großen Winkel verlaufende Prismenebene treffen (KOENIGSWALD und PFRETZSCHNER 1987).

In Arten mit relativ dünnem Schmelz zeigt sich eine vergleichsweise hohe Abnutzungsrate. Dieser wird vor allem durch die Bereitstellung von mehr Zahnmaterial mit der Entwicklung hypsodonter Zähne entgegengewirkt. Gleichzeitig ermöglichen hochkronige Zähne abrasivere Nahrung aufzuschließen, und somit ein größeres Habitatsspektrum zu erschließen (VAN VALEN 1960; MAGLIO 1972; RENSBERGER 1975; FORTELIUS 1985).

2.4. Altersbestimmung aufgrund von Zahndurchbruch und Zahnabrieb

Oftmals ist eine individuelle Alterseinteilung fossiler und rezenter Mammalia in Hinblick auf ökologische Fragestellungen von essentieller Bedeutung. Vor allem im Bereich der rezenten Populationsforschung bezogen auf Sterblichkeitsrate, Lebenserwartung oder Altersstrukturen, aber auch bei der Bestimmung des Alters von einzelnen Fossilien für paläoökologische Rekonstruktionen, ist eine Alterseinteilung unumgänglich (SEVERINGHAUS 1949; RAUSCH 1961; LOWE 1967; SMITH 1992; GEE et al. 2002).

Auch die Erfassung von Veränderungen auf der okklusalen Oberfläche über die Lebenszeit hinweg bedingt die Erstellung eines Systems zur Einteilung der unterschiedlichen Entwicklungsphasen. Zahndurchbruch, Zahnwechsel und Zahnabrieb sind dabei gute Indikatoren zur individuellen Altersbestimmung bei Säugetieren (GUSTAFSON 1950; NOSTRAND und STEPHENSON 1964; WEAVER et al. 1966; LOWE 1967; MATSCHKE 1967; WEAVER et al. 1969; GODDARD 1970; HABERMEHL 1975; BIVIN und MC CLURE 1976; FORTELIUS 1985; HABERMEHL 1985; ROLETT und CHIU 1994; WITTEMANN 2004; LOUGUET 2006; MAGNELL und CARTER 2007; GREENFIELD und ARNOLD 2008; MUNRO et al. 2009; KELLEY und SCHWARTZ 2010). Um aber einen artübergreifenden Vergleich der Oberflächenveränderungen zu gewährleisten, die sich hauptsächlich auf funktionelle Gebissstadien beziehen, ist es wichtig, eine Alterseinteilung unabhängig vom biologischen Alter eines Individuums heranzuziehen.

Deshalb wurde für diese Arbeit das IDAS System (Individual dental age stages) entwickelt, welches vor allem funktionelle Stadien der Zahnreihe definiert (ANDERS et al. 2011). Einflüsse, wie unterschiedliche Nahrungsbeschaffenheit innerhalb einer Art aufgrund verschiedener Lebensräume, lassen sich somit ausschließen. Biologische und ökologische, artspezifische Eigenschaften können dennoch mit den funktionellen Altersstadien korreliert werden, wodurch eine individuelle Entwicklung der Zahnreihe Aussagen zur Erhaltung der Funktionalität zulässt. Die Einteilung mit dem IDAS System kann neben dem Vergleich funktioneller Stadien auch zu ökologischen Betrachtungen von rezenten und fossilen Gemeinschaften dienen, wodurch dieses System ein brauchbares Werkzeug bei paläontologischen Studien ohne rezente Vergleichsgruppen wird. Eine genauere Beschreibung der einzelnen Stadien folgt in Kapitel 5.1.

3. Material

3.1. Sammlungsmaterialien

Mit der Prämisse, möglichst ganze postcanine Zahnreihen in die Untersuchungen aufzunehmen, wurden die verwendeten Arten aufgrund ihrer Verfügbarkeit und Vollständigkeit ausgesucht. Daraus ergab sich ein vorwiegend rezentes Artspektrum, wobei aber nach Möglichkeit auch fossile Gruppen mit einbezogen wurden, um somit die Anwendung auch im paläontologischen Bereich aufzuzeigen.

In die Vermessungen gingen dabei Mammalia mit bunodonten (*Sus scrofa*, *Ursus spelaeus*), selenodonten (*Capreolus capreolus*, *Camelus* sp., *Ovis* sp., *Caenomeryx filholi*), und secodonten (*Canis lupus*, *Crocuta spelaea*) Bezahnungen ein. Eine detaillierte Auflistung der einzelnen untersuchten Individuen, sowie den Sammlungsorten, ist im Appendix aufgeführt.

3.2. Untersuchungsbereich

Da sich die Zerkleinerung der Nahrung vor allem auf den postcaninen Bereich der Zahnreihe konzentriert (Abb.7), wurden die Scherkanten-, Schneidkanten und Höcker-Becken-Systeme ausschließlich auf den Prämolaren und Molaren vermessen. Dabei wird die Verteilung und Ausdehnung der einzelnen Strukturelemente möglichst für den gesamten postcaninen Bereich erfasst. Im Gegensatz zur Betrachtung nur einzelner Zahnpositionen wird dadurch ein vollständigeres Bild der Funktionsverteilung und -Änderung auf der postcaninen Zahnreihe ermöglicht, was Aussagen zur Effizienz der gesamten Bezahnung über die Lebenszeit hinweg erlaubt.

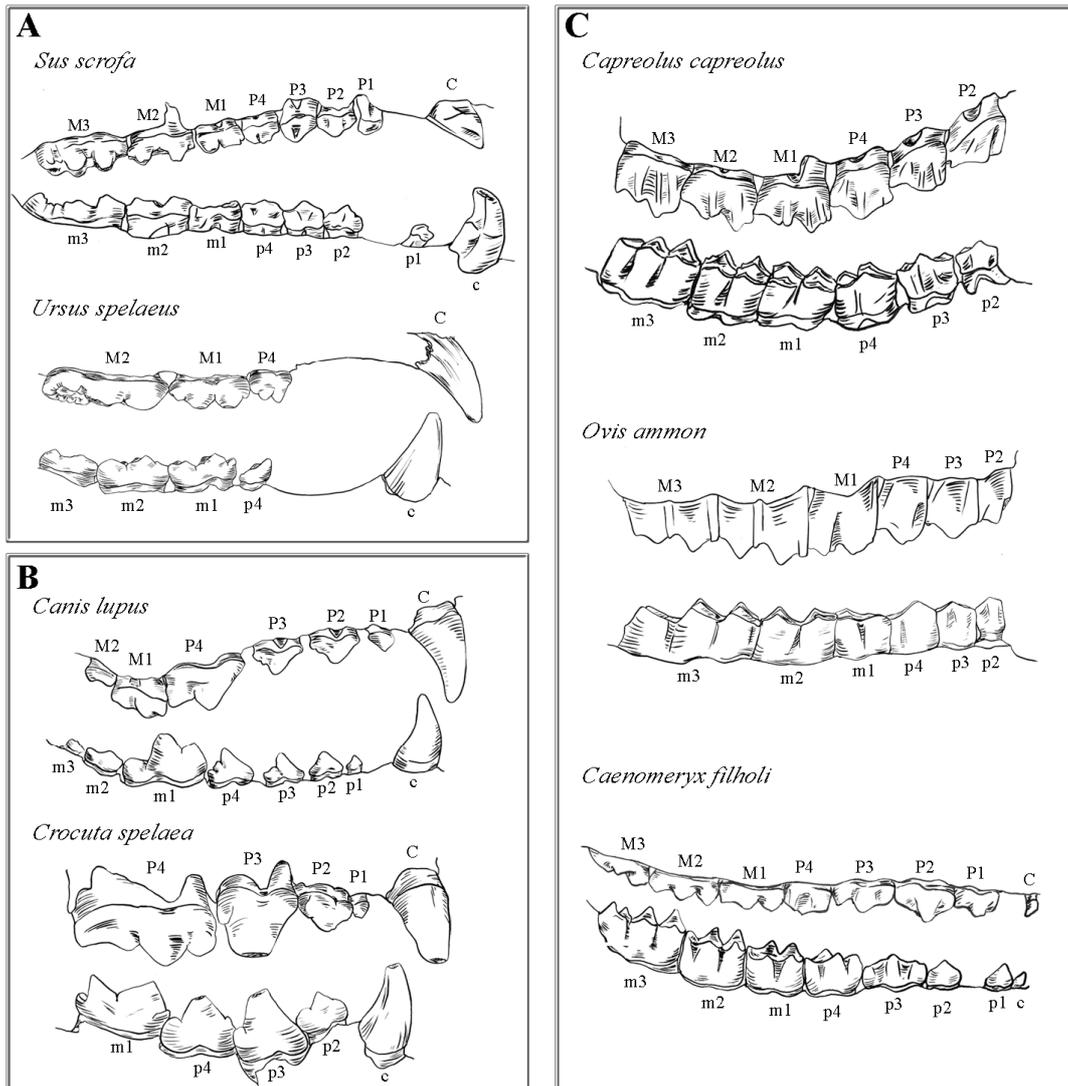


Abb. 7 Zahnreihen der vermessenen Arten; A – bunodonten Arten oben *Sus scrofa*, unten *Ursus spelaeus*; B – secodonten Arten oben *Canis lupus*, unten *Crocota spelaea*; C – selenodonten Arten oben *Capreolus capreolus*, mittig *Ovis ammon*, unten *Caenomeryx filholi*

4. Messungen

Das Ziel der dreidimensionalen Messungen bestand darin, die Oberflächenstrukturen direkt auf der Zahnreihe analysieren und vergleichen zu können. Dabei ist es notwendig, Scherkantenlängen, Beckenvolumina, Facettenflächen und Winkel im Raum zu bestimmen, um somit die tatsächlichen Größen präzise wiederzugeben.

Dafür standen für diese Arbeit verschiedene Scantechniken und -Geräte zur Verfügung, die es ermöglichten Zahnreihen als dreidimensionales Modell zu erfassen und auszugeben, und in 3D-Bearbeitungsprogrammen auszuwerten. Der Vorteil dieser Methoden ist die noninvasive Vermessung der Zahnreihen, wodurch Beschädigungen, besonders des fossilen Materials, verhindert werden.

Nach Möglichkeit wurden die Originalzahnreihen eingescannt. Wenn dies aufgrund logistischer Begebenheiten nicht möglich war, wurden hochauflösende Abdrücke und Abgüsse erstellt. Für die Abdrücke wurde eine Zweikomponentenabdruckmasse verwendet (Vinylpolysiloxan von Provil® novo, Putty regular (EN ISO 4823, type 0, putty), Light regular (EN ISO 4823, type 3, light)). Aus den daraus entstandenen Formen wurden hochauflösende Harzabgüsse gewonnen.

4.1. Messtechniken und Auswertungsprogramme

4.1.1. Oberflächenscanner

Für die virtuelle Bearbeitung der Zahnreihen wurden dreidimensionale Oberflächenmodelle mit dem 3D-Scanner optoTop-HE-OT1289 (Breuckmann GmbH) erstellt.

Der Vorteil dieses Scanners liegt dabei in der flächendeckenden Erfassung der Oberfläche und der Ausgabe eines hochauflösenden dreidimensionalen Modells. Dabei arbeitet dieser Scanner - im Gegensatz zu taktilen Messinstrumenten - völlig berührungsfrei. Die eingescannten Modelle können dann zur Vermessung in verschiedenste Bearbeitungsprogramme überführt werden.

4.1.2. Polyworks

Die metrische Aufnahme und Auswertung erfolgte mit dem 3D-Modellierungsprogramm Polyworks 11.0.5. (InnovMetric Inc.). Dieses Programm ermöglicht Oberflächenmessungen, wie Längen, Flächen und Volumen, sowie die Generierung von Höhenmodellen.

Die Polyworkssoftware ist dabei aus unterschiedlichen Modulen aufgebaut, wobei hier vor allem das Modellierungsmodul (IMEdit) und Inspektionsmodul (IMInspect) zur Anwendung kamen. Speziell IMInspect ermöglichte es, Messstrecken auf der Zahnoberfläche, sowie Höhenmodelle zu generieren. IMEdit diente vor allem der Bearbeitung und Vorbereitung der Polygonmodelle, sowie der Erstellung von Ebenen, die sowohl als Bezugsebenen, als auch zur Bestimmung verschiedener Winkel dienten.

4.1.3. Occlusal Fingerprint Analyser (OFA)

Neben der Vermessung der Oberflächen, wird auch untersucht, wie sich die Zahnreihen während des Kauvorganges verhalten, beziehungsweise welche Auswirkungen okklusale Veränderungen im Laufe des Lebens auf die Mastikation haben.

Um dies zu überprüfen, kam der Occlusal Fingerprint Analyser (OFA) zur Anwendung, der innerhalb der Forschergruppe 771 entwickelt wurde. Dieses Programm bietet den Vorteil, Oberflächenmodelle antagonistischer Zahnreihen gegeneinander zu bewegen, wobei durch Detektion der Berührungsflächen, mögliche Kauwege beschrieben werden (KULLMER et al. 2009). Dabei wird dem Kiefer ein grober Kauweg vorgegeben und das Programm errechnet den möglichen Verlauf der Zahnreihe, wobei Zahn-Zahn-Kontakte zu einer Ablenkung vom beschriebenen Pfad führen. Dadurch kann ein genaues Bild erarbeitet werden, inwieweit die Oberflächenstrukturen die Kaubewegung lenken oder beschränken, und ob die vorgegebenen Bewegungswege überhaupt möglich sind. Weiterhin kann das Programm die okkludierenden Flächen auf der Zahnoberfläche sichtbar machen, was zur Erfassung der Facettenausrichtung dient, um somit die Bewegungsrichtungen der einzelnen Kauphasen beschreiben zu können (KULLMER et al. 2009).

4.1.3.1. Okklusaler Kompass

Der okklusale Kompass ist eine Darstellungsform, die es erlaubt Ausrichtungen, Winkelstellungen und Entwicklungen einzelner antagonistischer Facetten auf der

Zahnoberfläche aufzuzeigen (KULLMER et al. 2009). Bezogen auf die gesamte Zahnreihe wird dadurch ermöglicht, neben der Kaubewegung auch die Einwirkung abrasiver Veränderungen auf die Effizienz der Bezaahnung zu interpretieren.

Die Erstellung des Kompass folgt der Beschreibung in KULLMER et al. (2009). Dazu werden die detektierten Kontaktfacetten im OFA markiert und Ebenen („best-fitting-plane“) hindurchgelegt. Diese Ebenen werden in Polyworks (InnovMetric Inc.) importiert. Mittels der Normalenvektoren, die auf die Ebenen projiziert und auf eine Normgröße gebracht werden können dann in einem Kreisdiagramm Winkelstellung und Ausrichtung abgelesen werden (Abb.8A). In der zweidimensionalen Projektion wird die Winkelstellung der jeweiligen Facette durch die Länge der Vektoren angezeigt. Dabei gilt: je kürzer der Vektor, desto steiler steht die Facette verglichen zur Bezugsebene (Abb.8B).

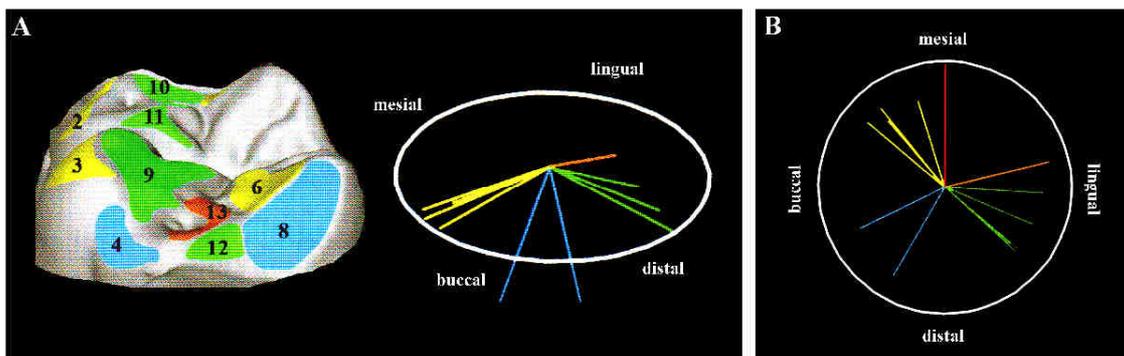


Abb. 8 Facettenkompass am Beispiel eines linken unteren ersten Molaren von *Homo sapiens* (verändert nach KULLMER et al. (2009); A – dreidimensionale Darstellung des Kompass mit Winkel und Ausrichtung der Vektoren, B – zweidimensionale Projektion des Kompass, welche die Ausrichtung der Vektoren anzeigt; die Länge der Vektoren gibt dabei die Winkelstellung, wobei gilt, je länger der Vektor, desto flacher steht die Facette zur Bezugsebene

4.1.4. Excel und Statistik

Zur Datenauswertung und Erstellung der Graphen wurde Excel verwendet. Ebenfalls wurde das Programm für die statistische Auswertung benutzt, wobei vor allem die Unterschiede zwischen den einzelnen Altersstufen mittels eines t-Testes auf ihre Signifikanz hin untersucht worden sind. Über diese Mittelwertvergleiche können Funktionalitätsänderungen auf der okklusalen Oberfläche aussagekräftig interpretiert werden. Die Werte zeigen in Einzelfällen aufgrund einer geringen Individuenanzahl nur Trends auf. Vor allem die sehr frühen und späten Altersstufen sind in den Sammlungen

oftmals nur dürftig vertreten. Die einzelnen t-Test Auswertungen sind im Appendix aufgeführt.

4.2. Oberflächenmessungen

Die Messungen auf der okklusalen Oberfläche der Zahnreihen dienen hauptsächlich der Beschreibung von Scherkanten, Schneidkanten und Höcker-Becken-Systemen. Durch Längen-, Flächen-, Volumen- und Winkelmessungen soll die Funktionalität der einzelnen Strukturen über die Lebenszeit hinweg verglichen werden. Daraus lässt sich schlussfolgern, wie sich Zahndurchbruch, Zahnwechsel und Zahnabrieb auf die Effizienz der Zahnreihe und die Mastikation auswirken.

4.2.1. Bezugsebene

Für Höhenmessungen, Höhenprofile, Winkelangaben, sowie zur Ausrichtung der Modelle wird eine Bezugsebene am Zahn benötigt. Die Ebene entspricht dabei in den untersuchten Arten dem Zahnkrone-Wurzel-Übergang (Abb.9). Die Erstellung der Bezugsebene erfolgt in Polyworks und wird an den 3D Oberflächenmodellen in allen untersuchten Arten auf die gleiche Weise erstellt. Dazu wird im Polyworksmodul IMEdit eine Kurve entlang des Zahnkrone-Wurzel-Überganges erstellt (IMEdit/Bearbeiten/Kurve/Geschlossene Kurve setzen). Um die Kurve direkt in das Polygonmodell zu integrieren wird sie als nächstes gefittet (IMEdit/Kurve bearbeiten/Kurve einfügen), wobei die Toleranz und minimale Schrittweite den Modellgrößen angepasst werden muss. Nun werden die Netzkpunkte entlang der Kurve ausgewählt (IMEdit/Auswahl/Netzkpunkte/Links und rechts der Kurve). Durch diese Netzkpunkte wird dann eine „best-fitting-plane“ gelegt, welche die Bezugsebene definiert (IMEdit/Bearbeiten/Ebene/Erzeugen/Fitten) (Abb.9).

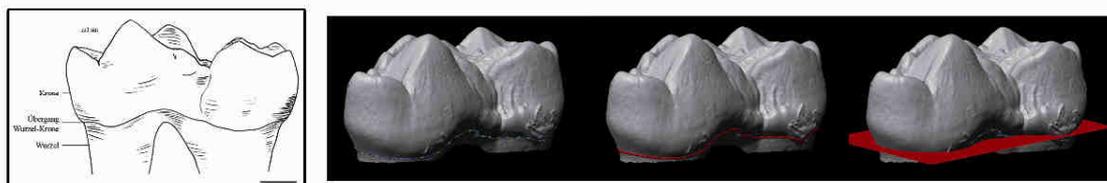


Abb. 9 Beispiel des ersten Molaren von *Ursus spelaeus*: A – Darstellung des Kronen-Wurzel-Überganges; B - Erzeugung der Bezugsebene in Polyworks ; Maßstab 1 cm

4.2.2. Ausrichtung und Eichung der Zahnreihen

Um die Zahnreihen für die Auswertung von Profilen oder Facettenausrichtungen vergleichbar zu machen, werden diese vorab im Polyworksmodul IMEdit ausgerichtet. Dazu wird am ersten Molaren, bzw. am vierten Milchprämolaren, die Bezugsebene erstellt. Daraufhin wird eine x-y-Ebene generiert (IMEdit/Bearbeiten/Ebene/Erzeugen/Aus X-Y Ebene). Das Modell wird dann mittels der Bezugsebene (beide müssen markiert sein) auf die x-y-Ebene ausgerichtet (IMEdit/Ausrichten/Rotation Ebene A zu Ebene B). Zur weiteren Ausrichtung wird in die +z-Ansicht gewechselt (IMEdit/3DAnsicht/Ansicht +z). Die Zahnreihe kann daraufhin mesio-distal angeglichen werden (IMEdit/Ausrichten/Manuell), sodass die mesio-distale Achse parallel zur x-Achse liegt. Die mesio-distale Achse definiert sich durch den am weitesten mesial gelegenen Punkt des vierten Prämolaren (bzw. vierten Milchprämolaren) und den am weitesten distal gelegenen Punkt am letzten schon durchgebrochenen Zahn (Abb.10).

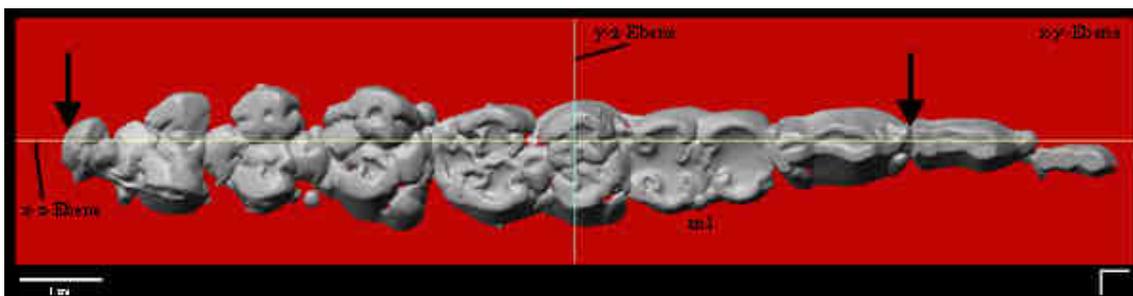


Abb. 10 Ausrichtung der Zahnreihe in mesio-distale Richtung auf der x-y-Ebene am Beispiel einer Unterkieferzahnreihe von *Sus scrofa*

Im Hinblick auf die Vergleichbarkeit speziell bei der Erstellung von Höhenprofilen müssen die Modelle in einigen Fällen über eine definierte Strecke auf eine Größe geeicht werden. In den Zahnreihen bot sich im Allgemeinen die Länge des ersten Molar (bzw. vierten Milchprämolaren) an. Zur Eichung wird das ausgerichtete Modell in das Modul IMInspect geladen. In der +z-Ansicht wird ein Schieber entlang der x-Achse erzeugt (IMInspect/Messen/Schieber/Erzeugen (Fläche)). Über die Länge des Schiebers kann der benötigte Skalierungsfaktor für die Einheitsgröße errechnet werden. In der Baumannsicht werden daraufhin das Modell und der Schieber markiert und über den Menüpunkt Bearbeiten/Skalieren (rechte Maustaste) wird der errechnete Skalierungsfaktor eingegeben. Für weitere Anwendungen kann das skalierte Modell dann gespeichert und exportiert werden.

4.2.3. Längen- und Breitenmessungen

Längen- und Breitenmessungen dienen vor allem dem Größenvergleich verschiedener Strukturen. Für einen funktionellen Vergleich werden sie für Indexberechnungen herangezogen, um den Größenfaktor zu eliminieren.

Die Längen- und Breitenmessungen erfolgten im Polyworksmodul IMInspect an den vorher ausgerichteten Modellen. Für die Definition der Punkte wurde immer der Zahnkrone-Wurzel-Übergang verwendet, um somit Veränderungen der Kaufläche aus den Berechnungen auszuschließen. Dies ist besonders wichtig bei der Erstellung von Vergleichsindices. Die Länge ermittelt sich aus den in der postcaninen Zahnreihe am weitesten mesial bzw. distal gelegenen Punkten. Die Breite der Zahnreihe ergibt sich aus der breitesten Stelle des Zahnkrone-Wurzel-Überganges am ersten Molaren (bzw. vierten Milchprämolaren) (Abb.11). Bei Einzelzähnen erfolgt die Messung nach den gleichen Prinzipien.

Die Bestimmung der Längen und Breiten erfolgte mittels Setzen eines Schiebers (IMInspect/Messen/Schieber/Erzeugen (Fläche)) (Abb.11). Der Achsentyp entspricht dem „Standardschieber“. In der Erzeugungsmethode wird die Methode „Setzen“ und der Typ „Zwei Endpunkte“ verwendet. Die Einstellung der Orientierung der Spitzen bleibt auf „Automatik“. Die Achsenorientierung wird bei der Längenmessung auf „x-Achse“ gesetzt, bei der Breitenmessung auf „y-Achse“.

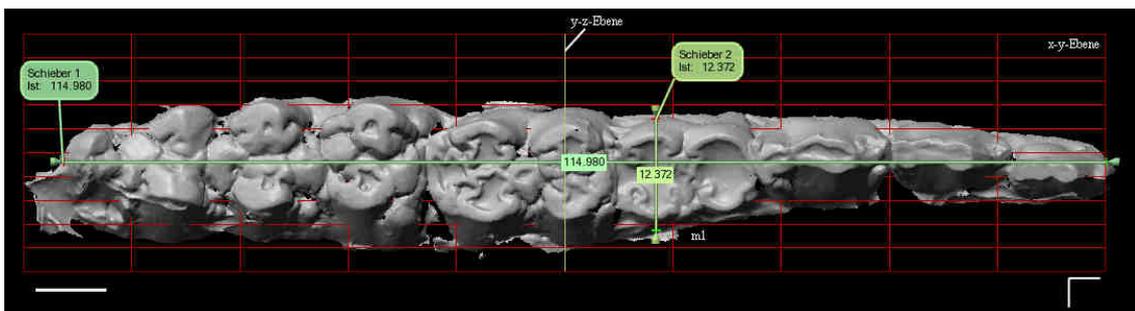


Abb. 11 Setzen der Schieber zur Ermittlung der Längen und Breiten der Zahnreihe am Beispiel einer Unterkieferzahnreihe von *Sus scrofa*

4.2.4. Höhenmessungen

Höhenmessungen dienen der Bestimmung von Höckerhöhen und Beckentiefen. Die Höhenangaben werden zur Bezugsebene berechnet. Die Messungen erfolgten im Polyworksmodul IMEdit, wobei über die Auswahlhilfe (Leertaste) der höchste Punkt als

Netzpunkt ausgewählt, und dann der Abstand zur Bezugsebene berechnet wird (IMEdit/Messen/Netzpunkt zu Ebene).

4.2.5. Scherkanten

4.2.5.1. Bestimmung der Scherkantenanzahl

Schneidkanten und Scherkanten bilden eine der Hauptzerkleinerungsstrukturen in der Bezahnung der Mammalia.

Im Gegensatz zu den secodonten Arten werden Scherkanten in der selenodonten Bezahnung auf der gesamten postcaninen Zahnreihe ausgebildet (Abb.12C).

Die Bestimmung der Scherkantenanzahl erfolgte bei verschiedenen rezenten und fossilen Artiodactyla (*Camelus*, *Ovis*, *Capreolus*, *Caenomeryx*) durch deskriptive Zählungen, wonach die einzelnen Scherkanten der untersuchten Individuen in Schemabögen zusammengestellt wurden (Abb.12A).

Eine einzelne Scherkante definiert sich über die Abgrenzung zu benachbarten Scherkanten über eine klare Winkelstellung zu dieser. Dieser Winkel kann räumlich unterschiedlich ausgerichtet sein. So sind die Kanten im lingualen Bereich der unteren Molaren, beziehungsweise im buccalen Bereich der oberen Molaren, durch einen steil zur Bezugsebene stehenden Winkel getrennt, wobei die Kanten des buccalen, beziehungsweise lingualen Bereiches von Unter- und Oberkiefermolaren durch einen flach zur Bezugsebene verlaufenden Winkel getrennt werden (Abb.12B). Mit der Abnutzung der okklusalen Oberfläche kann es zur Abflachung des Zahnprofils und Auskavung der inneren Schmelzstrukturen kommen, wodurch der Winkel zwischen zwei Scherkanten so stark zunehmen kann, dass es zu Verschmelzungen kommt.

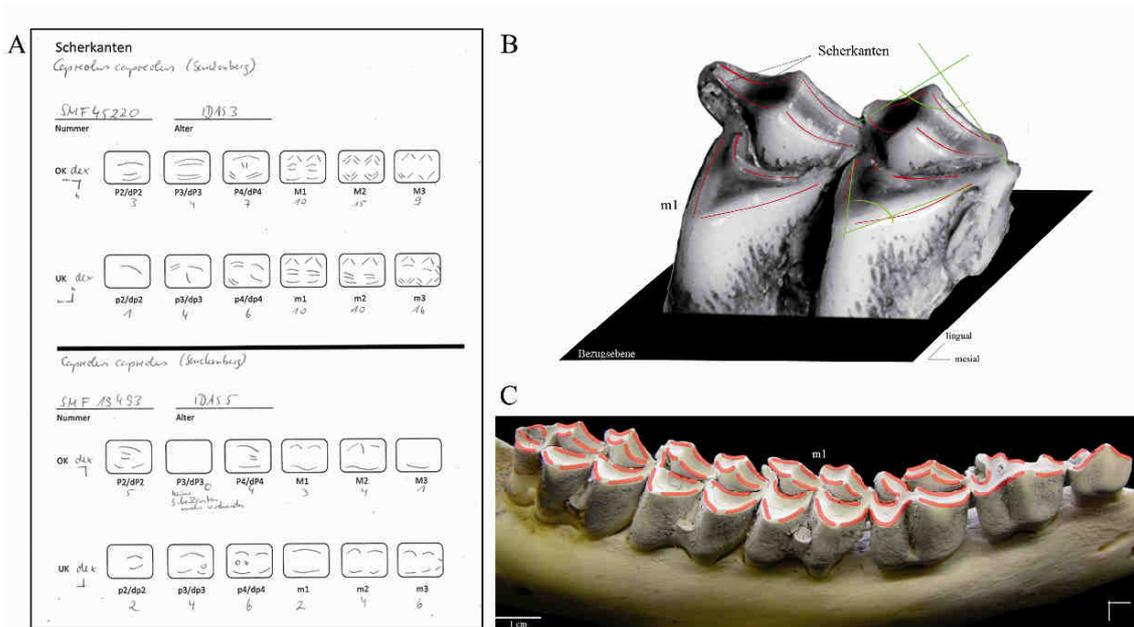


Abb. 12 Aufnahme der Scherkantenanzahl auf der postcaninen Zahnreihe selenodonter Arten; A – Schemabogen mit eingezeichneten Scherkanten auf den einzelnen Zahnpositionen, B – Winkelung zwischen den Scherkanten am Beispiel eines rechten unteren ersten Molaren von *Capreolus capreolus*, C – Markierte Scherkanten auf der rechten Unterkieferzahnreihe (p2-m3) von *Capreolus capreolus*

4.2.5.2. Scherkantenlängenmessungen

Für die funktionelle Betrachtung der Scherkanten auf der Zahnoberfläche spielt ihre Länge eine entscheidende Rolle. Für den Vergleich unterschiedlicher Altersstadien wird vor allem die Gesamtlänge auf der postcaninen Zahnreihe ermittelt. Die Gesamtlänge gibt Aufschluss über die Schereffizienz, wobei der Grundgedanke dabei ist: je größer die funktionelle Gesamtlänge der Scherkanten auf der Zahnreihe, desto effizienter arbeitet diese.

In einzelnen Fällen dienen Indices (Gesamtlänge der Scherkanten/Zahnreihenlänge) der Eliminierung des Größenfaktors, um einen Vergleich zwischen juvenilen und adulten Individuen zu ermöglichen.

Die Längenmessungen erfolgen direkt auf der Oberfläche der 3D Modelle durch das Erzeugen einer Polylinie entlang der Scherkanten im Modul IMInspect (IMInspect/Merkmal/Erzeugen/Linienzug). Diese wird auf das Modell angepasst (IMInspect/Linienzug bearbeiten/Linienzug fitten). Über das Messtool des Programms kann dann die funktionelle Länge der Scherkanten gemessen werden (IMInspect/Messen/Messungen erzeugen/Länge) (Abb.13).

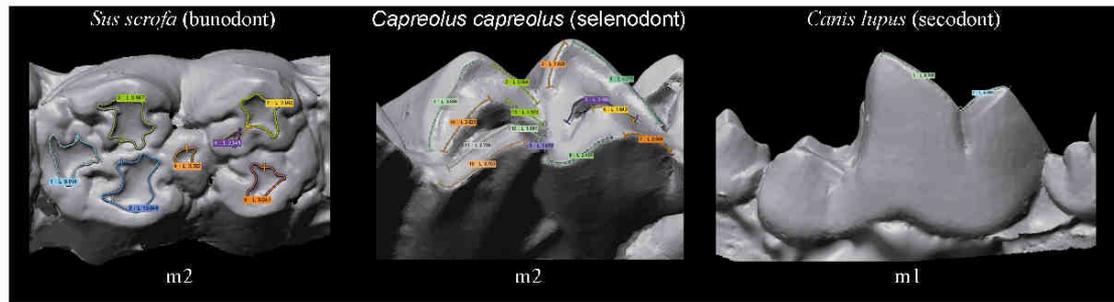


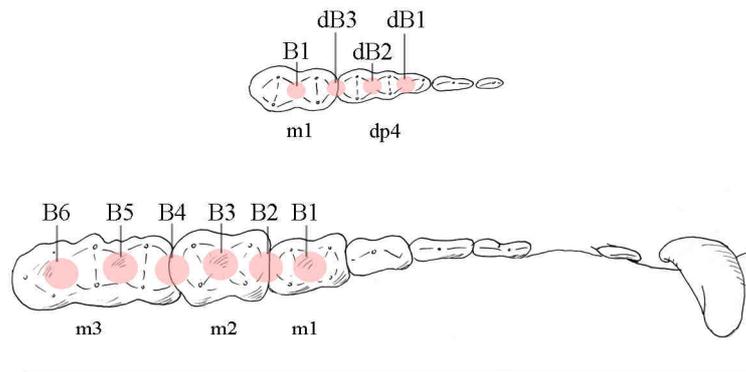
Abb. 13 Scherkantenmessungen in Polyworks auf den ersten Molaren der untersuchten Zahntypen (von links nach rechts: *Sus scrofa*, *Capreolus capreolus*, *Canis lupus*)

4.2.6. Beckenstrukturen

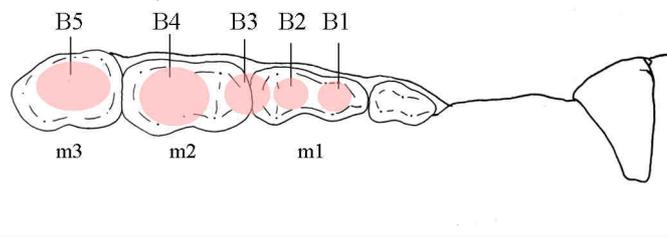
Als Quetschstrukturen sind Höcker-Becken-Systeme ideal zur Zerkleinerung harter und spröder Nahrungspartikel. Die Effizienz eines solchen Systems spiegelt sich dabei auch in der Beckengröße wider, da ein großes Beckenvolumen hohe angrenzende Höcker anzeigt, die auf ein komplexes Profil schließen lassen. In dieser Arbeit werden Zahnbecken dadurch definiert, dass sie von mindestens drei Zahnhöckern eingeschlossen sind. Beckenstrukturen treten in der vorliegenden Arbeit bei *Sus scrofa*, *Ursus spelaeus* und *Canis lupus* auf, wobei ihre Ausprägung unterschiedlich stark auf der postcaninen Bezahnung ausgeprägt ist (Abb.14).

Die Quetscheffizienz der gesamten postcaninen Bezahnung ergibt sich durch die Berechnung des Gesamtbeckenvolumens. Eine Abnahme der Quetscheffizienz wird dabei durch eine Abflachung der Höcker und somit einer Verringerung des Beckenvolumens bestimmt.

Sus scrofa



Ursus spelaeus



Canis lupus

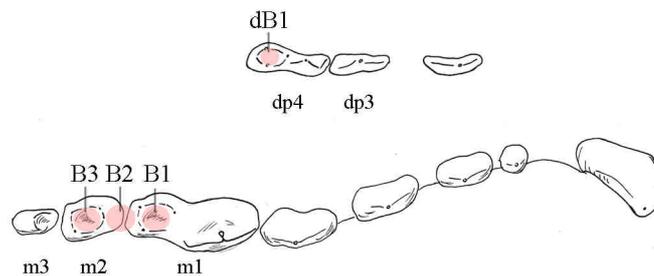


Abb. 14 Vermessene Beckenstrukturen auf der postcaninen Zahnreihe der Unterkiefer von *Sus scrofa*, *Ursus spelaeus* und *Canis lupus*

Die Vermessung der Becken erfolgte wiederum in Polyworks. Dazu wird als erstes das definierte Becken aus dem Polygonmodell ausgeschnitten und wasserdicht geschlossen, um so das Volumen zu berechnen. Dazu wird eine Kurve entlang der Begrenzung des Beckens gesetzt (IMEdit/Bearbeiten/Kurve/Geschlossenen Kurve setzten) und diese dann wiederum auf das Modell gefittet (IMEdit/Kurve bearbeiten/Kurve einfügen). Der Modellbereich innerhalb der Kurve wird markiert und eine Gruppe erzeugt (IMEdit/Polygonmodell/Gruppe/Erzeugen). Die Dreiecke der Gruppe werden markiert (IMEdit/Auswahl/Dreiecke/von Gruppen) und ein neues Polygonmodell aus diesen Dreiecken erstellt (IMEdit/Polygonmodell/Erzeugen).

Das neu erzeugte Polygonmodell kann nun getrennt vom restlichen Modell weiterbearbeitet werden. Über das Auswahlmü werden im nächsten Schritt die Netzpunkte der Berandung des Modells ausgewählt (IMEdit/Auswahl/Netzpunkte/Berandungen der Gruppen). Dies erlaubt die Erzeugung einer best-fitting-Ebene (IMEdit/Bearbeiten/Ebenen/Erzeugen/Fitten). Diese wird dann manuell soweit parallel verschoben, bis sie das Modell gerade nicht mehr schneidet und das Becken sich unterhalb der Ebene erstreckt (IMEdit/Ausrichtung/Manuell). Bevor das Becken geschlossen werden kann, müssen die Normalen der Dreiecke in ihrer Richtung noch invertiert werden, da ansonsten kein nach innen geschlossenes Modell entsteht und somit auch nicht das Volumen messbar ist (IMEdit/Polygonmodell/Normalen/Orientierung umdrehen). Dann werden wieder die Berandungsnetzpunkte markiert und auf die Ebene projiziert (IMEdit/Polygonmodell/Netzpunkte/Auf Ebene projizieren). Zuletzt muss noch der obere Teil des Modells geschlossen werden (IMEdit/Polygonmodell/Dreiecke (erweitert)/Wände erzeugen) (Abb.15). Das Volumen der geschlossenen Becken kann nun ermittelt werden (IMEdit/Messen/Volumen).

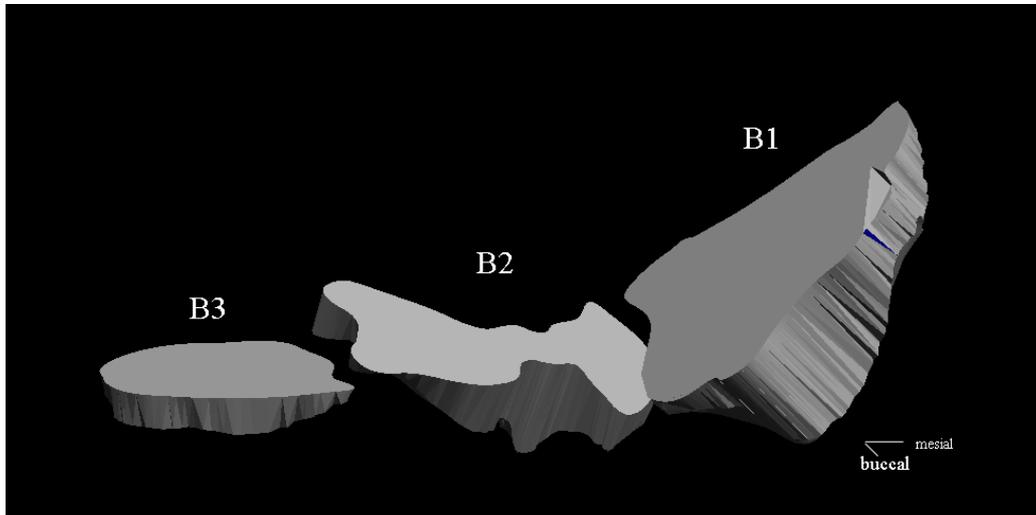


Abb. 15 In Polyworks erzeugte Becken am Beispiel von *Canis lupus* (rechter Unterkiefer)

Um den Vergleich verschiedener Altersstufen zu ermöglichen, wird ein Index erstellt, indem das Beckenvolumen durch das Zahnreihenvolumen geteilt wird. Dazu werden die Länge der funktionellen Zahnreihe und die Breite des ersten Molaren (bzw. wenn noch nicht durchbrochen des vierten Milchprämolaren) ermittelt. Um den Abkautfaktor in der Höhenmessung zu minimieren, wurde eine standardisierte Höhe definiert.

