

**Funktionelle Morphologie und Abnutzungsmuster  
prätribosphenischer Molaren am Beispiel der Dryolestida  
(Mammalia, Cladotheria)**

Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.)

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

vorgelegt von Julia A. Schultz

aus Berlin

Bonn 2011

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

1. Gutachter: Prof. Dr. Thomas Martin
2. Gutachter: Prof. Dr. Martin Sander

Tag der Promotion: 24.11.2011

Erscheinungsjahr: 2012

**Abkürzungen der Institutionen**

- AMNH - American Museum of Natural History, New York, USA  
MfN - Museum für Naturkunde, Leibniz Gemeinschaft, Berlin  
RAS - Zoological Institute of the Russian Academy of Science, St. Petersburg  
SMF - Forschungsinstitut und Museum Senckenberg, Frankfurt am Main  
STIPB - Steinmann-Institut für Geologie, Mineralogie und Paläontologie, Universität Bonn  
SMNS - Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart  
UMZC - University Museum of Zoology, University of Cambridge, Großbritannien  
USNM - National Museum of Natural History der Smithsonian Institution, ehemals United States National Museum, Washington DC, USA  
YPM - Peabody Museum of the Yale University, New Haven, USA

**Abkürzungen für Messungen**

- AF1o - Größe Areal Facette 1 oberer Molaren (mm<sup>2</sup>)  
AF2o - Größe Areal Facette 2 oberer Molaren (mm<sup>2</sup>)  
AF1u - Größe Areal Facette 1 unterer Molaren (mm<sup>2</sup>)  
AF2u - Größe Areal Facette 2 unterer Molaren (mm<sup>2</sup>)  
AF3u - Größe Areal Facette 2 unterer Molaren (mm<sup>2</sup>)  
bl - bucco-linguale Breite (mm)  
ID - Identifikations-Nummer des Stückes  
IF1o - Inklination Facette 1 obere Molaren (°)  
IF2o - Inklination Facette 2 obere Molaren (°)  
IF1u - Inklination Facette 1 untere Molaren (°)  
IF2u - Inklination Facette 2 untere Molaren (°)  
IFH - Inklination Facette Hypoflexid (°)  
IFP - Inklination Facette Parastyl (°)  
mca - Länge Metacrista (mm)  
md - mesio-distale Länge (mm)  
MW - Mittelwert  
pacd - Länge Paracristid (mm)  
pca - Länge Paracrista (mm)  
pred - Länge Protocristid (mm)  
St - Stadium

---

**Abkürzungen Abbildungen und Tabellen**

cc	-	Centrocrista
cro	-	Cristid obliqua
end	-	Entoconid
Fac1	-	Facette 1
Fac2	-	Facette 2
Fac3	-	Facette 3
hfd	-	Hypoflexid
hycd	-	Hypocristid
hyd	-	Hypoconid
hyld	-	Hypoconulid
met	-	Metastyl
mtc	-	Metacon
mtcl	-	Metaconulus
mter	-	Metacrista
mtd	-	Metaconid
pac	-	Paracon
pacd	-	Paracristid
pacl	-	Paraconulus
pad	-	Paraconid
par	-	Parastyl
prc	-	Protocon
prcd	-	Protocristid
prd	-	Protoconid
preprcr	-	Preprotocrista
postprcr	-	Postprotocrista
sth	-	Stylarhöcker
styl	-	Stylocon

---

# Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>Kurzfassung / Abstract</b>	<b>9</b>
1.1	Kurzfassung	9
1.2	Abstract	12
<b>2</b>	<b>Zielsetzung</b>	<b>15</b>
<b>3</b>	<b>Einleitung</b>	<b>17</b>
3.1	Systematische Stellung der Dryolestida innerhalb der Mammalia	21
3.2	Terminologie der Bezeichnung der Dryolestida	25
3.3	Abrasion und Attrition	30
3.4	Funktion der Zahnstrukturen	34
<b>4</b>	<b>Material</b>	<b>41</b>
4.1	Dryolestida	41
4.2	Tribosphenida	45
<b>5</b>	<b>Methoden</b>	<b>47</b>
5.1	Anfertigung von Abgüssen und Facettenabdrücken	47
5.2	Rasterelektronenmikroskopie und Auflichtmikroskopie	49
5.3	Computertomographie	50
5.4	3D-Oberflächen-Generierung	52
5.5	Software für Messungen und Analyse der 3D-Oberflächen	54
5.6	Mikrotexturanalyse	57

---

<b>6</b>	<b>Abnutzungsmuster der Molaren der Dryolestida</b>	<b>59</b>
6.1	Abnutzungsstadien für Molaren der Dryolestida	59
6.2	Attritionsfacetten und Striationen	67
6.2.1	Dryolestida	67
6.2.2	Tribosphenida	70
6.3	Abrasionsstrukturen	74
6.3.1	Dryolestidae	74
6.3.2	<i>Henkelotherium</i>	77
6.3.3	Tribosphenida	78
<b>7</b>	<b>3D-Oberflächen-Analyse</b>	<b>83</b>
7.1	Festlegung der Referenzebene bei Molaren der Dryolestida	83
7.2	Messstrecken und -areale auf den virtuellen Oberflächen	89
7.3	Quantifizierung und Entwicklung der funktionellen Flächen	92
7.4	Topographische Reliefanalysen und Geometrie der untersuchten Molaren	98
<b>8</b>	<b>CT-Schnitt-Auswertungen</b>	<b>103</b>
8.1	Schmelzdicke	103
8.1.1	Dryolestidae	104
8.1.2	<i>Henkelotherium</i>	105
8.1.3	Tribosphenida	105
<b>9</b>	<b>Mikrotextur der Molaren der Dryolestida</b>	<b>109</b>
<b>10</b>	<b>Analyse des Mastikationsvorganges mit der OFA-Software (Occlusal Fingerprint Analyser)</b>	<b>115</b>
10.1	Kollisionsdetektion	117
10.1.1	Dryolestida: <i>Dryolestes</i>	117
10.1.2	Tribosphenida: <i>Echinops</i>	120
10.1.3	Tribosphenida: <i>Amphiperatherium</i>	124
10.2	Rekonstruktion des Bewegungspfades und des Mastikationszyklus	128

---

<b>11</b>	<b>Diskussion</b>	<b>131</b>
11.1	<b>Abnutzung der Molaren der Dryolestida im Vergleich zum ursprünglichen tribosphenischen Molar</b>	<b>131</b>
11.1.1	Einfluss von Schmelzdicke auf das Abnutzungsmuster der Molarenoberfläche	131
11.1.2	Einfluss der Geometrie des Trigonids auf den Bewegungsablauf	137
11.2	<b>Mastikationszyklus der Dryolestida</b>	<b>139</b>
11.3	<b>Funktionalität des Gebisses der Dryolestida im Vergleich zum Grundmuster des Gebisses der Tribosphenida</b>	<b>143</b>
11.3.1	Effizienz der Molaren der Dryolestida im Vergleich zur Effizienz der Molaren der untersuchten Tribosphenida	143
11.3.2	Effizienz der Molaren der Dryolestida im Verlauf der Abnutzung	147
<b>12</b>	<b>Schlussfolgerung</b>	<b>149</b>
<b>13</b>	<b>Danksagung</b>	<b>151</b>
<b>14</b>	<b>Literaturverzeichnis</b>	<b>153</b>
<b>15</b>	<b>Appendix</b>	<b>163</b>



# 1 Kurzfassung / Abstract

## 1.1 Kurzfassung

Die prätribosphenischen Molaren der Dryolestida weisen sowohl im Ober- als auch im Unterkiefer im Grundriss eine dreieckige Form auf und sind alternierend zueinander im Kiefer angeordnet. Diese Grundform ist ein Merkmal das bei den basaleren Spalacotheriidae (Trechnotheria MCKENNA, 1975) bereits verwirklicht ist. Es ist somit ein plesiomorphes Merkmal, welches die Dryolestida mit diesen teilen und was die Voraussetzung für das sogenannte „Interdental-Scheren“ bildet. Bei diesem Vorgang fahren die unteren Molaren beim Kieferschluss in den Interdentalraum zwischen die oberen Molaren. Im Laufe des Lebens eines Individuums kommt es zur Abnutzung der Molaren, welche charakteristische Muster an den Molaren hinterlässt. Diese unterscheiden sich von den Abnutzungsmustern der zum Vergleich herangezogenen verschiedenen tribosphenischen Molaren deutlich. So zeigen die unteren Molaren der Dryolestida entlang der Scherkanten Protocristid und Paracristid charakteristische Dentinfliegungen, die sich im Vergleich zu den Molaren der untersuchten tribosphenischen Taxa aufgrund der geringen Schmelzdicke und ihrer Morphologie unterschiedlich ausbilden. Gleiches gilt für die oberen Molaren. Das charakteristische Abfallen der Dentinflächen nach mesial und distal ist bei den tribosphenischen Taxa dieser Studie mit größerer Schmelzdicke nicht zu finden. Es besteht ein Zusammenhang zwischen Form der Abnutzung und Schmelzdicke, da dünnerer Schmelz bei der wiederholten Belastung durch die Mastikation weniger resistent reagiert als dickerer.

Die Scherfacetten auf den mesialen und distalen Flanken des „primären Trigons“ und dem Trigonid weisen mit zunehmender Abnutzung deutliche Striationen auf, die linguo-buccal orientiert sind. Dabei zeigt sich, dass die Striae nahe der Paracon- und Protoconidspitze steiler sind als die zervikaler liegenden. Die Mikrotextur dieser Flächen zeigt, dass die zervikaler liegenden Striae eine deutlich höhere Isotropie haben, das heißt, dass sie stärker gerichtet vorliegen. Diese Beobachtung fließt in die Rekonstruktion des Mastikationszyklus in Form von Winkelvorgaben eines angenommenen Bewegungspfades ein, denn Striae spiegeln die Relativbewegung der Molaren zueinander wider. Es zeigt sich, dass die unteren Molaren in einem Winkel von etwa 45° nach dorsal angehoben, und von buccal nach lingual geführt werden. Der erste Kontakt entsteht bei der Mastikation der Dryolestida am Scherkantenpaar Protocristid/Paracrista. Dieses zerteilt die Nahrung beim Vorbeigleiten vergleichbar dem Mechanismus eines Zigarrenschneiders. Die gleiche Funktion hat das homologe

Scherkantenpaar bei den untersuchten Tribosphenida. Während bei den Dryolestida das zweite Scherkantenpaar Paracristid/Metacrista erst später im Bewegungsablauf in Aktion tritt, geschieht dieses bei den tribosphenischen Taxa zeitgleich. Dies ist die Konsequenz aus dem im Vergleich zu den Molaren der Tribosphenida tiefer gelegenen Paracristid der Dryolestida. Der flachere Einfall der distalen Flanke des „primären“ Trigon und der mesialen Flanke des Trigonids bedingt eine abscherende Funktion des Scherkantenpaares Paracristid/Metacrista bei den Dryolestida. Im Vergleich dazu zeigen einige untersuchte tribosphenische Taxa diesen flacheren Einfall der distalen oberen bzw. mesialen unteren Flanke nicht. Sie ist ähnlich steil wie die andere Flanke, und die assoziierten Scherkanten wirken ebenfalls ähnlich eines Zigarrenschneiders. Im Zusammenhang mit dem flacheren Einfall der Flanken steht die Form der Dentinfreilegung am Paracristid der Dryolestida, die in ihrer Form bei den untersuchten Tribosphenida nicht vorkommt. In dem freigelegten Dentin entlang des Paracristids sind deutliche Striae zu finden, was auf eine Genese durch Attrition hinweist. Zusätzlich wird mit zunehmender Abnutzung der mesiale Schmelzrand des Dentinfeldes des Paracristids der unteren Molaren der Dryolestida nach zervikal verlegt.

Dryolestiden haben zu den relativ steilen Flanken vom „primären Trigon“ und Trigonid eine weitere Scherfläche entwickelt, die bei den Spalacotheriidae noch nicht vorhanden ist. Sie entsteht mit dem neomorphen Hypoconulid, einem Höcker, der distal vom Trigonid in Erscheinung tritt und das einspitzige Talonid bildet. Zwischen Trigonid und einspitzigem Talonid liegt eine Rinne, das Hypoflexid. Diese rinnenförmige Struktur distal des Trigonids fällt nach buccal ab. Während der Mastikation okkludiert der Paracon des oberen Molaren lingual in diese Rinne und rutscht entlang dieser in buccaler Richtung. Aufgrund des direkten Kontaktes mit dem Paracon zeigt diese Rinne eine starke Striation, und es kommt im Laufe der Abnutzung relativ schnell zur Dentinfreilegung durch die geringe Schmelzdicke. Die homologe Struktur zum Hypoflexid der Dryolestida findet sich bei den Tribosphenida auf der buccalen Seite der Molaren, zwischen Trigonid und Talonid. Das Hypoflexid der untersuchten tribosphenischen Molaren zeigt nicht so deutliche Abnutzungsmuster, wie es bei den Dryolestida der Fall ist. Die Funktion dieser Struktur tritt im Vergleich zur Funktion des voll ausgebildeten Talonids bei den Tribosphenida in den Hintergrund und ist bei dem Ablauf der Kollisionsphase der Mastikation eher kurz in Kontakt, während der Kontakt des Paracons mit dem Hypoflexid bei den Dryolestida einen wesentlichen Teil der Mastikation ausmacht.

Die Analyse mit dem in der DFG Forschergruppe 771 der Universität Bonn entwickelten „Occlusal Fingerprint Analyser“ zeigt den Unterschied zwischen prätribosphenischem und tribosphenischem Molar deutlich auf. Die Kollisionsphase eines Mastikationszyklus ist

deutlich länger bei den Tribosphenida als bei den Dryolestida. Aufgrund der beckenförmigen Struktur des Talonids verfügen die Tribosphenida über eine offensichtlich größere Kontaktfläche, die während der Kollisionen in Berührung ist. In Kombination mit dem deutlich längeren Zeitraum, in dem diese Flächen in Aktion sind, zeigt sich die leistungsfähigere Zerkleinerungsmöglichkeit der Nahrung des tribosphenischen Molaren. Die gesamte Kollisionsphase im Mastikationszyklus der Dryolestida entspricht der ersten Kollisionsphase des tribosphenischen Molaren, wenn die Scherkantenpaare aneinander vorbeigleiten und der Protocon im Talonid aufsetzt. Bei den Dryolestida wird der Paracon beim lingualen Aufsetzen in der Hypoflexidrinne aufgrund des flacheren Einfalls dieser Rinne vom vorgegebenen Bewegungspfad abgelenkt. Die Bewegungsfreiheit ist stark eingeschränkt, so dass das Hypoflexid eine führende Funktion für die unteren Molaren einnimmt. Zu dieser Beobachtung passt die gemessene höhere Isotropie auf der zervikalen Seite der Scherfacetten, die auf den Flanken von „primärem Trigon“ und Trigonid liegen. Bei den Dryolestida tritt zentrale Okklusionsstellung ein, wenn der Paracon das buccale Ende der Hypoflexidrinne erreicht hat. Anschließend wird der Kiefer lediglich geöffnet. Bei den Tribosphenida mit voll ausgebildetem Talonidbecken setzt dagegen nach der zentralen Okklusion eine weitere Kollisionsphase ein. Diese geht einher mit einer Änderung des bucco-lingual orientierten Bewegungspfad nach zervikal, der ursprünglich nach apikal verlief. Diese zweite Kollisionsphase ist in Kombination mit den über einen längeren Zeitraum schärferen Scherkanten aufgrund des dickeren Schmelzes eindeutig ein Vorteil bei der Nahrungszerkleinerung, der die Tribosphenida gegenüber den Dryolestida auszeichnet.

## 1.2 Abstract

The molars of the pretribosphenic Dryolestida exhibit the characteristic reversed triangular pattern which is already present in the Spalacotheriidae (Trechnotheria MCKENNA, 1975). This plesiomorphic pattern is functionally characterized by the so-called "interdental shearing". During occlusion the lower molars slide between the interdental spaces of the upper molars. In the lifetime of an individual the molars are worn by attrition and abrasion, which leaves distinct traces on the molar surfaces. The wear pattern of the Dryolestida differs significantly from the wear pattern of different tribosphenic molars investigated in this study. The lower molars of the dryolestids show distinctive exposure of dentine along the shearing edges protocristid and paracristid due to their thin enamel. The same is found on the upper molars. The typical sloping of the mesial and distal dentine fields is not found in the tribosphenic taxa of this study that provide greater enamel thickness. A correlation between mode of wear and enamel thickness exists, since thinner enamel reacts less resistant to the repeated loading during the mastication process. The shearing facets on the mesial and distal aspects of "primary trigon" and trigonid exhibit striations that are linguo-buccally oriented. It turns out that the striae apically on the facets near the paracone tip and the protocristid are steeper than the cervical ones. The micro-texture of these areas shows that the cervical striae have a significantly higher isotropy, which means that they are more strongly directed. These striae infer a hypothetical path of movement for the reconstruction of the mastication cycle as they reflect the relative movement of the molars to each other. It turns out that the lower molars of dryolestids are raised apically at an angle of about  $45^\circ$ , during their movement from buccal to lingual. The first occlusal contact in the mastication occurs between the v-shaped shearing edge protocristid and its crescent antagonistic structure - the paracrista. Breakdown of food items happens when these two shearing edges slide past. Of the same function is the homologous pair of shearing edges of the examined tribosphenids. Within the mastication cycle of the Dryolestida the contact between the second pair of shearing edges - paracristid and metacrista - occurs slightly later in the movement. The analysis of the mastication cycle of the investigated tribosphenids show that both pairs of shearing edges act at the same time. This is the consequence of the higher level of the paracristid relative to the cervical line when compared to the Dryolestida. Because of the shallower paracristid, the dryolestid pair of shearing edges paracristid and metacrista show more a shearing function than a cutting. In comparison, some of the investigated tribosphenids do not show the typically less inclined mesial aspect of the trigonid as characteristic for dryolestids. The mesial flank of the trigonid

in these tribosphenids is similarly steep as the distal flank, which is associated with the cutting function of both pairs of shearing edges. In connection to the shallower mesial flanks of the dryolestid trigonid the dentine along the paracristid is characteristically exposed. Within the exposed dentine along the paracristid distinct striae are found, which suggests a genesis by attrition. With increasing wear the mesial enamel margin of the dentine field exposed along the paracristid is displaced more cervically. Dryolestids developed additional shearing surfaces on the "primary trigon" and trigonid, which are not yet evolved in the more plesiomorphic Spalacotheriidae. In the lower molars the additional shearing surface arises with the neomorph hypoconulid, a single cup distal to the trigonid. Between trigonid and unicuspid talonid a groove is formed - the hypoflexid. This groove-shaped structure slopes buccally. During the mastication the paracone of the upper molar occludes lingual into this groove and slides down in buccal direction. Because of the direct contact of the paracone the groove shows strong striations, and relatively quickly the exposure of dentine occurs due to the thin enamel of the dryolestids. The homologous structure of the dryolestid hypoflexid is found in the tribosphenids on the buccal side of the molars, between trigonid talonid. The hypoflexid of the studied tribosphenic molars shows no or only slightly the wear pattern, as is found in the dryolestids. The shearing function of the hypoflexid is less prominent in tribosphenids compared to the dryolestids. In the collision phase of the mastication cycle the contact of paracone and hypoflexid is rather short in tribosphenids compared to that of dryolestids. In the mastication of dryolestids the shearing of the paracone in the hypoflexid groove is a substantial part. The "occlusal fingerprint analyser" (OFA) developed by the DFG research unit 771 at the University of Bonn clearly shows the difference between the mastication cycles of the tribosphenic and the pretribosphenic dentition. The collision phase of the masticatory cycle is significantly longer within the tribosphenids than in dryolestids. Because of the basin-shaped structure of the talonid of the Tribosphenida, they exhibit a larger total contact area, which is in contact during the collision. In combination with the much longer contact period the tribosphenic talonid basin shows its powerful grinding ability when compared to the dryolestid unicuspid talonid. The whole collision phase of the mastication cycle in dryolestids can be correlated to the first phase of the collision detected in the tribosphenic mastication cycle when the shearing edges slide past each other, until the protocone touches the talonid base. During the movement in the mastication cycle of dryolestids the path of the movement gets deflected due to the shallower slope of the hypoflexid. Freedom of movement is severely restricted when the paracone touches down and slides along the hypoflexid groove. This reflects the guiding function of the hypoflexid during

the masticatory movement. This is verified with the observation of the higher isotropy of the more cervical situated striae on the shearing facet. Centric occlusion in dryolestids occurs when the paracone has reached the buccal end of the hypoflexid. However, in the tribosphenids with fully developed talonid basins an additional collision phase sets in after the centric occlusion. This is accompanied by a change in the bucco-lingual oriented path of movement from apical to cervical. Compared to the dryolestids this second phase of collision of the tribosphenic mastication cycle combined with the sharper shearing edges due to the thicker enamel is clearly an advantage in food comminution.

## 2 Zielsetzung

Die Untersuchung der Gebisse früher Säugetierformen erfolgte bisher nur durch die Zuordnung der Usurfacetten der antagonistischen Molaren anhand lichtoptischer Verfahren und Facettenkartierungen sowie der Darstellung der Okklusionsverhältnisse in Form von 2D-Schemata (Kermack & Mussett 1958; Jenkins 1969; Gingerich 1973; Butler 1997). In der vorliegenden Arbeit soll erstmals ein experimenteller Ansatz für die frühe prätribosphenische Säugetierbezahnung verfolgt werden, indem hoch aufgelöste 3D-Oberflächen für die Untersuchungen heran gezogen werden, die auf computer-tomographischen Daten basieren. Auf diese Weise werden eine virtuelle Darstellung und Dokumentation, die Analyse der Okklusionsverhältnisse sowie eine Rekonstruktion des Mastikationszyklus ermöglicht, aus denen ein umfassenderes Verständnis der Funktionsweise des frühen nicht-tribosphenischen Säugetiergebisses aufgezeigt wird. Dies ist im Detail bisher nicht geschehen. Vor dem Hintergrund der neuen Erkenntnisse kann die oft postulierte funktionelle Überlegenheit des tribosphenischen Molaren diskutiert werden. Die Hypothese der Überlegenheit des tribosphenischen Molaren erwuchs aus der Tatsache, dass alle modernen Säugetiermolaren von dieser Grundform abstammen. Sie ist also vielmehr ein Rückschluss aus dem Erfolg der differenzierten und hochspezialisierten Gebisse der Säugetiere, die seit der Entstehung des tribosphenischen Molaren dieses Grundmuster umgebaut haben, um Nahrung möglichst effizient zu zerkleinern. Zu der Annahme der Überlegenheit trägt zusätzlich bei, dass die meisten rezenten insektivoren Säugetiergruppen (Ameridelphia, Dasyuromorpha, Afrosoricida, Macroscelidea, Eulipotyphla, Chiroptera, Dermoptera und Scandentia) das tribosphenische Grundmuster mehr oder weniger unverändert beibehalten haben, was für die allgemein ausgereifte Funktionalität seiner Konstruktion bei Insektivorie spricht. Es fehlen bisher grundlegende Untersuchungen einerseits zur Funktionalität, aber auch zur Effizienz von nicht-tribosphenischen Molaren, um diese Annahme der Überlegenheit hinreichend diskutieren zu können. Die DFG-Forschergruppe 771, die es sich zum Ziel gesetzt hat, neue Erkenntnisse in Bezug auf Effizienz und Leistungssteigerung der Säugetierbezahnungen zu gewinnen, hat mit dem Projekt D1, in welchem die vorliegende Arbeit entstanden ist, genau diese Frage nach der Funktionalität von prätribosphenischer Bezahnung und damit die Gewinnung neuer Erkenntnisse zur Klärung der Überlegenheit des tribosphenischen Molaren in den Fokus gerückt.

Um nun der Frage nach der Funktionalität prätribosphenischer Molaren auf den Grund zu gehen, wird sich in der vorliegenden Arbeit die Analyse und Dokumentation der verschiedenen Abnutzungsmuster sowie die Klärung der Wirkung einzelner Scherkanten und Scherflächen während der Mastikation zum Ziel gemacht. Zusätzlich sollen Veränderungen der Okklusionsfläche über die Abnutzung hinweg quantifiziert werden, um die Umgestaltung der Oberfläche während des Mastikationsprozesses vergleichbar zu machen. Es wird in der Arbeit auf moderne 3D-Analysemethoden zurückgegriffen, um den Mastikationszyklus zu rekonstruieren und Erkenntnisse hinsichtlich der Effizienz prätribosphenischer Bezahnungen bei der Nahrungszerkleinerung zu gewinnen. Das umfangreiche Material an fossilen Einzelzähnen und Gebissfragmenten von prätribosphenischen Dryolestida (Mammalia, Cladotheria) aus der Lokalität Guimarota in Portugal (Martin & Krebs 2000; Martin 2001) bilden die Grundlage für diese umfassende Analyse. Die Bezahnungen liegen in den verschiedensten Abnutzungsstadien vor, so dass der Fragestellung nach der Funktionalität hinreichend auf den Grund gegangen werden kann.

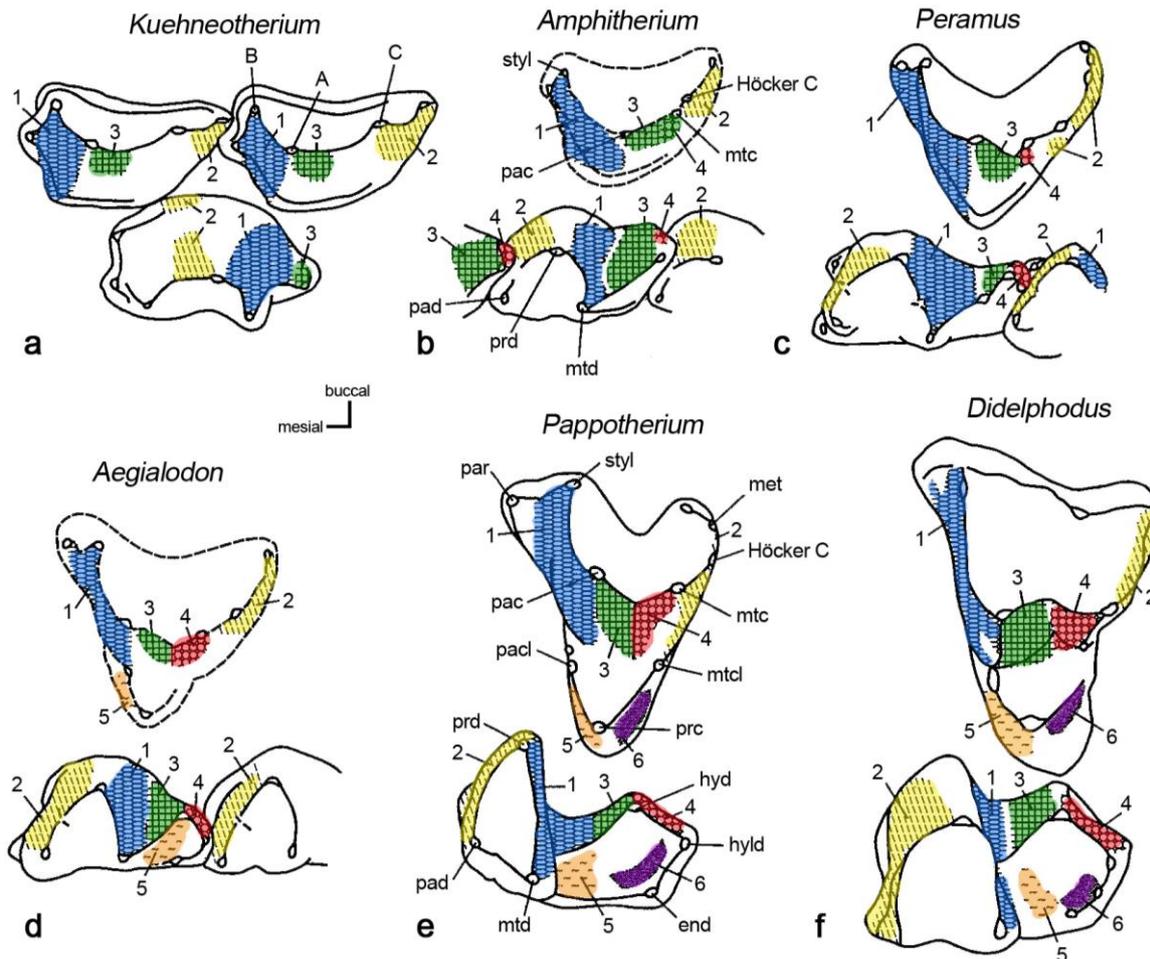
### 3 Einleitung

Die Dryolestida sind wichtige Stammlinienvertreter der Mammalia, mit einer prätribosphenischen Molarenform. Die Molaren zeigen charakteristische Merkmale, wie etwa das Trigonid, das Hypoconulid oder das Hypoflexid, welche von den Tribosphenida geteilt werden und grundlegende Bestandteile des tribosphenischen Molarenmusters sind; sie werden als Voraussetzungen für die Evolution desselbigen angesehen. Der Begriff des „tribosphenischen Molaren“ wurde von Simpson 1936 geprägt, und das für diese Molarenform so charakteristische Grundmuster, bestehend aus dem Talonidbecken, in welches der sekundär angelegte Protocon okkludiert, tritt bei den frühen Tribosphenida erstmals am Übergang vom Jura in die Kreide auf (Sigogneau-Russell et al. 2001). Zusammen mit den über Gelenke artikulierten Gehörknöchelchen und dem sekundären Kiefergelenk gehört der tribosphenische Molar zu den Schlüsselinnovationen in der Evolution der Mammalia (Luo et al. 2001; Kielan-Jaworowska et al. 2004; Martin & Ruf 2008). Diese drei Neuerungen sind maßgeblich an dem evolutiven Erfolg der Tribosphenida beteiligt. Die Erweiterung der ursprünglich stechend-schneidenden Funktion der Molaren der Mammaliaformes um eine quetschend-reibende Komponente, die mit dem Talonidbecken des tribosphenischen Molaren verwirklicht wird, machte die bisher kaum zugängliche Ressource der pflanzlichen Nahrung erschließbar. Erst mit der Etablierung des tribosphenischen Molaren war die Voraussetzung für die Entwicklung der großen Herbivoren des Känozoikums geschaffen. Der tribosphenische Molar tritt in der Stammlinie der Tribosphenida auf und ist die grundsätzliche Molarenform, aus der alle abgeleiteten Molarenformen der modernen Säugetiere hervorgehen (Cope 1883; Osborn 1888; Osborn 1897; Hiiemäe 1976; Flynn et al. 1999; Luo et al. 2001; Woodburne et al. 2003; Luo 2007; Martin & Ruf 2008).

Morphologisch zeigt der tribosphenische Molar gegenüber den prätribosphenischen Molarenformen wichtige neue Scherflächen und Kanten, die bei der Insektivorie von entscheidendem Vorteil sind (Spoutil et al. 2010). Charakteristisch für diese Molarenform ist das beckenförmige Talonid distal vom Trigonid an den unteren Molaren, in welches der neugebildete Protocon des Antagonisten im Oberkiefer hinein okkludiert. Diese Kombination wird im Allgemeinen funktionell mit Mörser und Pistill (Simpson 1936) verglichen. Die schrittweise Evolution hin zu dieser universell bei Insektivoren eingesetzten Molarenform durch den Neuerwerb von zusätzlichen Zahnschmelzspitzen und Scherkanten beschreibt erstmals Cope 1883 in seiner Trituberculartheorie. Seine Studie wird von Osborn 1884 bis 1907

erweitert, und ab diesem Zeitpunkt wird die Trituberculartheorie auch „Cope-Osborn-Theorie“ genannt. In dieser Differenzierungstheorie wird das Grundprinzip der Evolution des tribosphenischen Molaren wie folgt beschrieben: Die Prämolaren und Molaren der Säugetiere sind von den einspitzigen (haplodonten) Zähnen der reptilischen Vorfahren abzuleiten. Zu diesem ursprünglich einzelnen Haupthöcker treten im Laufe der Evolution mesial und distal jeweils ein kleiner Höcker hinzu. Mit der fortschreitenden Entwicklung werden diese Nebenhöcker größer und zeigen, wie beispielsweise bei *Triconodon*, einem Vertreter der mesozoischen Eutriconodonta, die gleiche Größe wie der Haupthöcker. Aufgrund der mesio-distalen Verlängerung der Zähne werden diese zweiwurzellig. Aus der Rotation der Nebenhöcker, im Unterkiefer nach lingual und im Oberkiefer nach buccal, entstehen nach Cope und Osborn im Jura die trituberkularen Molaren der Eutriconodonta, die wie gleichschenklige Dreiecke aufgebaut sind und im Kiefer gegeneinander versetzt stehen, so dass sie ineinander passen. Das Muster dieses Ineinanderpassens wird als „reversed triangle pattern“ bezeichnet (Crompton & Jenkins 1968; Crompton & Jenkins 1973) und ist die Voraussetzung des „interdentalen Scherens“ (Crompton et al. 1994). Zwischen den einzelnen Höckern werden verbindende Grate ausgebildet und damit die dreieckige Erscheinung komplettiert. Diese Dreiecke bilden nach Cope und Osborn bereits das Trigon des oberen Molaren und das Trigonid des unteren Molaren. Diese Dreiecke werden im Laufe der Evolution immer schmaler, ein Merkmal, das auch die Molaren der Dryolestida in besonderem Maße teilen. Cope und Osborn gehen also davon aus, dass der jeweilige ursprüngliche Haupthöcker der reptilischen Vorfahren dem Protocon des oberen tribosphenischen Molaren entspricht und dem Protoconid des unteren. Diese Theorie der spiegelbildlichen Homologie der oberen und unteren Molaren lässt sich jedoch nicht aufrecht erhalten. Patterson (1956) erkannte in dem Paracon des oberen Molaren den ursprünglichen Haupthöcker und postulierte, dass der Protocon in der Evolution der Mammalia eine Neuerscheinung und damit sekundär entstanden ist. Das Talonidbecken wird nach Patterson durch Hinzutreten der Höcker Hypoconulid, Entoconid und Hypoconid gebildet.

Diese allgemeine Entwicklungstheorie des tribosphenischen Molaren veranlasste Crompton 1971 eine umfangreiche funktionelle Analyse vorzunehmen, die sich die Klärung des Erwerbs der wichtigsten funktionellen Einheiten dieses so erfolgreichen Molarenmusters zum Ziel gesetzt hat. In dieser klassischen Studie werden bedeutsame Erkenntnisse über die Okklusionsverhältnisse an den verschiedenen Molarenformen aufgezeigt, die als morphologische sowie funktionelle Zwischenformen auf dem Weg zum tribosphenischen Muster angesehen werden (Abb. 01 a-f). Zu den untersuchten Vertretern gehören

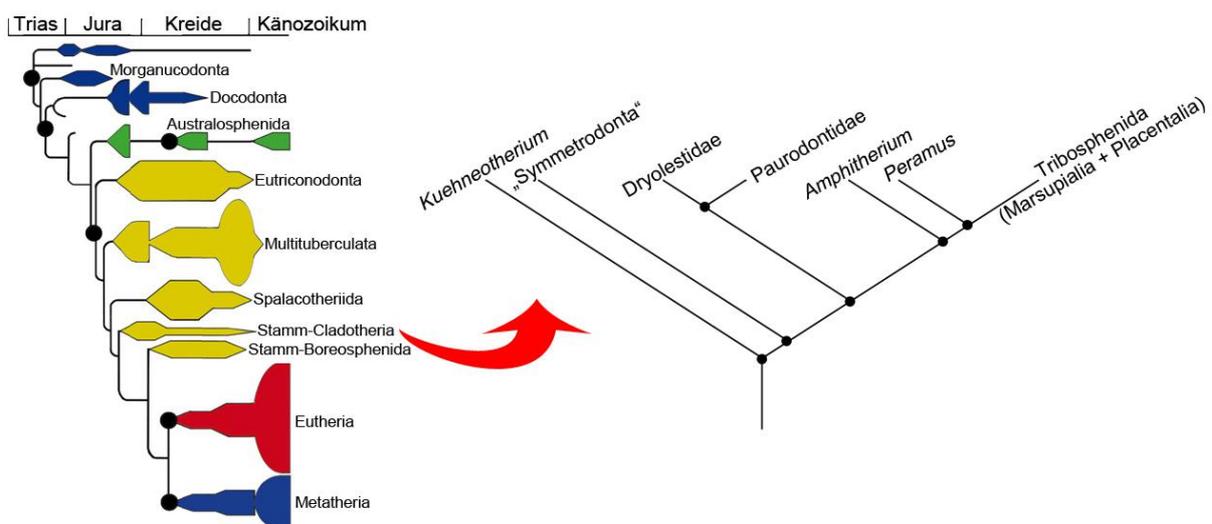


**Abb. 01:** Die klassische Entwicklungstheorie des tribosphenischen Molaren nach Crompton. Die Darstellung stammt aus Kielan-Jaworowska et al. (2004) und basiert auf Original Zeichnungen von Crompton (1971). Sie fasst die wichtigsten Neuerungen an den Molaren zusammen, die in der Evolution der Mammalia schrittweise erworben wurden. Zusätzlich wird die Verschiebung der Positionen der Schlifffacetten wiedergegeben, die als Konsequenz aus der Neubildung von Protocon, Hypoconid, Hypoconulid und Entocond resultiert. a) *Kuehneotherium* verfügt über drei Facetten (blau, grün, gelb) und hat noch keinen Protocon am oberen Molaren ausgebildet. b) Bei *Amphitherium* tritt die vierte Facette (rot) auf, die bei den Dryolestida nicht zu finden ist. Das einspitzige Talonid wird, wie auch bei den Dryolestida, vom Hypoconulid gebildet. c-e) Die Molaren von *Peramus*, *Aegialodon* und *Pappotherium* zeigen das schrittweise Hinzutreten der Facetten 4, 5 und 6 (rot, orange, lila). Bei *Aegialodon* ist das Talonidbecken, bestehend aus den drei charakteristischen Höckern Hypoconid, Hypoconulid und Entoconid, bereits ausgebildet. Nach Crompton bildet sich das Hypoconid auf dem Grad zwischen Hypoconulid und Trigonid. Bedingt durch dessen buccale Verlagerung, und der Erscheinung des Entoconids auf der lingualen Seite, öffnet sich das Becken. Am oberen Molar von *Aegialodon* tritt der sekundär gebildete Protocon in Erscheinung, der in das Talonid greift. f) *Didelphodus* zeigt die klassische Grundform des tribosphenischen Molaren mit den sechs Schlifffacetten. Dem hier verwendeten Zahlen- und Farbcode für die homologen Facettenpaare wird in der vorliegenden Arbeit gefolgt. In der Originalabbildung bei Kielan-Jaworowska et al. (2004) sind bei *Pappotherium* (e) Hypoconid und Hypoconulid vertauscht. In Anlehnung an die Arbeit von Crompton (1971) und nach der Revision von Luo et al. (2002) wird die Abbildung hier modifiziert, und der Hypoconulid als distalster Höcker des Talonidbeckens bezeichnet, während das Hypoconid die buccale Begrenzung darstellt. Das Abkürzungsverzeichnis befindet sich vor dem Inhaltsverzeichnis. Modifiziert nach Kielan-Jaworowska et al. (2004).

*Kuehneotherium*, *Amphitherium*, *Peramus*, *Aegialodon*, *Pappotherium* und *Didelphodus*, die nun als klassische Beispiele in der Literatur immer wieder angeführt werden. Auch die Molaren der Dryolestida gehören zu den besagten Zwischenformen, die drei der sechs Scherfacetten des tribosphenischen Molaren bereits besitzen. Zu den wichtigsten Erkenntnissen der Studie von Crompton (1971) gehört, dass es während der Evolution eine Verschiebung von der stechend-schneidenden Funktion der prätribosphenischen Molaren hin zur quetschend-reibenden der tribosphenischen Molaren gab. Das Ganze ist begleitet von einer Zunahme der transversalen Komponente bei der Aufwärtsbewegung des Unterkiefers. Die Entwicklung des Talonidbeckens beginnt mit dem Auftauchen des Hypoconulids, und der Umbau des Beckens wird mit dessen distaler Verlagerung eingeleitet. Durch diese Verlagerung wird der verbindende Grat zwischen Trigonid und Hypoconulid deutlich verlängert. Crompton bezeichnet diesen Grat in seiner Arbeit als „Crista obliqua“. Dieser Terminologie wird in der vorliegenden Arbeit nicht gefolgt. Detaillierte Angaben zu der in der vorliegenden Arbeit verwendeten Terminologie sind in Kapitel 3.2 zu finden. Cromptons Theorie besagt weiter, dass im Laufe der Evolution am distalen Ende dieser Talonidstruktur eine weitere Zahnschärpe hinzu tritt, das Entoconid, welches dann nach lingual verlagert wird, was die Öffnung des Talonidbeckens in linguale Richtung mit sich bringt. Dieses geht einerseits mit der Verlagerung des Hypoconulids nach buccal und andererseits mit der Bildung des Protocons auf einem lingualen Cingulum des oberen Molaren einher. Durch das Erscheinen des Hypoconids auf dem das Trigonid mit dem Hypoconulid verbindenden Grat findet eine Ausweitung des Talonidbeckens in linguo-buccaler Richtung statt. Crompton dokumentierte für jedes Stadium in dieser Entwicklungsreihe die Scherfacetten und stellte eine Nomenklatur und einen Farbcode auf. Die Facetten 1 und 2 liegen auf den mesialen und distalen Flanken des Trigonids, Facette 3 ist zunächst in der Rinne zwischen Trigonid und Hypoconulid positioniert und wird mit dem Erscheinen des Hypoconids in die Facetten 3 und 4 unterteilt. Im fertig ausgebildeten Talonidbecken treten die Facetten 5 und 6 in Erscheinung. Da die Dryolestida lediglich über das vom Hypoconulid gebildete einspitzige Talonid verfügen, haben sie dementsprechend die Facetten 1, 2 und 3.

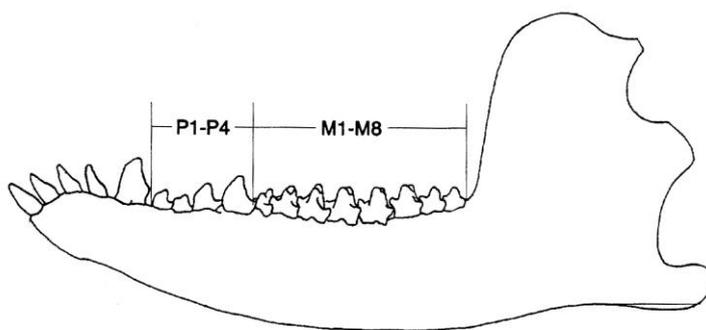
### 3.1 Systematische Stellung der Dryolestida innerhalb der Mammalia

Nach dem aktuellen Verständnis der Kladistik, den bisherigen umfangreichen Merkmalsuntersuchungen an zahlreichen Vertretern der Mammalia und der vorausgegangenen Analyse des zugänglichen Fossilmaterials, werden die prätribosphenischen Dryolestida PROTHERO 1981 in die Gruppe der Cladotheria gestellt (Abb. 02) und sind damit wichtige Stammlinienvertreter der Mammalia (Luo et al. 2002). Die Cladotheria, die von McKenna (1975) aufgestellt wurden, werden durch den letzten gemeinsamen Vorfahren der Boreosphenida (Placentalia + Marsupialia) und allen fossilen Taxa, die aufgrund ihrer Merkmale den Kronengruppen-Theria näher gestellt werden als den Spalacotheriidae, definiert. Die Spalacotheriidae, Stammlinienvertreter der Trechnotheria (Hu et al. 1997; Cifelli & Madsen 1999; Luo et al. 2002), bilden die Schwestergruppe zu den Cladotheria. Nach Kielan-Jaworowska et al. (2004) gehören in die monophyletische Gruppe der Cladotheria neben den Dryolestoidea, welche die Dryolestida beinhalten, die Peramura und Amphitheriida. Die prominenteste Apomorphie in der Bezahnung der Cladotheria stellt der höher angelegte Talonidhöcker dar, welcher sich bei allen Vertretern dieser Gruppe über dem Level des Cingulids der unteren Molaren befindet (Luo et al. 2002). Bei Vertretern der Spalacotheriidae und auch Kuehneotheriidae ist dieser Zahnhöcker, der bei diesen als Höcker d bezeichnet wird und der den Ursprung für das spätere einspitzige Talonid darstellt und somit homolog dem Hypoconulid ist, noch Teil des Cingulids.



**Abb. 02:** Systematische Stellung der prätribosphenischen Dryolestida innerhalb der Mammalia (modifiziert nach Luo et al. (2007) und Martin (1999)). Als zugehörige der Cladotheria sind die Dryolestida wichtige Stammlinienvertreter der Mammalia. Die Symmetrodonata stehen in Anführungszeichen, da diese eine paraphyletische Gruppe sind.

Die übergeordnete Gruppe der Dryolestoidea wird in folgende Ordnungen unterteilt (Kielan-Jaworowska et al. 2004): Dryolestida PROTHERO 1981, Amphitheriida PROTHERO 1981 und eine Ordnung *incertae sedis*, die das Taxon *Chunnelodon* beinhaltet. Zu den Dryolestida gehören die Familien Dryolestidae MARSH 1879, Paurodontidae MARSH 1887, Donodontidae SIGOGNEAU-RUSSEL 1991, Mesungulatidae BONAPARTE 1986 und Brandoniidae BONAPARTE 1992. Die Dryolestidae und die Paurodontidae, deren Molaren die Grundlage dieser Arbeit liefern, lassen sich anhand der Anzahl der Molaren unterscheiden. Während die Vertreter der Dryolestidae über bis zu neun untere und acht obere Molaren verfügen (Abb. 03), zeigen die Vertreter der Paurodontidae dagegen eine Anzahl von bis zu sieben untere und bis zu sechs obere Molaren. Das auffälligste Merkmal und eine Autapomorphie der Dryolestidae sind die stark unterschiedlichen Durchmesser der zwei Wurzeln ihrer unteren Molaren (Simpson 1929; Prothero 1981; Martin 1999). Die deutlich schmalere Wurzel, distal gelegen, stützt das einspitzige Talonid, die breite mesiale Wurzel liegt unterhalb des Trigonids. Bei den Paurodontidae haben beide Wurzeln eher den gleichen Durchmesser, können manchmal aber auch gering unterschiedlich auftreten. Die Dryolestidae unterscheiden sich zudem von den Amphitheriida und den Paurodontidae aufgrund der lingual und buccal unterschiedlich hoch angelegten Alveolarränder, sowohl im Oberkiefer als auch im Unterkiefer (Prothero 1981). Dieses Merkmal zeigt sich an den Molaren in Form von einer geschwungenen Linie, welche der Schmelzrand entlang des Krone-Wurzel-Übergangs hinterlässt. Dieser Schmelzrand ist



**Abb 03:** Schema eines Unterkiefers eines Dryolestiden mit den vier Prämolaren und den acht Molaren. Die große Anzahl der Molaren unterscheidet die Dryolestida von den modernen Tribosphenida. Verändert nach Martin (1999).

bei unteren Molaren auf der buccalen Seite stärker nach ventral gebogen als auf der lingualen Seite. Bei Oberkiefermolaren trifft dieses für die linguale Seite zu, die im Vergleich zur buccalen Seite weiter dorsal verläuft.

Die Dryolestidae sind die langlebigste Gruppe der nicht-tribosphenischen frühen Säugetiere (Martin 1999). Ihr Fossilbericht reicht vom Mittleren Jura (oberes Bathonium von

Kirtlington Oxfordshire, Großbritannien; Freeman 1976) bis ins frühe Paläozän (Salamanca Formation, Punta Peligro, Provinz Chubut, Argentinien; Gelfo & Pascual 2001) mit einem Höhepunkt in der Diversität im späten Jura. Sie sind bekannt aus Europa (Simpson 1928; Freeman 1979; Krebs 1991; Ensom & Sigogneau-Russell 1998; Martin 1999), Nordamerika (Simpson 1929; Prothero 1981; Lillegraven & McKenna 1986) und seit kurzem auch aus Asien (Martin & Averianov 2010). In Südamerika erfuhren die Dryolestida in der geographischen Isolation eine bemerkenswerte Radiation (Martin 1999). Die frühesten Funde von Dryolestiden stammen hier aus Sedimenten der späten Kreide (Campanium-Maastrichtium, Los Alamos Formation, Argentinien; Bonaparte 1990), sie sind dort bis ins frühe Paläozän nachgewiesen. Ein Einzelfund aus oberjurassischen Sedimenten Afrikas (Kimmeridgium-Tithonium, Tendaguru Formation, Tansania) wird aufgrund der Anzahl der postcaninen Alveolen unter Vorbehalt zu den Paurodontiden gerechnet (Simpson 1928; Prothero 1981; Heinrich 1991). Dieses zahnlose Unterkieferfragment zeigt zwölf Alveolen, was eine Anzahl von sechs oder sieben Postcanini vermuten lässt.

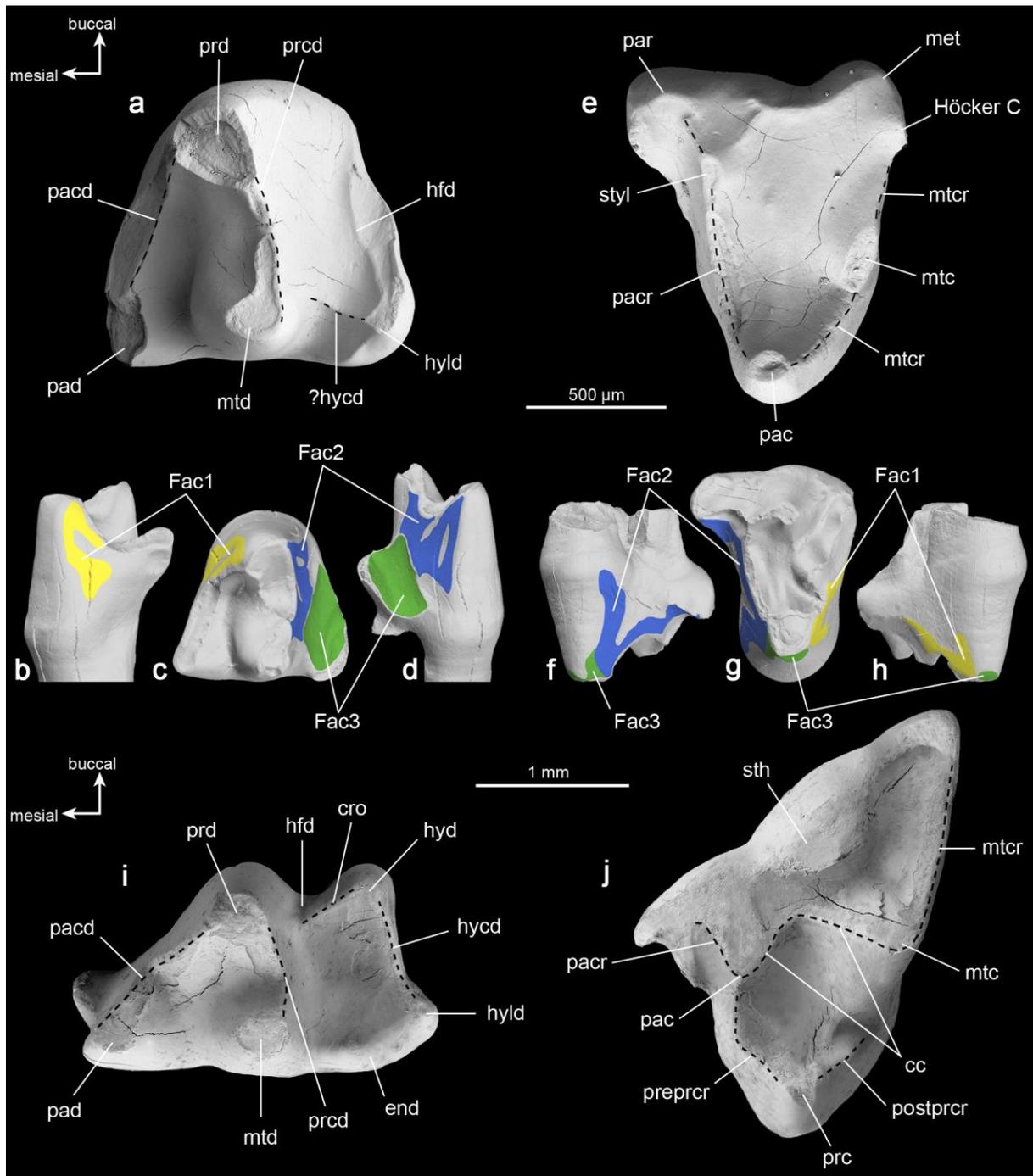
Die vorliegende Arbeit basiert hauptsächlich auf Untersuchungen von fossilen Einzelzähnen und Kieferfragmenten der folgenden Vertreter der Dryolestida: *Dryolestes leiriensis* (Dryolestidae), *Krebsotherium lusitanicum* (Dryolestidae), *Henkelotherium guimarotae* (Paurodontidae), die sich zur Zeit in der Sammlung des Steinmann-Instituts der Universität Bonn in der Abteilung Paläontologie befinden. Das Material stammt aus der Kohlegrube Guimarota in Leiria (Portugal) und wurde während verschiedener Grabungsunternehmungen in der zweiten Grabungsphase von 1972 bis 1982 geborgen (Martin & Krebs 2000; Martin 2001). Altersdatierungen der Kohleschichten Guimarotas, die auf der dort existierenden Ostracoden-Fauna und palynologischen Untersuchungen basieren, lassen auf eine Ablagerung der Schichten im Kimmeridgium (151 bis 154 Millionen Jahre) schließen (Schudack 2000).

Weiteres Vergleichsmaterial, welches in Form von Abgüssen einzelner Zähne oder Kieferfragmenten vorlag, wurde ebenfalls in die Studien mit einbezogen. Es handelt sich um Taxa der folgenden Gattungen der Dryolestidae: *Amblotherium*, *Dryolestes*, *Laolestes*. Zusätzlich ging ein Kieferfragment von *Comotherium* in die Studie ein, eine Gattung, die zunächst von Prothero (1981) als ein Vertreter der Dryolestidae gehandelt wurde, die jedoch nach der Revision von Martin (1999) nun zu den Paurodontidae gestellt wird. Es handelt sich um Abgüsse von Museumsmaterial des American Museum of Natural History (New York, USA) sowie dem National Museum of Natural History der Smithsonian Institution (ehemals United States National Museum Washington DC, USA). Diese Taxa der Dryolestida stammen

aus der Morrison Formation (Como Bluff, Wyoming), mit einem Ober-Kimmeridgium Alter (Imlay 1980).

### 3.2 Terminologie der Bezahnung der Dryolestida

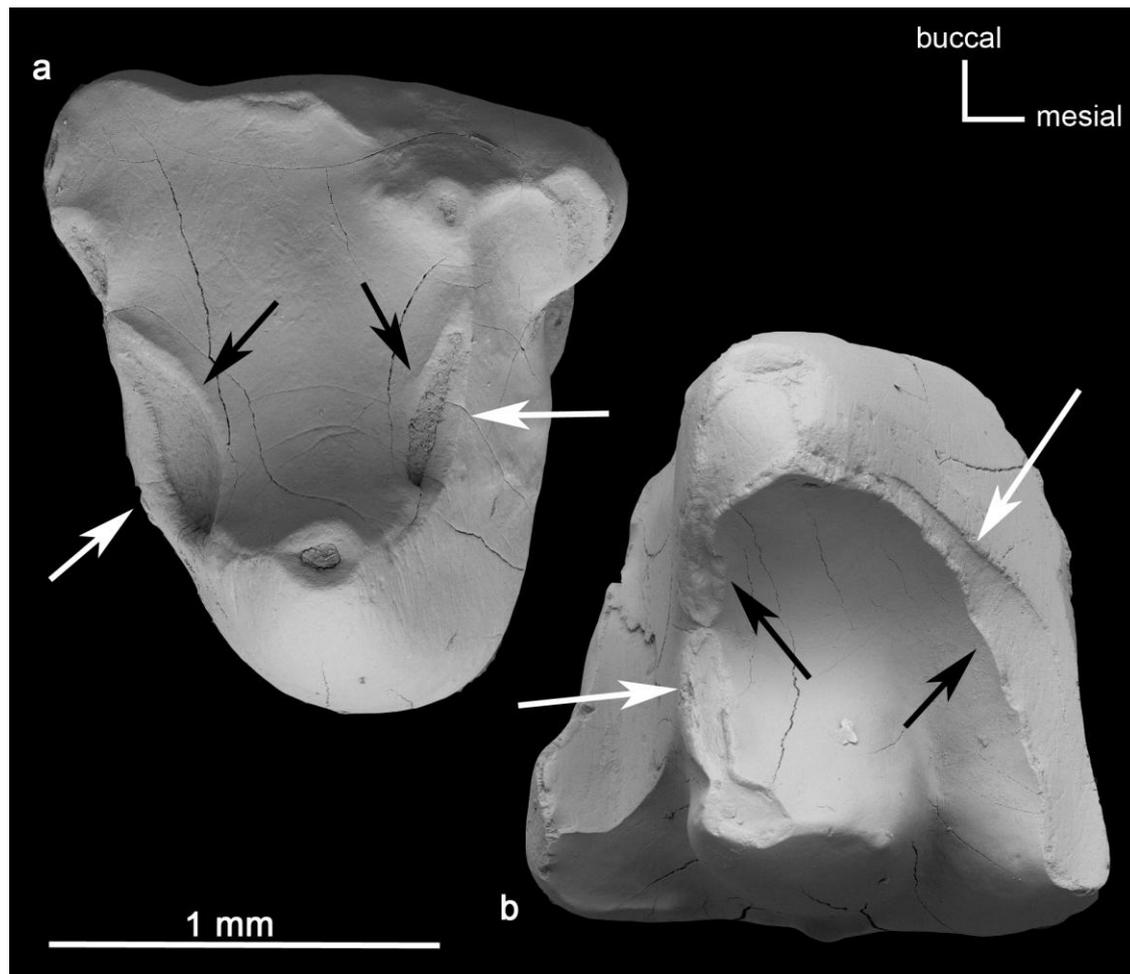
Die mesio-distal komprimierten und bucco-lingual verbreiterten Molaren der Dryolestida (Simpson 1928; Simpson 1929; Prothero 1981; Martin 1999) sind in Form von alternierenden Dreiecken angeordnet, so dass beim Kieferschluss die Trigonide der Unterkiefermolaren zwischen die „primären Trigon-Becken“ der Oberkiefermolaren fahren. Diese Anordnung ist Voraussetzung für den Prozess des sogenannten Interdental-Scherens („embrasure shearing“ nach Crompton (1994)). Das „primäre Trigon-Becken“ wird von Paracon, Metacon und Stylocon aufgespannt, während das sekundäre Trigon-Becken der Tribosphenida von Protocon, Paracon und Metacon gebildet wird (Abb. 04). Die Trigonide der unteren Molaren werden von Protoconid, Paraconid und Metaconid gebildet, wie es auch bei den Tribosphenida der Fall ist (Abb. 04 a; i). Dieses alternierende Muster der Molaren ist bereits bei den Spalcotheriidae verwirklicht, und ist somit ein Merkmal dieser Gruppe, welches die Dryolestida mit diesen teilen. Aufgrund dieser Anordnung kommen die nahezu vertikalen Flanken der Dreiecke in Berührung und bilden Scherflächen, die aneinander vorbeigleiten können. Mit zunehmender Abnutzung zeigen diese Scherflächen Usur (Kratz- und Schleifspuren); sie werden dann als Usurfacetten bezeichnet. Zusätzlich zu den vertikalen Flächen von „primären Trigon“ und Trigonid haben die Dryolestida jeweils an den oberen und unteren Molaren weitere Scherflächen entwickelt. An den oberen Molaren befindet sich am flügelartig ausgeweiteten Parastyl, mesial vom „primären Trigon-Becken“, eine schräg angelegte, bucco-lingual orientierte Fläche (Abb. 04 b). An den unteren Molaren liegt die zusätzliche Scherfläche distal vom Trigonid und ist linguo-buccal orientiert. Hier wird die zusätzliche Scherfläche durch die Neubildung des Hypoconulids ermöglicht. Dieser Zahnhöcker wird als eine höher angelegte Version des Höckers d von *Kuehneotherium* und den Spalacotheriiden angesehen und ist diesem homolog (Luo et al. 2001; Luo et al. 2002). Die Bildung dieser unicuspiden Struktur hat eine steile Rinne zwischen Trigonid und Hypoconulid zur Folge, was äußerlich an das Talonidbecken der Tribosphenida erinnert und als eine Art Vorform dieses Beckens angesehen wird. Morphologisch wird diese Struktur jedoch mit dem Hypoflexid der unteren tribosphenischen Molaren gleichgesetzt, das zwischen Trigonid und Hypoconid gelegen ist, und einen Teil der buccalen Begrenzung des Talonidbeckens bildet. In der vorliegenden Arbeit wird daher der Begriff Hypoflexid für diese Rinnenstruktur zwischen dem Trigonid und dem unicuspiden Talonids der Dryolestida verwendet. Nach der allgemein anerkannten Theorie von Crompton (1971) bildet sich in der



**Abb. 04:** a-j) Terminologie und Facettenpositionen der Molaren der Dryolestida am Beispiel von *Dryolestes leiriensis* und *Krebsotherium lusitanicum*. Zum Vergleich die Terminologie des tribosphenischen Molarenmusters am Beispiel von *Monodelphis domestica*. a) Rechter unterer Molar von *Dryolestes leiriensis* (Gui Mam 1213). b) Mesiale Ansicht eines rechten unteren Molaren von *Krebsotherium lusitanicum* (Gui Mam 1210) mit der Facette 2, Farbcode nach Crompton (1971). c) Okklusale Ansicht desselben Molaren mit den Facetten 1, 2 und 3. d) Distale Ansicht desselben Molaren mit den Facetten 1 und 3. e) Linker oberer Molar von *Dryolestes leiriensis* (Gui Mam 1112). f) Mesiale Ansicht eines rechten oberen Molaren von *Dryolestes leiriensis* (Gui Mam 1150, gespiegelt) mit den Facetten 1 und 3. g) Okklusale Ansicht desselben Molaren mit den Facetten 1, 2 und 3. h) Distale Ansicht desselben Molaren mit den Facetten 2 und 3. i) Rechter m1 von *Monodelphis domestica* (M 7087) und Terminologie der Strukturen. j) Rechter M1 von *Monodelphis domestica* (M 7087, gespiegelt) und Terminologie der Strukturen. Abkürzungen siehe Abkürzungsverzeichnis vor dem Inhaltsverzeichnis. Modifiziert nach Schultz & Martin (2011).