4.2.7. Facetten

Die Facettenausrichtungen und -Entwicklungen geben Aufschluss über die Strukturänderungen der okklusalen Oberfläche im Laufe der Abkauerung, wobei Änderungen in den Facettenflächen und -Winkeln den Grad der Abflachung und Funktionalitätsänderungen der Zähne widerspiegeln, wodurch Kaubewegung und Krafteinwirkung nachvollzogen werden können.

4.2.7.1. Facettennomenklatur

Die Nomenklatur der einzelnen Facetten in den untersuchten Taxa richtet sich hauptsächlich nach der Beschreibung von Butler (1952). Die einzelnen Facetten der in dieser Arbeit untersuchten Zahntypen sind in anhand der unteren ersten Molaren in Abbildung 16 dargestellt.

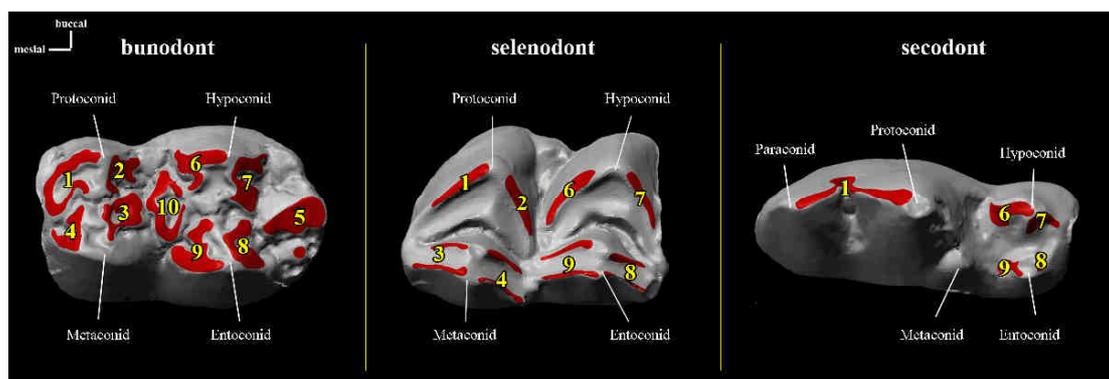


Abb. 16 Facettennomenklatur der ersten unteren Molaren von *Sus scrofa*, *Capreolus capreolus* und *Canis lupus* (von links nach rechts) nach BUTLER (1952).

4.2.7.2. Facettenfläche

Die Flächenmessung der Facetten erfolgte in Polyworks. Dazu wurde als erstes entlang des Facettenrandes eine Polylinie erzeugt (IMEdit/Bearbeiten/Kurve/Geschlossene Kurve setzen) und diese auf das Modell gefittet (IMEdit/Kurve bearbeiten/Kurve einfügen). Die durch die Kurve eingeschlossenen Dreiecke werden anschließend markiert und als Gruppe zusammengefasst (IMEdit/Polygonmodell/Gruppen/Erzeugen). Für die erstellte Gruppe kann dann die Fläche berechnet werden (IMEdit/Messen/Oberfläche) (Abb.17).

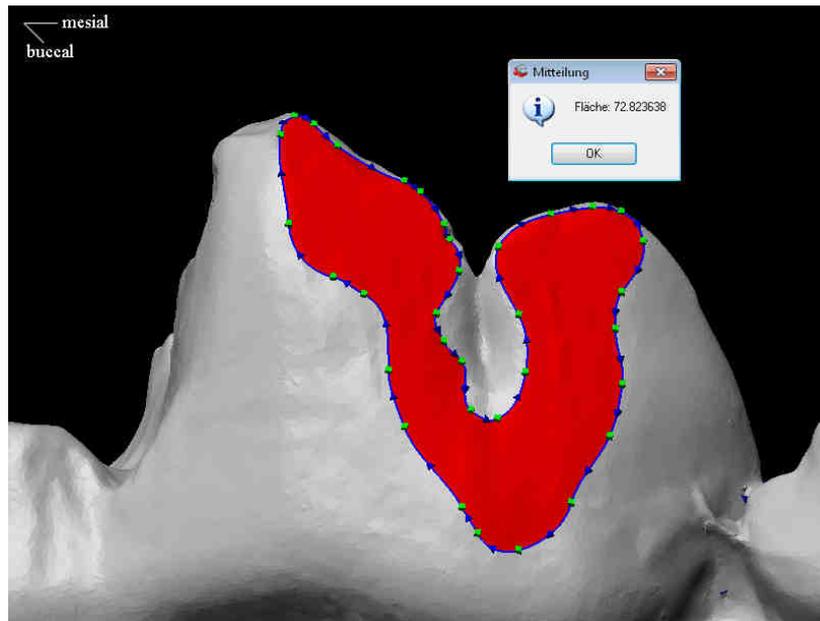


Abb. 17 Beispiel zur Berechnung der Scherfacettenfläche am unteren ersten Molaren von *Canis lupus* in Polyworks

4.2.8. Winkelmessungen

Winkelmessungen sind wichtig für Ermittlung der Ausrichtungen und Anordnung von Facetten und Schmelzkanten auf der Zahnoberfläche. Sie erfolgen in Polyworks unter IMInspect (IMInspect/Messen/Messungen erzeugen/Winkel).

4.2.9. Höhenprofile

Mittels der Erstellung von Höhenprofilen können die Oberflächen der unterschiedlichen Abkaustadien visuell verglichen werden. Dabei geben die farblichen Abstufungen die Abstände zur Bezugsebene an. So wird sichtbar gemacht, wie sich die Oberflächenprofile im Verlaufe der Abkautung verändern, um somit Funktionalität und Verschleiß der Kaufläche auswerten zu können

Die Erstellung der Höhenprofile erfolgt in Polyworks unter IMInspect. Über einen Vergleich des Polygonmodells zur erstellten Bezugsebene wird das Höhenmodell generiert (IMInspect/Vergleichen/Daten zu Regelgeometrie/Alle Datenpunkte) (Abb.18).

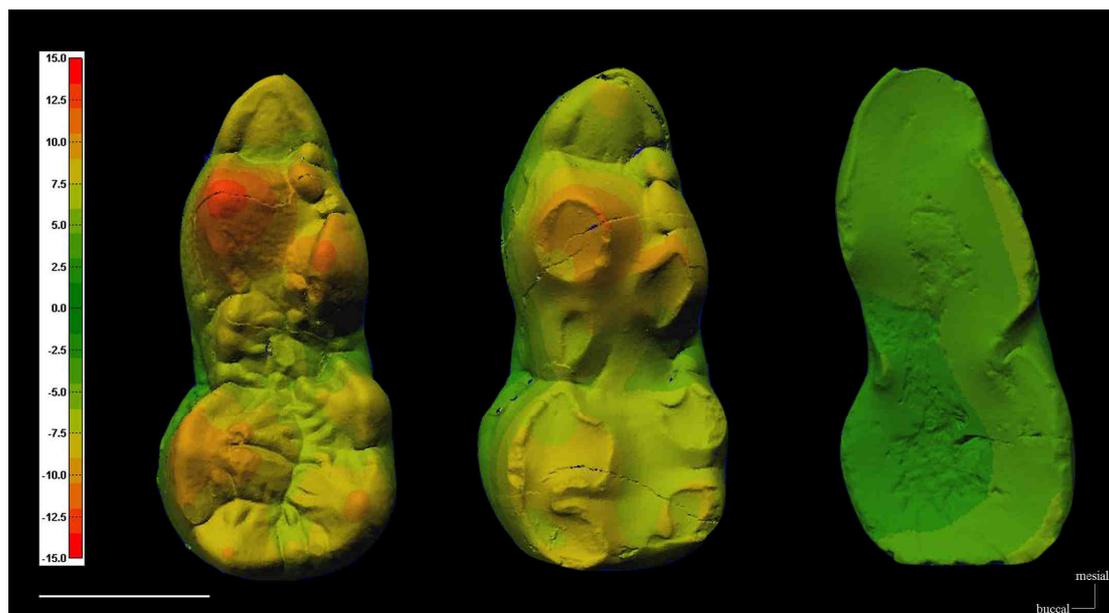


Abb. 18 Vergleichende Höhenprofile unterschiedlich stark abgekauter erster unterer Molaren von *Ursus spelaeus*. Farbskala in Millimeter. Maßstab: 1 cm

5. Ergebnisse und Diskussion

5.1. Alterseinteilung

Die IDAS Stadien (Individual Dental Age Stages) zur funktionellen Alterseinteilung der Zahnreihen ermöglichen die Beschreibung und den Vergleich zwischen einer Vielzahl von Säugetieren (ANDERS et al. 2011). Dabei können sowohl funktionelle, als auch biologische Aspekte mittels dieses Systems beschrieben werden.

Das IDAS System besteht aus 6 Einzelstadien, die auf der Grundlage von Zahndurchbruch, Zahnwechsel und Zahnabnutzung definiert sind. Vor allem die IDAS Phasen 1 bis 5 dienen dem funktionellen Vergleich innerhalb dieser Studie (Abb.19).

IDAS 1 umschließt den Zeitraum von der Geburt bis zu den ersten Facetten auf den ersten Molaren (m1/M1).

IDAS 2 schließt sich direkt an IDAS 1 an und endet mit dem vollständigen Wechsel und Durchbruch der permanenten Bezahnung.

IDAS 3 beinhaltet den Zeitraum der vollständigen permanenten Bezahnung und definiert sich bis zur Auskauung des ersten Molaren. Die Auskauung wird dabei durch den Verlust der inneren Schmelzstrukturen des Zahnes bestimmt.

IDAS 4 schließt den Zeitraum zwischen dem strukturellen Verlust der Kaufläche des ersten und zweiten Molaren ein.

IDAS 5 beginnt mit dem Verlust der inneren Schmelzstrukturen des zweiten Molaren und bildet damit das letzte Stadium. Aufgrund des meist hohen Alters, welches mit dieser Phase einhergeht, kann es in IDAS 5 auch zu Zahnverlusten in der Zahnreihe kommen. Dies spielt besonders in Hinblick auf die Effizienzerhaltung in „senilen“ Bezahnungen eine wichtige Rolle.

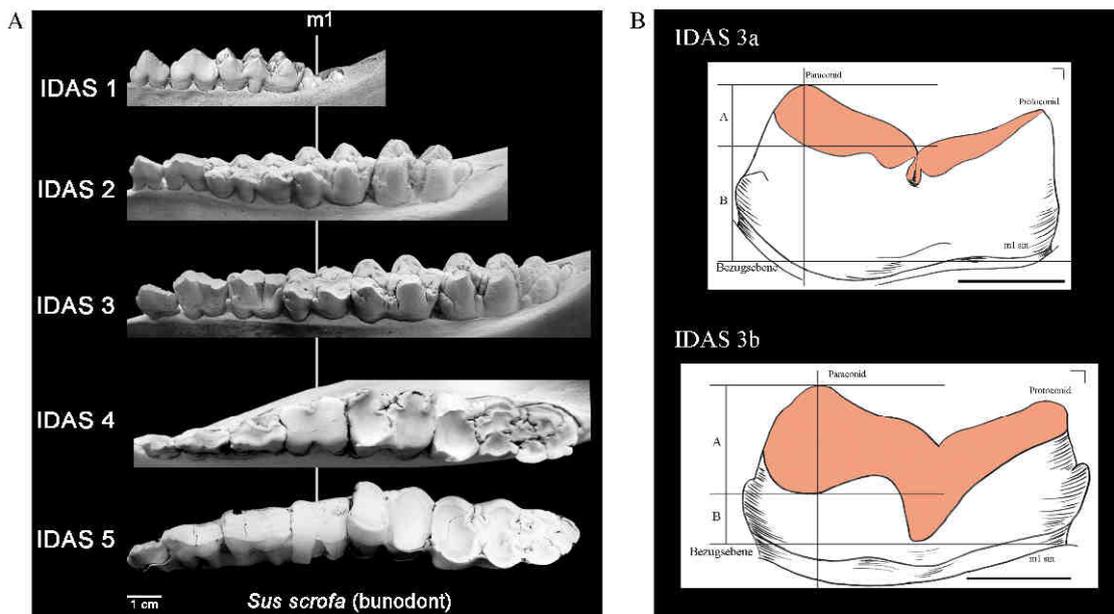


Abb. 19 A – funktionelle IDAS Stadien am Beispiel der bunodonten Zahnreihe von *Sus scrofa* (aus ANDERS et al. 2011). B – Unterteilung der dritten IDAS Phase in der Fleischschneideschere carnivorere Vertreter mit oftmals reduzierter Zahnformel (m1 von *Crocuta spelaea*).

Einige Gruppen innerhalb der Mammalia zeigen Spezialisierungen oder Entwicklungen, die Besonderheiten bei der Alterseinteilung aufweisen. So kann die reduzierte Zahnreihe der Carnivora nicht unmittelbar in die IDAS Stadien eingeteilt werden. Die Zahnformel von *Crocuta spelaea* ($I3 C1 P2 M0 / i3 c1 p2 m1$), genauso wie viele Feliden, zeigt Reduktionen der Molaren und erlaubt somit keine Einteilung der Maxilla in die zweite IDAS Phase. Dadurch geht die Maxilla direkt von IDAS 1 in die dritte Phase über. In der Mandibula dagegen ist der erste Molar gut ausgeprägt, was eine Einteilung in die ersten beiden IDAS Phasen ohne Probleme zulässt.

In den späten IDAS Phasen zeigt sich weiterhin, dass das fünfte Stadium in diesen Arten aufgrund des Fehlens des zweiten und dritten Molaren nie erreicht wird. Auch für das vierte IDAS Stadium braucht es für diese Arten speziell im Oberkiefer eine entsprechende Anpassung des Systems. Für die Einteilung des Oberkiefers in das Altersstadium IDAS 4 wird die Abkautung des vierten Prämolaren herangezogen, da dieser als Teil der Fleischschneideschere den Antagonisten des unteren ersten Molaren bildet. Somit kann bei reduzierter Zahnformel eine Alterseinteilung bis zum vierten Stadium vorgenommen werden, wobei im Oberkiefer das zweite Stadium nicht durchlaufen wird.

Zusätzlich wurde für Vergleiche innerhalb der carnivoreren Bezaehlung in dieser Arbeit noch ein weiteres Altersstadium aufgestellt. Aufgrund der relativ langen dritten IDAS

Phase, wurde diese in zwei Unterstadien geteilt: IDAS 3a und 3b. Somit können Veränderungen der Fleischschneideschere innerhalb dieses Zeitraumes erfasst werden. IDAS 3a definiert sich durch die Dentinfacette des mesialen Höckers (Paracon/Paraconid) am m1/P4, und dauert an, bis diese sich bis zur Hälfte der Zahnkronenhöhe ausgedehnt hat (Abb.19B). Mit Überschreitung dieser Grenze erfolgt der Übergang zu IDAS 3b (Abb.19B). IDAS 3b umfasst den Zeitraum, bis die Dentinfacette den Krone-Wurzel-Übergang erreicht, was den Übergang zu IDAS 4 definiert.

Das IDAS System ist ein ideales Werkzeug für den intra- und interspezifischen Vergleich verschiedenster Säugetiergebisse. Da sich die einzelnen Stadien durch Zahndurchbruch, Zahnwechsel und Abnutzung definieren, lassen sich durch das IDAS System Funktions- und Effizienzänderungen auf der okklusalen Oberfläche bei fortschreitender Abnutzung sehr gut beschreiben und darstellen.

5.2. Zahndurchbruch und Zahnwechsel

Die Funktionalität der postcaninen Zahnreihe bestimmt sich durch die Ausprägung der Zerkleinerungsstrukturen. Vor allem in der Zeit des Zahndurchbruchs und Zahnwechsels unterliegt die Zahnreihe einer ständigen Veränderung. Der Einschub und Ausfall einzelner Zahnpositionen lässt den Grad der Effizienz schwanken, da immer wieder Schneidkanten, Scherkanten und Höcker-Becken-Systeme hinzukommen oder verloren gehen.

Aufgrund der unterschiedlichen Anforderungen an das Gebiss in den verschiedenen Gruppen, zeigen sich im Zahndurchbruch und Zahnwechsel Variationen in Zeit und Dauer (ASHER und LEHMANN 2008).

In den omnivoren und herbivoren Gruppen findet sich ein meist lang andauernder Zahnwechsel von bis zu 30% der maximalen Lebenszeit (Abb.20). In diesen Arten dauert der Zahnwechsel noch relativ lange nach dem Erreichen der Geschlechtsreife an. Ein langer Zahnwechsel dient vor allem der langen Funktionalitätserhaltung der Bezahnung. Mit dem Einschub immer neuer Zahnpositionen über einen langen Zeitraum hinweg, wird bis zum Ende des Zahnwechsels ein ständiger Nachschub an neuen funktionalen Oberflächen gewährleistet. Durch die daraus resultierende graduelle Abnutzung der Zahnreihe kann ihre Funktionalität lange Zeit aufrecht erhalten werden

(FORTELIUS 1985). Bedingt durch die Dauer des Zahnwechsels und die Lebensweise variiert dieser Gradient in unterschiedlichen Arten.

In einigen kleineren omnivoren und herbivoren Arten (*Rattus*, *Castor*, *Lepus*) mit relativ kurzer Lebensspanne umfasst die Zeit des Zahnwechsels einen vergleichsweise kleinen Zeitraum (Abb.20). Viele Rodentia und Lagomorpha weisen schon bei der Geburt vollständig ausgebildete permanente Incisiven, Prämolaren und in einigen Fällen sogar Molaren auf. Die kurze Lebenszeit bedingt sich oftmals durch Faktoren, wie einem hohen Energieverbrauch und fördert, kombiniert mit einem hohen Räuberdruck, eine schnelle Selbstständigkeit nach der Geburt, was die Ausbildung der permanenten Bezahnung einschließt.

Ein vergleichsweise kurzer Zahnwechsel mit nur etwa 3-5% der maximalen Lebensspanne ist auch bei den fleischfressenden Arten zu beobachten (Abb.20). Der Wechsel beschränkt sich dabei auf einen Zeitraum von nur wenigen Wochen oder Monaten, wobei es oftmals zu parallelen Durchbrüchen verschiedener Zahnpositionen kommt. Aufgrund der hoch differenzierten Zahnreihe in einem Fleischfressergebiss, mit den Bereichen zum Erbeuten, Festhalten und Töten der Beute (Incisiven, Caninen, Prämolaren) und zur Nahrungszerkleinerung (Molaren), muss die gesamte Zahnreihe zu jeder Zeit voll funktionsfähig sein (SLAUGHTER et al. 1974).

Der phylogenetische Einfluss auf die Zeitspanne des Zahnwechsels zeigt sich bei *Ursus americanus* (Abb.20). Obgleich diese Art aufgrund einer omnivoren Ernährung ein bunodontes Gebiss entwickelt hat, zeigt sich in der Dauer des Zahnwechsels eindeutig die Verwandtschaft zu den Carnivora. Mit nur ungefähren 4 % der maximalen Lebensspanne wird das Milchgebiss bei *Ursus spelaeus* wie bei den anderen carnivoren Arten in nur wenigen Wochen durch die permanente Bezahnung ersetzt.

Ergebnisse und Diskussion

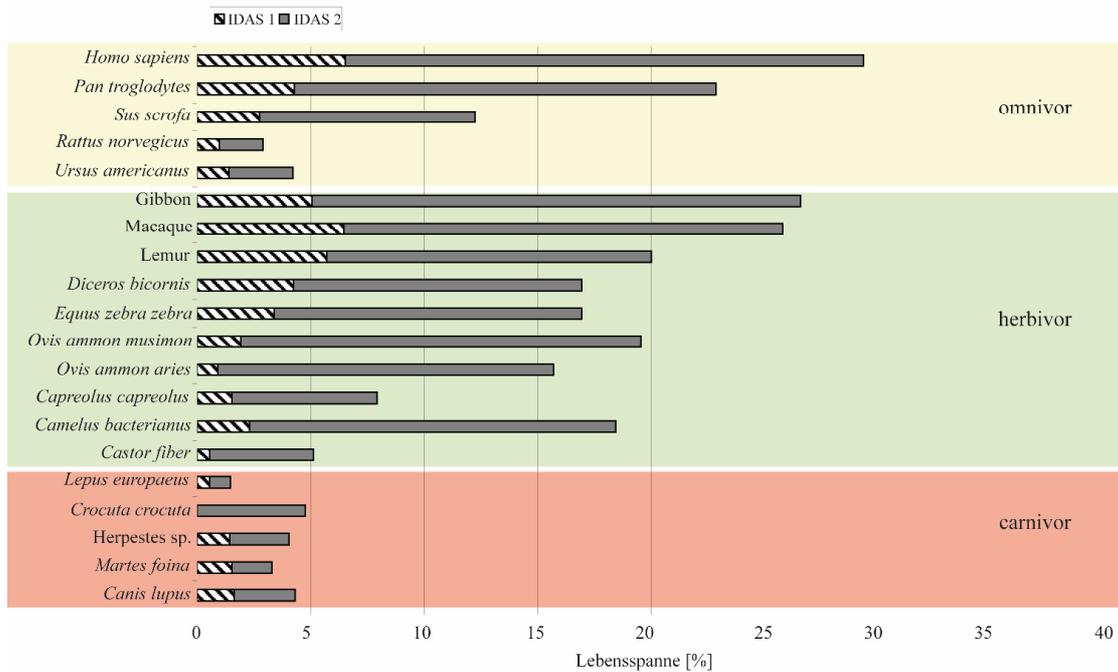


Abb. 20 Länge der Altersstadien IDAS 1 und 2 (Eintritt des ersten Molaren und vollständige permanente Bezahnung) aufgetragen gegen die maximale Lebensspanne für einige omnivore, herbivore und carnivore Arten. Die Einteilung der Arten in unterschiedliche ökologische Gruppen erfolgte auf der Grundlage ihrer bevorzugten Nahrung (NOWAK 1991)

Neben dem Abrieb der Milchzähne und die Kiefergröße, wird die Zahnwechselfrequenz zu einem großen Teil auch über die Aufrechterhaltung der funktionellen Strukturen beeinflusst (Tab.1 und 2).

Bei den Artiodactyla ist der Zahnwechsel in Bezug auf den Durchbruch der Incisiven, Caninen und Prämolaren bei den unterschiedlichen Arten zeitlich und sequentiell sehr variabel (SCHULTZ 1960; SLAUGHTER et al. 1974; SMITH 2000). Interessant dabei ist aber, dass die vierten Milchprämolaren meist erst nach den zweiten, in manchen Arten sogar erst nach den dritten Molaren wechseln. Dies begründet sich durch ihre molarisierte Morphologie, die sie als funktionelle Vorgänger der permanenten Molaren ausweist. Dadurch wird schon in den juvenilen Altersphasen eine hinreichend effiziente Zerkleinerung fester Nahrung gewährleistet.

Innerhalb der Carnivora zeigt sich in der Milchbezahnung eine entsprechende Anpassung mit der Bildung der Milchfleischschneidesschere durch den oberen dritten und unteren vierten Milchprämolaren (EWER 1973). Um die Funktionalität der Fleischschneidesschere auch während des Zahnwechsels aufrecht zu erhalten, brechen sowohl im Unterkiefer, als auch im Oberkiefer die Zahnpositionen der permanenten Schere immer vor dem Wechsel der Milchfleischschneidesschere durch. Somit wird eine

stete Funktionalität der schneidenden Bezahlung gewährleistet, wobei über einen kurzen Zeitraum sogar zwei Fleischschneidescheren ausgeprägt sein können (EWER 1973; SLAUGHTER et al. 1974).

Tabelle 1 Zahnwechselreihenfolgen verschiedener Artiodactyla (erweitert nach SMITH (2000))

Artiodactyla																				
Bovidae																				
<i>Antilocapra americana</i>		M1											M3	I1	P3	P4	I2	P2	I3	C
<i>Antidorcas marsupialis</i>		M1											M3	I1	I2/I3/C	P3	P4			
<i>Hemitragus jemlahicus</i>		M1											M3/I2	P3	P2/P4	I3				
<i>Sylvicapra grimmia</i>		M1											M3	P/P/P	I1	I2/I3	C			
<i>Aepyceros melampus</i>		M1											M3	I2	P2/P3	I3	C	P4		
<i>Connochaetes teurinus</i>		M1											M3	I2	P3/P4	I3	C			
<i>Taurotragus oryx</i>		M1											M3	I2	I3	C	P2/P3	P4		
<i>Bison bonasus</i>		M1											M3/P3	I2	I3	P4	C			
<i>Ovis ammon aries</i>		M1											M3	I2	P2	P3	P4	I3	C	
<i>Ovis ammon musimon</i>		M1											M3	C						
Cervidae																				
<i>Rangifer tarandus</i>		M1	I1										M3	P3/P2	P4					
<i>Odocoileus virginianus</i>		M1	I1										M3	P2	P3/P4					
<i>Muntiacus reevesi</i>		M1											M3	I2	P3/P2	P4	I3/C			
<i>Cervus elaphus</i>		M1											M3	I3/C	P2/P3	P4				
<i>Caprolus capreolus</i>		M1											M3	P2	P3	P4				
Cainotheriidae																				
<i>Cainotheriidae</i>	P1	M1	I1	P3									M3							
<i>Caenomeryx filholi</i>		M1	P1	I									M3	P2	P3	P4				
Camelidae																				
<i>Camelus</i>		M1											M3	I2	P2	P3	I3	C		
Suidae																				
<i>Sus scrofa</i>		M1	P1	C	I3								M3							

Tabelle 2 Zahnwechselreihenfolgen verschiedener Carnivora (erweitert nach SLAUGHTER et al. (1974))

Carnivora																			
Mustelidae																			
<i>Martes fiona</i>		I1-I3	M1	P1	P4-P2				M2										
<i>Mustela frenata</i>			M1						M2	P2	P3	P4							
<i>Galictis vittatus</i>		P2	M1						M2	P3	P4								
<i>Mellivora capensis</i>		P2	M1	P3	P4														
Canidae																			
<i>Canis lupus</i>			M1	P1	I1-I3				M2	C	P4	P3	P2			M3			
<i>Alopex lagopus</i>		dP1	M1						M2							M3	P2	P4	P3
Ursidae																			
<i>Ursus americanus</i>	P1	I1	M1	I2	P4				M2	I3	P3					M3	C	P2	
<i>Ursus arctos</i>			M1	I1	I2	P4	I3		M2							M3	C		
<i>Selenarctos thibetanus</i>		dP1	M1	P4					M2	P2	P3					M3			
Hyaenidae																			
<i>Crocuta crocuta</i>			M1	P2	P4	P3													
Felidae																			
<i>Felis concolor</i>			M1	P4	P3														
<i>Acinonyx jubatus</i>			M1	P4	P3														

5.3. Zahnreihenentwicklung über die Lebenszeit

Die Ergebnisse in den unterschiedlichen Säugetierbezahnungen zeigen, dass die Funktionalitäts- und Effizienzerhaltung durch verschiedene Faktoren begünstigt wird. Vor allem Zahnabrieb spielt eine entscheidende Rolle, sowohl beim Aufbau, als auch dem Verlust funktioneller Oberflächenstrukturen. So werden die juvenilen Stadien durch den Einschleif und die Freilegung der sekundären Oberfläche geprägt, was vor allem für der Bildung von Scher- und Schneidkanten notwendig ist. Mit zunehmender Abnutzung geht in den späten Altersstadien das Oberflächenprofil verloren, was den Funktionalitätsabbau einleitet. Diese Ausprägungen mit der Effizienzzunahme nach der Geburt (IDAS 1 und 2), dem Effizienzhöhepunkt kurz nach dem Ende des Zahnwechsels (IDAS 3) und dem anschließenden funktionellen Abbau (IDAS 4 und 4) finden sich in allen untersuchten Zahntypen. Dennoch gibt es in allen drei Gruppen Arten, die mittels Funktionalitätsverschiebungen, einer hypsodonten Bezahnung oder dem präzisen Nachschleifen der funktionellen Strukturen eine lange Effizienzerhaltung der postcaninen Bezahnung gewährleisten. Diese Mechanismen sind meist morphologisch geprägt, wodurch sie in den verschiedenen Zahntypen unterschiedlich stark entwickelt sind.

5.3.1. Bunodonte Bezahnung

5.3.1.1. Funktionalitätsänderung im Einzelzahn

Ein multifunktionales Gebiss ist die beste Voraussetzung für eine omnivore Ernährung, weil es durch scherende und quetschende Strukturen Aufschlussmöglichkeiten für eine Vielzahl an Nahrungskomponenten bietet. In unterschiedlich starker Ausprägung finden sich daher in den meisten bunodonten Gebissen sowohl quetschende, als auch scherende Strukturen auf der postcaninen Zahnoberfläche.

Im Allgemeinen weisen die meisten bunodonten Molaren mit dem Einschub in die Zahnreihe eine geschlossene Schmelzkappe auf. Mit einsetzender Attrition und Abrasion wird aber allmählich an den Zahnhöckern der Schmelz abgenutzt und Dentinfelder freigelegt. Die Schmelzbegrenzungen dieser Dentinfelder bilden aufgrund ihrer Materialhärte etwas erhöht stehende Scherkanten (GREAVES 1973). Gleichzeitig mit der Ausdehnung der Dentinfelder flacht das Zahnprofil ab (ROLETT und CHIU 1994)

(Abb.21). Aufgrund dieses Abkauschemas kommt es in den bunodonten Molaren mit zunehmender Abnutzung zu einem Funktionalitätswechsel von quetschend zu schierend (OSBORN und LUMSDEN 1978).

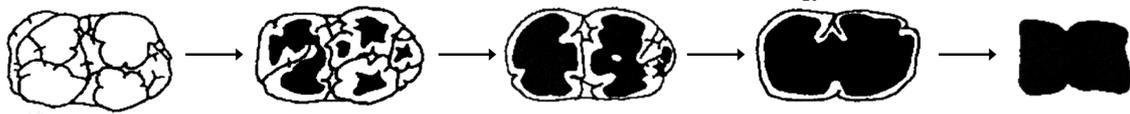


Abb. 21 Abnutzungsschema eines Schweinemolaren (verändert nach ROLLET und CHIU (1994))

In der quetschenden Funktionalitätsphase der Molaren werden durch Höcker-Becken-Systeme vor allem große Nahrungspartikel, aber auch Früchte mit weichem Fruchtfleisch, sowie harte Komponenten, wie Samen, Wurzeln oder hartschalige Früchte mit vergleichsweise geringem Kraftaufwand zerkleinert.

Aufgrund der relativ großen Bewegungsfreiheit beim Kauen kann der Druck auf die Nahrung von verschiedenen Richtungen ausgeübt werden, was die Wahrscheinlichkeit der Einwirkung auf die schwächste Stelle erhöht. Die Freiheitsgrade des Kiefers zeigten sich bei der Manipulation am Skelett und werden durch die sowohl mesial, als auch distal der Höcker auftretenden Facetten bestätigt (Abb.22). Eine Einschränkung der Kieferbewegung durch die vorderen Zahnpositionen kann ebenfalls ausgeschlossen werden.

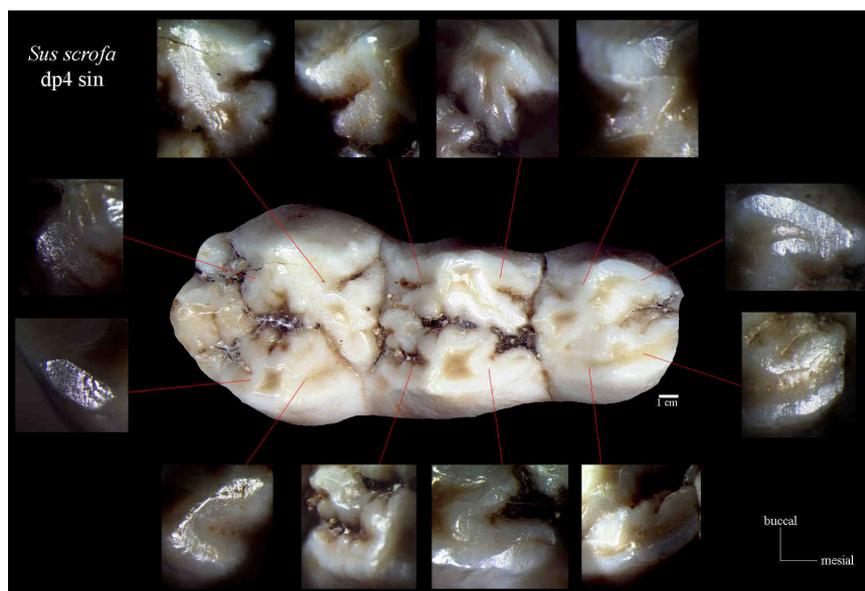


Abb. 22 Mesiale und distale Höckerfacetten auf der bunodonten Zahnoberfläche am Beispiel des linken unteren vierten Milchprämolaren (dp4) von *Sus scrofa*, als Zeichen eine hohen Bewegungsfreiheit des Kiefers beim Kauvorgang

Die Kieferbewegung während der Mastikation beeinflusst auch die Effizienz des Zahnes, die vor allem von den einwirkenden Kräften bestimmt wird. In vielen bunodonten Gebissen zeigt sich aufgrund der isognathen Kieferstellung eine gleichzeitige Belastung der Kieferhälften während des Kauvorgangs mit Zahn-Zahn-Kontakten auf beiden Seiten (HERRING und SCAPINO 1973; HERRING et al. 2001). Bei *Sus scrofa* wurde nachgewiesen, dass sich die Belastungskräfte zwischen der aktiven und passiven Seite im Gegensatz zu anisognathen Gebissen kaum unterscheiden (HERRING und SCAPINO 1973). Die meist zweiphasige Kaubewegung setzt sich aus einer orthalen und einer lingualen Bewegung zusammen, wobei bei *Sus scrofa* ein bilaterales Kauen mit einem Seitenwechsel nach jedem Kauzyklus beobachtet wurde (HERRING und SCAPINO 1973; HERRING 1977; HERRING et al. 2001; LANGENBACH et al. 2002) (Abb.23). CTX Aufnahmen eines fressenden juvenilen Schweins aus dem Jahr 2006 (©E.L. Brainerd, K. Metzger and D.B. Baier) bestätigen dies. Juvenile Individuen dagegen zeigen eine noch relativ ungerichtete Bewegung, wobei der stetige Seitenwechsel während des Kauzyklus erst nach einigen Monaten erlernt und automatisiert wird (HERRING 1985).

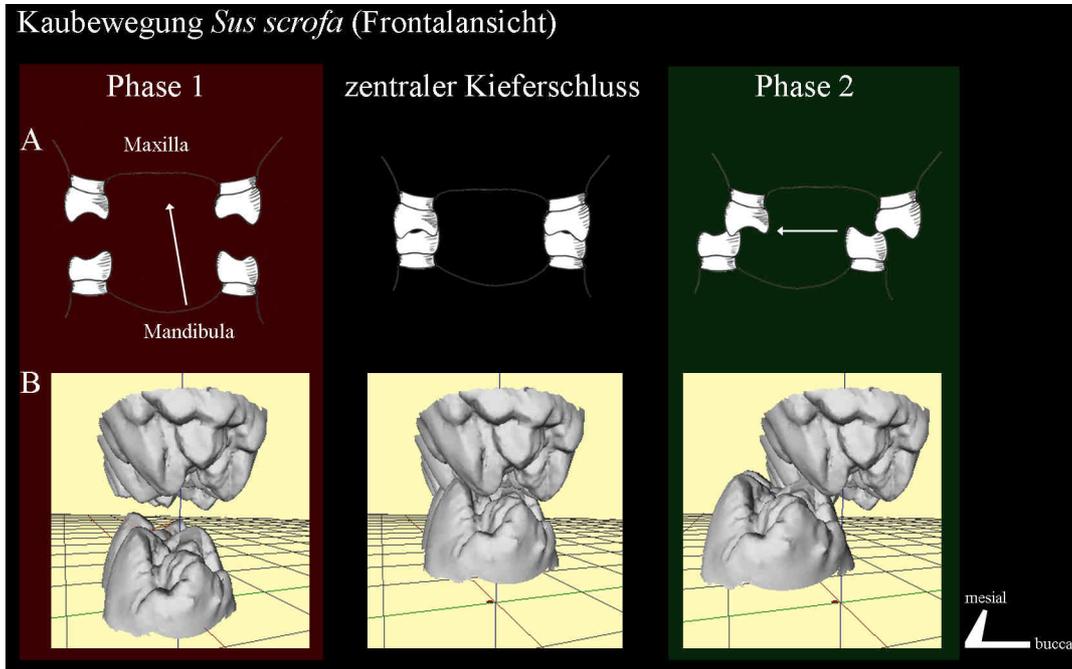


Abb. 23 Kaubewegungszyklus von *Sus scrofa*; A – schematische Darstellung der Kaubewegung des gesamten Kiefers in frontaler Ansicht, B – OFA Darstellung der Kaubewegung einer einzelnen Zahnposition (M2/m2)

Unter Berücksichtigung der Kaubewegung kann die Funktionalitätsänderung eines einzelnen bunodonten Zahnes vom Quetschen zum Scheren am Beispiel von *Sus scrofa* mit Hilfe des „Occlusal Fingerprint Analysers“ (OFA) veranschaulicht werden. Dazu wurde der Mastikationszyklus antagonistischer Molaren aus Ober- und Unterkiefer simuliert. Durch die Detektionstechnik werden die Oberflächenkontakte während der Mastikation farblich angezeigt (Abb.24 und 25). In einem unabgekauten Molar mit geschlossener Schmelzkappe und gut ausgebildeten Höcker-Becken-Systemen kommt es während des Kieferschlusses hauptsächlich zu Kontakten an den mesialen und distalen Seiten der Höckern, wobei überwiegend Druckkräfte aufgebaut werden (Abb.24). Während der lateralen Phase des Kauzyklus kann die Nahrung zwar noch weiter komprimiert werden, aber aufgrund der noch nicht ausgebildeten Scherkanten können nur geringe Scherkräfte ausgeübt werden, was kaum zu einer weiteren Zerkleinerung der Nahrung führt.

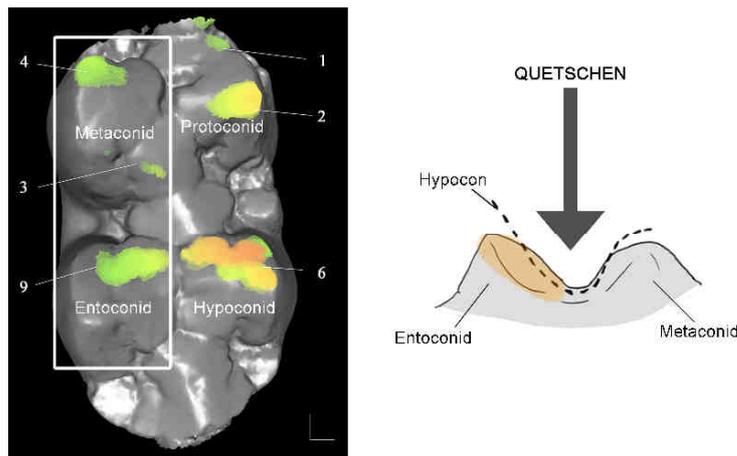


Abb. 24 Darstellung der Kontaktflächen eines wenig abgekauten unteren ersten Molaren von *Sus scrofa* über den gesamten Kauzyklus hinweg. Die farbigen Markierungen geben den Zahn-Zahn-Kontakt zwischen Ober- und Unterkiefer von der Einfahrbewegung bis zur Kieferöffnung wieder.

Erst mit der Freilegung des Dentins im Zuge des fortschreitenden Abriebs kommt es zur Bildung von Schmelzkanten und das Scheren tritt funktionell immer mehr in den Vordergrund (Abb.25). Die großflächigen Attritionsfacetten verschwinden allmählich und beschränken sich mehr und mehr auf die Schmelzkanten. Die Ausrichtung der Facetten ändert sich von anfangs mesial/distal nach buccal(labial)/lingual. Durch das Aufkommen der Schmelzkanten in Ober- und Unterkieferzähnen wird nun ein Schneiden faseriger und elastischer Nahrungsbestandteile während der seitlichen Bewegung des Unterkiefers möglich. Die Simulation der Kaubewegung zeigt deutlich,

dass es an den Kanten hauptsächlich zu punktuellen Schneiden kommt, was eine zusätzliche Steigerung in der Schereffizienz mit sich bringt (Abb.25).

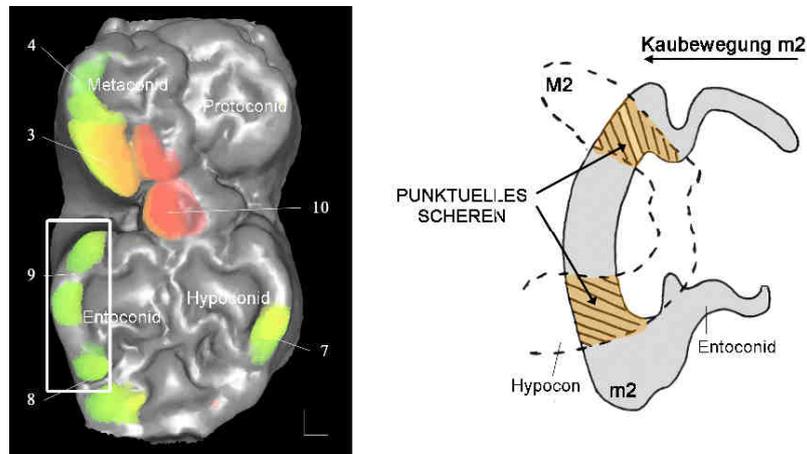


Abb. 25 Darstellung der Kontaktflächen eines stark abgekauten unteren ersten Molaren von *Sus scrofa* über den gesamten Kauzyklus hinweg. Die farbigen Markierungen geben den Zahn-Zahn-Kontakt zwischen Ober- und Unterkiefer von der Einfahrbewegung bis zur Kieferöffnung wieder.

Im Laufe der Abkautung können die beiden Funktionalitäten auch gemeinsam an einem Zahn auftreten, mit einer vorwiegend quetschenden ersten Phase und einer scherenenden zweiten Phase. Erst mit der zunehmenden Abflachung des Zahnprofils und dem Verschwinden der Zahnhöcker tritt das Scheren am Einzelzahn in den Vordergrund.

Die Facettennutzung im Laufe des gesamten Kauzyklus bestätigt den funktionellen Wechsel zwischen der ersten und zweiten Phase (Abb.26). So sind die Facetten der wenig abgenutzten Zähne in beiden Kauphasen vorwiegend nach mesial oder distal ausgerichtet (Abb.26: M7048). Mit zunehmender Abnutzung und der einhergehenden Freilegung des Dentins nehmen die bucco-lingual ausgerichteten Facetten in der zweiten Phase zu, was mit der Kaurichtung des Kiefers korreliert (Abb.26: ZMH9334, ZMH9335). Die Scherkanten stehen somit senkrecht zur Kaubewegung, wodurch gegensätzlich gerichtete Zugkräfte an den Scherkanten ein Zerreißen faseriger Nahrung bewirken. Mit dem völligen Verlust der Höcker finden sich nur noch bucco-lingual ausgerichtete Facetten während des gesamten Kauzyklus in Benutzung (Abb.26: ZFMK29IX1916), was die Konzentration auf eine scherende Funktionalität im Alter bestätigt. Somit zeigen vor allem Abnutzungsstadien mit sowohl quetschenden als auch scherenenden Funktionalitäten einen effizienten, multifunktionalen Einzelzahn.

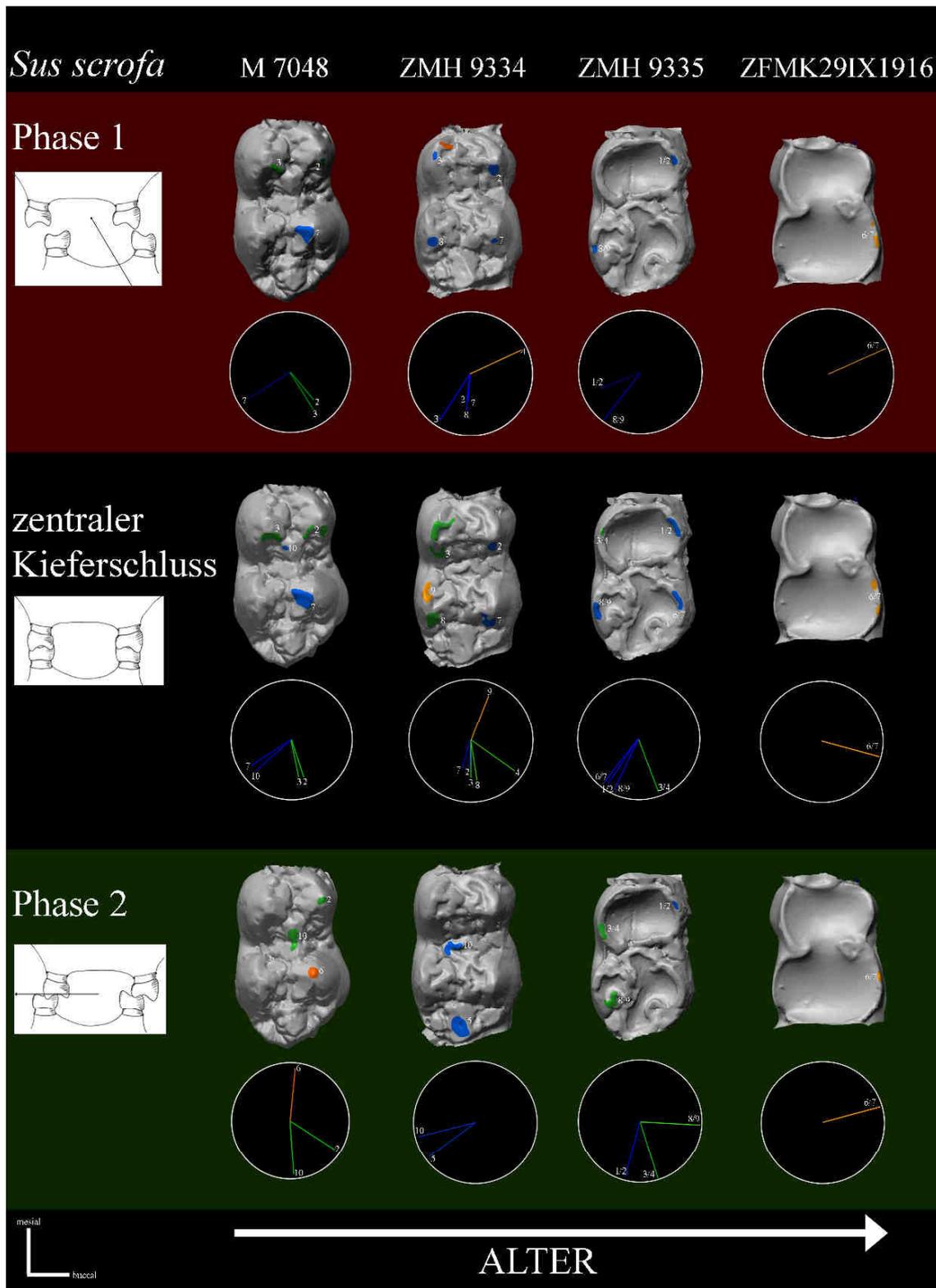


Abb. 26 Zur Untersuchung der Facettennutzung während der Mastikation und wie diese sich durch fortschreitende Abnutzung ändert, wurden mit der OFA Software Kausimulationen unterschiedlich stark abgenutzter Molaren von *Sus scrofa* durchgeführt. In der Grafik dargestellt sind die unteren zweiten Molaren mit zunehmender Abnutzung von links nach rechts. Von oben nach unten sind beispielhaft einzelne Momente der jeweiligen Kauphasen herausgegriffen worden, die die typische Facettennutzung der Phasen zeigen. Unterhalb der einzelnen Zähne sind in einem Facettenkompass die Richtung, sowie die Steilheit der Facetten abzulesen (KULLMER et al. 2009).

Auch die Gesamtfläche der Nutzungsflächen am Einzelzahn während des Kauvorganges weist deutliche Unterschiede sowohl zwischen der ersten und zweiten Kauphase, als auch zwischen Zähnen unterschiedlicher Abnutzungsstadien auf und bestätigt damit die Funktionalitätsänderungen im Einzelzahn (Abb.27-30). Durch das Eingreifen der Höcker in die antagonistischen Becken zeigt sich für die erste Phase besonders in wenig abgenutzten Zähnen eine relativ große Gesamtfläche der genutzten Facetten (Abb.27 und 28). Die zweite Phase dagegen bestimmt sich durch einen relativ geringen, aber steten Attritionskontakt, der sich mit der Kauichtung auf der Oberfläche fortsetzt (Abb.27-30). Mit der Freilegung des Dentins und zunehmender Abnutzung des Zahnes, werden die großen Facettenareale durchbrochen und nun mehr auf die Scherkanten beschränkt, wodurch die Gesamtfläche der Zahn-Zahn-Kontakte während des Mastikationsvorganges abnimmt (Abb.29 und 30). Die Abnahme der Facettengröße spiegelt dabei die zunehmende Verlagerung der Funktion auf eine scherende Zerkleinerung an den Kanten wider.

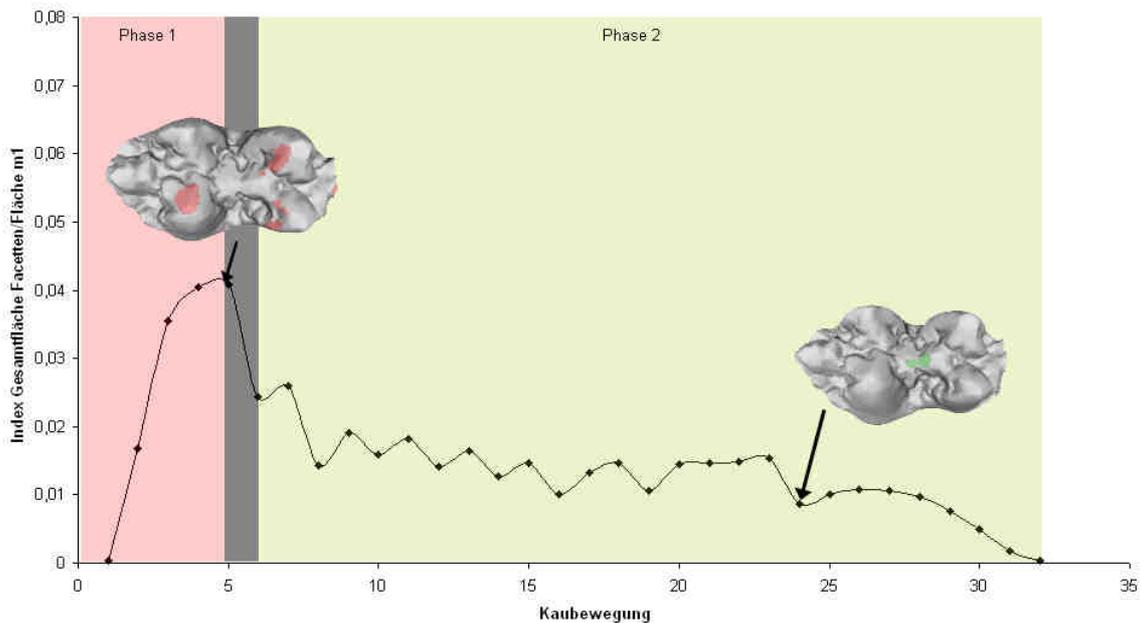


Abb. 27 Dargestellt ist die Gesamtfläche der genutzten Facetten während des Kauzyklus auf einem frisch durchbrochenen unteren ersten Molar von *Sus scrofa* (M7048). Die Gesamtfläche wird dabei durch einen Index repräsentiert (Gesamtfläche der Facetten/Gesamtfläche der Kaufläche des ersten Molaren), um zu Vergleichszwecken den Größenfaktor auszuschließen. Beispielhaft zeigen die zwei Zahnabbildungen die Facettennutzung auf der Zahnoberfläche zum Kieferschluss, beziehungsweise am Ende der zweiten Phase.

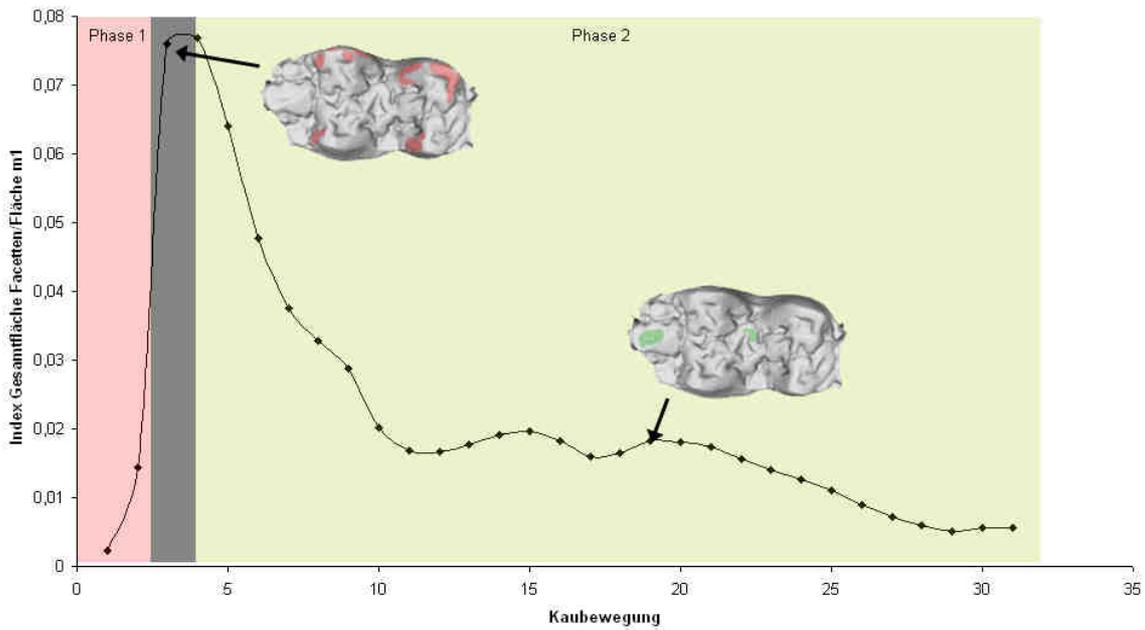


Abb. 28 Dargestellt ist die Gesamtfläche der genutzten Facetten während des Kauzyklus auf einem vergleichsweise wenig abgenutzten unteren ersten Molar von *Sus scrofa* (ZMH9334). Die Gesamtfläche wird dabei durch einen Index repräsentiert (Gesamtfläche der Facetten/Gesamtfläche der Kaufläche des ersten Molaren), um zu Vergleichszwecken den Größenfaktor auszuschließen. Beispielhaft zeigen die zwei Zahnabbildungen die Facettennutzung auf der Zahnoberfläche zum Kieferschluss, beziehungsweise am Ende der zweiten Phase.

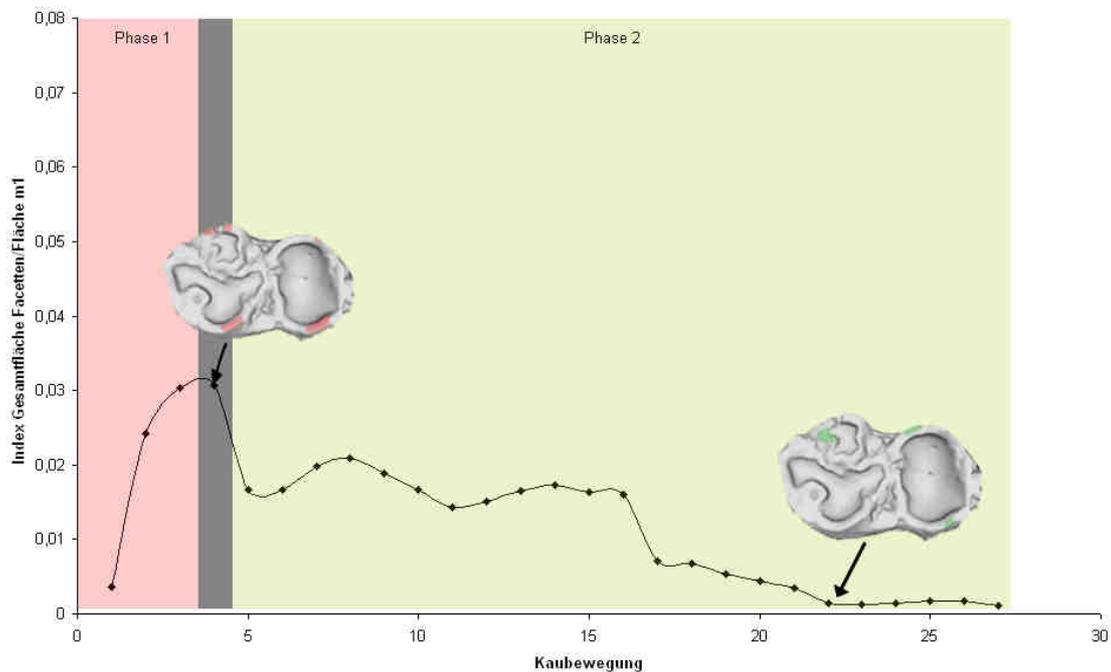


Abb. 29 Dargestellt ist die Gesamtfläche der genutzten Facetten während des Kauzyklus auf einem vergleichsweise stark abgekauten unteren ersten Molar von *Sus scrofa* (ZMH9335). Die Gesamtfläche wird dabei durch einen Index repräsentiert (Gesamtfläche der Facetten/Gesamtfläche der Kaufläche des ersten Molaren), um zu Vergleichszwecken den Größenfaktor auszuschließen. Beispielhaft zeigen die zwei Zahnabbildungen die Facettennutzung auf der Zahnoberfläche zum Kieferschluss, beziehungsweise am Ende der zweiten Phase.

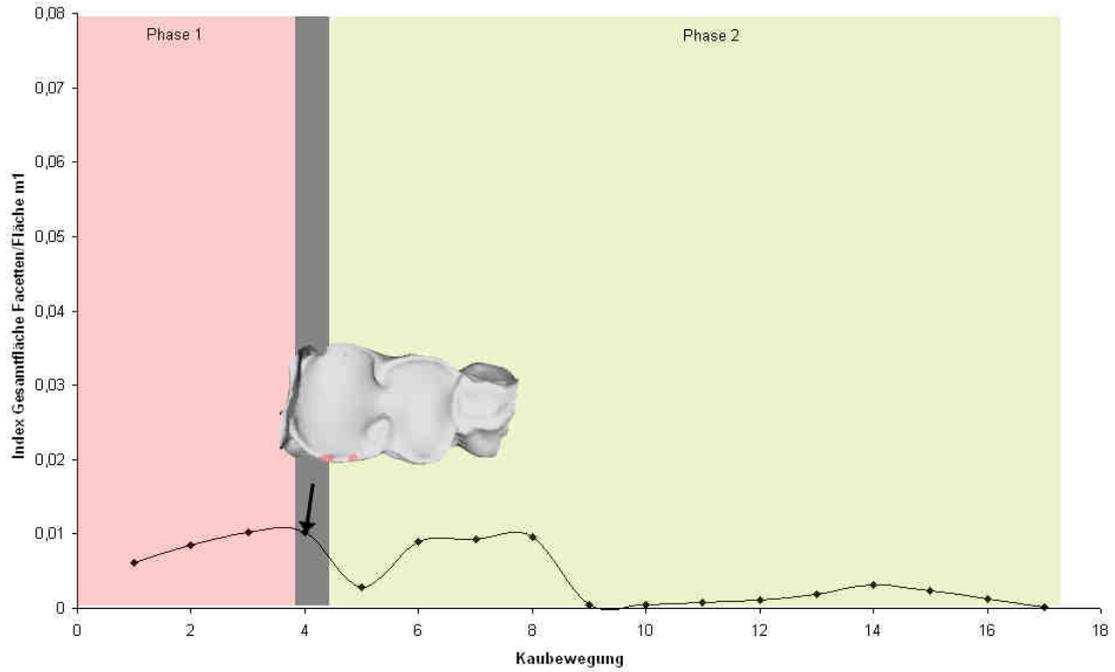


Abb. 30 Dargestellt ist die Gesamtfläche der genutzten Facetten während des Kauzyklus auf einem fast komplett abgenutzten unteren ersten Molar von *Sus scrofa* (ZFMK29IX1916). Die Gesamtfläche wird dabei durch einen Index repräsentiert (Gesamtfläche der Facetten/Gesamtfläche der Kaufläche des ersten Molaren), um zu Vergleichszwecken den Größenfaktor auszuschließen. Beispielhaft zeigt die Zahnabbildung die Facettennutzung auf der Zahnoberfläche zum Kieferschluss.

5.3.1.2. Funktionalitätsverschiebung auf der Zahnreihe

Die Funktionalitätsänderungen im Einzelzahn führen im Weiteren zu der Multifunktionalität der gesamten Zahnreihe, und tragen dazu bei, die Effektivität des Gebisses stabil zu halten. Besonders in bunodonten Arten mit einem relativ langen Zahnwechsel (Abb.20) können sowohl quetschende, als auch scherende Strukturen auf der postcaninen Zahnreihe lange funktionell bleiben. Durch einen sukzessiven Zahnwechsel treten über einen langen Zeitraum hinweg immer wieder frische Oberflächen in die Zahnreihe ein. Bei *Sus scrofa* kann dieser Zeitraum bis zu zweieinhalb Jahre andauern, was etwa 14% der maximalen Lebensspanne entspricht (MAGNELL und CARTER 2007). Dadurch wird erreicht, dass sich die einzelnen Zahnpositionen von mesial nach distal abnutzen und die Scherkanten nach und nach auf der postcaninen Zahnreihe auftreten (LOVEJOY 1985) (Abb.31).

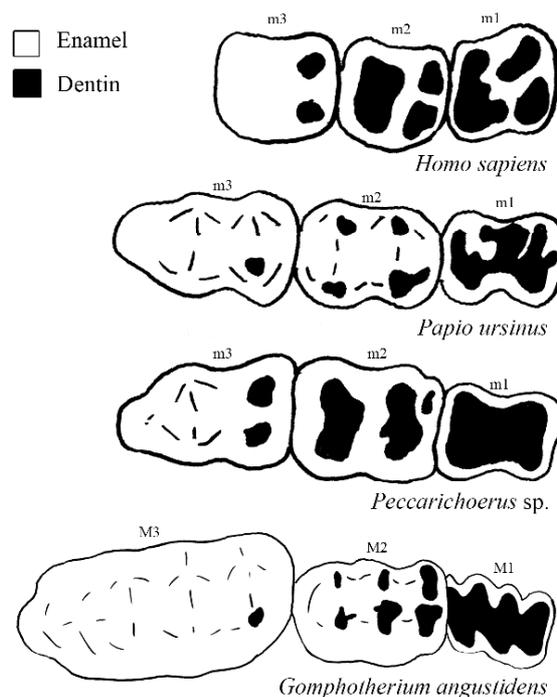


Abb. 31 Beispiele bunodonter Zahnreihen mit Funktionalitätsverschiebung auf der Zahnreihe (von oben nach unten: *Homo sapiens*, *Papio ursinus*; *Peccarichoerus* sp., *Gomphotherium angustidens*); das freigelegte Dentin wird von Schmelz umrandet, welcher Scherkanten bildet.

Die Ausprägung der funktionellen Verschiebung hängt ebenso stark mit der Freilegung der sekundären Oberfläche zusammen. Besonders in der Bezahnung von *Sus scrofa* findet sich dabei eine sehr frühe Dentinfreilegung, was bedeutet, dass schon in den frühen IDAS Stadien sowohl Scherkanten, als auch Höcker-Becken-Systeme funktional

ausgeprägt sind (Abb.32). Dieses relativ frühe Freilegen der sekundären Oberfläche bedingt die gleichmäßige Ausprägung der scheren und quetschenden Strukturen von den frühen bis zu den späten IDAS Stadien auf der postcaninen Bezaehlung.

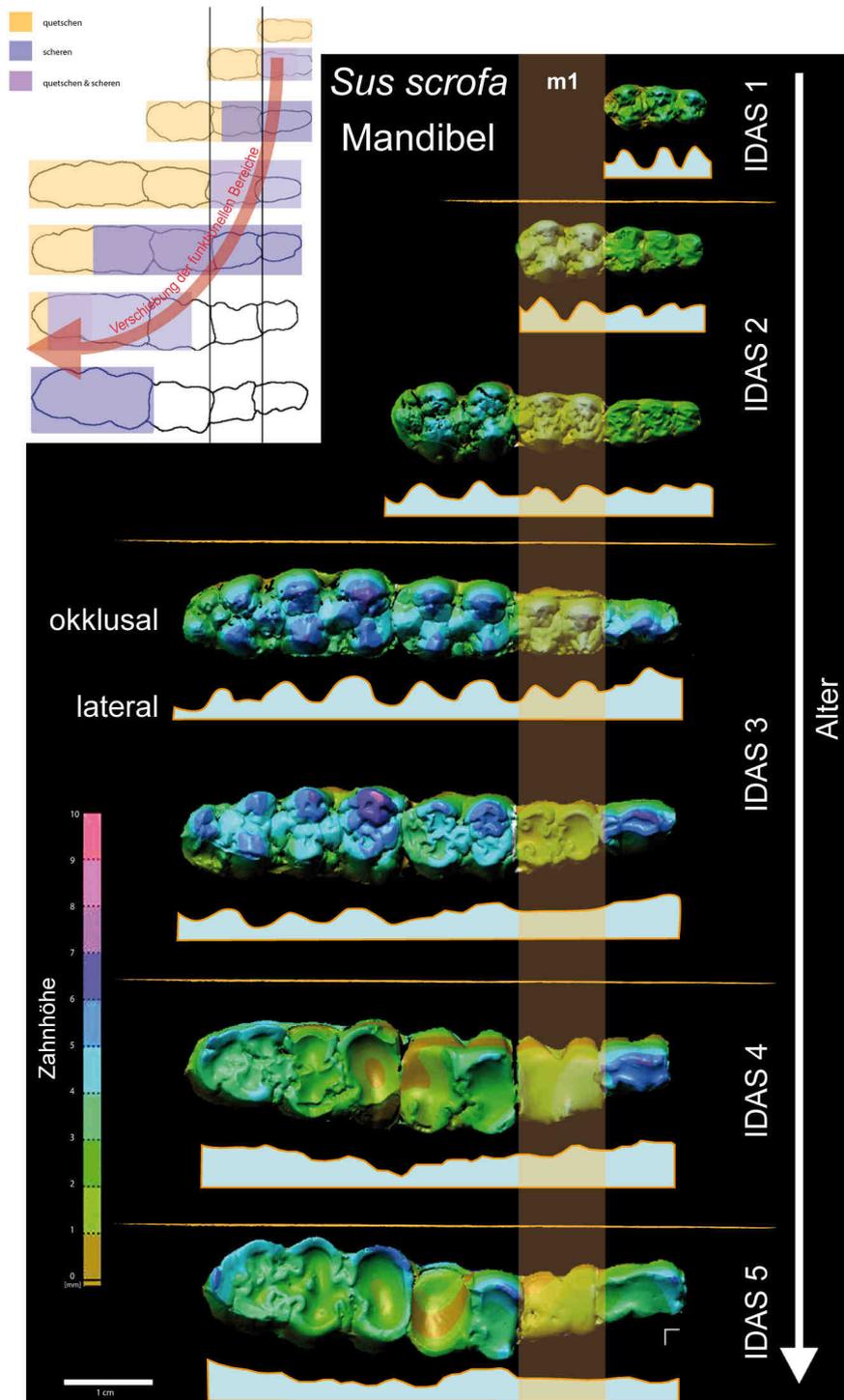


Abb. 32 Höhenprofile unterschiedlich alter Zahnreihen von *Sus scrofa* mit Hinblick auf die Verschiebung der funktionell quetschenden und scherenen Bereiche

Im Laufe des Lebens verändert sich die Nutzungsfläche der postcaninen Zahnreihe immer wieder. Die zur Verfügung stehende Zahnoberfläche nimmt in den ersten IDAS Stadien 1 und 2 stark zu und erreicht ihr volles Potential in IDAS 3, also mit der Ausbildung der vollständigen permanenten Bezahnung (Abb.32 und 33). In den darauffolgenden Altersstadien IDAS 3 und 4 bleibt die Nutzungsfläche der Zahnreihe konstant. In IDAS 5 kann es durch Interdentalabrieb in stark abgenutzten Zahnpositionen aufgrund des auftretenden Substanzverlustes zu einem leichten Abfall der Nutzungsfläche kommen. Die Fläche der postcaninen Zahnreihe gibt allerdings nur die Entwicklung des potentiellen Nutzungsbereiches wieder. Über die Entwicklung der effektiven funktionellen Strukturen auf der Zahnoberfläche kann anhand der Nutzungsfläche keine Aussage gemacht werden. Dazu müssen die Beckenstrukturen und Scherkanten gesondert betrachtet werden.

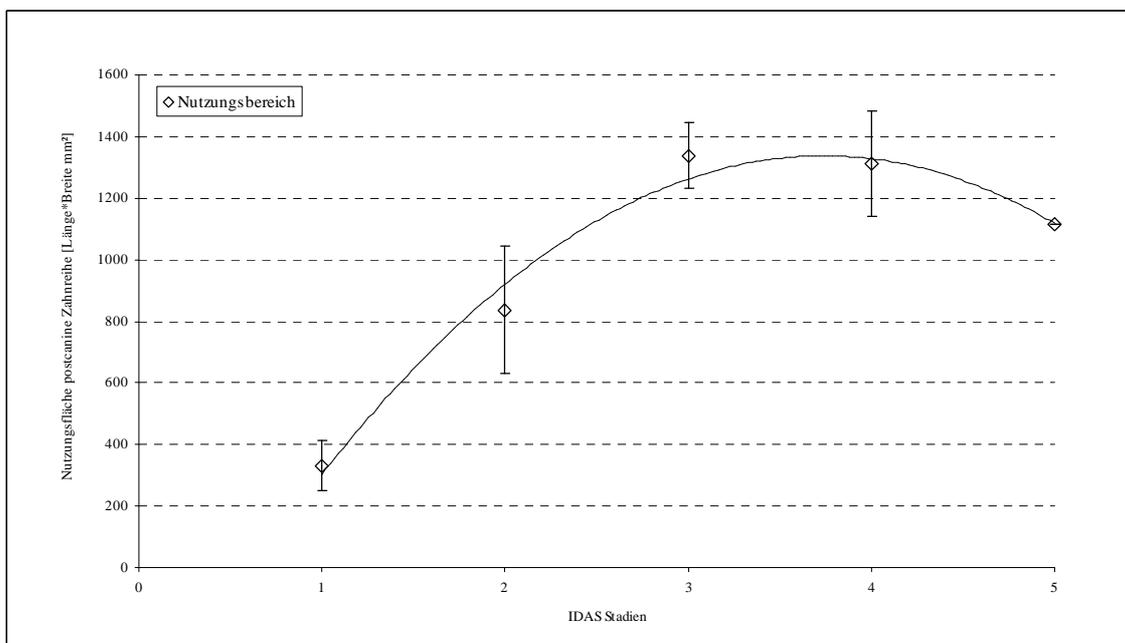


Abb. 33 Entwicklung der Nutzungsfläche (Länge*Breite [p1-m3]) der postcaninen unteren Zahnreihe in *Sus scrofa* über die Lebenszeit hinweg (IDAS 1-5). Dieser Verlauf entspricht der oberen Zahnreihe, aufgrund dessen hier nur der Unterkiefer dargestellt ist.

Die Entwicklung der Scherkantenlängen und Beckenvolumen auf der postcaninen Zahnoberfläche zeigt deutliche Tendenzen der Funktionalitätserhaltung über einen langen Zeitraum hinweg. Vor allem die Beckenstrukturen sind von den ersten IDAS Stadien bis zum Stadium IDAS 4 in ihrer Ausprägung sehr konstant (Abb.34). So entsprechen die Beckenstrukturen bereits im ersten Stadium dem Niveau von IDAS 2, 3 und 4, wobei zwischen IDAS 1, 2 und 4 keine signifikanten Unterschiede auftreten. Das

etwas erhöhte Aufkommen von Beckenstrukturen in IDAS 3 zeigt an, dass die größte Effektivität der quetschenden Strukturen im dritten IDAS Stadium zu finden ist. Die geringere Ausprägung der Beckenstrukturen in den ersten Stadien IDAS 1 und 2 kann auf die noch unvollständige Bezahnung zurückgeführt werden. In der frühen Periode des dritten IDAS Stadiums stehen dann auf der gesamten postcaninen Zahnreihe gut ausgebildete Becken zur Verfügung. Mit dem Verlust der Becken vor allem in den ersten Molaren sinkt das Gesamtvolumen auf der postcaninen Zahnreihe im Stadium IDAS 4 wieder etwas ab. Erst im fünften IDAS Stadium kommt es dann zu einem starken Abfall des Beckenvolumens auf der Zahnoberfläche (Abb.34). Der zunehmende Funktionalitätsverlust der quetschenden Strukturen erklärt sich durch die nun auch einsetzende Abflachung des dritten Molaren und dem Ausbleiben des Nachschubes neuer Becken. Dennoch bleibt eine quetschende Funktionalität der Bezahnung bestehen, da auch zwischen zwei flachen Ebenen Druckkräfte ausgeübt werden können. Allerdings nimmt mit der Abflachung der Becken die Quetscheffizienz ab.

Die Scherkantenausbildung auf der Zahnoberfläche von *Sus scrofa* zeigt ein etwas anderes Bild im Vergleich zu den Beckenstrukturen (Abb.34). Die Gesamtlänge der Scherkanten nimmt in den ersten Stadien zu. IDAS 1 zeigt eine vergleichsweise geringe Scherkantenlänge, da gerade in diesem Stadium die Scherkanten erst durch die Freilegung der sekundären Oberfläche gebildet werden müssen. In der Bezahnung von *Sus scrofa* erfolgt die Freilegung der sekundären Oberfläche aber vergleichsweise schnell und schon in IDAS 2 sind die Scherkantenlängen auf einem dem dritten IDAS Stadium ähnlichem Niveau (Abb.34). Mit dem Beginn des zweiten Stadiums, was meist mit dem Übergang zu fester Nahrung einhergeht, stehen den juvenilen Tieren somit alle funktionellen Zahnstrukturen zur Verfügung, welche für die Zerkleinerung der vielfältigen Komponenten benötigt werden. In den folgenden IDAS Stadien 3 bis 5 bleibt die Scherkantenlänge relativ konstant, bzw. nimmt leicht zu, was bedeutet, dass die Effizienz der Scherkanten bis ins hohe Alter konstant aufrecht erhalten wird.

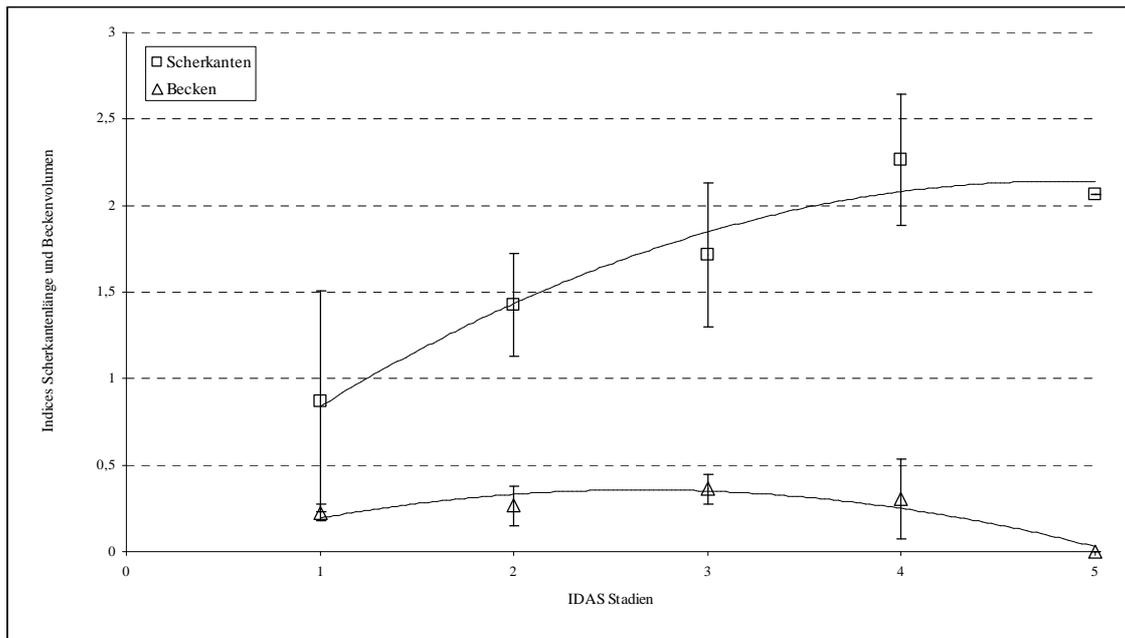


Abb. 34 Dargestellt ist die Scherkanten- und Beckenentwicklung auf der mandibulären Zahnreihe in unterschiedlichen funktionellen Zahnstadien (IDAS Stadien) bei *Sus scrofa*. Auch hier entsprechen sich die Darstellungen im Ober- und Unterkiefer, weshalb zur besseren Übersicht die Werte im Unterkiefer dargestellt werden. Die Werte geben dabei Indices wieder, um den Größenfaktor zu eliminieren. Der Index für die Scherkanten bildet sich dabei aus der Gesamtlänge der Scherkanten auf der postcaninen Zahnreihe geteilt durch die Länge der postcaninen Zahnreihe. Der Index der Beckenvolumen wird gebildet aus dem Gesamtvolumen der Becken auf der postcaninen Zahnreihe geteilt durch das Gesamtvolumen der postcaninen Zahnreihe.

Die lange Funktionalitätserhaltung der Zerkleinerungsstrukturen auf der postcaninen Zahnreihe erklärt sich aber vor allem durch deren Verschiebung von mesial nach distal entlang der postcaninen Bezahnung. Diese Verschiebung resultiert aus der funktionellen Änderung im Laufe der zunehmenden Abnutzung der einzelnen Zahnpositionen kombiniert mit einem langen Zahnwechsel, der den Nachschub frischer Oberflächen über eine relativ lange Periode erlaubt. Zusammenfassend zeigt die Funktionalitätsverschiebung in der bunodonten Bezahnung am Beispiel des Wildschweins (*Sus scrofa*) deutlich, dass der Zerkleinerungsprozess der unterschiedlichen Nahrung an vergleichsweise kleine Bereiche der Zahnreihe gebunden ist. Daraus ergibt sich ein Kompromiss aus Vielseitigkeit und Spezialisierung der Zahnreihe.

In einigen bunodonten Arten wurde der Mechanismus der Funktionalitätsverschiebung durch die Verlängerung des dritten Molaren noch erweitert (Abb.31 und 32). Durch die Strukturverlängerung in den letzten Zahnpositionen verlängert sich der Zeitraum für den Nachschub an frischem Zahnmaterial und fördert somit die Aufrechterhaltung der Funktionalität.

5.3.1.3 Vergleich der bunodonten Bezahnung von *Sus scrofa* und *Ursus spelaeus*

Nicht alle bunodonten Arten zeigen die gleiche Ausprägung der Funktionalitätsverschiebungen auf der Zahnreihe wie *Sus scrofa*, da neben der Morphologie auch phylogenetische Einflüsse die Funktionalität des Gebisses beeinflussen (SEILACHER 1970).

Der phylogenetische Einfluss lässt sich besonders gut im Vergleich zwischen *Sus scrofa* und *Ursus spelaeus* aufzeigen. *Ursus spelaeus* zeigt ebenso wie die Schweine eine bunodonte Bezahnung mit breiten vielhöckrigen Molaren, die für eine omnivoren Ernährung ideal sind (RABEDER 2000; PINTO LLONA 2006). Dennoch ordnet sich der Höhlenbär phylogenetisch innerhalb der Carnivora ein. Der schnelle Zahnwechsel innerhalb der Carnivora ist auch bei den bunodonten Ursiden, wie beispielsweise *Ursus americanus*, ausgeprägt (Abb.35). Dadurch treten die einzelnen Zähne etwa zur selben Zeit, beziehungsweise sehr schnell nacheinander, in die Zahnreihe ein. Aufgrund der Verwandtschaft zu den rezenten Ursiden kann diese Zahnwechselfrequenz auch für *Ursus spelaeus* angenommen werden. Die Zeit des Zahnwechsels nimmt dabei bezogen auf die gesamte Lebenserwartung nur einen prozentualen Anteil von maximal 5% ein, verglichen mit etwa 14% bei *Sus scrofa* (Abb.35). Die zeitnahe Ausprägung aller funktionellen Strukturen auf der gesamten postcaninen Zahnreihe bedingt eine simultane Abnutzung der unterschiedlichen Zahnpositionen, wodurch die Voraussetzung für eine Funktionalitätsverschiebung verschwindet. Auch die eingeschränkte postcanine Nutzungsfläche durch eine reduzierte Zahnformel bei *Ursus spelaeus* (P4 M1 M2/ p4 m1 m2 m3) (THENIUS 1989) verhindert eine lang anhaltende funktionelle Verschiebung in der Bezahnung.