Evolution des Talonidbeckens das Hypoconid zwischen Trigonid und Hypoconulid auf dem Schmelzgrat, der zum Hypoconulid führt. Dieser Schmelzgrat entspricht somit zum Teil dem sogenannten Cristid obliqua, welches zwischen Trigonid und Hypoconid die mesio-buccale Begrenzung des Talonidbeckens bildet, und zum Teil dem Hypocristid, dem Grat der vom Hypoconulid zum Hypoconid führt und die disto-buccale Begrenzung des Talonids bildet. Das Hypoconid teilt diesen Grat in zwei Teilstücke. Als weitere wichtige Funktionseinheiten am unteren Molaren sind neben der Hypoflexidstruktur das Protocristid und das Paracristid zu nennen, die die drei Haupthöcker des Trigonids verbinden und essentielle Scherkanten darstellen. In der Literatur erfolgt die Bezeichnung des Grates, der das Protoconid mit dem Metaconid verbindet, und welcher hier als Protocristid bezeichnet wird, nicht einheitlich. In vielen Fällen wird dieser Grat als Metacristid bezeichnet (z.B. Martin 1999; Kielan-Jaworowska et al. 2004), wobei dieser Begriff in der Terminologie des tribosphenischen Molaren den Grat zwischen Paraconid und Metaconid bezeichnet, und somit bereits besetzt ist. Da der Grat, der bei den Dryolestida Protoconid und Metaconid verbindet, dem Protocristid der Terminologie für die tribosphenischen Molaren entspricht und diesem als homolog angesehen wird, wird in der vorliegenden Arbeit in den folgenden Kapiteln der Begriff Protocristid für den Grat zwischen Protoconid und Metaconid verwendet. Unterhalb dieser beiden prominenten Scherkanten liegt jeweils eine Scherfacette, die mit den Zahlen 1 und 2 bezeichnet werden. Dieses beruht auf einer von Crompton (1971) aufgestellten Nomenklatur der Facetten für die Molaren aller frühen Säugetiere, die einerseits der Stammlinie der Tribosphenida angehören und andererseits der Tribosphenida selbst (Abb. 04 b-h). Facette 1 ist immer mit dem Protocristid assoziiert, während Facette 2 unterhalb des Paracristids liegt. Diese Scherfacetten sind homolog zu den zwei Hauptscherfacetten der unteren Molaren von *Kuehneotherium*. Als weitere funktionelle Fläche definierte Crompton die Facette 3, welche bei unteren Molaren der Dryolestida in der Hypoflexidstruktur zu finden ist, und welche homolog zu der Facette bei *Kuehneotherium* und den Spalacotheriidae ist, die sich mesial vom Hypoconulid (Höcker d) befindet. Diese neue Scherfläche der Stammlinienvertreter bildet in der Evolution des Talonidbeckens der Tribosphenida eine morphologische Übergangsform beim Ausbau des Talonidbeckens, die in der Folge des schrittweisen Erwerbs neomorpher Zahnschmelzspitzen entstanden ist. In der vorliegenden Arbeit werden Nummerierung und Farbcode der Crompton'schen Terminologie verwendet.

Die drei Hauptspitzen der Oberkiefermolaren der Dryolestida sind untereinander durch Grate verbunden. Vom Paracon aus laufen von lingual nach buccal die Paracrista zum Stylocon und die Metacrista zum Metastyl. Auf der Metacrista befindet sich der Metacon. Zwischen



**Abb. 05:** Definition von „inneren“ (schwarze Pfeile) und „äußeren“ (weiße Pfeile) Schmelzrändern am Beispiel von a) *Henkelotherium guimarotae* (Gui Mam 1111, rechter oberer Molar) und b) *Dryolestes leiriensis* (Gui Mam 1159, linker unterer Molar). Die „inneren“ Ränder sind die Ränder, die die Dentinfelder an den funktionellen Kanten zum Trigonidbecken bzw. zum „primären Trigonbecken“ abgrenzen. Die „äußeren“ sind die gegenüberliegenden Schmelzränder, welche die Dentinfelder nach außen begrenzen, also auf der mesialen und distalen Seite.

Metacon und Metastyl liegt oftmals der zusätzliche Höcker C, der aber nicht immer ausgebildet sein muss (Kielan-Jaworowska et al. 2004). Manche Vertreter der Dryolestida zeigen im „primären Trigon-Becken“ einen mittig gelegenen flachen Grat, der das Becken in zwei Täler teilt. Dieser Grat wird bei Simpson (1929) als „medianer Quersteg“ (median transverse ridge), bei Bonaparte (1990) und Martin (1999) als „medianer Grat“ (median ridge) bezeichnet. Die oberen Molaren des Paurodontiden *Henkelotherium* zeigen diesen flachen Grat gar nicht oder nur sehr gering ausgeprägt (Krebs 1971). Die Terminologie der funktionellen Kanten der oberen Molaren der Dryolestida ist in der Literatur ähnlich uneinheitlich, wie es für die unteren Molaren im Abschnitt vorher beschrieben wurde. Kielan-Jaworowska et al. (2004) definieren die Metacrista als den Grat, der den Metacon mit dem

Metastyl verbindet, jedoch fehlt in der Illustration zur Terminologie (Kielan-Jaworowska et al. (2004): Abb. 10.2; Seite 373) eine Bezeichnung für den Teil der funktionellen Kante, der vom Paracon zum Metacon führt. Prothero (1981) nennt genau diesen ungekennzeichneten Teil Metacrista. Sigogneau-Russell (2003) verwendet teilweise Begriffe, die der Terminologie für Symmetrodonen-Molaren entliehen sind. Sie nennt den verbindenden Grat zwischen Paracon und Metacon Postparacrista und benutzt für den Grat zwischen Paracon und Stylocon bei Dryolestida den Begriff Preparacrista. Beide Begriffe bezeichnen bei den Symmetrodonen die zwei Hauptgrate der oberen Molaren, die vom Paracon abgehen (Fox 1985; Cifelli & Madsen 1999). Sigogneau-Russell (2003) nennt den Teil des Grates, der den Metacon mit dem Metastyl verbindet bereits Metacrista, wie es auch Kielan-Jaworowska et al. (2004) tun. Andere Autoren verwenden deskriptive Bezeichnungen wie etwa „der Grat zwischen Paracon und Cusp C“ oder „posteriorer Grat“ (Crompton & Sita-Lumsden 1970; Crompton 1971; Gelfo & Pascual 2001). In der vorliegenden Arbeit wird die gesamte distale Scherkante der oberen Molaren der Dryolestida zwischen Paracon und Metastyl als Metacrista angesprochen, die vom Metacon in zwei Teile geteilt wird.

In der vorliegenden Arbeit werden zusätzlich Begriffe für die Schmelzränder, die im Falle von freigelegtem Dentin die Dentinfelder umgeben, eingeführt. So ist am oberen Molaren der Schmelzrand, der das Dentinfeld der Metacrista nach distal begrenzt, der „äußere Schmelzrand“ (Abb. 05). Das Gleiche gilt für einen Schmelzrand, der das Dentinfeld an der Paracrista nach mesial begrenzt. Am unteren Molaren zeigt dieser „äußere Schmelzrand“ im Falle eines Dentinfeldes am Protocristid nach distal und am Paracristid nach mesial. Nun wird ein Dentinfeld in der Regel ringsum von einem Schmelzrand umgeben, so dass auf der gegenüberliegenden Seite der „äußeren Schmelzränder“ ein weiterer Schmelzrand liegt. Dieser begrenzt sowohl bei den oberen als auch bei den unteren Molaren das Dentinfeld an den funktionellen Kanten jeweils zum „primären Trigon-Becken“ bzw. Trigonidbecken hin. Dieser Rand wird als „innerer Schmelzrand“ angesprochen (Abb. 05). Diese Einteilung hat sich für die Beschreibung der Attritions- und Abrasionsstrukturen als sehr nützlich herausgestellt.

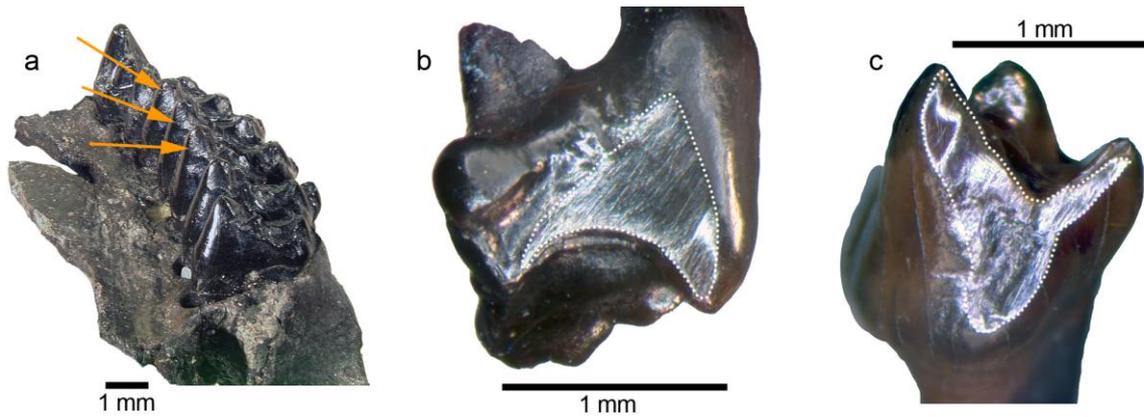
### 3.3 Abrasion und Attrition

Abrasion und Attrition sind zwei Mechanismen, die die Umgestaltung der Zahnoberfläche im Laufe des Lebens eines Individuums maßgeblich beeinflussen (Litontjua et al. 2003). Beide Mechanismen führen zu typischen Abnutzungsmustern, die sich aufgrund ihrer Ausprägung unterscheiden lassen und allgemein als Usur bezeichnet werden. In der Medizin wird dieser Begriff für die Abnutzung oder den Schwund von Substanz benutzt, wie er an Stellen mit starker ‚mechanischer‘ Beanspruchung durch Druck auftritt, zum Beispiel beim Knorpel- oder Knochenabbau an Gelenken oder auf Zahnoberflächen durch Mastikation (Zetkin & Schaldach 1999).

Unter dem Begriff **Abrasion** versteht man im Allgemeinen den Abrieb einer Oberfläche. Bezogen auf Zähne wird dieser Begriff als physischer irreversibler Abtrag von dentalem Hartgewebe definiert (Eccles 1982; Barbour & Rees 2006), wie etwa Schmelz oder Dentin, der durch jeglichen Kontakt mit externen Objekten, aber nicht durch Kontakt mit einem anderen Zahn hervorgerufen wird. Hauptsächlich ist Zahn-Nahrungs-Kontakt beim Kauvorgang für die durch Abrasion hervorgerufenen Strukturen auf den Zähnen verantwortlich. Die Art und Intensität der Abnutzungsspuren hängt dabei stark von der Abrasivität der aufgenommenen Nahrung ab. Aufgrund der unterschiedlichen Härte von Schmelz und Dentin reagieren beide Materialien verschieden auf Abrasion. Während Schmelz relativ langsam abgetragen wird, ist Dentin aufgrund seiner geringeren Härte anfälliger für den physischen Abtrag. Zahnschmelz setzt sich zu 95% bis 97% aus Kalziumphosphat zusammen, das in Form von Apatitkristalliten ( $\text{Ca}_5\text{OH}[\text{PO}_4]_3$ ) mit einem geringen organischen Anteil an Mucopolysacchariden (etwa 2-4%) und einem etwas höheren Wassergehalt vorliegt (Thenius 1989). Mit einer Mohshärte von 5 (200-500 KHN nach der Knoopschen Härteskala) ist Schmelz das härteste Material im Körper eines Säugetiers. Zahnbein oder auch Dentin dagegen besteht zu 70% aus Kalziumphosphat in Form von Hydroxylapatit ( $\text{Ca}[\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2]_3(\text{OH})_2$ ) und hat dadurch eine wesentlich geringere Knoopsche Härte von 40-70 KHN, was einer Mohshärte von 2 bis 3 entspricht (Meredith et al. 1996). Dieser Unterschied bedingt die ungleiche Ausprägung von Strukturen, die durch Abrasion auf den Zahnoberflächen hervorgerufen werden. Im Zuge der Mastikation kommt es zum wiederholten Kontakt mit den abrasiven Nahrungspartikeln und das weichere Dentin wird leichter ausgerieben, während die härteren Schmelzkanten stehen bleiben. Es kommt zur charakteristischen Stufenbildung zwischen Dentin und Schmelz (Greaves 1973; Rensberger

1973). Costa & Greaves (1981) konnten die Entwicklung dieser Stufenbildung zwischen zwei Medien unterschiedlicher Härte experimentell mit Gipsklötzen und Aluminiumkanten demonstrieren. Sie zeigten, dass es zu der Stufenbildung durch die Bewegung von Futterpartikeln, Sand oder auch Schmutzpartikeln kommt, die hinter der schützenden Schmelzkante gefangen sind und so die Dentinabrasion in diesem Bereich mit verursachen und sogar verstärken können. Dieser Versuch zeigte zusätzlich, dass das Muster von ausgekolkten Dentinbecken eng mit der Bewegungsrichtung des Unterkiefers beim Kauen assoziiert ist. Während es entlang der „führenden Kante“ („leading edge“ in Greaves (1973) und Costa & Greaves (1981)), also der Schmelzkante, die während der Bewegung zuerst in Okklusion tritt, nicht zur Stufenbildung kommt und Schmelz und Dentin hier auf gleichem Niveau liegen, zeigt die „mitgeführte Kante“ („trailing edge“ in Greaves (1973) und Costa & Greaves (1981)), die nächste Schmelzkante, die hinter der ersten hergezogen wird, deutlich eine Stufe zwischen Dentin und Schmelz (Greaves 1973). Betrachtet man nun die Verteilung von Schmelz und Dentin auf gleichem Niveau zur Stufe zwischen den beiden Medien auf einer Zahnoberfläche, lassen sich „führende Kanten“ von „mitgeführten Kanten“ unterscheiden und die Bewegungsrichtung aufzeigen. Eine weitere typische Erscheinungsform der Abrasion ist das Abschleifen der Zahnspitzen parallel zur Okklusalebene, was im Englischen als ‚apical wear‘ bezeichnet wird. Auch hier entsteht im Verlauf der Abnutzung eine Stufe zwischen Dentin und Schmelz. Crompton & Hiimae (1970) weisen darauf hin, dass dies vermutlich ein Resultat einer Vorstufe des eigentlichen Kauens ist („preparatory stroke“), bei dem Futter oder Beute festgehalten, vorfraktioniert und für die eigentliche Mastikation vorbereitet wird.

Der Begriff **Attrition** beschreibt allgemein den Abnutzungsvorgang, der aufgrund von Abschleifung vorhandener Strukturen durch den direkten Kontakt mit einem Antagonisten entsteht, so z. B. durch direkten Zahn-Zahn-Kontakt während des Beißens oder Kauens (Litontjua et al. 2003; Barbour & Rees 2006). Attrition liegt also vor, wenn keine externe Substanz zwischen die gegeneinander arbeitenden Oberflächen tritt, die in dem Abtragungsprozess des Hartgewebes involviert sein könnte (Imfeld 1996). Die Attrition prägt hauptsächlich die okklusalen Oberflächen von Zähnen, indem diese durch den direkten Kontakt mit dem Antagonisten „eingeschliffen“ werden. Durch das Einschleifen bilden sich Usurfacetten aus, die als polierte und lichtreflektierende glatte Flächen (Abb. 06 a-c) auf der Zahnoberfläche erkennbar sind (Butler 1972). Die Hartschubstanz wird hier im Zuge des Bewegungsablaufs beim Kauen abgetragen, wenn eine Zahnoberfläche über die andere gleitet (Eccles 1982). Dieser Vorgang hinterlässt je nach Komplexität des Zahns charakteristische



**Abb. 06:** Lichtreflektierende glattgeschliffene Attritionsfacetten mit Striationen am Beispiel eines Oberkieferfragmentes und zwei isolierten Molaren. a) Oberkieferfragment von *Dryolestes leiriensis* (Gui Mam 43/77, links, P1-P4, M1-M6, M7 nur Alveole). b) Linker oberer Molar von *Henkelotherium guimarotae* (Gui Mam 1109) c) Rechter unterer Molar von *Henkelotherium guimarotae* (Gui Mam 1100).

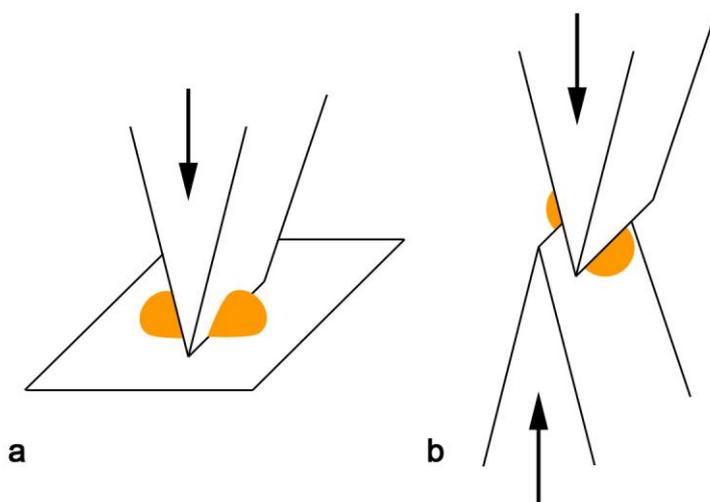
Facettenmuster, die aus mehreren in verschiedene Richtungen orientierten Einzelfacetten bestehen können, und während eines einzigen Kauschlags durch sequenziellen oder auch simultanen Kontakt der Einzelfacetten produziert werden (Butler 1972; Imfeld 1996). Aus der Orientierung der einzelnen Schliffacetten kann funktionell der Bewegungsablauf des Unterkiefers analysiert, abgeleitet und rekonstruiert werden (Butler 1972). Dieses gilt insbesondere für die komplexen Molaren innerhalb einer Zahnreihe, bei denen durch das Einschleifen von Facetten bestimmte Wirkungsweisen erst überhaupt optimal in Funktion treten. An den Incisiven verursacht die Attrition oft einfache glattgeschliffene Flächen, die im Oberkiefer lingual zu finden sind und im Unterkiefer labial liegen. Pathologien, wie etwa Zahnschiefstellungen oder auch Bruxismus (Zähneknirschen), wirken sich nachteilig auf die durch Attrition geprägten Oberflächen aus, indem wichtige Elemente einer Oberfläche weggeschliffen werden können und damit verloren gehen (Litontjua et al. 2003; Grippo et al. 2004; Barbour & Rees 2006). Der Grad der Attrition einer gesamten Zahnreihe hängt jedoch hauptsächlich mit dem Alter eines Individuums zusammen (Litontjua et al. 2003). Die charakteristischen Muster und die individuellen Größen der durch Attrition verursachten Facetten dienen daher in vielen Bereichen als Grundlage zur Altersbestimmung und werden oft als Basis für die Einteilung von Altersstadien genutzt (Gustafson 1950; Louguet 2006; Anders et al. 2011). Die Attrition hinterlässt feine parallele Streifen oder Kratzmuster auf den Facetten, die als Striation bezeichnet werden (Butler 1972). Die einzelnen Striae sind das Resultat von mikroskopisch kleinen Partikeln, die im Speichel als Schleifmittel agieren und während der Gleitbewegung der beiden Oberflächen unter Druck Kratzer hinterlassen. Der

Ursprung dieser Partikel können Nahrungsreste selbst sein, Staubpartikel auf der Oberfläche der Nahrung oder auch harte Bestandteile in der Nahrung, wie etwa die viel diskutierten Phytolite in Grashalmen, oder Mineraleinlagerungen in Insektenpanzern (Fraenkel & Rudall 1940; Walker et al. 1978; Kay & Covert 1983; Strait & Vincent 1998; Sanson et al. 2007; Hummel et al. 2011). Die Orientierung der Striae spiegelt die Relativbewegung des Unterkiefers während der Mastikation wider (Butler 1972). Diese Feststellung gilt jedoch nur bedingt, da die Bewegung zwar parallel zu den Kratzern verläuft, diese jedoch in beide Richtungen erfolgen kann (Costa & Greaves 1981). Zum Beispiel erzeugt ein Zahn, der sich von buccal nach lingual bewegt, die gleichen parallelen Spuren auf der Oberfläche, wie ein sich von lingual nach buccal bewegendes Zahn, da die Bewegung auf dem gleichen Pfad erfolgt, nur in gegensätzlicher Richtung.

Der Abtrag von Hartschubstanz ist oft multifaktoriell, und Abrasion und Attrition arbeiten zur gleichen Zeit in Kombination mit weiteren Faktoren, wie etwa der Schwächung des Schmelzes durch Säurebildung bei Nahrungsaufnahme (Imfeld 1996; Litontjua et al. 2003; Barbour & Rees 2006). Der Schwächung der Hartschubstanz durch Säurebildung wirkt erhöhter Speichelfluss während der Nahrungsaufnahme entgegen, da Speichel eine Art biologischen Puffer darstellt, der unter anderem Bikarbonat enthält und an Kalziumphosphat übersättigt ist, was eine Neutralisation der gebildeten Säuren herbeiführen kann. Um der Schwächung der Hartschubstanz zusätzlich entgegenzuwirken bildet der Speichel außerdem einen Biofilm auf den Zahnoberflächen, der wie eine Art Diffusionsschranke agiert, und sogar in der Lage ist, kleineren Abtrag zu remineralisieren (Barbour & Rees 2006).

### 3.4 Funktion der Zahnstrukturen

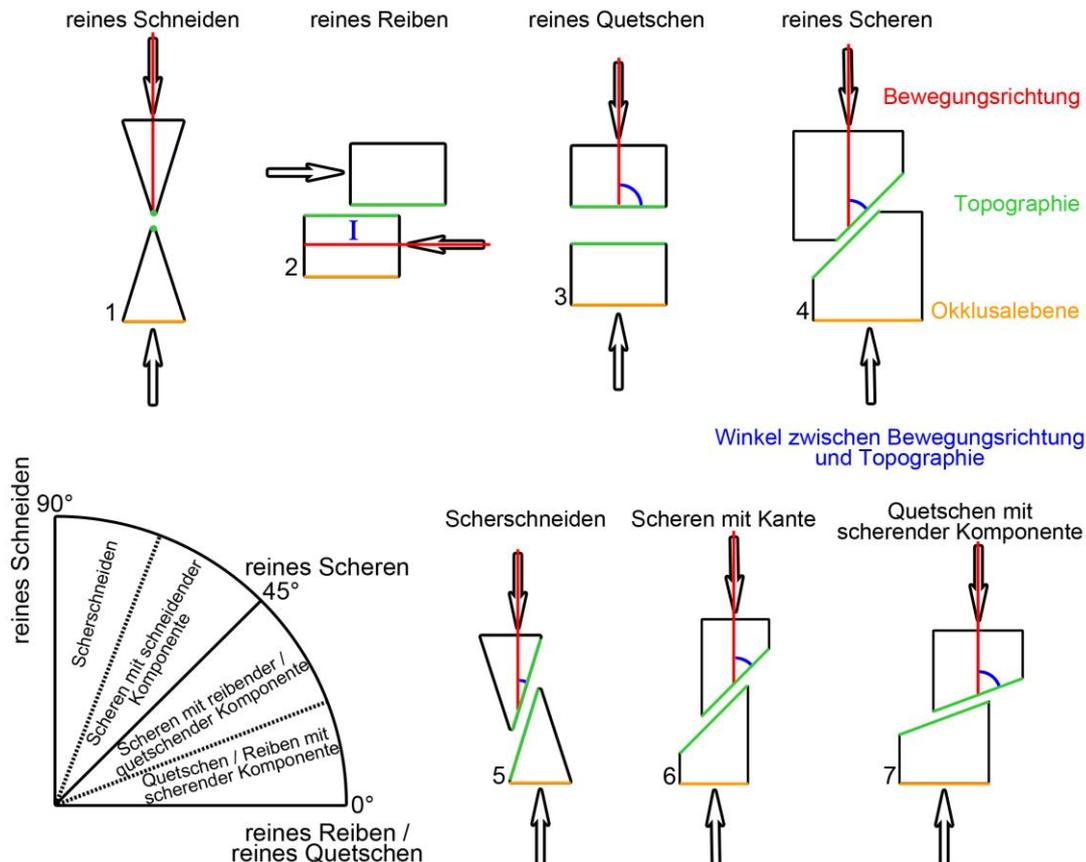
Natürlich vorkommende Nahrungsmittel, wie etwa Pflanzen und Insekten, bestehen aus heterogenen Materialzusammensetzungen (Hepburn 1976; Lucas 1979; Lucas & Luke 1982; Lucas & Teaford 1994; Strait 1997; Crompton et al. 1998; Vincent & Wegst 2004; Evans & Sanson 2005). Um diese Nahrungsmittel optimal als Energielieferant nutzen zu können, muss das Material aufgeschlossen werden (Lumsden & Osborn 1977; Prinz et al. 2002). Die Nahrung wird bei den Säugetieren in der Regel durch vorangehende Kautätigkeit, also dem wiederholten Prozess der Mastikation, vor dem Schlucken zerkleinert (Crompton & Hiiemäe 1969; Herring 1993). Diese vorangehende Zerlegung der Nahrung in kleinere Teile dient der effizienten Nutzung der Nahrungsbestandteile im Darm während der Verdauung, da aufgrund der Vergrößerung der Oberfläche die Verdauungssäfte eine größere Angriffsfläche haben (Beerton-Joly et al. 1974; Sheine & Kay 1977; Kay & Sheine 1979). Durch den Kauprozess wird also die Möglichkeit herabgesetzt, dass Nahrungspartikel unverdaut den Darm verlassen können, noch bevor sie als Energielieferant überhaupt nutzbar waren. Die große Varianz an Zahnformen, die innerhalb der Säugetiere hervorgebracht wurde, ist jeweils als spezialisierte Anpassung anzusehen, mit der bestimmte Nahrung möglichst wirkungsvoll zerkleinert werden soll, um den optimalen Energieertrag aus dieser zu ziehen (Prinz & Lucas 1997; Prinz et al. 2002). Grundsätzlich werden beim Kauvorgang zwei Oberflächen zunächst orthal aufeinander zubewegt, so dass dazwischen klemmende Nahrung unter Druck gerät. Dabei hat die unterschiedliche Form der Zahnoberflächen einen Einfluss auf die Art der Zerkleinerung. Die Druckverteilung, die auf die jeweilige eingeklemmte Nahrung wirkt, ändert sich mit der Form der Kanten und Spitzen auf den Oberflächen. Die Größe des Kontaktareals zwischen Nahrung und Zahn bestimmt im Zusammenhang mit der Einleitung einer gegebenen Kraft die Größenordnung des Druckes, der die Festigkeit der Nahrung überschreitet (Agrawal et al. 1997; Strait 1997; Evans & Sanson 1998; Evans et al. 2005). Ziel ist es, dem mechanischen Widerstand des Nahrungsmaterials entgegenzuwirken, so dass es zu einem Nachgeben und Zerteilen des Materials kommt. Die Größe und Form des Kontaktareals bestimmt über Art der Verformung und Zerteilung der Nahrung, denn ein kleiner punktueller Kontakt wirkt sich anders auf eine gegebene Oberfläche aus, als ein großer flächiger oder ein langer schmaler. Je nach Form und Größe des Areals wird hier eine stechende, schneidende, quetschende und reibende Funktion unterschieden.



**Abb. 07:** a) Einfaches Schneiden nach Rensberger (1973). Eine Klinge trifft auf eine glatte Fläche, die Nahrung (orange) wird durch den Druck der Klinge gegen die Fläche zerteilt.

b) Der Schneidvorgang nach Lucas (1979). Nach seiner Definition werden zum Zerschneiden von Nahrung (orange) zwei gegenüberliegende Scherkanten benötigt, die dicht aneinander vorbeifahren. Die schwarzen Pfeile deuten die Bewegungsrichtung der Scherkanten an.

Von **Stechen** wird gesprochen, wenn ein sehr kleines Areal, wie etwa eine konische Zahnspitze, auf die Nahrung einwirkt, und diese penetrieren kann. Bei sehr kleinen Arealen ist der Druck am höchsten, da sich die Kraft nur über den punktuellen Kontakt auf die Nahrung überträgt. Das Stechen initiiert Brüche oder Löcher, die durch das Eindringen der konischen Spitze erweitert werden, was bei der Zerkleinerung von relativ harten und faserigen Materialien, wie etwa dem Exoskelett von Insekten, wirksam ist. Beim **Schneiden** spielt ebenfalls ein relativ kleines Kontaktareal zwischen Zahn und Nahrung eine Rolle, welches jedoch nicht punktuell, sondern an mehreren Punkten gleichzeitig entlang einer Linie wirkt. In diesem Fall geht das Zerteilen von einem schmalen Schmelzgrat aus, der wie eine langgezogene Klinge agiert. In der Literatur zu Zahnfunktionen wird das Schneiden an sich nicht eindeutig definiert und oft mit Scheren gleichgestellt, so dass verschiedene Topologien missverständlich ausgelegt werden können. Rensberger (1973) definiert den einfachen Schneidvorgang an sich als eine Klinge, die auf eine glatte Fläche gedrückt wird (Abb. 07 a). Lucas (1979) dagegen ist der Auffassung, dass Schneiden nur möglich ist durch ein Doppel-Klingen System aus zwei gegenüberliegenden Scherkanten (Abb. 07 b), welche dicht aneinander vorbeifahren. Dieses erscheint ihm am effizientesten, wenn Nahrung durch Schneiden zerteilt werden soll, und ein System - wie Rensberger es definiert - sei weniger zweckmäßig, da es viel zu schnell abgenutzt würde. Sibbing (1991: Seite 63, Fig. 3) dagegen definiert in einer Abbildung, dass das Schneiden durch zwei Klingen stattfindet, die aufeinander zufahren und sich nicht passieren, sondern sich wie bei einem Seitenschneider Klinge auf Klinge treffen. Rensberger (1973) dagegen bezeichnete ein Doppel-Klingen-System eindeutig als schierend und definierte es als eine Unterform des Schneidens. Kay & Hiimäe (1974) machten keine genaue Unterteilung von Scheren und Schneiden. In der



**Abb. 08:** Definition von den Funktionen Scheren, Schneiden und Quetschen wie sie in der vorliegenden Arbeit angewendet werden. Die verschiedenen Funktionen sind definiert durch eine Kombination aus Gestaltung der Zahnoberfläche (grün), Orientierung der Okklusalebene (orange) und der Richtung aus der der Druck auf das System ausgeübt wird (rot). 1) Reines Schneiden: die beiden Klingen treffen aufeinander und passieren sich nicht. 2) Reines Reiben: Zahnoberfläche, Okklusalebene und Bewegungsrichtung sind parallel. 3) Reines Quetschen: Zahnoberfläche und Okklusalebene sind parallel, die Bewegungsrichtung steht senkrecht zu ihnen. 4) Reines Scheren: die Bewegungsrichtung ist senkrecht zur Okklusalebene und die Zahnoberfläche steht im Winkel von  $45^\circ$  zu diesen. 5-7) Übergangsformen der Funktionen, durch steilere oder flachere Winkel der Zahnoberflächen zu jeweils der Bewegungsrichtung oder der Okklusalebene. Das Tortendiagramm (unten, links) zeigt die Kombinationen der Funktionen in Abhängigkeit des Winkels der Zahnoberfläche zur Okklusalebene. Die Winkelangaben sind ungefähre Richtwerte und gelten nicht absolut. Modifiziert nach Sibbing (1991), Lucas (1979) und Rensberger (1973).

vorliegenden Arbeit wird im Folgenden die Bezeichnung **Scherschneiden** gemäß der Definition aus dem Bereich der Umformtechnik und Werkstofftrennung verwendet, was den Zerteilungstyp charakterisiert, bei dem zwei steile Klingen sehr eng aneinander vorbeifahren und das Material, wie bei einer Schere, entlang der Kanten zerteilen (Tschäsch & Dietrich 2008; Doege & Behrens 2010). Da einfaches Schneiden im Sinne Rensbergers (1973) bei den in dieser Arbeit untersuchten Taxa nicht auftritt, wird der Begriff des reinen Schneidens nicht angewendet. Durch Schneiden wird weiches nachgiebiges Nahrungsmaterial zerteilt (Lucas 1979). Von **Quetschen** ist die Rede, wenn das Kontaktareal zwischen Zahn und Nahrung

groß ist, und die Bewegungsrichtung senkrecht zur in Funktion befindlichen Zahnoberfläche steht. Quetschen ist eine Anpassung an besonders harte Nahrung, da hier die Kraft auf eine große Fläche übertragen wird. Mit einer Abnahme der Größe des Kontaktareals zwischen Nahrung und Zahnoberfläche erfolgt eine Erhöhung des Druckes, der auf das Material einwirkt, und damit eine Verschiebung vom Quetschen zum Stechen (Sibbing 1991).

Tritt in den Bewegungsprozess des Kauens eine laterale Verschiebung des Kiefers parallel zur Okklusalebene hinzu, wird das Material zerschert. Das **Zerscheren** der Partikel entlang von Scherflächen spielt in Gebissen besonders eine Rolle, wenn eine Spezialisierung auf relativ weiche faserige Nahrung vorliegt (Sibbing 1991). Werden zwei mehr oder weniger glatte Flächen, die parallel zu Okklusalebene orientiert sind, übereinander hinweg verschoben, findet ein **Zerreiben** der Nahrung im Sinne Rensbergers (1973) statt. Lucas (1979) beschreibt diese Form der Nahrungszerkleinerung als eine Kombination aus Scheren und Quetschen und zeigt auf, dass im Reibeprozess diese beiden Funktionen simultan agieren. Spears & Crompton (1996) sehen Reiben lediglich als eine Form der Nahrungszerkleinerung an, die unter jedem anderen Regime stattfinden kann, das nicht reines Quetschen oder reines Scheren beinhaltet.

Oft zeigen in der Anwendung die komplexen Zahnformen der Säugetiere verschiedene Funktionen in Kombination, um Nahrung effizient zu zerkleinern. So zeigen die Molaren der Lagomorpha beispielsweise Klängenpaare kombiniert mit Quetschbecken, um Gräser an den Klängen zunächst zu zerteilen und diese anschließend in den Quetschbecken zu komprimieren und über die Schmelzränder zu zerschneiden (Koenigswald et al. 2010). Durch die serielle Anordnung mehrerer Molaren in einer Reihe wird die Wirkung der einzelnen Funktionen gesteigert, da diese an mehreren Stellen simultan agieren können und so den Kauvorgang sehr komplex werden lassen. Die hier definierten Begriffe werden in Abb. 08 zusammengefasst. Aus dem Zusammenspiel von Gestaltung der Zahnoberfläche, Orientierung der Okklusalebene und Bewegungsrichtung der unteren Molaren ergeben sich kombinierte Abläufe. Je nachdem, in welchem Winkel eine Einheit zu der anderen steht, ergibt sich eine Kombination aus den eben beschriebenen Vorgängen mit einer bestimmten Wirkung. Im Folgenden werden die Begriffe wie sie in der vorliegenden Arbeit angewendet werden zusammengefasst:

- **Reines Schneiden:** Die Bewegungsrichtung des unteren Molaren verläuft senkrecht zur Okklusalebene, eine Kante arbeitet gegen eine andere, ohne an dieser vorbeizugleiten (gleiche Definition wie Sibbing 1991 und Rensberger 1973).

- **Reines Reiben:** Die Bewegungsrichtung des unteren Molaren ist parallel zur Okklusalebene und zur Zahnoberfläche orientiert, wie es Rensberger bereits 1973 definiert hat.
- **Reines Quetschen:** Die Bewegungsrichtung des unteren Molaren verläuft senkrecht zur Zahnoberfläche und Okklusalebene (siehe Sibbing 1991).
- **Reines Scheren:** Die Bewegungsrichtung des unteren Molaren verläuft senkrecht zur Okklusalebene, aber die funktionelle Oberfläche des Zahns steht zu beiden jeweils  $45,0^\circ$  gewinkelt, so dass während des Ablaufs eine Ablenkung der Bewegungsrichtung erfolgt. Beim reinen Scheren kann entweder eine scharfe Kante oder eine gerundete Fläche vor die funktionelle Scherfläche geschaltet sein.
- **Scherschneiden:** Darunter ist eine Übergangsform vom reinen Schneiden zum reinen Scheren zu verstehen. Ist die Inklination größer als  $67,5^\circ$  (Winkel, der zwischen  $90,0^\circ$  und  $45,0^\circ$  liegt; siehe Tortendiagramm Abb. 08) liegt die Betonung auf dem schneidenden Teil.
- **Scheren mit schneidender Komponente:** Ist die Inklination der funktionellen Oberfläche kleiner als  $67,5^\circ$ , aber größer  $45,0^\circ$  gemessen zur Okklusalebene, dann verschiebt sich die Betonung vom Schneiden zum Scheren, so dass in diesem Fall nur noch von einer schneidenden Komponente die Rede ist.
- **Scheren mit reibender/quetschender Komponente:** Liegt die funktionelle Oberfläche flacher als  $45,0^\circ$ , aber immer noch steiler als  $22,5^\circ$  (Winkel der zwischen  $45,0^\circ$  und  $0,0^\circ$  liegt; siehe Tortendiagramm Abb. 08) zur Okklusalebene kommt zur scherenden Funktion eine quetschende oder reibende Komponente hinzu, je nachdem, wie die Bewegungsrichtung des unteren Molaren zur Okklusalebene orientiert ist. Verläuft diese senkrecht zur Okklusalebene, ist die Komponente quetschend; ist die Bewegungsrichtung parallel zur Okklusalebene, so ist die Komponente reibend.
- **Quetschen/Reiben mit scherender Komponente:** Die funktionellen Oberflächen, die im sehr flachen Winkel ( $< 22,5^\circ$ ) zur Okklusalebene angelegt sind, haben entweder quetschende oder reibende Funktion, abhängig von der Bewegungsrichtung des unteren Molaren. Verläuft diese senkrecht zur Okklusalebene, ist die Funktion quetschend; ist die Bewegungsrichtung parallel zur Okklusalebene, ist die Funktion reibend. Aufgrund der geringen Inklination der funktionellen Oberfläche zur Okklusalebene tritt in beiden Fällen eine scherende Komponente hinzu.

Bei allen Definitionen sind die Übergänge von einer Funktion zur anderen fließend (Abb. 08) durch gestrichelte Linien gekennzeichnet) und die Winkelangaben nur ungefähre Richtwerte. Generell ist eine genaue Trennung nicht durchführbar, so dass diese Einteilung nur der Charakterisierung und Beschreibung von Oberflächen dienen soll, und nicht als absolut gelten kann.



## 4 Material

### 4.1 Dryolestida

Das in der vorliegenden Arbeit untersuchte sehr umfangreiche Material fossiler Bezahnungen der Dryolestida (sowohl Einzelzähne als auch Kieferfragmente) stammt aus der Kohlegrube Guimarota in Portugal nahe dem Ort Leiria. Die terrestrischen Kohleablagerungen dieser Lokalität wurden vor etwa 154 Millionen Jahren (Kimmeridgium) abgelagert und enthalten eine sehr diverse Mikrovertebraten-Fauna (Martin & Krebs 2000). Weltbekannt ist diese Lokalität vor allem aufgrund der vielen fossilen Säugetierreste von Multituberculaten, Dryolestiden und Docodonten (Martin 2000). Die mergeligen Kohlen wurden in einem ehemaligen küstennahen Sumpf mit sehr dichter Vegetation und weichem Substrat abgelagert, in dem aber auch größere offene Gewässer vorhanden waren. Flora und Fauna weisen hauptsächlich auf limnische bis brackische Gewässer hin, die jedoch periodisch aufgrund von Überschwemmungsereignissen mit Meerwasser vermischt wurden (Gloy 2000). Zur Zeit der Ablagerung herrschte hier subtropisches Klima (Mohr & Schultka 2000).

Die außergewöhnlich gute Erhaltung der Wirbeltierreste der kohleführenden Lagerstätte Guimarota ist auf die Neutralisierung der bei der Zersetzung von Pflanzenmaterial entstehenden Huminsäuren zurückzuführen (Gloy 2000). Dies geschah durch das Eindringen kalkhaltiger Wässer aus den im Hangenden und Liegenden befindlichen Kalk- und Mergelschichten, ein Vorgang, der auch bei anderen bedeutenden Wirbeltier-Lagerstätten, wie etwa die eozänen Braunkohlen des Geiseltals bei Halle, zu finden ist (Herrmann 1930; Krumbiegel 1959). Die vielen von dort stammenden Einzelzähne der Dryolestida liegen in den unterschiedlichsten Abnutzungsstadien vor, von nahezu ungenutzt ohne jegliche Striation oder Facetten bis hin zu gänzlich herunter geschliffenen Zahnkronen mit großen freigelegten Dentinfeldern. Die Zähne zeigen keine Spuren mechanischer postmortaler Beanspruchung, so dass die bei den Untersuchungen festgestellten Kratzer und Schleifmarken eindeutig der Abnutzung durch den Mastikationsvorgang zugeordnet werden können. Vereinzelt sind Zahnspitzen abgebrochen, doch bei der Mehrzahl sind die Zahnkronen in Takt. Das gleiche gilt für die Kieferfragmente, die teilweise mit Cyanacrylat gehärtet wurden (Drescher 2000), da das Kohlematerial durch Austrocknung sehr brüchig ist.

Insgesamt 128 Einzelzähne (Molaren) und 10 Kieferfragmente von Dryolestiden, die bei den Grabungen in der Grube Guimarota von 1973 bis 1982 unter der Leitung von Prof. Siegfried Henkel und Prof. Bernhard Krebs von der Freien Universität Berlin geborgen wurden, bilden die Grundlage für die Analyse. Die große Anzahl der Molaren in den verschiedensten Abnutzungsstadien bietet erstmalig die Gelegenheit einer breit angelegten Untersuchung dieser Abnutzungsmuster im Hinblick auf eine Interpretation der Funktionsweise der prätribosphenischen Bezahnung. Ein Großteil der in der Grube Guimarota geborgenen Einzelzähne der Dryolestida kann den drei Gattungen *Dryolestes*, *Krebsotherium* und *Henkelotherium* zugeordnet werden. Einzelne Stücke stammen von der Gattung *Guimarotodus*, die sich aufgrund des extrem vergrößerten Metaconids von den anderen Gattungen unterscheiden lässt (Martin 1999). In der vorliegenden Arbeit wurden 28 einzelne Molaren und 6 Kieferfragmente von *Dryolestes leiriensis*, 43 einzelne Molaren und 4 Kieferfragmente von *Krebsotherium lusitanicum* sowie 57 Molaren von *Henkelotherium guimarotae* mit verschiedenen Methoden analysiert. Vergleichend wurden einzelne Exemplare von *Guimarotodus* herangezogen und mit herkömmlichen optischen Methoden (Rasterelektronenmikroskop, Binokular) untersucht (Tab. 01). Das gesamte Dryolestiden-Material der Grube Guimarota ist zurzeit am Steinmann-Institut für Geologie, Mineralogie und Paläontologie der Universität Bonn untergebracht.

Weiterhin wurden Bezahnungen von den Dryolestiden-Gattungen *Amblotherium*, *Dryolestes* und *Laolestes* der Morrison Formation (Como Bluff, Wyoming, USA) aus dem American Museum of Natural History (New York, USA) und dem National Museum of Natural History der Smithsonian Institution (Washington DC, USA) herangezogen. Das Alter von Como Bluff in der Morrison Formation wird mit Ober-Kimmeridgium angegeben (Imlay 1980), die von dort stammenden Funde sind damit etwas jünger als die Funde der Grube Guimarota. Die Gattungen aus der Morrison Formation wurden mit Hilfe von Rasterelektronenmikroskop und Auflichtmikroskopie untersucht. In der folgenden Tabelle sind die Taxa sowohl mit der alten Bezeichnung als auch in Klammern dahinter mit den neuen Bezeichnungen nach der Revision von Martin (1999) angegeben.

Die in dieser Arbeit verwendeten Molaren der Dryolestida sowie die Institutionen, bei denen diese aufbewahrt werden, kann der folgenden Material-Tabelle (Tab. 01) entnommen werden:

**Tabelle 01:** In dieser Arbeit verwendetes Material der Dryolestida.

Taxon	Sammlungsnummer	Bemerkungen	derzeitiger Aufbewahrungsort
<i>Dryolestes leiriensis</i>	Gui Mam 1145 bis Gui Mam 1154	Isolierte obere Molaren	STIPB
<i>Dryolestes leiriensis</i>	Gui Mam 1193 bis Gui Mam 1195	Isolierte oberen Molaren	STIPB
<i>Dryolestes leiriensis</i>	Gui Mam 1155 bis Gui Mam 1164	Isolierte untere Molaren	STIPB
<i>Dryolestes leiriensis</i>	Gui Mam 1196 bis Gui Mam 1198;	Isolierte untere Molaren	STIPB
<i>Dryolestes leiriensis</i>	Gui Mam 1222	Isolierter unterer Molar	STIPB
<i>Dryolestes leiriensis</i>	Gui Mam 1224	Isolierter unterer Molar	STIPB
<i>Dryolestes leiriensis</i>	Gui Mam 51/75	Oberkieferfragment	STIPB
<i>Dryolestes leiriensis</i>	Gui Mam 145/76	Oberkieferfragment	STIPB
<i>Dryolestes leiriensis</i>	Gui Mam 43/77	Oberkieferfragment	STIPB
<i>Dryolestes leiriensis</i>	Gui Mam 130/74	Unterkieferfragment	STIPB
<i>Dryolestes leiriensis</i>	Gui Mam 37/76	Unterkieferfragment	STIPB
<i>Dryolestes leiriensis</i>	Gui Mam 82/79	Unterkieferfragment	STIPB
<i>Dryolestes leiriensis</i>	Gui Mam 131/74	Unterkieferfragment	STIPB
<i>Krebsotherium lusitanicum</i>	Gui Mam 1165 bis Gui Mam 1174	Isolierte obere Molaren	STIPB
<i>Krebsotherium lusitanicum</i>	Gui Mam 1206 bis Gui Mam 1208;	Isolierte obere Molaren	STIPB
<i>Krebsotherium lusitanicum</i>	Gui Mam 1223	Isolierter oberer Molar	STIPB
<i>Krebsotherium lusitanicum</i>	Gui Mam 1175 bis Gui Mam 1190	Isolierter unterer Molar	STIPB
<i>Krebsotherium lusitanicum</i>	Gui Mam 1191 bis 1192	Isolierter unterer Molar	STIPB
<i>Krebsotherium lusitanicum</i>	Gui Mam 1202	Isolierter unterer Molar	STIPB
<i>Krebsotherium lusitanicum</i>	Gui Mam 1209 bis Gui Mam 1217	Isolierter unterer Molar	STIPB
<i>Krebsotherium lusitanicum</i>	Gui Mam 1225	Isolierter unterer Molar	STIPB
<i>Krebsotherium lusitanicum</i>	Gui Mam 82/76	Oberkieferfragment	STIPB
<i>Krebsotherium lusitanicum</i>	Gui Mam 156/75	Unterkieferfragment	STIPB
<i>Krebsotherium lusitanicum</i>	Gui Mam 9/75	Unterkieferfragment	STIPB
<i>Krebsotherium lusitanicum</i>	Gui Mam 22/81	Unterkieferfragment	STIPB
<i>Henkelotherium guimarotae</i>	Gui Mam 1107 bis Gui Mam 1113	Isolierte obere Molaren	STIPB
<i>Henkelotherium guimarotae</i>	Gui Mam 1123 bis Gui Mam 1134	Isolierte obere Molaren	STIPB
<i>Henkelotherium guimarotae</i>	Gui Mam 1203 bis Gui Mam 1205	Isolierte obere Molaren	STIPB

Taxon	Sammlungsnummer	Bemerkungen	derzeitiger Aufbewahrungsort
<i>Henkelotherium guimarotae</i>	Gui Mam 1100 bis Gui Mam 1106	Isolierte untere Molaren	STIPB
<i>Henkelotherium guimarotae</i>	Gui Mam 1114 bis Gui Mam 1122	Isolierte untere Molaren	STIPB
<i>Henkelotherium guimarotae</i>	Gui Mam 1134 bis Gui Mam 1144	Isolierte untere Molaren	STIPB
<i>Henkelotherium guimarotae</i>	Gui Mam 1199 bis Gui Mam 1201	Isolierte untere Molaren	STIPB
<i>Henkelotherium guimarotae</i>	Gui Mam 1218 bis Gui Mam 1221	Isolierte untere Molaren	STIPB
<i>Henkelotherium guimarotae</i>	Gui Mam 1226	Isolierter unterer Molar	STIPB
<i>Henkelotherium guimarotae</i>	Gui Mam 1227	Isolierter unterer Molar	STIPB
<i>Guimarotodus inflatus</i>	Gui Mam 121/75A	Oberkieferfragment	STIPB
<i>Guimarotodus inflatus</i>	Gui Mam 121/75B	Unterkieferfragment	STIPB
<i>Amblotherium gracilis</i>	USNM 2142, USNM 2693	Unterkieferfragment	USNM
<i>Amblotherium debilis</i>	AMNH 101133	Unterkieferfragment	AMNH
<i>Dryolestes priscus</i>	USNM 2722, AMNH 101139	Unterkieferfragment	USNM / AMNH
<i>Kepolestes coloradensis</i> (= <i>Amblotherium</i> *)	USNM 2723	Unterkieferfragment	USNM
<i>Herpetairus arcuatus</i> (= <i>Dryolestes</i> )	USNM 2724	Oberkieferfragment	USNM
<i>Herpetairus humilis</i> (= <i>Dryolestes</i> *)	AMNH 101130	Oberkieferfragment	AMNH
<i>Laolestes eminens</i>	USNM 2732, AMNH 101121, AMNH 101124, AMNH 101125,	Unterkieferfragmente	USNM / AMNH
<i>Melanodon goodrichi</i> (= <i>Laolestes</i> *)	AMNH 101131	Oberkieferfragment	AMNH
<i>Melanodon goodrichi</i> (= <i>Laolestes</i> *)	YPM 13749, YPM 13750	Oberkieferfragmente	YPM
<i>Comotherium richi</i>	AMNH 101132	Oberkieferfragment	AMNH

\*Zuordnung des Taxons nach Revision von Martin (1999)

## 4.2 Tribosphenida

Um die Funktionalität der Molaren der Dryolestida zu verstehen, wurden verschiedene Taxa zum Vergleich herangezogen. Bei der Wahl der Vergleichstaxa spielten verschiedene Kriterien eine Rolle. Zum einen wurden Gruppen gewählt, die noch über das Grundmuster des typischen tribosphenischen Molaren im ursprünglichen Zustand verfügen, aber auch Vertreter, die die tribosphenische Grundform der Molaren bereits leicht abgewandelt haben, und damit fortschrittlicher sind. Zu den Abwandlungen der Grundform, die in der vorliegenden Arbeit als wichtig erachtet wurden, gehört einerseits die Ausbildung eines Hypocons am Oberkiefermolaren, der in das Trigonidbecken hinein okkludiert und durch den Kontakt dort zusätzliche funktionelle Flächen verursacht. Eine andere interessante Abwandlung ist die bei den Tanreks auftretende Reduktion des Talonidbeckens, in welches nicht der Protocon greift, sondern der Paracon. Durch diese Abwandlung nähert sich die Form dieses tribosphenischen Molaren an den prätribosphenischen Zustand an. Die Vergleichstaxa sollten zudem hauptsächlich ein insektivores oder zumindest ein omnivores Nahrungsspektrum aufweisen, wie es für die Dryolestida angenommen wird (Martin 1999; Martin & Krebs 2000). Als Vertreter für insektivore Nahrungspräferenz gingen einzelne Molaren sowie ganze Kiefer von *Talpa europaea* (Talpidae), *Desmana moschata* (Talpidae), *Crocidura russula* (Soricidae) und *Soricella discrepans* (Soricidae) aus der Gruppe der Lipotyphla als Vergleichsmaterial in die Studie ein. Die oberen Molaren von *Crocidura russula* und *Soricella discrepans* zeigen jeweils einen gut entwickelten Hypocon, so dass das Abnutzungsmuster des Trigonidbeckens dieser Taxa ausschlaggebend für deren Auswahl war. Die ursprüngliche tribosphenische Molarenform zeigen der omnivore Vertreter der Metatheria *Amphiperatherium frequens* (Herpetotheriidae) und aber auch *Monodelphis domestica* (Didelphidae), ein Vertreter der modernen Marsupialia. Die Didelphidae sind in vielen klassischen Arbeiten bereits als Standard-Vergleichstaxa genutzt worden (z.B. Crompton & Hiiemäe 1970). Die reduzierte tribosphenische Molarenform, die dem prätribosphenischen Molarenmuster am nächsten kommt, zeigen die zwei Vertreter der Tenrecidae *Tenrec ecaudatus*, *Echinops telfari* und *Setifer setosus* (Afrotheria).

Die Sammlungen und Institutionen aus denen das verwendete Material stammt sowie die spezifischen Sammlungsnummern sind der Material-Tabelle (Tab. 02) auf der folgenden Seite zu entnehmen:

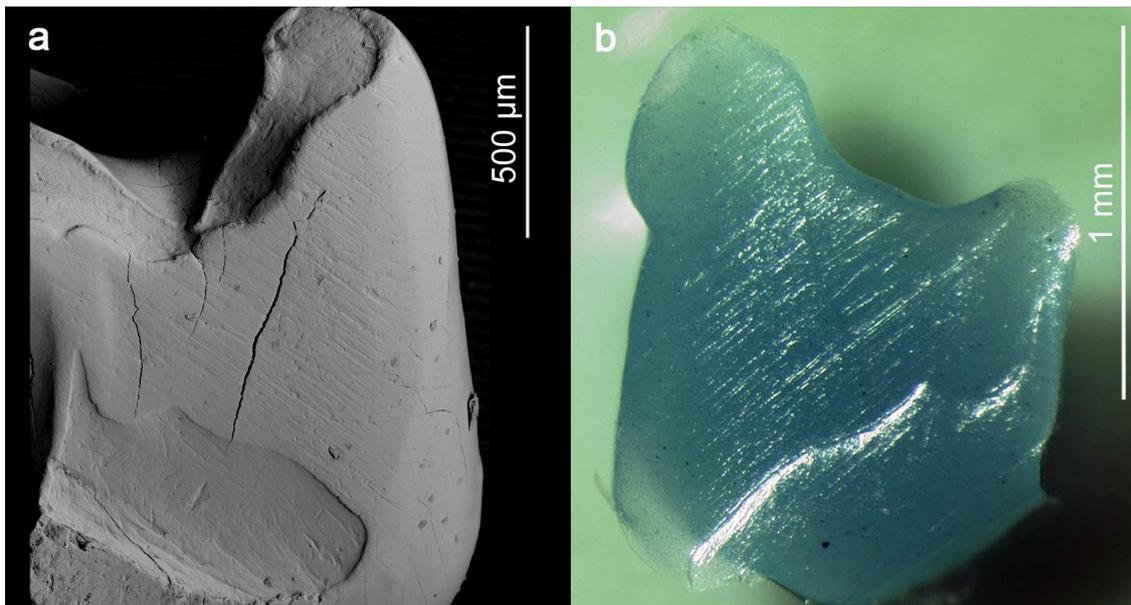
**Tabelle 02:** In dieser Arbeit verwendetes Vergleichsmaterial der Tribosphenida.

Taxon	Sammlungsnummer	Bemerkungen	derzeitiger Aufbewahrungsort
<i>Talpa europaea</i>	M594	Isolierte untere Molaren	STIPB
<i>Talpa europaea</i>	M596	Isolierte untere Molaren	STIPB
<i>Talpa europaea</i>	M1708	Schädel mit ausgefallenen Molaren	
<i>Desmana moschata</i>	ZIN 98367	Schädel mit ausgefallenen Molaren	RAS
<i>Desmana moschata</i>	ZIN 98372	Schädel mit ausgefallenen Molaren	RAS
<i>Crocidura russula</i>	M3821	Kiefer- und Schädelfragmente aus Gewölle, isolierte Molaren	STIPB
<i>Soricella discrepans</i>	SMNS 44727 (B1 bis G1)	Isolierte untere und obere Molaren	SMNS
<i>Amphiperatherium frequens</i>	SMNS 44659 (F1 bis M2)	Isolierte untere und obere Molaren	SMNS
<i>Monodelphis domestica</i>	M7087	Schädel, entnommene Molaren	STIPB
<i>Echinops telfari</i>	ET-93-58	Feuchtpräparat, entfleischter Schädel	UMZC
<i>Tenrec ecaudatus</i>	43123	Schädel	MfN
<i>Tenrec ecaudatus</i>	44578	Schädel	MfN
<i>Tenrec ecaudatus</i>	71579	Schädel	MfN
<i>Tenrec ecaudatus</i>	8189	Schädel	MfN
<i>Setifer setosus</i>	55332	Schädel	SMF
<i>Setifer setosus</i>	55333	Schädel	SMF
<i>Setifer setosus</i>	81977	Schädel	SMF
<i>Setifer setosus</i>	81978	Schädel	SMF

## 5 Methoden

### 5.1 Anfertigung von Abgüssen und Facettenabdrücken

Fossilien und rezente Stücke, von denen Abgüsse angefertigt wurden, sind zunächst mit Wasser und Wattestäbchen gesäubert worden. Bei starker Verschmutzung wurden die Stücke zunächst im Ultraschall-Bad kurz vorgesäubert und anschließend mit Wattestäbchen nachgereinigt. Vor dem Abformen trockneten die Stücke einige Zeit an der Luft. Auf die so vorbereiteten Zähne oder Zahnreihen wurde mit Hilfe einer Dispersionspistole die hochauflösende Zweikomponenten-Abformmasse Provil<sup>®</sup> novo Light regular set (Abformgenauigkeit < 0,1 µm) der Firma Heraeus Kulzer (Hanau, Deutschland) aufgetragen, die sich aufgrund ihrer Beschaffenheit durch Adhäsion in die kleinsten Zwischenräume zieht. Durch die automatische Mischung beider Komponenten in der Pistole kann Blasenbildung innerhalb der Abformmasse weitgehend verhindert werden. Da die Abformmasse silikonbasiert ist, zieht sie sich durch Adhäsion in alle Zahnzwischenräume und bietet so hochpräzise Negativformen der originalen Oberfläche. Die Abformmasse erhärtet innerhalb von zwei Minuten und kann nach der Polymerisation sofort von der Oberfläche abgehoben und weiterverarbeitet werden, was einer schnellen und präzisen Weiterverarbeitung sehr zuträglich ist. Im Falle von sehr kleinen Einzelzähnen und Zahnreihen wurde auf eine zweite stabilisierende Lage verzichtet, um die Stücke nicht zu beschädigen. Diese stabilisierende Lage wird bei größeren Stücken mit Provil<sup>®</sup> novo Putty regular set (Heraeus Kulzer) aufgebaut. Diese Abformmasse besteht ebenfalls aus zwei Komponenten, die jedoch manuell verknetet werden muss. Aus der Negativform wird nach dem Erhärten mit Hilfe von Kunstharz (Epoxydharz) ein Abguss hergestellt. Dazu wird eine noch flüssige Mischung aus RenLam<sup>®</sup> M und dem Härter HY 956 der Firma Huntsman im Verhältnis 100:20 in die Negativform gegeben. Um Blasenbildung weitgehend zu vermeiden, wird die Kunstharzmasse mit Hilfe eines weichen Pinsels in die schlecht erreichbaren Stellen gebracht, und zusätzlich die Form mehrmals für wenige Sekunden auf eine Rüttelplatte gehalten. Anschließend wird das Ganze über Nacht im Trockenofen bei 45°C gehärtet. Am nächsten Tag ist das Kunstharz ausgehärtet und kann aus der Negativform gelöst werden.



**Abb. 09:** a) Original-Zahn von *Dryolestes leiriensis* (Gui Mam 1155) unter dem Rasterelektronenmikroskop. b) Im Vergleich dazu der Abdruck der Facette 1 vom gleichen Exemplar. Man kann die hohe Abbildungsgenauigkeit ( $< 0,1 \mu\text{m}$ ) der Abdruckmasse erkennen. Dunkelgrün zeigt sich hier Provil® novo Light regular set auf dem hellgrünen Sockel aus Provil® novo putty regular set.

Um einzelne Facettenabdrücke zu nehmen, wurde mit Hilfe einer Präpariernadel ein Tropfen von Provil® novo Light regular set (Heraeus Kulzer) auf die betreffende Fläche gegeben. Dieser wurde nach der Verfestigung mit Hilfe der Präpariernadel abgenommen und auf einen noch weichen nicht verfestigten Sockel aus Provil® novo Putty regular set, mit der Rückseite nach unten, überführt (Abb. 09). Die Abbindezeit des Sockels ist etwas länger als für die Abdruckmasse die für die Facette verwendet wurde, so dass der Sockel zum Zeitpunkt der Übertragung des Facettenabdrucks noch nicht verfestigt ist und der Facettenabdruck noch nachjustiert werden kann. Mit Hilfe der Präpariernadel wurde in die noch weiche Sockelmasse die Orientierung sowie Facetten- und Stücknummer übertragen. Aufgrund der hochpräzisen Abbildungsfähigkeit von Provil® novo Light regular set im  $\mu\text{m}$ -Bereich (Abb. 09 b) kann der Abdruck einer Facette unter dem Rasterelektronenmikroskop oder dem Konfokalmikroskop verwendet werden.

## 5.2 Rasterelektronenmikroskopie und Auflichtmikroskopie

Eine klassische Untersuchungsmethode für die Betrachtung von Zahnoberflächen ist die Rasterelektronenmikroskopie (REM), die auch in der vorliegenden Arbeit zur Dokumentation der unterschiedlichen Strukturen auf den Molaren der Dryolestida herangezogen wurde. Gerade für sehr kleine Objekte, wie etwa die hier beschriebenen Einzelzähne der Dryolestida (1 bis 3 mm), bietet sich diese Form der Untersuchung an. Die mit dem Rasterelektronenmikroskop erzeugten Bilder werden durch Rastern des Objektes mit einem Elektronenstrahl erzeugt, der in einem bestimmten Muster über den zu vergrößernden Teil der Objektoberfläche geführt wird. Die Abbildungen der Objektoberflächen weisen eine sehr hohe Tiefenschärfe auf, die für eine gute Dokumentation der feinen Striae auf der Schmelzoberfläche oder auch der kleinen Facetten notwendig ist, und mit dem Binokular nicht erreicht werden kann. Die zu Objekte werden für die Untersuchung im REM zunächst mit einer elektrisch leitenden Schicht beschichtet, nachdem sie mit einem speziellen Kleber (Leit-C, Plano GmbH, Marburg, Deutschland) auf einem Objektträger fixiert wurden. Zur Bedampfung wurde ein Cressington Sputter Coater 108 auto verwendet, der in einer Argonatmosphäre von 0,1 mbar unter einem Sputterstrom von 30 mA eine dünne Goldschicht auf die Objekte aufträgt. Das Gerät arbeitet bei einer Spannung von 450-650 V. Der Besputterungsprozess wurde nach Standardeinstellungen für jeweils 180 Sekunden pro Objekt durchgeführt. Die so vorbereiteten Objekte wurden mit dem Camscan MV 2300 Rasterelektronenmikroskop (Tescan, Dortmund, Deutschland) des Steinmann-Instituts untersucht. Das Gerät produziert 256 Grauwerte bei einer Energie von 20kV.

Zusätzlich wurde mit Auflichtmikroskopie gearbeitet, um die Facetten der Oberflächen ohne vorherige Bedampfung zu erfassen. Ein Vorteil der Auflichtmikroskopie ist, dass Schliffacetten auf Molaren unter dem Auflicht reflektieren (Abb. 06 b, c). Zur Befundaufnahme von Strukturen wurde ein Binokularmikroskop Discovery V12 (Zeiss, Jena, Deutschland) verwendet. Die Strukturen wurden mit Hilfe eines Binokulars Leica MZ16 (Leica, Solms, Deutschland) mit einer Digital-Kamera JVC KY-F70B (JVC, Niederlassung Friedberg, Deutschland) aufgenommen, das in der Lage ist, z-Stapel zu erzeugen zur Erhöhung der Tiefenschärfe. Dabei werden mehrere Aufnahmen bei verschiedener Fokushöhe miteinander verrechnet (Software Diskus, Königswinter, Deutschland).

### 5.3 Computertomographie

Drei verschiedene Systeme wurden zur Erstellung der CT-Daten genutzt. Die ersten Scans stammen vom Max-Planck-Institut für evolutionäre Anthropologie Leipzig. Mit dem dort vorhandenen SkyScan 1172 Desktop Mikro-CT (SkyScan, Kontich, Belgien) wurden Scans von Einzelzähnen sowie Kieferfragmenten erstellt. Einzelzähne wurden in mehreren Lagen in einem schmalen Plexiglasröllchen (8 cm x 2 cm x 2 cm) gleichzeitig gescannt. Durch Schaumstoffschichten wurde jede Lage von der folgenden getrennt. Eine Lage enthielt je nach Größe der einzelnen Zähne mindestens vier bis höchstens 19 Stücke. Durch diesen Aufbau konnte eine sehr hohe Anzahl von Zähnen mit einer Auflösung von 5,9  $\mu\text{m}$  bis 7,9  $\mu\text{m}$  gescannt werden. Während des Scanvorgangs wird die Probe um 360° um die eigene Achse gedreht und von allen Seiten von Röntgenstrahlen durchstrahlt. Die produzierten Voxel dieses Systems sind isotrop, also in alle Richtungen gleich lang. Gescannt wurde durchgehend mit einer elektrischen Spannung von 100 kV bei einer Stromstärke von 100  $\mu\text{A}$ .

Innerhalb des Projekts EC-440 („Analysis of the chewing cycle in Mesozoic Mammals“) der European Synchrotron Radiation Facility (ESRF, Grenoble, Frankreich) konnten mehrere Dryolestiden-Molaren in verschiedenen Abnutzungsstadien mit Synchrotron-Microtomographie gescannt werden. Die Synchrotron-Technologie zeichnet sich durch monochromatische Röntgenstrahlen aus, die einen sehr enggebündelten Röntgenstrahl ermöglichen. Bei den konventionellen Röntgenquellen sind die Strahlen in der Regel polychromatisch, was oft zu sogenannten „beam hardening“ Artefakten (Brooks & Di Chiro 1976) auf den rekonstruierten Schnitten führen kann. Der Grund für diese Artefakte sind die verschiedenen Absorptionsraten für Röntgenstrahlen, die die unterschiedlichen Materialien eines Stückes (z.B. Schmelz und Dentin, oder Sediment und Knochen) in Abhängigkeit ihrer jeweiligen Dichten aufweisen (Brooks & Di Chiro 1976; Grine 1991; Salvo et al. 2003). Da die niedrigen Energien eines Röntgenstrahls vom zu scannenden Objekt tendenziell stärker absorbiert werden als die hohen Energien, wird der harte Teil des Röntgenspektrums des zu übertragenen Strahls dominanter, was auf den rekonstruierten Schnitten eine täuschende Steigerung des linearen Absorptionskoeffizienten zur Folge hat (Tafforeau et al. 2006). Diese Artefakte äußern sich durch aufgehellte und unscharfe Objektränder oder durch Verschleierung bestimmter Strukturen aufgrund von hellen Ringbildungen, die sich durch den gesamten Bildstapel ziehen und zu Missinterpretationen und Messfehlern führen können (Grine 1991). Solche Artefakte können bei einem Scan mit monochromatischen

Röntgenstrahlen, wie sie am Synchrotron produziert werden, ausgeschlossen werden. Durch den stark gebündelten Strahl, der zusätzlich mit sehr hoher Intensität auf das Objekt trifft, wird der „beam hardening“ Effekt verhindert und eine akkuratere Zuordnung der Absorptionsinformation zum jeweiligen Material und seiner Dichte erreicht. Es entsteht eine sehr scharfe Abbildung des Objektes mit hoher Kontrast- und Ortsauflösung im rekonstruierten Bilderstapel. Die fossilen Einzelzähne wurden auf der Beamline ID19 mit einer Auflösung von 2,75  $\mu\text{m}$  Voxelgröße und 2,07  $\mu\text{m}$  Voxelgröße gescannt, unter der Verwendung von einem monochromatischen Röntgenstrahl mit einer Energie von 25 keV (Kiloelektronenvolt) und mäßigem Phasenkontrast.

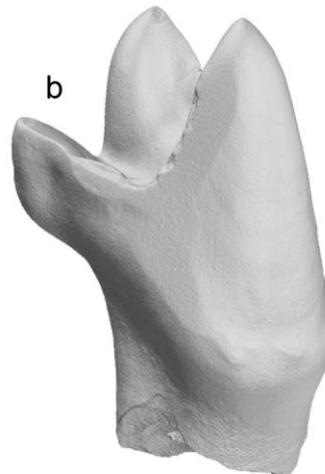
Seit Mai 2009 besitzt das Steinmann-Institut der Universität Bonn ein eigenes Micro-CT der Firma GE Measurement & Control Solutions aus der Produktlinie Phoenix|x-ray, Modell v|tomelx s 240, mit dem weitere Einzelzähne der Dryolestida und verschiedene rezente sowie fossile Tribosphenida-Bezahlungen für die vergleichenden Untersuchungen gescannt wurden. Das Gerät produziert Bilder von 1024x1024 Pixel, und die das Volumen aufbauenden Voxel sind isotrop. Die Größe eines Voxels hängt von der Größe des gescannten Stückes ab. Im Falle der Einzelzähne konnte eine Auflösung zwischen 3  $\mu\text{m}$  und 6  $\mu\text{m}$  erzielt werden, abhängig von der jeweiligen Größe eines Zahns. Ganze Kiefer wurden in Teilen zu 12  $\mu\text{m}$  gescannt und später zusammengesetzt. Die elektrische Spannung variierte beim Scannen je nach dem Erhaltungszustand des Objektes von 85 kV bis 150 kV. Die jeweilige Stromstärke lag ebenfalls abhängig vom Objektzustand zwischen 60  $\mu\text{A}$  und 120  $\mu\text{A}$ .

Die Objekte wurden in den drei Systemen schrittweise rotiert und die Aufnahmen per Rückprojektionsalgorithmus (weitverbreitet bei der CT-Technologie ist hier der Feldkamp-Algorithmus (Feldkamp et al. 1984)) mit der jeweiligen zum System gehörenden CT-Rekonstruktionssoftware zu Schichten zusammengesetzt. Aus diesen Schichten wird anschließend das räumliche Objekt mit Hilfe der im folgenden Kapitel 5.4 beschriebenen Software zusammengesetzt (<http://www.volumegraphics.com/download-center/glossar.htm>).

## 5.4 3D-Oberflächen-Generierung

Die von den unterschiedlichen CT-Geräten erstellten Volumendaten sind die Basis für virtuelle Polygonmodelle, die anschließend mit Hilfe von Inspektionssoftware vermessen werden können (die verwendete Inspektionssoftware wird unter Punkt 5.5 aufgeführt). Die Rohdaten, die von dem jeweiligen Gerät generiert werden, sind zunächst ein reines Spektrum an Grauwerten, die die unterschiedlichen Dichten des gescannten Materials darstellen. Diese Grauwerte werden in dreidimensionale Voxel übersetzt, die Informationen über die Auflösung des Scans enthalten und damit auch die Schnittdicke festlegen. Anhand dieser Grauwerte kann mit Hilfe eines gewählten Schwellenwertes das jeweilige Material ausgewählt und als Oberfläche dargestellt werden. Diese Oberflächen sind zunächst noch sogenannte „Isosurfaces“, Punktwolken aus den Grauwerten mit gleicher Dichte. Diese Volumendateien sind im Allgemeinen sehr groß und ihre Übertragbarkeit auf andere Computersysteme dadurch umständlich. Durch die Reduktion der Volumendaten auf reine Polygonoberflächeninformationen in Form von Stl- oder Ply-Formaten werden die Dateien signifikant kleiner als die Volumendateien. Sie sind somit leichter auf andere Computersysteme zu übertragen und mit zusätzlicher Software, je nach Fragestellung, gut zu bearbeiten (<http://volumegraphics.com/download-center/glossar.htm>). Diese Polygone werden basierend auf den „Isosurface“-Modellen generiert, indem entlang der „Isosurface“-Oberfläche ein Netz aus Dreiecken gelegt wird, die jeweils über Vertices (Knotenpunkte zwischen den Dreieckspitzen) oder entlang ihrer Kanten miteinander verbunden sind. Dieses Netz wird mit Hilfe eines Oberflächen-Extraktions-Algorithmus anhand der ursprünglichen „Isosurface“-Oberfläche berechnet. Es wird nicht, wie beispielsweise im Falle von internen Strukturen durch Segmentierung, also manueller Markierung der Strukturen auf jedem Schnitt und anschließender Interpolation dieser Markierung, erstellt. Zur Erstellung der 3D-Oberflächen wurden VG Studio Max (Version 2.1, Volume Graphics, Heidelberg, Deutschland) und Avizo<sup>®</sup> (Version 6.0, Mercury Computer Systems Inc., Berlin, Deutschland) verwendet.

Bei der Extraktion der Polygonoberfläche spielt die Auflösung der Volumendatei eine wesentliche Rolle. Je höher die Auflösung, desto kleiner die Dreiecke, die bei der Extraktion erstellt werden, und damit desto höher aufgelöst die 3D-Oberfläche. Damit vergrößert sich wiederum die Stl- oder Ply-Datei. Die Größe dieser Dateien ist ausschlaggebend für die Handhabung in der Inspektionssoftware, da diese Oberflächen allein für die Darstellung viel



**Abb. 10:** a) Linker unterer Molar von *Krebsotherium lusitanicum* (Gui Mam 1209) mit Schliffacetate auf der mesialen Seite.  
b) 3D-Oberfläche des gleichen Exemplars erstellt aus CT-Daten des Micro-CTs Phoenix|x-ray, Modell v|tome|x s 240.

Arbeitspeicher benötigen. Oftmals limitiert auch das Programm selbst die Größe der Daten, die geladen werden können. Zum Beispiel darf eine 3D-Modell-Datei im Falle des „Occlusal Fingerprint Analysers“ (OFA) bei einem 2 Gigabyte RAM-System nicht die Größe von zwei Millionen Dreiecken überschreiten, damit das Programm fehlerfrei arbeiten kann. Bei den durch monochromatische Röntgenstrahlen erstellten hoch aufgelösten Synchrotron-Scans ist dies besonders problematisch, da eine Oberfläche schnell zwei Millionen Dreiecke überschreiten kann. Auf den extrem hoch aufgelösten Oberflächen kann man die Striationen auf dem Modell sehen und vermessen, allerdings sind sie für eine Bearbeitung mit dem OFA zu groß, so dass die Anzahl der Dreiecke erst reduziert werden muss. Dieses geht mit dem Verlust von Strukturen auf den virtuellen Oberflächen einher, da diese bei der Reduktion einfach gerundet werden. Dieses ist jedoch für die Verwendung im OFA tolerierbar. Eine Reduktion kann mit Hilfe der eben genannten Programme oder dem im folgenden Kapitel aufgeführten Programm Polyworks<sup>®</sup> vorgenommen werden.

## 5.5 Software für Messungen und Analyse der 3D-Oberflächen

Die mit Hilfe von VG Studio Max und Avizo<sup>®</sup> produzierten Polygonmodelle wurden mit unterschiedlicher Inspektionssoftware weiter bearbeitet. Geometrie und Topographie der Molaren wurde mit Hilfe von Polyworks<sup>®</sup> (Version 11.05, InnovMetric Software Inc., Quebec, Kanada) editiert und vermessen. Diese Software wurde für die industrielle Anwendung entwickelt und verfügt über unterschiedlichste Funktionen, mit denen Polygonmodelle bearbeitet werden können. So konnten mit Hilfe dieser Software beispielsweise die Schliffacetten der Molaren nach dem Farbcode von Crompton (1971) eingefärbt werden und die Entwicklung dieser Facetten über die unterschiedlichen Abnutzungsstufen hinweg analysiert werden. Dazu werden sowohl die Größen dieser Facetten als auch der Einfallswinkel der Flächen, auf denen diese Facetten liegen, aufgenommen. Zusätzlich verfügt Polyworks<sup>®</sup> über die Möglichkeit, die verschiedenen Höhen eines Polygonmodells zu einem Referenzelement in unterschiedlichen Farben anzugeben und dieses in Form von Falschfarben und Isolinien wiederzugeben, so dass topographische Unterschiede dargestellt werden können. Als Zusatz wurde in der vorliegenden Arbeit in der Zusammenarbeit mit Peter Göddertz (Steinmann-Institut für Geologie, Mineralogie und Paläontologie, Universität Bonn) auf den Grundlagen von Lazzari et al. (2008; 2008) die Software SlopemapCreator geschrieben, die auf den topographischen Modellen anhand der Isolinien die Steilheit der Topographie farblich kennzeichnen kann. Der SlopemapCreator (Version 1.0, Steinmann-Institut, Abteilung Paläontologie, Universität Bonn, Deutschland) erstellt anhand von 2D-Isolinienkarten farbige Karten, indem der Breite eines Abstands zwischen zwei Isolinien eine bestimmte Farbe zugeordnet wird. Die Zuordnung ist wie folgt: sehr enge Abstände werden rot eingefärbt, mittlere Abstände gelb und sehr weite Abstände grün, das heißt steile Flächen erscheinen in der Karte in Rot, flache Bereiche in Grün und dazwischenliegende in Gelb. Auf diese Weise kann schnell ein visueller Eindruck der Gestaltung der Oberfläche erlangt werden. Um den SlopemapCreator vergleichend anwenden zu können, müssen Isolinienkarten der jeweiligen Molaren erstellt werden. Dazu müssen die Polygonmodelle der Molaren mit Hilfe von Polyworks<sup>®</sup> IMedit zunächst auf die gleiche Größe skaliert werden. Für jedes Modell wird die Größe nach der Formel aus Kapitel „Topographische Reliefanalyse“ (Seite 82) neu berechnet. Anschließend wird an einer vergleichbaren Stelle eine Referenzebene verankert (vorzugsweise der Krone-Wurzel-Übergang). Mit Bezug zu dieser Referenzebene können mit Hilfe von Polyworks<sup>®</sup> IMinspect

parallele Schnitte durch die Modelle gelegt werden, die einen definierten Abstand haben. Dieser wird bei allen skalierten Modellen immer gleich gewählt. Die Projektion dieser Schnitte auf die Referenzebene ergeben die Isolinienkarten, von denen ein Snapshot als Grundlage für den „SlopedmapCreator“ dient.

Die eigens in der Forschergruppe 771 entwickelte Software „Occlusal Fingerprint Analyser“ - OFA (verschiedene Versionen, ZiFiLo IT Ltd. & Co. KG, Ober-Ramstadt, Deutschland) gibt die Möglichkeit, virtuelle Modelle von Einzelzähnen oder Zahnreihen in Okklusion zu bringen und die Kollisionen von Unterkiefer und Oberkiefer zu detektieren. Dem Unterkiefer wird bei der Simulation die aktive Rolle zugewiesen, indem dieser gegen den passiven Oberkiefer verschoben wird. Die Kollisionen werden in Form von farbigen Flächen pro Zeitschritt der Bewegung angegeben, während sich der Unterkiefer entlang eines vorgegebenen potenziellen Pfades bewegt. Dieser Pfad wird aus Voruntersuchungen (Topographie, Striae etc.) zunächst angenommen und kann mit Hilfe der Orientierung am Koordinatensystem der Szene in den OFA eingegeben werden. Die Vorgaben für den Bewegungspfad können anschließend durch den virtuellen Verschiebung von Unterkiefer zu Oberkiefer getestet werden. Die Besonderheit bei der Art der Simulation des Mastikationsvorgangs mit dem OFA ist, dass im Verlauf des Berechnungsprozesses der aktive Unterkiefer nicht starr dem vorgegebenen angenommenen Pfad folgt, sondern dass bei eventuellen Unwegsamkeiten das Programm eine Umgehungsmöglichkeit berechnet. So werden Richtungswechsel im Bewegungsablauf oder auch mögliche Unwegsamkeiten von Zahnstrukturen, wie etwa Höcker oder Kanten, sichtbar, die bei herkömmlicher Manipulation mit beispielsweise physischen Modellen nicht offensichtlich wären. Die physische Manipulation von Kiefern oder Modellen verhindert zudem die Sichtbarkeit der in Kontakt tretenden Flächen, was zu Fehlinterpretationen führen kann. Die Simulation des Mastikationsvorgangs mit dem OFA ist unabhängig von der Größe der zu untersuchenden Molaren (Zoom-Funktion). Zusätzlich können Polygone durchscheinend dargestellt werden, was den Blick auf die kollidierenden Areale der Okklusionsflächen während der Mastikationsbewegung frei gibt. Trifft ein Polygonmodell auf das zweite und kommt es zu einer Ablenkung aufgrund von Unwegsamkeiten, berechnet das Programm alle Möglichkeiten eines Ausweichmanövers. Dann veranlasst das Programm ein Ausweichen des aktiven Polygonmodells auf einen Pfad, der möglichst nah am vorgegebenen Pfad orientiert ist. Der neuberechnete Pfad kann von dem vorgegebenen Pfad deutlich abweichen. Der OFA bietet die Möglichkeit den neuberechneten Pfad separat auszugeben, so dass die Abweichung von dem vorgegebenen angenommenen Pfad interpretiert werden kann. Zusätzlich lassen sich die

Areale der funktionellen Kontaktflächen erfassen sowie deren Entwicklung über den Bewegungsablauf hinweg. Die Informationen zu jeder Kontaktfläche werden pro Zeitschritt des Bewegungsablaufs aufgenommen und lassen sich zur Auswertung in Tabellenform exportieren. Unterschiede können auf diese Weise nach der Auswertung in Diagrammform aufgezeigt und interpretiert werden.

## 5.6 Mikrotexturanalyse

Seit einigen Jahren werden industriell eingesetzte Verfahren der Materialforschung für die Analyse von Zahnoberflächen angewandt (Ungar et al. 2003; Scott et al. 2005; Kaiser & Brinkmann 2006; Schulz et al. 2010). Das konfokale Mikroskop hat sich hierbei zu einem etablierten Forschungsgerät entwickelt, das die geometrische Vermessung einer Oberfläche mit Hilfe eines beugungsbegrenzten Lichtflecks vornimmt, der die Oberfläche Punkt für Punkt abastert und nicht die gesamte Fläche beleuchtet. Im Unterschied zur konventionellen Mikroskopie ist die Abbildungsqualität eines Objektes bei der konfokalen Mikroskopie nicht ausschließlich von der Optik abhängig, sondern wird auch durch die konfokale Blende und die Digitalisierung der Objektinformation beeinflusst. Mit dem konfokalen System wird eine Probe punktweise bestrahlt, und die dabei entstehenden physikalischen Wechselwirkungen (z.B. Fluoreszenz), die auf der Objektstelle hervorgerufen werden, werden als zusätzliche Informationen gemessen. Bei diesem Verfahren fällt der fokussierte Lichtstrahl von der Objektoberfläche direkt zurück durch eine Lochblende im Strahlengang des Lichts und die Lichtintensität des reflektierten Lichts kann durch dasselbe Objektiv detektiert werden. Lichtstrahlen, die von außerhalb der Schärfenebene kommen, werden durch die zwischengeschaltete Lochblende blockiert, und es wird so eine größere Bildgenauigkeit erreicht. Durch diesen Aufbau verringert sich die Schärfentiefe erheblich, wodurch wiederum die Auflösung entlang der optischen Achse (z-Richtung) steigt. Durch den symmetrischen Aufbau des Objektiv-Blenden-Systems sind zwei Blenden und der Punkt des Objekts, der von dem Lichtstrahl abgetastet wird, in der Brennebene der Linsen (konfokal). Zusätzlich sorgt die pixelweise Detektion der Lichtintensität des einzeln angestrahlten Punktes der Oberfläche und die Digitalisierung der Objektinformation in Form von hochauflösenden Bilddaten für eine optimale Ausgabe der Daten. Konfokal-Mikroskope erlauben durch die hohe axiale Auflösung die Aufnahme von mehreren Bildern in verschiedenen Schärfenebenen, aus denen dann ein scharfes, dreidimensionales Bild der Oberfläche erzeugt werden kann.

Das in der vorliegenden Arbeit verwendete Konfokalmikroskop *µsurf Custom* (Nanofocus AG, Oberhausen, Deutschland) steht am Biozentrum Grindel des Zoologischen Museums der Universität Hamburg. Die Auflösung, mit der die Oberfläche abgetastet wird, beträgt in x- und y-Richtung 0,16 µm und in z-Richtung 0,06 µm. Es werden visuelle Daten gewonnen mit einer Bildauflösung von 160 x 160 µm, die zusätzlich nach Vorzugsrichtung und Isotropie der

gescannten Fläche an einem Messpunkt ausgewertet werden. Die Datenaufnahme erfolgte in Kooperation mit Dr. Ellen Schulz.

## 6 Abnutzungsmuster der Molaren der Dryolestida

### 6.1 Abnutzungsstadien für Molaren der Dryolestida

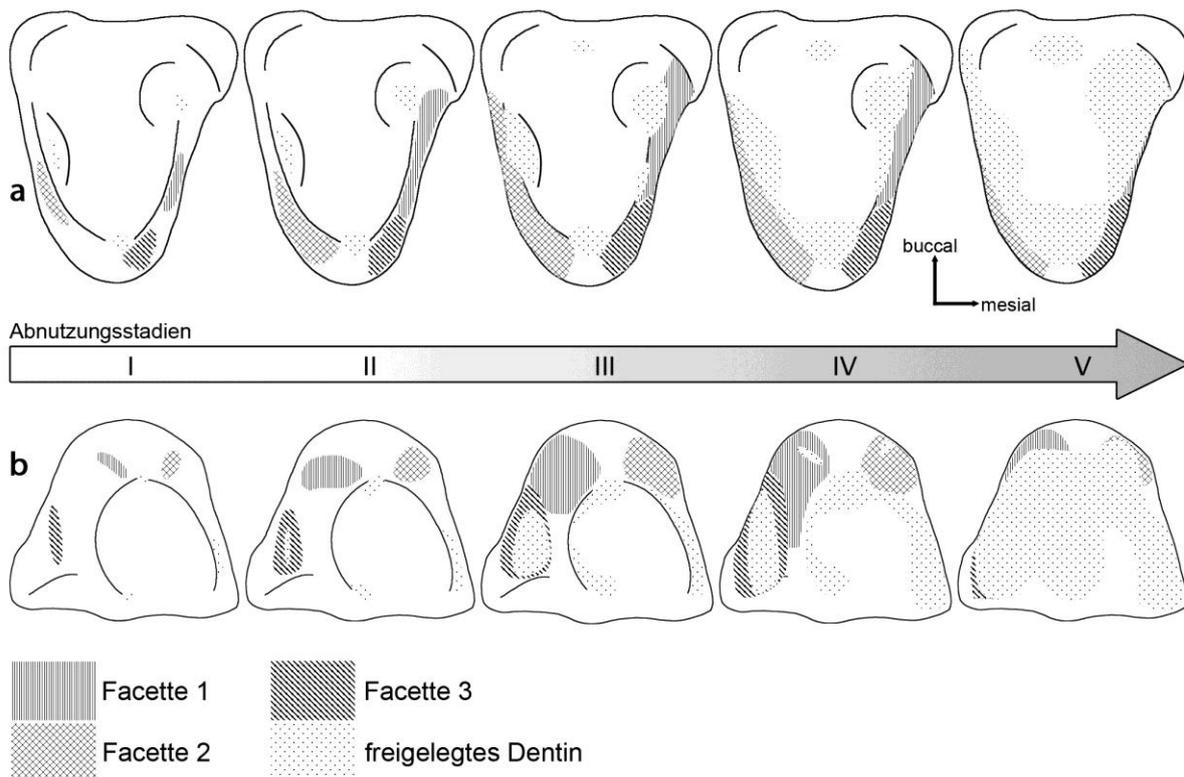
Die hier vorliegende Arbeit fußt hauptsächlich auf Untersuchungen an Einzelzähnen. Vorliegende Kieferfragmente von sowohl Ober- als auch Unterkiefer wurden unterstützend hinzugezogen, um Zahnpositionen grob zu lokalisieren und Zusammenhänge zwischen Strukturen zu erkennen. Aufgrund der sehr ähnlichen Form der Molaren in jeder Position der Zahnreihe ist eine exakte Zuordnung der Einzelzähne nicht möglich. Die genaue Betrachtung der Abrasions- und Attritionsmuster erlaubt jedoch eine näherungsweise Zuordnung der Positionen. Aufgrund der sequenziellen Eruption der Molaren von anterior nach posterior (Martin 1997) zeigen die vorderen Molaren innerhalb einer Zahnreihe deutlich stärkere Abnutzungsspuren als die hinteren. Molaren der hinteren Positionen sind kleiner und morphologisch vereinfacht, wodurch hier eine präzise Okklusion vermutlich verhindert wird. Dieses äußert sich in abweichenden Abnutzungsmustern. So zeigen die hintersten Molaren im Unterkiefer oft stark abgenutzte Trigonide mit stark abgeflachten Hauptspitzen in Kombination zu kaum eingeschliffenen Hypoflexidstrukturen.

Um die Entwicklung der Abnutzungsstrukturen der Bezahnung der Dryolestida im Laufe der Abnutzung darstellen zu können, wurde der Zustand der Einzelzähne in Stadien unterschieden (Schultz & Martin 2011). Für die Einteilung und die Beschreibung der Charakteristika der einzelnen Abnutzungsstadien wurden im Falle von unteren Molaren diejenigen herangezogen, die zwischen Trigonid und Talonid einen vergleichbaren Zustand der Abnutzung zeigen. Einige der untersuchten Molaren zeigen ein stärker abgenutztes Trigonid als das Talonid und umgekehrt. Ihre Einordnung in eine Kategorie der festgelegten Abnutzungsstadien ist damit nicht eindeutig. Bei den oberen Molaren wurde ebenfalls auf eine möglichst ähnlich starke Abnutzung von „primärem Trigon“ und Parastyl geachtet. Der Vergleich mit intakten Zahnreihen zeigt, dass sich Einzelzähne mit diesen Eigenschaften - gleicher Grad der Abnutzung zwischen Trigonid und Talonid bzw. „primärem Trigon“ und Parastyl - in vorderen bis mittleren Positionen befinden, also m1/M1 und m5/M5. Ein Schema der Charakteristika der Abnutzungsstadien zeigt Abb. 11.

**Stadium I:**

In diesem Stadium zeigen die oberen wie auch die unteren Molaren nahezu keine Usur und nur vereinzelt Abnutzungsstrukturen auf den Oberflächen. Auf der mesialen und distalen Flanke der oberen Molaren zeigen sich dorsal von der Metacrista und auch der Paracrista keine oder nur sehr leichte Striationen auf der Schmelzoberfläche. Beide Scherkanten sind intakt und noch ganz mit Schmelz bedeckt. Die Usurfacetten, die in späteren Stadien auf den nahezu vertikalen Flanken und auf der zusätzlichen Scherfläche dorsolingual vom Parastyl entstehen, sind noch nicht vorhanden oder nur in Form der wenigen Striationen angedeutet. Sie lassen sich somit noch nicht deutlich vom umgebenden Schmelz abgrenzen. Die zusätzliche Scherfläche des Parastyls, die mesial vom primären Trigonbecken angelegt ist, zeigt keine oder nur sehr geringe Abnutzungsspuren, wie etwa vereinzelte Striationen. Die drei Hauptspitzen Paracon, Metacon und Stylocon zeigen noch keine oder nur sehr gering abgeflachte Spitzen („apical wear“), jedoch ist ein Durchbruch zum Dentin noch nicht erkennbar.

Untere Molaren dieses Stadiums zeigen keine oder nur sehr wenige Striationen auf den



**Abb. 11:** Schematische Darstellung der Abnutzungsstadien I-V. a) Obere Molaren mit zunehmender Abnutzung. Gekennzeichnet sind neben den Facetten 1, 2 und 3 auch die freigelegten Dentinfelder. b) Untere Molaren mit den Positionen der entsprechenden Facetten 1, 2 und 3. Auch hier sind die Dentinfelder gekennzeichnet. Modifiziert nach Schultz & Martin (2011).

nahezu vertikalen Schmelzflächen ventral der beiden Scherkanten Protocristid und Paracristid. Auf diesen Flächen und in der Rinne der Hypoflexidstruktur sind Usurfacetten noch nicht vorhanden oder durch die wenigen Striationen nur leicht angedeutet. Eine deutliche Abgrenzung der Facetten zum umgebenden Schmelz ist jedoch nicht entwickelt. Die drei Hauptspitzen Protoconid, Paraconid und Metaconid zeigen keine oder nur geringe Abflachung der Spitzen und keinen Durchbruch zum darunter liegenden Dentin. Die beiden Scherkanten Protocristid und Paracristid sind intakt und in ganzer Länge mit Schmelz bedeckt. Sie zeigen ebenfalls keinerlei Freilegung des Dentins.

### **Stadium II:**

Oberkiefermolaren zeigen in diesem Stadium deutliche Striationen auf den Flächen dorsal von Paracrista und Metacrista. Die Striationen befinden sich auf deutlich abgesetzten Usurfacetten, bei denen der glattpolierte Bereich scharf vom umgebenden Schmelz getrennt ist. Die dorsolingual vom Parastyl liegende Scherfläche zeigt Nutzungsspuren in Form von zahlreichen Striationen, zusätzlich kann hier teilweise Dentin freigelegt sein. Die drei Hauptspitzen Paracon, Metacon und Stylocon zeigen abgeflachte Zahnschmelzspitzen mit mäßig freigelegtem Dentin. Zwischen Schmelzkante und Dentin ist deutlich eine Stufe zu erkennen, da das Dentin ausgekolkt ist. Entlang der Scherkanten Paracrista und Metacrista ist die Schmelzbedeckung auf ganzer Länge angeschliffen mit mäßiger Freilegung des Dentins. An einigen oberen Molaren dieses Stadiums erstreckt sich das freigelegte Dentin an den Scherkanten nicht über die gesamte bucco-linguale Länge, sondern ist durch noch vereinzelt stehen gebliebene Schmelzüberdeckungen oder Schmelzstege unterbrochen.

Untere Molaren im Stadium II zeigen deutliche Striationen auf den nahezu vertikalen Schmelzflächen ventral der beiden Scherkanten Protocristid und Paracristid. Diese Striationen sind auf die Usurfacetten 1 und 2 begrenzt, die sich aufgrund des deutlichen Einschleifens in Form von Licht reflektierenden Flächen vom umgebenden Schmelz absetzen. Die Rinne der Hypoflexidstruktur zeigt Abnutzungsspuren in Form von deutlichen Striationen und Ausdünnung der Schmelzbedeckung. Sogar erste Freilegung des Dentins in der Rinne ist möglich, jedoch nie entlang der gesamten Struktur. Facetten 1 und 3 können in diesem Stadium bereits fusioniert vorliegen. Die Spitzen von Protoconid und Metaconid sind sichtlich abgeflacht und das Dentin ist an diesen Stellen mäßig freigelegt. Es erscheint ausgekolkt und liegt etwas tiefer als der umgebende Schmelzrand. Am Paraconid ist deutlich mehr Dentin freigelegt als an den anderen beiden Spitzen. Das Dentinfeld kann sich hier nahezu entlang der gesamten bucco-lingualen Länge des Paracristids erstrecken, jedoch ist es bei zahlreichen

unteren Molaren dieses Stadiums nur auf dem lingualen Teil der Scherkante vorhanden. Der buccale Teil dieser Kante, die zum Protoconid führt, kann noch vollkommen mit Schmelz bedeckt sein. Das freigelegte Dentin erscheint hier auf der mesialen Seite nicht ausgekolkt, sondern schließt auf gleicher Höhe mit dem Schmelz ab.

### **Stadium III:**

Die Usurfacetten auf den mesialen und distalen Flanken der oberen Molaren dorsal der beiden Scherkanten Paracrista und Metacrista sind in diesem Abnutzungsstadium bereits deutlich eingeschliffen und zeigen Striationen. Die Facetten sind im Vergleich zu denen des vorherigen Stadiums größer, und die benachbarten Facetten 1 und 3 vereinigen sich zu einer einzigen Fläche. Die Scherfläche, die dorso-lingual vom Parastyl gelegen ist, zeigt deutliche Abnutzung. Auf der gesamten Fläche ist das Dentin freigelegt und zeigt Striationen auf dem Dentin. Entlang der beiden Scherkanten Paracrista und Metacrista ist Dentin auf der gesamten bucco-lingualen Länge freigelegt. Zwischen Paracon und Metacon sowie zwischen Paracon und Stylocon kann ein Schmelzsteg auf der Metacrista, beziehungsweise auf der Paracrista, erhalten sein, so dass in diesem Stadium die freigelegten Dentinfelder der drei Hauptspitzen noch separiert vorliegen.

Auch bei den unteren Molaren sind die Usurfacetten deutlich eingeschliffen und weisen starke Striationen auf. Zusätzlich sind sie im Vergleich zu den Facetten des Stadiums II größer. Facette 1, die ventral vom Protocristid auf der distalen Flanke des Trigonids liegt, geht in Facette 3 über, welche in der nach buccal abfallenden Rinne der Hypoflexidstruktur lokalisiert ist. Als Resultat des fortschreitenden Einschleifens der Facette 3 ist innerhalb der Rinne auf der gesamten Länge Dentin freigelegt, und nahezu die gesamte Schmelzbedeckung ist abgetragen. Auf der freigelegten Dentinoberfläche sind deutliche Striationen zu erkennen. Die freigelegten Dentinflächen der abgeflachten Zahnschmelzspitzen von Protoconid und Metaconid, die aufgrund von „apical wear“ entstanden sind, zeigen sich in diesem Stadium größer und ziehen sich jeweils von beiden Seiten, also vom Protoconid nach lingual und vom Metaconid nach buccal, entlang der Scherkante des Protocristids. Das Dentin erscheint entlang der Kante ausgekolkt und liegt etwas tiefer als der umgebende Schmelzrand. Beide Dentinfelder sind in diesem Stadium noch durch einen schmalen Schmelzsteg, der in der v-förmigen Vertiefung des Protocristids stehen geblieben ist, voneinander getrennt. Vom Paraconid aus zieht sich das ausgeweitete Dentinfeld, welches nun auch auf den buccalen Teil dieser Scherkante übergreift, entlang des nahezu gesamten Paracristids und kippt nach mesial ab. Eine Verbindung zum freigelegten Dentin des Protoconids besteht in diesem Stadium noch nicht,

da auf der mesialen Seite des Dentinfeldes des Protoconids noch ein Schmelzsteg verbleibt, der beide Flächen trennt.

#### **Stadium IV:**

Obere Molaren dieses Stadiums zeigen deutliche Striationen auf den nach mesial und distal weisenden Flächen dorsal der beiden Scherkanten Paracrista und Metacrista nur noch dort, wo die Schmelzbedeckung auf den beiden stark eingeschliffenen Usurfacetten 1 und 2 noch vorhanden ist. Facette 1 geht nahtlos in Facette 3 über. Die gemeinsame Fläche beider Facetten verliert in diesem Stadium an Gesamtfläche aufgrund der fehlenden Höhe von Paracon und Stylocon, die durch die fortgeschrittene Abnutzung stark abgeflacht erscheinen. Die freigelegte Dentinfläche, die sich entlang der Paracrista erstreckt, hat in diesem Stadium an Größe zugenommen und verbindet sich mit der ausgedehnten Dentinfläche des Stylocons, die sich im Zuge der Abflachung des Höckers durch „apical wear“ entwickelt hat. Zusätzlich verbinden sich die Dentinareale von Paracon und Metacon über das freigelegte Dentinfeld, welches sich entlang der Metacrista erstreckt.

Die stark eingeschliffenen Usurfacetten 1 und 2 der unteren Molaren verlieren in Stadium IV an Ausdehnung aufgrund der zunehmenden Einrumpfung des Okklusalreliefs des Trigonids. Dort, wo die Schmelzschicht auf diesen Facetten noch nicht weggeschliffen ist, sind starke Striationen zu finden. Facette 1 und 3 bilden eine gesamte Scherfläche, die sich über die distale Flanke des Trigonids bis in die Hypoflexidstruktur hinein erstreckt. Das freigelegte Dentin in der nach buccal abfallenden Rinne des Hypoflexids ist durch anhaltendes Entlangschleifen des Paracons deutlich vertieft. Auf der Dentinoberfläche sind starke Striationen zu sehen und zwischen Dentin und Schmelzrand besteht keine Stufe. Der Schmelzsteg, der im vorherigen Stadium noch in der v-förmigen Vertiefung des Protocristids verblieben war, und das von lingual kommende Dentinfeld des Metaconids von dem nach buccal auslaufenden Dentinfeld des Protoconids separierte, ist in diesem Stadium weggeschliffen, so dass die Dentinfelder nun eine geschlossene Fläche bilden. Zwischen Dentin und Schmelzkante besteht entlang des Protocristids eine deutliche Stufe, da das weichere Dentin etwas tiefer liegt. Das nach mesial abkippende Dentinfeld, welches sich vom Paraconid aus nach buccal entlang des gesamten Paracristids zieht, ist größer im Vergleich zum vorherigen Stadium und zeigt eine klare Ausweitung des Feldes in mesio-ventraler Richtung. Der Übergang vom Dentin zum Schmelzrand liegt auf gleichem Niveau und bildet keine Stufe. Der trennende Schmelzsteg auf der mesialen Seite des Dentinfeldes des

Protoconids ist weggeschliffen, so dass nun eine Verbindung zum Dentinfeld, das sich entlang des Paracristids erstreckt, besteht.

**Stadium V:**

Obere und untere Molaren zeigen in diesem Stadium stark eingerumpfte Oberflächen. Nahezu die gesamte stützende Schmelzbedeckung ist weggeschliffen. Das Okklusalrelief ist eingeebnet und der Verlauf der ehemaligen Scherkanten, von Paracrista/Metacrista und Protocristid/Paracristid, ist aufgrund des Abtrags nicht mehr nachvollziehbar. Die freigelegten Dentinflächen haben nochmals an Größe gewonnen und gehen sowohl bei oberen als auch bei unteren Molaren ineinander über, so dass sie eine große zusammenhängende Dentinfläche bilden. In der tiefsten Vertiefung des Trigonidbeckens der unteren Molaren können Überreste der Schmelzbedeckung noch vorhanden sein, die jedoch keine oder nur wenige ungerichtete Striationen oder andere Abnutzungsspuren zeigen.

**Tabelle 03:** Charakteristika der einzelnen Abnutzungsstadien der oberen Molaren nach Schultz & Martin (2011).

	Stadium I	Stadium II	Stadium III	Stadium IV	Stadium V
Paracon	Leichte Abflachung der Zahnspitze	Dentin mäßig freigelegt an der Zahnspitze	Ausgebreitete Dentinfläche	Dentinfläche fusioniert mit Dentinfläche des Metacons	Dentinareal fusioniert mit allen anderen Dentinfeldern
Metacon	Leichte Abflachung der Zahnspitze	Dentin mäßig freigelegt an der Zahnspitze	Ausgebreitete Dentinfläche	Dentinfläche fusioniert mit Dentinfläche des Paracons	Dentinareal fusioniert mit allen anderen Dentinfeldern
Stylocon	Leichte Abflachung der Zahnspitze	Dentin mäßig freigelegt an der Zahnspitze	Ausgebreitete Dentinfläche	Weitere Vergrößerung der Dentinfläche	Dentinareal fusioniert mit allen anderen Dentinfeldern
Facette 1	Keine deutliche Umgrenzung, einzelne Striae	Von umgebendem Schmelz klar abgegrenzt, deutliche Striation, Fusion mit Fac 3** möglich	Deutlich eingeschliffen, starke Striae, Dentin dorsolingual von Parastyl freigelegt, Fusion mit Fac 3**	Abnehmende Ausdehnung aufgrund Einebnung von Stylocon und Paracon, Striae auf Parastyl-Dentinfläche	Dimension nicht klar abgrenzbar aufgrund weitgehender Einebnung von Stylocon und Paracon
Facette 2	Keine deutliche Umgrenzung, einzelne Striae	Von umgebendem Schmelz klar abgegrenzt, deutliche Striation;	Größenzunahme, starke Striae auf ausgedehnter, deutlich umgrenzter Schmelzfläche	Abnehmende Ausdehnung aufgrund Einebnung von Paracon und Metacon	Dimension nicht klar abgrenzbar aufgrund weitgehender Einebnung von Paracon und Metacon
Facette 3	Keine deutliche Umgrenzung, einzelne Striae	Eingeschliffen, deutliche Striation, Fusion mit Fac 1* möglich	Größenzunahme, Fusion mit Fac 1*	Abnehmende Ausdehnung aufgrund Einebnung von Paracon	Abgrenzung zu Fac 1* nicht eindeutig durch Einebnung von Paracon und Stylocon
Metacrista	Schmelz intakt auf ganzer Länge	Leichte Abnutzungsspuren, kleine freigelegte Dentinfeldern	Mäßige Dentinfreilegung entlang der Kante buccal und lingual vom Metacon	Ausdehnung der freigelegten Dentinareale entlang der Kante	Verlauf der Kante nicht identifizierbar aufgrund Einebnung des Okklusalreliefs
Paracrista	Schmelz intakt auf ganzer Länge	Leichte Abnutzungsspuren, kleine freigelegte Dentinfeldern	Mäßige Dentinfreilegung entlang der Kante zwischen Paracon und Stylocon	Ausdehnung der freigelegten Dentinareale entlang der Kante	Verlauf der Kante nicht identifizierbar aufgrund Einebnung des Okklusalreliefs

\* Fac 1 steht für Facette 1

\*\* Fac 3 steht für Facette 3

**Tabelle 04:** Charakteristika der einzelnen Abnutzungsstadien der unteren Molaren nach Schultz & Martin (2011).

	Stadium I	Stadium II	Stadium III	Stadium IV	Stadium V
Protoconid	Leichte Abflachung der Zahnspitze	Dentin mäßig freigelegt an der Zahnspitze	Dentinfläche mit Ausläufer entlang Protocristid (buccal)	Großes Dentinfeld, Fusion mit Metaconid-Dentinfläche	Dentinareal fusioniert mit allen anderen Dentinfeldern
Metaconid	Leichte Abflachung der Zahnspitze	Dentin mäßig freigelegt an der Zahnspitze	Dentinfläche mit Ausläufer entlang Protocristid (lingual)	Großes Dentinfeld, Fusion mit Protoconid-Dentinfläche	Dentinareal fusioniert mit allen anderen Dentinfeldern
Paraconid	Leichte Abflachung der Zahnspitze	Dentin mäßig freigelegt an Zahnspitze und Paracristid	Dentinfläche auf ganzer Länge des Paracristids	Großes Dentinfeld, Fusion mit Protoconid-Dentinfläche	Dentinareal fusioniert mit allen anderen Dentinfeldern
Facette 1	Keine deutliche Umgrenzung, einzelne Striae	Von umgebendem Schmelz klar abgegrenzt, deutliche Striation, Fusion mit Fac 3** möglich	Deutlich eingeschliffen und von umgebendem Schmelz klar abgegrenzt, starke Striation, Fusion mit Fac 3**	Abnehmende Ausdehnung aufgrund Einebnung von Protoconid und Metaconid, Fusion mit Fac 3**	Nicht klar abgrenzbar durch weitgehende Einebnung von Protoconid und Metaconid
Facette 2	Keine deutliche Umgrenzung, einzelne Striae	Von umgebendem Schmelz klar abgegrenzt, deutliche Striation	Deutlich eingeschliffen, von umgebendem Schmelz klar abgegrenzt, starke Striation	Abnehmende Ausdehnung aufgrund Einebnung von Protoconid und Paraconid	Nicht klar abgrenzbar durch weitgehende Einebnung von Protoconid und Paraconid
Facette 3	Keine deutliche Umgrenzung, einzelne Striae	Eingeschliffen, Dentinfreilegung möglich, Fusion mit Fac 1* möglich	Starke Striation, Dentinfreilegung auf ganzer Länge des Hypoflexids, Fusion mit Fac 1*	Vertiefung der freigelegten Hypoflexid-Dentinfläche mit starker Striation, Fusion mit Fac 1*	Fortschreitende Vertiefung der freigelegten Hypoflexid-Dentinfläche
Protocristid	Schmelz intakt auf ganzer Länge	Leichte Abnutzungsspuren, kleine freigelegte Dentinfelder	Mäßige Dentinfreilegung entlang Kante, Schmelzsteg separiert buccalen von lingualen Teil der Kante	Ausdehnung der Dentinareale entlang der Kante, Fusion der Dentinfelder des buccalen und lingualen Teils der Kante	Verlauf der Kante nicht identifizierbar aufgrund der Einebnung des Okklusalreliefs
Paracristid	Schmelz intakt auf ganzer Länge	Leichte Abnutzungsspuren, freigelegtes Dentinfeld entlang des lingualen Teils der Kante	Mäßige Dentinfreilegung entlang Kante, Schmelzsteg bildet Abgrenzung zum Dentinfeld des Protoconids	Ausdehnung des Dentinareals entlang der Kante, Fusion mit dem Dentinfeld des Protoconids	Verlauf der Kante nicht identifizierbar aufgrund der Einebnung des Okklusalreliefs

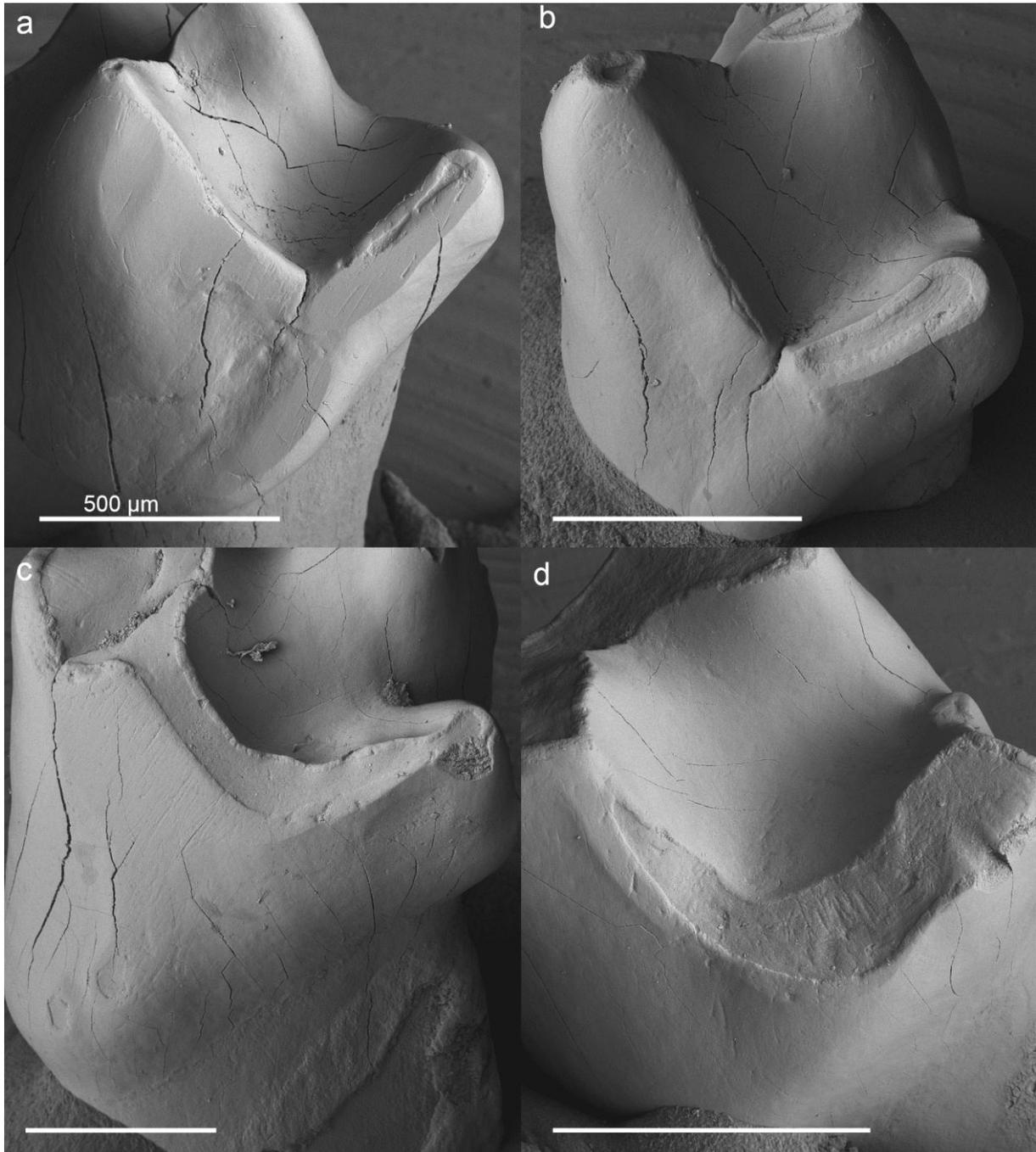
\* Fac 1 steht für Facette 1

\*\* Fac 3 steht für Facette 3

## 6.2 Attritionsfacetten und Striationen

### 6.2.1 Dryolestida

Die typischen Spuren der Attrition, die bereits unter Kapitel 3.3 beschrieben wurden, sind parallel verlaufende Kratzer oder Striae auf glatt geschliffenen Schmelzflächen, die bei unteren Molaren von *Dryolestes* und *Krebsotherium* auf den nach mesial und distal zeigenden Flanken des Trigonids und in der Rinne des Hypoflexids zu finden sind (Abb. 12; Abb. 14). Bei den unteren Molaren weist Facette 2 (nach Crompton 1971) nach mesial und Facette 1 nach distal. Die Rinne des Hypoflexids entspricht nach der Facetten-Nomenklatur von Crompton (1971) Facette 3 (siehe Kapitel 3.2 Terminologie). In den beiden frühen Abnutzungsstadien I und II sind zunächst keine oder nur sehr wenige Striae auf allen Facetten zu sehen. In Stadium II sind die Facetten 1 und 2 noch sehr klein und nicht klar gegen den umgebenden Schmelz abgegrenzt (Abb. 12 a, Abb. 14 a). Die parallel verlaufenden Striae sind zwar auf die kleine Fläche der Facetten beschränkt, aber entlang der Ränder der Facetten kann es zu Ausfransungen kommen, da die Facetten noch nicht richtig eingeschliffen sind (Abb. 12 a). In den beiden ersten Stadien sind auf den drei Facetten die Striae auf die Schmelzoberfläche beschränkt, da Dentin kaum freigelegt ist. In einzelnen Fällen kann die Facette 3 der unteren Molaren bereits einen Durchbruch des Dentins zeigen, jedoch nur in sehr geringem Maße. In Stadium III sind die Schlifffacetten 1 und 2 im Vergleich zu den ersten beiden Stadien gut abgegrenzt und bilden große glatte, das Licht reflektierende Flächen mit deutlicher Striation. Facette 3 in der Rinne des Hypoflexids beschreibt eine konkav gebogene, langgezogene Kontaktfläche, die auf der ganzen Länge vom Hypocristid auf der lingualen Seite bis zum buccalen Ende der Rinne Dentinfreilegung zeigen kann. Das Dentin in der Rinne zeigt in diesem Stadium deutliche Striae, und es kommt zwischen Dentin und Schmelz zu keiner Stufenbildung, was eindeutig darauf hinweist, dass diese Fläche durch direkten Kontakt mit dem Paracon des Antagonisten weiter eingeschliffen wird (Abb. 14 c). Ähnliches ist bei Facette 2 zu beobachten, die sich unterhalb des Paracristids befindet. In Stadium III ist entlang dieser funktionellen Kante Dentin freigelegt, und zwischen Dentin und Schmelzrand ist keine Stufenbildung zu beobachten (Abb. 12 c). Striae, die im Dentin zu sehen sind, gehen auf den abgeflachten Schmelzrand über.



**Abb. 12:** Mesiale Ansicht unterer Molaren der Dryolestida zur Veranschaulichung der Abnutzung des Paracristids. a) Stadium II (*Henkelotherium guimarotae*, Gui Mam 1100, rechter unterer Molar), der Molar zeigt in diesem Stadium kaum Dentinfreilegung. b) Stadium III (*Henkelotherium guimarotae*, Gui Mam 1104, linker unterer Molar, gespiegelt), das Paracristid zeigt ein Dentinfeld entlang seiner lingualen Seite. c) Stadium IV (*Dryolestes leiriensis*, Gui Mam 1157, linker unterer Molar, gespiegelt), die Striationen gehen vom Dentin auf den Schmelz über. d) Stadium V (*Henkelotherium guimarotae*, Gui Mam 1105, rechter unterer Molar), der mesiale Schmelzrand des Dentinfeldes am Paracristid liegt deutlich zervikaler. Maßstab 500 µm.