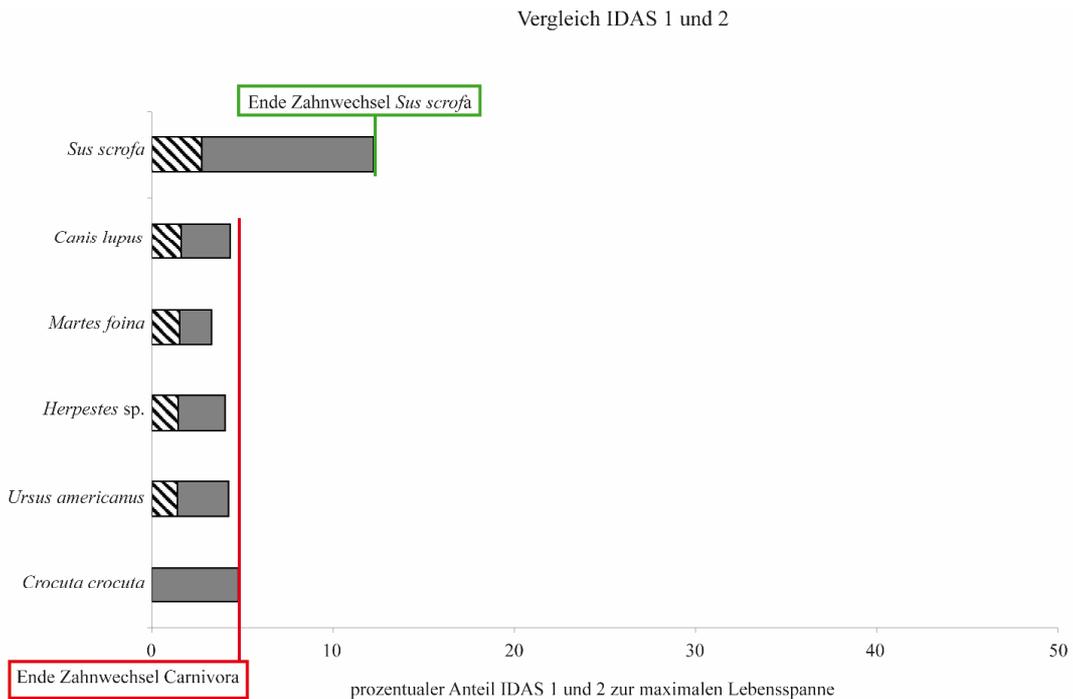


Abb. 35 Dargestellt sind die Dauer der ersten beiden IDAS Stadien 1 und 2 im Verhältnis zur gesamten Lebensdauer von *Sus scrofa* und verschiedenen Beispielsarten der Carnivora, die stellvertretend auch die Dauer des Zahnwechsels von *Ursus spelaeus* repräsentieren.

Vergleicht man die Zahnreihen von *Sus scrofa* und *Ursus spelaeus* in Hinblick auf die Freilegung der sekundären Oberfläche zur Bildung von Scherkanten zeigt sich, dass die Dentinfreilegung bei *Ursus spelaeus* erst relativ spät in IDAS 3 einsetzt (Abb.36). Die geschlossene Schmelzkappe der Molaren bleibt somit lange erhalten, was die Funktionalität vor allem auf quetschende Elemente konzentriert. Vergleichbare Scherkanten, wie sie bei *Sus scrofa* auftreten, werden erst im späten IDAS 3 oder gar erst in IDAS 4 gebildet.

Weiterhin schränkt eine vorwiegend orthale Kaubewegung von *Ursus spelaeus* die Funktionalität von Scherkanten stark ein. Flach auf der Oberfläche ausgebildete Scherkanten arbeiten vor allem bei der seitlichen Kieferbewegung effizient und können die Nahrung zerreißen. Da aber *Ursus spelaeus* eine nur geringe laterale Auslenkung während der Mastikation zeigt, werden kaum scherende Kräfte entwickelt. Die orthale Kieferbewegung bedingt auch das einseitig abgenutzte Oberflächenprofil bei *Ursus spelaeus* mit exponiertem Dentin auf der linguale Seite der oberen Zahnreihe und der buccalen Seite der unteren Zahnreihe. Im Gegensatz dazu wird die sekundäre Oberfläche in der Bezahnung von *Sus scrofa* gleichmäßig auf der gesamten

Zahnoberfläche aufgeschlossen (Abb.36), was auf eine gleichmäßige bilaterale Kieferbewegung zurückzuführen ist.

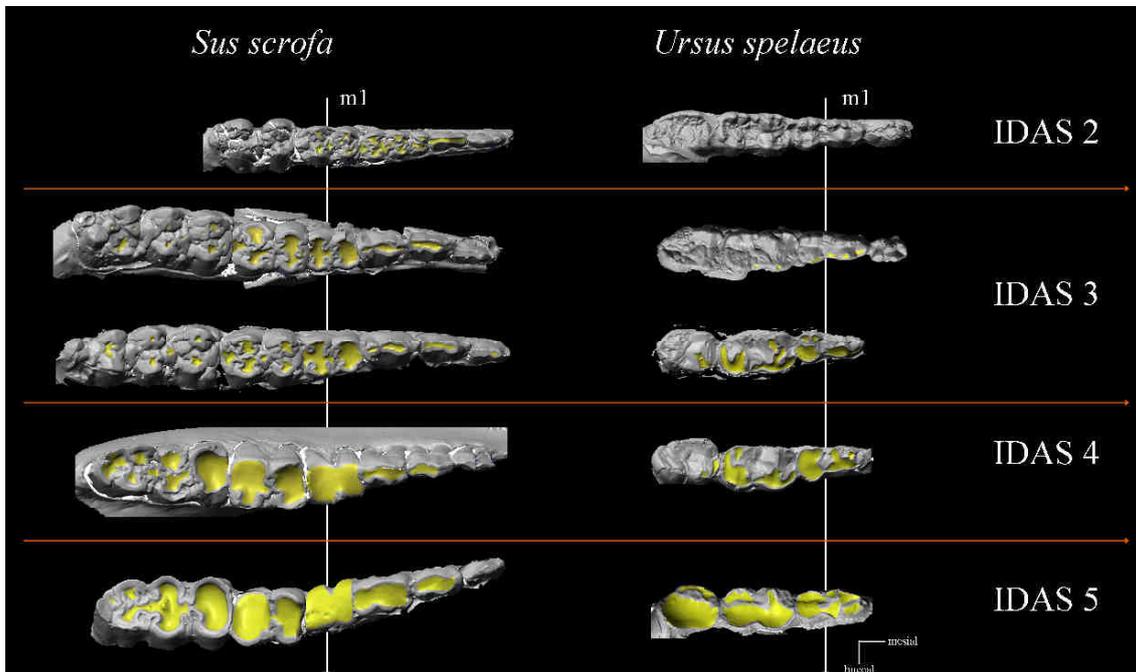


Abb. 36 Vergleich der Freilegung der sekundären Oberfläche (Dentin in gelb dargestellt) zwischen *Sus scrofa* und *Ursus spelaeus* im Laufe der fortschreitenden Abnutzung der Zahnreihen. Es ist zu beobachten, dass das Dentin bei *Ursus spelaeus* erst beim Übergang zu IDAS 4 stärker aufgeschlossen wird, wogegen bei *Sus scrofa* schon im frühen IDAS 2 Dentinflächen freigelegt sind.

Dennoch sind Scher- oder Schneidkanten auf der postcaninen Zahnreihe von *Ursus spelaeus* ebenfalls ausgebildet, denn aufgrund seiner Verwandtschaft zu den Carnivora besitzt der Höhlenbär eine Fleischschneideschere, gebildet aus dem ersten unteren Molaren und vierten oberen Prämolaren (Abb.37). Aber im Gegensatz zu anderen carnivoren Arten, deren Nahrung sich hauptsächlich aus tierischen Anteilen zusammensetzt, ist die Fleischschneideschere nur noch gering ausgebildet, wobei Scherfacetten dennoch ihre noch vorhandene Funktionalität aufzeigen.

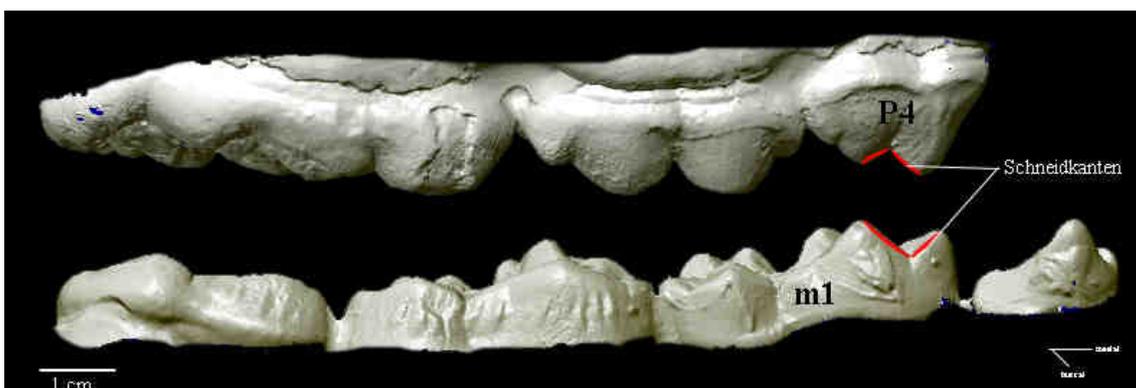


Abb. 37 Ausprägung der funktionellen Fleischschneideschere in der Bezahnung von *Ursus spelaeus*.

Der Vergleich der beiden bunodonten Bezahnungen von *Sus scrofa* und *Ursus spelaeus* zeigt sehr gut, dass durchaus Unterschiede in der Funktionalität innerhalb eines Zahntypus auftreten, wobei *Sus scrofa* mit der Funktionalitätsverschiebung und den somit lange aufrecht erhaltenden funktionell scherenden und quetschenden Strukturen einen hoch angepassten bunodonten Typen repräsentiert.

5.3.1.4. Entwicklungstendenzen aus der bunodonten Bezahnung heraus

Die spezialisierte bunodonte Bezahnung ermöglicht eine Weiterentwicklung in unterschiedlichste Richtungen.

Die Verlängerung von Zahnstrukturen, vor allem des dritten Molaren, hat innerhalb der Suiden zu hoch spezialisierten Formen, wie *Phacochoerus*, geführt. Durch Anpassungen an eine offenere Graslandschaft und somit eine abrasivere Nahrung, entwickelten sich stark vergrößerte dritte Molaren mit einer hohen Anzahl an scherenden Schmelzbändern auf der Zahnoberfläche (KULLMER 1999) (Abb.38). Diese Entwicklung geht einher mit dem Auswurf der vorderen Prämolaren und Molaren aus der Zahnreihe im Laufe des Lebens. Dabei sind diese Positionen bis zum vierten Lebensjahr aus der Zahnreihe verdrängt, bei einer zu erwartenden Lebensspanne von etwa 17 Jahren (SPINAGE und JOLLY 1974; MASON 1984).



Abb. 38 Zweiter und dritter unterer Molar von *Phacochoerus aethiopicus*. Der erste Molar, sowie die Prämolaren sind schon aus der Zahnreihe herausgeschoben worden.

Führt man diese Entwicklung noch einen Schritt weiter, kann angenommen werden, dass diese Zahnpositionsverdrängung zu der Ausbildung des horizontalen Zahnwechsels geführt haben könnte. Dieser Zahnwechselmodus ist rezent beispielsweise bei Elefanten und Kängurus zu finden.

In der Evolution der Proboscidea zeigen die frühen Arten in der Stammlinie der Elefanten gut entwickelte bunodonte Bezahnungen, wobei die unterschiedlichen Abnutzungsstadien auf eine Funktionalitätsverschiebung ähnlich der bei *Sus scrofa* hindeuten. Im Laufe der Evolution hat sich daraus ein hypsodontes, herbivores Gebiss mit einer vermehrten Anzahl an Scherkanten entwickelt. Eine Vergrößerung der einzelnen Zahnpositionen, sowie eine Verlängerung des Zahnwechsels können dann den Übergang zum horizontalen Zahnwechsel begünstigt haben. Ein Nachschub an frischem Zahnmaterial über die gesamte Lebenszeit hinweg bedingt somit eine lange Aufrechterhaltung der Funktionalität im Gebiss der Proboscidea. Die Bezahnung der Elefanten hat aber den Nachteil, dass mit dem Eintritt und der fortschreitenden Abnutzung des letzten Molaren die funktionelle Bezahnung völlig zusammenbricht. Der Verlust der okklusalen Oberfläche stellt in diesem Fall einen starken limitierenden Faktor der Lebenszeit dar.

Mit der Spezialisierung hin zu einer herbivoren Ernährung, wie in *Phacochoerus* oder den Proboscidea, und der damit zusammenhängenden Fokussierung auf ein scheres Gebiss, verändert sich die Zahnmorphologie weg von der Bunodontie. Speziell durch eine hoch abrasive Nahrung entwickelt sich in verschiedenen Gruppen aus einer niederkronigen bunodonten eine hypsodonte Bezahnung, die aufgrund von mehr Zahnmaterial, welches zur Verfügung gestellt wird, die Funktionalität lange aufrecht erhält. Die Schmelzkanten der bunodonten Zähne, die im Laufe der Abnutzung durch die Freilegung von Dentin gebildet werden, wurden in den herbivoren Arten weiterentwickelt und finden sich von Anfang an in meist großer Zahl auf der Zahnoberfläche, wogegen die Höcker-Becken-Systeme meist reduziert sind.

5.3.2. Selenodonte Bezahnung

Die Funktionalität der selenodonten postcaninen Zahnreihe bedingt sich hauptsächlich durch die Ausbildung von Scherkanten an denen die Aufspaltung der vorwiegend faserigen Pflanzennahrung stattfindet. Aufgrund der Konzentration auf scherende Elemente auf der okklusalen Oberfläche kann angenommen werden, dass die Anzahl der Scherkanten ein Maß der Effizienz darstellt. Die Anzahl korreliert dabei mit der Gesamtlänge aller Scherkanten auf der postcaninen Oberfläche (Abb.39). Somit bedeutet eine größere Menge an Scherkanten auf der gesamten Zahnreihe die Bereitstellung einer vergleichsweise hohen Schmelzkantenlänge, an der ein effizientes Scheren der Nahrung stattfinden kann.

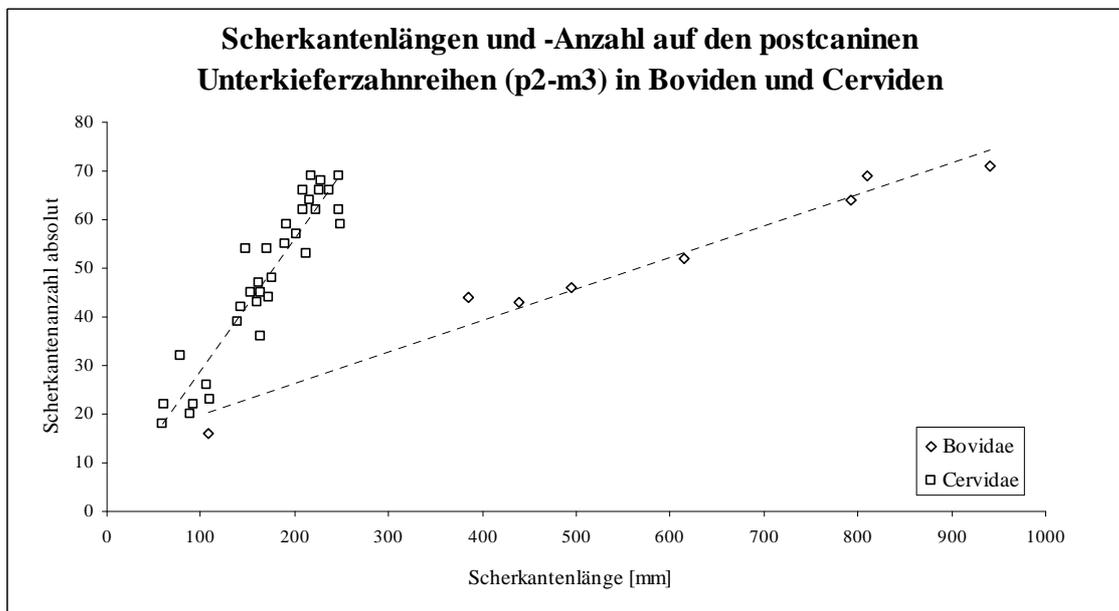


Abb. 39 Scherkantenlänge aufgetragen gegen die Scherkantenanzahl auf der postcaninen Zahnreihe (p2-m3) im Unterkiefer bei Boviden ($R^2 = 0,8848$) und Cerviden ($R^2 = 0,9667$).

Eine hohe Effizienz, sprich ein großer Anteil an Scherkanten, kann dabei für Individuen, aber auch Populationen und Arten vor allem in Konkurrenzsituationen von Vorteil sein. Innerhalb einer Art liegt dieser Selektionsdruck vor allem in der langen Aufrechterhaltung einer effizienten Zahnreihe, was gerade in den späten Altersstadien entscheidend für das Überleben des Individuums sein kann. Interspezifischer Selektionsdruck liegt wiederum in der Erschließung einer Vielzahl an Habitaten und somit unterschiedlicher Nahrungsressourcen, was evolutiv betrachtet ein Überleben der Art in Katastrophensituationen sichern kann.

5.3.2.1. Effizienzentwicklung auf der postcaninen Zahnreihe im Laufe des Lebens

Mit der Zunahme an funktioneller Oberfläche im Zuge des Zahndurchbruches und Zahnwechsels in den Altersstadien IDAS 1 und 2 (Abb.40), nimmt auch die Anzahl der Scherkanten in der selenodonten Bezahnung zu (Abb.41). Die höchste Effizienz der Zahnreihe aufgrund der größten Scherkantenanzahl wird in IDAS 3 erreicht (Abb.41), wobei der Nutzungsbereich sich von diesem Zeitpunkt an nur noch wenig verändert. Dennoch kann es vor allem im Stadium IDAS 5 aufgrund des Verlustes einzelner Zahnpositionen zu einem Abfall der Nutzungsfläche kommen (Abb.40).

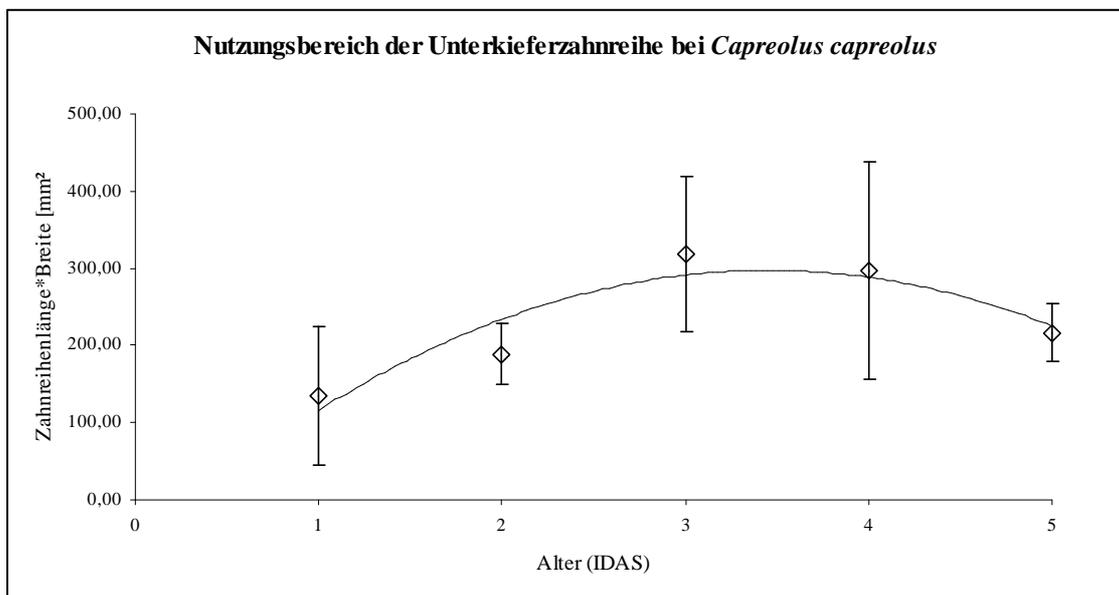


Abb. 40 Entwicklung der Nutzungsfläche (p2-m3) der Unterkieferzahnreihen von *Capreolus capreolus* über die Zeit. Der Verlauf der Kurve entspricht aufgrund der antagonistisch wirkenden Funktionalität des Kiefers der Entwicklung im Oberkiefer.

Das dritte funktionelle Altersstadium (IDAS 3) zeichnet sich vor allem durch eine vollständige permanente Bezahnung mit nur geringer Abnutzung in den einzelnen Zahnpositionen aus. Im Gegensatz dazu zeigen die ersten funktionellen Stadien IDAS 1 und 2 aufgrund von Zahndurchbruch und Zahnwechsel eine geringere Anzahl an Scherkanten und somit auch eine geringere Effizienz (Abb.41). Kurz nach der Geburt sind ungefähr erst 35% der in IDAS 3 ausgebildeten Scherkanten auf der postcaninen Zahnreihe ausgebildet. Im Gegensatz dazu sind im IDAS 2 Stadium schon etwa 80% der Scherkanten funktional. Somit entspricht das Niveau des zweiten funktionellen Stadiums schon beinahe IDAS 3 (Abb.41). Die geringe Scherkantenanzahl in IDAS 1 wird aber ausgeglichen, da dieses Stadium überwiegend in die Zeit des Stillens fällt und der Energiebedarf noch durch Muttermilch gedeckt wird. Somit zeigt sich, dass vor

allem mit dem Übergang zu fester Nahrung ein ausreichend funktionelles Gebiss für die Zerkleinerung zur Verfügung steht.

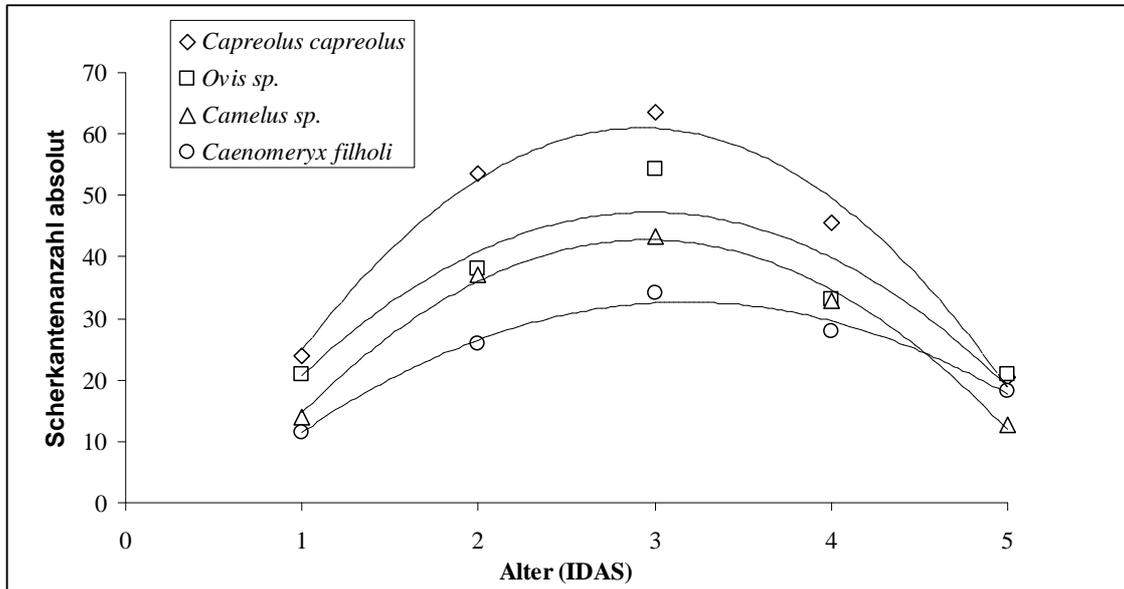


Abb. 41 Entwicklung der Scherkantenanzahl auf der postcaninen Zahnreihe verschiedener selenodonter Vertreter im Laufe der Zeit.

In den späten Altersstadien zeigt sich wiederum aufgrund des Zahnabriebs ein Verlust an Scherkanten im Vergleich zum dritten IDAS Stadium (Abb.41). Dabei entspricht das Niveau des vierten IDAS Stadiums in etwa der Scherkantenanzahl in IDAS 2 und das Niveau in IDAS 5 etwa dem von IDAS 1. Die Abnutzung der Kaufläche der einzelnen Zahnpositionen zeigt dabei deutlich, wie durch die Abflachung des okklusalen Profils Scherkanten miteinander zu einer Kante verschmelzen bis sie vollkommen von der Kauoberfläche verschwinden (Abb.42). Die inneren Scherkanten gehen dabei als erstes verloren bis nur noch ein leichter Schmelzrand am Zahn stehen bleibt. Im letzten Stadium kann dann auch dieser verloren gehen (Abb.42: IDAS 5 m1), wobei die Zähne soweit abgekaut werden, dass einzelne Zahnpositionen sogar ausfallen. Mit dem Verlust der Scherkanten in den späten IDAS Phasen tritt gleichzeitig ein Effizienzverlust ein, der eine geringere Energiegewinnung aus der Nahrung nach sich zieht. Dieser Verlust kann nicht so einfach kompensiert werden, da ein voll ausgewachsenes Individuum einen vergleichsweise hohen Energiebedarf hat. Ein Ausgleich kann dann nur noch durch energieaufwendigere Maßnahmen, wie die Erhöhung der Kaufrequenz oder der Aufnahme einer größeren Menge an Nahrung erreicht werden. Diese Ausgleichsmaßnahmen ermöglichen die Deckung des Energiebedarfs aber nur bis zu

einem gewissen Grad, da sie gerade in Zeiten der Nahrungsknappheit an ihre Grenzen stoßen.

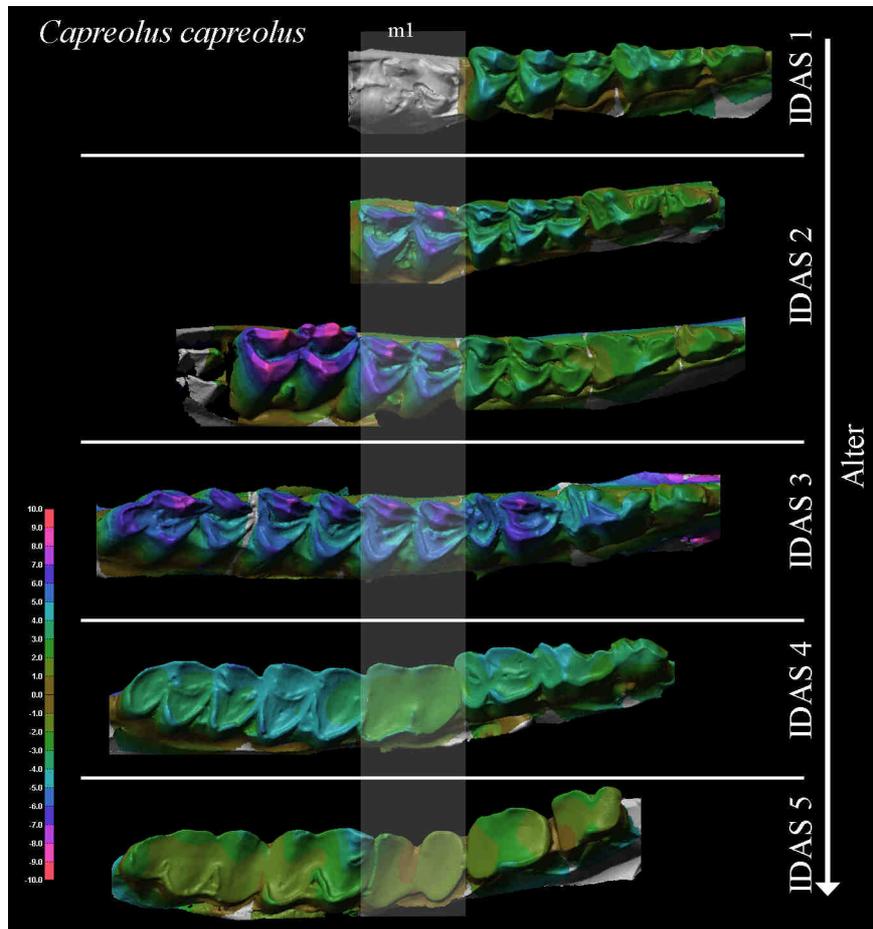


Abb. 42 Höhenprofile verschieden alter postcaniner Bezahnungen von *Capreolus capreolus* zur Darstellung von Scherkantenbildung und –Verlust auf der postcaninen Zahnreihe. In den Stadien IDAS 1 und 2 werden durch das Einrücken neuer Zahnpositionen immer wieder neue Scherkanten funktional. In den späten IDAS Stadien 4 und 5 zeigt sich der Verlust der Scherkanten durch den fortschreitenden Abrieb.

5.3.2.2. Hypsodontie zur Kompensation des Zahnverschleißes

Um dem Verlust der Scherkanten entgegenzuwirken, muss das okklusale Profil über einen möglichst langen Zeitraum aufrecht erhalten werden. Dies wird durch die Entwicklung hypsodonter Zähne erreicht. Ein Vergleich zwischen den hochkronigen Boviden und niederkronigen Cerviden zeigt dabei deutlich, dass mit der Hypsodontie die funktionellen Stadien länger erhalten bleiben (Abb.43). So wird schon der Zahnwechsel durch eine längere Verweildauer der einzelnen Milchzähne auf knapp über 20% der maximalen Lebensspanne innerhalb der Boviden ausgedehnt. Dadurch tritt die permanente Bezahnung relativ spät in Funktion und kann somit eine längere Funktionalität gewährleisten. Dies führt zu einem vergleichsweise späten Eintritt in das

weniger effiziente Stadium IDAS 5, was mit einer Steigerung der mittleren Lebenserwartung innerhalb der Boviden einhergeht (Abb.43).

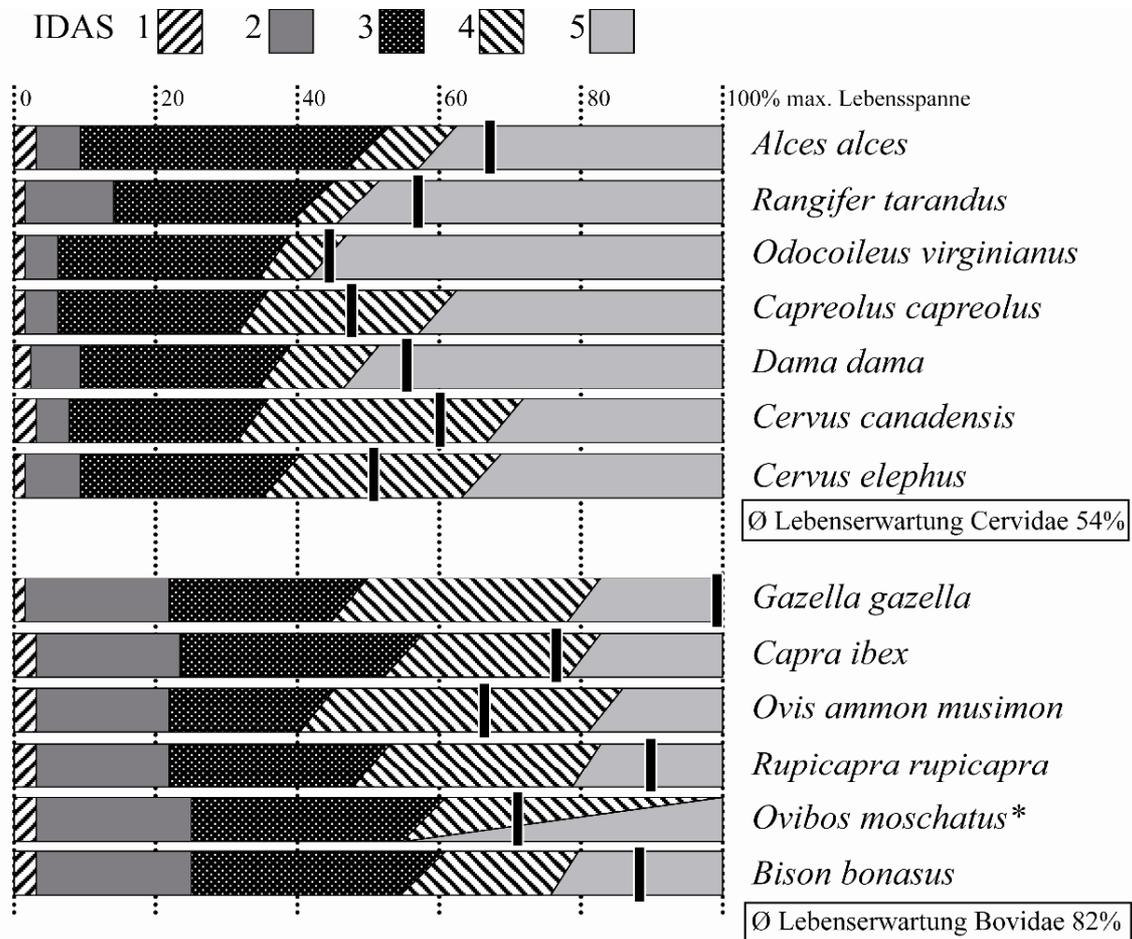


Abb. 43 Grafik übernommen aus (ANDERS et al. 2011). Dargestellt ist der prozentuelle Anteil der einzelnen Altersstadien (IDAS) bezogen auf die maximale Lebensspanne bei verschiedenen Cerviden und Boviden. Die dunklen vertikalen Balken geben dabei die durchschnittliche Lebenserwartung der einzelnen Arten wieder. Ein Stern zusammen mit stark schräggestellten Übergängen weist darauf hin, dass es für dieses Stadium in dieser Art keine Daten gibt.

Aber auch der Vergleich der gesamten Funktionalitätssdauer einzelner Zahnpositionen, wie am Beispiel des ersten Molaren dargestellt, zeigt eine signifikant längere Aufrechterhaltung der funktionellen Oberfläche innerhalb der hypsodonten Boviden (Abb.44). So bleibt der erste Molar innerhalb der Boviden für etwa 50% der gesamten Lebensdauer in der Zahnreihe funktional erhalten, wohingegen die ersten Molaren der Cerviden durchschnittlich nur 35% der maximalen Lebensspanne effizient arbeiten (Abb.44).

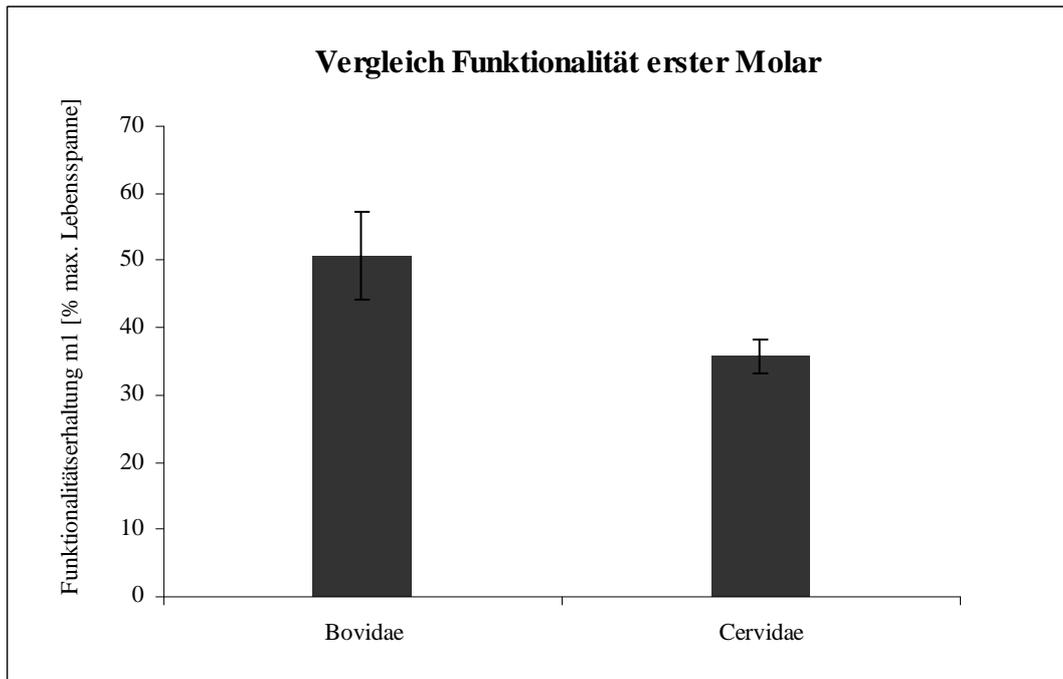


Abb. 44 funktionelle Lebensdauer der ersten Molaren vom Durchbruch bis zum Verlust der inneren Schmelzstrukturen prozentual zur maximalen Lebenserwartung bei Boviden und Cerviden ($p = 0,002$)

Durch die tiefen Einstülpungen und seitlichen Einschneidungen der Schmelzoberfläche bei hypsodonten Zähnen, entstehen mit dem Einschleiff Schmelzinseln, welche die inneren Scherkanten bilden und eine gleichbleibende Kaufläche bedingen (MAGLIO 1972; JANIS und FORTELIUS 1988) (Abb.45). Die nur geringe Einstülpung des Schmelzes bei brachydonten Zähnen hat dagegen zur Folge, dass die inneren Scherkanten vergleichsweise schnell auf der okklusalen Oberfläche verschwinden.

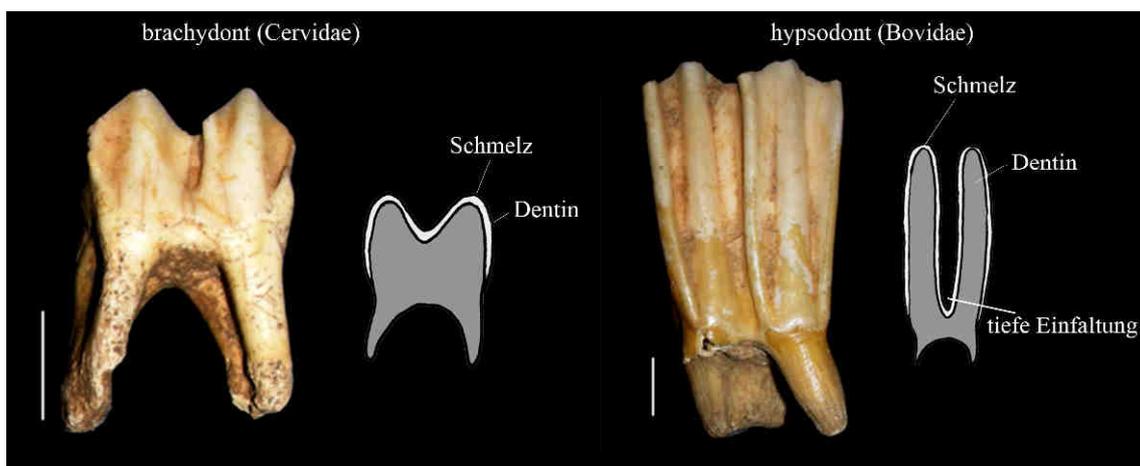


Abb. 45 Vergleich brachydonten und hypsodonten Molaren am Beispiel von Cerviden (links) und Boviden (rechts). Die graphische Darstellung der Schmelzverteilung zeigt die tiefe Einschneidung innerhalb der Boviden, die im Laufe der Abnutzung zu Schmelzinseln führt.

Hauptsächlich dient die Entwicklung hypsodonter Zähne der Anpassung an abrasivere Grasnahrung (VAN VALEN 1960; ROMER 1970; CLAUSS et al. 2007; KAISER et al. 2008). Durch die Bereitstellung von mehr Zahnmaterial wird dem funktionellen Verschleiß entgegengewirkt (FORTELIUS 1985). Die Notwendigkeit dafür zeigt sich im Vergleich zu brachydonten Grasfressern, wie *Hippopotamus amphibius*, bei dem aufgrund der abgenutzten Zahnoberfläche eine „mechanische Vergreisung“ schon bei ungefähr 50% der maximalen Lebensspanne einsetzt (LAWS 1968).

Dennoch zeigt die Funktionalitätserhaltung der einzelnen Molaren, dass neben der Anpassung an abrasivere Nahrung, Hypsodontie bei der langen Funktionalitätserhaltung der Zahnreihe durchaus eine wichtige Rolle spielt.