Im Zuge der fortschreitenden Abnutzung zeigen untere Molaren im Abnutzungsstadium IV eine Abnahme der Gesamtfläche bei Facette 1 und 2 auf den mesialen und distalen Flanken des Trigonids, denn Protoconid und Metaconid sind in diesem Stadium bereits stark

engerumpft. Dennoch sind die Facetten 1 und 2 aufgrund der glattpolierten Oberfläche mit deutlicher Striation gut auszumachen. Im Gegensatz dazu sind die Schliffacetten der meisten Molaren des Abnutzungsstadiums V kaum noch feststellbar, da der Schmelz weitestgehend weggeschliffen ist, und die Oberfläche der Molaren nur noch eine große zusammenhängende Dentinfläche zeigt, die keine Orientierung der Striation erkennen lässt. Einige wenige Fälle des Stadiums V zeigen eine nahezu ungenutzte Hypoflexidrinne, jedoch gänzlich abgenutzte Zahnschmelzspitzen. In diesen Fällen konnten keine oder nur wenige Striae in der Hypoflexid-Rinne gefunden werden, was vermutlich daher rührt, dass es sich um Molaren der hinteren Zahnpositionen 7 und 8 handelt, bei denen eine präzise Okklusion wegen ihres zunehmend rudimentären Charakters oft nicht gegeben ist. Zervikal auf Facette 1 oberhalb des Hypoflexids verlaufen die Striae direkt über der Rinne etwas flacher als die weiter apikal, unmittelbar unterhalb der Protoconidspitze bzw. der Protocristidkante gelegenen, Striae. Der Unterschied zwischen den Striae beträgt etwa  $10^\circ$ .

Die oberen Molaren verfügen über zwei prominente Attritionsfacetten auf den mesialen und distalen Flanken des primären Trignons. Als Facette 1 wird diejenige nach der Crompton'schen Facetten-Nomenklatur (Crompton 1971) angesehen, die nach mesial zeigt, während Facette 2 nach distal gerichtet ist. Die antagonistische Fläche zur Facette 3 der unteren Molaren ist auf den oberen Molaren die Spitze des Paracons und kann nicht eindeutig als eine eigenständige Facette identifiziert werden. Da sich die Spitze des Paracons jedoch im Laufe der Abnutzung in seiner Erscheinung ändert, soll im Folgenden jener Teil des Paracons, der in die Rinne des Hypoflexids des unteren Molaren hineinpasst, als Facette 3 angesprochen werden.

In den beiden frühen Abnutzungsstadien I und II zeigen die Facetten 1 und 2 keine bis nur vereinzelte Striae, die auf den nahezu vertikal stehenden Schmelzflächen oberhalb der Paracrista und Metacrista liegen. Die wenigen Striae, die in Stadium II zu finden sind, verlaufen nahezu parallel von buccal nach lingual in einem Winkel von etwa  $40^\circ$  zu den funktionellen Kanten und sind auf die noch kleinen Bereiche der kaum abgesetzten und wenig glattpolierten Flächen der Facetten 1 und 2 begrenzt. Der Paracon zeigt in Stadium II bereits eine klar erkennbar abgeflachte Spitze aufgrund von „apical wear“, so dass der Kontakt zur Facette 3 des unteren Molaren mit dem lingualen Rand der abgeflachten Fläche der Paraconspitze in Kontakt tritt. Da die Facette 3 der unteren Molaren in einer konkaven Rinne liegt, kann es teilweise an dem Gegenpart der oberen Molaren dazu kommen, dass kleine Schmelzbereiche in den Kontaktbereich miteinbezogen werden. Diese liegen meist auf der mesialen Seite der Paraconspitze. Oberhalb der lingualen Kante der abgeflachten Paraconspitze können hier kleine glattpolierte Flächen entstehen, welche Striae aufweisen und

somit zur Kontaktfläche der Facette 3 der oberen Molaren gezählt werden müssen. Diese kleine Fläche wird im Verlauf der Abnutzung mit der Fläche der Facette 1 verschmelzen und wird von dieser später kaum noch trennbar sein. Bereits in Stadium III ist die Facette 1 soweit ausgedehnt, dass Facette 3 nicht mehr von dieser zu unterscheiden ist, so dass als antagonistische Struktur für die Facette 3 der unteren Molaren von diesem Stadium an nur noch der linguale Schmelzrand des abgeflachten Paracons in Frage kommt. Die Facetten 1 und 2 der oberen Molaren sind in diesem Stadium gut eingeschliffen, und die glattpolierten Schmelzflächen weisen eine deutliche Striation auf. Bei Facette 1 kann auf der buccalen Seite am Parastyl leichte Dentinfreilegung beobachtet werden.

Da in Stadium IV bereits die drei Hauptspitzen, die das primäre Trigonbecken einrahmen, sehr deutlich abgeflacht sind, verlieren die Facetten 1 und 2 etwas an Fläche, dennoch zeigen diese starke Striationen. Die zuvor nur leicht freigelegte Dentinfläche des Parastyls auf der buccalen Seite der Facette 1 ist in diesem Stadium ausgeweitet und weist Striae im freigelegten Dentin auf. Im weiteren Verlauf der Abnutzung kommt es zum Durchbruch von Dentin auf den Flanken des primären Trigons und zu einer Einrumpfung des gesamten Okklusalliefs.

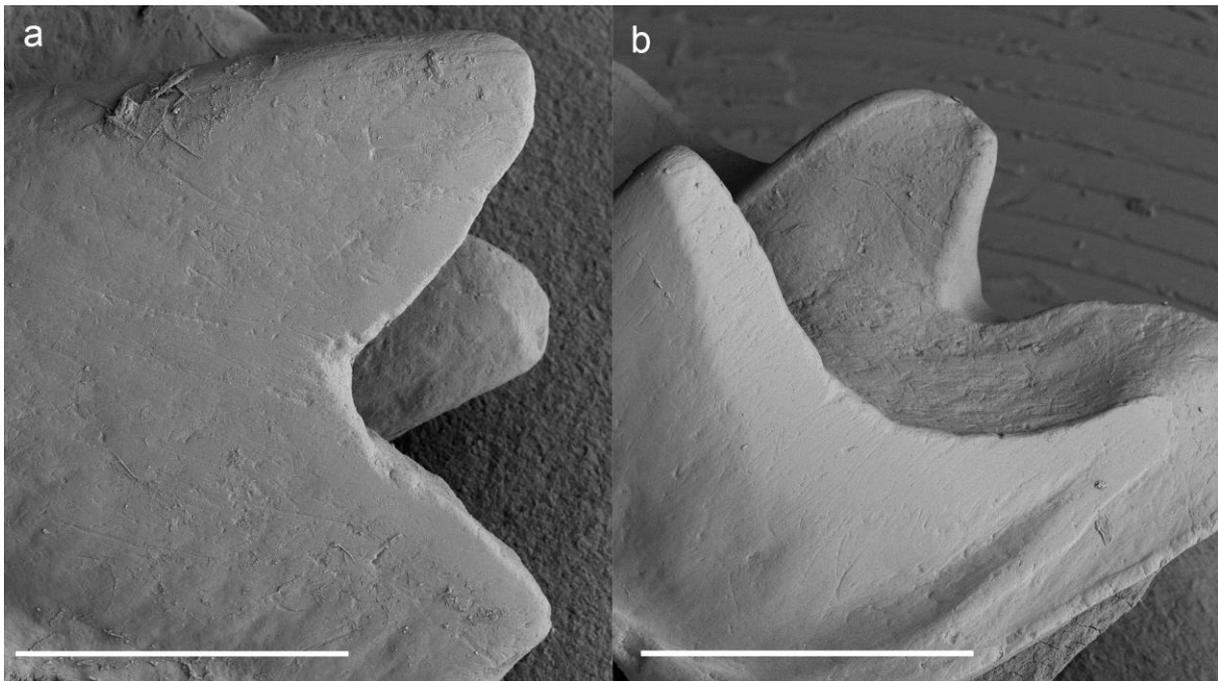
Bei dem Paurodontiden *Henkelotherium* verhalten sich die Attritionsspuren über die Abnutzung hinweg vergleichbar wie die der beiden Vertreter der Dryolestidae.

### 6.2.2 Tribosphenida

Da das Trigonid der unteren Molaren der Tribosphenida homolog dem Trigonid der Dryolestida ist, verfügt es über die Facetten 1 und 2 auf den nach mesial und distal weisenden Flanken. Die Facette 3, die bei den Dryolestida in der Rinne der Hypoflexidstruktur liegt, ist bei den Tribosphenida ebenfalls im Hypoflexid zu finden, allerdings liegt dieses bei den Tribosphenida viel weiter buccal als bei den Dryolestida, die noch gar kein Talonidbecken im Sinne vom tribosphenischen Grundmuster besitzen. Mit der Entstehung und der Vergrößerung des Talonidbeckens im Laufe der Evolution des tribosphenischen Molaren büßte das Hypoflexid durch die Verlagerung nach buccal an Ausdehnung ein. Die unteren Molaren von *Crocidura* oder auch *Desmana* zeigen ein kürzeres Hypoflexid verglichen mit dem von *Dryolestes*. Während das Hypoflexid von *Dryolestes* weit lingual auf Höhe des Metaconids beginnt, reicht es bei *Desmana* bis etwa auf die Mitte des Protocritids. Bei *Crocidura* und

*Monodelphis* liegt des Hypoflexid deutlich weiter buccal und beginnt auf gleicher Höhe wie das Protoconid. Zusätzlich zu den Facetten 1, 2 und 3, die auch bei den Dryolestida vorhanden sind, zeigen die untersuchten Taxa der Tribosphenida weitere Facetten. Diese sind mit dem Talonidbecken assoziiert und fehlen deshalb bei den Dryolestida. Crompton (1971) belegte die Facetten im Talonidbecken mit den Nummern 4 bis 6. In der vorliegenden Arbeit wird dieser Nomenklatur gefolgt. Facette 4 liegt auf der disto-buccalen Außenseite des Hypoconids und bildet eine zusätzliche Scherfläche distal von der Facette 3. Die Facetten 5 und 6 liegen im Talonidbecken auf der lingualen Innenwand. Facette 5 liegt direkt neben dem Trigonid, und Facette 6 liegt distal von Facette 5.

Bei allen untersuchten tribosphenischen Taxa finden sich auf den Schliiffacetten 1, 2 und 3 Striae, die bei wenig benutzten Molaren zunächst nicht sehr zahlreich auftreten, was dem Befund bei den Molaren der Dryolestida in den frühen Abnutzungsstadien I und II entspricht. Genau wie bei den Dryolestida beginnen die Facetten 1 und 2 auf den Flanken des Trigonids als kleine, undeutlich umgrenzte Areale. Facette 3 im Hypoflexid zeigt in diesem frühen Stadium keine oder nur sehr leichte Striae.



**Abb. 13:** Mesiale Ansicht des Paracristids bei *Crocidura russula* in unterschiedlichen Abnutzungszuständen. a) Rechter unterer m2 (M3821-1) in einem vergleichbaren Stadium III nach der Einteilung der Abnutzungsstadien für Dryolestida. Trotz relativ starker Abnutzung ist der „äußere“ Schmelzrand intakt. b) Auch bei stärker abgenutzten Molaren, bei denen im Trigonid nur noch Dentin vorhanden ist, bleibt die „äußere“ Schmelzkante die funktionelle Scherkante (hier am Beispiel des rechten unteren m2 von *Crocidura russula*, M3821-2). Durch die Abflachung des okklusalen Randes der Kante wirkt diese besonders scharf. Maßstab 500 µm.

Molaren in einem Abnutzungsstadium, das vergleichbar ist mit dem Stadium III der Dryolestida, zeigen eine sehr starke Striation der Facetten 1, 2 und 3 (Abb. 13 a, b). Die zusätzlichen Facetten 5 und 6 im Talonidbecken zeigen diese ebenfalls, wobei in diesem Stadium die beiden Facetten ineinander übergehen und eine gemeinsame Fläche bilden. Bei *Crocidura* und *Desmana* ist in diesem Stadium Dentin auf der buccalen Innenseite des Talonidbeckens freigelegt, genauer gesagt auf der dem Talonidbecken zugewandten Seite des Hypoconids. Das freigelegte Dentin zeigt deutliche Striae. Im Vergleich zu den untersuchten Dryolestida bleibt bei den Tribosphenida die Hypoflexidrinne auch im Stadium III noch völlig von Schmelz bedeckt und es kommt zu keinerlei Dentinfreilegung. Die Striae in diesem Bereich sind auf der Schmelzoberfläche zu finden und nicht im freigelegten Dentin, wie es bei den Molaren der Dryolestida des Abnutzungsstadiums III der Fall ist. Die antagonistische Struktur, die ins Hypoflexid greift und die Striae verursacht, ist hier ebenfalls der Paracon. Dieser kommt jedoch nicht so stark mit dem Hypoflexid in Kontakt wie bei den Dryolestida. Der Grund dafür ist der relativ große Protocon, der ins Talonidbecken okkludiert. Der Vergleich mit den Schliffacetten im Talonidbecken verdeutlicht, dass das Hypoflexid bei den untersuchten tribosphenischen Taxa eine untergeordnete Rolle spielt und keine so ausgeprägte Scherfläche bildet wie bei den Dryolestida.

Mit fortschreitender Abnutzung geht die Höhe der Zahnkrone verloren, so dass die Facetten 1 und 2 auf den Flanken des Trigonids an Fläche verlieren. Diese beiden Facetten sind auch noch im Abnutzungsstadium IV mit Schmelz bedeckt und zeigen keinerlei Durchschliff zum Dentin (Abb. 13 b). Im Talonidbecken wird die bereits freigelegte Dentinfläche auf der lingualen Seite des Hypoconids ausgeweitet, auf der bei *Desmana*, *Crocidura* sowie *Monodelphis* deutliche Striae zu sehen sind, was darauf schließen lässt, dass diese Fläche im direkten Kontakt mit dem Protocon entsteht. Crompton (1971) hat diese Attritionsfacette auf der zum Talonid hingewandten Seite des Hypoconids noch nicht gekennzeichnet, bei Maier (1978: Seite 290, Abb. 2A) erscheint sie jedoch in einem Schema als Facette 9. Da diese Facette auf der buccalen Seite im Talonidbecken liegt und nach lingual abfällt, zeigt sie eine gegensätzliche Orientierung im Vergleich zu den anderen zum Talonid assoziierten Facetten 3 bis 6. Diese fallen alle nach buccal ab. Die Facette des Hypoconids muss aufgrund ihrer Orientierung und ihrer Position in einem anderen Bewegungsvorgang entstanden sein als die Schliffacetten 3 bis 6.

Im Abnutzungsstadium, das vergleichbar mit dem Stadium V der Dryolestida ist, ist bei allen untersuchten Vertretern der Tribosphenida weitgehend Dentin freigelegt und das Okklusalrelief stark eingerumpft. Dies geht mit einem erheblichen Verlust der Kronenhöhe

einher. Trotz dieser fortgeschrittenen Beanspruchung zeigt das Hypoflexid bei keinem Taxon eine Freilegung des Dentins in dem Maße, wie es bei den Dryolestida der Fall ist.

### 6.3 Abrasionsstrukturen

#### 6.3.1 Dryolestidae

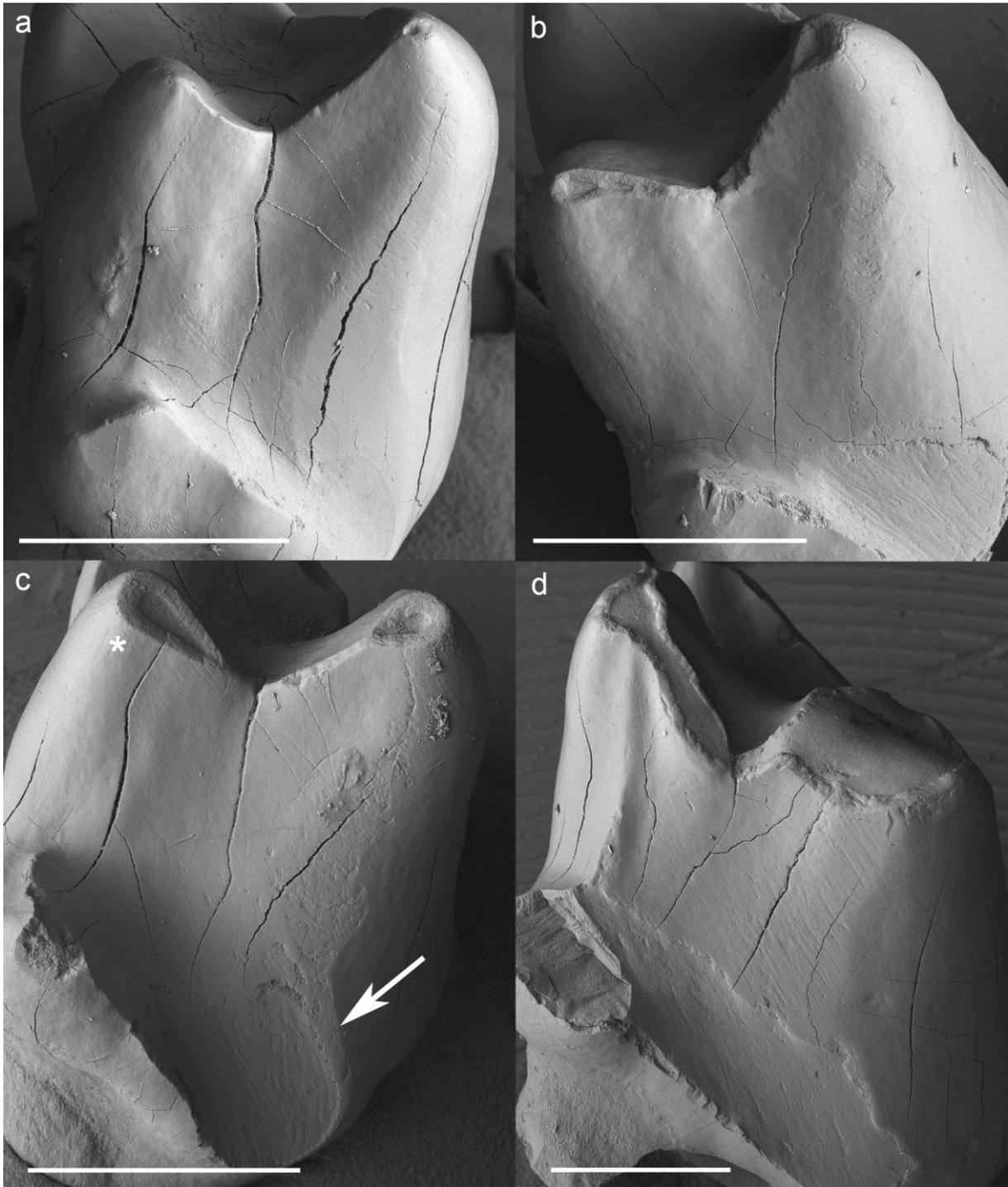
Die Entstehung und die Charakteristika von Abrasionsstrukturen wurden bereits in Kapitel 3.3 geklärt. Bei den untersuchten Dryolestiden-Molaren äußern sie sich durch einen Höhenunterschied zwischen ausgeriebenem Dentin und hervorstehender Schmelzkante entlang der Paracrista der oberen Molaren und des Protocristids der unteren Molaren. Auch in den frühen Stadien zeugt die sogenannte „apical wear“ von Abrasion.

Die oberen Molaren von *Dryolestes* und *Krebsotherium* zeigen in den Abnutzungsstadien I und II Abrasionsstrukturen nur in Form von abgeflachten Zahnschmelzspitzen an Paracon, Metacon und Stylocon. In Stadium II tritt ein Durchschleifen des Schmelzes ein, so dass es zur Freilegung von Dentin an den Spitzen kommt, wie es für „apical wear“ typisch ist. Das Dentin ist in diesen Bereichen ausgerieben und liegt aufgrund seiner geringeren Festigkeit etwas tiefer als die umgebende Schmelzkante. Die beiden Scherkanten Meta- und Paracrista sind in diesen zwei Stadien kaum eingeschleift, so dass die Schmelzkanten nur wenig abgenutzt sind und Dentin nur in sehr kleinen Stellen entlang der Kanten freigelegt ist. Der Höhenunterschied zwischen Schmelz und Dentin ist in diesen zwei Stadien nicht sehr ausgeprägt und sieht auf beiden Kanten gleich aus. In Stadium III werden diese Abrasionsflächen größer und das Dentin zeigt sich entlang der gesamten Länge der Scherkanten. Hier zeigt sich bei vielen Stücken ein Unterschied in der Freilegung des Dentins zwischen Meta- und Paracrista. Entlang der Paracrista erscheint das Dentin stärker ausgekollt als entlang der Metacrista. Die Schmelzkante steht deutlicher hervor, was sich in Stadium IV und V noch verstärken kann. Entlang der Metacrista ist die Schmelzkante oft schräg abgeschleift, steht nicht so stark hervor und gleicht sich dem Niveau des Dentins an. Da sich zusätzlich im freigelegten Dentin der Metacrista in den fortgeschrittenen Abnutzungsstadien grobe Kratzer befinden, wird diese Dentinfläche im Gegensatz zur Dentinfläche der Paracrista nicht durch Abrasion, sondern durch Attrition gebildet (siehe vorheriges Kapitel 6.2). Die freigelegte Dentinfläche der Paracrista ist oftmals schmaler als die der Metacrista und fällt nicht so stark nach zervikal zum Krone-Wurzel-Übergang ab. Während der ersten drei Abnutzungsstadien ist die Dentinfläche der Paracrista nahezu parallel zur Okklusalfäche orientiert, und die umgebende Schmelzkante liegt sowohl mesial als auch distal auf ähnlichem Niveau. Im Vergleich dazu

fällt die Dentinfläche der Metacrista schon früh nach zervikal zum Krone-Wurzel-Übergang ab, was einen deutlichen Unterschied in der Höhe der umgebenden Schmelzkante als Konsequenz hat, wobei die mesiale Seite höher liegt als die distale.

Die kleineren Dentinflächen auf den Hauptspitzen Paracon, Metacon und Stylocon, die sich durch die „apical wear“ gebildet haben, vergrößern sich im Laufe der Abnutzung und zeigen in den Abnutzungsstadien III und IV alle eine hervorstehende Schmelzkante. Das Dentin liegt im Kontaktbereich zum Schmelz bei allen Flächen tiefer. In Stadium V sind alle Dentinflächen zu einer Gesamtläche verschmolzen und es ist nur noch wenig Relief vorhanden. Die äußere Begrenzung bildet ein Schmelzring, der hervorsteht, so dass eine Stufe zwischen Schmelz und Dentin vorhanden ist. Sollten noch letzte Reste der Schmelzbedeckung auf der zusammenhängenden Dentinfläche vorhanden sein, sind diese stark ausgedünnt und zeigen keine deutliche Stufe zum Dentin.

Bei unteren Molaren sowohl von *Dryolestes* als auch von *Krebsotherium* zeigen sich die Abrasionsstrukturen entlang des Protocristids. Betrachtet man diese Struktur zunächst in den frühen Abnutzungsstadien I und II, ist festzustellen, dass die Freilegung des Dentins, und damit die Abnutzung dieser Struktur, entlang des Protocristids mit kleinen, glatt abgeschliffenen Flächen an den Spitzen von Protoconid und Metaconid beginnt, die zunächst parallel zur Okklusalebene orientiert sind (Abb. 14 b). Im weiteren Verlauf der Abnutzung vergrößern sich diese Flächen und das Dentin tritt bald in Erscheinung. Zwischen Dentin und Schmelzkante besteht eine deutliche Stufe. Bereits im Abnutzungsstadium III zeigen die Flächen von Protoconid und Metaconid eine leichte Neigung in Richtung des einspitzigen Talonids (Abb. 14 c). Zusätzlich fallen beide Flächen entlang des Protocristids zur Mitte der v-förmigen Vertiefung hin ab. Die von einer hervorstehenden Schmelzkante umgebenen freigelegten Dentinfelder sind an beiden Zahnsitzen tropfenförmig. Am Protoconid zeigt die Spitze des Tropfens nach lingual, am Metaconid zeigt die Spitze nach buccal. Dennoch sind beide Dentinflächen noch deutlich durch die intakte Kante des Protocristids in der v-förmigen Vertiefung voneinander getrennt. In Stadium IV sind diese Flächen deutlich vergrößert und vereinigen sich im tiefsten Punkt der v-förmigen Vertiefung (Abb. 14 d). Der distale Teil der Schmelzkante, welche die Dentinflächen zum einspitzigen Talonid hin abgrenzt, bildet eine deutlichere Stufe zum Dentin als die mesial zum Trigonidbecken hin gelegene, so dass das Dentin im distalen Teil der Fläche etwas stärker ausgekolkt vorliegt. Die Dentinflächen fallen nun noch stärker zum einspitzigen Talonid ab als in Abnutzungsstadium III, so dass zwischen der distalen und der mesialen Schmelzkante, ein deutlicher Höhenunterschied besteht.



**Abb. 14:** Distale Ansicht verschiedener unterer Molaren der Dryolestida zur Veranschaulichung der Abnutzung des Protocristids und des Hypoflexids. a) Wenig usierter Molar (*Henkelotherium guimarotae*, Gui Mam 1100, rechter unterer Molar) mit leicht eingeschliffener Facette 1. b) Stadium II (*Henkelotherium guimarotae*, rechter unterer Molar), das Hypoflexid zeigt deutliche Striae. Metaconid und Protoconid zeigen typische „apical wear“. c) Stadium III (*Henkelotherium guimarotae*, Gui Mam 1104, linker unterer Molar, gespiegelt), das Hypoflexid ist stark eingeschliffen, der Rand zum umgebenden Schmelz ist flach ohne eine Stufe zu bilden (weißer Pfeil). Im Vergleich dazu zeigen sowohl Metaconid (Stern) als auch Protoconid Stufen zum Dentin. Die Spitzen dieser Höcker zeigen „apical wear“ und die Flächen fallen leicht zum Hypoflexid hin ab. d) Stadium IV (*Dryolestes leiriensis*, linker unterer Molar, gespiegelt), die Spitzen von Metaconid und Protoconid sind deutlich abgeflacht. Ihre freigelegten Dentinfelder laufen in der v-förmigen Vertiefung zusammen. Das Hypoflexid zeigt Striae im Dentin, welches auf ganzer Länge exponiert ist. Maßstab 500  $\mu\text{m}$ .

Auch der zusätzliche Einfall der beiden Flächen in Richtung der v-förmigen Vertiefung des Protocristids ist stärker als im vorherigen Stadium. Untere Molaren des fünften Abnutzungsstadiums sind so weit heruntergeschliffen, dass eine Verfolgung des Dentinfeldes entlang des Protocristids kaum mehr möglich ist. Durch die Vereinigung mit den Dentinfeldern der anderen Zahnschmelzspitzen und der Einrumpfung des nahezu gesamten Reliefs kann die Orientierung und die Ausrichtung der Dentinfläche am Protocristid nur schwer festgelegt werden. In den wenigen Fällen, bei denen noch mehr oder weniger eine Oberflächenstruktur zu erkennen ist, lässt sich weiterhin eine Stufe zwischen Dentin und distalem Schmelzrand beobachten. Ein Indiz dafür, dass in diesem Bereich des Zahnes die Oberfläche weiterhin durch Abrasion geprägt wird.

### 6.3.2 *Henkelotherium*

Bei *Henkelotherium* hinterlässt die Abrasion die gleichen Strukturen auf den Scherkanten und Zahnschmelzspitzen wie bei den untersuchten Dryolestidae. Sowohl im Oberkiefer als auch im Unterkiefer zeigen die Molaren in den Abnutzungsstadien I und II zunächst deutlich abgeflachte Zahnschmelzspitzen („apical wear“) mit nur wenig freigelegtem Dentin. Zwischen Dentin und Schmelzkante liegt eine deutliche Stufe vor. Die Dentinfeldern werden mit zunehmender Abnutzung größer und auch entlang der Scherkanten Paracrista/Metacrista und Protocristid/Paracristid bilden sich Areale von freigelegtem Dentin. Bei den oberen Molaren ist entlang der Paracrista eine deutliche Stufe zwischen Dentin und umgebender Schmelzkante zu sehen, die entlang der Metacrista nicht so klar ausgeprägt ist. Dazu kommt es, da die Dentinfläche entlang der Paracrista in den Abnutzungsstadien III und IV noch mehr oder weniger parallel zur Okklusalfäche orientiert ist, und damit beim Mastikationsvorgang senkrecht zur Bewegungsrichtung steht. Die Dentinfläche entlang der Metacrista fällt nach zervikal zum Krone-Wurzel-Übergang stärker ab und ist damit eher parallel zur Bewegungsbahn des unteren Molaren orientiert. Durch diese unterschiedlichen Orientierungen wird die distale Seite der Schmelzkante um das Dentinfeld der Metacrista vom Antagonisten glattgeschliffen, und die mesiale Seite der Schmelzkante liegt schon in den frühen Abnutzungsstadien deutlich zervikaler. Die distale Seite der Schmelzkante um das Dentinfeld entlang der Paracrista wird aufgrund der Orientierung des Dentinfeldes dagegen durch das Ausreiben des Dentins eher hervorgehoben, und die mesiale und distale Seite der

umgebenden Schmelzkanten liegen lange auf ähnlichem Niveau. Bei fortgeschrittener Abnutzung stellt sich jedoch auch hier ein Höhenunterschied ein, aber nie so deutlich wie entlang der Metacrista.

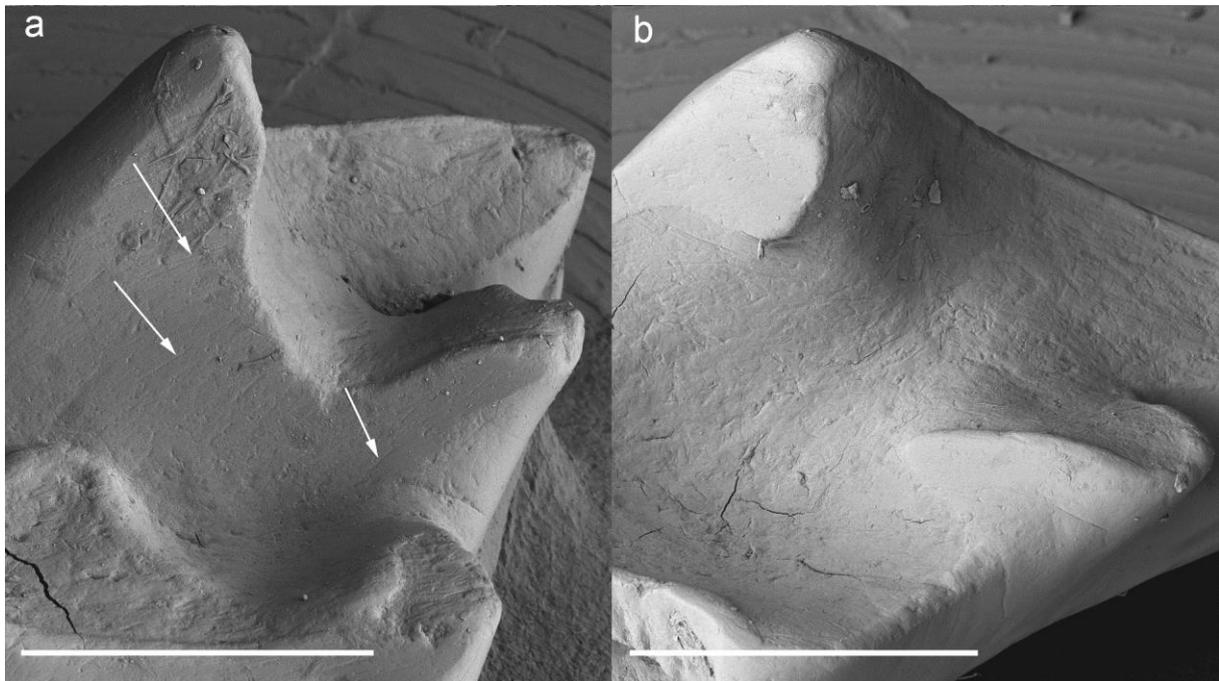
Ähnlich verhält es sich mit den beiden Scherkanten der unteren Molaren, die sich im fortgeschrittenen Abkautzustand durch die Form des freigelegten Dentins unterscheiden. Während entlang des Protocristids eine deutliche Stufe zwischen Dentin und Schmelzkante zu beobachten ist, liegt entlang des Paracristids eine Angleichung des Niveaus von Schmelz und Dentin vor (siehe Kapitel 6.2). Somit kann davon ausgegangen werden, dass es nur entlang des Protocristids zu Abrasionsvorgängen, hervorgerufen durch Zahn-Futter-Kontakt, kommt. Darauf lässt einerseits die Stufe zwischen Dentin und Schmelz schließen, andererseits auch die Ausrichtung und Orientierung der Dentinflächen. So zeigt die Dentinfläche entlang des Protocristids in den frühen Abnutzungsstadien einen flacheren Einfall hin zur Okklusalfäche, während die Dentinfläche entlang des Paracristids steiler zur Okklusalfäche angelegt ist. Durch diese Orientierung kann die distale Schmelzkante der Dentinfläche des Protocristids erst infolge des Ausreibens des Dentins deutlicher hervortreten.

### 6.3.3 Tribosphenida

Die Abrasion hinterlässt bei allen zum Vergleich herangezogenen Tribosphenida im frühen Abnutzungsstadium sowohl bei oberen als auch bei unteren Molaren die typischen glattgeschliffenen Zahnspitzen, wie sie für „apical wear“ charakteristisch sind. Dies ist mit den Strukturen, die bei den Dryolestiden Molaren im Abnutzungsstadium I und II zu finden sind, vergleichbar. Ein wesentlicher Unterschied besteht jedoch in Form und Orientierung der abgenutzten Flächen an den Apizes. Bei *Crocidura russula*, einem rezenten Vertreter der Lipotyphla, beginnt der Abrieb der Spitzen schon sehr steil zur Okklusalebene und nicht wie bei den Dryolestida nahezu parallel dazu. Dieses äußert sich an den oberen Molaren in der Form, dass der Apex jeweils von Protocon, Paracon und Metacon auf der buccalen Seite mit einem starken Abfall in die gleiche Richtung angeschliffen ist. Mit fortschreitender Abnutzung wird Dentin freigelegt. Am Protocon vergrößern sich die Flächen in zervikaler Richtung, also in Richtung des Zentrums des Trigonbeckens. Am Metacon vergrößern sich die Flächen in Richtung des Beckens, das von Metacon, Metastyl und Mesostyl aufgespannt wird, und im Fall des Paracons in Richtung des Beckens, das von Paracon, Parastyl und

Mesostyl gebildet wird. Der Schmelz wird im weiteren Verlauf der Abnutzung entlang der funktionellen Kanten, die jeweils von den Zahnspitzen abgehen, abgeschliffen. In Kombination dazu vergrößern sich die freigelegten Dentinflächen auf den buccalen Seiten der Höcker, so dass die Flächen eine rhombische Form annehmen, mit auslaufenden Spitzen entlang der Kanten Preprotocrista und Postprotocrista. Der Winkel der Dentinflächen zur Okklusalfäche wird mit zunehmender Abnutzung flacher, bis die Dentinflächen bei sehr stark abgenutzten Zähnen, die aufgrund des starken Schmelzverlusts nur noch sehr wenig Relief aufweisen, nahezu parallel zu dieser stehen. An den oberen Molaren von *Crocidura* erfolgt also eine gegenteilige Freilegung des Dentins als bei den Dryolestiden beobachtet werden konnte. Die freigelegten Dentinflächen werden durch Abrasion der Schmelzbedeckung entlang der Zahnspitzen und Grate im Laufe der Abnutzung flacher und nicht steiler, wie bei den Dryolestida. *Crocidura* zeigt hierbei, dass jeweils der linguale Teil der Schmelzkante, die das freigelegte Dentinfeld umgibt, deutlich hervorsteht und zum angrenzenden Dentin eine Stufe bildet.

An den unteren Molaren von *Crocidura* ist ein ähnlicher Verlauf zu finden. Das Protoconid wird zunächst direkt unterhalb der Spitze auf der lingualen Seite angeschliffen, die



**Abb. 15:** Distale Ansicht des Protocristids von *Crocidura russula*. a) Trotz verstärkter Dentinfreilegung im Trigonidbecken stellt der zum Talonid weisende Schmelzrand die funktionelle Kante dar. Facette 1 unterhalb des Protocristids zeigt sehr steile Striae (weiße Pfeile), die auf eine starke orthale Komponente im Bewegungsablauf schließen lassen (*Crocidura russula*, M3821-1, rechter unterer m2). b) Erst in sehr stark abgenutztem Zustand und mit dem Verlust der stützenden Schmelzwand beginnt das Dentin am Protocristid nach distal abzufallen (*Crocidura russula*, M3821-2, rechter unterer m2). Maßstab 500  $\mu\text{m}$ .

glattgeschliffene Fläche steht steil zur Okklusalebene. Paraconid und Metaconid werden ebenfalls zunächst nur an der Spitze sehr steil auf den Innenseiten angeschliffen, wobei jede Fläche zum Zentrum des Trigonbeckens hin fällt, also im Falle des Paraconids nach disstobuccal und im Fall des Metaconids nach mesio-buccal. Zusätzlich zeigen Hypoconid und Entoconid, die zwei prominenten Höcker des Talonids, im frühen Abnutzungsstadium angeschliffene Schmelzflächen direkt unterhalb der Spitzen, jeweils auf den dem Talonidbecken zugewandten Seiten. Das Hypoconid zeigt die angeschliffene Fläche auf der lingualen Seite, das Entoconid auf seiner mesio-buccalen Seite. Im Verlauf der Abnutzung wird Dentin freigelegt, und die Flächen vergrößern sich in Richtung des Zentrums des Trigonidbeckens bzw. des Talonidbeckens. Bei stark abgenutzten Zähnen wird der Winkel, in welchem die freigelegten Dentinflächen zur Okklusalebene liegen, flacher oder beide Flächen können sogar nahezu parallel verlaufen. Die Stufe zwischen Dentin und Schmelz ist bei den stark abgenutzten unteren Molaren nicht so deutlich ausgeprägt wie bei den oberen Molaren, doch wenn eine Stufe vorhanden ist, dann steht meist der Schmelz auf der buccalen Seite der freigelegten Dentinfelder leicht hervor. An den funktionellen Kanten Protocristid und Paracristid liegen Dentin und Schmelz auf gleichem Niveau ohne Stufe.

Bei den beiden zum Vergleich herangezogenen Vertretern der Talpiden, *Talpa europaea* und *Desmana moschata*, werden die Spitzen sowohl der oberen als auch der unteren Molaren schon in den frühen Abnutzungsstadien, in denen noch kein oder kaum Dentin freigelegt ist, nahezu parallel zur Okklusalebene abgeschliffen. Ein schräges Einsetzen von „apical wear“ auf den dem Becken zugewandten Seiten der Zahnsitzen wie bei *Crociodura* konnte nicht beobachtet werden, so dass der Zustand in den frühen Stadien eher mit dem der Dryolestida vergleichbar ist. Doch an stärker abgenutzten Molaren der Talpiden zeigt sich auch hier ein Unterschied zu den Dryolestida. Während die freigelegten Dentinfelder sowohl entlang der Paracrista und der Metacrista als auch entlang des Protocristids und des Paracristids bei den Molaren der Dryolestida erst leicht nach mesial und distal abkippen und im Verlauf der Abnutzung dieses Abkippen verstärkt wird, ist dies bei den untersuchten Talpiden nicht zu beobachten. Die Dentinfelder, die sich zunächst an jeder der Spitzen bilden, werden bei den Talpiden nahezu parallel zur Okklusalebene abgeschliffen. An den oberen Molaren zeigt sich im weiteren Verlauf der Abnutzung ein rhombenförmiges Dentinfeld am Protocon, wie auch bei *Crociodura*, was durch den Verlauf der nach mesial und distal abgehenden Kanten Preprotocrista und Postprotocrista bedingt wird. Die linguale Seite der Schmelzkante, die dieses Dentinfeld umgibt, steht etwas hervor, so dass eine leichte Stufe zwischen Dentin und Schmelz entsteht. An den unteren Molaren entwickelt sich im Laufe der Abnutzung ebenfalls

eine Stufe zwischen Dentin und Schmelz an der buccalen Begrenzung des Talonidbeckens. Durch das Herunterschleifen des Hypoconids bildet sich hier eine Dentinfläche. Da die beiden Flächen beim Kauvorgang gegeneinander arbeiten, deutet die morphologische Stufe zwischen Dentin und Schmelz darauf hin, dass diese durch Abrasion entstanden sind. Bei stark abgenutzten Zähnen von *Talpa* und *Desmana* zeigt sich eine Stufe zwischen Dentin und Schmelz auch auf der buccalen Seite des Trigonids, am Protoconid. Entlang der funktionellen Scherkanten sind sowohl in oberen Molaren als auch im unteren Molaren Stufen zwischen Dentin und Schmelz nicht zu finden.



## 7 3D-Oberflächen-Analyse

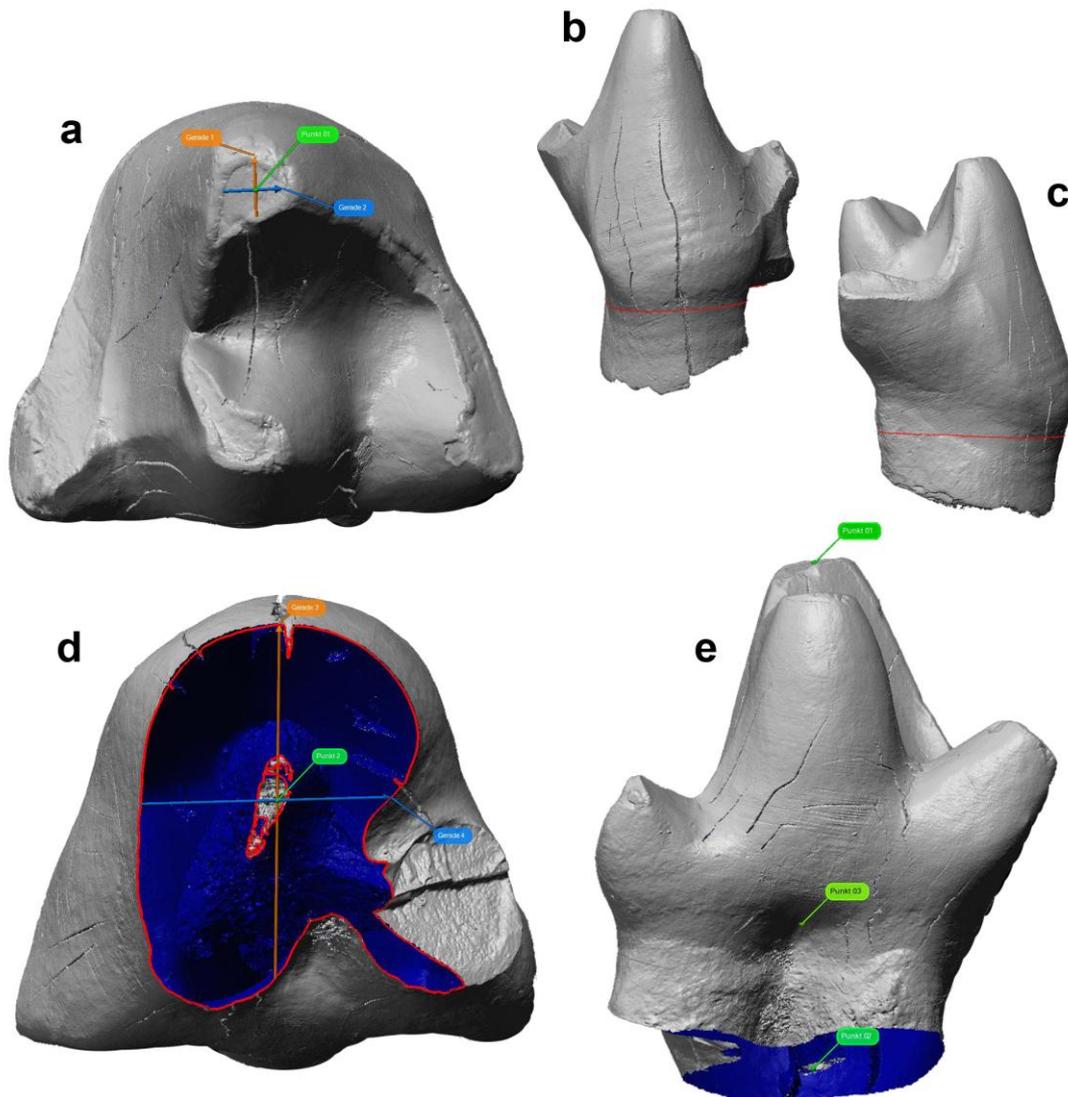
### 7.1 Festlegung der Referenzebene bei Molaren der Dryolestida

Die dreidimensionale Bearbeitung von Objekten setzt ein Referenzobjekt voraus, zu dessen Bezug weitere Elemente wie Ebenen oder Vektoren ausgerichtet oder die Inklination von Flächen gemessen werden können. Im Fall von Säugetiermolaren bietet sich eine Ebene als Referenz an, die bei jedem Zahn an jeweils identischer Stelle aufgespannt werden kann, und somit reproduzierbar ist. In vielen bisherigen 3D-Studien von Zahnoberflächen wurde hierfür die Zervikallinie als Verankerung der Referenzebene (Wood & Abbott 1983; Ungar et al. 2002; Ulhaas et al. 2004) verwendet. Bei den untersuchten Taxa in diesen Studien (beispielsweise Menschenaffen) liegen Okklusalebene und Referenzebene nahezu parallel, was die Zervikallinie als Verankerung der Referenzebene besonders nahelegt. Die Referenzebene kann durch Parallelverschiebung an Stellen verschoben werden, die an den zu vergleichenden Modellen leicht wiederzufinden sind, wie beispielsweise den tiefsten Punkt eines Beckens der Zahnoberfläche. Über dieser Ebene hervorstehende Oberflächen können auf diese Weise topographisch verglichen und die Abnutzung so quantifiziert werden. Generell sind Punkte, die auf den Zahnoberflächen vergleichend betrachtet werden sollen und somit als feste Orientierungspunkte dienen können, auf der Okklusalseite schwer zu finden, da die Okklusalfächen durch Abrasion und Attrition unter ständiger Umwandlung stehen.

Bei Molaren der Dryolestidae hat sich der sehr unregelmäßig verlaufende Krone-Wurzel-Übergang als Basis für die Referenzebene als nicht sinnvoll erwiesen, da diese Ebene stark von der Okklusalebene abweicht. Die Alternative, Punkte auf der Okklusalebene zu finden, ist problematisch, da diese Punkte bei allen Abnutzungsstufen reproduzierbar sein müssen. Alle prominenten Höcker der Dryolestiden-Molaren verlieren während der Abnutzung an Höhe und Steilheit, so dass auch keine Facettenflächen oder eine Ebene, die zwischen den Haupthöckern aufgespannt wird, als Referenzfläche herangezogen werden kann. Ebenfalls als nicht praktikabel stellte sich der Versuch heraus, Einzelzähne von okkusal zu betrachten und eine Ebene parallel zur Betrachtungsebene als Referenz zu benutzen, da sich bei der wiederholten Ausrichtung der Okkusalansicht der Molaren kaum die identische Ansicht wiederfinden ließ. Die Referenzebene muss für Einzelzähne reproduzierbar sein, so dass der

Verlauf des Kieferastes oder die Längsachse des Gaumens auch nicht als Verankerung einer Referenzebene in Frage kommen. Selbst in dem Fall, dass fossile Kieferfragmente zur Verfügung stehen, sind die eben diskutierten Möglichkeiten einer Referenzebene problematisch, da sich die individuelle Zahnstellung im Kiefer durch die Diagenese stark verändern kann. Gleiches gilt für getrocknetes Kiefermaterial. Durch den Trocknungsprozess verlieren die zahnumgebenden Gewebe des Zahnhalteapparates, wie etwa die Scharpey'schen Fasern, ihre ursprüngliche Haltefunktion und Elastizität, was die Zahnposition verändert. Im Folgenden wird der Aufbau der Referenzebene für untere Molaren beschrieben, welche in der vorliegenden Arbeit für Dryolestiden-Molaren unter Polyworks® (InnovMetric) entwickelt und verwendet wurde (siehe auch Abb. 16 und Abb. 17):

Der Aufbau startet in Okklusalansicht des 3D-Modells und der Ausgangspunkt ist die Spitze des Protoconids. Handelt es sich um einen ungenutzten bzw. wenig genutzten Zahn, kann direkt die Spitze des Protoconids verwendet werden. Im Falle von einer abgeflachten Spitze des Protoconids infolge von Abnutzung wird der Mittelpunkt der freigelegten Dentinfläche gewählt. Hier ist das Abnutzungsstadium nicht von Relevanz, da immer der Mittelpunkt der Dentinfläche gewählt wird, ungeachtet ihrer Größe. Eine Gerade wird von buccal nach lingual mittig über die Fläche gezogen, dabei wird immer der größtmögliche Abstand gewählt. Anschließend wird eine zweite Gerade ebenfalls mittig von mesial nach distal gezogen, möglichst im rechten Winkel zur ersten Geraden. Der Kreuzungspunkt beider Geraden bildet näherungsweise den Mittelpunkt der Fläche. Im nächsten Schritt wird auf der Ventralseite des Zahnes, also mit Sicht auf die beiden Wurzeln des Molaren, ein zweiter Punkt in der Mitte des Wurzelquerschnittes der Wurzel gesetzt, die sich unterhalb des Trigonids befindet. Als erschwerend hat sich hierbei die unterschiedliche Erhaltung der Wurzeln herausgestellt, in vielen Stücken sind diese an den unterschiedlichsten Stellen gebrochen oder fehlen ganz. Um diesen Punkt für alle Molaren reproduzierbar zu machen, wird jedes 3D-Modell auf der ventralen Seite durch einen Schnitt, der möglichst parallel zur Okklusalebene gesetzt wird, unterhalb des buccalen Krone-Wurzel-Übergangs beschnitten. Die ventrale Ansicht der auf diese Weise beschnittenen Modelle zeigt zwei Kreise, die den jeweiligen Wurzelquerschnitt darstellen. Auf dem Wurzelquerschnitt unter dem Trigonid wird nun eine Gerade mittig von buccal nach lingual gezogen und eine zweite ebenfalls mittig von mesial nach distal. Der Kreuzungspunkt ist näherungsweise der Mittelpunkt. Der an der Protoconidspitze festgelegte Punkt wird mit dem Punkt der Wurzel durch einen Vektor  $\vec{u}_m$  (m für unterer Molar) verbunden, der nach okklusal zeigt. Ein dritter Punkt wird als Basis für die Ebene  $E_1$  auf der lingualen Seite in Höhe des Krone-Wurzel-Übergangs in dem Zwickel zwischen den beiden

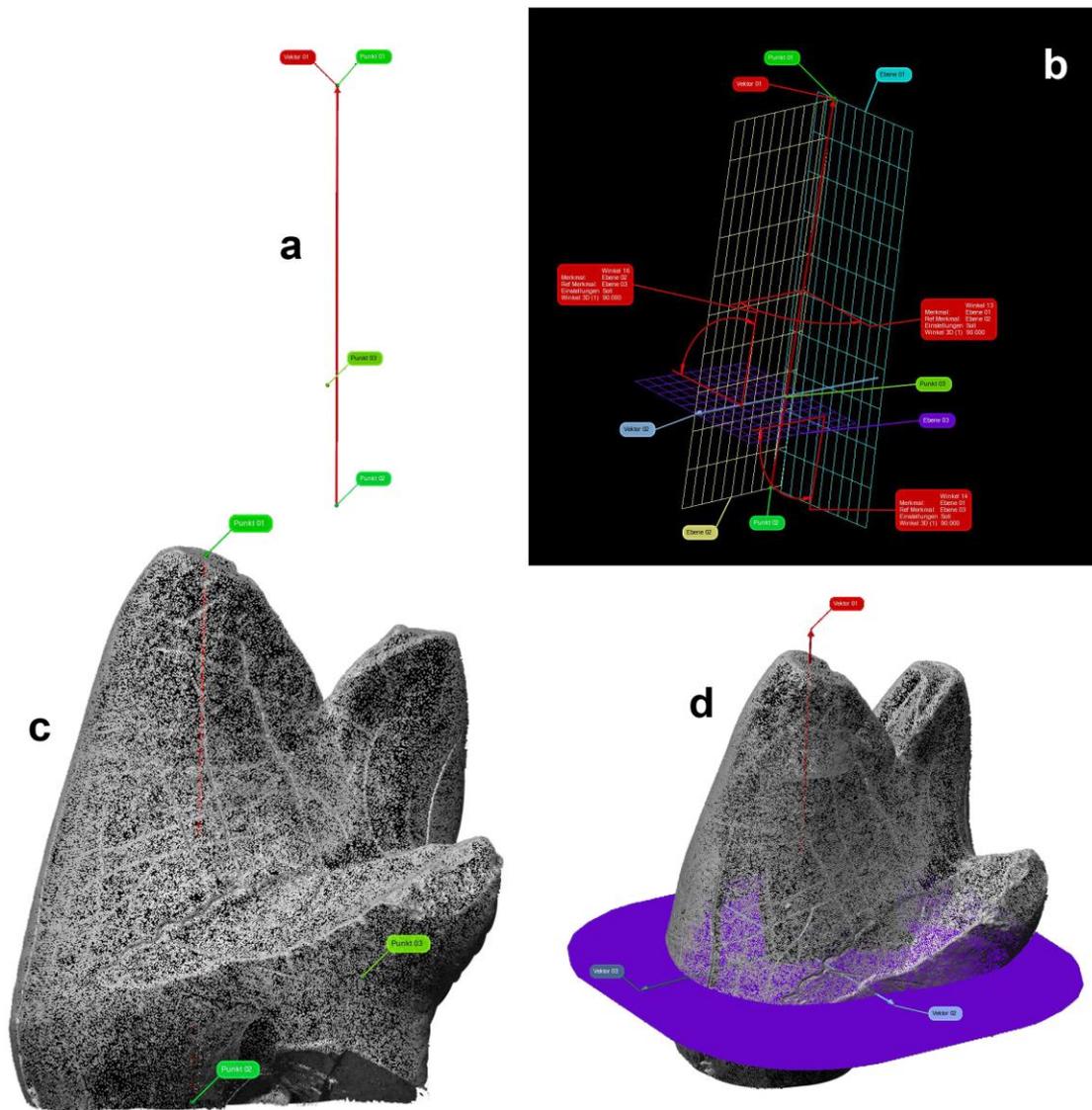


**Abb. 16:** Aufbau der Referenzebene an unteren Molaren der Dryolestida Teil 1 (am Beispiel von *Dryolestes leiriensis* Gui Mam 1155, linker unterer Molar). a) Ermittlung des Mittelpunktes auf der Dentinfläche des Protoconids. b+c) Schnitt auf Höhe des Krone-Wurzel-Übergangs parallel zur Okklusalebene. d) Zervikal Ansicht, zur Veranschaulichung der Ermittlung des Mittelpunktes auf dem Wurzelquerschnitt. e) Linguale Ansicht, Orientierungspunkt auf Höhe des Krone-Wurzel-Übergangs im Zwickel zwischen den Wurzeln. Nicht maßstabsgerecht.

Wurzeln gewählt. Zwischen den drei Punkten wird die Ebene  $E_1$  aufgespannt. Der Punkt zwischen den Wurzeln wird auf den Vektor  $\bar{u}_m$  projiziert, der zwischen die Punkte von Protoconid und Wurzel gelegt wurde. Aus der Orientierung der erzeugten Ebene  $E_1$  und dem Punkt, der nun Teil der Ebene  $E_1$  ist, kann ein weiterer Vektor  $\bar{v}_m$  senkrecht auf der Ebene  $E_1$  erzeugt werden (Normalenvektor), der seinen Ursprung in dem projizierten Punkt hat. Dieser Vektor  $\bar{v}_m$  zeigt nach mesial. Der auf der Ebene  $E_1$  errichtete Normalenvektor  $\bar{v}_m$  und der

Vektor  $\bar{u}_m$  bilden das Gerüst für eine zweite Ebene  $E_2$ , die zwischen ihnen aufgehängt wird und senkrecht zur Ebene  $E_1$  steht. Der zweite Vektor  $\bar{v}_m$  und die Orientierung der neuerzeugten Ebene  $E_2$  bilden die Grundlage für eine dritte Ebene  $E_3$ . Diese Ebene  $E_3$  steht senkrecht zu den Ebenen  $E_1$  und  $E_2$  und verläuft entlang des Vektors  $\bar{v}_m$ . Diese Ebene  $E_3$  verläuft nahezu parallel zur Okklusalebene und bildet die Referenzebene. Die Referenzebene kann nun durch Parallelverschiebung in jede beliebige Position gebracht werden. Durch Verschneiden der Ebenen  $E_1$  und  $E_3$  kann ein weiterer Vektor  $\bar{w}_m$  erzeugt werden, der sich im Verlauf der Arbeit für eine neue Ausrichtung des Modells im Koordinatensystem als nützlich erwiesen hat. Dieser Vektor  $\bar{w}_m$  zeigt nach buccal.

Die gleiche Art von Aufbau kann auf die Oberkiefermolaren übertragen werden. Hier bildet jedoch die Spitze des Paracons den Ausgangspunkt für die Aushängung der Vektoren und Ebenen. Auf der Spitze des Paracons wird der erste Punkt gesetzt; ist dieser infolge von Abnutzung abgeflacht, wird zur Bestimmung des Mittelpunkts der Dentinfläche die gleiche Methode mit Hilfe von zwei sich nahezu senkrecht kreuzenden Geraden benutzt, wie eben beim unteren Molaren beschrieben. Als Ankerpunkt für den zweiten Punkt wird der Mittelpunkt des Wurzelquerschnitts gewählt, der sich unterhalb des Paracons befindet. Dazu wird am Zahnmodell der Wurzelbereich in Höhe des lingualen Krone-Wurzel-Übergangs parallel zur Okklusalebene beschnitten. Auf der dorsalen Seite ergibt sich durch diesen Prozess der Wurzelquerschnitt, dessen Mittelpunkt mit der gleichen Methode ermittelt wird, wie auf der Dentinfläche des Paracons. Die Punkte werden über einen Vektor  $\bar{u}_M$  (M für oberer Molar) miteinander verbunden, der nach okklusal zeigt. Ein dritter Punkt wird auf der buccalen Seite des Molaren in dem Zwickel zwischen den beiden äußeren Wurzeln gesetzt, in Höhe des Krone-Wurzel-Übergangs. Die drei gesetzten Punkte bilden wie beim Unterkiefermolaren die Basis der ersten Ebene  $E_1$ . Im nächsten Schritt wird der dritte Punkt auf den Vektor  $\bar{u}_M$  projiziert und bildet somit den Ursprung für einen Normalenvektor  $\bar{v}_M$ , der auf der Ebene  $E_1$  erzeugt wird und nach mesial zeigt. Die zwei Vektoren bilden nun das Gerüst für die zweite Ebene  $E_2$ , die senkrecht zur Ebene  $E_1$  steht. Die Orientierung der Ebene  $E_2$  bildet zusammen mit dem Normalenvektor  $\bar{v}_M$  die Basis für die dritte Ebene  $E_3$ , die senkrecht zu den Ebenen  $E_1$  und  $E_2$  steht. Diese Ebene  $E_3$  ist die Referenzebene für den Oberkiefermolaren und verläuft nahezu parallel zur Okklusalebene. Entlang der Verschneidungslinie von Ebene  $E_1$  und Ebene  $E_3$  kann ein dritter Vektor  $\bar{w}_M$  gesetzt werden, der nach lingual weist und der für eine nachträgliche Ausrichtung des Modells im Koordinatensystem genutzt werden kann, wie es auch bei den Unterkiefermolaren der Fall ist.



**Abb. 17:** Aufbau der Referenzebene an unteren Molaren der Dryolestida Teil 2 (am Beispiel von *Dryolestes leiriensis* Gui Mam 1155, linker unterer Molar). a) Vektor  $\vec{u}_m$  zwischen dem ermittelten Punkt des Protoconids und dem ermittelten Punkt des Wurzelquerschnitts. b) Konstruierte Ebenen  $E_1$ ,  $E_2$  und  $E_3$  aus den zuvor festgelegten Punkten und Vektoren. c) Transparente Ansicht des Molaren mit dem Vektor  $\vec{u}_m$  im Inneren, der nach occlusal weist. d) Erzeugte Referenzebene (lila). Nicht maßstabsgerecht.

Aus diesem Aufbau ergibt sich folgender Vorteil: die erzeugten Vektoren können als Grundlage für eine Neuorientierung des Koordinatensystems genutzt werden. 3D-Modelle, die auf CT-Daten basieren, sind oftmals nicht vororientiert, da es nicht möglich war, die zu scannenden Objekte entsprechend auszurichten oder zu befestigen. Folglich sind die x-y-z-Koordinatensysteme bei jedem Objekt anders orientiert, und die Koordinaten sind nicht vergleichbar. Um dieses zu erreichen, müssen die Objekte im gegebenen Koordinatensystem

nachorientiert werden. Eine andere Möglichkeit ist, das Koordinatensystem am Modell auszurichten, damit alle Objekte die gleiche Orientierung aufweisen. Bei den untersuchten Molaren der Dryolestida konnten die bei der Ausrichtung der Referenzebene genutzten Vektoren  $\bar{u}$   $\bar{v}$   $\bar{w}$  für die Neuorientierung des Koordinatensystems benutzt werden. Der erste nach okklusal weisende Vektor  $\bar{u}$ , der durch Protoconid und Wurzel gelegt wurde, bildet in der vorliegenden Arbeit nach der Neuausrichtung die z-Achse. Der zweite nach mesial weisende Vektor  $\bar{v}$  (der Normalenvektor, der auf der zweiten Ebene errichtet wurde) ist dann dementsprechend die x-Achse, welche mesio-distal verläuft. Der dritte und letzte Vektor  $\bar{w}$  ist nach buccal respektive lingual orientiert und bildet die y-Achse. Eine Neuorientierung des Koordinatensystems nach dieser Methode wurde an allen 3D-Modellen vorgenommen. Dabei wurde für untere Molaren beachtet, dass der positive Bereich der z-Achse immer nach okklusal zeigt. Der positive Bereich der y-Achse zeigt nach buccal. Der Verlauf der x-Achse in Richtung des einspitzigen Talonids ergibt sich aus der Festlegung der anderen beiden Achsen und deren positiver Bereich zeigt nach mesial.

Für die oberen Molaren wurde die Bedingung festgelegt, dass der positive Bereich der z-Achse ebenfalls nach okklusal zeigt, der positive Bereich der y-Achse jedoch nach lingual ausgerichtet ist. Daraus resultiert, dass der positive Bereich der x-Achse nach mesial, also in Richtung des Parastyls, zeigt. Der Ursprung des jeweiligen Koordinatensystems liegt nach einer Neuausrichtung innerhalb des Molaren.

## 7.2 Messstrecken und -areale auf den virtuellen Oberflächen

Bei der Bewertung von Funktion und der Effizienz von Molaren bietet die Überführung in virtuelle 3D-Modelle eine Grundlage zur präzisen Vermessung funktioneller Einheiten. Aus diesen Vermessungen können dann Schlüsse hinsichtlich der Molaren-Eigenschaften gezogen werden. Die im Vorfeld erfolgte Einteilung von Abnutzungsstadien gibt Auskunft, ob und in welcher Form sich Funktion und Effizienz von Molaren im Laufe der Abnutzung verändern. Mit der Inspektionssoftware Polyworks<sup>®</sup> werden zu diesem Zweck zusätzlich zu den herkömmlichen Standard-Messstrecken (Länge, Breite, Kronenhöhe) weitere Parameter vermessen, wie etwa Scherkantenlängen, Facettenareale und Inklination der Facetten. Außerdem wird der Verlauf der Striationen auf den Facetten aufgenommen, um Änderungen im Bewegungsablauf während der Mastikation und über die Abnutzung hinweg feststellen zu können. Damit ein Vergleich der Messergebnisse möglich ist, wurden alle Messungen auf die im Kapitel 7.1 beschriebene Referenzebene bezogen. Um die gemessenen Längen und Areale zwischen den Molaren vergleichen zu können, wurden diese in Relation zu den festen Größen bucco-linguale Breite und mesio-distale Länge gesetzt. Im Folgenden sind die gemessenen Strecken und Areale (Abb. 18), die an den unteren und oberen Molaren der Dryolestida vorgenommen wurden, aufgeführt.

### Allgemein:

- Bucco-linguale Breite = Kürzester Abstand zwischen lingualer Außenseite und buccaler Außenseite, gemessen als geradlinige Strecke
- Mesio-distale Länge = Kürzester Abstand zwischen mesialer Außenseite und distaler Außenseite, gemessen als geradlinige Strecke

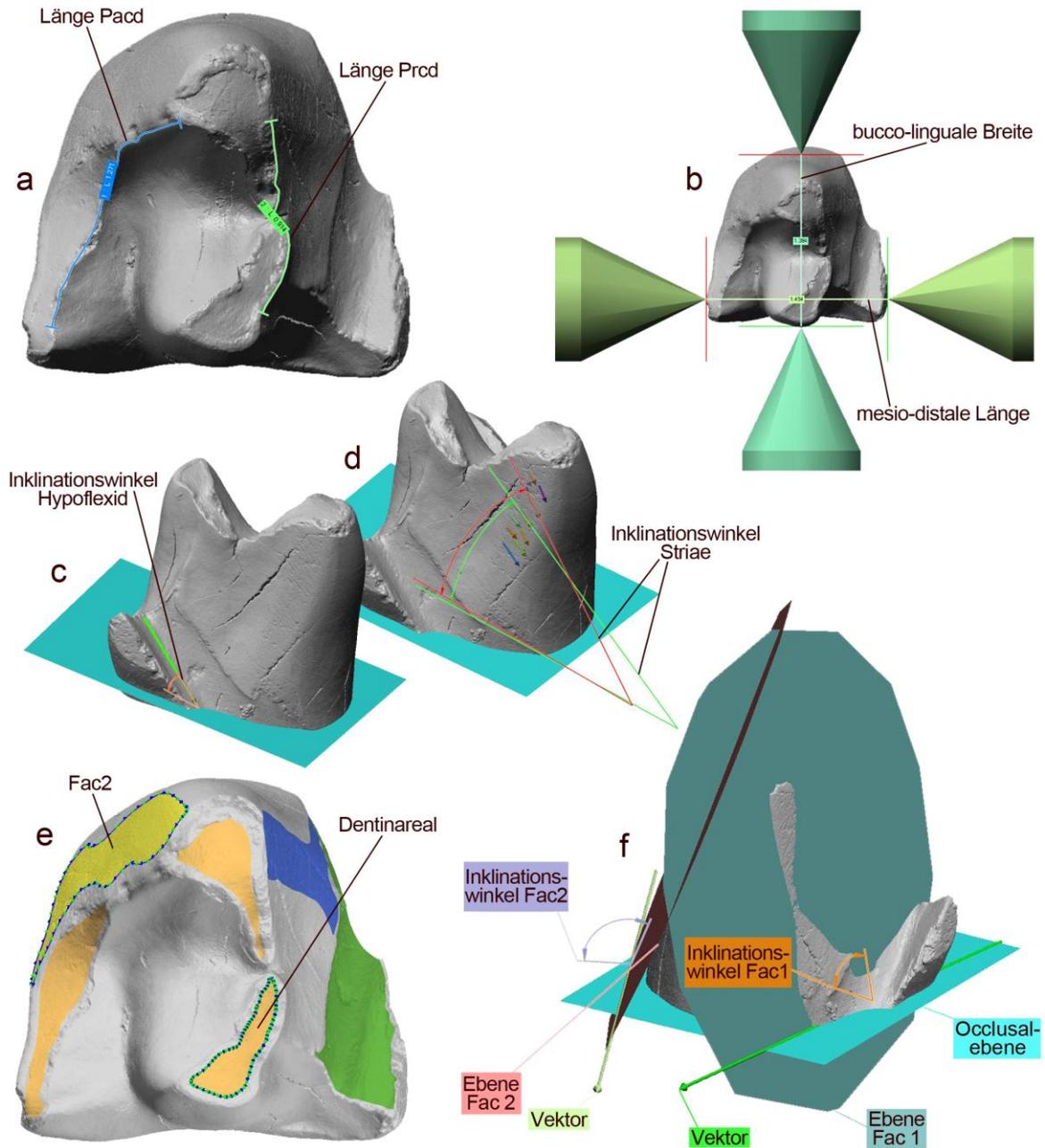
### Obere Molaren:

- Fläche Facette 1 = Größe des Areal der Facette 1
- Fläche Facette 2 = Größe des Areal der Facette 2
- Inklination Facette 1 = Winkel zwischen der Ebene, die mit Hilfe von drei Punkten auf der Facette 1 erzeugt wurde, und der Referenzebene
- Inklination Facette 2 = Winkel zwischen der Ebene, die mit Hilfe von drei Punkten auf der Facette 2 erzeugt wurde, und der Referenzebene

- Inklination Parastyl = Winkel zwischen dem Vektor, der mit Hilfe von zwei Punkten auf dem Parastyl erzeugt wurde, und dem auf die Referenzebene projizierten Vektor
- Inklination Striae = Winkel zwischen Vektoren, die mit Hilfe von zwei Punkten auf den einzelnen Striae erzeugt wurden, und den auf die Referenzebene projizierten Vektoren
- Länge Paracrista = Abstand zwischen lingualstem Punkt und buccalstem Punkt des Grates, gemessen entlang der Oberfläche
- Länge Metacrista = Abstand zwischen lingualstem Punkt und buccalstem Punkt des Grates, gemessen entlang der Oberfläche

**Untere Molaren:**

- Fläche Facette 1 = Größe des Areal der Facette 1
- Fläche Facette 2 = Größe des Areal der Facette 2
- Fläche Facette 3 = Größe des Areal der Facette 3
- Inklination Facette 1 = Winkel zwischen der Ebene, die mit Hilfe von drei Punkten auf der Facette 1 erzeugt wurde, und der Referenzebene
- Inklination Facette 2 = Winkel zwischen der Ebene, die mit Hilfe von drei Punkten auf der Facette 2 erzeugt wurde, und der Referenzebene
- Inklination Hypoflexid (Facette 3) = Winkel zwischen dem Vektor, der mit Hilfe von zwei Punkten auf dem Hypoflexid erzeugt wurde, und dem auf die Referenzebene projizierten Vektor
- Inklination Striae = Winkel zwischen Vektoren, die mit Hilfe von zwei Punkten auf den einzelnen Striae erzeugt wurden, und den auf die Referenzebene projizierten Vektoren
- Länge Protocristid = Abstand zwischen lingualstem Punkt und buccalstem Punkt des Grates, gemessen entlang der Oberfläche
- Länge Paracristid = Abstand zwischen lingualstem Punkt und buccalstem Punkt des Grates, gemessen entlang der Oberfläche

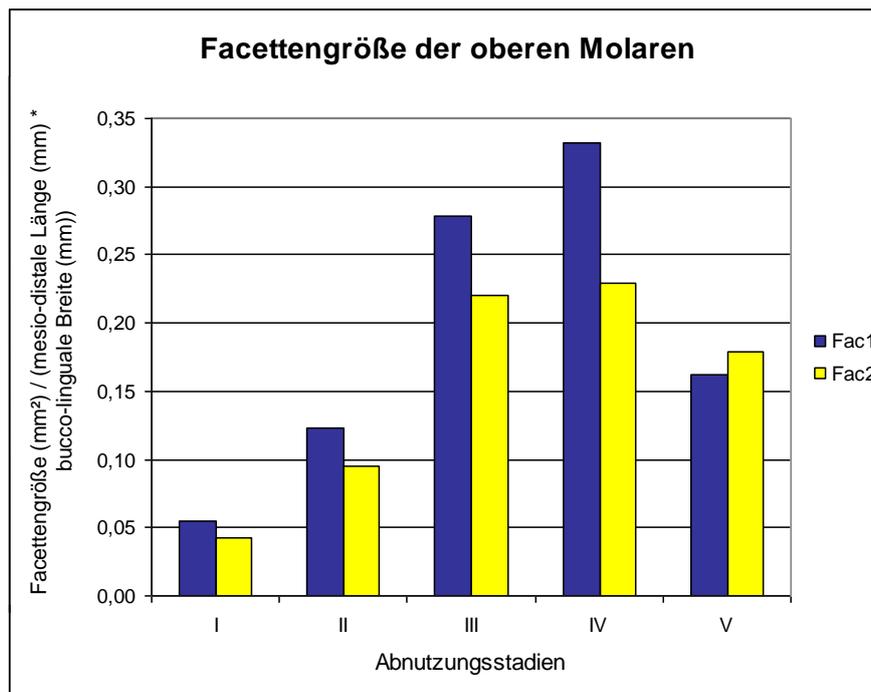


**Abb. 18:** Messstrecken und -areale am Beispiel eines linken unteren Molaren von *Dryolestes leiriensis* (Gui Mam 1163). a) Länge von Paracristid (blau, Pacd) und Protocristid (grün, Prcd). An oberen Molaren, werden die entsprechenden Strecken von Paracrista und Metacrista gemessen. b) Bucco-linguale Breite und mesio-distale Länge mit Hilfe des virtuellen Messschiebers. c) Inklination der Hypoflexidrinne, gemessen als Winkel (orange) zwischen dem gesetzten Vektor (hellgrün) in der Rinne gegen den projizierten Vektor auf der Referenzebene (hellblau). d) Inklination der Striae, gemessen als Winkel (rot, grün) zwischen den auf den Striae erzeugten Vektoren (bunte Pfeile) und den projizierten Vektoren auf der Referenzebene (hellblau). e) Größe eines Areals innerhalb einer Flächenbegrenzung (blaugrüne Linienzüge) am Beispiel von Facette 2 (gelb, Fac2) und dem freigelegten Dentin (beige) am Metaconid. f) Inklination der Facetten 1 und 2, gemessen als Winkel zwischen den Ebenen (petrol, hellrot) die auf den beiden Facetten erzeugt wurden und der Referenzebene (hellblau, hier entspricht die Referenzebene der Occlusalebene). Die Abbildungen a-e sind gespiegelt. Die Abbildungen zeigen schematisch die Messungen, die vorgenommen wurden, und sind nicht maßstabsgetreu.

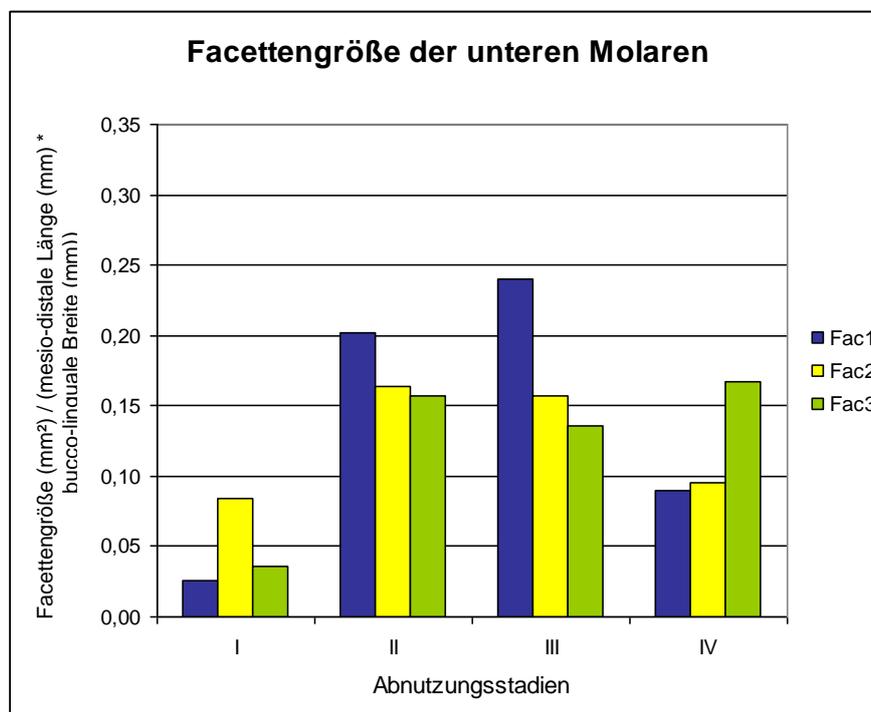
### 7.3 Quantifizierung und Entwicklung der funktionellen Flächen

Aufgrund von Abtragung von Schmelz und Dentin über den Verlauf der Abnutzung hinweg wird das Zahnrelief umgestaltet. Bei den untersuchten Dryolestida *Dryolestes*, *Krebsotherium* und *Henkelotherium* konnte mit Hilfe der 3D-Oberflächengenerierung und spezieller Vermessungssoftware (Polyworks<sup>®</sup>, InnovMetric) die Veränderungen der funktionellen Flächen über die Abnutzung hinweg quantifiziert werden.

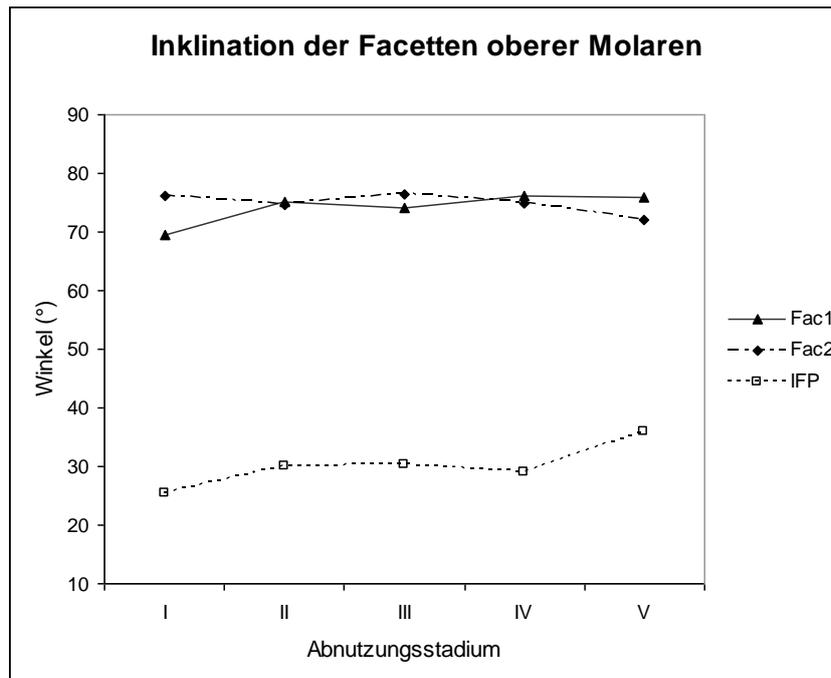
Im Verlauf der Abnutzung der Unterkiefermolaren über die fünf Stadien hinweg, nimmt die Gesamtgröße der drei Scherfacetten 1, 2 und 3 zunächst zu. Bereits in Stadium III setzt bei Facette 1 eine leichte Abnahme der Fläche ein, während Facette 2 erst mit Eintritt in Stadium IV an Fläche verliert. Die Abnahme der Fläche beider Facetten geht darauf zurück, dass bereits in Stadium III ein Abflachen der Zahnspitzen einsetzt. Dies führt spätestens in den Abnutzungsstadien IV und V zu einem Verlust der Kronenhöhe, der sich aufgrund der weitgehenden Einrumpfung der drei Hauptspitzen Protoconid, Paraconid und Metaconid auf die Facettengröße auswirkt. Durch die Einrumpfung verringert sich der mögliche Ausdehnungsraum für die Scherfacetten auf den mesialen und distalen Flanken des Trigonids. Im Vergleich zu den Facetten 1 und 2 bleibt Facette 3 über die Stadien II und III hinweg in der Ausdehnung relativ konstant (Abb. 20). Mit dem Erreichen des Stadiums IV gewinnt die Facette 3 nochmals etwas an Größe, was auf die wiederholte Scherbewegung des Paracons entlang der Hypoflexidrinne zurückzuführen ist, die für ein tieferes Einschleifen der Facette sorgt. Am oberen Molaren (Abb. 19) kann die absolute Größe der Facette 3 nicht einwandfrei bestimmt werden, weil es sich hier um die Spitze des Paracons im ungenutzten Zustand bzw. um den lingualen Schmelzrand des Paracons im abgenutzten Zustand handelt, der in die Facette 3 des unteren Molaren hineingreift und in der konkaven Struktur der Rinne hinabgleitet. Facette 3 der oberen Molaren ist funktionell betrachtet keine große Scherfläche, wie sie bei den unteren Molaren zu finden ist, sondern es handelt sich vielmehr um die schmale Kante oder auch Randstruktur der Paraconspitze, die bei der Okklusion im Hypoflexid der unteren Molaren geführt wird. Eine genaue Abgrenzung zu Facette 1 kann auf den meisten untersuchten oberen Molaren nicht vorgenommen werden. Und da der Übergang von einer Facette in die andere mit zunehmendem Grad der Abnutzung undeutlicher wird, ist eine Vermessung der Facette 3 über die Abnutzung hinweg kaum möglich. In der vorliegenden Arbeit werden daher bei oberen Molaren nur die Flächen der Facetten 1 und 2 vermessen und vergleichend betrachtet.



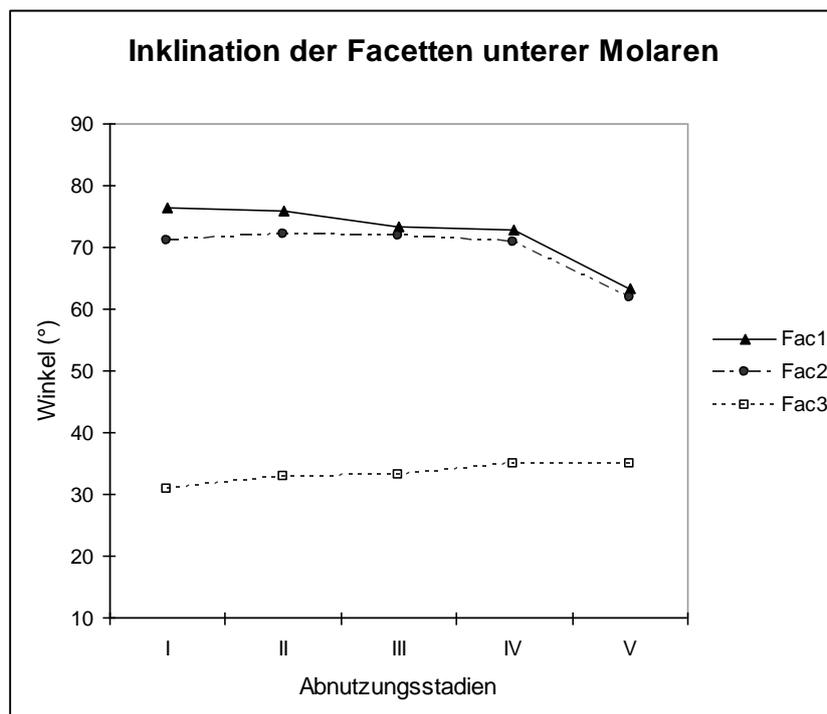
**Abb. 19:** Entwicklung der Facettengrößen der oberen Molaren über die Abnutzungsstadien hinweg. Das Maximum an Facettengröße liegt für die Facetten 1 und 2 im Stadium IV. Anzahl der Taxa die in die Messungen der Facette 1 eingegangen sind: Stadium I n=2; Stadium II n=4; Stadium III n=7; Stadium IV n=3; Stadium V n=4. Anzahl der Taxa die in die Messungen der Facette 2 eingegangen sind: Stadium I n=2; Stadium II n=4; Stadium III n=7; Stadium IV n=3; Stadium V n=4 (Messwerte siehe Tabellen 05-07 im Appendix).



**Abb. 20:** Entwicklung der Facettengrößen der unteren Molaren und Entwicklung der Facettengrößen der oberen Molaren über die Abnutzungsstadien hinweg. Bei den unteren Molaren ist im Stadium III das Maximum an Facettengröße erreicht. Anzahl der Taxa, die in die Messungen der Facette 1 eingegangen sind: Stadium I n=3; Stadium II n=3; Stadium III n=7; Stadium IV n=3. Anzahl der Taxa die in die Messungen der Facette 2 eingegangen sind: Stadium I n=6; Stadium II n=6; Stadium III n=7; Stadium IV n=3 (Messwerte siehe Tabellen 08-10 im Appendix).

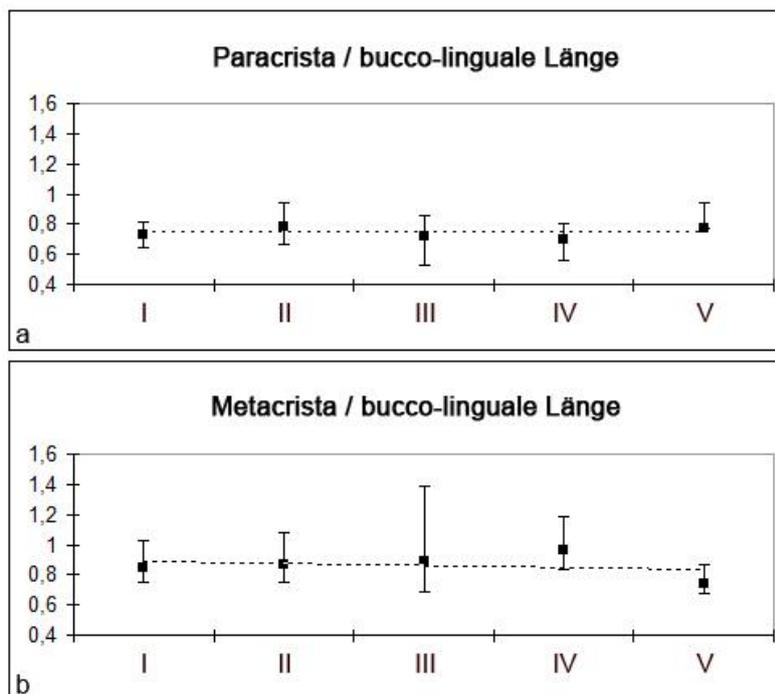


**Abb. 21:** Inklination der Facetten auf den oberen Molaren über die Abnutzungsstadien hinweg. Während die Inklination der Facetten 1 und 2 über die Abnutzung hinweg relativ konstant bleiben, nimmt die Inklination des Parastyls zu. Anzahl der Taxa, die in die Messungen der Facette 1, Facette 2 und Facette 3 eingegangen sind: Stadium I n=3; Stadium II n=4; Stadium III n=7; Stadium IV n=3; Stadium V n=4 (Messwerte siehe Tabellen 05-07 im Appendix).



**Abb. 22:** Inklination der Facetten auf den unteren Molaren über die Abnutzungsstadien hinweg. Während die Inklination der Facetten 1 und 2 über die Abnutzung abnimmt, nimmt die Inklination von Facette 3 zu. Anzahl der Taxa, die in die Messungen von Facette 1 eingegangen sind: Stadium I n=5; Stadium II n=6; Stadium III n=8; Stadium IV n=4; Stadium V n=2. Anzahl der Taxa die in die Messungen von Facette 2 eingegangen sind: Stadium I n=6; Stadium II n=6; Stadium III n=8; Stadium IV n=4; Stadium V n=2. Anzahl der Taxa die in die Messungen von Facette 3 eingegangen sind: Stadium I n=5; Stadium II n=6; Stadium III n=8; Stadium IV n=4; Stadium V n=5 (Messwerte siehe Tabellen 08-10 im Appendix).

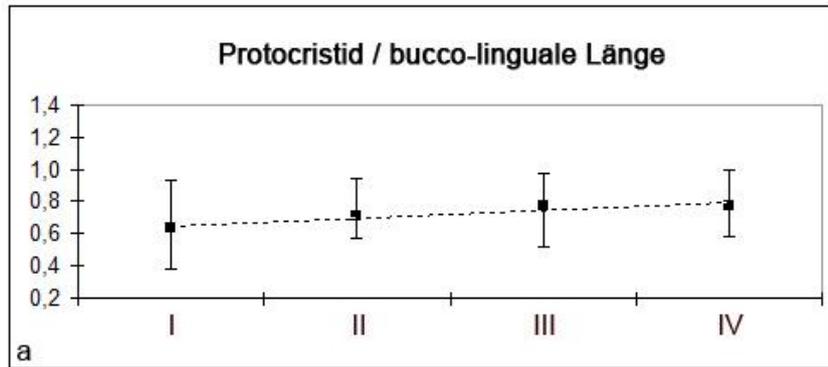
Die beiden Facetten 1 und 2, die jeweils auf den nahezu vertikalen Flanken der unteren und der oberen Molaren liegen, sind sehr steil angelegt. Die Facette 1 ist auf den unteren Molaren nach distal ausgerichtet und zeigt bei allen untersuchten Stücken einen größeren Einfallswinkel (im Schnitt um etwa  $9^\circ$  steiler) als Facette 2, die auf der mesialen Seite des Trigonids sitzt. Auf den oberen Molaren ist die Facette 1 nach mesial ausgerichtet und zeigt auch hier eine größere Steilheit, als die nach distal weisende Facette 2. Dies ist bedingt durch die im Versatz der unteren und oberen Molaren, was das interdental Scheren, also das Hineingleiten der unteren Molaren in den Interdentalraum bei Kieferschluss, erst ermöglicht. Gemessen zur Okklusalebene variiert die Inklination der Facette 1 zwischen  $70,6^\circ$  und  $82,1^\circ$  und die der Facette 2 zwischen  $63,8^\circ$  und  $77,1^\circ$  (Abb. 21). Diese Varianz kann einerseits von der Zahnposition des jeweiligen Molaren im Kiefer abhängig sein, welche - wie schon zuvor in den Kapiteln 4 und 5, Material und Methoden, erläutert - bei Einzelzähnen aufgrund ihrer Uniformität nur schwer bestimmbar ist. Andererseits scheint auch der Grad der Abnutzung bei der Inklination der Scherflächen eine gewisse Rolle zu spielen, wie die Aufteilung auf die jeweiligen Abnutzungsstadien zeigt. Über die ersten drei Stadien hinweg bleibt die Inklination beider Facetten sowohl auf Unterkiefer- als auch auf Oberkiefermolaren nahezu konstant. Im weiteren Verlauf zum Stadium IV zeigen beide Scherflächen der unteren Molaren eine leichte Abnahme der Inklination, während auf den oberen Molaren die Inklination der Scherflächen weiterhin konstant ist. Die unteren Molaren des Stadiums V zeigen eine deutliche Abnahme der Inklination der Facetten 1 und 2 im Vergleich zu den ersten drei Stadien (Abb. 22).



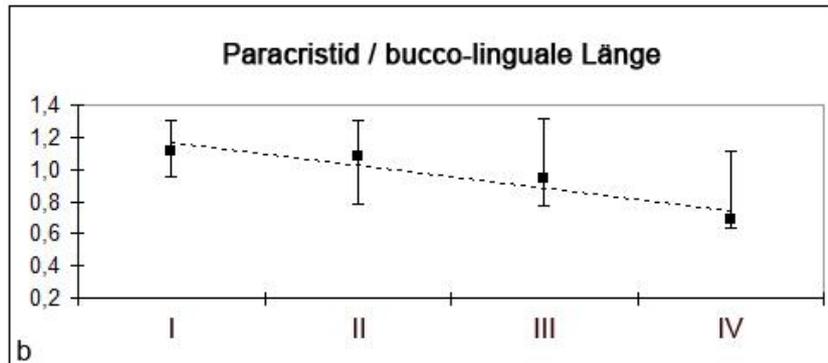
**Abb. 23:** a) Länge der Paracrista über die fünf Abnutzungsstadien hinweg. Die Länge der funktionellen Kante der oberen Molaren bleibt im Verlauf der Abnutzung relativ konstant. Gemessene Anzahl der Taxa: Stadium I n=3; Stadium II n=4; Stadium III n=7; Stadium IV n=3; Stadium V n=4.

b) Länge der Metacrista über die fünf Abnutzungsstadien hinweg. Die Länge dieser Scherkante bleibt genau wie die Paracrista über die Abnutzung hinweg relativ konstant. Gemessene Anzahl der Taxa: Stadium I n=3; Stadium II n=4; Stadium III n=7; Stadium IV n=3; Stadium V n=3.

**Abb. 24:** a) Länge des Protocristids über die ersten vier Abnutzungsstadien hinweg. Die leichte Längenzunahme hängt mit der Vertiefung des v-förmigen Einschnitts zusammen. Gemessene Anzahl der Taxa: Stadium I n=6; Stadium II n=4; Stadium III n=7; Stadium IV n=4.



b) Länge des Paracristids über Abnutzung hinweg. Die Abnahme der Gesamtlänge hängt mit dem Verlust der Kronenhöhe in fortgeschrittenen Stadien zusammen. Gemessene Anzahl der Taxa: Stadium I n=6; Stadium II n=6; Stadium III n=7; Stadium IV n=4.



Facette 3, die auf den unteren Molaren in der Hypoflexidrinne lokalisiert ist, hat im Schnitt eine Inklination von  $33^\circ$ , zeigt aber im Vergleich zu den anderen beiden Facetten im Verlauf der Abnutzung einen gegenteiligen Trend. Sie wird mit zunehmender Abnutzung steiler. Das Gleiche zeigt die zusätzliche Scherfläche der oberen Molaren.

Das Protocristid der unteren Molaren ist bei ungenutzten oder nur leicht genutzten Zähnen im Schnitt 37% kürzer als das Paracristid (Abb.24). Beide funktionellen Kanten nehmen durch das Einschleifen zunächst über die ersten zwei Stadien an Gesamtlänge zu. Das hängt mit der Vertiefung des v-förmigen Einschnitts zusammen, den beide Kanten zwischen den Zahnspitzen aufweisen. Nach dem leichten Anstieg der Gesamtlänge verliert das Paracristid im weiteren Verlauf an Länge, da bereits in Stadium III und IV das Protoconid sowie das Paraconid durch die Einebnung des Gesamtreliefs an Höhe verloren haben und der v-förmige Einschnitt der Kante zwischen Protoconid und Paraconid abflacht. Das Protocristid verzeichnet zunächst noch einen leichten Anstieg in der Gesamtlänge. Das kann damit zusammenhängen, dass das Metaconid höher ist als das Paraconid und dementsprechend länger braucht, um abgeschliffen zu werden. Es reagiert somit resistenter gegen die Abflachung des Reliefs, was die Länge der funktionellen Kante über das nächste Abnutzungsstadium hinweg länger erhält als auf Seiten des Paracristids. Das Paracristid verliert aufgrund der weitgehenden Einebnung des Paraconids in Abnutzungsstadium IV weiter an Länge. Damit geht der Verlust der schützenden und stützenden Schmelzschicht der

gesamten Krone einher. Nachdem das Protocristid über die ersten drei Stadien hinweg durch das Ausweiten des v-förmigen Einschnittes an Länge gewonnen hat, verliert diese Kante im Stadium IV ebenfalls an Länge aufgrund des Schmelzverlusts. In Stadium V kann aufgrund dieser Einebnung der genaue Verlauf der beiden Kanten nicht weiter nachvollzogen werden, und es kann in diesem Stadium nun auch nicht mehr von Kanten im Sinne von funktionellen Einheiten gesprochen werden. Insgesamt betrachtet verliert während der Abnutzung das Paracristid am deutlichsten an Länge im Vergleich zum Protocristid. Im Vergleich zu den Kanten der unteren Molaren behalten die beiden funktionellen Kanten der oberen Molaren, Paracrista und Metacrista, ihre Länge über die Abnutzung hinweg weitgehend bei. Die Metacrista büßt im Verlauf der Abnutzung leicht an Länge ein, während die Paracrista nahezu konstant bleibt (Abb. 23). Im ungenutzten Zustand ist die Metacrista im Schnitt etwa 12% länger als die Paracrista.

#### 7.4 Topographische Reliefanalysen und Geometrie der untersuchten Molaren

Mit Hilfe der Anwendung von Falschfarbendarstellung und Isolinien (Polyworks®) auf die virtuellen 3D-Oberflächen kann ein Vergleich der unterschiedlichen Topographien der Okklusalfächen der Molaren vorgenommen werden. Zu diesem Zweck werden Molaren in einem vergleichbaren Abnutzungszustand gegenübergestellt und eine Referenzebene als Bezugsebene gewählt. Diese Referenz sollte idealer Weise die Modelle der Molaren in gleicher Höhe schneiden, um die Erhebung des Reliefs über der Referenzebene für jedes Taxon vergleichbar zu machen. Hierfür wurde für die topographischen Analysen der Krone-Wurzel-Übergang auf der buccalen Seite der Molaren gewählt und die Okklusalebene auf dieses Niveau parallel verschoben. Es wurde die buccale Seite ausgewählt, da im Falle von *Dryolestes* und *Krebsotherium* ein Schneiden auf der lingualen Seite darin resultieren würde, dass die Rinne des Hypoflexids nur teilweise in den Höhenvergleich eingehen würde, da die buccale Seite der Rinne tiefer liegt als der linguale Krone-Wurzel-Übergang. Für die Falschfarbendarstellung ist eine von Polyworks® voreingestellte Farbskala verwendet worden (Rainbow 25), die 25 Farbabstufungen umfasst. Bei dieser Skala wird der tiefste Bereich des Modells rosa gefärbt, der höchste rot. Zur Anwendung kommt diese Methode auf Modelle, die auf die gleiche Größe skaliert worden sind. Als Bezug wird der Abstand zwischen Protoconid und Metaconid gewählt, der mit Hilfe eines Skalierungsfaktors auf eine einheitliche Länge gebracht wird, der nach der folgenden Formel für jedes Modell berechnet wird:

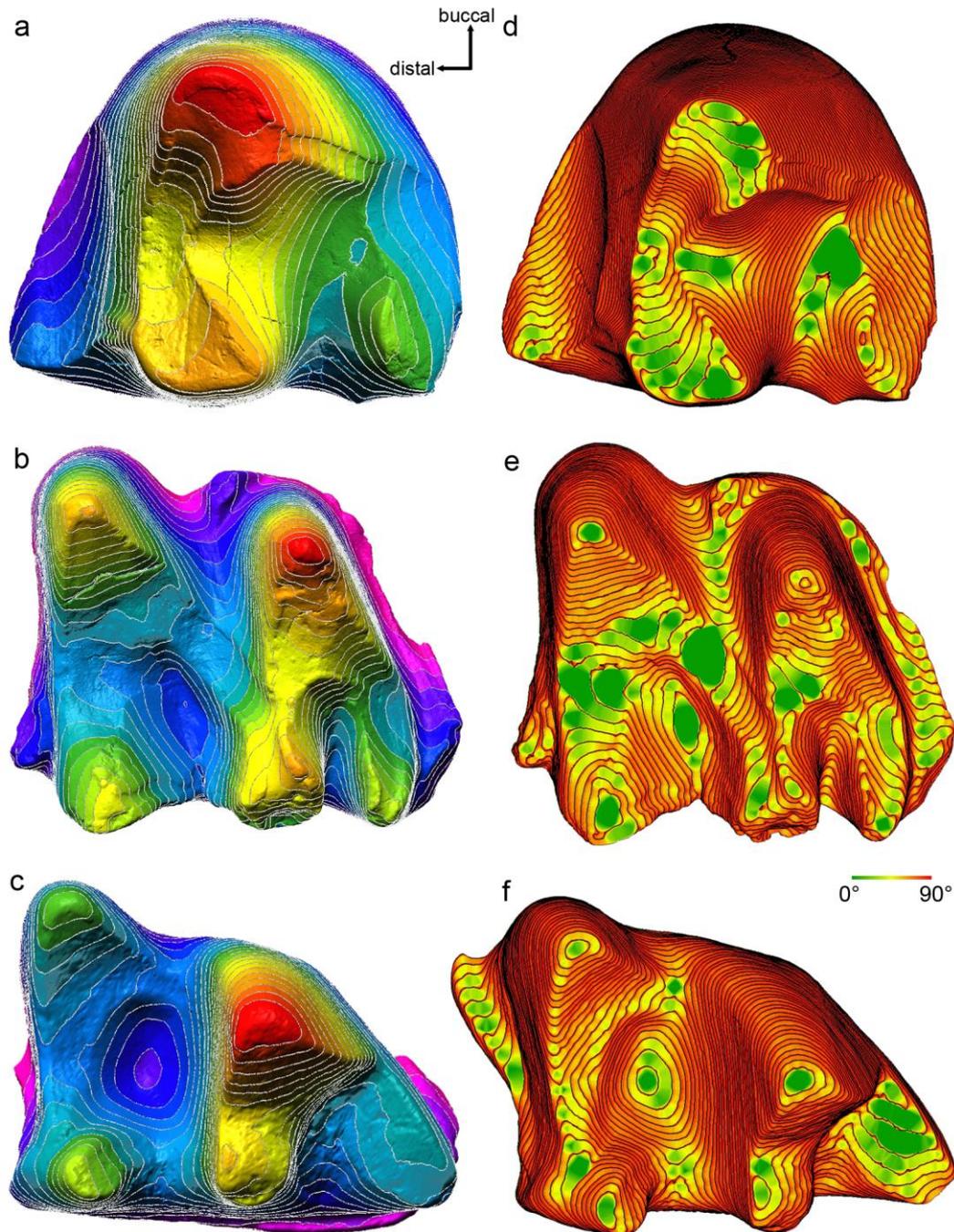
$$\text{Maßstab (in \%)} = \frac{\text{Sollgröße}}{\text{Istgröße}} * 100 \%$$

Die skalierten Modelle kamen zusätzlich im Slope Map Creator zur Anwendung, in Form von 2D-Isolinienkarten der Molaren, bei denen die Abstände der Isolinien zueinander ausgewertet wurden (siehe auch Kapitel 5.5). Der Slope Map Creator bietet insofern zusätzliche Informationen, dass er die Steilheit der Flächen einer bestimmten Farbe zuordnet. Diese unterschiedliche Färbung der topographischen Charakteristika unterstützt die Aussage der Isolinienkarten, indem sehr steile Flächen einheitlich rot gefärbt werden, sehr flache Ebenen grün und alle Übergangsformen gelb gefärbt werden, was der Isolinienkarte eine Tiefe

vermittelt, die bei der Falschfarbendarstellung aufgrund der vielen unterschiedlichen Farben verloren geht.

Für diesen Vergleich wurden nach dem Kriterium der Schmelzdicke drei Vertreter ausgewählt, weil sich gezeigt hat, dass die Schmelzdicke die Form der Abnutzung beeinflusst. Als Beispiel für sehr dünnen Schmelz wurde *Dryolestes* herangezogen, *Desmana* für eine intermediäre Schmelzdicke und *Crocidura* als Beispiel für dicken Schmelz. Alle ausgewählten Beispiele befinden sich in einem vergleichbaren Abnutzungszustand, nach der Einteilung der Abnutzungsstadien für Dryolestida im Stadium IV.

Die Isolinien des Molarenmodells von *Dryolestes* zeigen deutlich den beobachteten Abfall des freigelegten Dentinfeldes nach mesial entlang des lingualen Teils des Paracristids (Abb. 25 a). Betrachtet man diese funktionelle Kante bei *Desmana*, zeigt das freigelegte Dentin am lingualen Teil des Paracristids sichtlich weiter auseinander stehende Isolinien (Abb. 25 b), was bedeutet, dass bei *Desmana* in diesem Bereich das freigelegte Dentinfeld flacher ist als bei *Dryolestes*. Durch die Falschfarbenanalyse sind entlang des Dentinfeldes am Paracristid von *Desmana* weniger Farben zugeordnet als bei dem von *Dryolestes*. Sie markieren gleiche Höhenniveaus, und es wird deutlich, dass der mesiale „äußere“ Schmelzrand dieses Dentinfeldes auf ähnlicher Höhe liegt wie der distale „innere“ Schmelzrand. Im Gegensatz dazu ist bei *Dryolestes* die Höhe des distalen „inneren“ Schmelzrands einer anderen Farbe zugeordnet, als es für den mesialen „äußeren“ Schmelzrand der Fall ist. Dieses spiegelt die deutlich zervikalere Position des mesialen Schmelzrandes bei *Dryolestes* wider. Bei *Crocidura* verlaufen die Isolinien am lingualen Teil des Paracristids verglichen mit *Dryolestes* in entgegengesetzter Richtung, was den Abfall des freigelegten Dentins in Richtung des Trigonidbeckens anzeigt (Abb. 25 c). Ähnlich wie bei *Desmana* verdeutlichen die wenigen Farben in diesem Bereich, die durch die Falschfarbendarstellung zugeordnet wurden, dass der Einfall zum Becken relativ flacher, als der nach mesial gerichtete Abfall des Dentinfeldes von *Dryolestes*. Unverkennbar liegt bei *Crocidura* der mesiale „äußere“ Schmelzrand höher als der „innere“, was im Gegensatz zu den anderen beiden Taxa steht. Die Slopemaps (Abb. 25 d-f) der drei untersuchten Taxa verdeutlichen diesen gegenteiligen Abfall der Dentinflächen am Paracristid. Während bei *Dryolestes* nahezu das gesamte Dentinfeld rot gefärbt ist, da es sehr steil nach mesial abfällt, zeigt die Slopemap von *Desmana* in diesem Bereich Gelb mit leichtem Übergang zum Grün. *Crocidura* weist am lingualen Teil des Paracristids ebenfalls gelbliche bis grüne Bereiche auf, das in beiden Fällen von dem flacheren Einfall der Dentinflächen zeugt.



**Abb. 25:** Topographische Isolinienkarten von den drei untersuchten Vertretern *Dryolestes* (a,d: *Dryolestes leiriensis*, Gui Mam 1196, rechter unterer Molar, gespiegelt), *Desmana* (b,e: *Desmana moschata*, isolierter linker unterer m2 von ZIN 98368) und *Crocidura* (c,f: *Crocidura russula*, M3821-6, rechter unterer m2, gespiegelt) im Vergleich zu Slopemaps. Die Slopemaps simulieren die Topographie anhand zugeordneter Farben. In diesen Karten wird das charakteristische Abfallen der Dentinfelder entlang der funktionellen Kanten nach mesial und distal bei *Dryolestes* offensichtlich. Im Vergleich dazu zeigt *Desmana* eher zur Okklusalebene parallele Abnutzung. *Crocidura* zeigt im Trigonid ein zum Beckenzentrum abfallendes Dentinfeld. Dieses steht im Gegensatz zu dem Befund bei *Dryolestes*. Nicht maßstäblich.

Bei allen drei untersuchten Molaren steht der buccale Teil des Paracristids sehr steil zur Referenzebene. Dies verdeutlichen die engen Isolinien an dieser Kante. Obwohl sich alle

Molaren in einem vergleichbaren Abnutzungsstadium befinden, ist am buccalen Teil des Paracristids bei *Dryolestes* offensichtlich weniger Dentin freigelegt als bei den anderen beiden Taxa. In der Slopemap-Darstellung wird bei *Dryolestes* deutlich, dass der „äußere“ Schmelzrand im Vergleich zum „inneren“ nach buccal versetzt ist und, linguo-buccal betrachtet, mit diesem auf gleichem Niveau liegt. Der lingualer gelegene „innere“ Schmelzrand bildet eine deutliche Kante. Bei *Desmana* dagegen steht der vergleichbare „äußere“ Schmelzrand des buccalen Teils des Paracristids klarer hervor und ist verglichen mit dem „inneren“ Schmelzrand nach mesio-buccal versetzt. Das führt dazu, dass der äußere Schmelzrand bei *Desmana* in diesem Bereich die funktionelle Kante bildet, was im direkten Gegensatz zu *Dryolestes* steht. Bei *Crocidura* bildet der „äußere“ Schmelzrand ebenfalls die funktionelle Kante. Da das Trigonidbecken bei *Crocidura* durch den direkten Kontakt mit dem Hypocon des antagonistischen oberen Molaren in diesem Abnutzungsstadium bereits keine „inneren“ Schmelzränder mehr aufweist, ist es schwer, die Lagebeziehung zum „inneren“ Schmelzrand zu bestimmen. Aus Beobachtungen von weniger abgenutzten Molaren von *Crocidura* kann jedoch geschlossen werden, dass der „äußere“ Schmelzrand deutlich stärker nach mesial versetzt ist in Bezug zum „inneren“ Schmelzrand, im Vergleich zu *Desmana*.

Am Protocristid fällt das Dentinfeld bei *Dryolestes* nach distal ab, während es bei *Desmana* in dem v-förmigen Einschnitt zwischen Protoconid und Metaconid eine flache Ebene bildet. Dies ist aus der Grünfärbung dieses Bereiches in der Slopemap zu schließen (Abb. 25 d, e). Bei der bloßen Betrachtung der Okklusalansicht der drei zu vergleichenden Molaren kommt dieser Unterschied nicht so offensichtlich zum Vorschein, wie durch die unterschiedliche Einfärbung in den Slopemaps. Bei *Crocidura* zeigen die Isolinien wiederum einen Abfall des freigelegten Dentins in Richtung des Trigonid-Beckens an, ganz ähnlich wie auf der mesialen Seite am Paracristid, und auch hier ist es die gegensätzliche Richtung als es bei *Dryolestes* der Fall ist. In allen drei Fällen steht der „äußere“ Schmelzrand, der in diesem Bereich das Dentinfeld distal begrenzt, hervor und bildet die funktionelle Kante.

Das Hypoflexid des Molaren von *Dryolestes* hat einen vergleichbaren steilen Abfall in buccaler Richtung, wie das Hypoflexid des Molaren von *Desmana*. Dieses bezeugen die ähnlichen Abstände zwischen den Isolinien. Bei *Crocidura* ist das Hypoflexid aufgrund des linguo-buccal breiter angelegten Talonids stark verkürzt. Im Vergleich zu *Desmana* liegt der Übergang der buccalen Begrenzung des Talonids zum Trigond deutlich buccaler, was mit einer Verkürzung der Länge der Hypoflexidrinne einhergeht. Die Isolinien liegen bei *Crocidura* im Hypoflexid näher zueinander, damit ist diese Struktur linguo-buccal nicht nur

kürzer als bei den anderen beiden Taxa, sondern auch steiler. Die Farbgebung der Falschfarbentarte zeigt zudem, dass das Hypoflexid bei *Crocidura* am lingualen Ende nicht sehr weit hoch ans Trigonid reicht. Bezogen auf das Protoconid endet bei *Crocidura* das Hypoflexid bereits an der buccalen Begrenzung des Protoconids. Bei *Desmana* dagegen reicht das linguale Ende des Hypoflexids nahezu bis zum v-förmigen Einschnitt zwischen Protoconid und Metaconid. Es schließt also mittig des Protocristids ab, auf der Höhe der lingualen Begrenzung des Protoconids. Bei *Dryolestes* reicht dagegen das linguale Ende des Hypoflexids bis an die linguale Begrenzung des Metaconids und zieht sich somit nahezu über die gesamte linguo-buccale Breite des Molaren.

Insgesamt betrachtet, ist bei allen drei Taxa die distale Flanke des Trigonids sehr steil angelegt, sie steht nahezu senkrecht zur Referenzebene. Dies geht aus der Rotfärbung dieses Bereiches in den Slopemaps sowie aus den sehr eng liegenden Isolinien hervor. Die mesiale Flanke ist bei *Dryolestes* und *Crocidura* deutlich flacher als die distale Flanke, was die weiter auseinanderstehenden Isolinien auf der mesialen Seite bezeugen. Bei *Desmana* ist dieses nicht der Fall. Diese mesiale Flanke des Trigonids steht ähnlich steil wie die distale Flanke, was mit dessen mesio-distalen Verkürzung des Trigonids zusammenhängt.

## 8 CT-Schnitt-Auswertungen

### 8.1 Schmelzdicke

In der vorliegenden Arbeit wird ausschließlich auf die Schmelzdicke der untersuchten Taxa eingegangen und nicht auf die Schmelzstruktur, da dieses nicht im Fokus der Arbeit steht. Die Schmelzbedeckung besteht bei den Dryolestida aus parallel verlaufenden Schmelzprismen, die ohne starke Biegung von der Schmelz-Dentin-Grenze zur Schmelz-Außenfläche verlaufen (Martin 1999). Diese Schmelzform wird einfach geordneter Radialschmelz genannt (Koenigswald 1977; Koenigswald 1980) und tritt auch bei den basalen Tribosphenida auf. Diese Form des Schmelzes stellt den ursprünglichsten prismatischen Schmelztyp dar (Lester & Koenigswald 1989; Dumont 1995; Koenigswald 1997; Sander 1997), aus der sich die vielschichtigen Schmelzmuster der stark abgeleiteten Säugermolaren entwickelt haben. Diese komplizierten Schmelzmuster zeichnen sich durch eine hochkomplexe Prismenarchitektur (gekreuzte Prismen, Hunter-Schreger-Bänder etc.) aus, die sich deutlich vom Aufbau der basalen Schmelzform unterscheidet und in Zusammenhang mit der Zunahme der Körpergröße der Säugtiere im Paläozän steht (Koenigswald et al. 1987; Koenigswald et al. 1993). Im Gegensatz zu der hochkomplexen Schmelzschicht der modernen Säugetiermolaren, bei denen die Schmelzdicke um den Dentinkern herum je nach Funktion stark varriieren kann, ist der Schmelz bei der ursprünglichen tribosphenischen Molarenform überall gleich dick (Lucas et al. 2008).

Ein CT-Schnitt durch einen Zahn kann variierende Schmelzdicken um den Dentinkörper herum zeigen, was mit der Funktion des Schmelzes in dem betreffenden Bereich zusammenhängt. Bei der Dickenmessung an Schnittbildern von Schmelz kann es zu perspektivischen Verzerrungen in der Darstellung der Schmelzdicke kommen, wenn der Schmelz beispielsweise schräg angeschnitten wird. Wird der Schmelz schräg angeschnitten, erscheint er mächtiger, als er im Normalfall ist. Die Schnittebene sollte immer möglichst senkrecht zum Schmelzverlauf in dem zu messenden Bereich orientiert sein. Nur so kann die absolute Dicke gemessen werden.

Von besonderer Bedeutung bei den Molaren der Dryolestiden sind die funktionellen Scherkanten, die das Trigonid umfassen, da jede Kante auf andere Weise abgenutzt wird, wie

die Ergebnisse der REM-Untersuchungen bereits vermuten lassen. Auch weisen die unterschiedlichen Ergebnisse der topographischen Auswertung des Okklusalreliefs von den untersuchten Dryolestida und Tribosphenida auf Unterschiede in der Schmelzdicke entlang der homologen Scherkanten hin. Um die Schmelzdicke vergleichen zu können, wurde darauf geachtet, dass für diese Messungen nur Zähne in Abnutzungsstadium I oder II verwendet wurden. Bei einer stärkeren Abnutzung ist der Schmelz auf den Flanken des Trigonids bereits angeschliffen und die Messung würde nicht die tatsächliche Schmelzdicke repräsentieren. Bei allen Zähnen wurde ein CT-Schnitt auf vergleichbarem Niveau gewählt. Hierfür wurde die Schnittebene parallel zur Okklusalebene orientiert und bis zum ersten Erscheinen der lingualen Begrenzung des Talonids parallel verschoben. Die untersuchten Molaren der verschiedenen Taxa haben unterschiedliche Größen, weshalb die relative Schmelzdicke verglichen wurde. Dafür wurde ein Index aus der absoluten Schmelzdicke, geteilt durch die bucco-linguale Länge des jeweiligen Trigonids gebildet. Die hier angegebenen Werte sind gemittelte Werte aus je drei Messungen pro Taxon. Die Ergebnisse der Schmelzmessung sind dem Diagramm Abb. 26 zu entnehmen.

$$\text{Index} = \frac{\text{absolute Schmelzdicke (mm)}}{\text{bucco - linguale Länge (mm)}}$$

Eine mögliche Fehlerquelle für die Messungen der Schmelzdicke ist der sogenannte „beam hardening“ Effekt (siehe Kapitel 5.3). Dieser führt zu Artefakten auf den rekonstruierten CT-Schnitten, die die Messung beeinflussen können, die jedoch aufgrund der hochauflösenden Microtomographie zu vernachlässigen sind. Alle Messungen, die die Schmelzdicken betreffen sind im Appendix in Tabelle 11 aufgeführt.

### 8.1.1 Dryolestidae

Die beiden Dryolestiden *Dryolestes* und *Krebsotherium* zeigen schon auf den ersten Blick im CT-Schnitt eine sehr geringe Schmelzdicke. Bei *Dryolestes* ist der Schmelz am Protocristid im Schnitt etwa 27 µm dick und am Paracristid etwa 26 µm (n=2). *Krebsotherium* zeigt dagegen einen leicht dünneren Schmelz am Protocristid mit etwa 24 µm, wobei das Paracristid etwas dicker erscheint mit etwa 28 µm (n=2). Absolut betrachtet zeigen somit

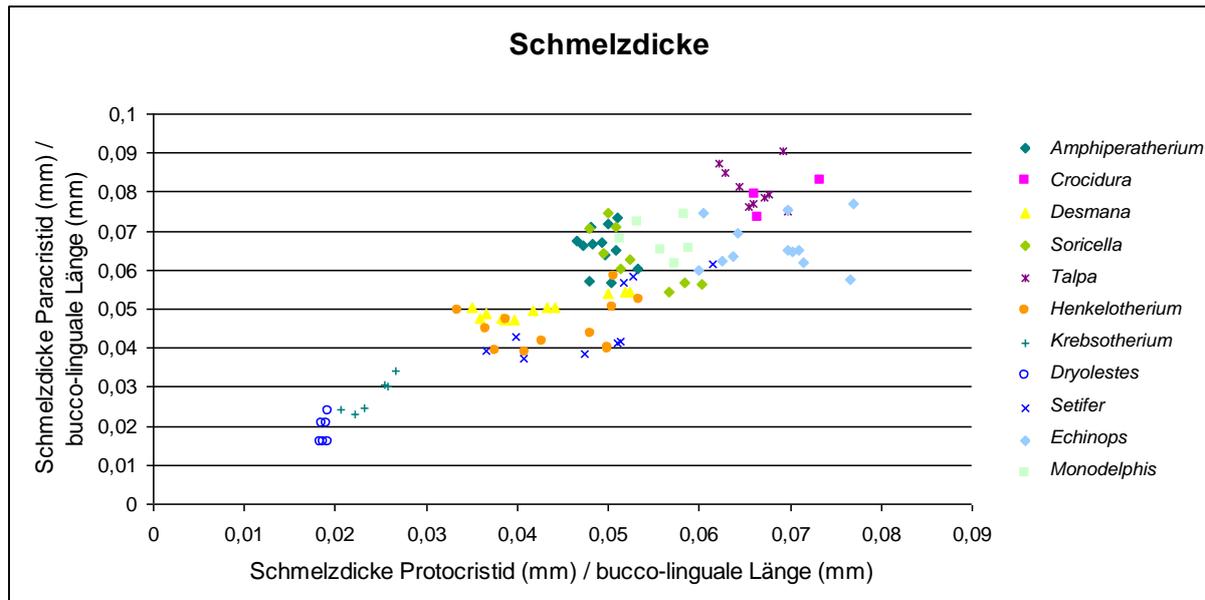
beide Taxa eine sehr ähnliche Schmelzdicke. Bezieht man nun die verschiedenen Schmelzdicken auf die bucco-linguale Länge des Trigonids, zeigt sich, dass der Schmelz bei *Dryolestes* im Vergleich zu *Krebsotherium* relativ dünner ist, mit einem durchschnittlichen Index von 0,018 sowohl am Protocristid als auch am Paracristid. Im Vergleich dazu ist der Index bei *Krebsotherium* am Protocristid etwa 0,024 und am Paracristid etwa 0,028.

### 8.1.2 *Henkelotherium*

Der Paurodontide *Henkelotherium* zeigt eine absolute Schmelzdicke von etwa 34 µm entlang des Protocristids und 35 µm entlang des Paracristids (n=4), was etwa um ein Drittel dicker ist, verglichen mit *Dryolestes* und *Krebsotherium*. Bezogen auf die bucco-linguale Gesamtlänge des Trigonids ergibt sich am Protocristid ein Index von 0,044 und am Paracristid 0,045. Im Vergleich zu *Dryolestes* und *Krebsotherium* bedeutet das, dass der Schmelz entlang der funktionellen Scherkanten bei *Henkelotherium* nahezu die doppelte relative Dicke besitzt.