5.3.2.3. Auswirkungen des Effizienzverlustes im Alter auf die Mastikation

Die Kaubewegung wird stets auch durch die Zahnmorphologie geprägt. So ist zu erwarten, dass eine veränderte okklusale Oberfläche auch die Mastikation beeinflusst. Die Mastikation in den herbivoren selenodonten Arten zeichnet sich vor allem durch eine starke seitliche Komponente aus. Aufgrund der anisognathen Stellung des Ober- und Unterkiefers zueinander wird beim Kauen in der selenodonten Bezahnung dabei immer nur eine Seite während des Kauvorganges voll belastet (HERRING und SCAPINO 1973). Die Mastikationsbewegung des Unterkiefers erfolgt von buccal nach lingual und ist bei den Boviden meist einphasig. Die Cerviden weisen aufgrund eines höheren Zahnprofils der buccalen Seite des Oberkiefers, beziehungsweise der lingualen Seite des Unterkiefers, eine leicht zweiphasige Bewegung auf. Diese Zweiphasigkeit zeigt sich in einer leichten Richtungsänderung des Inklinationswinkels nach dem zentralen Kieferschluss (Abb.46). Diese nur geringe Richtungsänderung ist typisch für Ungulaten, wie den Cerviden und Boviden, mit einer weiten lateralen Auslenkung (RYDER 1878; DE VREE und GANS 1976; HIEMÄE 1978).

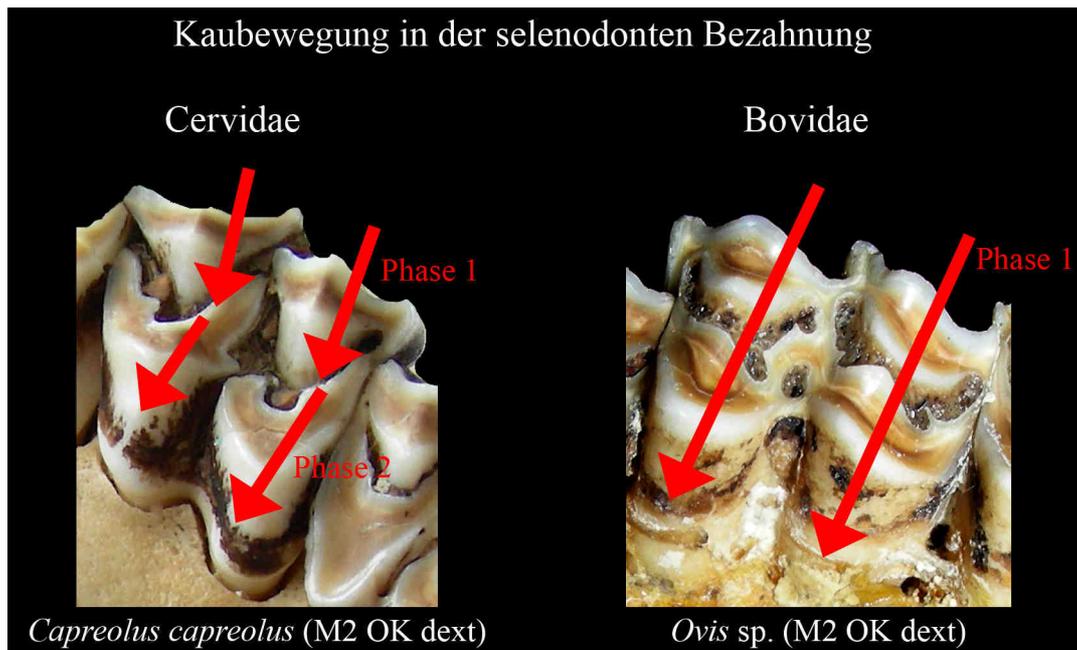


Abb. 46 Kaubewegungsrichtungen in Cerviden und Boviden. Die zweiphasige Kaubewegung bei Cerviden zeigt durch die steil gestellten Scherkanten auf der buccalen Seite des Oberkiefers und der lingualen Seite des Unterkiefers eine Richtungsänderung des Inklinationswinkels. Das relativ flache Profil in den Zähnen der Boviden bestimmt eine einphasige Kaubewegung.

Während der bucco-lingualen Kieferbewegung kommen als erstes die Facetten 3, 4, 8 und 9 des Ober- und Unterkiefers in Kontakt und beschreiben bei den Cerviden die erste Phase (Abb.47: Phase 1). Nach dem zentralen Kieferschluss, welcher aufgrund der Richtungsänderung nur bei den Cerviden zu beobachten ist, arbeiten die Scherfacetten der ersten Phase dann jeweils antagonistisch gegen die flach stehenden Facetten 1, 2, 6 und 7 der lingualen Seite des Oberkiefers, beziehungsweise der buccalen Seite des Unterkiefers (Abb.47: Phase 2). Die in Kontakt tretenden Scherfacetten der beiden Phasen zeigen dabei meist eine Ausrichtung senkrecht zur Bewegungsrichtung.

Der Schervorgang erfolgt dabei punktuell entlang der Scherkanten, wodurch es zu einer Bündelung der Scherkräfte und somit zur Steigerung der Effizienz der scherenen Elemente kommt (Abb.47 und 48).

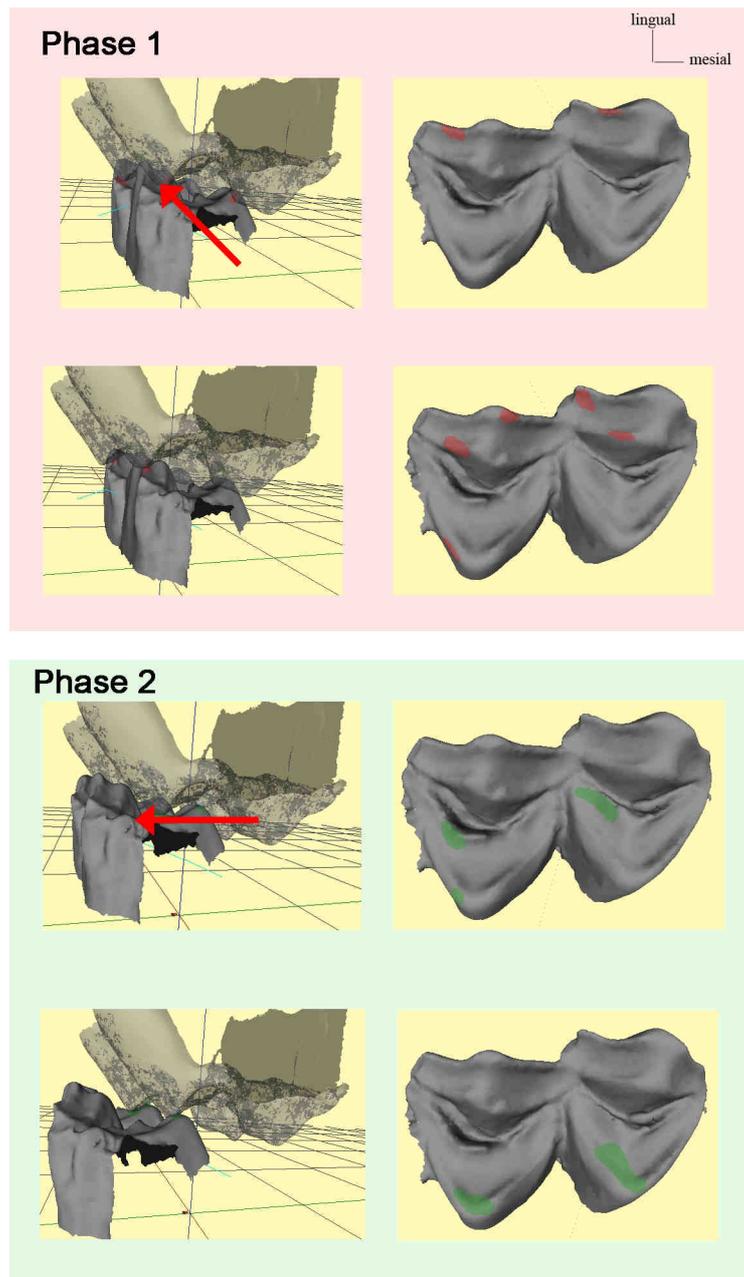


Abb. 47 Facettennutzung bei einem wenig abgekauten selenodonten unteren ersten Molaren während der Kaubewegung (*Capreolus capreolus* ZMH8582). Die Cerviden zeigen eine zweiphasige Kaubewegung, wobei in der ersten Phase vor allem die lingualen Facetten des Unterkiefers und dementsprechend die buccalen Facetten des Oberkiefers gegeneinander arbeiten. In der zweiten Phase scheren die Facetten der ersten Phase dann über die buccalen Facetten im Unterkiefer und lingualen Facetten im Oberkiefer.

Mit der zunehmenden Abflachung der okklusalen Oberfläche geht die Zweiphasigkeit der Kaubewegung innerhalb der Cerviden allmählich in eine einphasige Bewegung über, vergleichbar den Boviden. Im Gegensatz zu den Boviden geht die Abflachung des Zahnprofils innerhalb der Cerviden mit einem Verlust der Scherkanten einher, wodurch in abgenutzten Bezahnungen nur noch die den Zahn begrenzenden Schmelzbänder

gegeneinander arbeiten (Abb.48). Dies führt zu einer deutlichen Minderung der Kauleistung und somit zu einer geringeren Zerkleinerungsrate der Nahrung.

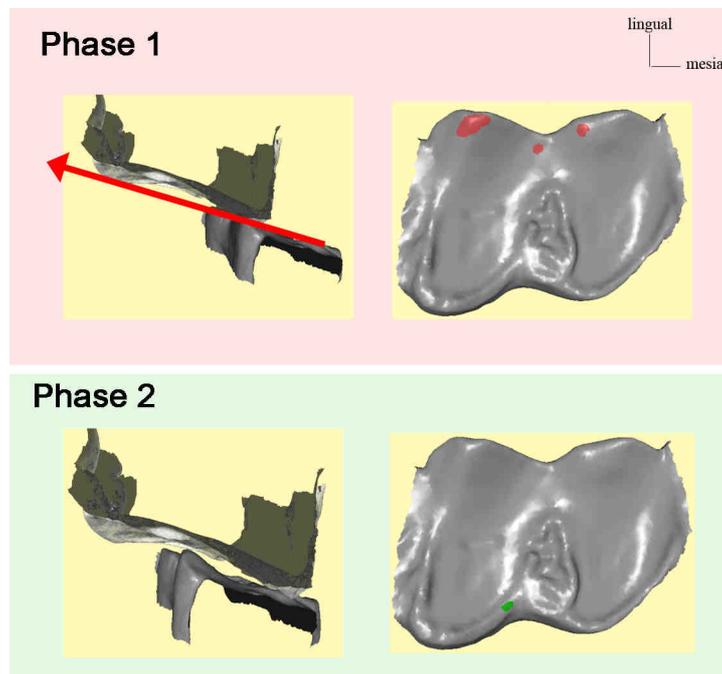


Abb. 48 Facettennutzung bei einem stark abgekauten selenodonten unteren ersten Molaren während der Kaubewegung (*Capreolus capreolus* ZMH8517). Die abgeflachte Oberfläche bedingt nur noch eine einphasige Mastikationsbewegung. Dieses Stadium zeigt weiterhin den Verlust der inneren Schmelzkanten. Zahn-Zahn-Kontakt, und somit scherende Funktionalität, ist nur noch an der äußeren Schmelzumrandung des Zahnes möglich.

Zusammenfassend lässt sich für die selenodonte Bezahnung aufzeigen, dass die Funktionalität vor allem durch die Aufrechterhaltung der Scherkanten über einen langen Zeitraum hinweg erhalten werden kann. Dies wird speziell durch die Entwicklung hypsodonter Bezahnungen gewährleistet und ist in einem hohen Maße bei den Boviden ausgeprägt.

Die Vorteile der hypsodonten Bezahnung zeigen sich auch artübergreifend in den verschiedensten Taxa. So ist die lange funktionelle Erhaltung der Zerkleinerungsstrukturen ebenso in den hochkronigen Perissodactyla oder Castoriden, wie auch in den euhypsodonten Leporiden, ausgeprägt. Je stärker dabei die Hypsodontie ausgeprägt ist, desto weniger wird die Bezahnung im Alter zu einem limitierenden Faktor, da die späten IDAS Stadien vor dem Tod gar nicht mehr erreicht werden (Abb.49).

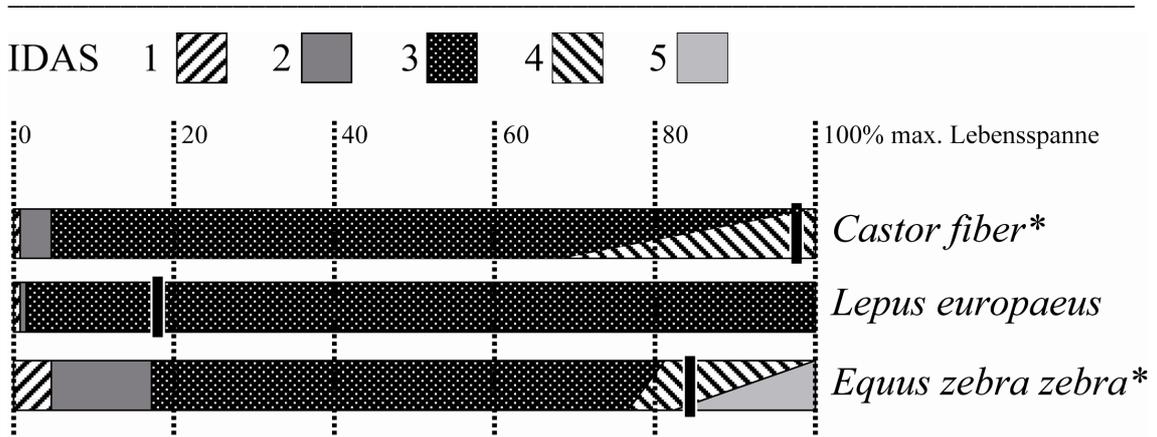


Abb. 49 Verändert nach ANDERS et al. (2011). Dargestellt ist die prozentual zur maximalen Lebensspanne aufgetragene Dauer der einzelnen funktionellen Altersstadien (IDAS) in Beispielarten für hypsodonte Bezahnungen. Die vertikalen schwarzen Balken zeigen dabei die mittlere Lebensdauer innerhalb der Arten an. Die Schrägstellung der Übergänge in den späten Stadien zeigt an, dass es aufgrund unterschiedlicher Abnutzungszustände Variationen in der Dauer dieser Stadien geben kann. Die Sterne zusammen mit den stark schräggestellt Übergängen weisen darauf hin, dass es für dieses Stadium in dieser Art keine Daten gibt.

5.3.3. Secodonte Bezahnung

Im Gegensatz zu den bunodonten und selenodonten Zahntypen, zeigen die Carnivora mit der Entwicklung der Fleischschneideschere einen hoch spezialisierten Zahntypus zur Zerkleinerung vor allem elastischer, weicher Nahrung, die eine hohe Resistenz gegenüber Druckkräften aufzeigt (POPOWICS und FORTELIUS 1997). Es gibt verschiedene Voraussetzungen für ein gut funktionierendes Schneiden. Die Nahrung muss einerseits festgehalten werden, sodass diese nicht während der Zerkleinerung wegrutschen kann (MELLETT 1981; BRYANT und RUSSEL 1995). Dies wird innerhalb der Carnivora vor allem durch die v-förmig stehenden Schneidkanten erreicht, die während der Okklusion einen rautenartigen Zwischenraum bilden, in dem die Nahrung eingeschlossen wird (MELLETT 1981; ABLER 1992; POPOWICS und FORTELIUS 1997). Außerdem bedingen die v-förmigen Schneidkanten einen geringeren Kraftaufwand bei der Zerkleinerung, da die Kanten nur punktuell belastet werden, was die Krafteinwirkung reduziert (OSBORN und LUMSDEN 1978; POPOWICS und FORTELIUS 1997). Für die Effizienzerhaltung wird auch die Aufrechterhaltung der Kantenschärfe vorausgesetzt, weil nur scharfe Kanten einen Riss im Material bewirken, der sich dann während des Schneidens fortsetzt und so zu einer Teilung der Nahrung führt (POPOWICS und FORTELIUS 1997). Eine scharfe Schmelz-Dentin-Kante wird durch das schnelle Freilegen der sekundären Oberfläche nach Eintritt in die Zahnreihe erreicht, und bildet ein selbstschärfendes System (MARTIN 1980). Die Aufrechterhaltung der Kantenschärfe ist dabei abhängig von der Nahrung. Eine hohe Abrasion durch Zahn-Nahrungs-Kontakt bei vor allem harter oder faseriger Nahrung kann zu einer Abstumpfung der Kanten führen, wohingegen eine höhere Attritionsrate bei vor allem weicherer Nahrung, wie Muskelfleisch, eine scharfe Kante aufrecht erhält (POPOWICS und FORTELIUS 1997). In der secodonten Bezahnung der carnivoren Arten findet eine Abstumpfung der Schneidkanten in der Fleischschneideschere nur begrenzt statt (OSBORN und LUMSDEN 1978). Zuletzt noch muss die Präzision der okkludierenden Kanten zur Aufrechterhaltung der Effizienz gewährleistet werden (MELLETT 1981). Während des Kieferschlusses wird die Nahrung im Zwischenraum der Scherkanten gehalten und aufgrund des Drehmomentes gegen die buccale Seite des oberen P4 und die linguale Seite des unteren m1 gedrückt, was ein präzises Ausrichten der Schneidkanten zueinander bewirkt (BRYANT und RUSSEL 1995). Die Kanten müssen dann während des

Schneidens in Kontakt kommen, um die Effektivität der Fleischschneideschere zu gewährleisten (MELLET 1981; EVANS et al. 2007).

Innerhalb der Carnivora haben sich aufgrund von Nahrungspräferenzen unterschiedliche morphologische Ausprägungen der postcaninen Bezahnung, und speziell der Fleischschneideschere, entwickelt. Je nachdem wie groß der Anteil tierischer Nahrung ist, spricht man von Hyper-, Meso- bzw. Hypocarnivorie, wobei die Prominenz der Scherkanten diese Typen widerspiegeln (WANG und TEDFORD 2008) (Abb.50). Hypercarnivorie findet man vor allem in der Familie der Feliden und Hyaeniden. Besonders quetschende Strukturen an den Zähnen der Fleischschneideschere sind meist vollständig reduziert worden. Ein morphologisch entgegengesetzter Trend ist in der Bezahnung omnivorer Vertreter innerhalb der Carnivora, wie den Ursiden, zu beobachten. Mit der Reduzierung der Scherkanten und prominenter Ausbildung bucodonter Höckerstrukturen sind diese Gebisse für quetschende Funktionen optimiert worden. Die mesocarnivoren Arten bilden einen generalisierten Zwischentypen, mit sowohl scherenden, als auch quetschenden Strukturen, wobei dennoch eine prominente Fleischschneideschere ausgebildet ist.

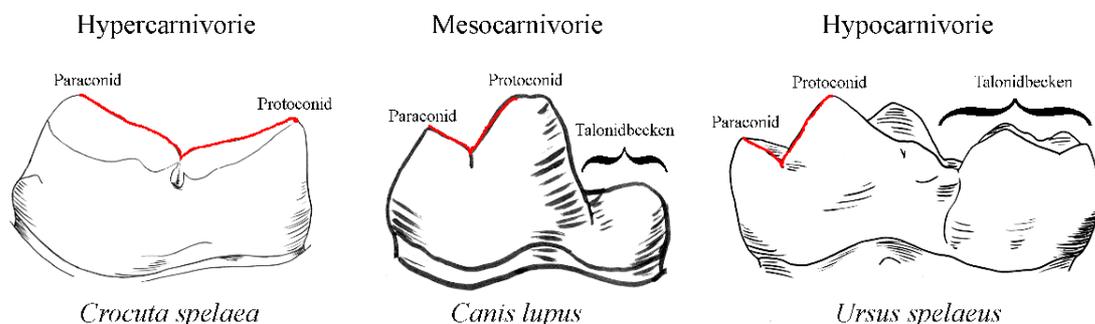


Abb. 50 Erster unterer Molar von *Crocuta spelaea* (hypercarnivor), *Canis lupus* (mesocarnivor) und *Ursus spelaeus* (hypocarnivor) (von links nach rechts) mit hervorgehobenen Scherkanten (rot gekennzeichnet).

In Hinblick auf die Eigenschaften zur Funktionalitätserhaltung der Fleischschneideschere, können Veränderungen, wie Längenabnahme der Schneidkanten oder Ausrichtung der Schneidfacetten zueinander und in Bezug zur Kaurichtung, die Effizienz des Systems nachhaltig beeinflussen. Aber auch quetschenden Höcker-Becken-Systemen in den meso- und hypocarnivoren Typen, sowie knochenbrechende Zahnpositionen bei *Crocuta*, tragen einen Teil zur Effizienz der gesamten postcaninen Bezahnung bei, und gehen ebenfalls in die Betrachtungen mit ein.

5.3.3.1. Schneidkantenentwicklung

Entlang der Kanten der Fleischschneideschere wird durch punktuell Schneiden eine präzise Zerkleinerung vor allem elastischer Nahrung ermöglicht. Je länger die Kanten, desto höher ist dabei die Wahrscheinlichkeit, die Nahrung in nur einem Kauzyklus zerschneiden zu können, was wiederum den Energieaufwand reduziert, und somit die Kantenlänge zu einem Gradmesser der Effizienz macht.

Deskriptiv zeigen die drei carnivoren Typen von vornherein morphologische Unterschiede auf der Fleischschneideschere, wobei die Schneidkantenlänge in der hypercarnivoren Art (*Crocota spelaea*) im unteren ersten Molaren mit 70% der Gesamtlänge des Zahnes am prominentesten ausgeprägt ist (Abb.50 und 51). Dagegen nimmt die Schneidkantenlänge in der mesocarnivoren Art (*Canis lupus*) nur etwa 60% der Zahnlänge ein und im hypocarnivoren Typen (*Ursus spelaeus*) ist die Schneidkante, aufgrund der prominent entwickelten bunodonten Strukturen, auf nur 40% der Zahnlänge reduziert.

Die Entwicklung der Schneidkanten mit zunehmender Abnutzung zeigt deutlich die Aufrechterhaltung der Länge beim hypercarnivoren Typen bis in das für diese Gruppe letzte Altersstadium IDAS 4 hinein (Abb.51). Auch der mesocarnivore Zahntyp zeigt eine Stabilität der Schneidkanten bis IDAS 3b. Mit dem Eintritt in das spätere IDAS 4 Stadium allerdings verlieren die Schneidkanten an Länge (~40% der Zahnlänge) und können im Stadium IDAS 5 sogar völlig verloren gehen. Auch die hypocarnivore Art zeigt einen stetigen Abfall der Schneidkantenlänge mit zunehmendem funktionellem Alter, wobei die Schneidkanten in IDAS 5 mit 25% der Gesamtlänge nur noch marginal auf der Zahnoberfläche auftreten.

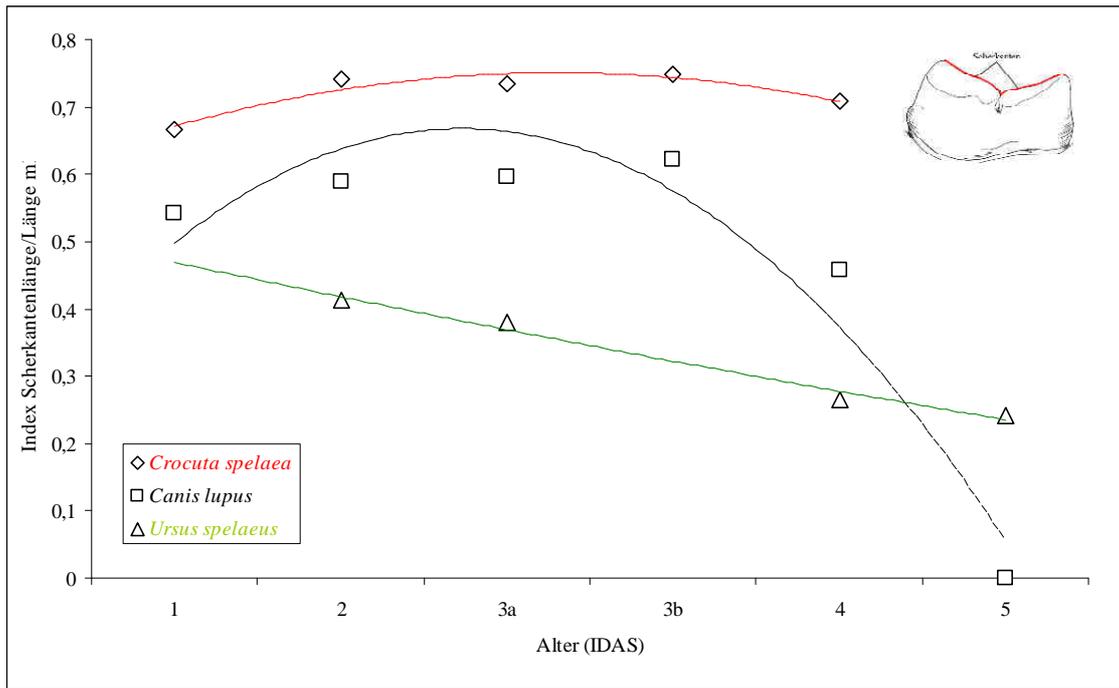


Abb. 51 Die Gesamtlänge der Scherkanten (Index Scherkantenlänge/Zahnlänge) auf dem ersten unteren Molaren von *Crocuta spelaea*, *Canis lupus* und *Ursus spelaeus* aufgetragen gegen das Alter. *Crocuta spelaea* zeigt aufgrund der reduzierten Zahnformel keine Ergebnisse für IDAS5.

Auch die Winkelstellung der Scherkanten zueinander zeigt unterschiedliche Entwicklungen in den drei carnivoren Zahntypen (Abb.52). Die Aufrechterhaltung des rautenförmigen Zwischenraumes in der Fleischschneideschere durch die v-förmige Stellung der Schneidkanten zueinander wird vor allem in der hypercarnivoren *Crocuta spelaea* gewährleistet. Aber auch der hypocarnivore *Ursus spelaeus* behält die v-förmige Winkelstellung der Schneidkanten bis ins hohe Stadium IDAS 5 bei, wobei der Winkel in Bezug auf die frühen IDAS Stadien bis auf das Niveau von *Crocuta spelaea* und *Canis lupus* (IDAS 1-3b) leicht ansteigt.

Aufgrund der Tatsache, dass ein Winkel von etwa 120° bei *Crocuta spelaea* über die gesamte Lebenszeit hinweg, sowie bei *Canis lupus* bis zu IDAS 3b, aufrecht erhalten wird, kann man in diesem Fall von einer hochfunktionalen Winkelstellung der Schneidkanten zueinander ausgehen. Einen Abbau der v-förmigen Winkelstellung zeigt sich bei *Canis lupus* in den späten IDAS Stadien 4 und 5. Speziell im letzten Stadium IDAS 5 wird nur noch eine durchgehenden Kante gebildet, was der Winkel von 180° zum Ausdruck bringt. Dadurch ist der Rautenzwischenraum zum Festhalten der Nahrung nicht mehr gegeben und es kann kein punktuell Schneiden mehr gewährleistet werden.

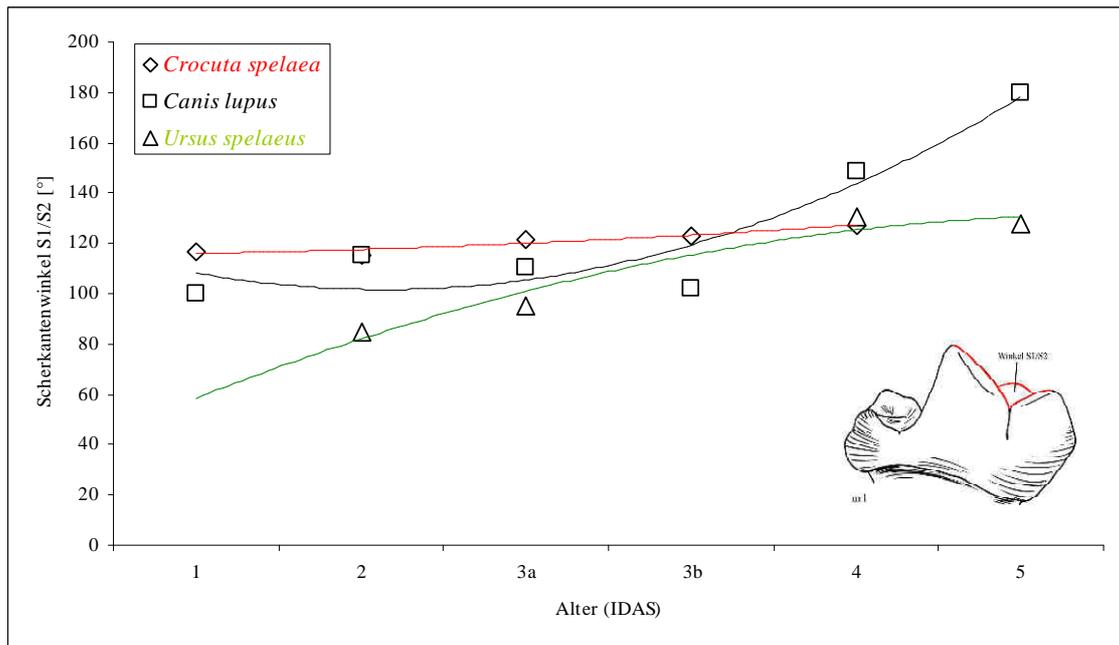


Abb. 52 Winkel der Scherkanten auf dem ersten unteren Molaren bei *Crocuta spelaea*, *Canis lupus* und *Ursus spelaeus* aufgetragen gegen das Alter. *Crocuta spelaea* zeigt aufgrund der reduzierten Zahnformel keine Ergebnisse für IDAS5.

5.3.3.2. Scherfacettenentwicklung

Die Scherfacetten an der Fleischschneideschere werden kurz nach Zahndurchbruch durch Attrition auf der lingualen Seite am oberen vierten Prämolaren, respektive der buccalen Seite am unteren ersten Molaren gebildet. Wie zu erwarten, nimmt diese Facette mit zunehmender Abnutzung in ihrer Größe sowohl in den hyper-, als auch den meso- und hypocarnivoren Arten zu (Abb.53). Da die Schneidkanten die führenden Kanten dieser Facette bilden, beschreibt sie aber vor allem die Lage selbiger in Bezug auf die Zahnreihe und Kaurichtung. Die Stellung der Kanten zueinander bestimmt dabei die Effektivität der Fleischschneideschere, da bei zu flachen Winkelstellungen kein präzises aneinander Vorbeigleiten mehr gewährleistet, und Nahrung zwischen den Kanten nicht mehr geschnitten werden kann (OSBORN und LUMSDEN 1978). Somit kann die Winkelstellung der Scherfacetten zur Bezugsebene als guter Richtwert der Effizienz der Fleischschneideschere dienen.

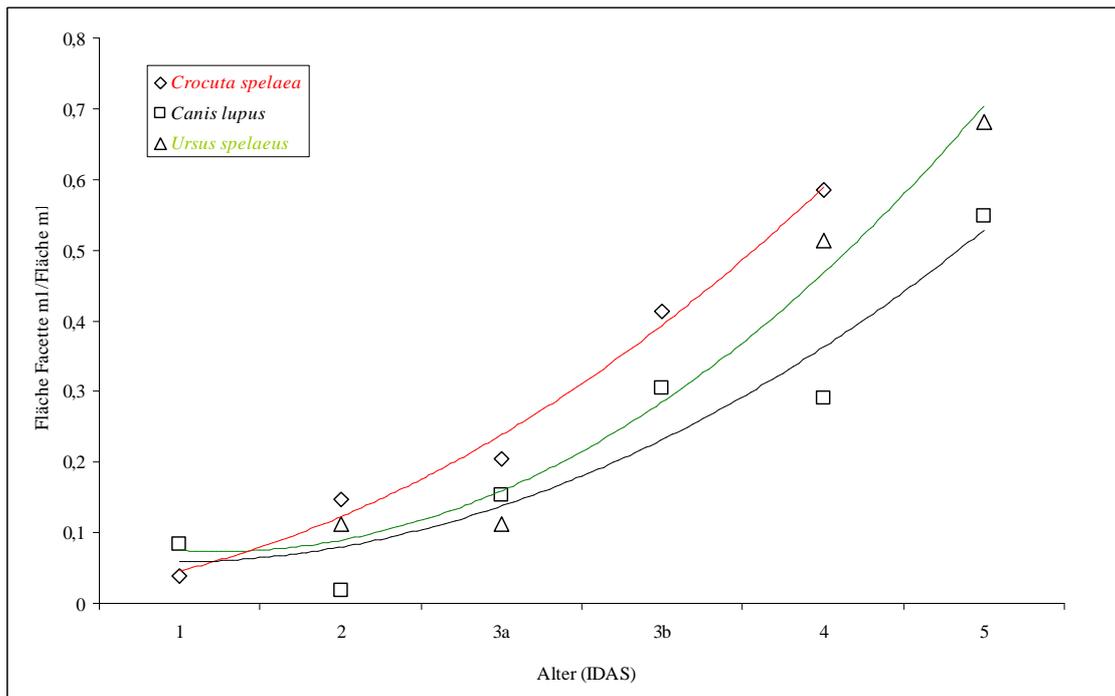


Abb. 53 Scherfacettenfläche am ersten unteren Molaren bei *Crocuta spelaea*, *Canis lupus* und *Ursus spelaeus* aufgetragen gegen das Alter. *Crocuta spelaea* zeigt aufgrund der reduzierten Zahnformel keine Ergebnisse für IDAS5.

Nimmt man an, dass mit der Entwicklung der Fleischschneideschere ein hochfunktionelles Werkzeug für die Anpassung an das Schneiden elastischer Nahrung hervorgebracht wurde, und die höchste Funktionalität in den frühen adulten Stadien (IDAS 3a) auftritt, dann kann man für eine optimale Stellung der Scherfacette zur Bezugsebene von einem Winkel zwischen 50° und 60° ausgehen (Abb.54). Wiederum zeigt die hypercarnivore *Crocuta spelaea* eine Aufrechterhaltung dieses optimalen Winkels bis ins hohe Alter (Abb.54). Aufgrund der auf Präzision beim Schneiden angepassten Morphologie wird eine Abkautung der Höckerspitzen verhindert. Bei den generalisierten Carnivora, wie *Canis lupus*, sowie dem hauptsächlich bunodont ausgerichteten *Ursus spelaeus* dagegen ist eine Abflachung des Winkels auf bis zu 20° zu beobachten. Diese Abflachung führt zu einer immer stärkeren Abnutzung der Höckerspitzen in der Fleischschneideschere und führt letztendlich zum Verlust der Scherkanten und somit der Effektivität (Abb.51).

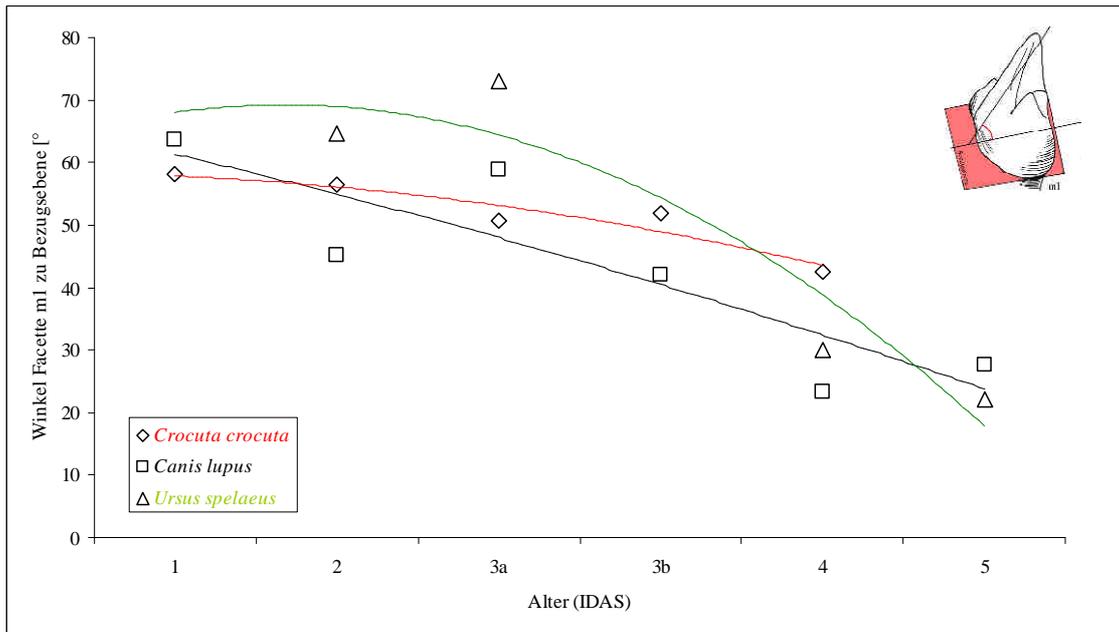


Abb. 54 Winkelstellung der Scherfacetten zur Bezugsebene bei *Crocuta spelaea*, *Canis lupus* und *Ursus spelaeus* aufgetragen gegen das Alter. *Crocuta spelaea* zeigt aufgrund der reduzierten Zahnformel keine Ergebnisse für IDAS5.

Die Abflachung des Winkels wirkt sich auch auf den Kauvorgang aus, wie der Vergleich zweier unterschiedliche stark abgenutzter Bezahnungen von *Canis lupus* veranschaulicht (Abb.55). Dazu wurden im OFA die Kaubewegungen für antagonistische Ober- und Unterkieferzahnreihen in IDAS 3 (Abb.55: blau unterlegt) und IDAS 5 (Abb.55: rot unterlegt) simuliert. Der Mastikationsweg zeigt einen Inklinationswinkel des Unterkiefers von etwa 45° für das IDAS 3 Stadium. Es zeigt sich dabei sehr schön, dass dieser Winkel ein präzises Schneiden der Kanten erlaubt. In der abgenutzten Zahnreihe zeigt sich ein deutlich geringerer Winkel mit nur 33°, was mit den geringen Winkeln der Scherfacette zur Bezugsebene in den IDAS Stadien 4 und 5 korreliert (Abb.54). In diesem Abnutzungsstadium treffen die Kanten und Scherfacetten nur mehr quetschend aufeinander, wodurch das aneinander Vorbeigleiten der Zähne nicht mehr möglich ist. In diesem Fall kann davon ausgegangen werden, dass die Fleischschneideschere ihre Funktionalität verloren hat.

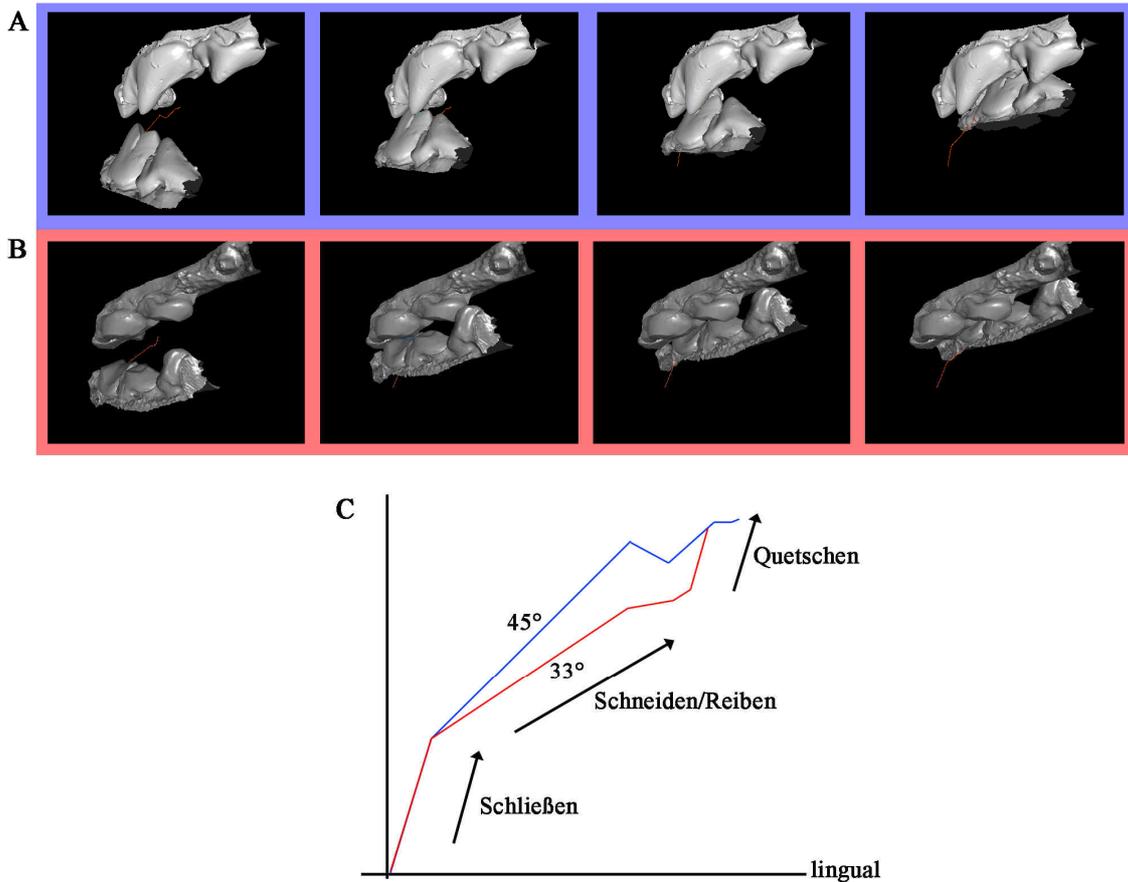


Abb. 55 Kauweg bei *Canis lupus*; A – wenig abgekaute Zahnreihe zu unterschiedlichen Schlüsselpunkten des Kauvorganges, B – stark abgekaute Zahnreihe zu unterschiedlichen Schlüsselpunkten des Kauvorganges, C – schematischer Vergleich des Kauweges (blau = wenig abgekaute Zahnreihe, rot = stark abgekaute Zahnreihe)

5.3.3.3. Entwicklung der Höcker-Becken-Systeme und knochenbrechenden Strukturen

Die secodonte Fleischschneideschere bildet innerhalb der Carnivora in vielen Arten nur einen Teil der funktionellen postcaninen Oberfläche. Aufgrund der größeren Nahrungsvielfalt vervollständigen Höcker-Becken-Systeme in den generalisierten Mesocarnivora (*Canis lupus*) und bunodonten Hypocarnivora (*Ursus spelaeus*) die Funktionalität der postcaninen Zahnreihe. Am Beispiel der Beckenvolumina im Unterkiefer zeigt sich, dass aufgrund der omnivoren Ernährung, die quetschenden Strukturen auf der postcaninen Zahnreihe (m1-m3) am prominentesten bei der hypocarnivoren Art *Ursus spelaeus* ausgeprägt sind (Abb.56). *Ursus spelaeus* behält dabei im Vergleich zu *Canis lupus* über die gesamte Lebenszeit hinweg ein höheres Maß an funktionellen Höcker-Becken-Systemen aufrecht. In der Bezahnung des Wolfes kann es im hohen Alter (IDAS 4 und 5) zu einem vollständigen funktionellen Verlust

der Höcker-Becken-Systeme kommen, was kombiniert mit dem Scherkantenverlust einen Einbruch der gesamten postcaninen Zahnreihe bedeutet.

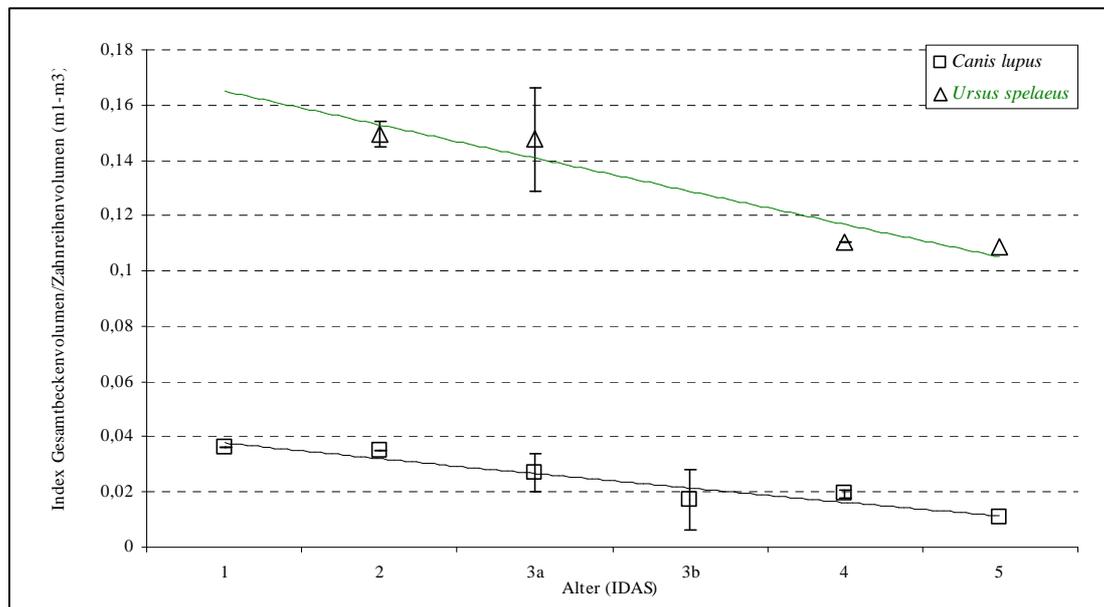


Abb. 56 Beckenvolumina auf der Unterkieferzahnreihe (dp4/ml-m3) bei *Canis lupus* und *Ursus spelaeus* aufgetragen gegen die Zeit. Die linke y-Achse zeigt die Werte für *Canis lupus*, die rechte y-Achse zeigt die Werte für *Ursus spelaeus*

Die Zerstörung der Schneidkanten und Höcker-Becken-Systeme in der carnassialen/postcarnassialen Bezaugung von *Canis lupus* wird wahrscheinlich durch den Einfluss harter Nahrungselemente, wie Knochen, bedingt. Die nahe Positionierung der knochenbrechenden Strukturen zur Fleischschneideschere lässt ein unbeabsichtigtes Einwirken starker Kräfte auf die Schneidkanten zu, was zum Abbrechen und damit zur Abflachung der Höckerspitzen führen kann, da die Bauweise der Schneidstrukturen keine hohen Kräfte zulässt.

Im Gegensatz zu *Canis lupus* liegt in der hypercarnivoren Bezaugung von *Crocuta spelaea* die Konzentration knochenbrechender Strukturen auf den Prämolaren. Die massiv gebauten, konisch geformten Zähne sind dabei ideal, um große punktuelle Druckkräfte auszuüben, da durch ihre Form die einwirkenden Kräfte abgeleitet werden, und somit einen Bruch der Zähne und auch des Schmelzes bei großen Kräften verhindert wird. Dadurch ist es der Hyäne sogar möglich, große Knochen aufzubrechen, um an das nahrhafte Mark zu gelangen. Die dritten und vierten Prämolaren im Unterkiefer fungieren dabei als Antagonisten zum dritten oberen Prämolaren. Dabei wirken die Zähne senkrecht auf die zu zerkleinernde Nahrung ein, wobei der Druck

punktuell auf den Knochen gegeben werden kann und diesen zum Brechen bringt. Auch mit zunehmender Beanspruchung der Prämolaren über die Zeit hinweg bleibt diese Funktionalität, aufgrund der flach abgekauten Zahnoberfläche erhalten, da somit die senkrechte Krafteinwirkung weiter gewährleistet wird (Abb.57). Dies bestätigen die etwa parallel zur Kaufläche ausgerichteten Kaufacetten der Prämolaren, die über das gesamte Leben einen relativ flachen Winkel zwischen 15° und 30° zeigen (Abb.57).

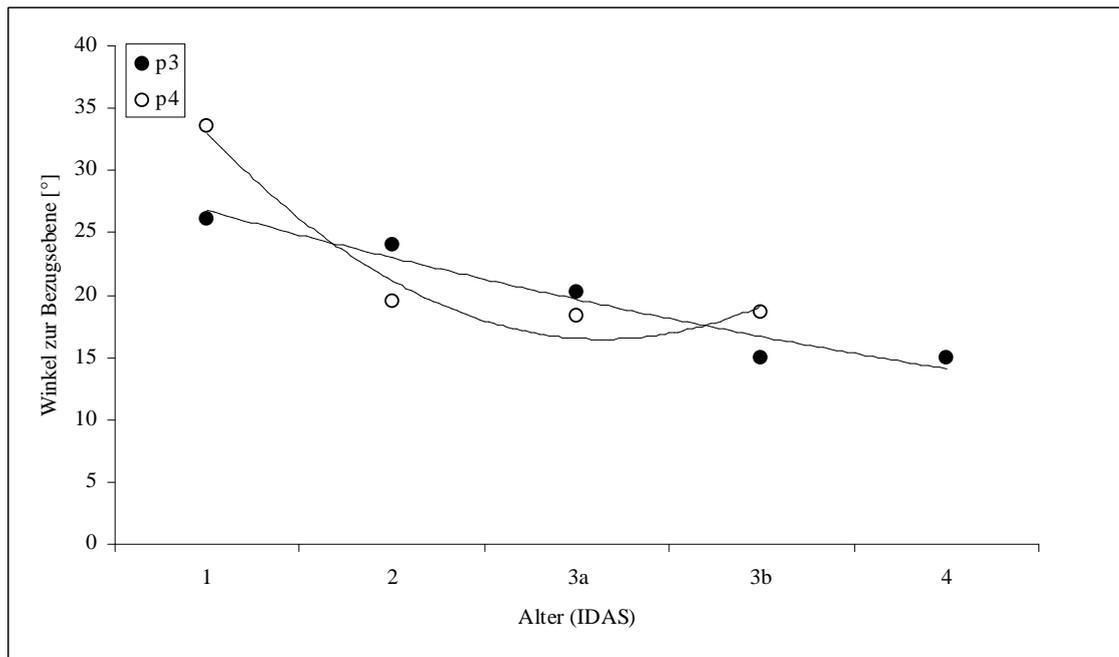


Abb. 57 Darstellung der Facettenwinkel zur Bezugsebene im dritten und vierten inferioren Prämolaren bei *Crocuta spelaea* aufgetragen gegen die Zeit

5.3.3.4. Effizienz und Effektivität der secodonten Bezahnungen

Die unterschiedlichen Entwicklungen der Scherkanten und Höcker-Becken-Systeme verdeutlichen die verschiedenen Präferenzen der drei untersuchten secodonten Beispielarten.

Die Fleischschneideschere wird vor allem in der hypercarnivoren Bezahnung über einen langen Zeitraum hinweg aufrecht erhalten, was sehr wahrscheinlich mit der starken Verlängerung schneidender Elemente und der Reduktion des Talonids zusammenhängt. Neben den hypercarnivoren *Crocuta* Arten, trifft dieser Aspekt vor allem auf die Feliden innerhalb der Carnivora zu. Aber auch in anderen Ordnungen findet man diese Anpassungen. So zeichnen sich beispielsweise die extrem verlängerten Scherkanten auf dem vierten Prämolaren des Beutellöwen (*Thylacoleo carnifex*) gegen eine starke Abnutzung aus (OWEN 1859).

Weiterhin zeigt sich, dass mit der Konzentration knochenbrechender Strukturen auf die mesial zur Fleischschneideschere gelegenen Prämolaren die Schneidkanten einer geringeren Abnutzung unterworfen sind. Im Gegensatz dazu ist ein hoher Verschleiß bei Arten mit knochenbrechenden Strukturen im carnassialen/postcarnassialen Bereich erkennbar.

Mit der Ausbildung von Höcker-Becken-Systemen im carnassialen Bereich, ist eine höhere Wahrscheinlichkeit gegeben, dass die Fleischschneideschere auch der hohen Abrasion durch harte Nahrungspartikel ausgesetzt wird und zum Abbau der Schneidkanten führt (POPOWICS und FORTELIUS 1997). Versuche mit unterschiedlich harten Nahrungsbestandteilen bei Frettchen bestätigen diese Annahme. Dort wurde gezeigt, dass harte Pellets zu einer starken Abnutzung der Fleischschneideschere führen, wohingegen Tiere mit einer hauptsächlich aus Mäusen bestehenden Nahrungszusammenstellung die funktionell schneidenden Strukturen der Fleischschneideschere bis in die späten Altersstadien aufrecht erhalten haben (BERKOVITZ und POOLE 1977).

Um dem Funktionsverlust entgegen zu wirken, zeigen verschiedenen carnivoren Gruppen Anpassungen zur möglichst langen Aufrechterhaltung der Schneidkanten. In einigen creodonten Arten, wie beispielsweise *Hyaenodon*, wurde beobachtet, dass die superioren Zähne der Fleischschneideschere im Kiefer um die antero-posteriore Achse der Zahnreihe rotieren (MELLET 1969). Der untersuchte Schädel wies dabei eine so starke Abkautung auf, dass die Zähne der Fleischschneideschere schon bis zur Wurzel abgeschliffen waren. Die Attritionsfacetten auf der Wurzel ließen allerdings Rückschlüsse zu, dass die Kanten auch in diesem Zustand noch schneidend gegeneinander arbeiteten. Diese Rotation konnte auch in *Patriofelis* (Oxyaenidae) und *Hemipsalodon* (Hyaenodontidae) beobachtet werden, sowie in einigen Borhyaeniden, carnivore Marupialia, mit extrem reduziertem Protocon und Talonidbecken (MARSHALL 1978). Innerhalb der Fissipedia gibt es diese Rotation der Zähne nicht, wobei durchaus vorstellbar wäre, dass in diesen Fällen aufgrund einer meist fibrösen, stärker beweglichen Symphyse, Abnutzungserscheinungen der Fleischschneideschere durch eine Rotation des Unterkiefers während der Kaubewegung komprimiert werden (MARSHALL 1978; OSBORN und LUMSDEN 1978). Aufgrund dieser Beweglichkeit wäre es möglich, den Unterkiefer nach Bedarf zu rotieren, um somit Verklemmungen der Nahrung zwischen den Schneidkanten zu vermeiden, beziehungsweise die Orientierung der Schneidkanten zueinander zu justieren (OSBORN und LUMSDEN 1978).

6. Zusammenfassung

Die Zerkleinerung der Nahrung durch das Gebiss stellt innerhalb der Mammalia einen essentiellen Faktor zur Energiegewinnung dar. Mit der Ausbildung von scheren- und quetschenden Oberflächenstrukturen schon in juvenilen Altersstadien wird dabei in den meisten Arten von Geburt an eine funktionale und effiziente Bezahnung zur Verfügung gestellt. Die Effizienz der Zerkleinerungsstrukturen kann in vielen Gruppen durch Anpassungen gegen Attrition und Abrasion bis ins hohe Alter hinein gewährleistet werden. Dabei ist vor allem wichtig, die Präzision der antagonistischen Strukturen aus Ober- und Unterkiefer aufrecht zu erhalten. Der Verlust an Zahnmaterial wirkt sich erst mit dem völligen Verschwinden von Scherkanten, Schneidkanten oder Höcker-Becken-Strukturen negativ auf die Funktionalität aus.

Die erste Freilegung der sekundären Zahnoberfläche bedeutet in den meisten Arten der Mammalia die Bildung der funktionellen Zerkleinerungsstrukturen. Vor allem in der selenodonten und secodonten Bezahnung kommt es mit dem Einschleifen zur Entwicklung von scharfen Dentin-Schmelz-Kanten (POPOWICS und FORTELIUS 1997). Ein stetes Nachschleifen durch Attrition erhält die Funktionalität der Schneidkanten über eine lange Zeit hinweg aufrecht (OSBORN und LUMSDEN 1978). In der selenodonten Bezahnung vieler Artiodactyla wird durch die Freilegung der sekundären Oberfläche eine Verdoppelung der Scherkanten erreicht. Dies erhöht die Effizienz der postcaninen Bezahnung, da aufgrund der zunehmenden Gesamtscherkantenlänge während eines einzelnen Kauzyklus mehr Nahrung zerkleinert werden kann. Im Gegensatz zu den selenodonten und secodonten Typen zeigen bunodonte Bezahnungen eine relativ primitive Morphologie. Eine lange aufrechterhaltene geschlossene Schmelzkappe dient vor allem der Erhaltung quetschender Höcker-Becken-Systeme, da somit einer Abflachung des Zahnprofils entgegengewirkt wird. Die antagonistischen Zähne arbeiten wie Mörser und Pastille quetschend gegeneinander, was vor allem dem Zerkleinern spröder und harter Nahrungsbestandteile, wie Früchte, Nüsse, oder Wurzeln dient. Dennoch zeigen einige Arten, wie beispielsweise *Sus scrofa*, eine stärker entwickelte Bezahnung, in der durch das schnelle Freilegen der sekundären Oberfläche Schmelzkanten an den Rändern der Dentinbecken entstehenden, welche vor allem während der lateralen Kieferbewegung schierend wirken. Dadurch bildet sich ein multifunktionales Gebiss, welches neben dem Quetschen harter Nahrung, auch faserige Bestandteile aufschließen kann. Dies wiederum ermöglicht die Erschließung eines

weiten Nahrungsspektrums und führte im Fall von *Sus scrofa* zu einer Besiedlung vielseitiger Habitats in gesamt Eurasien und Nord- und Südamerika (GENOV 1981; OLIVER et al. 1993; HERRERO et al. 2006).

Im Allgemeinen besteht die höchste Funktionalität der meisten Säugerbezahnungen im adulten Altersstadium IDAS 3, was auch die Zeit der Fortpflanzung einschließt. Einerseits ist in IDAS 3 die vollständige permanente Bezahnung in Funktion und andererseits bestehen in diesem Stadium meist nur geringe Abnutzungen. Ein solch hochfunktionales Stadium ermöglicht die Deckung des Energiebedarfes mit einem geringen Aufwand, was vor allem in der Phase der Fortpflanzung mit Rivalitätskämpfen, Trächtigkeit und Aufzucht der Jungen von essentieller Bedeutung ist. Diese Funktionalität der Bezahnung gilt es über die gesamte Lebenszeit bereit stellen zu können.

Im juvenilen Alter ist die Deckung der Energie für das Wachstum besonders wichtig. Dennoch ist der Energieaufwand in dieser Zeit noch nicht so groß, wie bei einem adulten, fortpflanzungsfähigen Tier. So ist im ersten IDAS Stadium die Funktionalität des Gebisses noch von überwiegend geringer Bedeutung, da die Energie vorwiegend durch die Muttermilch gedeckt wird. IDAS 1 dient besonders dem ersten Einschleifen der funktionellen Strukturen auf dem Milchgebiss und der Automatisierung der Kaubewegungen (HERRING 1985). Das nahezu volle Potential der Zahnreihe wird mit dem Durchbruch des ersten Molaren (IDAS 2) entwickelt und fällt in vielen Arten auf das Ende der Stillzeit (SMITH 1991; SMITH 1992; SMITH 2000; KELLEY und SMITH 2003). Da in IDAS 2 schon vorwiegend feste Nahrung konsumiert wird, ist ein funktionelles und effizientes Gebiss Grundvoraussetzung für eine effiziente Nahrungszerkleinerung.

Einen größeren Einfluss auf das Gebiss bedingen Attrition und Abrasion in den späten Altersstadien. Im Allgemeinen kann hier aufgrund des Verlustes der Kauflächenelemente von einer beginnenden Abnahme der Effizienz die Rede sein. Speziell in der selenodonten Bezahnung tritt mit dem Erreichen des Altersstadiums IDAS 4 ein Verlust an Scherkanten auf, was in der Folge einen höheren Energieaufwand für die Nahrungszerkleinerung bedeutet. Aber auch wenn die Effizienz nachlässt, wird die Effektivität aufgrund der hohen Scherkantenzahl, die nur sukzessive auf der Zahnoberfläche verschwinden, noch relativ lange aufrecht erhalten. Der Verlust der Scherkanten kann dabei entweder durch die Aufnahme einer größeren Menge an Nahrung, oder einer höheren Kaufrequenz kompensiert werden, was jedoch

in Zeiten von Nahrungsknappheit (z.B. Winterzeit, Trockenzeit) einen erheblichen Nachteil darstellen kann, der letztendlich entscheidend für das Überleben des Individuums ist. Eine weitere Lösung zur Vermeidung der Abnahme von Oberflächenstrukturen ist die Entwicklung hypsodonter Zähne. Diese Zahnform bleibt in ihrer Funktion lange in der Zahnreihe erhalten und führt zu in einigen Arten auch zu einer Verlängerung der Lebenszeit. Vor allem in hypsodonten Kleinsäugetern stellt die Bezahnung keinen limitierenden Faktor mehr dar, da in diesen Arten der Tod meist durch Räuber oder Krankheiten und nicht durch die fehlende Möglichkeit Nahrung aufzuschließen, verursacht wird.

Im Gegensatz zum selenodonten Zahntypen bedeutet ein Verschwinden der Schneidkanten in der secodonten Bezahnung einen völligen Einbruch der Funktionalität. Aufgrund der Konzentration auf nur wenige Schneidsysteme gibt es keine Kompensation für den Verlust. Somit ist es in der secodonten Bezahnung wichtig die Schärfe der Schneidkanten lange aufrecht zu erhalten, was vor allem in den morphologischen Spezialisierungen der hypercarnivoren Bezahnung erreicht wurde. Durch die Ausbildung eines hochpräzisen Schneidsystems, welches nicht durch quetschende Strukturen beeinträchtigt wird, kann ein ständiges Nachschleifen gewährleistet werden.

In der bunodonten Bezahnung wiederum gilt es vor allem die Multifunktionalität der Zahnreihe über das gesamte Leben hinweg zu gewährleisten. Dem Effizienzverlust wird dabei durch Funktionalitätsverschiebungen in Einzelzähnen und auf der Zahnreihe entgegengewirkt, wodurch das Niveau an Scherkanten und Höcker-Becken-Strukturen über einen langen Zeitraum hinweg konstant gehalten wird. Die einzelnen Funktionalitäten auf der Zahnoberfläche werden dabei auf kleine Bereiche beschränkt, die sich von mesial nach distal verschieben. Die Funktionalitätsverschiebung ist aber nicht in allen bunodonten Bezahnungen im gleichen Maße ausgeprägt. Eine effektive Verschiebung wird durch die Dauer des Zahnwechsels bestimmt, wobei vor allem Arten mit einem vergleichsweise langen Zahnwechsel und einer schnellen Freilegung der sekundären Oberfläche profitieren. Im Gegensatz dazu zeigen bunodonte Arten mit einem kurzen Zahnwechsel, wie der Höhlenbär, eher eine Konzentration auf die Erhaltung der geschlossenen primären Schmelzoberfläche. Der kurze Zahnwechsel bei *Ursus spelaeus* bedeutet weiterhin, dass die postcaninen Zähne nahezu gleichzeitig in den Abnutzungsprozess eintreten und ihre die Funktionalität im Alter verlieren. Vor allem alten Tieren ist es dann nicht mehr möglich, genügend Energievorräte für die

Winterruhe anzulegen, was dazu führt, dass sie diese Zeit nicht überleben, wie die Altersverteilungen in verschiedenen Höhlenfunden von *Ursus spelaeus* zeigen (GRANDAL-D'ANGLADE und VIDAL ROMANÍ 1997; STINER 1998).

Zusammenfassend ist es im Laufe der Evolution in allen Säugergebissen zu Anpassungen gekommen, welche die Effizienz der Zahnreihen lange begünstigen. Dabei können die Ausprägungen innerhalb der Zahntypen variieren, was dazu führt, dass es Abstufungen der Effizienzerhaltung in unterschiedlichen Arten gibt.

7. Literaturverzeichnis

ABLER, W. L. (1992). "The serrated teeth of tyrannosaurid dinosaurs, and biting in other animals." Paleobiology 18(2): 161-183.

ADDY, M. und R. P. SHELLIS (2006). "Intersection between attrition, abrasion and erosion in tooth wear." Monogr. Oral Sci. 20: 17-31.

AHLGREN, J. (1976). Masticatory movements in man. In: Mastication. D. J. Anderson and B. M. Matthews. John Wright and Sons. Bristol: 119-130.

ANDERS, U., W. VON KOENIGSWALD, I. RUF und B. H. SMITH (2011) Generalized individual dental age stages for fossil and extant placental mammals. Paläontologische Zeitschrift Volume, DOI: 10.1007/s12542-011-0098-9

ASHER, R. J. und T. LEHMANN (2008). "Dental eruption in afrotherian mammals." BMC Biology 6: 14-24.

ATKINS, A. G. und Y.-W. MAI (1985). Elastic and plastic fracture. Ellis Horwood Chichester.

BERKOVITZ, B. K. B. und D. F. G. POOLE (1977). "Attrition of the teeth in ferrets." Journal of Zoology 183(3): 411-418.

BIVIN, W. S. und R. G. MC CLURE (1976). "Deciduous Tooth Chronology in the Mandible of the Domestic Pig." Journal of Dental Research 55(4): 591-597.

BODMER, R. und D. WARD (2006). Frugivory in large mammalian herbivores. In: Large Herbivore Ecology, Ecosystems Dynamics and Conservation. K. Danell, P. Duncan, R. Bergström and J. Pastor. Cambridge University Press. Cambridge.

BRYANT, H. N. und A. P. RUSSEL (1995). Carnassial functioning in nimravid and felid sabertooths: theoretical basis and robustness of inferences. In: Functional morphology in vertebrate paleontology. J. Thomason. Cambridge University Press. New York: 116-135.

BUTLER, P. M. (1952). "The milk-molars of Perissodactyla, with remarks on molar occlusion." Proceedings of the Zoological Society, London 121: 777-817.

BUTLER, P. M. (1971). "Some functional aspects of molar evolution." Evolution 26(3): 474-483.

BUTLER, P. M. (1973). "The Evolution of the masticatory system. Symp. IVth Int. Congr. Primat." Craniofacial Biology of Primates 3(1-27).

CIFELLI, R. L. und C. D. MUIZON (1998). "Tooth eruption and replacement pattern in early marsupials." Compte Rendus de l'Academie des Sciences de Paris, Science de la Terre et des Planètes 326: 215-220.

CLAUSS, M., T. A. FRANZ-ODENDAAL, J. BRASCH, J. C. CASTELL und T. M. KAISER (2007). "Tooth wear in captive giraffes (*Giraffa camelopardalis*): mesowear analysis classifies free-ranging specimens as browsers but captive ones as grazers." J. Zool. Wildl. Med. 38: 433-445.

COLLISON, M. E. und J. J. HOOKER (1987). Vegetational and mammalian faunal changes in the Early Tertiary of southern England. In: The origins of angiosperms and biological consequences. E. M. Friis, W. G. Chalconer and P. R. Crane. Cambridge University Press. Cambridge.

COSTA, R. L. J. und W. S. GREAVES (1981). "Experimentally produced tooth wear facets and the direction of jaw motion." Journal of Palaeontology 55(3): 635-638.

CROMPTON, A. W. und K. M. HIEMAE (1969). "How mammalian molar teeth work." Discovery 5(1): 23-34.

DE VREE, F. und C. GANS (1976). "Mastication in pygmy goats "*Capra hircus*"." Ann. Soc. R. Zool. Belg. 105: 255-306.

EVANS, A. R., G. P. WILSON, M. FORTELIUS und J. JERNVALL (2007). "High-level similarity of dentitions in carnivorans and rodents." Nature 445: 78-81.

EWER, R. F. (1973). The Carnivores. Cornell University Press New York.

FLOWER, S. S. (1931). "Contributions to our knowledge of life in vertebrate animals." V. Mammals. Proc. Zool. Soc. London 1931: 145-234.

FORTELIUS, M. (1985). "Ungulate cheek teeth: developmental, functional, and evolutionary interrelations." Acta Zoologica Fennica 180: 1-76.

FORTELIUS, M. und N. SOLOUNIAS (2000). "Functional Characterization of Ungulate Molars Using the Abrasion-Attrition Wear Gradient: A New Method for Reconstructing Paleodiets." American Museum Novitates 3301: 1-36.

FRANZ-ODENDAAL, T. A., T. M. KAISER und R. L. BERNOR (2003). "Systematics and dietary evaluation of a fossil equid from South Africa." S. Afr. J. Sci. 99: 453-459.

GEE, K. L., J. H. HOLMAN, M. K. CAUSEY, A. N. ROSSI und J. B. ARMSTRONG (2002). "Aging white-tailed deer by tooth replacement and wear: a critical evaluation of time-honored technique." Wildlife Society Bulletin 30(2): 387-393.

GENOV, S. (1981). "Die Verbreitung des Schwarzwildes (*Sus scrofa* L.) in Eurasien und seine Anpassung an die Nahrungsverhältnisse." Z. Jagdwissenschaften 27: 221-231.

GODDARD, J. (1970). "Age Criteria and Vital Statistics of a Black Rhinoceros Population." East African Wildlife Journal 8: 105-121.

GORDON, K. D. (1982). "A study of microwear on chimpanzee molars: implication for dental microwear analysis." Am. J. Phys. Anthrop. 58: 81-100.

GORDON, K. D. (1984). "The Assessment of Jaw Movement Direction From Dental Microwear." American Journal of Physical Anthropology 63: 77-84.

GRANDAL-D'ANGLADE, A. und J. R. VIDAL ROMANÍ (1997). "A population study on the cave bear (*Ursus spelaeus* Ros.-Hein.) from Cova Eirós (Triacastela, Galicia, Spain)." Geobios 30(5): 723-731.

GREAVES, W. S. (1973). "The Inference of Jaw Motion from Tooth Wear Facets." Journal of Palaeontology 47(5): 1000-1001.

GREENFIELD, H. J. und E. R. ARNOLD (2008). "Absolute age and tooth eruption and wear sequences in sheep and goat: determining age-at-death in zooarchaeology using a modern control sample." Journal of Archaeological Science 35: 836-849.

GRINE, F. E. und R. F. KAY (1988). "Early hominid diets from quantitative image analysis of dental microwear." Nature 333: 765-768.

GUSTAFSON, G. (1950). "Age Determination on teeth." The Journal of the American Dental Association 41: 45-54.

HABERMEHL, D. K.-H. (1975). Die Altersbestimmung bei Haus- und Labortieren. Verlag Paul Parey Berlin - Hamburg.

HABERMEHL, D. K.-H. (1985). Altersbestimmung bei Wild- und Pelztieren. Verlag Paul Parey Hamburg - Berlin.

HARMAN, M. T. und A. SMITH (1936). "Some observations of the development of the teeth in *Cavia cobaya*." Anatomical Record 66: 97-111.

HERRERO, J., A. GARCÍA-SERRANO, S. COUTO, V. M. ORTUÑO und R. GARCÍA-GONZÁLEZ (2006). "Diet of wild boar *Sus scrofa* L. and crop damage in an intensive agroecosystem." Eur. J. Wildl. Res. 52: 245-250.

HERRING, S. W. (1977). "Mastication and Maturity: A Longitudinal Study in Pigs." Journal of Dental Research 56(11): 1377-1382.

HERRING, S. W. (1985). "The Ontogeny of Mammalian Mastication." Amer. Zool. 25: 339-349.

HERRING, S. W. (1993). "Functional Morphology of Mammalian Mastication." Amer. Zool. 33: 289-299.

HERRING, S. W., K. L. RAFFERTY, Z. J. LIU und C. D. MARSHALL (2001). "Jaw muscles and the skull in mammals: the biomechanics of mastication." Comparative Biochemistry and Physiology Part A 131: 207-219.

HERRING, S. W. und R. P. SCAPINO (1973). "Physiology of Feeding in Miniature Pigs." Journal of Morphology 141: 427-460.

HIEMÄE, K. M. (1978). Mammalian mastication: a review of the activity of the jaw muscle and the movements they produce in chewing. In: Development, Function and Evolution of Teeth. P. M. Butler and K. Josey. Academic Press. London.

HIEMÄE, K. M. und A. W. CROMPTON (1985). Mastication, food transport, and swallowing. In: Functional vertebrate Morphology. M. Hildebrand, D. M. Bramble, K. F. Liem and D. B. Wake. Harvard University Press. Cambridge: 262-290.

HOGUE, A. S. und M. J. RAVOSA (2001). "Transverse masticatory movements, occlusal orientation, and symphyseal fusion in selenodont artiodactyls." Journal of Morphology 249: 221-241.

HUXLEY, J. (1953). Evolution in action. Chatto & Windus London.

JANIS, C. M. (1989). "A climatic explanation for patterns of evolutionary diversity in ungulate mammals." Paleontology 32: 463-481.

JANIS, C. M. (1990). The correlation between diet and dental wear in herbivorous mammals and its relationship to the determination of diets of extinct species. In: Paleobiology of Behavior and Coevolution. A. J. Boucot. Elsevier Press. New York: 241-259.

JANIS, C. M. und M. FORTELIUS (1988). "On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors." Biol. Rev. 63: 197-230.

KAISER, T. M., J. BRASCH, J. C. CASTELL, E. SCHULZ und M. CLAUSS (2008). "Tooth wear in captive wild ruminant species differs from that of free-ranging conspecifics." Mammalian Biology 74(6): 425-437.

KAISER, T. M. und R. CROITOR (2004). "Ecological interpretations of early Pleistocene deer (Mammalia, Cervidae) from Ceysse (Haute-Loire, France)." Geodiversitas 26: 661-647.

KAISER, T. M. und M. FORTELIUS (2003). "Differential mesowear and occluding upper and lower molars: opening mesowear analysis for lower molars and premolars in hypsodont horses." J. Morphol. 258: 67-83.

KAISER, T. M. und G. E. RÖSSNER (2007). "Dietary resource partitioning in ruminant communities of Miocene wetland and karst palaeoenvironments in Southern Germany." Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 252: 424-439.

KAISER, T. M., N. SOLOUNIAS, M. FORTELIUS, R. L. BERNOR und F. SCHRENK (2000). "Tooth mesowear analysis on *Hippotherium primigenium* from Vallesian Dinotheriensande (Germany) – a blind test study." Carolinea 58: 103-114.

KAY, R. F. (1977). "The evolution of molar occlusion in the Cercopithecidae and early catarrhines." Am. J. Phys. Anthropol. 46: 327-352.

KAY, R. F. und K. M. HJEMAE (1974). "Jaw Movement and Tooth Use in Recent and Fossil Primates." American Journal of Physical Anthropology 40: 227-256.

KELLEY, J. und G. T. SCHWARTZ (2010). "Dental development and life history in living African and Asian apes." PNAS 107(3): 1035-1040.

KELLEY, J. und T. M. SMITH (2003). "Age at first molar emergence in early Miocene *Afropithecus turkanensis* and life history evolution in the Hominoidea." Journal of Human Evolution 44: 307-329.

KOENIGSWALD, W. v., U. ANDERS, S. ENGELS, J. A. SCHULTZ und I. RUF (2010). "Tooth morphology in fossil and extant Lagomorpha (Mammalia) reflects different mastication patterns." J. Mammal. Evol. 17: 275-299.

KOENIGSWALD, W. v. und H. U. PFRETZSCHNER (1987). "Hunter-Schreger-Bänder im Zahnschmelz von Säugetieren (Mammalia)." Zoomorphology 106: 329-338.

KULLMER, O. (1999). "Evolution of African Plio-Pleistocene suids (Artiodactyla: Suidae) based on tooth pattern analysis." Kaupia 9: 1-34.

KULLMER, O., S. BENAZZI, L. FIORENZA, D. SCHULZ, S. BASCO und O. WINZEN (2009). "Technical note: occlusal fingerprint analysis: quantification of tooth wear pattern." American Journal of Physical Anthropology 139: 600-605.

KURTÉN, B. (1953). "On the variation and population dynamics of fossil and recent mammal populations." Acta Zoologica Fennica 76: 1-122.

LANGENBACH, G. E. J., F. ZHANG, S. W. HERRING und A. G. HANNAM (2002). "Modelling the masticatory biomechanics of a pig." J. Anat. 201: 383-393.

LANGER, P. (1987). "Evolutionary patterns of Perissodactyla and Artiodactyla (Mammalia) with different types of digestion." Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung 25: 212-236.

LAWS, R. M. (1968). "Dentition and aging of the hippopotamus." E. Afr. Wildlife J. 6: 19-52.

LOOMIS, F. B. (1925). "Dentition of Artiodactyls." Bulletin of the Geological Society of America 36: 583-604.

LOUGUET, S. (2006). Determining the Age of Death of Proboscids and Rhinocerotids from Dental Attrition. In: Recent Advances in Ageing and Sexing Animal Bones. D. Ruscillo. Oxbow Books. 179-188.

LOVEJOY, C. O. (1985). "Dental Wear in the Libben Population: Its Functional Pattern and Role in the Determination of Adult Skeletal Age at Death." American Journal of Physical Anthropology 68: 47-56.

LOWE, V. P. W. (1967). "Teeth as indicators of age with special reference to Red deer (*Cervus elaphus*) of known age from Rhum." Journal of Zoology London 152: 137-153.

LOWE, V. P. W. (1967). "Teeth as indicators of age with special reference to Red deer (*Cervus elaphus*) of known age from Rhum." J. Zool. Lond. 152: 137-153.

LUCAS, P. W. (1979). "The dental-dietary adaptations of mammals." Neues Jahrbuch für Geologie Paläontologie Monatsheft 8: 486-512.

LUCAS, P. W., J. F. PRINZ, K. R. AGRAWAL und I. C. BRUCE (2004). "Food texture and its effect on ingestion, mastication and swallowing." Journal of Texture Studies 35: 159-170.

LUMSDEN, A. G. S. und J. W. OSBORN (1977). "The evolution of chewing: a dentist's view of palaeontology." Journal of Dentistry 5(4): 269-287.

MAGLIO, V. J. (1972). "Evolution of mastication in the Elephantidae." Evolution 26: 638-658.

MAGNELL, O. und R. CARTER (2007). "The chronology of tooth development in wild boar - A guide to age determination of linear enamel hypoplasia in prehistoric and medieval pigs." Veterinarija Ir Zootechnika 40(62): 43-48.

MARKS, S. A. und A. W. ERICKSON (1966). "Age Determination in the Black Bear." Journal of Wildlife Management 30(2): 389-410.

MARSHALL, L. G. (1978). Evolution of the Borhyaenidae, extinct South American predaceous marsupials. University of California Press, Ltd. London.

MARTIN, L. D. (1980). "Functional morphology and the evolution of cats." Transactions of the Nebraska Academy of Science 8: 141-154.

MASON, D. R. (1984). "Dentition and age determination of the warthog *Phacochoerus aethiopicus* in Zululand, South Africa." Koedoe 27: 79-119.

MATSCHKE, G. H. (1967). "Aging European Wild Hogs by Dentition." Journal of Wildlife Management 31(1): 109-113.

MELLET, J. S. (1969). "Carnassial Rotation in a fossil carnivore." The American Midland Naturalist 82: 287-289.

MELLET, J. S. (1981). "Mammalian carnassial function and the "Every Effect"." Journal of Mammalogy 62(1): 164-166.

MIHLBACHER, M. C. und N. SOLOUNIAS (2006). "Coevolution of tooth crown height and diet in oreodonts (Merycoidodontidae, Artiodactyla) examined with phylogenetically independent contrasts." Journal of Mammalian Evolution 13: 11-35.

MILLS, J. R. E. (1955). "Ideal dental occlusion in the primates." The Dental Practitioner 6(2): 47-61.

MUNRO, N. D., G. BAR-OZ und A. J. STUTZ (2009). "Aging mountain gazelle (*Gazella gazelle*): refining methods of tooth eruption and wear and bone fusion." Journal of Archaeological Science 36: 752-763.

NAGAO, M. (1992). "The Effects of Aging on Mastication." Nutrition Reviews 50(12): 434-437.

NIEVELT, A. F. H. v. und K. K. SMITH (2005). "To replace or not to replace: the significance of reduced functional tooth replacement in marsupial and placental mammals." Paleobiology 31(2): 324-346.

NOSTRAND, F. C. v. und A. B. STEPHENSON (1964). "Age determination for beavers by tooth development." Journal of Wildlife Management 28(3): 430-434.

NOWAK, R. M. (1991). Walker's Mammals of the World. The Johns Hopkins University Press Baltimore and London.

OLIVER, W. L. R., I. L. BRISBIN und S. TAKAHASHI (1993). The Eurasian wild pig (*Sus scrofa*). In: Status Survey und Action Plan. W. L. R. Oliver. IUCN. Gland.

OSBORN, J. W. und A. G. S. LUMSDEN (1978). "An alternative to "thegosis" and a re-examination of the ways in which mammalian molars work." N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 156(3): 371-392.