### 8.1.3 Tribosphenida

Von den untersuchten tribosphenischen Taxa zeigen die beiden Tenreciden *Setifer setosus* und *Echinops telfari* die größte absolute Schmelzdicke auf den funktionellen Schneidekanten der Molaren. Bei *Setifer* beträgt die Dicke 127 µm am Protocristid und 122 µm am Paracristid (n=5). Im Vergleich dazu zeigt *Echinops* auf beiden Scherkanten eine Schmelzschicht von etwa 130 µm (n=8). Bei *Setifer* liegt der Index am Protocristid bei 0,048 und am Paracristid bei 0,044, was eine ähnliche relative Schmelzdicke bedeutet, wie sie bei *Henkelotherium* gemessen wurde. *Echinops* zeigt dagegen einen höheren Index von 0,068 am Protocristid und von 0,066 am Paracristid und hat somit eine wesentlich größere relative Schmelzdicke als die untersuchten Dryolestiden-Taxa. Interessanterweise hat sich bei den Untersuchungen gezeigt, dass beide Vertreter der Tenrecidae an den molariformen Prämolaren dickeren Schmelz aufweisen als an den Molaren. Bei *Setifer setosus* ist die absolute Schmelzdicke entlang der funktionellen Scherkanten am p1 und p2 um etwa 80 µm dicker als bei m1 und m2 (n=2). Bei *Echinops telfari* ist der Schmelz von p2 und p3 um etwa 40 µm dicker als bei m1 und m2.



**Abb. 26:** Relative Schmelzdickenverteilung an beiden Scherkanten der unteren Molaren. Nach Schultz & Martin (2011) ergänzt um die Taxa *Setifer*, *Echinops* und *Monodelphis* (Messwerte siehe Tabelle 11 im Appendix)

Obwohl die Molaren von *Desmana moschata* (Talpidae) mit einer absoluten Schmelzdicke am Protocristid von etwa 108  $\mu\text{m}$  und am Paracristid von etwa 129  $\mu\text{m}$  ähnliche Schmelzdicken aufweisen wie die Molaren des Didelphiden *Monodelphis domestica* (Protocristid 94  $\mu\text{m}$ , Paracristid 114  $\mu\text{m}$ ; n=2), hat *Monodelphis* die größere relative Schmelzdicke. Der Index liegt bei *Monodelphis* mit 0,058 am Protocristid und mit 0,068 am Paracristid wesentlich höher als bei *Desmana*, bei der der Index am Protocristid bei 0,042 und der am Paracristid bei 0,050 liegt. *Monodelphis* liegt damit im relativen Schmelzdickenbereich von *Echinops*. *Desmana* dagegen im Bereich von *Setifer* und *Henkelotherium*.

Ein weiterer Vertreter der Talpidae, *Talpa europaea*, zeigt zusammen mit *Crocidura russula* (Soricidae) die weitaus größte relative Schmelzdicke entlang von Protocristid und Paracristid. Bei *Talpa* beträgt der Index 0,079 am Protocristid und 0,094 am Paracristid (n=4). Im Vergleich dazu ist dieser bei *Crocidura* 0,069 am Protocristid und 0,079 am Paracristid (n=1). Beide zeigen damit zusammen mit *Echinops* die größte relative Schmelzdicke in dieser Studie. Die absoluten Schmelzdicken von *Talpa* und *Crocidura* unterscheiden sich dagegen um fast 20  $\mu\text{m}$ . Bei *Talpa* beträgt diese am Protocristid etwa 81  $\mu\text{m}$  und am Paracristid etwa 97  $\mu\text{m}$ , während bei *Crocidura* am Protocristid eine Schmelzdicke von 65  $\mu\text{m}$  zu finden ist und am Paracristid von etwa 75  $\mu\text{m}$ .

Zusätzlich wurde die relative Schmelzdicke von dem Herpetotheriiden *Amphiperatherium frequens* (Metatheria) und einem weiteren Vertreter der Soricidae, *Soricella discrepans*

(Eutheria), gemessen. Die absolute Schmelzdicke von *Amphiperatherium* beträgt am Protocristid etwa 55  $\mu\text{m}$  und am Paracristid 74  $\mu\text{m}$  (n=4). Der gebildete Index für die relative Schmelzdicke liegt am Protocristid bei 0,049 und am Paracristid bei 0,066 in dem Bereich von *Monodelphis* und zeigt damit immer noch eine größere relative Schmelzdicke als alle Dryolestiden Taxa. *Soricella* hat eine ähnliche relative Schmelzdicke mit einem Index von 0,056 am Protocristid und ebenfalls 0,066 am Paracristid, obwohl die absolute Schmelzdicke am Protocristid nur etwa 48  $\mu\text{m}$  beträgt und am Paracristid etwa 56  $\mu\text{m}$  (n=4).



## 9 Mikrotextur der Molaren der Dryolestida

Die Striation der Attritionsfacetten einer Zahnoberfläche kann mit Hilfe der konfokalen Mikroskopie hochauflösend abgebildet werden. Durch die unter Kapitel 5.6 beschriebene Axialität ist es möglich, die Tiefen einzelner Kratzer festzustellen (Pawley 2006) und die Struktur einer Oberfläche zu bewerten (Ungar et al. 2003; Scott et al. 2005; Scott et al. 2006; Schulz et al. 2010). In der vorliegenden Arbeit wird diese Methode genutzt, um die Oberflächentextur in Form von Isotropie (Form der Ausrichtung der Striae, gerichtet oder ungerichtet) und Komplexität (Ausprägung einzelner Striae) der vorliegenden Striation auf der Facette 1 der Dryolestiden-Molaren zu untersuchen. Aus den an den festgelegten Messpunkten detektierten Daten können unterschiedliche Vorzugsrichtungen der Striae ermittelt werden, was ermöglicht, die komplexen Strukturen auf den Dryolestiden-Molaren zu charakterisieren und zu interpretieren.

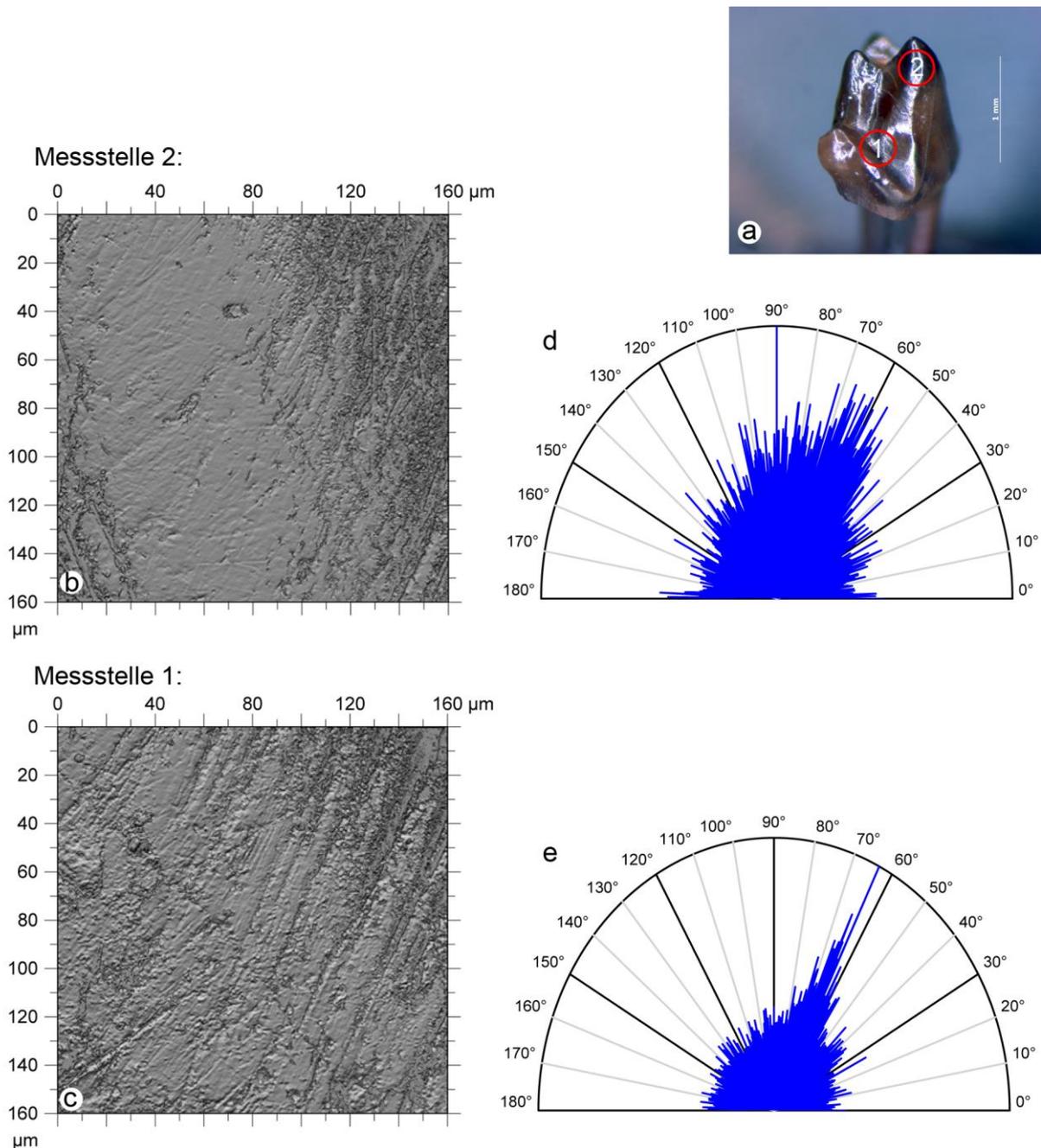
Aus den unter Kapitel 7.2 beschriebenen Winkelmessungen der Striae zur Okklusalebene haben sich auf der Facette 1 eindeutige Unterschiede zwischen den an der Protoconidspitze befindlichen, und den direkt über der Rinne des Hypoflexids gelegenen Striae gezeigt. Die Messung von Isotropie und Komplexität der Flächen bietet zusätzliche Informationen, die zur Interpretation und Rekonstruktion der Kieferbewegungen sowie Nahrungspräferenzen genutzt werden können.

Zu diesem Zweck wurden Abdrücke der Facette 1 von Einzelzähnen (oberer Molaren n=1; untere Molaren n=6) in verschiedenen Abnutzungsstadien mit einer besonders deutlichen Striation genommen. Abdrücke von der Oberfläche zu nehmen ist nötig, da die Fläche der Probe, also in diesem Fall die Facette 1, unter dem konfokalen Mikroskop möglichst genau parallel zum Objektiv und der Lochblende ausgerichtet werden muss, um die gesamte Fläche scharf abbilden zu können. Eine direkte Messung an einem Originalzahn würde einen umfangreichen Aufbau für die Ausrichtung des Zahnes erfordern, was mit einem einzelnen Facettenabdruck umgangen werden kann. Zusätzlich würde eine Messung am Originalzahn direkt über der Hypoflexidrinne durch die Talonidspitze behindert. Auf jedem Abdruck wurden zwei Messstellen auf Basis der Striationsbefunde aus den Untersuchungen mit REM und Auflichtmikroskopie festgelegt. Am oberen Molar liegt die Messstelle 1 am lingualen Ende der Paracrista auf Facette 1, direkt an der Paraconspitze. Messstelle 2 wurde weiter buccal festgelegt, mittig auf der Paracrista. An den unteren Molaren liegt Messstelle 1 auf der Facette 1 zervikal, direkt oberhalb des Übergangs von Facette 3 zu Facette 1, sehr nahe der

Hypoflexidrinne. Die Messstelle wurde etwa mittig auf der mesialen Berandung des Hypoflexids gewählt. Messstelle 2 liegt dagegen weiter okklusal auf der Facette 1, direkt unterhalb der Protoconidspitze (Abb. 27a).

Die Messungen der konfokalen Mikroskopie bestätigen, dass bei Molaren der Dryolestida auf der Facette 1 unterschiedliche Richtungen der Striae vorhanden sind. Der Unterschied von etwa  $10^\circ$  zwischen den beiden Striationsrichtungen, die bei den Vermessungen der 3D-Oberflächen gemessen wurden, konnte mit dieser Methode verifiziert werden. Zusätzlich zeigen sich sowohl an dem einen oberen Molaren als auch an mehreren unteren Molaren in unterschiedlichen Abnutzungsstadien eindeutige Unterschiede in der Vorzugsrichtung der Striae und in der Isotropie der Oberflächen zwischen Messstelle 1 und Messstelle 2.

Bei den zwei Messstellen des linken oberen Molaren Gui Mam 1109 zeigen die Striae, die an der Messstelle 2 gemessen wurden, eine steilere erste Vorzugsrichtung an als die an Messstelle 1, was REM-Beobachtungen bestätigen. An oberen Molaren wurden auf der lingualen Seite der Facette 1 am Paracon steilere Striae gefunden als weiter buccal näher dem Parastyl. Die Isotropie der Fläche ist an der Messstelle 1 mit 56,9 % deutlich höher als an Messstelle 2 mit 36,9 %. Das heißt, dass die Striae an Messstelle 1 stark gerichtet auftreten. Dies zeigt sich besonders klar im Vergleich zur Fotosimulation der beiden Messstellen. Geringere Isotropie in der Mitte der Paracrista passt zu der Vermutung, dass hier das Protoconid zuerst in Kontakt tritt. Zu Beginn des Bewegungsablaufs herrscht zwischen beiden Kiefern noch größere Bewegungsfreiheit als zu dem Zeitpunkt, wenn der Paracon in das Hypoflexid okkludiert. Diese Bewegungsfreiheit äußert sich schließlich in weniger gerichteten Striae, da der Winkel, mit dem der Unterkiefer auf den Oberkiefer trifft, nicht immer genau gleich sein kann. Gleitet der Paracon in das Hypoflexid, findet eine Führung des Paracons entlang der Rinne statt. Der Paracon nimmt bei jeder Bewegungswiederholung den gleichen Pfad entlang der Rinne, die daraus resultierenden Striationen müssen folglich deutlich gerichteter sein. Bei dem linken unteren Molaren Gui Mam 1156 ist die erste Vorzugsrichtung der Messstelle 1 nahe der Hypoflexidrinne deutlich steiler als die an der Messstelle 2 nahe der Protoconidspitze. Dieses Ergebnis ist kritisch zu betrachten, da die Fotosimulation von Messstelle 1 mehrere Risse im Objekt mit unterschiedlichsten Orientierungen zeigt, die von der Software als solche jedoch nicht erkannt werden, und als Vertiefung in die Auswertung miteinfließen. Für eine Verfälschung der Daten spricht die sehr diffuse Richtungsrose der Texturisotropie, bei der keine eindeutige Vorzugsrichtung, wie beispielsweise an Messstelle 2, auszumachen ist. Hinzu kommt, dass sich dieser untere Molar im Abnutzungsstadium II befindet und es sein kann, dass der Paracon noch nicht richtig



**Abb 27:** Die Fotosimulationen der zwei Messstellen (beispielhafte Position dieser siehe a) auf der Facette 1 von Gui Mam 1155 zeigen einen Unterschied in der Isotropie der Mikrotextur. b) An Messstelle 2 sind die Striae eher ungeordnet. c) Messstelle 1 zeigt dagegen klar die starke Gerichtetheit der Striae. d) Die Richtungsrose der Vorzugsrichtungen an Messstelle 2 ist im Vergleich zu e) diffuser. e) Die Striae der Messstelle 1 folgen eindeutig einer bestimmten Vorzugsrichtung. Diese Befunde stützen die Annahme einer Führungsfunktion des Hypoflexids für den Paracon.

eingeschliffen ist, und nur mit der Spitze in die Hypoflexidrinne okkludiert und so noch mehr Bewegungsfreiheit hat, was aus unterschiedlichen Orientierungen der Striae resultiert. Dennoch ergibt die Isotropie-Analyse für diese Facette einen höheren Wert (82,1 %) für die Messstelle 1, nahe der Hypoflexidrinne, an. Das bedeutet, dass hier die Striae stärker gerichtet

auftreten als an Messstelle 2 (71,4 %). Dieses spiegelt genau wie bei dem oberen Molaren Gui Mam 1109 die Rolle der Führung des Hypoflexids für den Paracon wider.

Die beiden rechten unteren Molaren Gui Mam 1159 und Gui Mam 1163 befinden sich im Abnutzungsstadium III. Das heißt, dass bei diesen beiden Paracon und Hypoflexid bereits eingeschliffen sein sollten. Gui Mam 1163 bestätigt die beobachteten unterschiedlichen Richtungen der Striae mit einem Unterschied zwischen beiden von etwa  $11^\circ$ , die bereits anhand der Messungen auf den virtuellen Oberflächen festgestellt wurden. Zusätzliche Informationen lassen sich aus der Isotropie der Oberfläche gewinnen. Es zeigt sich, dass die Isotropie der Messstelle 1 an der Hypoflexidrinne mit 84,0 % deutlich höher ist als an Messstelle 2 am Protoconid. Messstelle 2 verfügt über 60,6 % Isotropie, was bedeutet, dass die Striae - wie bereits erwähnt - ungeordneter als an Messstelle 1 sind. Dies passt zu der Beobachtung der REM-Analyse. Am Protoconid treten die Striae oft ungerichteter auf, weil beim ersten Kontakt des Protoconids mit der Paracrista noch keine starke Verzahnung vorhanden ist, also noch mehr Spielraum zwischen den Kontaktflächen als zu dem Zeitpunkt, zu dem der Paracon in das Hypoflexid greift, möglich ist. Im Vergleich zur Isotropie der Messstellen von Gui Mam 1163 zeigt Gui Mam 1159 einen ganz ähnlichen Unterschied zwischen den beiden Messstellen. An Messstelle 1 beträgt die Isotropie 70,1 %, an Messstelle 2 dagegen 44,6 %. Dadurch wird die führende Rolle des Hypoflexids nochmals unterstrichen. Die Winkel der ersten Vorzugsrichtungen an den Messstellen sind jedoch im Vergleich zu Gui Mam 1163 nicht signifikant unterschiedlich, da sie lediglich um ein Grad differieren. Das kann eventuell mit der Zahnposition im Kiefer und dem Grad der Abnutzung zusammenhängen. Vordere Molaren zeigen in dem Grad der Abnutzung des Trigonids und dem Hypoflexid eine stärkere Gleichmäßigkeit, während die Usur an den hinteren Molaren ungleichmäßig sein kann. So ist es möglich, dass Gui Mam 1159 eine vordere Position im Kiefer hatte und deshalb bereits im Abnutzungsstadium III sein Hypoflexid erkennbar mehr eingeschliffen ist, als es bei Gui Mam 1163 der Fall ist. Dieser höhere Grad der Einschleifung des Hypoflexids bringt mit zunehmender Abnutzung eine Angleichung der Winkel der Striae auf der Facette 1 mit sich (siehe Kapitel 6.2) und wird durch die Winkelmessungen des Hypoflexids über die Abnutzungsstadien hinweg bestätigt. Das Hypoflexid wird ausgeschliffen und somit steiler und kann den Unterkiefer nicht mehr entlang des ursprünglich flacheren Einfalls des Hypoflexids leiten.

Gui Mam 1155, ein linker unterer Molar des Abnutzungsstadiums IV, zeigt dagegen wieder die klassischen zu erwartenden Parameter (Abb. 27 b, c). Der Winkel der ersten Vorzugsrichtung ist an Messstelle 1 nahe des Hypoflexids deutlich flacher als an Messstelle 2,

die sich direkt unterhalb des Protoconids befindet. Auch die Isotropie der Facette 1 ist nahe des Hypoflexids an der Messstelle 1 mit 50,8 % deutlich höher als an Messstelle 2 (35,2 %). Dies geht auf die ablenkende, aber gleichzeitig führende Wirkung des Hypoflexids sowie die größere Bewegungsfreiheit des Unterkiefers zu Beginn des Kontaktes mit dem Oberkiefer zurück.



## 10 Analyse des Mastikationsvorganges mit der OFA-Software (Occlusal Fingerprint Analyser)

Aus den in der vorliegenden Arbeit erfolgten Voruntersuchungen können folgende Erkenntnisse als Vorgaben für eine Analyse des Kauvorganges mit dem OFA verwendet werden, um den Bewegungsablauf während der Mastikation bei Dryolestida zu simulieren:

- Protocristid und Paracrista liegen jeweils okklusal der im Vergleich zu den anderen Facetten stärker inklinierten Scherfacette 1 und arbeiten wie die Klingen einer Schere gegeneinander. Ihre Wirkung ist aufgrund ihres Inklinationswinkels scherschneidend. Die Abnutzung hinterlässt an diesen Kanten charakteristische Dentinfelder, die in Richtung des Hypoflexids einfallen und deren Schmelzumrandung etwas über dem Niveau des Dentins liegt. Dies ist ein Indiz dafür, dass an dieser Kante ausschließlich Abrasion erfolgt.
- Paracristid und Metacrista liegen jeweils okklusal der im Vergleich zu dem Facettenpaar 1 flacheren Scherfacetten 2 und arbeiten ebenfalls gegeneinander. Ihre Wirkung ist aufgrund des flacheren Winkels der Scherfacetten 2 scherend mit scherschneidender Komponente. Aufgrund von Striae, die im freigelegten Dentin von Molaren fortgeschrittenerer Abnutzung zu beobachten sind, ist davon auszugehen, dass das Dentin entlang dieser Kante durch Attrition freigelegt wird, und somit eine antagonistische Struktur darüber gleiten muss.
- Auf den drei Facetten der unteren Molaren und den zwei Facetten der oberen Molaren sind Striationen zu finden. Aus der Orientierung der einzelnen Striae kann der Bewegungspfad rekonstruiert werden, da Striae parallel zum Bewegungspfad verlaufen. Auf dem Facettenpaar 1 sind die Striae, die okklusal liegen deutlich stärker inkliniert ( $\sim 44^\circ$ ) zur Okklusalebene als die Striae ( $\sim 35^\circ$ ), die zervikal auf den Facetten zu finden sind. Zu Beginn des Bewegungsablaufes ist der Pfad somit zunächst steiler und wechselt dann in einen flacheren Winkel gleicher Orientierung. Die Ausrichtung ist bucco-lingual, da die Facetten 1, auf denen die Striae liegen, so orientiert sind.
- Der Aufbau der Molaren als alternierende Dreiecke, mit dem nach buccal weisenden breiten Ende an den oberen Molaren und nach lingual an den unteren Molaren ( $\wedge \backslash \wedge \backslash$ ), bedingt eine Bewegungsrichtung des Unterkiefers von buccal nach lingual. Entlang der

Facettenflächen wird der Unterkiefer in Okklusion geleitet. Da der Interdentalraum zwischen den Molaren bei Dryolestida aufgrund der sehr schmalen und hohen Zahnkronen recht eng ist, ist eine mesio-distale Bewegungsfreiheit stark eingeschränkt.

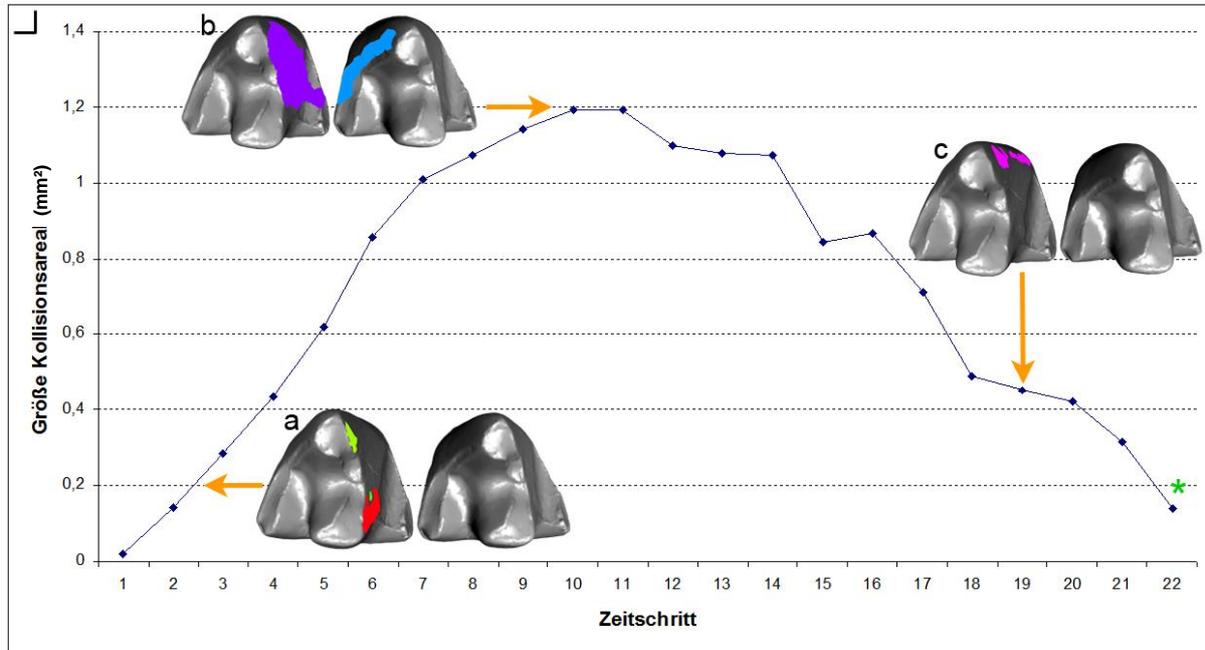
- Die Mikrotexturanalyse weist darauf hin, dass die Striae auf der Facette 1 okklusal weniger stark geordnet sind als die zervikalen. Dieses lässt darauf schließen, dass zu Beginn der Okklusion, also zu dem Zeitpunkt, an dem Protocristid und Paracrista in Kontakt kommen, die Bewegung nicht so stark eingeeengt ist wie zu dem Zeitpunkt, an dem der Paracon des oberen Molaren in die Hypoflexidstruktur hineingleitet.

Aus dieser Bewegungsanalyse mit dem OFA können anschließend weiterführende Rückschlüsse auf die Funktionsweise und Abnutzungsform der prätribosphenischen Bezahnung gezogen werden. Auch im direkten Vergleich mit tribosphenischen Taxa kann der Bewegungsablauf im Hinblick auf die Effizienz interpretiert werden. Außerdem lässt sich die Abweichung von dem angenommenen Bewegungspfad verifizieren.

## 10.1 Kollisionsdetektion

### 10.1.1 Dryolestida: *Dryolestes*

Stellvertretend für die untersuchten Vertreter der Dryolestida sollen die 3D-Modelle von *Dryolestes leiriensis* zur Analyse der Kollisionsflächen mit Hilfe des OFA herangezogen werden. Aus den in Kapitel 10 dargelegten Bedingungen für den Mastikationsablauf wurde mit der OFA-Software ein theoretischer Pfad erstellt, dem die zwei unteren Molaren folgen, um diese mit dem oberen Molaren okkludieren zu lassen. Die unteren Molaren werden zunächst in einem Winkel von etwa 45° angehoben. Dieser Wert bezieht sich auf die Winkel der Striationen auf der Facette 1 am okklusalen Ende des Protoconids, gemessen zur Referenzebene. Der Paracon des oberen Molaren rutscht in den Interdentalraum zwischen die beiden unteren Molaren und trifft dort auf die Rinne des Hypoflexids. Ist der Punkt der maximalen Verzahnung erreicht, endet die Phase der Anhebung des Unterkiefers und die unteren Molaren werden wieder vom oberen entfernt und auf einem senkrechten Pfad nach ventral geführt. Mit einer anschließenden Verschiebung des Unterkiefers nach buccal setzt der nächste Zyklus der Mastikation ein. Der OFA ist nun in der Lage, entlang des gesamten Pfades pro Zeitschritt des Ablaufs die Kollisionen zwischen Scherkanten und Scherflächen zu detektieren. Der erste Kontakt in dem Ablauf der Mastikation bei *Dryolestes* besteht zwischen dem Scherkantenpaar Protocristid/Paracrista, die aneinander vorbeigleiten. Der Kontakt ist aufgrund der v-förmigen Einkerbung des Protocristids und der konkav gebogenen Kante der Paracrista zunächst nur punktuell, was sich darin äußert, dass das buccale Ende der v-förmigen Einkerbung mit dem buccalen Teil der Paracrista in Kontakt kommt und das linguale Ende der v-förmigen Einkerbung lingual die Paracrista schneidet. Die Gesamtfläche der detektierten Kollisionen ist zu Beginn des Kontaktes zunächst noch sehr klein (Abb. 28). Im weiteren Verlauf schiebt sich das Protocristid an der Paracrista vorbei mit einem leichten Versatz nach lingual aufgrund des Winkels von 45° des vorgegebenen Pfades. Der Winkel des Pfades und der damit einhergehende Versatz in linguale Richtung sind essenziell, um die gesamte Länge der Paracrista auszunutzen. Die absolute Länge der Paracrista hängt mit der bucco-lingualen Verbreiterung der oberen Molaren zusammen, die deutlich breiter sind als die unteren Molaren. Die absolute Länge der Paracrista unterscheidet sich jedoch nicht wesentlich von der absoluten Länge des Protocristids. Dies kann mit der v-förmigen Einkerbung



**Abb. 28:** Die mit der OFA-Software erfassten Daten zur Entwicklung der Gesamtfläche der Kollisionen pro Zeitschritt verzeichnen bei *Dryolestes* (am Beispiel vom unteren rechten Molar von *Dryolestes leiriensis* Gui Mam 1196, dubliziert; als Antagonist diente der rechte obere Molar Gui Mam 1150, gespiegelt) einen kontinuierlichen Anstieg. Dies spiegelt langsames Anwachsen der nach und nach in Kontakt tretenden Flächen im Verlauf der Bewegung wider. a) Zunächst kommt das Protocristid mit der Paracrista des Antagonisten in Kontakt, was sich in nur sehr geringen Kollisionsarealen äußert. Mit fortschreitender Bewegung passieren sich diese, und die Facetten 1 und 2 auf den mesialen und distalen Flanken der Molaren treten in Aktion. b) Das Maximum beschreibt das Hineingleiten des Paracons in das Hypoflexid. Die Scherbewegung des Paracons nach buccal ans Ende der Hypoflexidrinne ist begleitet von der Abnahme der Größe der Kollisionsflächen, da bei dieser Bewegung die Facetten 1 und 2 ihren Kontakt allmählich lösen. c) Ist der Paracon am Ende der Hypoflexidrinne angekommen, herrscht zentrale Okklusion (grüner Stern). Nicht maßstäblich, Orientierung oben links.

zwischen Protoconid und Metaconid begründet werden, was die vergleichbare Länge der Kante auf der kürzeren bucco-lingualen Gesamtbreite des Trigonids der unteren Molaren ermöglicht. Im Zuge des fortschreitenden Anhebens des Unterkiefers wandern die beiden Kontaktpunkte des Scherkantenpaares Protocristid/Paracrista aufeinander zu und engen auf diese Weise eingeklemmte Nahrungsteile ein. Die Nahrung hat nun keine Möglichkeit nach buccal oder lingual auszuweichen. Dieser Vorgang ist vergleichbar mit einem doppelklingigen Zigarrenscheider. Im Fall der Mastikation von *Dryolestes* ist die Scherkante des unteren Molaren der aktive Part und sie muss mit Muskelkraft gegen die passive Scherkante gehoben werden. Bei einem Zigarrenscheider sind beide Klingen aktiv. Die Nahrung wird in der v-förmigen Vertiefung des Protocristids durch den Versatz nach lingual mitgeführt und entlang der Paracrista verschoben, was zusammen mit der Einengung den schneidenden Effekt dieses Scherkantenpaares intensiviert.

Je mehr die beiden Kanten aneinander vorbeigleiten und je mehr die zwei Kontaktpunkte der Kanten sich näher kommen, desto größer wird die Kontaktfläche zwischen den zervikalen Scherflächen, die den beiden Kanten folgen. Dies äußert sich in einer kontinuierlichen Vergrößerung der Gesamtfläche der detektierten Kollisionen. Bei fortschreitender Aufwärtsbewegung der unteren Molaren passiert der tiefste Punkt der v-förmigen Vertiefung des Protocristids die Paracrista, und die Nahrung wird zerteilt. Wo zunächst nur die distale Seite von Protoconid- und Metaconidspitze mit dem okklusalen Teil der mesialen Flanke des oberen Molaren in Kontakt war, kommt nun im Zuge des Passierens der beiden Kanten ein größeres Areal des Scherfacettenpaares 1 in Kontakt. Dieses Areal vergrößert sich kontinuierlich je weiter die Molaren in Okklusion fahren. Zwischen diesen zwei Scherflächen wird nun der Teil der Nahrung, der abgetrennt wurde, eingeklemmt und infolge des Übereinandergleitens der Flächen in gegensätzliche Richtungen zerschert.

Dem vorgegebenen Pfad, entlang dessen die unteren Molaren in einem Winkel von  $45^\circ$  von buccal nach lingual geführt werden, können die unteren Molaren mit dem Aufsetzen des Paracons auf die linguale Seite des Hypoflexids, welche höher gelegen ist als die buccale Seite, nicht weiter folgen. Das Hypoflexid stellt aufgrund der geringeren Inklination als  $45^\circ$  in diesem Punkt ein Hindernis dar, so dass die OFA-Software ein Ausweichen des aktiven Elements (in diesem Fall die beiden unteren Molaren) veranlasst, indem der Winkel des Bewegungspfad an den Inklinationswinkel der Rinne des Hypoflexids angepasst wird. Dieses Anpassen wird für jeden einzelnen Zeitschritt des Ablaufs berechnet, bis die Molaren in der zentralen Okklusion angekommen sind. Durch diese Änderung des Pfades werden die unterschiedlichen Striationswinkel auf der Facette 1, die bei der Striationsanalyse und der Mikrotextranalyse beobachtet wurden, hervorgerufen.

Erst in dem Moment, wenn der Paracon auf die linguale Seite des Hypoflexids aufsetzt, kommt das zweite Scherkantenpaar Paracristid/Metacrista in Kontakt. Die Scherflächen, die jeweils zervikal dieser beiden Scherkanten liegen, zeigen eine flachere Inklination als das Scherkantenpaar Protocristid/Paracrista. Nahrungsteile bleiben bei der Bewegung der beiden aneinander vorbeigleitenden Scherkanten Paracristid und Metacrista am Metacon hängen, der die Metacrista in zwei Teile teilt, und werden aufgrund der flacheren Inklination der angrenzenden Scherflächen über das Paracristid geschoben und zerschert. Der Metacon hat somit am oberen Molaren eine ähnliche Wirkung wie die v-förmige Vertiefung des Protocristids an den unteren Molaren. Diese Strukturen fixieren Teile der Nahrung an den Molaren und zerteilen sie an den Kanten durch den Transport in gegensätzliche Richtungen. In Kombination mit der Verflachung des Bewegungspfad auf etwa  $35^\circ$  schiebt der Metacon

die mitgeschleppte Nahrung hauptsächlich gegen den buccalen Teil des Paracristids, der nun nahezu senkrecht zur Bewegungsrichtung steht. Bei Molaren fortgeschrittenerer Abnutzung, wie die hier in der OFA-Analyse verwendeten Beispiele von *Dryolestes*, ist das äußere nach mesial weisende Schmelzband, das das freigelegte Dentin am Paracristid umgibt, zervikaler gelegen als das innere zum Trigonidbecken hin weisende Schmelzband. Dieses äußere Schmelzband geht direkt in das Dentin über, ohne eine Stufe zu bilden, wie bereits im Kapitel 6.2 näher erläutert. Es bildet auf diese Weise keine Kante, sondern eher eine Art Erhebung, über die die Nahrung geschoben wird, wofür Striationen mit gleicher Orientierung sowohl okklusal (im Dentin) als auch zervikal (auf dem Schmelz) von dieser sprechen. Die härtere leichte Erhebung verstärkt die Scherwirkung in diesem Bereich.

Hat das Paracristid die Metacrista passiert, ist das Maximum an Kollisionsfläche erreicht. Der Paracon sitzt zu diesem Zeitpunkt des Bewegungsablaufs in der Hypoflexidrinne und die Scherfacettenpaare 1 und 2 stehen in vollem Kontakt. Dies ist der Punkt der vollsten Verzahnung, da ab hier im weiteren Verlauf der Bewegung die Gesamtgröße der Kontaktflächen wieder abnimmt. Dieser Punkt ist jedoch nicht gleichzusetzen mit der zentralen Okklusion, da der Bewegungsablauf entlang der Hypoflexidrinne noch nicht abgeschlossen ist. In diesem Stadium ist die Bewegungsfreiheit des Unterkiefers stark eingeschränkt und geht nur noch nach buccal oder lingual. Die bis an das buccale Ende der Hypoflexidrinne reichenden Striae sprechen dafür, dass die Bewegung noch nicht abgeschlossen ist. Diese Bewegung des Paracons bis zum buccalen Ende der Rinne ist mit einer kontinuierlichen Abnahme der Größe der Kollisionsfläche verbunden, da die Scherfacettenpaare sich nahezu gänzlich passiert haben. Ist der Paracon am buccalen Ende der Hypoflexidrinne angekommen, herrscht zentrale Okklusion. Im Anschluss folgt das Auseinanderführen der Molaren durch die Öffnung der Kiefer, der Unterkiefer wird hierbei senkrecht nach ventral geführt, und der Mastikationszyklus ist abgeschlossen. Der darauf folgende Zyklus beginnt erneut mit der Verschiebung des Unterkiefers nach buccal, der anschließend wieder im Winkel von etwa 45° angehoben wird.

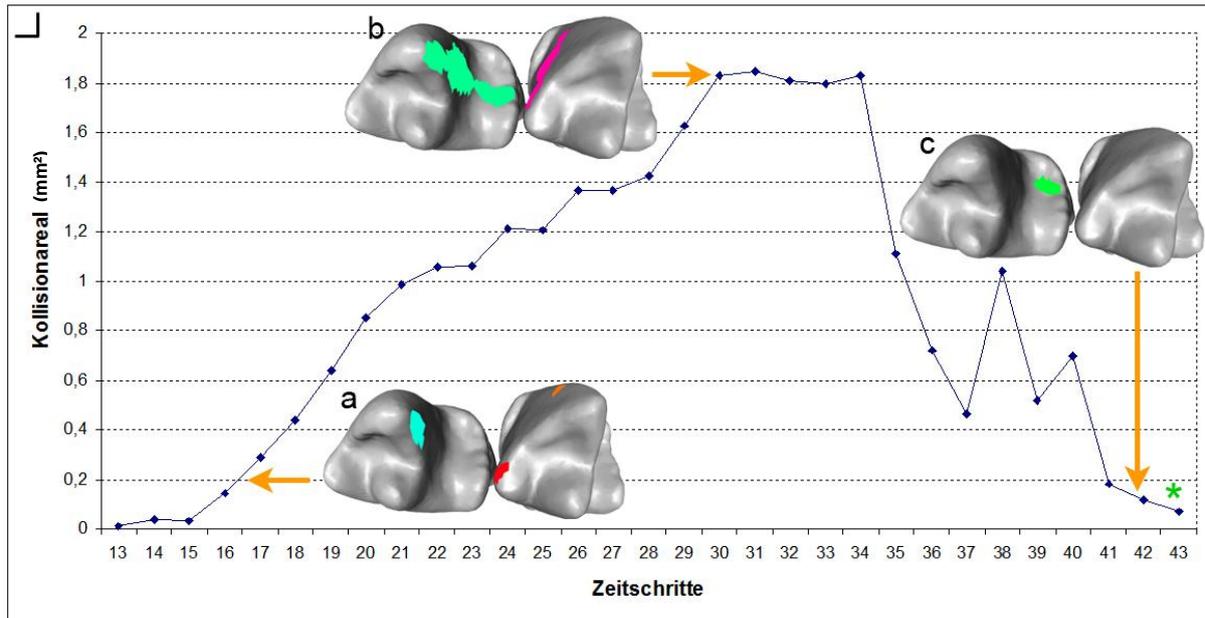
#### 10.1.2 Tribosphenida: *Echinops*

Aufgrund der Reduktion des Protocons und der starken Verkleinerung des Talonidbeckens ähneln die Molaren der rezenten Tenrecidae dem prätribosphenischen Muster stärker als die

Molaren anderer Vertreter der Tribosphenida, die das ursprüngliche tribosphenische Molarenmuster zeigen. So wurden zwei untere Molaren und der dazugehörige obere Molar aus einer 3D-Oberfläche eines gesamten Kiefers von *Echinops telfari* (UMZC, ET-93-58) virtuell isoliert und einer Analyse und Rekonstruktion des Mastikationsvorganges mit dem OFA unterzogen (Abb. 29), um den Vorgang im Vergleich zu *Dryolestes* betrachten zu können. Die Striationen auf den Scherfacetten der mesialen und distalen Flanken des Trigonids und des reduzierten Trigons sind steiler als bei *Dryolestes*, so dass der Bewegungsablauf mit einem Anheben des Unterkiefers in einem Winkel von etwa 55° beginnt. Der Protocon ist bei *Echinops* völlig reduziert, so dass der Paracon genau wie bei *Dryolestes* in den Interdentalraum der unteren Molaren fährt. Dieser okkludiert jedoch nicht in das Hypoflexid wie bei anderen Tribosphenida mit typischem tribosphenischen Molarenmuster üblich, sondern in das stark vereinfachte Talonidbecken. Das Talonidbecken der untersuchten Vertreter der Tenrecidae ähnelt aufgrund seiner schmalen Form und des leichten Abfallens nach buccal morphologisch dem Hypoflexid der Dryolestida. Die wesentlichen Unterschiede sind jedoch, dass dieser Abfall des Beckens nach buccal nicht wie bei dem Hypoflexid von *Dryolestes* kontinuierlich ist, und die Beckenform durch einen leicht hervorstehenden Schmelzrand am buccalen Ende erhalten bleibt. Lediglich der linguale Teil des Talonidbeckens von *Echinops* ist höher gelegen und bildet eine Art Rampe zum buccalen Teil (Abb. 30), vergleichbar mit der nach buccal abfallenden Rinne des Hypoflexids von *Dryolestes*. Der buccale Teil des Talonidbeckens von *Echinops* ist dagegen nahezu parallel zur Okklusalebene orientiert.

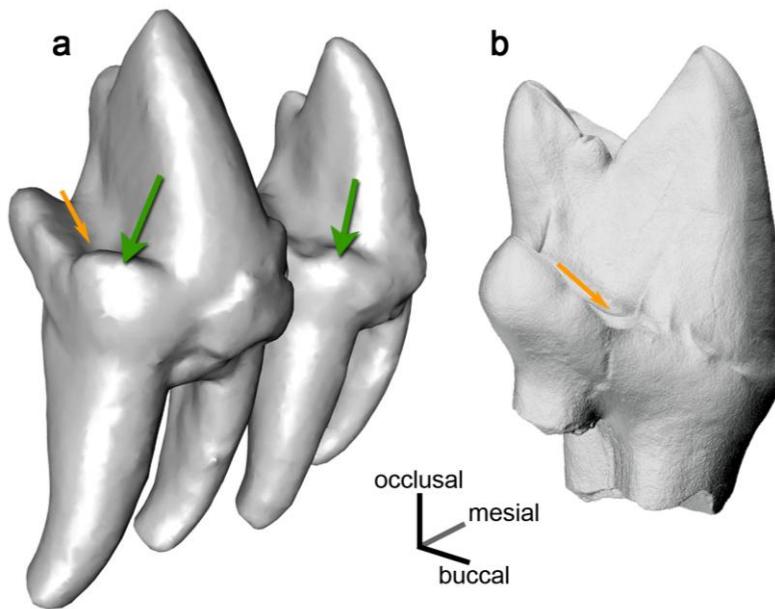
Anders als bei *Dryolestes* treten die beiden funktionellen Scherkanten der unteren Molaren mit den beiden Scherkanten der oberen Molaren zeitgleich von Beginn an in Kontakt. Das liegt darin begründet, dass bei *Echinops* das Paracristid zur Protoconidspitze relativ höher ist, als es bei *Dryolestes* der Fall ist. Aufgrund des dickeren Schmelzes ist bei *Echinops* das äußere, nach mesial gerichtete Schmelzband des Paracristids resistenter und verhindert eine Freilegung des Dentins, wie sie am Paracristid von *Dryolestes* charakteristisch ist. Im Falle von Dentinfreilegung an dieser funktionellen Kante liegt dieses äußere Schmelzband somit auf vergleichbarem Niveau mit dem inneren, dem Trigonidbecken zugewandten Schmelzband und ist nicht deutlich nach zervikal herabgesetzt.

Der Kollisionskontakt zwischen Protocristid und Preparacrista ist ebenso wie bei *Dryolestes* zunächst punktuell. Mit dem weiteren Verlauf wandern die Berührungspunkte entlang der Scherkanten aufeinander zu, bis der tiefste Punkt der v-förmigen Vertiefung zwischen Protoconid und Metaconid erreicht ist. Im Zuge dieser Bewegung wird Nahrung an diesem



**Abb. 29:** Der Bewegungsablauf bei *Echinops* (am Beispiel von m1 und m2 von *Echinops telfari*, ET-93-58, rechts; Antagonist vom gleichen Exemplar, rechter M2) wird mit einem kontinuierlichen Anstieg der Größe der Kollisionsareale charakterisiert. a) Dies ist bedingt durch zunächst nur kleinere Areale, die entlang der Scherkantenpaare in Kontakt treten. b) Je weiter der Paracon in das Talonidbecken gleitet, desto mehr Kontaktfläche entsteht zwischen den Facetten 1 und 2. Da *Echinops* im Vergleich zu *Amphiperatherium* über ein nur sehr kleines Talonidbecken verfügt, ist die Kontaktphase von Paracon und Talonidbecken sehr viel kürzer als die Scherphase zu Beginn. c) Die Kontaktphase zwischen Paracon und Talonidbecken ist begleitet von einem schnellen Abfall der Kollisionsareale, da die Facetten 1 und 2 ihren Kontakt verlieren. Hat der Paracon das Ende des Talonids erreicht, herrscht zentrale Okklusion (grüner Stern) Nicht maßstäblich, Orientierung oben links.

Scherkantenpaar eingengt und schließlich durch Scherschneiden zerteilt. Scherschneiden findet an diesen Kanten genau wie bei *Dryolestes* mit der Wirkung eines Zigarrenschneiders vergleichbar statt, aufgrund der steileren Scherflächen, die zervikal der beiden Scherkanten liegen. Dennoch wirken die Schmelzkanten dieses Scherkantenpaares weniger scharf als bei *Dryolestes* und sind eher gerundet. Das hängt vermutlich mit dem erheblich dickeren Schmelz von *Echinops* zusammen. Anders als bei *Dryolestes* schiebt die Postparacrista des oberen Molaren Nahrungsteile gleichzeitig mit dem ersten Scherkantenpaar über das Paracristid des unteren Molaren und nicht erst beim Aufsetzen des Paracons auf die linguale Seite des reduzierten Talonidbeckens. Die mesiale Flanke des Trigonids, auf der die Scherfacette liegt, die an die Metacrista grenzt, zeigt einen flacheren Einfall als die distale Flanke. Zusätzlich wirkt die mesiale Flanke bei *Echinops* im Vergleich zu der von *Dryolestes* stärker konvex gebogen, was durch die distalere Position der Protoconidspitze bedingt ist. Deshalb schert die Metacrista, nachdem sie das Paracristid passiert hat, auf der distalen Außenseite des Trigonids entlang. Einklemmte Nahrungsteile werden hier durch die gegensätzlichen Bewegungen,



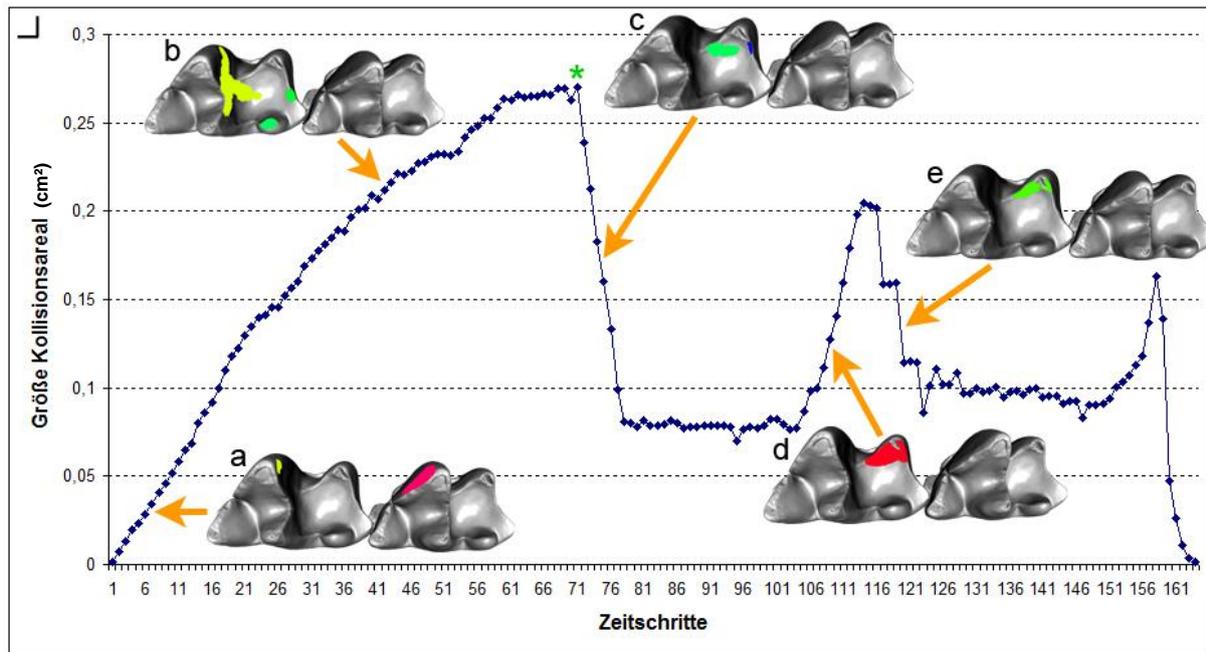
**Abb. 30:** a) Nach buccal abfallendes Talonid (oranger Pfeil) von *Echinops* (m1 und m2 von *Echinops tefari* ET-93-58, rechts) mit buccaler Schmelzbegrenzung des Beckens (grüne Pfeile). b) Das Dryolestiden-Talonid am Beispiel von *Krebsotherium lusitanicum* (Gui Mam 1209, linker unterer Molar), ohne buccale Begrenzung. Nicht maßstabsgerecht.

die durch das Anheben des Unterkiefers im Winkel von  $55^\circ$  bedingt werden, zerschert. Der dickere Schmelz, die konvexe Biegung der distalen Flanke und die mehr distal liegende Protoconidspitze verhindern eine Freilegung des Dentins an dieser Kante, wie sie bei *Dryolestes* zu finden ist, so dass auch bei der Freilegung von Dentin am Paracristid, die äußere nach mesial gewandte Schmelzkante weiterhin die funktionelle Kante bildet.

Die Größe der Gesamtfläche der Kollisionsareale nimmt zunächst genau wie bei *Dryolestes* kontinuierlich zu (Abb. 29). Trifft der Paracon lingual auf das Talonidbecken, nimmt die Größe des Kollisionsareals sprunghaft zu. Im weiteren Verlauf der Bewegung rutscht der Paracon den leichten Abhang von lingual in das buccale Becken. Im Zuge dieser Bewegung entlang der Scherfacetten, die jeweils zervikal der Scherkanten liegen, werden Nahrungsteile, die an den Scherkantenpaaren zuvor zeitgleich zerteilt und abgeschert wurden, durch die gegensätzliche Bewegung der Facettenpaare weiter zerschert und ins Talonidbecken transportiert. Der Bewegungsablauf ist beendet, wenn der Paracon an der buccalen Schmelzbegrenzung des Talonidbeckens angekommen ist, und zentrale Okklusion herrscht. Die Bewegung des Paracons ins Talonidbecken ist begleitet von einer kontinuierlichen Abnahme der Größe des Kollisionsareals, ganz ähnlich dem Ablauf der Schließphase des Mastikationszyklus bis zur zentralen Okklusionsstellung von *Dryolestes*.

10.1.3 Tribosphenida: *Amphiperatherium*

Die Kollisionsphase ist bei *Amphiperatherium* mit über 160 Zeitschritten vier Mal so lang wie die von *Echinops* und etwa acht Mal so lang wie bei *Dryolestes*. Der im Vergleich zu Paracon und Metacon relativ große Protocon und das ausgeprägte Talonid limitieren den Winkel der Eintrittsphase, mit dem der Unterkiefer in Okklusion fährt. Er ist aufgrund der steilen Flanken von Trigon und Trigonid sowie der lingualen und buccalen Ränder des Talonidbeckens im Vergleich zu *Dryolestes* und *Echinops* stark eingeengt und kann daher nicht so flach sein, wie es bei *Dryolestes* der Fall ist. Ein Testlauf mit dem für *Echinops* angenommenen Initialwinkel von 55° zeigte, dass die unteren Molaren deutlich steiler auf den oberen Molaren zufahren müssen. Daher wurde für *Amphiperatherium* ein Initialwinkel von 65° gewählt, was der Schließphase eine deutliche orthale Komponente gibt, verglichen mit den anderen beiden Taxa. Wie bei *Echinops* treten die beiden Scherkantenpaare beim ersten Kontakt der Molaren zeitgleich in Aktion. Dies hängt wie auch bei *Echinops* mit dem erkennbar höhergelegenen Paracristid zusammen, das auf ähnlichem Niveau wie das Protocristid liegt. Bei *Dryolestes* liegt dagegen der linguale Teil des Paracristids deutlich weiter zervikal als das Protocristid. Beide unteren Scherkanten zeigen bei *Amphiperatherium* eine tiefe v-förmige Vertiefung. Zusätzlich ist die mesiale Flanke des Trigonids nicht flacher angelegt als die distale, wie es bei *Dryolestes* und *Echinops* der Fall ist. Das gibt der mesialen Flanke eine scherschneidende Wirkung. Diese starke Inklination der beiden Flanken und die tiefen v-förmigen Einschnitte beider Scherkanten führen dazu, dass bei *Amphiperatherium* beide Scherkantenpaare vergleichbar mit einem Zigarrenschneider wirken. Im Gegensatz dazu zeigt bei *Dryolestes* und auch bei *Echinops* das entsprechende Scherkantenpaar Paracristid/Metacrista aufgrund des flacheren Einfalls der mesialen Flanke des Trigonids eher eine abscherende Wirkung. Bei *Amphiperatherium* arbeitet nicht nur die Paracrista gegen das Protocristid, sondern auch noch die Preprotocrista, die vom Protocon nach buccal zum Paracon führt. Die Kombination dieser beiden Grate zeigt in mesialer Ansicht einen v-förmigen Verlauf, jedoch genau umgekehrt zu dem der Paracrista. Der v-förmige Verlauf entsteht aufgrund des Paracons, der zwischen beiden Graten liegt. Das Gleiche gilt für die Scherkante, die gegen das Paracristid arbeitet. Diese Scherkante ist eine Kombination aus Metacrista und Postparacrista und zeigt ebenfalls einen v-förmigen Verlauf. Dieser Verlauf kommt durch den Metacon zustande, der die beiden Grate separiert. Bei beiden Scherkantenpaaren beginnt der erste Kontakt zunächst



**Abb. 31:** Die Größe des Kollisionsareals nimmt bei *Amphiperatherium* (hier am Beispiel eines rechten unteren Molaren von *Amphiperatherium frequens*, SMNS 44659-F3; Antagonist war der linke obere Molar SMNS 44659-K3 derselben Spezies, gespiegelt), zu Beginn des Kontaktes von Unter- und Oberkiefer kontinuierlich zu. a) In dieser Phase gleiten die Scherkantenpaare aneinander vorbei und die Facetten 1 und 2 kommen in Kontakt. b) Das erste Maximum ist gleichzusetzen mit dem Auftreffen des Protocons lingual im Talonidbecken und stellt die zentrale Okklusionsstellung dar (grüner Stern). Beim Okkludieren des Protocons in das Talonidzentrum lösen die Facetten 1 und 2 ihren Kontakt, was begleitet ist von einem abrupten Abfall der Größe des Kollisionsareals. c) Beim Durchqueren des Talonids ist ausschließlich die Protoconspitze in Kontakt mit dem Beckenboden. Dies spiegelt sich in einem sehr kleinen Kollisionsareal wider. d) Buccal trifft die zum Trigon hin liegende Innenseite des Protocons auf die buccale Berandung des Talonids. Die Größe des Kollisionsareals nimmt noch einmal kurzfristig zu, e) um anschließend mit dem Austreten des Protocons aus dem Becken wieder abzunehmen. Nicht maßstäblich, Orientierung oben links.

punktuell an den lingualen und buccalen Enden der Scherkanten, wie es für das Scherkantenpaar Protocristid/Paracrista bei *Dryolestes* und *Echinops* auch der Fall ist. Im Verlauf der Aufwärtsbewegung der unteren Molaren von *Amphiperatherium* werden Nahrungsteile, wie auch bei den anderen beiden untersuchten Taxa, in den v-förmigen Vertiefungen der Scherkanten zunehmend eingengt. Da sowohl die oberen als auch die unteren Scherkanten über diese Vertiefung verfügen, entsteht beim Vorbeigleiten der Scherkanten zwischen ihnen eine viereckige Lücke, die die Nahrung einengt und beim passieren zerteilt. Bei *Dryolestes* dagegen zeigt der obere Molar lediglich einen konkaven Verlauf der Scherkanten, so dass der Einengungsbereich einem Dreieck ähnelt. Die viereckige Form bei *Amphiperatherium* ist von Vorteil, weil Nahrungspartikel sowohl am oberen als auch am unteren Molar fixiert werden können. Durch die aktive Bewegung der unteren Molaren gegen die oberen wird die so fixierte Nahrung gegeneinander verschoben, und das

Zerteilen an den Kanten ist hier effizienter. Genau wie bei *Dryolestes* wandern die Berührungspunkte der antagonistischen Scherkanten mit zunehmendem Kontakt aufeinander zu. Damit einher geht eine kontinuierliche Vergrößerung der Kollisionsflächen (Abb. 31), mit dem Unterschied, dass bei *Amphiperatherium* beide Scherkantenpaare zeitgleich in Aktion sind.

Mit fortschreitender Bewegung passieren sich die Scherkanten und die mesialen und distalen Scherflächen unterhalb der Scherkanten gleiten aneinander vorbei. Nahrung, die zuvor an den Kanten zerteilt wurde, wird nun entlang der Flanken zwischen den Scherfacetten zerschert und mit der Bewegung ins Talonidbecken transportiert. Mit dem Aufsetzen des Protocons im Talonidbecken herrscht zentrale Okklusion. Anders als bei *Dryolestes* ist hier der Kontakt mit dem Hypoflexid nur sehr kurz, ein Entlanggleiten des Paracons, wie es für die Dryolestida charakteristisch ist, findet nicht statt. In dieser Phase setzt eine Änderung des Bewegungspfad ein, da mit dem Aufsetzen des Protocons auf der lingualen Seite des Talonids der vorgegebene Pfad nicht weiter verfolgt werden kann. Mit der Okklusion des Protocons in das Talonidbeckenzentrum flacht die Bewegung der unteren Molaren zusehends ab. Diese Abflachung verursacht, dass die Scherflächen auf den Flanken des Trigonids den Kontakt mit den Scherflächen des Trigons verlieren und nun der Kontakt nur noch im Talonidbecken besteht. Dieses zeigt sich in einer abrupten Abnahme der Gesamtfläche der Kollisionen.