- OWEN** (1859). "On the fossil mammals of Australia. Part I Description of a mutilated skull of a large marsupial carnivore (*Thylacoleo carnifex*, Owen), from a calcareous conglomerate stratum, eighty miles S.W. of Melbourne, Victoria." Philosophical Transactions of the Royal Society of London 149: 309-322.
- PINTO LLONA, A. C.** (2006). "Comperative Dental Microwear Analyses of Cave Bears *Ursus spelaeus* Rosenmüller, 1974 and Brown Bears *Ursus arctos* Linnaeus, 1758." Scientific Annals, School of Geology Aristotle University of Thessaloniki (AUTH) 98: 103-108.
- POPOWICS, T. E. und M. FORTELIUS** (1997). "On the cutting edge: Tooth blade sharpness in herbivorous and faunivorous mammals." Annales Zoologici Fennici 34: 73-88.
- POPOWICS, T. E. und S. W. HERRING** (2006). Teeth, Jaws and Muscles in Mammalian Mastication. In: Feeding in Domestic Vertebrates: From Structure to Behaviour. V. L. B. Inc. CABI Publishing. 360.
- PRINZ, J. F. und P. W. LUCAS** (1997). "An optimization model for mastication and swallowing in mammals." Proc. R. Soc. Lond. B 264: 1715-1721.
- RABEDER, G.** (2000). Der Höhlenbär. Jan Thorbecke Verlag GmbH & Co. Stuttgart.
- RAUSCH, R. L.** (1961). "Notes on the Black-Bear, *Ursus americanus* Pallas, in Alaska, with particular Reference to Dentition and Growth." Zeitschrift für Säugetierkunde 26: 77-107.
- REEDER, W. G.** (1953). "The deciduous dentition of the fish-eating bat, *Pizonyx vivesi*." Occasional Papers of the Museum of Zoology University of Michigan 545: 1-3.
- RENSBERGER, J. M.** (1975). "Function in cheek tooth evolution of some hypsodont geomyoid rodents." Journal of Palaeontology 49(1): 10-22.
- RENSBERGER, J. M.** (1978). Scanning electron microscopy of wear and occlusal events in some small herbivores. In: Development, function and evolution of teeth. P. M. Butler and K. A. Joysey. Academic Press. London: 413-438.
- RHOMBERG, R.** (1932). "Zahngestalt und Zahnentwicklung, untersucht am Gebisse des Hausschweines (*Sus scrofa* L.)." Anatomy and Embryology 99(1-2): 148-202.

RIVALS, F., E. SCHULZ und T. M. KAISER (2008). "Climate related niche segregation and resource partitioning of the ungulate faunas from the Middle Pleistocene succession (OIS 14-12) at the Caune de L' Arago (France)." Palaeobiology 34(1): 117-127.

ROLETT, B. V. und M.-Y. CHIU (1994). "Age estimation of prehistoric pigs (*Sus scrofa*) by molar eruption and attrition." Journal of Archaeological Science 21: 377-386.

ROMER, A. S. (1970). The vertebrate body. W.B. Saunders Philadelphia.

RYDER, J. A. (1878). "On the mechanical genesis of toothforms." Proc. Acad. Nat. Sci. Philadel. 30: 45-80.

SAVAGE, R. J. G. (1977). "Evolution in carnivorous mammals." Palaeontology 20(2): 237-271.

SCHULTZ, A. H. (1960). Age changes in primates and their modification in man. In: Human Growth. J. M. Tanner. Pergamon. Oxford: 1-20.

SCHULZ, E., J. M. FAHLKE, G. MERCERON und T. M. KAISER (2007). "Feeding ecology of the Chalicotheriidae – results from dental micro- and mesowear analysis." Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg 43: 5-32.

SEILACHER, A. (1970). "Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie." Lethaia 3(4): 393-396.

SEMPREBON, G. und F. RIVALS (2007). "Was grass more prevalent in the pronghorn past? An assessment of the dietary adaptations of Miocene to recent Antilocapridae." Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 253: 332-347.

SEVERINGHAUS, C. W. (1949). "Tooth development and wear as criteria of age in white-tailed deer." Journal of Wildlife Management 13(2): 195-216.

SLAUGHTER, B. H., R. H. PINE und N. E. PINE (1974). "Eruption of cheek teeth in insectivora and carnivora." Journal of Mammalogy 55(1): 115-125.

SMITH, B. H. (1991). "Age of weaning approximates emergence of the first permanent molar in non-human primates." Am. J. Phys. Anthrop. [suppl.] 12: 163-164.

SMITH, B. H. (1992). "Life History and the Evolution of Human Maturation." Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews 1(4): 134-142.

SMITH, B. H. (1992). "Life history and the evolution of human maturation." Evolutionary Anthropology 1(4): 134-142.

SMITH, B. H. (2000). 'Schultz's Rule' and the evolution of tooth emergence and replacement patterns in primates and ungulates. In: Development, Function and Evolution of Teeth. M. F. Teaford, M. M. Smith and M. W. J. Ferguson. Cambridge University Press. Cambridge: 314.

SPEARS, I. R. und R. H. CROMPTON (1996). "The mechanical significance of the occlusal geometry of great ape molars in food breakdown." Journal of Human Evolution 31: 517-535.

SPINAGE, C. A. und G. M. JOLLY (1974). "Age estimation of warthog." Journal of Wildlife Management 38: 229-233.

STARCK, D. (1995). Lehrbuch der speziellen Zoologie. Band II: Wirbeltiere. Teil 5/1: Säugetiere. Gustav Fischer Jena.

STEVENS, C. und I. HUME (1995). Comparative physiology of the vertebrate digestive system. Cambridge University Press Cambridge.

STINER, M. C. (1998). "Mortality analysis of Pleistocene bears and its palaeoanthropological relevance." Journal of Human Evolution 34: 303-326.

TEAFORD, M. F. und A. WALKER (1984). "Quantitative differences in dental microwear between primate species with different diets and a comment on the presumed diet of *Sivapithecus*." Am. J. Phys. Anthropol. 64: 191-200.

THENIUS, E. (1989). Zähne und Gebiß der Säugetiere. Walter de Gruyter Berlin - New York.

VAN VALEN, L. (1960). "A functional index of hypsodonty." Evolution 14(4): 531-532.

VAN VALKENBURGH, B. (1999). "Major patterns in the history of carnivorous mammals." Annu. Rev. Earth Planet Sci. 27: 463-493.

VAN VALKENBURGH, B., M. F. TEAFORD und A. WALKER (1990). "Molar microwear and diet in large carnivores: inferences concerning diet in the sabretooth cat, *Smilodon fatalis*." Journal of Zoology 222(2): 319-340.

WALKER, A., H. N. HOECK und L. PEREZ (1978). "Microwear of mammalian teeth as an indicator of diet." Science 201: 908-910.

WALKER, A. C. (1980). Functional anatomy and taphonomy. In: Fossils in the making. A. K. Behrensmeyer and A. P. Hill. University of Chicago Press. Chicago.

WANG, X. und R. H. TEDFORD (2008). Dogs. Their fossil relatives and evolutionary history. Columbia University Press New York.

WEAVER, M. E., E. B. JUMP und C. F. MCKEAN (1966). "The Eruption Pattern of Deciduous Teeth an Miniature Swine." Anatatomical Record 154: 81-86.

WEAVER, M. E., E. B. JUMP und C. F. MCKEAN (1969). "The Eruption Pattern of Permanent Teeth in Miniature Swine." Archives of Oral Biology 14: 323-331.

WEIGL, R. (2005). "Longevity of Mammals in Captivity from the living Collections of the World." Kleine Senckenberg-Reihe 48.

WILSON, D. und S. RUFF (1999). The Smithsonian Book of North American Mammals. Smithsonian Books Washington.

WING, S. L. und B. H. TIFFNEY (1987). Interactions of angiosperms and herbivorous tetrapods through time. In: The origins of angiosperms and biological consequences. E. M. Friis, W. G. Chalconer and P. R. Crane. Cambridge University Press. Cambridge.

WITTEMANN, S. (2004). Zur Altersbestimmung beim Wildschwein (*Sus scrofa*, Linné, 1758) mit Hilfe von Merkmalen an den Zähnen unter besonderer Berücksichtigung der Canini. Medizinisches Zentrum für Zahn-, Mund- und Kieferheilkunde Abteilung Experimentelle Zahnheilkunde und Oralbiologie. Gießen, Justus-Liebig-Universität Gießen: 153.

8. Appendix

8.1. Abkürzungsverzeichnis der Sammlungen

BSPG – Bayerische Staatsammlung für Paläontologie und Geologie, München, Deutschland

IPUW – Institut für Paläontologie Universität Wien, Österreich

NHMW – Naturhistorisches Museum Wien, Österreich

SMF – Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg Frankfurt, Deutschland

SMNS – Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Deutschland

STIPB – Steinmann Institut Paläontologie Bonn, Deutschland

ZFMK – Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Koenig Bonn, Deutschland

ZMH – Biozentrum Grindel und Zoologisches Museum Hamburg, Deutschland

8.2. Materialliste

8.2.1. bunodonte Vertreter

8.2.1.1. *Sus scrofa*

IDAS 1 – SMF 79837- 79841, 92267 (**SMF**); M 6461 (**STIPB**); ZFMK 1911, 23.IV.1936, 31.I.1911, 86.59, 8.VIII.1912 (**ZFMK**); ZMH 8833 (**ZMH**)

IDAS 2 – SMF 393, 4346, 79836, 88619, 90006 (**SMF**); M 7048 (Susscro001) (**STIPB**); ZMH 8828, 8829, 8830, 9334, 9335 (**ZMH**)

IDAS 3 – SMF 388, 389, 391, 35603, 4344, 4345 (**SMF**); M 1247, 7055 (Susscro008), Ma Ü5 (**STIPB**); ZFMK 35.197, 84.539, VI.1936 (**ZFMK**); ZMH 7905, 8832 (**ZMH**)

IDAS 4 – SMF 35.643 (**SMF**); Ma Ü4 (**STIPB**); ZFMK 29IX1916, 30.95 (Unterkiefer), 31.25, 2 Individuen ohne Nummer (**ZFMK**); ZMH 8827 (**ZMH**)

IDAS 5 – ZFMK 30.95 (Oberkiefer) (**ZFMK**); ZMH 70 (**ZMH**)

8.2.1.2. *Ursus spelaeus*

IDAS 2 – SW 1229 (**IPUW**); D 4193 (**NHMW**)

IDAS 3 – SW 29, 140, 225, 379, 438, 1328 (**IPUW**); D 4206 (**NHMW**)

IDAS 4 – SW 1002 (**IPUW**); C 1005, SL 9 (**NHMW**)

IDAS 5 – SW 391 (**IPUW**)

8.2.2. selenodonte Vertreter

8.2.2.1. *Capreolus capreolus*

IDAS 1 – SMF 34868, 34869 (**SMF**); ZMH 8533 (**ZMH**)

IDAS 2 – SMF 40862, 68724, 79846, 79856, 90013, 93608 (**SMF**); M 1328 (Capcap 023, Capcap 026, Capcap 027), M 1536, M 1638, M 1637, M 3294, M 6587-02, M 6578-04, M 6578-05, M 7062 (Capcap 007, Capcap 008), M 7065 (Capcap 011) (**STIPB**); ZMH 8518, 8590, 8657 (**ZMH**)

IDAS 3 – SMF 20881 (Oberkiefer), 34866 (Oberkiefer), 35649, 43043 (Oberkiefer), 45220, 55269 (Oberkiefer), 67740, 89355 (Oberkiefer) (**SMF**); M 1321, M 1328 (Capcap 019, Capcap 025), M 3292, M 3293, M 3295-3299, M 6578-02, M 6578-03, M 6587-01, M 6587-03, M 6587-04, M 6587-05, M 7056 (Capcap 001), M 7057 (Capcap 002), M 7058 (Capcap 003), M 7059 (Capcap 004), M 7060 (Capcap 005), M 7061 (Capcap 006), M 7063 (Capcap 009), M 7064 (Capcap 010), M 7066 (Capcap 012), M 7067 (Capcap 013), M 7068 (Capcap 014), M 7069 (Capcap 015), M 7070 (Capcap 016), M 7071 (Capcap 017), M 7072 (Capcap 018), M 7074 (Capcap 028) (**STIPB**); ZMH 8582, 8586, 8659 (**ZMH**)

IDAS 4 – SMF 20881 (Unterkiefer), 43043 (Unterkiefer), 52342, 55269 (Unterkiefer), 89355 (Unterkiefer), 90016 (Oberkiefer) (**SMF**); M 1328 (Capcap 021), M 6587-06, M 6578-01 (**STIPB**); ZMH 8517, 8566, 8606, 8623, 8636 (**ZMH**)

IDAS 5 - SMF 19493, 34866 (Unterkiefer), 79851, 79853, 90016 (Unterkiefer) (**SMF**); M1328 (Capcap 022, Capcap 024) (**STIPB**); ZMH 8532, 8616 (**ZMH**)

8.2.2.2. *Ovis* sp.

8.2.2.2.1. *Ovis aries*

IDAS 1 – SMF 93610 (**SMF**)

IDAS 2 – SMF 474, 42522 (**SMF**); M 1646, 1648 (**STIPB**)

IDAS 3 – SMF 10490, 1473 (*O.a.latricanus*), ZIH 328 (**SMF**); M 1630 (**STIPB**)

IDAS 4 – SMF 465, ZIH 329 (**SMF**)

8.2.2.2.2. *Ovis musimon*

IDAS 2 – SMF 1445, 16064 (*O.m.musimon*) (**SMF**)

IDAS 3 – SMF 3322, 5421, 5422 (Oberkiefer), 5423 (Oberkiefer) (*O.m.musimon*), 42524, (*O.m.musimon*), 42527 (*O.m.musimon*), 42528 (*O.m.musimon*), 42529 (*O.m.musimon*), 42530 (*O.m.musimon*) (**SMF**)

IDAS 4 – SMF 5422 (Unterkiefer), 5423 (Unterkiefer) (*O.m.musimon*), 38400, 42525 (*O.m.musimon*) (**SMF**)

8.2.2.2.3. *Ovis ammon*

IDAS 2 – SMF 5416 (*O.a.poli*), 42521 (*O.a.poli*) (**SMF**)

IDAS 3 – SMF 21360 (Oberkiefer) (*O.a.nigrimontana*) (**SMF**)

IDAS 4 – SMF 21360 (Unterkiefer) (*O.a.nigrimontana*) (**SMF**)

8.2.2.2.4. *Ovis* sp.

IDAS 1 – SMF 26758 (**SMF**); M 1647, 2402 (**STIPB**)

IDAS 2 – SMF 15924 (**SMF**); M 1530, 1644, 1649 (**STIPB**)

IDAS 3 – SMF 2567 (Oberkiefer) (*O.vignei dolgopoloci*), 42536 (*O.canadensis*), 68235 (**SMF**); M 1641, 1645, 1650, 6624, 2398 (**STIPB**)

IDAS 4 – SMF 2567 (Unterkiefer) (*O.vignei dolgopoloci*) (**SMF**); M 139, 1643 (**STIPB**)

IDAS 5 – ZIH 320 (*O.canadensis*) (**SMF**)

8.2.2.3. *Camelus* sp.

IDAS 1 – SMF 16002 (**SMF**); ZFMK 2001.279 (*C.bacterianus*) (**ZFMK**)

IDAS 2 – ZFMK 83.132 (*C.dromedarius*), 96.079 (*C.dromedarius*), 2002.022 (*C.dromedarius*) (**ZFMK**); ZIH 292, 346 (**SMF**)

IDAS 3 – SMF 648 (*C.dromedarius*), 649, 650 (*C.dromedarius*), 651, 22073 (Unterkiefer) (*C.dromedarius*), 70473 (*C.dromedarius*) (**SMF**); ZFMK 83.348 (*C.bacterianus*) 83.412 (Unterkiefer) (*C.bacterianus*), 84.512 (*C.bacterianus*), 84.59 (*C.dromedarius*), ZFMK 85.242 (Oberkiefer) (*C.bacterianus*), 95.523 (*C.dromedarius*), 97.526 (Unterkiefer) (*C.dromedarius*) (**ZFMK**)

IDAS 4 – SMF 1527 (*C.bacterianus*), 1625 (*C.dromedarius*), 22073 (Unterkiefer) (*C.dromedarius*) (**SMF**); ZFMK 83.348 (*C.bacterianus*), 83.412 (Unterkiefer)

(*C.bacterianus*), 85.242 (Oberkiefer) (*C.bacterianus*), 97.526 (Unterkiefer) (*C.dromedarius*)
(**ZFMK**)

IDAS 5 – SMF 78775 (*C.dromedarius*) (**SMF**); ZFMK 85.242 (Unterkiefer) (*C.bacterianus*),
85.242 (Unterkiefer) (*C.bacterianus*) (**ZFMK**)

8.2.2.4. *Caenomeryx filholi*

IDAS 2 – 1952II 1084, 1109, 1227, 1245 (**BSPG**)

IDAS 3 – 1952II 1153a, 1153b, 1156, 1265, 1285 (**BSPG**)

8.2.2.5. *Syncerus caffer*

IDAS 2 – ZFMK 5360, 5630 (**ZFMK**)

IDAS 3 – ZFMK 2003.971, 5361, 6811 (**ZFMK**)

IDAS 4 – ZFMK 86.84 (**ZFMK**)

8.2.2.6. *Bos bonasus*

IDAS 1 – 1 Individuum ohne Nummer (**ZFMK**)

8.2.3. secodonte Arten

8.2.3.1. *Canis lupus*

IDAS 1 – ZFMK 78.3 (**ZFMK**)

IDAS 2 – ZFMK 2001.144 (**ZFMK**)

IDAS 3 – ZFMK 36.25, 78.268, 83.345, 83.346, 88.151, 93.403, 93.404, 2001.143 (**ZFMK**)

IDAS 4 – ZFMK 90.14, 84.508, 2008.090 (**ZFMK**)

IDAS 5 – ZFMK 84.61, 84.507 (**ZFMK**)

8.2.3.2. *Crocota spelaea*

IDAS 1 – 1952III 362 (**BSPG**); 31404 (**SMNS**)

IDAS 2 – 31370, 31380 (**SMNS**)

IDAS 3 – 1952III 381, 382, 383, 388, 393, 934, 1530, 1536 (**BSPG**); 31369, 31371, 31372,
31374, 31375, 31376, 31378 (**SMNS**)

Appendix

IDAS 4 – 31365, 31373, 6616.2.3.91.1, 6617.1.3.69.92 (**SMNS**)

IDAS 5 – 1952III 380, 386, 387, 398, 1962I94 (**BSPG**); 31377 (**SMNS**)

8.3. t-Test Auswertungen der Messungen

Mittelwertvergleiche (t-Test Analyse) zur Ermittlung der p-Werte zwischen den einzelnen IDAS Gruppen.

8.3.1. *Sus scrofa*

Nutzungsfläche

Oberkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3	4	5
1	1	2,8047E-09	1,2067E-17	6,3374E-16	1,5427E-09
2		1	9,7216E-08	2,3668E-05	0,07197471
3			1	0,38665398	0,04870632
4				1	0,00430762
5					1

Unterkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3	4	5
1	1	3,1041E-10	7,3152E-20	1,2849E-13	3,7316E-07
2		1	7,6042E-10	1,2498E-06	0,09965978
3			1	0,3222738	0,03227705
4				1	0,15871346
5					1

Scherkanten (Index Scherkantenlänge/Zahnreihenlänge)

Oberkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3	4	5
1	1	1,82E-03	1,67E-04	7,96E-06	0,01
2		1	0,09	4,94E-05	0,01
3			1	0,01	0,29
4				1	0,49
5					1

Unterkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3	4	5
1	1	0,015	0,0003	0,000013	0,099
2		1	0,06	0,000028	0,066
3			1	0,0037	0,428
4				1	0,63
5					1

Beckenstrukturen (Index Beckenvolumen/Zahnreihenvolumen)

Oberkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3	4	5
1	1	0,95	0,04	0,52	1,36E-05
2		1	0,11	0,57	0,02
3			1	0,88	0,01
4				1	0,35
5					1

Unterkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3	4	5
1	1	0,27	0,00	0,25	
2		1	0,02	0,64	
3			1	0,41	
4				1	
5					1

8.3.2. *Capreolus capreolus***Nutzungsfläche**

Oberkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3	4	5
1	1	0,01842662	4,8196E-06	0,04079036	0,02826334
2		1	0,00684388	0,41395836	0,25828683
3			1	0,01783773	0,00033655
4				1	0,19938137
5					1

Unterkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3	4	5
1	1	3,37E-03	4,27E-12	1,36E-04	1,16E-04
2		1	7,12E-05	0,09	0,03
3			1	0,17	0,72
4				1	0,56
5					1

Scherkantenanzahl

Unterkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3	4	5
1	1	4,09E-06	2,03E-10	2,47E-04	0,37
2		1	1,22E-05	0,01	3,16E-12
3			1	1,73E-09	6,66E-20
4				1	1,16E-08
5					1

8.3.3. Ovis sp.

Scherkantenanzahl

Unterkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3	4	5
1	1	0,01	6,88E-08	0,09	1,00
2		1	1,36E-06	0,28	0,05
3			1	7,29E-06	8,91E-05
4				1	0,22
5					1

8.3.4. *Camelus sp.***Scherkantenanzahl**

Unterkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3	4	5
1	1	2,80E-03	7,99E-06	1,03E-03	0,33
2		1	0,04	0,18	3,85E-04
3			1	4,55E-04	4,80E-07
4				1	1,14E-04
5					1

8.3.5. *Caenomeryx filholi***Scherkantenanzahl**

Unterkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3	4	5
1	1	1,53E-03	3,76E-03	0,02	0,01
2		1	0,01	0,51	4,06E-04
3			1	0,13	3,52E-05
4				1	3,17E-03
5					1

8.3.6. *Crocota spelaea***Scherkantenlänge (Index Scherkantenlänge/Länge m1)**

Unterkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3a	3b	4
1	1	0,43	0,10	0,09	0,55
2		1	0,80	0,85	0,52
3			1	0,51	0,30
4				1	0,27
5					1

Scherkantenwinkel

Unterkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3a	3b	4
1	1	0,49	0,43	0,15	0,36
2		1	0,19	0,03	0,16
3			1	0,70	0,19
4				1	0,44
5					1

Scherfacettenfläche

Unterkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3a	3b	4
1	1	0,09	0,02	0,05	3,45E-03
2		1	0,18	0,03	9,44E-04
3			1	2,65E-04	7,16E-08
4				1	0,03
5					1

Scherfacettenwinkel

Unterkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3a	3b	4
1	1	0,86	0,19	0,47	0,07
2		1	0,17	0,47	0,03
3			1	0,68	0,01
4				1	0,05
5					1

Facettenwinkel zu Bezugsebene p3

Unterkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3a	3b	4
1	1		0,20897515	0,14993649	0,17054671
2		1	0,29449295	0,19028554	0,21297203
3			1	0,11116592	0,11029945
4				1	0,49945217
5					1

Facettenwinkel zu Bezugsebene p4

Unterkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3a	3b	4
1	1				
2		1	0,070115	0,03502878	0,11381917
3			1	0,39822986	0,42813652
4				1	0,47836026
5					1

8.3.7. *Canis lupus***Scherkantenlänge (Index Scherkantenlänge/Länge m1)**

Unterkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3	4	5
1	1		0,44	0,87	
2		1	0,86	0,80	
3			1	0,30	2,01E-06
4				1	0,22
5					1

Scherkantenwinkel

Unterkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3	4	5
1	1		0,59	0,32	
2		1	0,62	0,47	
3			1	0,01	9,31E-05
4				1	0,28
5					1

Scherfacettenfläche

Unterkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3	4	5
1	1		0,30	0,07	0,16
2		1	0,12	0,04	0,14
3			1	0,11	1,18E-03
4				1	0,03
5					1

Scherfacettenwinkel

Unterkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3	4	5
1	1		0,34	0,03	0,21
2		1	0,32	0,10	0,38
3			1	2,53E-04	3,91E-03
4				1	0,59
5					1

Beckenvolumen

Unterkiefer

p-Werte						
IDAS	1	2	3a	3b	4	5
1	1		0,0975	0,0429	0,1553	0,0216
2		1	0,1328	0,0466	0,1729	0,0230
3			1	0,0334	0,1063	0,0051
4				1	0,3898	0,0372
5					1	0,1790
6						1

8.3.8. *Ursus spelaeus***Scherkantenlänge (Index Scherkantenlänge/Länge m1)**

Unterkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3	4	5
1	1				
2		1	0,14077235	0,00301673	0,07075857
3			1	0,00027209	0,00391577
4				1	0,17193242
5					1

Scherkantenwinkel

Unterkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3	4	5
1	1				
2		1	0,05863435	0,00111372	0,00247188
3			1	7,8612E-05	0,00474137
4				1	0,36430551
5					1

Scherfacettenfläche

Unterkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3	4	5
1	1				
2		1	0,48664556	0,167903	0,0074358
3			1	0,01989794	8,0408E-07
4				1	0,3927167
5					1

Scherfacettenwinkel

Unterkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3	4	5
1	1				
2		1	0,13942355	0,01623258	0,07579076
3			1	9,3224E-05	0,00101253
4				1	0,29366384
5					1

Beckenvolumen

Unterkiefer

p-Werte					
IDAS	1	2	3	4	5
1	1				
2		1	0,44691781	0,02595315	0,0431703
3			1	0,00845414	0,04769439
4				1	0,46828037
5					1

8.4. Wertetabellen

8.4.1. *Sus scrofa*

Nutzungsfläche

OK

Sammlungsnummer	Alter	Zahnreihenlänge [mm]	Zahnreihenbreite [mm]	Nutzungsfläche [Länge*Breite] [mm ²]
M6461	1	39,435	11,595	457,248825
SMF 79837	1	27,912	11,503	321,071736
SMF 79838	1	39,995	11,927	477,020365
SMF 79839	1	36,716	10,416	382,433856
SMF 79840	1	19,86	7,837	155,64282
SMF 79841	1	29,566	9,058	267,808828
SMF 92267	1	41,87	12,402	519,27174
ZFMK 8VIII1912	1	38,939	11,335	441,373565
ZFMK 23IV1936	1	38,553	11,34	437,19102
ZFMK 31II1911	1	40,025	11,714	468,85285
ZFMK 1911	1	40,826	12,702	518,571852
ZFMK 8659	1	38,128	11,465	437,13752
ZMH 8833	1	36,644	10,069	368,968436
Susscro004	2	66,835	15,15	1012,55025
Susscro005	2	112,525	18,84	2119,971
Susscro006	2	85,725	15,08	1292,733
Susscro001	2	64,29	14,64	941,2056
M6627	2	68,665	14,045	964,399925
M1215	2	93,835	16,775	1574,082125
M1212	2	86,845	14,085	1223,211825
M1213	2	61,52	14,07	865,5864
M6628	2	70,545	14,325	1010,557125
M1246	2	80,41	15,03	1208,5623
Susscro007	2	63,59	13,855	881,03945
SMF 88619	2	67,174	14,583	979,598442
ZMH 8829	2	89,141	15,196	1354,586636
ZMH 9334	2	95,231	12,197	1161,532507
ZMH 9335	2	109,541	14,694	1609,595454
ZMH 8828	2	66,24	11,378	753,67872
ZMH 8830	2	96,047	15,539	1492,474333
SMF 90006	2	53,796	12,135	652,81446
SMF 393	2	88,515	15,558	1377,11637
SMF 4346	2	56,461	16,559	934,937699
SMF 79836	2	66,781	12,152	811,522712
M6625	2	85,385	13,875	1184,716875
Susscro003	2	63,73	14,89	948,9397
MaÜ5	3	122,72	16,325	2003,404
M1247	3	126,65	15,73	1992,2045
Susscro008	3	115,075	13,855	1594,364125
SMF 388	3	108,047	14,794	1598,447318
SMF 391	3	129,976	15,935	2071,16756
SMF 35603	3	120,679	13,846	1670,921434
ZMH 8832	3	126,283	13,998	1767,709434

Appendix

SMF 389	3	131,092	15,55	2038,4806
SMF 4344	3	120,776	15,821	1910,797096
ZFMK 35197	3	121,399	14,389	1746,810211
ZFMK 84539	3	120,071	12,508	1501,848068
ZFMK ohne Nummer 1	3	120,427	14,088	1696,575576
ZFMK VII1936	3	117,934	17,728	2090,733952
ZMH 7905	3	110,83	13,259	1469,49497
MaÜ4	4	108,865	16,62	1809,3363
SMF 4345	4	116,473	15,707	1829,441411
ZFMK 29IX1916	4	123,959	15,379	1906,365461
ZFMK 3125	4	118,411	14,593	1727,971723
SMF 35643	4	123,663	15,897	1965,870711
ZFMK ohne Nummer 2	4	103,118	16,542	1705,777956
ZFMK 3095	5	105,103	15,032	1579,908296
ZMH 70	5	99,647	14,503	1445,180441

Mittelwerte

Nutzungsfläche OK
[mm²]

IDAS	1	2	3	4	5
Mittelwert	404,0456472	1145,887518	1796,639917	1824,12726	1512,544369
Standardabweichung	104,5557316	335,5395794	217,9682815	100,3531617	95,26697989

Nutzungsfläche

UK

Sammlungsnummer	IDAS	Zahnreihenlänge [mm]	Zahnreihenbreite [mm]	Nutzungsfläche [Länge*Breite] [mm ²]
M6461	1	41,085	9,12	374,6952
SMF 79837	1	32,478	9,674	314,192172
SMF 79838	1	43,989	9,34	410,85726
SMF 79839	1	28,556	8,965	256,00454
SMF 79840	1	22,192	6,186	137,279712
SMF 79841	1	30,698	7,144	219,306512
SMF 92267	1	34,404	10,225	351,7809
ZFMK 1911	1	42,485	9,679	411,212315
ZFMK 23IV1936	1	39,295	9,469	372,084355
ZFMK 31I1911	1	40,601	9,315	378,198315
ZFMK 8659	1	40,435	9,257	374,306795
ZFMK 8VIII1912	1	40,478	9,106	368,592668
ZMH 8833	1	38,728	8,756	339,102368
Susscro004	2	59,59	11,62	692,4358
Susscro005	2	108,885	12,185	1326,763725
Susscro006	2	76,685	12,46	955,4951
Susscro001	2	58,83	12,405	729,78615
M6627	2	58,505	12,215	714,638575
M1215	2	97,97	12,17	1192,2949
M1212	2	68,945	11,505	793,212225
M6630	2	61,985	13,12	813,2432
M6629	2	79,58	11,41	908,0078

Appendix

M1222	2	52,43	11,4	597,702
M1228	2	58,095	12,275	713,116125
M1246	2	86,11	12,02	1035,0422
Susscro007	2	62,065	11,235	697,300275
SMF 393	2	68,617	11,587	795,065179
SMF 4346	2	64,54	11,699	755,05346
SMF 79836	2	59,642	11,385	679,02417
SMF 88619	2	58,025	11,941	692,876525
SMF 90006	2	62,067	8,726	541,596642
ZMH 8828	2	59,816	11,389	681,244424
ZMH 8829	2	81,729	10,221	835,352109
ZMH 8830	2	100,824	11,685	1178,12844
ZMH 9334	2	74,396	11,138	828,622648
ZMH 9335	2	102,682	10,793	1108,246826
MaÜ5	3	118,68	13,21	1567,7628
M1247	3	116,75	11,83	1381,1525
Susscro008	3	110,255	11,31	1246,98405
SMF 35603	3	114,473	10,87	1244,32151
SMF 388	3	111,344	11,739	1307,067216
SMF 389	3	126,938	11,541	1464,991458
SMF 391	3	114,131	12,098	1380,756838
SMF 4344	3	115,926	11,566	1340,800116
SMF 4345	3	115,143	12,145	1398,411735
ZFMK 35197	3	122,182	10,99	1342,78018
ZFMK 84539	3	115,878	10,186	1180,333308
ZFMK VI1936	3	124,943	10,617	1326,519831
ZMH 7905	3	114,734	10,578	1213,656252
MaÜ4	4	111,025	13,76	1527,704
SMF 35643	4	120,923	12,827	1551,079321
ZFMK 29IX1916	4	119,732	10,45	1251,1994
ZFMK 3095	4	109,979	11,807	1298,522053
ZFMK 3125	4	114,019	10,943	1247,709917
ZFMK ohne Nummer 1	4	116,714	10,886	1270,548604
ZFMK ohne Nummer 2	4	96,683	13,693	1323,880319
ZMH 8827	4	94,403	10,686	1008,790458
ZMH 70	5	103,745	10,741	1114,325045

Mittelwerte
Nutzungsfläche UK
[mm²]

IDAS	1	2	3	4	5
Mittelwert	331,3548548	837,5760217	1338,118292	1309,929259	1114,325045
Standardabweichung	80,79316433	204,7298327	105,9703159	171,3225041	#DIV/0!

Appendix

Scherkanten OK

Sammlungsnummer	IDAS	Gesamtlänge der Scherkanten [mm]	Index Scherkanten/Zahnreihenlänge
SMF 79837	1	4,515	0,161758383
SMF 79838	1	18,93	0,473309164
SMF 79839	1	4,583	0,124822965
SMF 79840	1	1,677	0,084441088
SMF 79841	1	7,39	0,249949266
SMF 92267	1	7,195	0,171841414
ZFMK 8VIII1912	1	29,897	0,767790647
ZFMK 23IV1936	1	58,077	1,506419734
ZFMK 3II1911	1	38,935	0,972767021
ZFMK 1911	1	30,394	0,744476559
ZFMK 8659	1	3,924	0,102916492
ZMH 8833	1	88,573	2,417121493
M6461	1	10,97	0,278101709
Susscro001	2	66,12	1,021505376
SMF 88619	2	85,634	1,274808706
ZMH 8829	2	142,659	1,600374687
ZMH 9334	2	165,8	1,741029707
ZMH 9335	2	233,594	2,132480076
ZMH 8828	2	100,212	1,512862319
ZMH 8830	2	107,989	1,124334961
SMF 90006	2	84,059	1,562551119
SMF 393	2	75,811	0,856476303
SMF 4346	2	92,024	1,629868405
SMF 79836	2	89,957	1,347044818
SMF 388	3	195,808	1,812248373
SMF 391	3	85,311	0,656359636
SMF 35603	3	109,146	0,90443242
ZMH 8832	3	334,432	2,648274114
SMF 389	3	233,805	1,783518445
SMF 4344	3	270,364	2,238557329
ZFMK 35197	3	212,135	1,747419666
ZFMK 84539	3	223,617	1,862373096
ZFMK ohne Nummer 1	3	257,971	2,1421359
ZFMK VII1936	3	219,431	1,860625435
ZMH 7905	3	239,356	2,15966796
SMF 4345	4	238,178	2,044920282
MaÜ4	4	288,521	2,789367338
ZFMK 29IX1916	4	421,936	3,403835139
ZFMK 3125	4	312,245	2,636959404
SMF 35643	4	295,754	2,391612689
ZFMK ohne Nummer 2	4	233,378	2,263213018
ZFMK 3095	5	282,841	2,691083984
ZMH 70	5	189,071	1,89740785

Mittelwerte

Index S/L OK

IDAS	1	2	3	4	5
Mittelwerte	0,619670456	1,436666952	1,801419307	2,588317978	2,294245917
Standardabweichung	0,686946501	0,361017172	0,572625893	0,479066245	0,561213777

Appendix

Scherkanten UK

Sammlungsnummer	IDAS	Gesamtlänge der Scherkanten [mm]	Index Scherkanten/Zahnreihenlänge
M6461	1	15,256	0,371056792
SMF 79837	1	11,49	0,353777942
SMF 79838	1	28,974	0,658664666
SMF 79839	1	8,276	0,289816501
SMF 79840	1	0	
SMF 79841	1	18,909	0,615968467
SMF 92267	1	6,598	0,191780026
ZFMK 1911	1	52,631	1,238813699
ZFMK 23IV1936	1	71,503	1,819646265
ZFMK 31I1911	1	37,834	0,931848969
ZFMK 8659	1	15,273	0,377717324
ZFMK 8VIII1912	1	60,094	1,484608923
ZMH 8833	1	79,749	2,059207808
SMF 393	2	68,426	0,997216433
SMF 4346	2	102,273	1,584645181
SMF 79836	2	91,069	1,526927333
SMF 88619	2	101,631	1,751503662
SMF 90006	2	67,329	1,084779351
Susscro001	2	59,265	1,019823447
ZMH 8828	2	96,748	1,617426775
ZMH 8829	2	108,439	1,32681178
ZMH 8830	2	142,26	1,410973578
ZMH 9334	2	141,997	1,908664444
ZMH 9335	2	147,026	1,43185758
M1247	3	158,866	1,340347266
MaÜ5	3	217,186	1,857433634
SMF 35603	3	125,072	1,092589519
SMF 388	3	196,969	1,769013148
SMF 389	3	213,111	1,678858971
SMF 391	3	121,894	1,06801833
SMF 4344	3	221,693	1,91236651
SMF 4345	3	230,286	2
Susscro004	3	204,446	1,764321096
Susscro008	3	144,079	1,301750075
ZFMK 35197	3	199,305	1,63121409
ZFMK 84539	3	204,41	1,764010425
ZFMK VI1936	3	219,45	1,756400919
ZMH 7905	3	233,78	2,037582582
ZMH 8832	3	219,834	2,743672308
MaÜ4	4	211,069	1,916335276
SMF 35643	4	268,486	2,220305484
Susscro005	4	215,046	2,224237974
ZFMK 29IX1916	4	330,135	2,757282932
ZFMK 3095	4	317,083	2,883123142
ZFMK 3125	4	275,14	2,413106587
ZFMK ohne Nummer 1	4	195,069	1,671341913
ZFMK ohne Nummer 2	4	215,046	2,224237974
ZMH 8827	4	197,229	2,089223859
ZMH 70	5	214,326	2,065892332

Appendix

Mittelwerte

Index S/L

IDAS	1	2	3	4	5
Mittelwerte	0,866075615	1,423693597	1,714505258	2,266577238	2,065892332
Standardabweichung	0,63938984	0,29769491	0,417270126	0,380221453	#DIV/0!

Beckenvolumen

OK

Sammlungsnummer	IDAS	Gesamtvolumen der Becken [mm ³]	Volumen der Zahnreihe [mm ³]	Index Beckenvolumen/ Zahnreihenvolumen
M6461	1	81,39029	3057,951581	0,026615951
ZFMK 1911	1	60,71680233	3141,627948	0,019326541
SMF 79837	1	37,08935934	2073,755947	0,017885113
SMF 79838	1	58,84660856	2435,534189	0,024161684
SMF 79839	1	37,46218777	2458,872337	0,015235516
SMF 79840	1	10,76282382	614,1617575	0,017524412
SMF 79841	1	23,35750416	1036,722423	0,022530143
SMF 92267	1	80,4341895	3710,271218	0,02167879
ZFMK 8VIII1912	1	50,30485664	2413,429984	0,020843719
ZFMK 23IV1936	1	57,74377638	2389,978029	0,024160798
ZFMK 31I1911	1	56,47534854	2680,624821	0,021067979
ZFMK 8659	1	71,83699212	2844,659402	0,025253284
ZMH8833	1	35,77051702	1698,523997	0,021059765
SMF 393	2	131,7987951	10398,81314	0,012674407
SMF 4346	2	256,8596395	10487,19523	0,024492692
ZMH 9335	2	157,8279944	9511,015199	0,016594232
ZMH 8830	2	147,133586	9474,715377	0,015529077
ZMH 8829	2	216,5573467	5183,109651	0,041781355
SMF 90006	2	62,02682778	2470,212975	0,025109911
Susscro001	2	149,2716542	8586,695693	0,017384062
SMF 79836	2	134,194412	8811,358966	0,015229707
SMF 88619	2	140,3600064	4450,896837	0,031535219
ZMH 8828	2	101,6466454	7035,049458	0,014448604
ZMH 9334	2	203,6216276	11358,94801	0,017926099
ZMH 8832	3	116,4259808	8248,296596	0,014115155
SMF 4344	3	163,9614422	8724,127522	0,018794022
SMF 35603	3	419,0876174	12938,55837	0,032390596
ZFMK 35197	3	409,6413865	8637,863596	0,047423924
ZFMK 84539	3	163,3628066	5177,727895	0,031551061
ZFMK ohne Nummer1	3	128,7544913	6803,998612	0,018923356
ZFMK VI1936	3	312,44821	7663,611446	0,040770362
ZMH 7905	3	195,0236733	5139,944964	0,037942755
SMF 388	3	114,6980126	8298,655128	0,013821277
SMF 389	3	400,734707	13096,56576	0,030598457
SMF 391	3	400,6642737	15178,98969	0,026395978
MaÜ4	4	0	3727,417959	0
SMF 35643	4	53,58509777	8434,317175	0,006353223
ZFMK 29IX1916	4	143,0000916	7258,743149	0,019700393
ZFMK 3125	4	61,03092872	3325,486072	0,018352484
ZFMK ohne Nummer2	4	126,4448551	4170,381133	0,030319736
SMF 4345	4	397,3339306	4614,707918	0,086101642

Appendix

ZFMK 3095	5	59,45143539	8203,333817	0,007247229
ZMH 70	5	0	3545,58771	0

Mittelwerte

Beckenvolumen/Zahnreihenvolumen OK

IDAS	1	2	3	4	5
Mittelwert	0,02133413	0,021155033	0,028429722	0,02680458	0,003623614
Standardabweichung	0,003276324	0,008883016	0,011132704	0,030942362	0,005124564

Beckenvolumen

UK

Sammlungsnummer	IDAS	Gesamtvolumen der Becken [mm ³]	Volumen der Zahnreihe [mm ³]	Index Beckenvolumen/Zahnreihenvolumen
M6461	1	47,72826558	1626,243416	0,029348783
SMF 79837	1	20,14436439	1310,024214	0,015377093
SMF 79838	1	31,05968359	1762,888035	0,017618637
SMF 79839	1	24,89656905	913,5352105	0,027252993
SMF 79840	1	10,37968028	367,2979843	0,028259562
SMF 79841	1	18,20283238	732,6693642	0,024844539
SMF 92267	1	42,71448728	1816,770658	0,023511216
ZFMK 1911	1	39,06370209	1872,543238	0,020861308
ZFMK 23IV1936	1	26,95302266	1612,814457	0,016711794
ZFMK 8659	1	41,34375018	1524,39846	0,027121354
ZFMK 8VIII1912	1	26,35696663	1215,574717	0,02168272
ZKMK 31I1911	1	25,77919311	1499,780161	0,017188648
ZMH 8833	1	22,99428837	976,3915914	0,023550273
SFM 88619	2	92,75144242	5405,685773	0,017158127
SMF 393	2	122,0368204	5108,413687	0,023889377
SMF 4346	2	196,9647644	5955,819572	0,033070976
SMF 79836	2	83,08434062	4719,946115	0,017602815
SMF 90006	2	46,920182	2339,308212	0,020057289
Susscro001	2	72,9922085	5474,092544	0,01333412
ZMH 8828	2	65,53588198	4907,737102	0,013353584
ZMH 8829	2	207,5261528	5698,218179	0,036419482
ZMH 8830	2	341,1414521	6978,392828	0,04888539
ZMH 9334	2	249,9218789	7101,872619	0,035190983
ZMH 9335	2	91,23227145	2838,61497	0,032139713
M1247	3	248,0255321	5563,406671	0,044581593
MaÜ5	3	298,3250693	9059,559315	0,032929314
SMF 35603	3	317,9740037	8491,885958	0,037444451
SMF 388	3	161,2189128	5350,902422	0,030129294
SMF 389	3	398,6880354	9430,405217	0,042276872
SMF 391	3	425,1656234	13055,28097	0,032566562
SMF 4344	3	222,4131598	5087,177254	0,043720348
SMF 4345	3	137,5387792	4343,169884	0,031667833
Susscro008	3	263,4506112	6670,185439	0,039496745
ZFMK 35197	3	388,9214616	9394,640801	0,041398226
ZFMK 84539	3	164,0968099	4788,033777	0,034272275
ZFMK VI1936	3	301,8572972	6296,708222	0,047938905

Appendix

ZMH 7905	3	84,5326192	5618,252549	0,01504607
ZMH 8832	3	136,3160783	4401,040363	0,030973603
MaÜ4	4	0	3347,958558	
SMF 35643	4	21,98882746	3246,093977	0,006773934
ZFMK 29IX1916	4	172,6066821	2455,819337	0,070284764
ZFMK 3095	4	45,36378034	1556,539899	0,029143988
ZFMK 3125	4	120,3026105	3595,712721	0,033457236
ZFMK ohne Nummer 1	4	122,3146489	3092,595111	0,039550812
ZFMK ohne Nummer 2	4	0	2209,334614	0
ZMH 8827	4	38,79929042	1181,045754	0,03285164
ZMH 70	5	0	791,4550979	0

Mittelwerte

Beckenvolumen/Zahnreihenvolumen

IDAS	1	2	3	4	5
Mittelwert	0,022563763	0,026463805	0,036031578	0,030294625	0
Standardabweichung	0,004754178	0,011449575	0,008322315	0,022999057	#DIV/0!