Im weiteren Verlauf rutscht der Protocon ins Beckenzentrum. Hier ist je nach Abnutzungsgrad und Form der Einschleifung der antagonistischen Strukturen nur die Spitze des Protocons in Kontakt mit dem Boden des Talonids. Während der Protocon das Becken durchquert, bleibt die Größe der detektierten Kollisionsareale kurzfristig konstant (Abb. 31). Bei diesem Durchqueren des Beckens flacht der Winkel des Bewegungspfad deutlich ab, wodurch der Bewegungspfad kurzzeitig parallel zur Okklusalebene verläuft.

Ist das Zentrum des Talonidbeckens durchquert, tritt die buccale Innenseite des Talonids mit der lingualen Innenseite des Protocons in Kontakt. Die Größe der Kollisionsareale nimmt noch einmal sprunghaft zu. Bezogen auf die Nahrungsteile, die an den Scherkanten zerteilt und anschließend ins Talonidbecken transportiert wurden, findet im Zentrum des Beckens Quetschen statt, da hier kurzfristig der Kaudruck senkrecht zum Boden des Talonidbeckens wirkt. Nach dem Quetschen setzt nun nochmals eine Scherphase ein, in der die Nahrungsteile entlang der buccalen Seite des Talonidbeckens mit der lingualen Innenseite des Protocons über die Scherfläche gezogen werden. Dafür sprechen die an dieser Stelle bei verschiedenen tribosphenischen Taxa gefundenen Dentinfelder, die durch das Abschleifen, genauer gesagt

durch Attrition, der Schmelzbedeckung entstanden sein müssen, da sie Striae enthalten. Da die buccale Seite des Talonidbeckens höher gelegen ist als das Zentrum, nimmt der Bewegungspfad eine Wendung von apikal nach zervikal, und die Öffnungsphase und damit das Ende der Kollisionsphase werden auf diese Weise eingeleitet. Während nun die sich noch in Kontakt befindlichen Scherflächen aneinander vorbeigleiten, nimmt das Gesamtareal der Kollisionen ab. Die Kollisionsphase des Mastikationszyklus ist beendet, wenn diese zwei Flächen sich passiert haben. Nach der Öffnung des Kiefers wird der Unterkiefer nach buccal verschoben und der nächste Zyklus kann beginnen.

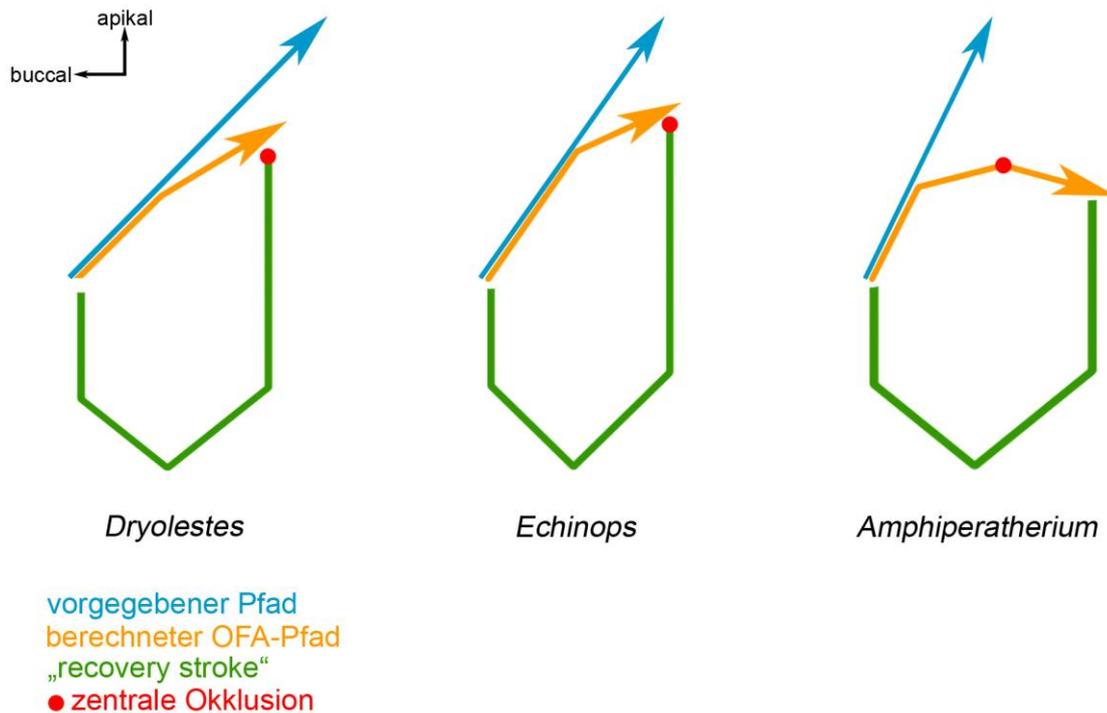
## 10.2 Rekonstruktion des Bewegungspfades und des Mastikationszyklus

Mit der OFA-Software können die Bewegungsdaten in Form von Pfaden ausgegeben werden. Auf diese Weise lassen sich die Unterschiede zwischen angenommener Bewegungsrichtung und berechneter Bewegungsrichtung vergleichend betrachten (Abb. 32). In der vorliegenden Arbeit wird die Bewegungsrichtung anhand der Ausrichtungen am unteren Molaren vorgenommen. Wird der untere Molar angehoben, wird dieses als apikale Bewegungsrichtung bezeichnet, da er sich in Richtung der Zahn-Apizes bewegt. Die Zahnmedizin verwendet diesen Begriff für die Richtung, die zur Wurzelspitze weist, diese Richtung wird hier jedoch als zervikal bezeichnet, wenn sich der untere Molar in Richtung Krone-Wurzel-Übergang bewegt.

Der vorgegebene Pfad von *Dryolestes* resultierte aus den Striationsbefunden der Facetten 1 und 2. Die unteren Molaren werden demnach mit einem Winkel von etwa 45° angehoben und von buccal nach lingual geführt. Sie werden also auf dem Weg in die Okklusion nach dorsal transversal verschoben. Gleiches wurde bei den Vorgaben der Pfade für die Vertreter der Tribosphenida *Echinops* und *Amphiperatherium* vorgenommen. Bei diesen wurde jedoch der Winkel des Pfades steiler gewählt, was ebenfalls auf den Beobachtung der Striationen beruht, aber auch auf der Morphologie der Molaren selbst, deren Limitierung für die Bewegung erst bei der Manipulation im OFA offensichtlich wurde.

Bei allen drei untersuchten Taxa tritt eine Änderung des Bewegungspfades beim Auftreffen des Paracons, respektive Protocons, auf das Talonid ein. Der Weg in die Okklusion, also das Aneinander-Vorbeischieben der Scherkanten geschieht damit bis dahin ohne nennenswerte Ablenkung. Sind die Scherkanten passiert und gelangt der Paracon, respektive der Protocon, tiefer in den Interdentalraum der unteren Molaren, setzt eine Neuberechnung des Pfades ein aufgrund der Einengung. Dies ist bedingt durch die dreieckige Morphologie des Interdentalraumes, der sich sowohl nach lingual und zervikal kontinuierlich verengt. Der Bewegungspfad ändert sich aufgrund dessen allmählich und reagiert nicht mit einem abrupten Knick.

Bei *Dryolestes* ist die Scherphase vor dem Aufsetzen des Paracons im Hypoflexid genauso lang, wie die Phase, in der der Paracon im Hypoflexid verbleibt. Im Vergleich dazu hat *Echinops* eine viel kürzere Phase, in der der Paracon im Talonidbecken verbleibt. Hier ist die Scherphase vor dem Aufsetzen des Paracon deutlich länger. Der berechnete Bewegungspfad von *Amphiperatherium* zeigt im Vergleich zu *Echinops* eine deutlich längere Verweilphase



**Abb. 32:** Die Abweichung (orange) vom vorgegebenen Bewegungspfad (hellblau), welchem die unteren Molaren entlang folgen, zeigt, dass bei *Dryolestes* die Scherphase an den funktionellen Kanten genauso lang ist, wie die Scherphase, in der der Paracon das Hypoflexid entlang gleitet. Bei *Echinops* ist die Phase, in der der Paracon im Talonid sitzt, viel kürzer. Bei *Amphiperatherium* schließt sich an die erste Scherphase eine Phase an, in der der Protocon im Talonid aufsetzt und in zentrale Okklusion (roter Punkt) fährt. Anders als bei den anderen beiden Taxa, schließt sich nach der zentralen Okklusion noch eine Austrittsphase aus dem Talonid an.

des Protocons im Talonidbecken. Die Scherphase zu Beginn des Bewegungsablaufs ist mindestens genauso lang, wie die Phase des Reibens und Quetschens.

Bei *Dryolestes* endet der Bewegungspfad mit zentraler Okklusion, wenn der Paracon das buccale Ende des Hypoflexids erreicht hat. Auch bei *Echinops* ist aufgrund des sehr kurzen Talonidbeckens am Ende der Bewegung die zentrale Okklusion erreicht. *Amphiperatherium* zeigt dagegen nach der zentralen Okklusion, also dem Zeitpunkt, an dem der Protocon im Zentrum des Talonidbeckens sitzt, weitere Kollisionen, so dass der Bewegungspfad mit einer Austrittsphase nach der zentralen Okklusion beendet wird. Im Vergleich dazu zeigen die beiden anderen Taxa *Dryolestes* und *Echinops*, dass der Unterkiefer nach der zentralen Okklusion einfach nach ventral geöffnet wird. Die unteren Molaren von *Amphiperatherium* folgen jedoch nach der zentralen Stellung aufgrund des buccalen Randes des Talonidbeckens einem berechneten Pfad, der diesem Rand ausweicht. Dieses geschieht durch die Änderung des vorher der bucco-lingualen Bewegungsbahn folgenden Unterkiefers von zervikal nach

apikal, der immer noch der bucco-lingualen Bewegung folgend, nun von apikal nach zervikal geführt wird.

Das Zurückführen des Kiefers an die Ausgangsposition wird im Allgemeinen als „recovery stroke“ (Crompton & Hiiemäe 1970) bezeichnet. Dort angekommen, beginnt ein neuer Kauschlag des Mastikationszyklus. In der vom OFA simulierten Abfolge ist der „preparatory stroke“ (Crompton & Hiiemäe 1970) nicht enthalten. Dieser dient dem Positionieren und Vorbereiten der Nahrung bevor die eigentliche Zerkleinerung der Nahrung nach dem eben beschriebenen Schema stattfindet.

## 11 Diskussion

### 11.1 Abnutzung der Molaren der Dryolestida im Vergleich zum ursprünglichen tribosphenischen Molar

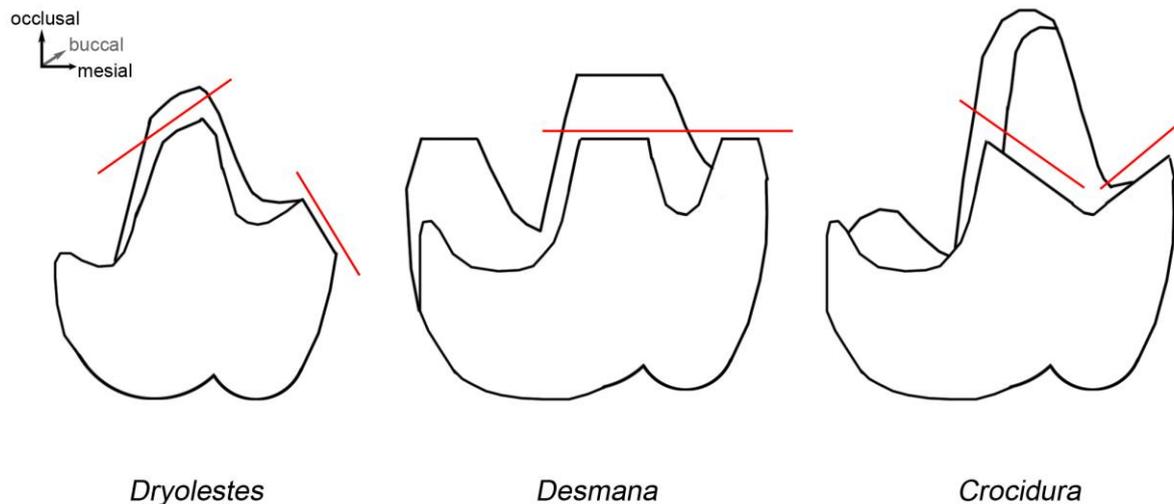
#### 11.1.1 Einfluss von Schmelzdicke auf das Abnutzungsmuster der Molarenoberfläche

Die Unterschiede in der Art der Dentinfreilegung bei den untersuchten Molaren der Dryolestida und dem Molarenmuster der untersuchten tribosphenischen Taxa sind einerseits durch deren unterschiedliche Schmelzdicken (Abb. 33), andererseits durch die Unterschiede in der Geometrie des Trigonids zu erklären. Die Ergebnisse der Schmelzdicken-Vergleiche zeigen, dass *Dryolestes* und *Krebsotherium* wesentlich dünneren Schmelz an den funktionellen Scherkanten (Protocristid / Paracristid oder Metacrista / Paracrista) besitzen als die untersuchten tribosphenischen Taxa. Bei einer wiederholt gleichförmigen und langfristig mechanischen Beanspruchung einer Oberfläche eines zweischichtigen Materials, bei dem die obere Schicht härter und dünner angelegt ist als die darunter liegende, reagiert diese Oberfläche natürlich anders als eine Oberfläche eines zweischichtigen Materials, bei der die obere Schicht wesentlich dicker angelegt ist. Die Oberfläche mit der wesentlich dünneren harten Schicht reagiert mit einer schnelleren Abnutzung in Form von Freilegung des weicherer Materials die auf Beanspruchung, während eine mächtigere harte Schicht länger der Stressbelastung widersteht, und somit die weichere Schicht länger geschützt ist.

Für *Dryolestes* und *Krebsotherium* bedeutet dies, dass an den funktionellen Scherkanten Abrasion und Attrition andere Spuren hinterlassen und die Abnutzung schneller greifen kann als bei den untersuchten Taxa mit intermediärer oder großer relativer Schmelzdicke. Ist bei den Taxa mit der sehr dünnen relativen Schmelzdicke erstmals an einer Stelle Dentin durch das wiederholte Darüberschleifen des Antagonisten freigelegt, bildet diese Stelle eher einen Angriffspunkt für die fortschreitende Freilegung des Dentins als eine Fläche mit noch intaktem Schmelzüberzug. An einer Stelle, an der zwei verschieden harte Materialien nebeneinander liegen, bildet sich durch Abrasion bevorzugt eine Schwelle oder Stufe, an der Nahrungspartikel tendenziell eher hängen bleiben als auf glatten Flächen. Auch wenn diese Stelle von Attrition gebildet wird, wird immer ein leichter Höhenunterschied zwischen den

beiden Materialien vorhanden sein. Dieser Unterschied ist nicht so deutlich wie die Stufenbildung der durch Abrasion geprägten Flächen, aber immerhin so, dass sich dieser leichte Unterschied bei wiederholtem Darüberschleifen des Antagonisten anders auf die weitere Freilegung der Fläche auswirkt, als auf eine glatte Fläche auf einem homogenen Material. Die Form der Freilegung wird durch die Schmelzdicke erheblich beeinflusst, denn bei dünnem Schmelz wird die Freilegung in Transportrichtung schneller voranschreiten als bei dickerem Schmelz. Der Einfluss der Schmelzdicke auf die Ausprägung abgenutzter Dentin- und Schmelzflächen kann mit den dokumentierten Unterschieden der Abrasions- und Attritionsflächen an den untersuchten Dryolestida und Tribosphenida nachvollzogen werden. Während bei den unteren Molaren von *Dryolestes* und *Krebsotherium* der Abnutzungsstufe III und IV das freigelegte Dentin am Protocristid in Transportrichtung der Nahrungspartikel schräg abfällt, zeigen die unteren Molaren der Taxa mit intermediärer relativer Schmelzdicke wie *Henkelotherium*, *Setifer*, *Soricella*, *Amphiperatherium* und *Monodelphis* in einem vergleichbaren Abnutzungsstadium, dass hier an der homologen Scherkante die Freilegung des Dentins nahezu parallel zur Okklusalebene stattfindet. Ein Abfall dieser Flächen in Transportrichtung der Nahrungspartikel ist nicht zu finden. Diese Beobachtung kann mit dem dicker angelegten Schmelz erklärt werden, der eine höhere Stützfunktion bietet als der dünne Schmelz der Dryolestiden. Die Bedeutung dieser Stützfunktion wird besonders deutlich, wenn man die Orientierung der freigelegten Dentinflächen an den Molaren der Taxa mit den größten relativen Schmelzdicken betrachtet. Bei mäßig bis stark beanspruchten Molaren von *Talpa*, *Crociodura* und *Echinops* fällt das freigelegte Dentinfeld innerhalb des Trigonidbeckens senkrecht zur Transportrichtung der Nahrungspartikel ab, also hin zum Zentum des Trigonidbeckens. Der Transport der Nahrung erfolgt hier also in entgegengesetzter Richtung als es bei den Dryolestiden der Fall ist. Der wesentlich verdickte Schmelz an den funktionellen Schneidekanten des Trigonids bildet eine starke Stütze, und das weichere Dentin im Innern des Beckens wird durch die Abrasion ausgeräumt.

Vergleichbare Beobachtungen unterschiedlicher Abnutzungsmuster aufgrund verschiedener Schmelzdicken lassen sich auch am Paracristid über die verschiedenen Abnutzungsstadien hinweg machen. Während sich bei den untersuchten Vertretern der Dryolestida an dieser funktionellen Scherkante bereits im zweiten Abnutzungsstadium deutliche Dentinfreilegung mit einem Abfall der Dentinfläche in Transportrichtung der Nahrungspartikel zeigt, kann bei den untersuchten tribosphenischen Taxa in einem vergleichbar frühen Abnutzungsstadium weder starke Dentinfreilegung noch ein Abfall der Dentinfläche in Transportrichtung beobachtet werden. Die Dentinfreilegung am Paracristid setzte bei diesen Taxa erst in



**Abb. 33:** Schema, wie die unterschiedlichen Schmelzdicken verschiedene Abnutzungserscheinungen bedingen. Die linguale Ansicht eines Molaren von *Dryolestes* zeigt nach mesial und distal abfallende Zahnspitzen. Bei *Desmana* bewirkt der dickere Schmelz eine parallele Abnutzung der Zahnspitzen zur Okklusalebene, weil er resistenter gegen die Abnutzung ist. Die Einwirkung des Hypocons bedingt bei *Crocidura* das Abschleifen der Zahnspitzen in Richtung des Trigonidbeckens. Rechter Rand der Abbildung ist mesial, linker Rand distal. Nicht maßstabgerecht.

fortgeschrittenen Abnutzungsstadien ein. Bei der Dentinfreilegung an dieser Kante in späteren Abnutzungsstadien zeigt sich im Unterschied zu den Dryolestida, dass die Dentinflächen umrahmenden Schmelzbänder die funktionelle Kante bilden. Sowohl bei *Dryolestes* als auch bei *Krebsotherium* stellt das „innere“, also das dem Trigonidbecken zugewandte Schmelzband, die funktionelle Kante dar. Das „äußere“ Schmelzband, welches zur mesialen Seite des Trigonids zeigt, wird im Verlauf der Abnutzung zum Krone-Wurzel-Übergang hin ausgeweitet und ist durch das Darüberschleifen der antagonistischen Struktur sehr flach. Es befindet sich auf gleicher Höhe wie das Dentin und kann somit nicht als eine voll funktionsfähige Scherkante gewertet werden. Im Vergleich dazu zeigen die Taxa mit intermediärer oder großer relativer Schmelzdicke, dass im Falle einer Dentinfreilegung am Paracristid das zur mesialen Seite des Trigonids gerichtete „äußere“ Schmelzband die funktionelle Scherkante bildet, und nicht der „innere“ zum Trigonidbecken hin gewandte Teil des Schmelzbandes. Es zeigt sich also, dass bei den untersuchten Tribosphenida der dicker angelegte Schmelz auf der Außenseite des Trigonids der Abnutzung der Scherkanten länger widerstehen kann und so das äußere Schmelzband eine starke Kante bildet, an der die Nahrung zerteilt werden kann. So kommt es auch zu der Abnutzung der Dentinflächen parallel zur Okklusalebene, was sich darin widerspiegelt, dass „inneres“ und „äußeres“ Schmelzband auf der lingualen Seite von dem v-förmigen Einschnitt des Paracristid auf

gleicher Höhe liegen. Bei Dryolestiden-Molaren der Abnutzungsstufen III und IV liegt dagegen das äußere Schmelzband deutlich tiefer als das innere. In Abnutzungsstufe V ist der Verlauf die funktionellen Scherkanten aufgrund der starken Einebnung des Reliefs nur selten nachzuvollziehen.

Bei den untersuchten Dryolestida bleibt selbst bei Molaren in den fortgeschritteneren Abnutzungsstadien das Zentrum des Trigonidbeckens mit Schmelz bedeckt, was bei den untersuchten Vertretern der Tribosphenida nicht der Fall ist. Vereinzelt tritt dies auch an unteren Molaren von *Desmana* und den untersuchten Vertretern der Tenrecidae auf, die jeweils intermediäre relative Schmelzdicke aufweisen. Die Form der Dentinfreilegung im Trigonidbecken, die dazu führt, dass ein Schmelzrest im Trigonidbecken überbleibt, unterscheidet sich jedoch von der der Dryolestida. Die Schmelzreste erstrecken sich sowohl bei den untersuchten Vertretern der Dryolestida als auch der Tribosphenida von der lingualen Seite des Trigonids in das Becken hinein, dort wo der Einschnitt zwischen Paraconid und Metaconid liegt. Wie bereits zuvor beschrieben, verläuft die Abnutzung bei Taxa mit intermediärer relativer Schmelzdicke parallel zur Okklusalebene, was auch bei *Desmana* und den untersuchten Vertretern der Tenrecidae der Fall ist. Dieses führt bei allen untersuchten Taxa mit intermediärer relativer Schmelzdicke dazu, dass in den frühen bis mittleren Abnutzungsstadien das Zentrum des Trigonidbeckens tiefer liegt als der freigelegte „äußere“ Schmelzrand des Kronenreliefs, so dass im Becken Schmelz bestehen bleibt. In den fortgeschrittenen Stadien IV und V erreicht und überschreitet die Kronenhöhe aufgrund des parallelen Herunterschleifens das Niveau des Bodens des Trigonidbeckens. Bei Molaren der Dryolestida sowie bei den Tribosphenida mit großer relativer Schmelzdicke, die sich in einem vergleichbar fortgeschrittenen Abnutzungsstadium befinden, ist dieses so gut wie nicht zu finden. Der Unterschied wird besonders deutlich, wenn man bei den Molaren der Dryolestida das Höhenniveau des „äußeren“ Schmelzrandes mit Höhenniveau des Zentrums des Trigonidbeckens genauer vergleicht. Der äußere Schmelzrand ist in den fortgeschritteneren Abnutzungsstadien aufgrund der starken Beanspruchung und des sehr dünnen Schmelzes weit zum Krone-Wurzel-Übergang verlagert worden, und liegt damit tiefer als das Zentrum des Trigonidbeckens. Trotzdem ist das Becken, anders als bei den untersuchten Vertretern der Tribosphenida mit intermediärer Schmelzdicke, weiterhin mit Schmelz bedeckt. Dass der Schmelz dort trotz der Beanspruchung bestehen bleibt, kann daher rühren, dass die Nahrungspartikel aufgrund der geringen Größe des Trigonids nicht so stark im Interdentalraum komprimiert werden können. Der sehr kleine Raum zwischen Protoconid, Metaconid und Paraconid könnte verhindern, dass gröbere Partikel überhaupt in das

Trigonidbecken gelangen, welche bei den wiederholten Bewegungen des Kauvorganges für eine Abrasion der Oberfläche sorgen könnten. Zusätzlich wirkt das Trigonid der Dryolestida im Vergleich zu den Trigoniden von *Desmana*, *Setifer* und *Echinops* nicht so kompakt, da hier die mesialen und distalen Flanken nicht so hoch gezogen sind. Daher wäre es denkbar, dass dadurch im Interdentalraum ein Verlust der Kompressionskräfte entstehen könnte, da sich keine deutlich abgeschlossene „Kammer“ beim zentralen Kieferschluss bildet. Auch die Abnutzungsform der Molaren der Dryolestida mit den typischen nach mesial und distal abfallenden Dentinflächen an den funktionellen Schneidekanten könnte die Tatsache der Schmelzbedeckung im Trigonidbecken selbst bei starker Abnutzung erklären. Da bei den Molaren der Dryolestida der „äußere“ Schmelzrand durch Beanspruchung in Richtung Krone-Wurzel-Übergang verlagert wird, und somit auf einem tieferen Niveau liegt als der „innere“ Schmelzrand, ist es denkbar, dass bei Molaren der Abnutzungsstufen 4 und 5 aufgrund der freigelegten Dentinflächen beim Kieferschluss leichte Lücken zwischen den funktionellen Scherkanten der unteren Molaren und der funktionellen Scherkanten der oberen Molaren zurückbleiben, was eine unpräzise Okklusion zur Folge hätte. Dieses würde sich ebenfalls auf die Kompressionswirkung in der „Kammer“ von Trigonidbecken und Interdentalraum auswirken. Nahrungspartikel können leichter entweichen, was ebenfalls aus einer herabgesetzten Abrasionswirkung im Trigonid resultieren könnte. Eine auf gleichem oder höher gelegenem Niveau liegende „äußere“ Schmelzkante, wie sie bei Molaren mit intermediärer und hoher Schmelzdicke zu finden ist, würde die Nahrungspartikel an den Schmelzkanten im Trigonidbecken zurückhalten. In Kombination mit höher gezogenen Wänden zwischen Protoconid und Metaconid sowie Protoconid und Paraconid, wie es beispielsweise bei *Amphiperatherium*, *Desmana*, *Setifer* und *Echinops* zu beobachten ist, erhöht sich wiederum die Kompressionsfähigkeit der „Kammer“ zwischen Trigonid und Interdentalraum. Besonders bei den untersuchten Taxa mit den größten relativen Schmelzdicken kann davon ausgegangen werden, dass der Abnutzung des „äußeren“ Schmelzrandes mit der großen Schmelzdicke entgegen gewirkt wird. Dieses verhindert die Bildung von Lücken zwischen den antagonistischen funktionellen Scherkanten aufgrund von Dentinfreilegung beim zentralen Kieferschluss, und der „äußere“ Schmelzrand kann auf diese Weise bis in hohe Abnutzungsstadien hinein als Scherkante in Funktion bleiben. Die beiden untersuchten Vertreter der Soricidae *Soricella* und *Crocidura* haben die Kompressionskraft dieser Kammerstruktur durch eine zusätzliche Zahnspitze am Oberkiefermolaren noch gesteigert, die in das Trigonidbecken hinein okkludiert und den oberen Molaren eine quadratische Erscheinung verleiht. Der neomorphe Hypocon tritt in der Evolution der

Säugetiere am Übergang zur Kreide zum ersten Mal auf und bildet eine neue funktionelle Fläche, so dass Molaren, die über ein Hypocon verfügen, nicht mehr als einfacher tribosphenischer oberer Molar angesprochen werden können, sondern als stärker abgeleitet gelten (Kielan-Jaworowska et al. 2004; Rose 2006). Der Hypocon sorgt für zusätzliche Kompression der Nahrungspartikel im Trigonidbecken während des zentralen Kieferschlusses und hinterlässt dadurch starke Abrasionsspuren im Becken schon in frühen Abnutzungsstadien, was sich durch vollständige Dentinfreilegung im Trigonidbecken bei Molaren im fortgeschrittenen Abnutzungszustand äußert. Dieses steht im deutlichen Gegensatz zu den untersuchten Molaren der Dryolestida, mit Schmelzbedeckung im Trigonidbecken selbst bei sehr stark abgenutzten Zähnen. Der Hypocon verstärkt die Schmelzabtragung im Trigonidbecken, da dieser die abrasive Nahrung im Verlauf des Kauprozesses in das Becken hineinpresst. Diese Wirkung ist bei den untersuchten Taxa ohne Hypocon nicht vorhanden, da hier die Nahrungspartikel in den gegenüberliegenden Interdentalraum der Oberkiefermolaren ausweichen können. Somit fehlt die Druckbelastung und es dauert folglich länger als bei den Taxa mit Hypocon bis Schmelz im Trigonidbecken freigelegt wird. Oder aber es findet gar keine Entfernung des Schmelzes im Trigonidbecken statt, wie bei den Molaren der untersuchten Vertreter der Dryolestida. Die Betrachtung von CT-Aufnahmen der Schmelzdicken der untersuchten tribosphenischen Taxa lässt den Schluss zu, dass die Schmelzbedeckung im Trigonidbecken nicht so dick ist wie an den vermessenen Scherkanten, so dass die Schmelzbedeckung im Inneren des Beckens durch die abrasiven Nahrungspartikel im Trigonid schneller abradiert werden kann, als es bei den Flanken des Trigonids, auf denen die Facetten 1 und 2 liegen, der Fall ist. Bei den Taxa, die über einen Hypocon verfügen, steht durch das schnelle Abradieren der dünneren Schmelzbedeckung des Trigonidbeckens der „äußere“ Schmelzrand, der die Scherkanten Protocristid und Paracristid bildet, besonders deutlich hervor und kann aufgrund der großen Schmelzdicke scharfe Klingen bilden. Diese zeichnen sich bei mittel bis stark abgenutzten unteren Molaren durch leicht abgeschrägte Schmelzflächen, direkt unter der Kante aus. Im Vergleich dazu zeigen die untersuchten Taxa mit intermediärer Schmelzdicke und ohne Hypocon eher gerundete „äußere“ Schmelzränder, die die funktionellen Scherkanten stellen. Zusätzlich liegt bei diesen das freigelegte Dentin auf gleicher Höhe wie die Schmelzränder, was die Scherkanten nicht so scharf erscheinen lässt, wie es bei den Taxa mit Hypocon der Fall ist, denn bei diesen fällt das freigelegte Dentinfeld hinter den funktionellen Scherkanten Protocristid und Paracristid zum Trigonidzentrum hin ab.

### 11.1.2 Einfluss der Geometrie des Trigonids auf den Bewegungsablauf

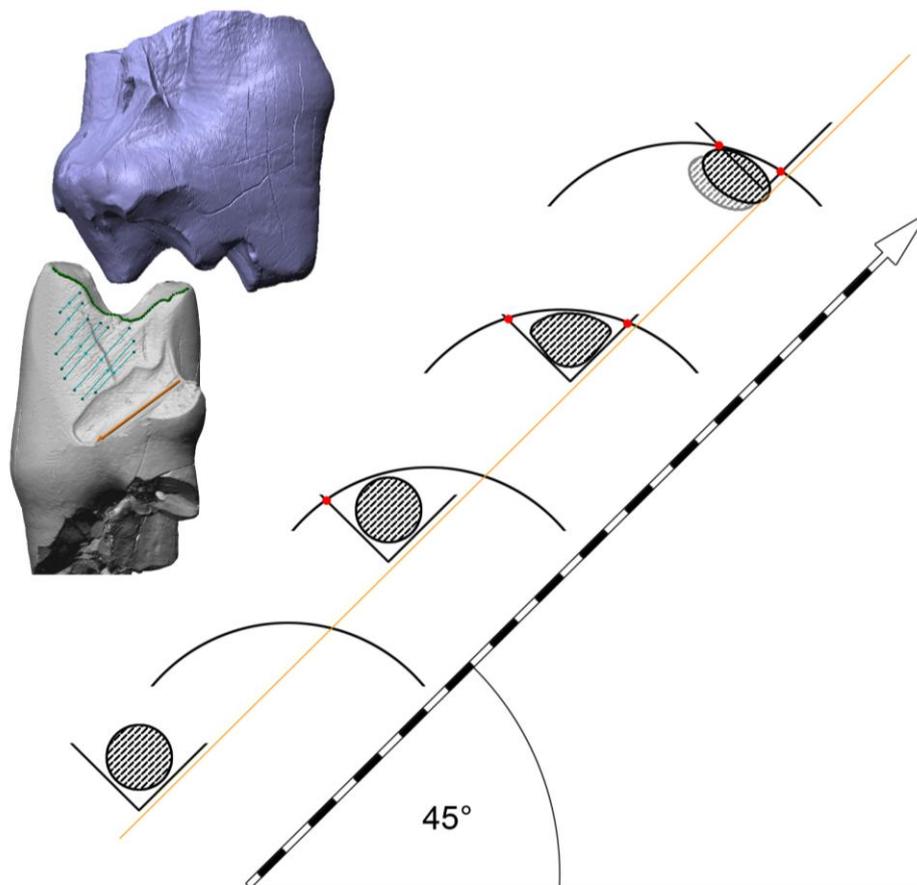
Wie in der Einleitung bereits erläutert zeichnen sich die Molaren der Dryolestida in ihrer Funktionalität durch das sogenannte „embrasure shearing“ (Crompton et al. 1994) aus. Diese Form der Zerkleinerung, also das Zwischenfahren der unteren Molaren in den Interdentalraum der oberen Molaren ist bereits bei den noch ursprünglicheren Spalacotheriidae verwirklicht. Im Vergleich zu diesen verfügen die Molaren der Dryolestida über zusätzliche Scherflächen, deren Funktion im Rahmen der vorliegenden Arbeit analysiert wurde, einerseits in der Rinne des einspitzigen Talonids an den unteren und andererseits in dem flügelartig ausgeweiteten Parastyl an den oberen Molaren. Beide Flächen wirken, als eine Art Führung der Molaren für den Bewegungsablauf. Zusätzlich haben diese Flächen eine Funktion als Scherflächen, die beim Zerschneiden von Nahrungspartikeln nach dem Zerteilen eingesetzt werden. Die Rinne des einspitzigen Talonids oder auch das Hypoflexid hat aufgrund seines geringen Einfalls eine zusätzliche leicht quetschende Funktion, die bei den Symmetrodonta noch nicht verwirklicht ist, da deren Molaren sowohl im Ober- als auch im Unterkiefer allein aus den zwei steilen Scherflächen bestehen, zu denen die Facetten 1 und 2 der Dryolestida homolog sind. Okklusal dieser steilen Scherflächen liegen bei den oberen Molaren zwei Scherkanten, die bei den Symmetrodonta meist mit Pre- und Postparacrista angesprochen werden und zu denen die Paracrista und die Metacrista der Dryolestida homolog sind. Die unteren Molaren verfügen ebenfalls über zwei Scherkanten, deren Bezeichnungen in der Literatur nicht einheitlich gehandhabt (Fox 1985; Cifelli & Madsen 1999; Ensom & Sigogneau-Russell 2000; Averianov 2002) werden, aber meistens als Pre- und Postparacristid angesprochen werden. Die Flanken des Trigonids und auch des Dreiecks der oberen Molaren, die jeweils an die zwei Scherkanten angrenzen, erscheinen bei den Symmetrodonta sehr steil und scheinen alle einen ähnlichen Einfallswinkel zu haben. Dies macht die große Symmetrie der Molaren der Symmetrodonta aus. Bei den basaleren Formen der Symmetrodonta stehen die Scherkanten ähnlich gewinkelt zur Kieferachse. Im Verlauf der Evolution, mit zunehmender Verschmälerung der alternierenden Dreiecke, kommt es zur Verschiebung der Winkel beider Scherkanten zur Kieferachse. Die distalen Scherkanten an den unteren Molaren stehen bei den fortgeschrittenen Symmetrodonta (Spalacotheriidae) bereits nahezu im rechten Winkel zu der Kieferachse, während die mesialen Kanten weiterhin gewinkelt verbleiben. Bei den oberen Molaren tritt ebenfalls eine Verschiebung ein, hier jedoch genau umgekehrt, die mesiale Scherkante steht nahezu senkrecht zur Kieferachse, während die distale gewinkelt verbleibt.

Diese Geometrie der Scherkanten zur Kieferachse ist auch bei den untersuchten Vertretern der Dryolestida zu finden sowie bei den zum Vergleich herangezogenen Tribosphenida. Dieser Aufbau der Scherkanten gewährleistet, dass die zwei antagonistischen Scherkanten, die jeweils senkrecht zur Kieferachse stehen, oberhalb der steileren Flanken liegen, und somit zusätzlich zum Scheren entlang der Flanken eine starke schneidende Wirkung entlang der Kanten haben. Die beiden antagonistischen Scherkanten haben in diesem Aufbau die Funktion von zwei Klingen, die unmittelbar aneinander vorbei gleiten, vergleichbar mit den zwei Klingen einer Schere. Diese Struktur wird bei den Dryolestida von Protocristid und Paracrista gestellt und ist homolog der Funktion von Postparacrista gegen Preparacristid bei den Spalacotheriidae.

Bei den untersuchten Vertretern der Tribosphenida findet sich diese Geometrie des Trigonids ebenfalls wieder. Bei den unteren Molaren von *Crocidura* sowie *Soricella* (Soricida) und auch den untersuchten Tenrecidae ist die distale Flanke des Trigonids steiler angelegt als bei den Dryolestida, steht aber ebenfalls im rechten Winkel zur Kieferachse. Die mesialen Flanken haben einen deutlich flacheren Einfall und stehen gewinkelt zur Kieferachse und zeigen eine leichte Wölbung. Betrachtet man das Höhenniveau des Paracristids im Verhältnis zur Protoconidspitze bei den Molaren der Dryolestida und vergleicht die gleichen Strukturen auch bei beispielsweise *Echinops* fällt auf, dass bei *Echinops* diese funktionelle Kante insgesamt höher angelegt ist. Insgesamt wirkt das Trigonid im Vergleich zum Trigonid der Dryolestida bei diesem schlanker und leicht in sich verdreht. Da bei *Echinops* das Protoconid leicht distaler liegt als bei den Molaren der Dryolestida, erfährt die gesamte mesiale Flanke eine leichte Torsion, so dass das Paracristid also insgesamt höher und auf der buccalen Seite distaler liegt. Auf diese Weise rutscht diese funktionelle Kante während des Kieferschlusses beim Mastikationsvorgang sehr eng an der Scherkante des Antagonisten entlang und die äußere Schmelzbedeckung wird nicht in dem Maße beansprucht wie bei den untersuchten Molaren der Dryolestida, bei denen die antagonistische Scherkante über die Außenseite gleitet. Aufgrund der Verlagerung dieser Scherkante finden sich bei den Molaren der untersuchten Tenrecidae keine freigelegten Paracristide in der Form, wie sie bei den Dryolestida dokumentiert werden konnten. Denn im Gegensatz dazu gleitet der Paracon der oberen Molaren bei den untersuchten Vertretern der Dryolestida entlang der Hypoflexidrinne und legt im Zuge dessen das Dentin entlang der Außenseite des Paracristids frei. Der Vergleich des Okklusionsablaufs - dokumentiert mit Hilfe der OFA-Software - zeigt diesen Unterschied besonders deutlich.

## 11.2 Mastikationszyklus der Dryolestida

Im aktiven Mastikationsvorgang bildet der Unterkiefer den aktiven Teil des Kaumechanismus, während der Oberkiefer fixiert an Ort und Stelle bleibt. Der v-förmige Verlauf der Scherkanten der unteren Molaren begünstigt die Fixierung der Nahrung in der Vertiefung dieser Struktur. Diese Morphologie sorgt dafür, dass die Nahrung mitgeführt und gegen die konkav gebogenen Scherkanten der oberen Molaren verschoben wird. Aufgrund der lateralen Aufwärtsbewegung und des v-förmigen Verlaufs des Protocristids entstehen an dem Scherkantenpaar Protocristid/Paracrista aufeinander zuwandernde Kontaktpunkte beim Kauen, die mit zunehmender Bewegung in die Okklusion die Nahrung einengen und



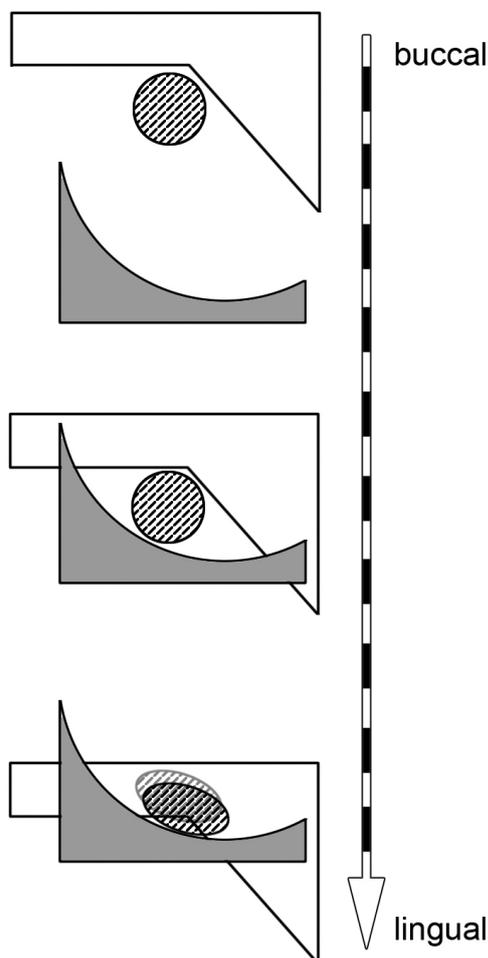
**Abb. 34:** Bewegungsablauf von Protocristid gegen Paracrista. Die unteren Molaren werden in einem Winkel von  $45^\circ$  angehoben. Der v-förmige Verlauf des Protocristids schleppt Nahrungsteile gegen die konkav gebogene Paracrista. Im Verlauf der Bewegung passieren sich die Kanten und es entstehen zwei aufeinander zuwandernde Kreuzungspunkte (rot). Als Beispiel der untere rechte Molar von *Dryolestes leiriensis* Gui Mam 1196; Antagonist ist der rechte obere Molar Gui Mam 1150, gespiegelt. Nicht maßstabsgerecht.

schließlich zum Zerteilen führen. Dieser Mechanismus ist vergleichbar mit dem eines Zigarrenschneiders (Abb. 34). Zusätzlich wird das *v* des unteren Molaren aufgrund der lateralen Verschiebung des Unterkiefers von buccal nach lingual geführt. Diese Bewegung findet in einem Winkel von etwa 45° statt, was aus dem Winkel der Striae auf der Facette 1 unterhalb des Protocristids resultiert, wie bereits mehrfach ausgeführt. Das *v* wird also entlang der oberen Scherkante, der Paracrista, von buccal nach lingual verschoben. Beide oberen Scherkanten sind deutlich länger als die unteren. Eine Bewegung entlang der Kante verursacht eine Art schneidende Wirkung, die mit der Funktion einer Schere vergleichbar ist. Passiert der tiefste Punkt des *v* des Protocristids die Scherkante des oberen Molaren, kommt es zur Zerteilung der Nahrung. Der Raum zwischen Protocristid und Paracristid ist dann maximal verengt, die aufeinander zuwandernden Punkte treffen sich. Im Zuge der Abnutzung ändert sich die Lage dieses tiefsten Punkts des Protocristids nach zervikal, da hier immer wieder Druck aufgebaut wird durch das wiederholte Einengen der Nahrung in dem *v*-förmigen Einschnitt. Diese Beobachtung erklärt das Phänomen, dass das Protocristid über die Abnutzung hinweg zunächst länger wird.

Das Scherkantenpaar Paracristid/Metacrista hat geringfügig andere Wirkung durch den flacheren Einfall der mesialen Flanke des Trigonids und dem im Vergleich zum Protoconid deutlich tiefer angelegten Paraconid (Abb. 35). Der *v*-förmige Verlauf dieser Kante ist nicht wie am Protoconid parallel zur Okklusalebene orientiert, sondern der tiefste Punkt des *v* liegt weiter buccal, als es am Protoconid der Fall ist. Dadurch ist der buccale Teil des *v* steiler als der linguale. Der steilere buccale Teil dieser funktionellen Kante steht so nahezu senkrecht zur Bewegungsrichtung. Der Winkel des *v* des Paracristids ist weiter als beim Protocristid. Trifft das Paracristid auf die Metacrista, geschieht dies in einem flacheren Winkel als bei dem anderen Scherkantenpaar. Am Protoconid verfangene Nahrungsteile werden mitgeführt und über die gegeneinander laufenden Kanten abgeschert. Dieses geschieht hauptsächlich gegen den steileren buccalen Teil des Paracristids. Auch hier entstehen zwei aufeinander zulaufende Punkte, die zum Zerteilen der Nahrung führen. Der flachere linguale Teil des Paracristids bildet eher eine distale Begrenzung für die Hypoflexidrinne als eine Scherkante. Dieser Teil des Paracristids kommt in den direkten Kontakt mit dem Paracon. Spuren dafür sind die Striationen in dem freigelegten Dentin am Paracristid, die bei vielen Stücken nachgewiesen werden konnten, und auch die Form der Dentinfreilegung am lingualen Teil. Das Dentin liegt auf gleichem Niveau wie der Schmelz und wird nicht ausgekolkt. Daher bildet der Schmelzrand, der diese Dentinfläche nach mesial abgrenzt, keine hervorstehende Kante, sondern allenfalls eine leichte Erhebung über die die Nahrung mit dem Paracon drüber

geschoben wird. Dieser Schmelzrand hat keinerlei schneidenden Effekt, Nahrung wird allenfalls an der Erhebung zerschert. Der Schmelzrand, der das Dentinfeld dagegen zum Trigonidbecken begrenzt, bildet eher eine Kante, die eine schneidende Wirkung hat. Dennoch wird die Nahrung auf diesem lingualen Teil des Paracristids zerschert und am steileren buccalen Teil zerteilt.

Nachdem die Nahrungspartikel an den funktionellen Kanten der Molaren abgetrennt wurden, werden diese entlang der Scherfacetten 1 und 2 transportiert. Die gegensätzliche Bewegung der Facetten der oberen und unteren Molaren hat eine zerscherende Wirkung auf die



**Abb. 35:** Bewegungsablauf von Paracristid (weiß) gegen Metacrista (grau). Die weiße Klinge ist der aktive Part und wird gegen die graue verschoben. Einklemmte Nahrung wird an dem buccalen Teil des Paracristids, der nahezu senkrecht zur Bewegungsrichtung steht, zerteilt.

Nahrungspartikel, die dazwischen eingeklemmt sind. Der Paracon schleppt Nahrungsteile durch eine von lingual nach buccal gerichtete Scherbewegung mit in Richtung der Hypoflexidstruktur. Diese Scherbewegung entsteht durch das von buccal nach lingual gerichtete Vorbeigleiten des aktiven Unterkiefers. Da der Paracon Teil des feststehenden Oberkiefers ist, bewirkt diese aktive Bewegung der unteren Molaren am Paracon vorbei eine von lingual nach buccal gerichtete Scherbewegung. Trifft der Paracon auf der lingualen Seite des Hypoflexids auf der Facette 3 auf, ändern sich die Scherkräfte und zu der Scherbewegung tritt eine quetschende Komponente hinzu. Diese entsteht aufgrund der geringeren Inklination der Rinne. Mit dem Auftreffen des Paracons am lingualen Ende ist der Interdentalraum zwischen den unteren Molaren nahezu abgeschlossen und bildet eine Kammer. Einklemmte Nahrungsteile werden vom Paracon bei der Bewegung nach buccal entlang der Facette 3 zerschert und können nur nach buccal

ausweichen. Am Ende des Hypoflexids angelangt herrscht zentrale Okklusion, der Kiefer wird geöffnet und für den nächsten Kauschlag nach buccal verschoben.

### 11.3 Funktionalität des Gebisses der Dryolestida im Vergleich zum Grundmuster des Gebisses der Tribosphenida

#### 11.3.1 Effizienz der Molaren der Dryolestida im Vergleich zur Effizienz der Molaren der untersuchten Tribosphenida

Im Allgemeinen kann man davon ausgehen, dass Zähne schon allein aufgrund ihrer hohen Härte und damit Resistenz gegen schnellen Verschleiß effizient zur Nahrungszerkleinerung eingesetzt werden können. Effektiv heißt in diesem Zusammenhang zunächst einfach nur leistungsfähig, unabhängig von einem Zeitfaktor oder einem Mitteleinsatz. Betrachtet man zwei sehr harte Materialien, zwischen die ein weiches Material geklemmt wird und verschiebt nun die Oberflächen gegeneinander setzen Scherkräfte ein, die auf das weiche Material wirken. Geschieht dies über einen nur kurzen Zeitraum, kann es sein, dass das weichere Material dazwischen nicht optimal zerkleinert wird. Verlängert man jedoch den Zeitraum erheblich wird das weichere Material durchaus optimal zerkleinert, was dann als effektiv gilt. Die physikalischen Eigenschaften jedes Materials beeinflussen hier zunächst nur den Zeitraum über den hinweg die Bewegung stattfinden muss, bis das Optimum an Zerkleinerung erreicht ist. Übertragen auf Zähne und Nahrung bedeutet dies, dass ein Zahn durchaus effektiv die Nahrung zerteilen kann, effizient wird er jedoch erst, wenn die optimale Partikelgröße mit geringstem Mitteleinsatz unter kürzestem Zeitaufwand erreicht wird (Wilding 1993). Die Effizienz eines Zahnes kann durch die Anzahl von Kanten und Scherflächen beschrieben werden, also durch die Oberflächengestaltung eines Zahns. Je nach den physikalischen Eigenschaften der Nahrung zeigen Säugetiere Anpassungen an das Nahrungsspektrum, auf das sie sich durch vielfältig gestaltete Molaren spezialisiert haben und erreichen so eine effiziente Zerkleinerung. In der Literatur wird generell als Maß der Kau-effizienz die Fläche der verfügbaren okklusalen Kontakte angegeben (Moore & Sanson 1995; Proff 2010). Alternativ werden die Kauschläge gezählt, also die Anzahl der Kauschläge pro Zeiteinheit (Manly & Braley 1950; Helkimo et al. 1978; Braxton et al. 1996), die für den Kauprozess benötigt werden, um eine Ladung Nahrung zu zerkleinern bevor diese abgeschluckt wird. Zusätzlich können die Partikelgrößen im geschluckten Bolus oder in den Ausscheidungsprodukten ausgewertet werden, um die Kau-effizienz zu ermitteln (Sheine & Kay 1977; Clauss et al. 2009; Fritz et al. 2009). Die beiden letzten Möglichkeiten zur Erhebung der Kau-effizienz kommen für die Untersuchung von fossilem Zahnmaterial nicht

in Frage. In vereinzelt Fällen kann überlieferter Mageninhalt von Fossilien Auskunft und Hinweise auf die Art seiner Zerkleinerung bieten. Allerdings ist die Überlieferung von Mageninhalten bei Fossilien sehr selten, so dass hier die quantitative Auswertung der Größen und Ausrichtungen der funktionellen Flächen und Scherkanten für eine Ermessung der Effizienz genutzt wird.

Die Vermessung der okklusalen Kontaktflächen der Molaren der untersuchten Dryolestida zeigt, dass das Areal der Kontaktflächen mit der Abnutzung zunächst zunimmt und die größten Flächen in den Abnutzungsstadien III und IV aufweist. Dies führt zu der Annahme, dass die Individuen mit Molaren in diesem Abnutzungszustand am effizientesten ihre Nahrung zerkleinern konnten, geht man davon aus, dass wie bei Proff (2010) beschrieben, die Kau-effizienz am größten ist, wenn eine möglichst große okklusale Kontaktfläche vorhanden ist. In den beiden mittleren Stadien wird also aufgrund der „eingeschliffenen“ Molaren das höchste Maß der Zerkleinerung erreicht, da hier die okklusalen Kontaktflächen, die gemessen wurden, am größten sind. Im deutlich fortgeschrittenen Abnutzungsstadium V nimmt die Gesamtfläche an okklusalen Kontaktflächen aufgrund der Einrumpfung der Zahnkrone wieder ab. Geht man nun davon aus, dass ein Maß der Effizienz der Molaren die Anzahl der in Kontakt kommenden Flächen ist, und vergleicht man rein die Anzahl dieser Kontaktflächen zwischen den untersuchten Molaren der Dryolestida mit denen der gewählten Vertreter der Tribosphenida, muss man annehmen, dass der tribosphenische Molar mit vollständig ausgebildeten Talonidbecken zunächst effizienter erscheint, da schon bereits das ursprüngliche tribosphenische Molarenmuster über drei zusätzliche Kontaktflächen, also doppelt so viele Scherflächen, verfügt als die Molaren der Dryolestida. Die Ermessung der Effizienz, wie sie bei Proff (2010) beschrieben ist, basierte jedoch bisher rein auf der Anzahl der Scherflächen, die direkt auf den Zahnoberflächen zu finden sind, d.h. nur anhand der Gesamtfläche der Usurfacetten. Da der Kauvorgang ein Bewegungsablauf ist, über den hinweg diese Usurfacetten nacheinander in Kontakt treten, ist die neue Software „Occlusal Fingerprint Analyser“ ein Schritt in Richtung der Analyse von aktiven okklusalen Kontaktflächen während des Bewegungsablaufs. Mit dieser Software können nicht nur die verschiedenen Kontaktflächen, die im Verlauf der Kaubewegung gleichzeitig in Funktion sind, sichtbar gemacht werden, sondern auch die aktive Gesamtfläche pro Zeitschritt quantifiziert werden. Das stellt einem wichtigen Zusatz zu der reinen Vermessung der Fläche der Usurfacetten für die Effizienzbeurteilung von verschiedenen Molaren dar. So kann die Funktionsweise und Wirkung von Flächen und Kanten in Kombination mit einem zeitlichen Ablauf beurteilt werden. Die Auswertung der Gesamtheit der Kollisionsflächen, die pro

Zeitschritt aktiv sind, zeigt, dass im Vergleich zu tribosphenischen Molaren mit vollausgebildetem Talonidbecken, die Dryolestida nur über einen Bruchteil der aktiven Areale verfügen. Sowohl die Länge des Pfades als auch die Größe der Kollisionsflächen sind erheblich kürzer als bei Tribosphenida mit vollausgebildetem Talonidbecken. Die gesamte Kollisionsphase der Dryolestida entspricht lediglich der ersten Phase der Kollision der Tribosphenida, also der Phase bevor der Protocon im Talonidbecken aufsetzt. Der entscheidende Unterschied besteht darin, dass bei den Dryolestida der Bewegungsablauf mit der zentralen Okklusion endet, während sich bei den Tribosphenida mit voll ausgebildeten Talonidbecken eine zweite Phase, in der Kollisionen detektiert wurden, an die zentrale Okklusion anschließt. So ist davon auszugehen, dass aufgrund dieser zweiten Phase, in der zusätzliche Kontaktflächen aktiv sind, die Tribosphenida mit vollausgebildeten Talonidbecken eindeutig über eine größere Effizienz verfügen. Dieses bestätigt die Auswertung der aktiven Kollisionsflächen der Molaren von *Echinops* (Tenrecidae). Aufgrund dieser Reduktion des Beckens zeigt sich, dass auch bei den Molaren der Tenrecidae die Kollisionsphase lediglich mit der Phase der Tribosphenida mit vollständig ausgebildeten Talonid vergleichbar sind, die stattfindet, bevor der Protocon im Talonidzentrum angekommen ist. Die Kollisionsphase der Tenrecidae ist zusätzlich viel kürzer als bei den anderen Tribosphenida und eher vergleichbar mit der der Dryolestida, und ist somit ähnlich effizient. Auch bei ihnen endet aufgrund des sehr kurzen Talonidbeckens der Bewegungsablauf mit der zentralen Okklusion, so dass die gesamte Phase die sich bei den Tribosphenida mit vollständig ausgebildeten Talonidbecken nach der zentralen Okklusion anschließt, fehlt.

Die Schmelzdicke der untersuchten Molaren nimmt ebenfalls Einfluss auf die Effizienz, d. h. darauf wie gut Flächen und Kanten ein Material mit möglichst wenig Kraftaufwand zerteilen können. Aufgrund des sehr dünnen Schmelzes verlieren die Molaren der untersuchten Vertreter der Dryolestida im Verlauf der Abnutzung, wie bereits erwähnt, an Gesamtfläche, damit auch an den Flächen auf denen die Facetten 1 und 2 liegen. Zusätzlich sorgt die Abnutzung des Schmelzes für flächige Dentinfreilegung und für die Verlagerung des äußeren Schmelzbandes sowohl an den oberen als auch an den unteren Molaren, was die funktionellen Schmelzkanten und Zahnhöcker abrundet. Gegen den fortschreitenden Abnutzungsprozess bietet der sehr dünne Schmelz deutlich weniger Resistenz als bei den untersuchten Molaren der ausgewählten tribosphenischen Vertreter mit intermediärem und sehr dickem Schmelz. Diese Beobachtungen führen zu der Annahme, dass aufgrund der Abnutzungsform die Molaren der Dryolestida während des Mastikationsprozesses schneller ihre okklusalen

Kontaktflächen eingebüßt haben, als die untersuchten tribosphenischen Taxa mit deutlich dickerem Schmelz. Bei diesen wirkt die dickere Schmelzschicht der Abnutzung durch wiederholte Stresseinwirkung vom Antagonisten bzw. abrasiver Nahrungspartikel entgegen. Zwar werden die Molaren ebenfalls abgenutzt, was sich in Dentinfreilegung und auch Kantenrundung widerspiegeln kann, jedoch wie bereits aufgezeigt in deutlich anderer Form als bei den Dryolestida. Intermediäre Schmelzdicke sorgt für eine Abnutzung des Okklusalreliefs parallel zur Okklusalebene, was sich auf die Stabilität der Schmelzflächen, auf denen sich beispielsweise die Facetten 1 und 2 befinden, positiv auswirkt, da diese anders als die in Transportrichtung zurückgedrängte äußere Schmelzkante der Dryolestida länger auf gleichem Niveau bleibt als die innere Schmelzkante. Die okklusalen Kontaktflächen bleiben somit länger in Funktion und sind somit über einen längeren Zeitraum in einem bestimmten Abnutzungsstadium und damit länger effizient nutzbar in diesem Stadium zur Nahrungszerkleinerung. Von gesteigerter Effizienz der Flächen und Kanten der Molaren im Vergleich zu den Dryolestida kann bei den untersuchten tribosphenischen Taxa mit dem dicksten Schmelz und Hypocon-Trigonidbecken-Interaktion ausgegangen werden, da bei diesen nicht nur mit einer gesteigerten Stabilität der funktionellen Scherfacetten auf den Flanken des Trigonids zu rechnen ist, sondern bei diesen die Scherkanten aufgrund der Dentinfreilegung im Trigonidbecken länger scharf bleiben. Die scharfen Kanten liegen bei den unteren Molaren wie auch bei den Dryolestida direkt über den Facetten 1 und 2 und behalten durch die sehr dicke äußere Schmelzschicht länger ihre Funktion. Sie können auf diese Weise länger als gegenüberliegende Klingen wirken, als es bei den Dryolestida mit dem sehr dünnen Schmelz der Fall wäre. Je länger eine Kante stabil bleibt, desto effizienter kann ein Molar in einem bestimmten Abnutzungsstadium die Nahrung zerteilen.

Abschließend ist zur Effizienz der Molaren der Dryolestida festzustellen, dass diese zur Zerteilung von hauptsächlich insektivorer Nahrung aufgrund der Möglichkeit verschiedene Funktionen zu kombinieren durchaus wirkungsvoll waren. Dennoch zeigt sich, dass sie aufgrund des sehr dünnen Schmelzes vermutlich schneller als die untersuchten tribosphenischen Taxa mit intermediärer und sehr großer Schmelzdicke die stechende und scherschneidende Wirkung verlieren, aufgrund der schnellen Rundung der Zahnschmelzspitzen durch „apical wear“ und dies eine Funktionsverschiebung zum Quetschen der Nahrung mit sich bringt. Die schnelle Abnutzung, der Verlust der Schärfe der scherschneidenden Kanten und die Abflachung der Zahnschmelzspitzen aufgrund des dünnen Schmelzes wird wahrscheinlich ein limitierender Faktor für die Lebensdauer der Dryolestida gewesen sein.