8.4.2. *Capreolus capreolus*

Nutzungsfläche

OK

Sammlungsnummer	IDAS	Zahnreihenlänge [mm]	Zahnreihenbreite [mm]	Nutzungsfläche [Länge*Breite] [mm ²]
SMF34868	1	28,47	8,1	115,3035
SMF34869	1	24,62	7,78	95,7718
SMF68724	2	40,9	9,84	201,228
SMF79846	2	45,15	9,82	221,6865
SMF90013	2	51,71	9,99	258,29145
SMF93608	2	39,13	10,13	198,19345
SMF79856	2	46,48	10,5	244,02
SMF40862	2	38,22	9,81	187,4691
ZMH 8517	3	72,692	15,823	1117,921209
SMF89355	3	57,31	12,01	344,14655
SMF55269	3	54,07	11,1	300,0885
SMF67740	3	54,76	10,8	295,704
SMF43043	3	53,99	11,06	298,5647
SMF45220	3	58,93	11,11	327,35615
SMF20881	3	56,6	11,82	334,506
SMF35649	3	55,7	11,79	328,3515
SMF34866	3	53,11	11,05	293,43275
SMF52342	4	52,25	11,05	288,68125
SMF90016	4	51,82	12,47	323,0977
SMF79853	5	45,33	11,91	269,94015
SMF79851	5	50,78	11,51	292,2389
SMF19493	5	43,01	10,27	220,85635

Mittelwerte

Nutzungsfläche [Länge*Breite] [mm²]

IDAS	1	2	3	4	5
Mittelwert	105,53765	218,4814167	404,4523732	305,889475	261,0118
Standardabweichung	13,8109975	27,9942005	268,225143	24,3361052	36,5192235

Nutzungsfläche

UK

Sammlungsnummer	IDAS	Zahnreihenlänge [mm]	Zahnreihenbreite [mm]	Nutzungsfläche [Länge*Breite] [mm ²]
ZMH 8533	1	35,268	6,7345	238,1198585
SMF34868	1	27,38	6,76	92,5444
SMF34869	1	23,71	6,11	72,43405
SMF68724	2	38,37	7,16	137,3646
SMF79846	2	44,7	7,08	158,238
SMF90013	2	49,96	6,58	164,3684
SMF93608	2	38,04	7,35	139,797
SMF79856	2	46,67	7,15	166,84525
SMF40862	2	35,95	7,56	135,891

Appendix

Capcap027	2	53,52	8,41	225,0516
Capcap020	2	51,9	7,83	203,1885
Capcap026	2	59,45	7,93	235,71925
Capcap023	2	52,56	7,92	208,1376
Capcap007	2	58,74	7,64	224,3868
Capcap011	2	54,37	7,84	213,1304
Capcap008	2	61,44	7,78	239,0016
Capcap028	3	63,77	8	510,187
Capcap009	3	60,835	7,505	456,39695
Capcap016	3	60	7,51	450,5898
Capcap018	3	57,68	8,005	461,72455
Capcap017	3	60,575	8,145	493,37525
Capcap010	3	53,39	7,405	395,36675
ZMH 8517	3	63,4185	7,4965	475,461602
SMF67740	3	60,57	8,06	244,0971
SMF45220	3	61,91	8,1	250,7355
SMF35649	3	60,72	8,32	252,5952
Capcap019	3	66,52	8,89	295,6814
Capcap002	3	58,53	7,78	227,6817
Capcap021	3	61,74	8,43	260,2341
Capcap001	3	62,95	8,16	256,836
Capcap006	3	62,25	8,55	266,11875
Capcap025	3	61,6	7,52	231,616
Capcap014	3	60,91	8,23	250,64465
Capcap012	3	63,17	7,99	252,36415
Capcap013	3	63,03	8,48	267,2472
Capcap015	3	65,1	8,11	263,9805
Capcap005	3	62,75	8,62	270,4525
Capcap004	3	57,84	7,97	230,4924
Capcap003	3	62,17	8,62	267,9527
ZMH 8616	4	64,765	8,985	581,488025
SMF89355	4	61,57	7,54	232,1189
SMF52342	4	55,21	8,05	222,22025
SMF55269	4	58,9	8,4	247,38
SMF43043	4	59,35	7,92	235,026
SMF20881	4	62,19	8,45	262,75275
SMF79851	5	51,09	7,97	203,59365
SMF90016	5	61,86	8,62	266,6166
SMF19493	5	57,32	7,09	203,1994
SMF34866	5	56,03	6,97	195,26455
Capcap022	5	49,97	6,87	171,64695
Capcap024	5	63,1	8,16	257,448

Mittelwerte

Nutzungsfläche [Länge*Breite] [mm²]

IDAS	1	2	3	4	5
Mittelwert	134,3661028	188,5476923	318,7752936	296,8309875	216,2948583
Standardabweichung	90,4142572	39,08701259	100,62574	140,1503681	37,40155094

Appendix

Scherkantenanzahl

OK

Sammlungsnummer	IDAS	Scherkantenanzahl
ZMH 8533	1	37
SMF 34869	1	18
SMF 34868	1	29
ZMH 8518	2	42
ZMH 8590	2	46
ZMH 8657	2	50
SMF 40862	2	42
SMF 79856	2	46
SMF 93608	2	45
SMF 90013	2	55
SMF 79846	2	51
SMF 68724	2	41
ZMH 8582	3	64
ZMH 8586	3	70
ZMH 8659	3	55
M6587_01	3	63
M6587_02	3	63
M6587_03	3	68
M1321	3	66
SMF 34866	3	45
SMF 20881	3	50
SMF 35649	3	53
SMF 45220	3	48
SMF 43043	3	48
SMF 67740	3	59
SMF 55269	3	50
SMF 89355	3	57
ZMH 8517	4	49
ZMH 8566	4	45
ZMH 8636	4	43
ZMH 8606	4	43
ZMH 8623	4	28
SMF 90016	4	36
SMF 52342	4	41
ZMH 8532	5	30
ZMH 8616	5	28
SMF 19493	5	17
SMF 79853	5	22
SMF 79851	5	12

Mittelwerte

Scherkantenanzahl

OK

IDAS	1	2	3	4	5
Mittelwert	28	46,44444444	57,28571429	40,71428571	21,8
Standardabweichung	9,539392014	4,719934086	8,101734088	6,848705126	7,496665926

Appendix

Scherkantenanzahl/Scherkantenlänge

UK

Sammlungsnummer	IDAS	Scherkantenanzahl	Gesamtlänge Scherkanten [mm]
ZMH 8533	1	32	79,054
SMF 34869	1	18	59,139
SMF 34868	1	22	60,585
ZMH 8518	2	45	164,402
ZMH 8590	2	39	138,542
ZMH 8657	2	45	152,995
Capcap 007	2	62	209,26
Capcap 008	2	66	208,841
Capcap 011	2	54	170,715
M1328 (Capcap 020)	2	54	148,912
Capcap 023	2	57	201,703
Capcap 026	2	59	192,392
Capcap 027	2	55	190,492
M6587_02	2	61	
M3294	2	65	
M6578_04	2	40	
M6578_05	2	52	
M1536	2	59	
M1638	2	63	
M1637	2	62	
SMF 40862	2	45	
SMF 79856	2	52	
SMF 93608	2	49	
SMF 90013	2	49	
SMF 79846	2	55	
SMF 68724	2	41	
ZMH 8582	3	64	215,657
ZMH 8586	3	75	
ZMH 8659	3	46	
Capcap 001	3	69	248,166
Capcap 006	3	51	227,208
Capcap 012	3	66	237,359
Capcap 019	3	62	247,763
Capcap 025	3	59	248,639
Capcap 004	3	58	
Capcap 018	3	69	
Capcap 003	3	74	
Capcap 005	3	73	
Capcap 009	3	67	
Capcap 013	3	53	212,16
Capcap 014	3	62	223,572
Capcap 015	3	68	228,538
Capcap 016	3	69	217,82
Capcap 028	3	52	
M1321	3	67	
Capcap 017	3	71	
M6587_01	3	75	
M6587_03	3	66	

Appendix

M6587_04	3	73	
M6587_05	3	67	
M3296	3	67	
M3293	3	69	
M3297	3	65	
M3298	3	56	
M3295	3	63	
M3299	3	65	
M3292	3	65	
M6578_02	3	64	
M6578_03	3	67	
Capcap 002	3	55	
Capcap 010	3	51	
SMF 35649	3	55	
SMF 45220	3	47	
SMF 67740	3	65	
ZMH 8517	4	47	162,713
ZMH 8566	4	43	159,728
ZMH 8636	4	44	172,805
ZMH 8606	4	42	142,173
ZMH 8623	4	36	164,069
Capcap 021	4	48	176,412
M6587_06	4	59	
M6578_01	4	52	
SMF 20881	4	44	
SMF 43043	4	52	
SMF 55269	4	43	
SMF 52342	4	33	
SMF 89355	4	49	
ZMH 8532	5	26	105,854
ZMH 8616	5	20	89,153
Capcap 022	5	23	109,195
Capcap 024	5	22	92,466
SMF 34866	5	18	
SMF 19493	5	24	
SMF 90016	5	20	
SMF 79853	5	8	
SMF 79851	5	23	

Mittelwerte

Scherkantenanzahl

IDAS	1	2	3	4	5
Mittelwert	24	53,43478261	63,42105263	45,53846154	20,44444444
Standardabweichung	7,211102551	8,167708519	7,755143294	6,850977845	5,24669208

Mittelwerte

Gesamtlänge Scherkanten [mm]

IDAS	1	2	3	4	5
Mittelwert	190,3653333	180,8428	215,657	241,827	#DIV/0!
Standardabweichung	32,36433609	21,11745337	#DIV/0!	9,427361057	#DIV/0!

8.4.3. Scherkantenhäufigkeit und –Länge verschiedener selenodonten Arten

Art	Sammlungsnummer		IDAS	Scherkantenanzahl	Scherkantenlänge [mm]
<i>Bos bonasus</i>	ZFMKohne Nummer	Oksin	1	16	107,81
<i>Syncerus caffer</i>	ZFMK5360	Okdex	2	44	385,726
<i>Syncerus caffer</i>	ZFMK5630	Oksin	2	43	439,13
<i>Syncerus caffer</i>	ZFMK2003.971	Oksin	3	69	810,202
<i>Syncerus caffer</i>	ZFMK5361	Okdex	3	64	793,516
<i>Syncerus caffer</i>	ZFMK6811	Okdex	3	71	940,294
<i>Syncerus caffer</i>	ZFMK8684	OKsin	4	46	495,087
<i>Syncerus caffer</i>	ZFMK8684	Okdex	4	52	615,229
<i>Ovis sp.</i>	M1647	OK sin	1	30	
<i>Ovis aries</i>	SMF 93610	OK dex	1	19	
<i>Ovis sp.</i>	SMF 26758	OK dex	1	14	
<i>Ovis sp.</i>	M1649	OK sin	2	41	
<i>Ovis sp.</i>	M1530	OK sin	2	29	
<i>Ovis ammon</i>	SMF 5416	OK dex	2	46	
<i>Ovis ammon</i>	SMF 42521	OK dex	2	35	
<i>Ovis aries</i>	SMF 474	OK dex	2	27	
<i>Ovis aries</i>	SMF 42522	OK dex	2	46	
<i>Ovis sp.</i>	SMF 15924	OK dex	2	35	
<i>Ovis musimon</i>	SMF 1445	OK dex	2	42	
<i>Ovis musimon</i>	SMF 16064	OK dex	2	41	
<i>Ovis sp.</i>	M1650	OK dex	3	41	
<i>Ovis aries</i>	M1630	OK sin	3	50	
<i>Ovis sp.</i>	M1645	OK sin	3	39	
<i>Ovis sp.</i>	M6624	OK sin	3	56	
<i>Ovis sp.</i>	M1641	OK sin	3	54	
<i>Ovis musimon</i>	SMF 42524	OK dex	3	61	
<i>Ovis aries</i>	SMF 1473	OK dex	3	51	
<i>Ovis aries</i>	SMF 10490	OK dex	3	61	
<i>Ovis musimon</i>	SMF 3322	OK dex	3	53	
<i>Ovis aries</i>	ZIH 328	OK dex	3	49	
<i>Ovis sp.</i>	SMF 42536	OK dex	3	66	
<i>Ovis musimon</i>	SMF 42527	OK dex	3	56	
<i>Ovis musimon</i>	SMF 5421	OK dex	3	58	
<i>Ovis musimon</i>	SMF 42530	OK dex	3	61	
<i>Ovis musimon</i>	SMF 42529	OK dex	3	61	
<i>Ovis musimon</i>	SMF 42528	OK dex	3	61	
<i>Ovis musimon</i>	SMF 5423	OK dex	3	48	
<i>Ovis musimon</i>	SMF 5422	OK dex	3	55	
<i>Ovis sp.</i>	SMF 2567	OK dex	3	55	
<i>Ovis sp.</i>	SMF 68235	OK dex	3	54	
<i>Ovis ammon</i>	SMF 21360	OK sin	3	53	
<i>Ovis sp.</i>	M139	OK sin	4	26	
<i>Ovis musimon</i>	SMF 38400	OK dex	4	31	
<i>Ovis aries</i>	SMF 465	OK dex	4	43	
<i>Ovis musimon</i>	SMF 42525	OK dex	4	33	
<i>Ovis sp.</i>	ZIH 320	OK dex	5	21	

Appendix

<i>Ovis</i> sp.	M2402	UK dex	1	30	
<i>Ovis</i> sp.	M1647	UK sin	1	28	
<i>Ovis aries</i>	SMF 93610	UK dex	1	32	
<i>Ovis</i> sp.	SMF 26758	UK dex	1	17	
<i>Ovis aries</i>	M1648	UK dex	2	58	
<i>Ovis</i> sp.	M1644	UK sin	2	40	
<i>Ovis aries</i>	M1646	UK sin	2	54	
<i>Ovis aries</i>	SMF 474	UK dex	2	48	
<i>Ovis</i> sp.	SMF 15924	UK dex	2	24	
<i>Ovis musimon</i>	SMF 1445	UK dex	2	42	
<i>Ovis musimon</i>	SMF 16064	UK dex	2	45	
<i>Ovis</i> sp.	M1641	UK dex	3	52	
<i>Ovis</i> sp.	M2398	UK sin	3	48	
<i>Ovis aries</i>	SMF 1473	UK dex	3	49	
<i>Ovis aries</i>	SMF 10490	UK dex	3	51	
<i>Ovis musimon</i>	SMF 3322	UK dex	3	56	
<i>Ovis musimon</i>	SMF 5421	UK dex	3	51	
<i>Ovis musimon</i>	SMF 42530	UK dex	3	56	
<i>Ovis</i> sp.	SMF 68235	UK dex	3	53	
<i>Ovis musimon</i>	SMF 42524	UK sin	3	60	
<i>Ovis</i> sp.	M1643	UK sin	4	38	
<i>Ovis ammon</i>	SMF 21360	UK dex	4	45	
<i>Ovis aries</i>	SMF 465	UK dex	4	33	
<i>Ovis musimon</i>	SMF 5423	UK dex	4	40	
<i>Ovis musimon</i>	SMF 5422	UK dex	4	45	
<i>Ovis</i> sp.	SMF 2567	UK dex	4	41	
<i>Ovis aries</i>	ZIH 329	UK sin	4	46	
<i>Camelus</i> sp.	ZFMK 2001.279	OK dex	1	18	
<i>Camelus</i> sp.	SMF 16002	OK dex	1	18	
<i>Camelus</i> sp.	ZFMK 96.079	OK dex	2	32	
<i>Camelus</i> sp.	ZFMK 83.132	OK dex	2	41	
<i>Camelus</i> sp.	ZFMK 2002.022	OK dex	2	37	
<i>Camelus</i> sp.	SMF 292 (ZIH)	OK dex	2	56	
<i>Camelus</i> sp.	SMF 346 (ZIH)	OK dex	2	49	
<i>Camelus</i> sp.	ZFMK 84.512	OK dex	3	46	
<i>Camelus</i> sp.	ZFMK 83.348	OK dex	3	42	
<i>Camelus</i> sp.	ZFMK 85.242	OK dex	3	35	
<i>Camelus</i> sp.	ZFMK 84.59	OK dex	3	52	
<i>Camelus</i> sp.	ZFMK 95.523	OK dex	3	58	
<i>Camelus</i> sp.	ZFMK 97.526	OK dex	3	38	
<i>Camelus</i> sp.	ZFMK 83.412	OK dex	3	32	
<i>Camelus</i> sp.	SMF 649	OK dex	3	47	
<i>Camelus</i> sp.	SMF 70473	OK dex	3	46	
<i>Camelus</i> sp.	SMF 22073	OK dex	3	45	
<i>Camelus</i> sp.	SMF 650	OK dex	3	50	
<i>Camelus</i> sp.	SMF 648	OK dex	3	46	
<i>Camelus</i> sp.	ZFMK 85.242	OK sin	4	32	
<i>Camelus</i> sp.	SMF 1625	OK dex	4	41	
<i>Camelus</i> sp.	SMF 1527	OK dex	4	34	
<i>Camelus</i> sp.	SMF 78775	OK dex	5	23	
<i>Camelus</i> sp.	ZFMK 2001.279	UK dex	1	14	
<i>Camelus</i> sp.	SMF 16002	UK dex	1	14	

Appendix

<i>Camelus</i> sp.	ZFMK 96.079	UK dex	2	29	
<i>Camelus</i> sp.	ZFMK 83.132	UK dex	2	39	
<i>Camelus</i> sp.	ZFMK 2002.022	UK dex	2	34	
<i>Camelus</i> sp.	SMF 292 (ZIH)	UK dex	2	43	
<i>Camelus</i> sp.	SMF 346 (ZIH)	UK sin	2	41	
<i>Camelus</i> sp.	ZFMK 84.512	UK dex	3	47	
<i>Camelus</i> sp.	ZFMK 84.59	UK dex	3	43	
<i>Camelus</i> sp.	ZFMK 95.523	UK dex	3	48	
<i>Camelus</i> sp.	SMF 651	UK dex	3	43	
<i>Camelus</i> sp.	SMF 70473	UK dex	3	43	
<i>Camelus</i> sp.	SMF 650	UK dex	3	38	
<i>Camelus</i> sp.	SMF 648	UK dex	3	41	
<i>Camelus</i> sp.	ZFMK 83.348	UK dex	4	35	
<i>Camelus</i> sp.	ZFMK 97.526	UK dex	4	36	
<i>Camelus</i> sp.	ZFMK 83.412	UK dex	4	31	
<i>Camelus</i> sp.	SMF 22073	UK dex	4	34	
<i>Camelus</i> sp.	SMF 1625	UK dex	4	36	
<i>Camelus</i> sp.	SMF 1527	UK dex	4	25	
<i>Camelus</i> sp.	ZFMK 85.242	UK dex	5	13	
<i>Camelus</i> sp.	ZFMK 85.242	UK sin	5	11	
<i>Camelus</i> sp.	SMF 78775	UK dex	5	14	
<i>Caenomeryx filholi</i>	1952II1245	OK	2	54	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 37	OK	2	38	
<i>Caenomeryx filholi</i>	1952II1227	OK	2	25	
<i>Caenomeryx filholi</i>	1952II1242	OK	2	37	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 33	OK	2	41	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 36	OK	2	41	
<i>Caenomeryx filholi</i>	1952II1285	OK	3	47	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 8	OK	3	52	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 10	OK	3	56	
<i>Caenomeryx filholi</i>	1952II1265	OK	3	64	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 4	OK	3	37	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 5	OK	3	56	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 11	OK	3	62	
<i>Caenomeryx filholi</i>	1952II1153	OK	3	55	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 19	OK	4	30	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 1	UK	1	12	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 3	UK	1	11	
<i>Caenomeryx filholi</i>	1952II1109	UK	2	29	
<i>Caenomeryx filholi</i>	1952II1084	UK	2	24	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 2	UK	2	21	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 28	UK	2	18	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 29	UK	2	28	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 30	UK	2	30	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 31	UK	2	30	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 32	UK	2	29	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 34 (Sau 176)	UK	2	21	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 35	UK	2	30	
<i>Caenomeryx filholi</i>	1952II1153	UK	3	37	
<i>Caenomeryx filholi</i>	1952II1156	UK	3	30	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 6	UK	3	27	

Appendix

<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 17	UK	3	40	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 38	UK	3	28	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 39	UK	3	38	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 40	UK	3	41	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 41	UK	3	21	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 42	UK	3	45	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 18	UK	4	21	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 7	UK	4	22	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 12	UK	4	21	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 13	UK	4	19	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 14	UK	4	36	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 15	UK	4	36	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 16	UK	4	35	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 43	UK	4	34	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 9	UK	5	19	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 20	UK	5	15	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 21	UK	5	17	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 22	UK	5	18	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 23	UK	5	15	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 24	UK	5	18	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 25	UK	5	17	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 26	UK	5	21	
<i>Caenomeryx filholi</i>	Basel ohne Nummer 27	UK	5	24	

Mittelwerte

Scherkantenanzahl OK *Ovis* sp.

IDAS	1	2	3	4	5
Mittelwert	21	38	54,42857143	33,25	21
Standardabweichung	8,185352772	6,910137481	6,682600007	7,135591543	#DIV/0!

Mittelwerte

Scherkantenanzahl UK *Ovis* sp.

IDAS	1	2	3	4	5
Mittelwert	26,75	44,42857143	52,88888889	41,14285714	
Standardabweichung	6,701989754	11,04320519	3,822448314	4,670066789	

Mittelwerte

Scherkantenanzahl OK *Camelus* sp.

IDAS	1	2	3	4	5
Mittelwert	1,5	2,2	3,08333333	4,33333333	
Standardabweichung	0,70710678	0,4472136	0,28867513	0,57735027	

Mittelwerte

Scherkantenanzahl UK *Camelus* sp.

IDAS	1	2	3	4	5
Mittelwert	14	37,2	43,28571429	32,83333333	12,66666667
Standardabweichung	0	5,674504384	3,401680257	4,262237284	1,527525232

MittelwerteScherkantenanzahl OK *Caeomeryx filholi*

IDAS	1	2	3	4	5
Mittelwert		39,33333333	53,625	30	
Standardabweichung		9,309493363	8,568005269	#DIV/0!	

MittelwerteScherkantenanzahl UK *Caeomeryx filholi*

IDAS	1	2	3	4	5
Mittelwert	11,5	26	34,11111111	28	18,22222222
Standardabweichung	0,707106781	4,5704364	7,912718314	7,819389819	2,862594006

8.4.4. Funktionalitätsdauer des ersten Molaren in Cerviden und Boviden

Die Dauer der Funktionalität der ersten Molaren wird prozentual auf die maximale Lebensdauer berechnet. Dabei beginnt die Funktionalität mit dem Durchbruch und ersten Facetten auf der okklusalen Oberfläche des ersten Molaren (Beginn IDAS 2) und endet mit dem Verlust der inneren Schmelzstrukturen (Beginn IDAS 4).

Die Daten für die maximale Lebenserwartung und den Beginn der jeweiligen IDAS Stadien der einzelnen Arten wurden dabei der Literatur entnommen (HABERMEHL 1975; HABERMEHL 1985; NOWAK 1991; WILSON und RUFF 1999; WEIGL 2005).

Art	maximale Lebenserwartung	Beginn IDAS 2 [% max. Lebensspanne]	Beginn IDAS 4 [% max. Lebensspanne]	Funktionalität erster Molar [%]
<i>Bison bonasus</i>	20	2,5	60	57,5
<i>Capra ibex</i>	18	2,333333333	58,33333333	56
<i>Ovis ammon musimon</i>	17,5	2,4	45,71428571	43,31428571
<i>Rupicapra rupicapra</i>	17,6	2,333333333	52,77777778	50,44444444
<i>Gazella gazella</i>	8	1,25	50	48,75
<i>Ovibos moschatus</i>	20	2,7	60	57,3
<i>Bison bison</i>	20	3,5	45	41,5
<i>Rangifer tarandus</i>	17,5	1,428571429	45,71428571	44,28571429
<i>Alces alces</i>	18	2,222222222	53,33333333	51,11111111
<i>Capreolus capreolus</i>	17,5		35,29411765	33,82352941
<i>Cervus elaphus</i>	31,5	1,470588235	40,38461538	38,96153846
<i>Cervus nippon</i>	26,3	1,423076923	0	
<i>Dama dama</i>	25	1,711026616	38	36,32
<i>Cervus canadensis</i>	25	1,68	36	34

Appendix

Mittelwerte

Lebensdauer erster Molar [%]

	Bovidae	Cervidae
Mittelwert	50,68696145	39,75031555
Standartabweichung	6,594763	6,785568132

8.4.5. *Crocota spelaea*

Scherkantenlängen und Facettengrößen UK

Sammlungsnummer	IDAS	Scherkantenlänge [mm]	Index Länge Scherkanten/ Länge ml	Facettengröße [mm ²]	Index Facettengröße/ Fläche ml
SMNS31404	1	12,2	0,665575559	4,69	0,038867492
SMNS31380	2	22,276	0,706860443	65,544	0,156874154
SMNS31370	2	23,546	0,77645507	59,48	0,139483571
BSPG1952III388	3a	23,261	0,746573804	80,49	0,194956464
BSPG1952III383	3a	24,352	0,750747603	97,74	0,2348212
BSPG1952III381	3a	22,211	0,700684564	122,54	0,291379897
BSPG1952III382	3a	23,565	0,760823943	101,16	0,225013465
SMNS31371	3a	22,993	0,761710727	65,26	0,156344328
SMNS31369	3a				
SMNS31378	3a	22,276	0,698438578	56,09	0,133594499
SMNS31375	3a	22,197	0,690334018	74,35	0,162873108
SMNS31376	3a	23,252	0,732507955	125,41	0,28317032
SMNS31372	3a	22,936	0,798273702	77,79	0,198085617
SMNS31374	3a	22,425	0,700452913	77,611	0,171807754
SMNS31373	3b	22,697	0,725213279	152,57	0,378457273
SMNS31365	3b	22,451	0,720715226	136,8	0,348588055
SMNS6617.1.3.69.92	3b	23,317	0,782922571	206,07	0,565254481
SMNS6616.2.3.91.1	3b	21,758	0,76250219	123,68	0,358238389
SMNS31377	4	23,876	0,763128456	222,84	0,541013826
BSPG1952III398	4	24,259	0,720921248	211,78	0,472280557
BSPG1952III386	4	18,321	0,617138815	197,68	0,499722843
BSPG1952III387	4	20,714	0,697370636	296,61	0,727832363
BSPG1952III380	4	21,843	0,665945122	296,01	0,637067282
BSPG1962I94	4	24,722	0,78452653	263,265	0,630523502

Mittelwerte

Index Länge Scherkanten/Länge ml UK

IDAS	1	2	3a	3b	4
Mittelwert	0,665575559	0,741657757	0,734054781	0,747838317	0,708171801
Standartabweichung	#DIV/0!	0,049210833	0,035693065	0,029963803	0,06196707

Mittelwerte

Index Facettengröße/Fläche ml UK

IDAS	1	2	3a	3b	4
Mittelwert	0,038867492	0,148178862	0,205204665	0,412634549	0,584740062
Standartabweichung	#DIV/0!	0,012296999	0,053075115	0,102505001	0,097053304

Appendix

Winkel UK

Sammlungsnummer	IDAS	Winkel zwischen Scherkanten [°]	Scherfacettenwinkel m1/dp4 [°]	Scherfacetten Winkel p3 [°]	Scherfacetten Winkel p4 [°]
SMNS31404	1	116,653	58,1	26,12	
SMNS31380	2	115,037	60,63		
SMNS31370	2	116,198	52,23	24,1	33,53
BSPG1952III388	3a	120,899	57,35	29,85	31,51
BSPG1952III383	3a	111,135	50,23	21,15	11,6
BSPG1952III381	3a	123,587	48,94	27,32	22,47
BSPG1952III382	3a	119,245	45,83	20,79	14,86
SMNS31371	3a	124,08	53,48	11,93	
SMNS31369	3a			12,4	12,41
SMNS31378	3a	132,144	55,87	26,81	
SMNS31375	3a	118,436	47,15	25,68	16,6
SMNS31376	3a	126,36	44,25	11,97	9,68
SMNS31372	3a	125,802	45,81	20,01	29,05
SMNS31374	3a	116,306	57,17	13,92	26,65
SMNS31373	3b	125,085	53,9	15,06	23,82
SMNS31365	3b	125,617	56,19	25,11	17,62
SMNS6617.1.3.69.92	3b	119,14	55,73	5,48	19,63
SMNS6616.2.3.91.1	3b	122,405	42,157	13,86	11,91
SMNS31377	4	118,091	48,15	23,48	16,78
BSPG1952III398	4	129,436	49,33	19,27	7,12
BSPG1952III386	4	115,064	44,46	21,33	15,61
BSPG1952III387	4	141,172	32,43	9,52	34,22
BSPG1952III380	4	132,937	39,74		11,03
BSPG1962I94	4	126,125	40,48	0,83	26,56

Mittelwerte

Winkel zwischen Scherkanten UK

IDAS	1	2	3a	3b	4
Mittelwert S1/S2	116,653	115,6175	121,7994	123,06175	127,1375
Standardabweichung	#DIV/0!	0,820950973	5,914034987	2,968405113	9,638653573

Mittelwerte

Facettenwinkel m1/dp4 UK

IDAS	1	2	3a	3b	4
Mittelwert m1/Bezug	58,1	56,43	50,608	51,99425	42,43166667
Standardabweichung	#DIV/0!	5,939696962	5,006757212	6,632332841	6,252805504

Mittelwerte

Facettenwinkel p3 und p4 UK

IDAS	1	2	3a	3b	4
MittelwertWinkelP3	26,12	24,1	20,16636364	14,8775	14,886
MittelwertWinkelP4	#DIV/0!	33,53	19,42555556	18,245	18,55333333

8.4.6. *Canis lupus***Scherkantenlängen und Facettengrößen UK**

Sammlungsnummer	IDAS	Scherkantenlänge [mm]	Index Länge Scherkanten/ Länge m1	Facettengröße [mm ²]	Index Facettengröße/ Fläche m1
78.3	1	7,638	0,542818563	6,11	0,083121444
2001.144	2	15,432	0,588670608	5,082	0,018806604
36.25	3a	19,084	0,734367184	19,05	0,07097094
88.151	3a	14,385	0,542339014	72,824	0,265530841
78.268	3a	17,587	0,573557708	45,76	0,119550777
83.346	3a	17,549	0,63305797	59,529	0,184804936
83.345	3a	14,789	0,543673259	42,05	0,14898248
93.404	3a	14,016	0,542121142	30,83	0,128720356
2001.143	3b	18,499	0,643846582	92,89	0,282331731
93.403	3b	15,144	0,598198768	81,802	0,328011081
90.14	4	0	0	75,88	0,344757661
84.508	4	17,747	0,672082103	71,99	0,247753029
2008.090	4	18,402	0,69762681	76,781	0,278119327
84.507	5	0	0	117,18	0,478082324
84.61	5	0	0	133,57	0,61841055

Mittelwerte

Index Länge Scherkanten/Länge m1

IDAS	1	2	3a	3b	4	5
Mittelwert	0,542818563	0,588670608	0,594852713	0,621022675	0,456569638	0
Stabw.	#DIV/0!	#DIV/0!	0,076857075	0,032277879	0,395607139	0

Mittelwerte

Index Facettengröße/Fläche m1

IDAS	1	2	3a	3b	4	5
Mittelwert	0,083121444	0,018806604	0,153093388	0,305171406	0,290210006	0,548246437
Stabw.	#DIV/0!	#DIV/0!	0,066525109	0,032300179	0,049619684	0,09922704

Winkel UK

Sammlungsnummer	IDAS	Winkel zwischen Scherkanten [°]	Scherfacettenwinkel m1/dp4 [°]
78.3	1	100,264	63,72
2001.144	2	115,58	45,28
36.25	3a	108,072	62,84
88.151	3a	100,534	58,58
78.268	3a	112,081	61,84
83.346	3a	116,302	56,83
83.345	3a	128,5	52,956
93.404	3a	96,493	59,68
2001.143	3b	86,085	42,49

Appendix

93.403	3b	117,983	41,75
90.14	4		25,19
84.508	4	115,491	28,77
2008.090	4	150,348	16,17
84.507	5		20,636
84.61	5		34,66

Mittelwerte

Winkel zwischen Scherkanten

IDAS	1	2	3a	3b	4	5
Mittelwert S1/S2	100,264	115,58	110,3303333	102,034	148,613	180
Standardabweichung	#DIV/0!	#DIV/0!	11,50132543	22,55529211	32,28947877	0

Mittelwerte

Facettenwinkel ml/dp4

IDAS	1	2	3a	3b	4	5
Mittelwert ml/Bezug	63,72	45,28	58,78766667	42,12	23,37666667	27,648
Standardabweichung	#DIV/0!	#DIV/0!	3,589382212	0,523259018	6,492775472	9,916465499

Becken UK

Sammlungsnummer	IDAS	Beckenvolumen [mm ³]	Index Beckenvolumen/Volumen ml
78.3	1	31,14	0,036488482
2001.144	2	145,94	0,034945176
36.25	3a	129,27	0,027931017
88.151	3a	109,91	0,022904564
78.268	3a	172,55	0,028130127
83.346	3a	101,6	0,018747221
83.345	3a	137,91	0,027807126
93.404	3a	164,05	0,036278757
2001.143	3b	85,05	0,015488638
93.403	3b	77,38	0,01853946
90.14	4	47,79	0,011909966
84.508	4	72,38	0,014641887
2008.090	4	151,83	0,032029605
84.507	5	39,09	0,009663546
84.61	5	52,43	0,011692808

Mittelwerte

Index Beckenvolumen/Volumen ml

IDAS	1	2	3a	3b	4	5
Mittelwert	0,036488482	0,034945176	0,026966469	0,017014049	0,019527152	0,010678177
Standardabweichung	#DIV/0!	#DIV/0!	0,005895167	0,002157257	0,010913264	0,001434905

8.4.7. Ursus spelaeus**Scherkantenlängen und Facettengrößen UK**

Sammlungsnummer	IDAS	Scherkantenlänge [mm]	Index Länge Scherkanten/ Länge ml	Facettengröße [mm ²]	Index Facettengröße/ Fläche ml
NHMWD4193	2	4,278	0,434270632	4,73	0,104791423
SW1229	2	3,882	0,389759036	5,27	0,12014452
SW1328	3	3,386	0,339312556	5,49	0,11594422
NHMWD4206	3	3,616	0,363161595	3,9	0,086179151
SW29	3	3,59	0,35796191	6,75	0,151450981
SW140	3	4,147	0,415739348	3,73	0,086699475
SW225	3	4,289	0,432358871	4,59	0,107530005
SW379	3	3,833	0,390286122	6,53	0,152780731
SW438	3	3,651	0,368676159	3,76	0,091932911
NHMWSL9	4	2,837	0,281085901	49,13	1,008020317
NHMWC1005	4	2,507	0,247263044	3,63	0,073200465
SW1002	4	2,714	0,269112543	22,02	0,457744393
SW391	5	2,378	0,241470349	30,21	0,681543645

Mittelwerte

Index Länge Scherkanten/Länge ml

IDAS	1	2	3	4	5
Mittelwert		0,412014834	0,381070937	0,265820496	0,241470349
Stabw		0,031474452	0,033340254	0,017150061	#DIV/0!

Mittelwerte

Index Facettengröße/Fläche ml

IDAS	1	2	3	4	5
Mittelwert		0,112467971	0,113216782	0,512988391	0,681543645
Stabw		0,010856279	0,02873483	0,469852065	#DIV/0!

Winkel UK

Sammlungsnummer	IDAS	Winkel zwischen Scherkanten [°]	Scherfacettenwinkel ml/dp4 [°]
NHMWD4193	2	84,938	70,53
SW1229	2	84,551	58,65
SW1328	3	102,243	63,41
NHMWD4206	3	98,49	66,53
SW29	3	99,544	66,5
SW140	3	96,76	79,63
SW225	3	78,018	80,04
SW379	3	94,161	68,18
SW438	3	99,041	87,55
NHMWSL9	4	128,837	42,07
NHMWC1005	4	125,727	26,85
SW1002	4	137,805	21,43

Appendix

SW391	5	127,902	22,2
-------	---	---------	------

Mittelwerte

Winkel zwischen Scherkanten [°]

IDAS	1	2	3	4	5
Mittelwert		84,7445	95,46528571	130,7896667	127,902
Stabw		0,273650324	8,085925791	6,271299812	#DIV/0!

Mittelwerte

Facettenwinkel ml/dp4

IDAS	1	2	3	4	5
Mittelwert		64,59	73,12	30,11666667	22,2
Stabw		8,40042856	9,169074835	10,70073518	#DIV/0!

Becken UK

Sammlungsnummer	IDAS	Beckenvolumen [mm ³]	Index Beckenvolumen/Volumen ml
NHMWD4193	2	1906,92	0,146275547
SW1229	2	1907,07	0,152750465
SW1328	3	2181,334	0,164533055
NHMWD4206	3	1723,69	0,132545148
SW29	3	1297,86	0,121279912
SW140	3	1366,51	0,147683552
SW225	3	1628,19	0,153554881
SW379	3	1637,82	0,138766354
SW438	3	1542,89	0,174832976
NHMWSL9	4	1568,18	0,125920204
NHMWC1005	4	1335,75	0,111566854
SW1002	4	1083,29	0,092927981
SW391	5	1165,77	0,108421159

Mittelwerte

Index Beckenvolumen/Volumen
ml

IDAS	1	2	3	4	5
Mittelwert		1906,995	1625,4706	1329,0733	1165,77
Stabw		0,106066	288,67511	242,51394	#DIV/0!