### 11.3.2 Effizienz der Molaren der Dryolestida im Verlauf der Abnutzung

Wie bereits im vorherigen Kapitel erläutert wird die Effizienz einer Okklusalfäche anhand ihrer Kontaktflächen ermessen (Proff 2010). Ungenutzte Molaren der untersuchten Dryolestida zeigen in den frühen Abnutzungsstadien I und II nur sehr kleine oder gar keine eingeschliffenen Facetten. Die Kontaktflächen, die während des Kauvorganges aufeinander treffen, sind somit sehr klein. Hinzu kommt, dass bei Molaren dieser frühen Abnutzungsstadien die Scherkanten noch vollständig mit Schmelz bedeckt sind und ihre natürliche Morphologie zeigen. Dieses führt dazu, dass die Scherkantenpaare noch nicht richtig arbeiten. Das Vorbeigleiten der Scherkanten zeigt so noch nicht die typischen, aufeinander zuwandernden Kontaktpunkte der Klingen, die wichtig für die Zerteilung der Nahrung sind. Die Hauptfunktion in diesen frühen Stadien wird das Zerstechen von Nahrungsteilen sein, wie etwa das Exoskelett von Insekten, aufgrund der noch sehr spitzen Zahnhöcker. Diese stechende Funktion geht mit dem Auftreten der „apical wear“, also dem starken Abflachen der Zahnspitzen durch Zahn-Nahrungskontakt, verloren.

Mit zunehmender Abnutzung wächst die Gesamtfläche der drei Scherfacetten. In Stadium III sind alle Facetten gut ausgeprägt und zeigen starke Striationen. Da diese Flächen die Kontaktflächen des Mastikationsvorganges repräsentieren, ist davon auszugehen, dass Molaren dieses Stadiums deutlich effizienter die Nahrung zerteilt und zerschert haben, als es ungenutzte Molaren der Stadien I und II getan haben. Die Scherkantenpaare in Stadium III sind gut eingeschliffen und agieren wie gegenüberliegende Klingen, anders als die ungenutzten Scherkanten, die noch nicht richtig zu einander passen. Wie im Kapitel 7.2 zur Quantifizierung der Okklusalfächen bereits genauer ausgeführt, bleibt die Scherkantenlänge über die Abnutzung hinweg an den oberen Molaren nahezu konstant. An den unteren Molaren verliert das Paracristid über die Abnutzung hinweg an Länge, während das Protocristid gewinnt. Dieses wirkt sich auf die Effizienz insofern aus, dass das scherschneidende Kantenpaar länger in Funktion bleibt, während das abscherende Scherkantenpaar seine Funktion aufgrund der Verkürzung des Paracristids im Laufe der Abnutzung allmählich verliert.

Das Maximum der Kontaktflächengröße ist bei den unteren Molaren in Stadium III erreicht, bei den oberen liegt es zwischen den Stadien III und IV. Dies lässt vermuten, dass die Molaren in diesen Stadien nicht nur effizienter als die ungenutzten Molaren sind, sondern auch effizienter als die noch stärker abgenutzten Molaren des Stadiums V. Molaren des Stadiums V

---

sind durch Abrasion und Attrition bereits so stark umgestaltet, dass aufgrund des Verlustes der Kronenhöhe kaum noch funktionelle Flächen anders orientiert vorliegen, als relativ plan zur Okklusalebene. Das Relief ist offensichtlich eingerumpft. Dieses geht einher mit dem Verlust der Effizienz und auch mit einer Verschiebung der Zahnfunktionen von einem schierend-schneidenden Gebiss zu einem quetschend-reibenden.

Die Effizienz des Gebisses der Dryolestida nimmt somit im Laufe des Lebens eines Individuums mit dem Grad der Einschleifung zunächst zu und erreicht mit dem Stadium III der Abnutzung die maximale Effizienz, beruhend auf der Gesamtgröße der Kontaktflächen. Mit dem Übergang zu Stadium IV nimmt die Effizienz ab aufgrund des Verlustes der funktionellen Einheiten der Molaren. Das gleiche Prinzip findet sich bei den Molaren der untersuchten Vertreter der Tribosphenida. Auch bei diesen nimmt im Laufe der Abnutzung die Größe der Kontaktflächen zunächst zu, bis diese ein Maximum erreicht. Die Effizienz geht mit Verlust an funktionellen Flächen verloren. Verglichen mit den Dryolestida haben die tribosphenischen Taxa jedoch einen entscheidenden Vorteil. Sie verfügen über eine größere Schmelzdicke, die die funktionellen Elemente der Zahnoberfläche über einen längeren Zeitraum aufrecht erhalten, so dass ein bestimmter Level an Effizienz der Molaren länger aufrecht erhalten werden kann.

## 12 Schlussfolgerung

Abschließend werden die wichtigsten Erkenntnisse zur Funktionalität und Effizienz der Molaren der Dryolestida im Vergleich zum tribosphenischen Grundmuster, die in der vorliegenden Arbeit gewonnen wurden, wie folgt zusammengefasst:

- Die Molaren der Dryolestida zeigen aufgrund ihres dünnen Schmelzes ein anderes Abnutzungsmuster als die untersuchten tribosphenischen Taxa. Dieses äußert sich in der Form der Freilegung des Dentins bei stark abgenutzten Zähnen. Während freigelegtes Dentin an den funktionellen Scherkanten des Trigonids unterer Molaren der Dryolestida nach mesial und distal abfallen, weisen tribosphenische Taxa mit intermediärem Schmelz eine Abnutzung der Zahnspitzen parallel zur Okklusalebene auf. Tribosphenische Taxa mit sehr dickem Schmelz und einem Hypocon am oberen Molar zeigen einen Abfall des freigelegten Dentins an den Schneidekanten in entgegengesetzter Richtung, als es bei den Dryolestida der Fall ist.
- Das Scherkantenpaar Protocristid/Paracrista hat bei Molaren der Dryolestida eine scherschneidende Wirkung aufgrund der Steilheit der distalen Flanke des Trigonids und der mesialen Flanke des „primären Trignons“.
- Das Scherkantenpaar Paracristid/Metacrista hat bei Molaren der Dryolestida eine scherende Wirkung mit einer schneidenden Komponente, da die assoziierten Scherflächen flacher einfallen als die des anderen Scherkantenpaares.
- Die Länge der Scherkanten an den oberen Molaren bleibt über den Verlauf der Abnutzung zunächst relativ konstant, während das Protocristid an Länge gewinnt. Dies kann mit der Vertiefung des v-förmigen Einschnitts dieser Kante nach zervikal mit zunehmender Abnutzung zusammenhängen. Das Paracristid verliert an Länge, was in Zusammenhang mit der Abflachung des Paraconids steht.
- Facette 1 zeigt sowohl am oberen als auch am unteren Molaren Striae, die okklusal steiler zur Referenzebene liegen als die zervikalen. Die Mikrotextur dieser Facette belegt, dass die zervikalen Striae jeweils stärker gerichtet sind, als die okklusalen. Dies weist die führende Wirkung des Hypoflexids aus, in der der Paracon entlanggleitet. Sobald der Paracon auf das Hypoflexid trifft, herrscht maximale Verzahnung und die Bewegungsfreiheit des unteren Kiefers ist stark eingeschränkt. Zu Beginn hat dieser in

der Bewegung mehr Freiheit, weil das Paracristid tiefer gelegen ist. Dies äußert sich in den ungerichteten Striae.

- Bei den Dryolestida tritt das Scherkantenpaar Protocristid und Paracrista im Verlauf der Mastikation als Erstes in Kontakt. Das zweite Scherkantenpaar tritt aufgrund des tiefer liegenden Paracristids erst etwas später in Aktion. Im Vergleich dazu agieren bei den mit dem OFA untersuchten tribosphenischen Molaren beide Scherkantenpaare zeitgleich.
- Die Kollisionsphase des Mastikationszyklus der Dryolestida endet mit der zentralen Okklusion. Bei den untersuchten Tribosphenida schließt sich hier eine zweite Kollisionsphase an, die mit der Bewegung des Protocons durch das Talonidbecken assoziiert ist.

Es ist anzunehmen, dass die Molaren der Dryolestida aufgrund des sehr dünnen Schmelzes schneller durch Abrasion und Attrition abgenutzt wurden, als es bei den untersuchten tribosphenischen Taxa mit intermediärem und dickem Schmelz der Fall ist. Dennoch waren die Dryolestida bei der Zerkleinerung von Insekten und der Energiegewinnung aus dem zerkleinerten Material durchaus erfolgreich, was die zahlreichen fossilen Funde der Dryolestida belegen. Das Hypoflexid hat nicht die ausgeprägte reibende Wirkung wie das Talonidbecken der Tribosphenida, aber es ist davon auszugehen, dass das Hypoflexid mit seiner scherenden Wirkung einen wesentlichen Teil zur Zerkleinerung der Nahrung beigetragen hat. Reines Zerteilen der Nahrung an den Scherkanten und Zahnsitzen hat vermutlich größere Partikel als Konsequenz. Werden diese Partikel in einer abschüssigen Rinne noch zusätzlich zerschert, werden diese weiter aufgeschlossen. Das Hypoflexid ist damit eine wichtige Neuerung in der Evolution des Säugetier-Molaren, das die effiziente Zerkleinerung der Nahrung auf eine neue Stufe gebracht hat. Im weiteren Verlauf der Evolution entsteht distal des Trigonids das für den tribosphenischen Molaren charakteristische Talonidbecken. Das Hypoflexid wird nach buccal verlagert und verliert seine Bedeutung als Hauptscherfläche. Die Orientierung des Talonidbeckenbodens ist parallel zur Okklusalebene orientiert und nicht wie die Hypoflexidrinne der Dryolestida abfallend. In dem Talonidbecken kann also reines Reiben stattfinden, das bei den Dryolestida aufgrund der Form der Hypoflexidrinne nicht stattfinden kann. Dennoch hat diese Rinne aufgrund ihres flachen Einfalls von im Schnitt  $33^\circ$  beim Schervorgang eine quetschende Komponente.

## 13 Danksagung

Ich möchte den folgenden Personen meinen Dank für die Unterstützung und das Vertrauen während meiner Zeit als Doktorandin am Steinmann-Institut aussprechen. Ihr Beistand hat wesentlich zum Gelingen der vorliegenden Arbeit beigetragen. In erster Linie gilt mein Dank meinem Doktorvater Prof. Dr. Thomas Martin, für die Betreuung über die Zeit, und dass er immer ein offenes Ohr sowie immer die passenden Anregungen im richtigen Moment hatte. Das Projekt D1 ist in die DFG Forschergruppe 771 eingehängt und stammt aus seiner Feder. Ich danke ihm herzlich für die Gelegenheit, dass ich im Bereich frühe Säugetiere unter seiner Betreuung diese Arbeit schreiben durfte. Außerdem danke ich Prof. Dr. Wighart von Koenigswald, der auch stets ein offenes Ohr für mich hatte und bereitwillig sein Wissen zu jeder Zeit mit mir teilte. Ich danke Dr. Ellen Schulz und Dr. Thomas Kaiser für die bereitwillige Unterstützung und Zusammenarbeit bei der Mikrotexturanalyse, sowie für die Nutzung des  $\mu$ -surf custom der Universität Hamburg. Dr. Paul Tafforeau und dem ganzen Team der Beamline ID 19 danke ich für die Gelegenheit eine große Anzahl der fossilen Einzelzähne an der European Synchrotron Radiation Facility (Grenoble) scannen zu können. Ich danke Dr. Vincent Lazzari (Université de Poitiers) für die bereitwillige Unterstützung bei den langen Scan-Nächten an der ESRF und der guten Zusammenarbeit bei den Nebenprojekten, von denen auch die vorliegende Arbeit profitiert. Ich danke Dr. Matthew Skinner und Prof. Dr. Jean-Jaque Hublin (Max-Planck-Institut Leipzig) für die Möglichkeit mit dem Skyscan des Max-Planck-Instituts Material zu scannen, und die Gelegenheit den dort vorhandenen Computer Pool zu nutzen, um mit der Amira-Software vertraut zu werden. Dr. Irina Ruf danke ich für die Auskünfte und Einweisungen in das CT vom Steinmann-Institut sowie der assoziierten Software datosX und VG Studio Max. Dr. Ottmar Kullmer (Senckenberg, Frankfurt) und dem Team von ZiFiLo danke ich für die Unterstützung bei der Arbeit mit der in der FOR entwickelten OFA-Software. Ihre bereitwilligen Auskünfte und Anregungen während verschiedener Forschergruppentreffen und Workshops haben die Auswertung mit der Software erleichtert und somit konnten wesentliche Erkenntnisse erzielt werden. Ich bedanke mich bei allen anderen Mitgliedern der DFG FOR 771 für die vielen konstruktiven Treffen und die Gelegenheit von Ihrem Wissen zu profitieren. Außerdem danke ich der DFG für die finanzielle Unterstützung der Forschergruppe 771.

Ich möchte mich bei den folgenden Personen für die großzügige Ausleihe von Material und den Zutritt zu Sammlungen bedanken: Dr. Robert Asher (*Echinops telfari*; University of

Cambridge), Dr. Ottmar Kullmer (*Setifer setosus*; Senckenberg, Frankfurt), Dr. Frieder Mayer (verschiedene Tenreks; Museum für Naturkunde Berlin), Dr. Reinhart Ziegler (*Amphipera-therium*, *Soricella*; Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart), Judy Galkin (Sammlung American Museum of Natural History, New York).

Ich danke besonders Sandra Engels, die immer für Diskussionen bereit war und mich mit aufrichtigen Kritiken weiter gebracht hat. Sie hat mich sowohl fachlich als auch menschlich immer gestützt. Aus einer Kollegin ist eine Freundin geworden. Ich danke Peter Göddertz für die Programmierung des SlopemapCreator und die immer bereitwillige Unterstützung bei administratorischen Sachen. Ich danke Georg Oleschinski für die Einweisung und Hilfe mit dem institutseigenen REM. Olaf Dülfer möchte ich danken für Tipps und Unterstützung bei der Anfertigung von Abgüssen. Christine Hemm-Herkner (Senckenberg, Frankfurt) sei an dieser Stelle gedankt, für die entgegenkommende Hilfe bei den ersten Schritten mit der Inspektionssoftware Polyworks<sup>®</sup>. Sowie Janka Brinkkötter für die tolle Unterstützung bei der Literaturbesorgung. Dr. Rico Schellhorns Auge schulde ich Dank für das Finden der letzten Rechtschreibfehler.

Der letzte Teil meiner Danksagung ist den Menschen gewidmet, die mich im Hintergrund unterstützt, immer wieder motiviert und in schweren Momenten zum Lachen gebracht haben. Ich danke meinen Eltern Wolfgang und Renate Schultz, für alles was sie mir in den letzten Jahren ermöglicht haben. Euer tiefes Vertrauen hat mich immer begleitet und bis hierher gebracht. In anstrengenden Momenten, kann ich mich immer auf euch verlassen, und wenn es auch nur um Korrekturlesen kurz vor dem Ende der Arbeit geht. Ich liebe Euch. Meiner Schwester Claudia danke ich für ihren Enthusiasmus bezüglich der Mathematik. Deine Unterstützung trotz deiner knapp bemessenen Zeit, sowohl bei den mathematischen Teilen meiner Dissertation und auch beim Korrekturlesen bedeutet mir viel. Danke, dass Du immer da bist. Ich danke Sebastian Zanoth für seine Verbundenheit und seinen Beistand über die Zeit. Du schaffst es immer wieder mich aufzubauen, und hältst manchmal einfach nur aus. Du nimmst mir Bedenken und zeigst mir, dass es immer eine Alternative gibt. Mein Fels. Ich danke Friederike Kachel, die mir in der Zeit der Dissertation manchen Abend mit einem langen Telefonat versüßt hat. Und das nicht nur aus der Tatsache heraus, dass wir in der gleichen Situation steckten. Seit unserer gemeinsamen Zeit in Namibia möchte ich Dich nicht mehr missen. Ich danke Dr. René Hoffmann und Janina Lehrke, die mir durch einen Umzug von unserer Heimatstadt Berlin nach NRW oftmals den einen oder anderen Abend verschönert haben. Ich danke Euch für Euer Mitgefühl und dass ich immer um eure Meinung fragen durfte. Euch allen danke ich ganz herzlich und freue mich, Euch bei mir zu haben.

## 14 Literaturverzeichnis

- Agrawal, K. R., P. W. Lucas, J. F. Prinz & I. C. Bruce (1997). Mechanical properties of food responsible for resisting food breakdown in the human mouth. *Archives of Oral Biology* 42 (1): 1-9.
- Anders, U., W. v. Koenigswald, I. Ruf & B. H. Smith (2011). Generalized individual dental age stages for fossil and extant placental mammals. *Paläontologische Zeitschrift* Im Druck: DOI 10.1007/s12542-011-0098-9.
- Averianov, A. O. (2002). Early Cretaceous "symmetrodont" mammal *Gobiotheriodon* from Mongolia and the classification of "Symmetrodonta". *Acta Palaeontologica Polonica* 47 (4): 705-716.
- Barbour, M. E. & G. D. Rees (2006). The Role of Erosion, Abrasion and Attrition in Tooth Wear. *Journal of Clinical Dentistry* 17 (4): 88-93.
- Beerton-Joly, B., A. Piavaux & M. Goffart (1974). Quelques enzymes digestives chez un Prosimien, *Perodicticus potto*. *Comptes rendus des séances de la Société de Biologie* 168 (1): 140-143.
- Bonaparte, J. F. (1986). Sobre *Mesungulatum houssayi* y nuevos mamíferos Cretácicos de Patagonia, Argentina. *Actas IV Congreso Argentino Paleontología y Biostratigrafía* 2: 48-61.
- Bonaparte, J. F. (1990). New Late Cretaceous mammals from the Los Alamitos Formation, Northern Patagonia. *National Geographic Research* 6: 63-93.
- Bonaparte, J. F. (1992). Una nueva especie de Triconodonta (Mammalia) de la Formación Los Alamitos, Provincia de Río Negro y comentarios sobre su fauna de mamíferos. *Ameghiniana* 29: 99-110.
- Braxton, D., C. Dauchel & W. E. Brown (1996). Association between chewing efficiency and mastication patterns for meat, and influence on tenderness perception. *Food Quality and Preference* 7 (3/4): 217-123.
- Brooks, R. A. & G. Di Chiro (1976). Beam-hardening in X-ray reconstructive tomography. *Physics in Medicine and Biology* 21 (3): 390-398.
- Butler, P. M. (1939). The teeth of the Jurassic Mammals. *Proceedings of the Zoological Society, Serie B* 109: 329-356.
- Butler, P. M. (1972). Some Functional Aspects of Molar Evolution. *Evolution* 26: 474-483.
- Butler, P. M. (1997). An Alternative Hypothesis on the Origin of Docodont Molar Teeth. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17 (2): 435-439.
- Cifelli, R. L. & S. K. Madsen (1999). Spalacotheriid symmetrodonts (Mammalia) from the medial Cretaceous (Upper Albian or lower Cenomanian) Mussentuchit local fauna, Cedar Mountain Formation, Utah, USA. *Geodiversitas* 21 (2): 167-214.

- Clauss, M., C. Nunn, J. Fritz & J. Hummel (2009). Evidence for a tradeoff between retention time and chewing efficiency in large mammalian herbivores. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 154: 376-382.
- Cope, E. D. (1883). On the Trituberculate Type of Molar Tooth in the Mammalia. *Proceedings of the American Philosophical Society* 21 (114): 324-326.
- Costa, R. & W. S. Greaves (1981). Experimentally produced tooth wear and the direction of jaw motion. *Journal of Paleontology* 55 (3): 635-638.
- Crompton, A. W. (1971). The origin of the tribosphenic molar. In: *Early Mammals*, eds. D. M. Kermack & K. A. Kermack. *Zoological Journal of the Linnean Society* 50 (Suppl. 1): 65-87.
- Crompton, A. W. & K. Hiiemäe (1969). How Mammalian Molar Teeth Work. *Discovery* 5 (1): 23-34.
- Crompton, A. W. & K. Hiiemäe (1970). Molar occlusion and mandibular movements during occlusion in the American opossum, *Didelphis marsupialis* L. *Zoological Journal of the Linnean Society* 49: 21-47.
- Crompton, A. W. & F. A. Jenkins (1968). Molar Occlusion in Late Triassic Mammals. *Biological Review* 43 (4): 427-458.
- Crompton, A. W. & F. A. Jenkins (1973). Mammals from Reptiles: A Review of Mammalian Origins. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 1: 131-155.
- Crompton, A. W. & A. Sita-Lumsden (1970). Functional Significance of the Therian Molar Pattern. *Nature* 227: 197-199.
- Crompton, A. W., C. B. Wood & D. N. Stern (1994). Differential Wear of Enamel: A Mechanism for Maintaining Sharp Cutting Edges. In: *Advances in Comparative and Environmental Physiology 18: Biomechanics of Feeding in Vertebrates*. (Eds V. L. Bels, M. Chardon & P. Vandewalle). 18: 321-346. Springer-Verlag, Berlin.
- Crompton, R. H., R. J. G. Savage & I. R. Spears (1998). The Mechanics of Food Reduction in *Tarsius bancus*: Hard-Object Feeder, Soft-Object Feeder or Both? *Folia Primatologica* 69 (Suppl. 1): 41-59.
- Doege, E. & B.-A. Behrens (2010). *Handbuch Umformtechnik* (2. Auflage). Springer-Verlag, Berlin - Heidelberg - New York. 912 Seiten.
- Drescher, E. (2000). Preparation of vertebrate fossils from the Guimarota mine. In: *Guimarota: A Jurassic Ecosystem*. (Eds T. Martin & B. Krebs): 137-142. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Dumont, E. R. (1995). Enamel Thickness and Dietary Adaptation among Extant Primates and Chiropterans. *Journal of Mammalogy* 76 (4): 1127-1136.
- Eccles, J. D. (1982). Tooth Surface Loss from Abrasion, Attrition and Erosion. *Dental Update* 9 (7): 373-381.

- Ensom, P. & D. Sigogneau-Russell (2000). New symmetrodonts (Mammalia, Theria) from the Purbeck Limestone Group, Lower Cretaceous, southern England. *Cretaceous Research* 21: 767-779.
- Ensom, P. C. & D. Sigogneau-Russell (1998). New Dryolestoid Mammals from the Basal Cretaceous Purbeck Limestone Group of Southern England. *Palaeontology* 41 (1): 35-55.
- Evans, A. R., J. P. Hunter, M. Fortelius & G. D. Sanson (2005). The scaling of tooth sharpness in mammals. *Annales Zoologici Fennici* 42: 603-613.
- Evans, A. R. & G. D. Sanson (1998). The effect of tooth shape on the breakdown of insects. *Journal of Zoology* 246: 391-400.
- Evans, A. R. & G. D. Sanson (2005). Biomechanical properties of insects in relation to insectivory: cuticle thickness as an indicator of insect 'hardness' and 'intractability'. *Australian Journal of Zoology* 53: 9-19.
- Feldkamp, L. A., L. C. Davis & J. W. Kress (1984). Practical cone-beam algorithm. *Journal of the Optical Society of America, Serie A* 1 (6): 612-619.
- Flynn, J. J., M. Parrish, B. Rakotosamimanana, W. F. Simpson & A. R. Wyss (1999). A Middle Jurassic mammal from Madagascar. *Nature* 401: 57-60.
- Fox, R. C. (1985). Upper molar structure in the Late Cretaceous symmetrodont *Symmetrodontoides* Fox, and a classification of the Symmetrodonta. *Journal of Paleontology* 59: 21-26.
- Fraenkel, G. & K. M. Rudall (1940). A study of the physical and chemical properties of the insect cuticle. *Proceedings of the Royal Society of London B* 129: 1-35.
- Freeman, E. F. (1976). Mammal Teeth from the Forest Marble (Middle Jurassic) of Oxfordshire, England. *Science* 194: 1053-1055.
- Freeman, P. W. (1979). Specialized Insectivory: Beetle-Eating and Moth-Eating Molossid Bats. *Journal of Mammalogy* 60 (3): 467-479.
- Fritz, J., J. Hummel, E. Kienzle, C. Arnold, C. Nunn & M. Clauss (2009). Comparative chewing efficiency in mammalian herbivores. *Oikos* 118 (1623-1631).
- Gelfo, J. N. & R. Pascual (2001). *Peligrotherium tropicalis* (Mammalia, Dryolestida) from the early Paleocene of Patagonia, a survival from a Mesozoic Gondwanan radiation. *Geodiversitas* 23 (3): 369-379.
- Gingerich, P. D. (1973). Molar Occlusion and Function in the Jurassic Mammal *Docodon*. *Journal of Mammalogy* 54 (4): 1008-1013.
- Gloy, U. (2000). Taphonomy of the fossil lagerstätte Guimarota. In: *Guimarota: A Jurassic Ecosystem*. (Eds T. Martin & B. Krebs): 129-136. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Greaves, W. S. (1973). The Inference of Jaw Motion from Tooth Wear Facets. *Journal of Paleontology* 47 (5): 1000-1001.

- Grine, F. E. (1991). Computed tomography and the measurement of enamel thickness in extant hominoids: Implications for its palaeontological application. *Palaeontologica Africana* 28: 61-69.
- Grippo, J. O., M. Simring & S. Schreiner (2004). Attrition, abrasion, corrosion and abfraction revisited: A new perspective on tooth surface lesions. *Journal of the American Dental Association* 135: 1109-1118.
- Gustafson, G. (1950). Age determination on teeth. *The Journal of the American Dental Association* 41: 45-54.
- Heinrich, W.-D. (1991). Über *Brancotherium tendagurense* Dietrich 1927 (Mammalia: Eupantotheria) aus dem Oberjura von Tendaguru, Tansania. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Berlin* 67 (1): 97-104.
- Helkimo, E., G. E. Carlsson & M. Helkimo (1978). Chewing efficiency and state of dentition. *Acta Odontologica Scandinavica* 36 (1): 33-41.
- Hepburn, H. R. (1976). Material Properties of Arthropod Cuticles: The Arthroal Membranes. *Journal of comparative Physiology* 109: 177-198.
- Herring, S. W. (1993). Functional Morphology of Mammalian Mastication. *American Zoologist* 33: 289-299.
- Herrmann, R. (1930). Salzauslaugung und Braunkohlebildung im Geiseltalgebiet bei Merseburg. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft* 82: 1-85.
- Hiiemäe, K. (1976). Masticatory Movements in Primitive Mammals. In: *Mastication*. (Eds D. J. Anderson & B. Matthews): 105-118. John Wright and Sons, Bristol.
- Hu, Y.-M., Y.-Q. Wang, Z.-X. Luo & C.-K. Li (1997). A new symmetrodont mammal from China and its implications for mammalian evolution. *Nature* 390: 137-142.
- Hummel, J., E. Findeisen, K.-H. Südekum, I. Ruf, T. Kaiser, M. Bucher, M. Clauss & D. Codron (2011). Another one bites the dust: faecal silica levels in large herbivores correlate with high-crowned teeth. *Proceedings of the Royal Society of London B* 278: 1742-1747.
- Imfeld, T. (1996). Dental erosion. Definition, classification and links. *European Journal of Oral Sciences* 104: 151-155.
- Imlay, R. W. (1980). Jurassic paleobiogeography of the conterminous United States in its continental setting. *U.S. Geological Survey, Professional Paper* 1062: 134 S.
- Jenkins, F. A. (1969). Occlusion in *Docodon* (Mammalia, Docodonta). *Postilla* 139: 1-24.
- Kaiser, T. & G. Brinkmann (2006). Measuring dental wear equilibriums - the use of industrial surface texture parameters to infer the diets of fossil mammals. *Palaeogeography Palaeoclimatology* 239: 221-240.
- Kay, R. F. & H. H. Covert (1983). True Grit: A Microwear Experiment. *American Journal of Physical Anthropology* 61: 33-38.

- Kay, R. F. & K. M. Hiiemäe (1974). Jaw Movement and Tooth Use in Recent and Fossil Primates. *American Journal of Physical Anthropology* 40: 227-256.
- Kay, R. F. & W. S. Sheine (1979). On the Relationship between Chitin Particle Size and Digestibility in the Primate *Galago senegalensis*. *American Journal of Physical Anthropology* 50: 301-308.
- Kermack, K. A. & F. Mussett (1958). The jaw articulation of the Docodonta and the classification of Mesozoic Mammals. *Proceedings of the Royal Society of London B* 149: 204-215.
- Kielan-Jaworowska, Z., R. L. Cifelli & Z.-X. Luo (2004). Mammals from the Age of Dinosaurs: Origins, Evolution and Structure. Columbia University Press, New York. 630 Seiten.
- Koenigswald, W. v. (1977). *Miomys* cf. *reidi* aus der villafranchischen Spaltenfüllung Schambach bei Treuchtlingen. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie* 17: 197-212.
- Koenigswald, W. v. (1980). Schmelzmuster und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia). *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 539: 1-129.
- Koenigswald, W. v. (1997). Brief survey of enamel diversity at the Schmelzmuster level in Cenozoic placental mammals. In: *Tooth Enamel Microstructure*. (Eds W. v. Koenigswald & P. M. Sander): 137-162. Balkema, Rotterdam.
- Koenigswald, W. v., U. Anders, S. Engels, J. A. Schultz & I. Ruf (2010). Tooth Morphology in Fossil and Extant Lagomorpha (Mammalia) Reflects Different Mastication Patterns. *Journal of Mammalian Evolution* 17: 275-299.
- Koenigswald, W. v., T. Martin & H.-U. Pfretzschner (1993). Phylogenetic Interpretation of Enamel Structures in Mammalian Teeth: Possibilities and Problems. Springer-Verlag, New York. 332 Seiten.
- Koenigswald, W. v., J. M. Rensberger & H.-U. Pfretzschner (1987). Changes in the tooth enamel of early Paleocene mammals allowing increased diet diversity. *Nature* 328 (6126): 150-152.
- Krebs, B. (1971). Evolution of the mandible and lower dentition in dryolestids (Pantotheria, Mammalia). In: *Early Mammals*, eds. D. M. Kermack & K. A. Kermack. *Zoological Journal of the Linnean Society* 50 (Suppl. 1): 89-103.
- Krebs, B. (1991). Das Skelett von *Henkelotherium guimarotae* gen. et sp. nov. (Eupantotheria, Mammalia) aus dem oberen Jura von Portugal. *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen A* 133: 1-110.
- Krumbiegel, G. (1959). Die tertiäre Pflanzen- und Tierwelt der Braunkohle des Geiseltales. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt. 156 Seiten.
- Lazzari, V., C. Charles, P. Tafforeau, M. Vianey-Liaud, J.-P. Aguilar, J.-J. Jaeger, J. Michaux & L. Viriot (2008). Mosaic Convergence of Rodent Dentitions. *PLoS ONE* 3 (10): e3607.

- Lazzari, V., P. Tafforeau, J.-P. Aguilar & J. Michaux (2008). Topographic maps applied to comparative molar morphology: the case of murine and cricetine dental plans (Rodentia, Muroidea). *Paleobiology* 34 (1): 46-64.
- Lester, K. S. & W. v. Koenigswald (1989). Crystallite orientation discontinuities and the evolution of mammalian enamel - Or, when is a prism? *Scanning Microscopy* 3: 645-663.
- Lillegraven, J. A. & M. C. McKenna (1986). Fossil Mammals from the "Mesaverde" Formation (Late Cretaceous, Judithian) of the Bighorn and Wind River basins, Wyoming, with definitions of Late Cretaceous North American landmammal "ages". *American Museum Novitates* 2840: 1-68.
- Litontjua, L. A., S. Andreana, P. J. Bush & R. E. Cohen (2003). Tooth wear: Attrition, erosion, and abrasion. *Quintessence International* 34 (6): 485-446.
- Louguet, S. (2006). Determining the age of death of proboscids and rhinocerotids from dental attrition. In: *Recent advances in aging and sexing animal bones*. (Eds D. Ruscillo): 179-188. Oxbow Books, Oxford.
- Lucas, P. W. (1979). The dental-dietary adaptations of mammals. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 8: 486-512.
- Lucas, P. W., P. Constantino, B. A. Wood & B. Lawn (2008). Dental enamel as a dietary indicator in mammals. *BioEssays* 30: 374-385.
- Lucas, P. W. & D. A. Luke (1982). Chewing it over - basic principles of food breakdown. In: *Food Acquisition and Processing in Primates*. (Eds D. J. Chivers, B. A. Wood & A. Bilsborough): 283-302. Plenum Press, New York.
- Lucas, P. W. & M. F. Teaford (1994). Functional morphology of colobine teeth. In: *Colobine Monkeys: Their Ecology, Behavior, and Evolution*. (Eds A. G. Davies & J. F. Oates): 173-204. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lumsden, A. G. S. & J. W. Osborn (1977). The evolution of chewing: a dentist's view of palaeontology. *Journal of Dentistry* 5 (4): 269-287.
- Luo, Z.-X. (2007). Transformation and diversification in early mammal evolution. *Nature* 450: 1011-1019.
- Luo, Z.-X., R. L. Cifelli & Z. Kielan-Jaworowska (2001). Dual origin of tribosphenic mammals. *Nature* 409: 53-57.
- Luo, Z.-X., Q. Ji & C.-X. Yuan (2007). Convergent dental adaptations in pseudo-tribosphenic mammals and tribosphenic mammals. *Nature* 450: 93-97.
- Luo, Z.-X., Z. Kielan-Jaworowska & R. L. Cifelli (2002). In quest for a phylogeny of Mesozoic mammals. *Acta Palaeontologica Polonica* 47 (1): 1-78.
- Maier, W. (1978). Zur Evolution des Säugetiergebisses - Typologische und konstruktionsmorphologische Erklärungen. *Natur und Museum* 108 (10): 288-300.

- Manly, R. S. & L. C. Braley (1950). Masticatory performance and efficiency. *Journal of dental Research* 29: 448-462.
- Marsh, O. C. (1879). Notice of new jurassic mammals. *The American Journal of Science and Arts* 18: 396-398.
- Marsh, O. C. (1887). American Jurassic Mammals. *The American Journal of Science* 33: 327-347.
- Martin, T. (1999). Dryolestidae (Dryolestoida, Mammalia) aus dem Oberen Jura von Portugal. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 550: 1-119.
- Martin, T. (2000). Overview over the Guimarota ecosystem. In: *Guimarota: A Jurassic Ecosystem*. (Eds T. Martin & B. Krebs): 143-146. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Martin, T. (2001). The Mammal fauna of the Late Jurassic Guimarota Ecosystem (Portugal). *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 7, VII International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems*: 123-126.
- Martin, T. & A. O. Averianov (2010). Mammals from the Middle Jurassic Balabansai Formation of the Fergana Depression, Kyrgyzstan. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (3): 855-871.
- Martin, T. & B. Krebs (2000). *Guimarota: A Jurassic Ecosystem*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München. 155 Seiten.
- Martin, T. & I. Ruf (2008). Ursprung der modernen Säugetiere. *Fossilien* 1.
- McKenna, M. C. (1975). Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. In: *Phylogeny of the Primates*. (Eds W. P. Luckett & F. Szalay): 21-46. Plenum Press, New York.
- Meredith, N., M. Sherriff, D. J. Setchell & S. A. V. Swanson (1996). Measurement of the microhardness and Young's modulus of human enamel and dentine using an indentation technique. *Archives of Oral Biology* 41 (6): 539-545.
- Mohr, B. & S. Schultka (2000). The flora of the Guimarota mine. In: *Guimarota: A Jurassic Ecosystem*. (Eds T. Martin & B. Krebs): 27-32. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Moore, S. J. & G. D. Sanson (1995). A comparison of the molar efficiency of two insect-eating mammals. *Journal of Zoology* 235: 175-192.
- Osborn, H. F. (1888). The Evolution of Mammalian Molars To and From the Tritubercular Type. *The American Naturalist* 22 (264): 1067-1079.
- Osborn, H. F. (1897). Trituberculy: A Review Dedicated to the Late Professor Cope. *The American Naturalist* 31 (372): 993-1016.
- Osborn, H. F. (1907). *Evolution of the mammalian molar teeth*. MacMillan, New York. 250 Seiten.

- Pawley, J. B. (2006). Handbook of biological confocal microscopy (3. Edition). Springer-Verlag, New York. 985 Seiten.
- Prinz, J. F. & P. W. Lucas (1997). An optimization model for mastication and swallowing in mammals. *Proceedings of the Royal Society of London B* 264: 1715-1721.
- Prinz, J. F., C. J. L. Silwood, A. W. D. Claxon & M. Grootveld (2002). Simulated Digestion Status of Intact and Exoskeletally-Punctured Insects and Insect Larvae: A Spectroscopic Investigation. *Folia Primatologica* 74: 126-140.
- Proff, P. (2010). Malocclusion, Mastication and the Gastrointestinal System. *Journal of Orofacial Orthopedics* 2: 96-107.
- Prothero, D. R. (1981). New Jurassic Mammals from Como Bluff, Wyoming, and the Interrelationships of Non-tribosphenic Theria. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 167: 277-326.
- Rensberger, J. M. (1973). An occlusion model for mastication and dental wear in herbivorous mammals. *Journal of Paleontology* 47 (3): 515-528.
- Rose, K. D. (2006). The Beginning of the Age of Mammals. The Johns Hopkins University Press, Baltimore. 448 Seiten.
- Salvo, L., P. Cloetens, E. Maire, S. Zabler, J. J. Blandin, J. Y. Buffière, W. Ludwig, E. Boller, D. Bellet & C. Jossier (2003). X-ray micro-tomography an attractive characterisation technique in material science. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research Section B: Beam Interactions with Materials and Atoms* 200: 273-286.
- Sander, P. M. (1997). Non-mammalian synapsid enamel and the origin of mammalian enamel prisms: the bottom-up perspective. In: *Tooth Enamel Microstructure*. (Eds W. v. Koenigswald & P. M. Sander). Balkema, Rotterdam.
- Sanson, G. D., S. A. Kerr & K. A. Gross (2007). Do silica phytoliths really wear mammalian teeth? *Journal of Archaeological Science* 34: 526-531.
- Schudack, M. E. (2000). Geological setting and dating of the Guimarota-beds. In: *Guimarota - A Jurassic Ecosystem*. (Eds T. Martin & B. Krebs): 21-26. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Schultz, J. A. & T. Martin (2011). Wear pattern and functional morphology of dryolestid molars (Mammalia, Cladotheria). *Paläontologische Zeitschrift* Im Druck DOI: 10.1007/s12542-010-0091-8.
- Schulz, E., I. Calandra & T. Kaiser (2010). Applying tribology to teeth of hoofed mammals. *Scanning* 32: 162-182.
- Scott, R., P. S. Ungar, T. S. Bergstrom, C. A. Brown, B. E. Childs, M. F. Teaford & A. Walker (2006). Dental microwear texture analysis: technical considerations. *Journal of Human Evolution* 51: 339-349.

- Scott, R., P. S. Ungar, T. S. Bergstrom, C. A. Brown, F. E. Grine, M. F. Teaford & A. Walker (2005). Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil hominins. *Nature* 436: 693-695.
- Sheine, W. S. & R. F. Kay (1977). An Analysis of Chewed Food Particle Size and Its Relationship to Molar Structure in the Primates *Cheirogaleus medius* and the *Galago senegalensis* and the Insectivoran *Tupaia glis*. *American Journal of Physical Anthropology* 47: 15-20.
- Sibbing, F. A. (1991). Mastication in cyprinid fish. In: *Feeding and the texture of food*, eds. J. F. V. Vincent & P. Lillefort. *Symposia of the Society for Experimental Biology* 43: 57-92.
- Sigogneau-Russell, D. (1991). Nouveaux Mammifères theriens du Crétacé inférieur du Maroc. *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences* 313: 279-285.
- Sigogneau-Russell, D. (2003). Holotherian mammals from the Forest Marble (Middle Jurassic of England). *Geodiversitas* 25 (3): 501-537.
- Sigogneau-Russell, D., J. J. Hooker & P. Ensom (2001). The oldest tribosphenic mammal from Laurussia (Purbeck Limestone Group, Berriasian, Cretaceous, UK) and its bearing on the 'dual origin' of Tribosphenida. *Compte Rendus de L'Académie des Sciences de la Terre et des Planètes / Earth and Planetary Sciences* 333: 141-147.
- Simpson, G. G. (1928). A catalogue of the Mesozoic Mammalia in the Geological Department of the British Museum (Natural History), I-X. British Museum, London. 215 Seiten.
- Simpson, G. G. (1929). American Mesozoic Mammals. *Memoires of the Peabody Museum* 3: 1-235.
- Simpson, G. G. (1936). Studies in the earliest mammalian dentition. *Dental Cosmos* 78 (8): 791-800.
- Spears, I. R. & 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.
- Spoutil, F., V. Vlcek & I. Horacek (2010). Enamel microarchitecture of a tribosphenic molar. *Journal of Morphology* 271: 1204-1218.
- Strait, S. G. (1997). Tooth Use and the Physical Properties of Food. *Evolutionary Anthropology* 5 (6): 199-211.
- Strait, S. G. & J. F. V. Vincent (1998). Primate Faunivores: Physical Properties of Prey Items. *International Journal of Primatology* 19 (5): 867-878.
- Tafforeau, P., R. Boistel, E. Boller, A. Bravin, M. Brunet, Y. Chaimanee, M. Feist, J. Hozowska, J.-J. Jaeger, R. F. Kay, V. Lazzari, L. Marivaux, A. Nel, C. Nemoz, X. Thibault, P. Vignaud & S. Zabler (2006). Applications of X-ray synchrotron microtomography for non-destructive 3D studies of paleontological specimen. *Applied Physics A* 83: 195-202.

- Thenius, E. (1989). Zähne und Gebiß der Säugetiere. de Gruyter, Berlin - New York. 513 Seiten.
- Tschäsch, H. & J. Dietrich (2008). Praxis der Umformtechnik (9. Auflage). Vieweg & Teubner, Wiesbaden. 418 Seiten.
- Ulhaas, L., O. Kullmer, F. Schrenk & W. Henke (2004). A new 3-d approach to determine functional morphology of cercopithecoid molars. *Annals of Anatomy* 186: 487-493.
- Ungar, P., J. Dennis, F. Kirera, J. Wilson & F. E. Grine (2002). Quantification of tooth crown shape by dental topographic analysis. *American Journal of Physical Anthropology* 117 (Suppl. 34): 158-159.
- Ungar, P. S., T. S. Bergstrom & A. Walker (2003). Quantification of dental microwear by tandem scanning confocal microscopy and scale-sensitive fractal analysis. *Scanning* 25: 185-193.
- Vincent, J. F. V. & U. G. K. Wegst (2004). Design and mechanical properties of insect cuticle. *Arthropod Structure & Development* 33: 187-199.
- Walker, A., H. N. Hoeck & L. Perez (1978). Microwear of Mammalian Teeth as an Indicator of Diet. *Science* 201: 908-910.
- Wilding, R. J. C. (1993). The association between chewing efficiency and occlusal contact area in man. *Archives of Oral Biology* 38 (7): 589-596.
- Wood, B. A. & S. A. Abbott (1983). Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids - I. Mandibular molars: crown area measurements and morphological traits. *Journal of Anatomy* 136: 197-219.
- Woodburne, M. O., T. H. Rich & M. S. Springer (2003). The evolution of tribospheny and the antiquity of mammalian clades. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28: 360-385.
- Zetkin, M. & H. Schaldach (1999). Lexikon der Medizin, 16. Auflage. Fackelträger Verlag, Wiesbaden. 464 Seiten.

## 15 Appendix



**Tabelle 05:** Messungen obere Molaren (Teil 1)

ID	St	IF1o	IF2o	IFP	pca	mca	bl	md	MW IF1o	MW IF2o	MW IFP	mca/bl
GuiMam1110	1	64,5400	75,2800	25,2500	0,7840	1,0290	1,0990	1,0350	65,3427	76,0783	25,2643	0,9363
GuiMam1127	1	61,9310	80,1320	16,7000	0,9640	0,9540	1,2200	0,9820				0,7820
GuiMam1133	1	69,5570	72,8230	33,8430	0,8060	1,0010	1,1800	1,1360				0,8483
GuiMam1108	2	71,4600	59,8200	36,6700	0,8160	1,0600	1,1610	1,0560	75,1308	70,8733	30,0393	0,9130
GuiMam1109	2	72,4500	79,1180	35,5260	0,7740	1,0330	1,0360	1,0480				0,9971
GuiMam1112	2	79,5450	68,8200	29,5120	1,1180	0,9530	1,2260	1,0060				0,7773
GuiMam1131	2	77,0680	75,7350	18,4490	0,9070	1,0340	1,1950	0,9110				0,8653
GuiMam1111	3	77,2240	72,7490	30,8050	0,7110	1,0500	1,1860	1,1100	74,1067	76,3634	30,2897	0,8853
GuiMam1113	3	74,7110	78,7260	27,8450	0,7920	1,2490	0,9620	1,1430				1,2983
GuiMam1123	3	70,9590	78,8800	40,8740	0,6310	0,7130	0,9910	1,0910				0,7195
GuiMam1124	3	68,4570	80,5660	30,0000	0,8320	1,0440	1,0460	1,0580				0,9981
GuiMam1130	3	76,6420	68,7520	16,3200	0,9870	0,9870	1,2380	0,9310				0,7973
GuiMam1149	3	71,7110	78,2620	32,1160	0,9200	1,3150	1,1700	1,1750				1,1239
GuiMam1150	3	79,0430	76,6090	34,0680	1,0560	1,4010	1,8500	1,4880				0,7573
GuiMam1125	4	73,7440	76,9450	26,7530	0,5900	0,8870	0,8090	1,0110	76,0580	74,8647	28,9127	1,0964
GuiMam1151	4	71,0840	71,3160	33,1930	1,0420	1,5060	1,7410	1,5020				0,8650
GuiMam1153	4	83,3460	76,3330	26,7920	1,2010	1,4990	1,5510	1,2470				0,9665
GuiMam1107	5	75,5920	80,0140	43,7690	0,6790	0,9160	1,2330	1,1680	75,8445	71,9565	17,9683	0,7429
GuiMam1146	5	77,5950	71,8870	0	1,5870	1,4280	1,8290	1,8290				0,7808
GuiMam1147	5	76,9930	73,1600	0	1,6670	1,2830	1,8330	1,0750				0,6999
GuiMam1148	5	73,1980	62,7650	28,1040	0,8840	0	1,0890	1,1360				0

**Tabelle 06:** Messungen obere Molaren (Teil 2)

ID	pca/bl	MW mca/bl	MW pca/bl	AF1o	AF2o	bl*md	AF1o/bl*md	AF2o/bl*md	MW AF1o/bl*md	MW AF2o/bl*md
GuiMam1110	0,7134	0,8555	0,7289	0,0964	0,0891	1,1375	0,0848	0,0784	0,0545	0,0427
GuiMam1127	0,7902			0	0	1,1980	0	0		
GuiMam1133	0,6831			0,1054	0,0667	1,3405	0,0786	0,0498		
GuiMam1108	0,7028	0,8882	0,7802	0,0785	0,1021	1,2260	0,0640	0,0833	0,1234	0,0953
GuiMam1109	0,7471			0,2299	0,1288	1,0857	0,2117	0,1186		
GuiMam1112	0,9119			0,1638	0,1228	1,2334	0,1328	0,0996		
GuiMam1131	0,7590			0,0927	0,0866	1,0886	0,0851	0,0796		
GuiMam1111	0,5995	0,9400	0,7156	0,2463	0,1104	1,3165	0,1871	0,0838	0,2786	0,2199
GuiMam1113	0,8233			0,1805	0,3422	1,0996	0,1641	0,3112		
GuiMam1123	0,6367			0,2906	0,2793	1,0812	0,2688	0,2583		
GuiMam1124	0,7954			0,3948	0,2669	1,1067	0,3568	0,2411		
GuiMam1130	0,7973			0,4306	0,2272	1,1526	0,3736	0,1971		
GuiMam1149	0,7863			0,4251	0,2742	1,3748	0,3092	0,1994		
GuiMam1150	0,5708			0,8000	0,6838	2,7528	0,2906	0,2484		
GuiMam1125	0,7293	0,9760	0,7007	0,2559	0,1379	0,8179	0,3129	0,1686	0,3325	0,2296
GuiMam1151	0,5985			0,9683	0,7825	2,6150	0,3703	0,2992		
GuiMam1153	0,7743			0,6080	0,4271	1,9341	0,3144	0,2208		
GuiMam1107	0,5507	0,7412	0,7759	0,4473	0,2350	1,4401	0,3106	0,1632	0,1621	0,1785
GuiMam1146	0,8677			0,1032	0,3488	3,3452	0,0308	0,1043		
GuiMam1147	0,9094			0,2642	0,5645	1,9705	0,1341	0,2865		
GuiMam1148	0,8118			0,2140	0,1981	1,2371	0,1730	0,1601		

**Tabelle 07:** Messungen obere Molaren (Teil 3)

Abkürzungen:

ID	Nummer des Stückes
St	Stadium
IF1o	Inklination Facette 1 obere Molaren (°)
IF2o	Inklination Facette 2 obere Molaren (°)
IFP	Inklination Facette Parastyl (°)
pca	Länge Paracrista (mm)
mca	Länge Metacrista (mm)
bl	bucco-linguale Breite (mm)
md	mesio-distale Länge (mm)
MW	Mittelwert
AF1o	Größe Areal Facette 1 oberer Molaren (mm <sup>2</sup> )
AF2o	Größe Areal Facette 2 oberer Molaren (mm <sup>2</sup> )

**Tabelle 08:** Messungen untere Molaren (Teil 1)

ID	St	IF1u	IF2u	IFH	prcd	pacd	md	bl	MW IF1u	MW IF2u	MW IFH	prcd/bl
GuiMam1162	1	0	75,5060	26,8890	0,8480	1,2330	1,2590	1,2130	61,1840	67,0720	25,8487	0,6991
GuiMam1218	1	69,4950	71,0770	53,1240	0,3000	0,7180	1,0140	0,7010				0,4280
GuiMam1219	1	67,5170	43,8750	18,3510	0,3770	0,8290	1,0860	0,7500				0,5027
GuiMam1216	1	77,9510	64,6460	0	0,3050	0,6530	0,7980	0,5780				0,5277
GuiMam1220	1	72,4860	70,3210	27,9880	0,5680	0,9220	1,0560	0,8010				0,7091
GuiMam1209	1	79,6550	77,0070	28,7400	0,9040	1,2360	1,0780	0,9870				0,9159
GuiMam1214	2	76,1420	67,9450	38,2260	0,5190	0,9750	0,9230	0,7790	77,9338	69,9375	32,9338	0,6662
GuiMam1160	2	77,8220	70,6920	30,6590	0,7440	0,9800	1,1550	1,1590				0,6419
GuiMam1156	2	72,2080	69,6740	25,4180	1,1320	1,1660	1,4940	1,2120				0,9340
GuiMam1221	2	75,9240	63,8070	20,1910	0,4310	0,8300	1,0130	0,7040				0,6122
GuiMam1215	2	83,4680	75,4430	42,2630	0	1,1250	1,0400	1,0170				0
GuiMam1161	2	82,0390	72,0640	40,8460	0	1,0800	1,1150	0,9660				0
GuiMam1192	3	65,6040	65,7450	32,1480	0,6770	1,1420	1,2780	0,9030	76,3205	72,5255	33,5205	0,7497
GuiMam1211	3	76,0430	78,8970	35,2020	0,7780	0,7740	0,9190	0,8700				0,8943
GuiMam1155	3	71,0960	66,8780	25,5840	1,1960	1,0410	1,4770	1,2450				0,9606
GuiMam1210	3	79,5840	78,8840	31,8220	0,7920	0,8560	0,9290	1,0220				0,7750
GuiMam1213	3	77,2880	75,0050	42,1430	0,5250	0,8030	1,0120	0,9280				0,5657
GuiMam1163	3	77,1910	69,7370	34,2440	0,9140	1,2710	1,4540	1,3840				0,6604
GuiMam1159	3	81,7970	73,2280	30,2540	1,2060	1,5300	1,5270	1,5200				0,7934
GuiMam1212	3	81,9610	71,8300	36,7670								
GuiMam1157	4	70,5940	72,2190	36,8570	1,0410	0,8900	1,4420	1,2770	72,8345	70,6675	34,7783	0,8152
GuiMam1158	4	73,9440	71,1630	28,8760	1,3860	0,2120	1,5100	1,4130				0,9809
GuiMam1196	4	70,6130	67,5350	25,8930	0,7080	0,8970	1,3130	1,0650				0,6648
GuiMam1191	4	76,1870	71,7530	47,4870	0,4940	0,8410	0,9730	0,7900				0,6253

**Tabelle 09:** Messungen untere Molaren (Teil 2)

ID	pacd/bl	MW prcd/bl	MW pacd/bl	AF1u	AF2u	AF3u	bl*md	AF1u/bl*md	AF2u/bl*md	AF3u/bl*md
GuiMam1162	1,0165	0,6304	1,1132	0	0,1090	0	1,5272	0	0,0714	0
GuiMam1218	1,0243			0,0348	0,0827	0,0555	0,7108	0,0490	0,1163	0,0780
GuiMam1219	1,1053			0	0,0651	0	0,8145	0	0,0799	0
GuiMam1216	1,1298			0,0117	0,0279	0,0146	0,4612	0,0255	0,0605	0,0316
GuiMam1220	1,1511			0,0300	0,0166	0,0216	0,8459	0,0355	0,0197	0,0256
GuiMam1209	1,2523			0,0469	0,1693	0,0089	1,0640	0,0441	0,1591	0,0084
GuiMam1214	1,2516	0,4757	1,0771	0,0979	0,1071	0,1026	0,7190	0,1361	0,1490	0,1427
GuiMam1160	0,8456			0,1490	0,2432	0,3452	1,3386	0,1113	0,1817	0,2579
GuiMam1156	0,9620			0,1252	0,2166	0,2313	1,8107	0,0691	0,1196	0,1277
GuiMam1221	1,1790			0,1656	0,1446	0	0,7132	0,2322	0,2028	0
GuiMam1215	1,1062			0,4028	0,1213	0,2124	1,0577	0,3808	0,1146	0,2009
GuiMam1161	1,1180			0,3016	0,2339	0,2300	1,0771	0,2800	0,2172	0,2135
GuiMam1192	1,2647	0,7713	0,9455	0,1599	0,1132	0,1539	1,1540	0,1386	0,0981	0,1333
GuiMam1211	0,8897			0,1624	0,1718	0,1113	0,7995	0,2031	0,2149	0,1392
GuiMam1155	0,8361			0,6639	0,3487	0,3154	1,8389	0,3610	0,1896	0,1715
GuiMam1210	0,8376			0,2304	0,1351	0,2037	0,9494	0,2426	0,1423	0,2146
GuiMam1213	0,8653			0,2874	0,1321	0,0438	0,9391	0,3061	0,1406	0,0467
GuiMam1163	0,9184			0,3145	0,3484	0,3305	2,0123	0,1563	0,1731	0,1642
GuiMam1159	1,0066			0,6299	0,3213	0,1909	2,3210	0,2714	0,1384	0,0822
GuiMam1157	0,6969	0,7715	0,6884	0,2993	0,2180	0,3144	1,8414	0,1625	0,1184	0,1707
GuiMam1158	0,1500			0	0	0	2,1336	0	0	0
GuiMam1196	0,8423			0,1098	0,2486	0,2454	1,3983	0,0785	0,1778	0,1755
GuiMam1191	1,0646			0,0904	0,0663	0,2474	0,7687	0,1176	0,0863	0,3219

**Tabelle 10:** Messungen untere Molaren (Teil 3)

ID	MW AF1u/bl*md	MW AF2u/bl*md	MW AF3u/bl*md
GuiMam1162	0,0257	0,0845	0,0239
GuiMam1218			
GuiMam1219			
GuiMam1216			
GuiMam1220			
GuiMam1209			
GuiMam1214	0,2016	0,1641	0,1571
GuiMam1160			
GuiMam1156			
GuiMam1221			
GuiMam1215			
GuiMam1161			
GuiMam1192	0,2399	0,1567	0,1360
GuiMam1211			
GuiMam1155			
GuiMam1210			
GuiMam1213			
GuiMam1163			
GuiMam1159			
GuiMam1212			
GuiMam1157	0,0897	0,0956	0,1670
GuiMam1158			
GuiMam1196			
GuiMam1191			

## Abkürzungen:

ID	Nummer des Stückes
St	Stadium
IF1u	Inklination Facette 1 untere Molaren (°)
IF2u	Inklination Facette 2 untere Molaren (°)
IFH	Inklination Facette Hypoflexid (°)
prcd	Länge Protocristid (mm)
pacd	Länge Paracristid (mm)
bl	bucco-linguale Breite (mm)
md	mesio-distale Länge (mm)
MW	Mittelwert
AF1u	Größe Areal Facette 1 unterer Molaren (mm <sup>2</sup> )
AF2u	Größe Areal Facette 2 unterer Molaren (mm <sup>2</sup> )
AF3u	Größe Areal Facette 2 unterer Molaren (mm <sup>2</sup> )

**Tabelle 11:** Schmelzdicken untere Molaren

Taxon	Schmelzdicke Prcd (mm)	Schmelzdicke Pacd (mm)	bl (mm)	Prcd / bl	Pacd / bl
<i>Amphiperatherium frequens</i> SMNS 44659-F1	0,05722	0,06474	1,07524	0,053216026	0,060209814
	0,05167	0,06161	1,07831	0,047917575	0,057135703
	0,05424	0,06091	1,0769	0,050366794	0,056560498
<i>Amphiperatherium frequens</i> SMNS 44659-F2	0,05213	0,06663	1,02496	0,050860521	0,065007415
	0,05147	0,06598	1,03558	0,049701616	0,063713088
	0,05091	0,06951	1,03371	0,04924979	0,067243231
<i>Amphiperatherium frequens</i> SMNS 44659-F3	0,06107	0,09011	1,26874	0,04813437	0,07102322
	0,06501	0,09352	1,27386	0,051033866	0,073414661
	0,06429	0,09249	1,28759	0,04993049	0,071831872
<i>Amphiperatherium frequens</i> SMNS 44659-F4	0,05302	0,07315	1,09669	0,048345476	0,066700708
	0,05197	0,07316	1,10139	0,047185829	0,066425154
	0,05156	0,07491	1,10969	0,046463427	0,067505339
Mittelwert	0,05538	0,073893333	1,121888333	0,049367148	0,065564225
<i>Crocidura russula</i> M3821-1	0,06985	0,07919	0,95295	0,073298704	0,083099848
	0,06351	0,07018	0,95428	0,066552794	0,073542357
	0,06308	0,0755	0,95276	0,066207649	0,079243461
Mittelwert	0,06548	0,074956667	0,95333	0,068686382	0,078628555
<i>Desmana moschata</i> ZIN 98367-01	0,11484	0,12041	2,21496	0,051847437	0,054362156
	0,11627	0,12072	2,22015	0,052370335	0,054374704
	0,11105	0,11965	2,21854	0,050055442	0,053931865
<i>Desmana moschata</i> ZIN 98367-02	0,11773	0,13426	2,66402	0,044192611	0,05039752
	0,11505	0,13382	2,65586	0,043319301	0,050386692
	0,11117	0,13167	2,65904	0,041808322	0,049517871
<i>Desmana moschata</i> ZIN 98368-01	0,09624	0,13863	2,74336	0,035081068	0,050532923
	0,10057	0,13451	2,75469	0,036508645	0,048829451
	0,09944	0,13201	2,76551	0,035957201	0,047734414
<i>Desmana moschata</i> ZIN 98368-2	0,10255	0,12536	2,65332	0,038649692	0,047246469
	0,1021	0,12715	2,66406	0,038324963	0,047727904
	0,10552	0,12584	2,66215	0,039637135	0,047270064
Mittelwert	0,107710833	0,128669167	2,572971667	0,042312679	0,050192669
<i>Soricella discrepans</i> SMNS 44727-B1	0,04242	0,05511	0,85835	0,0494204	0,064204579

Taxon	Schmelzdicke Prcd (mm)	Schmelzdicke Pacd (mm)	bl (mm)	Prcd / bl	Pacd / bl
<i>Soricella discrepans</i> SMNS 44727-B1	0,04408	0,05188	0,85899	0,051316081	0,060396512
	0,04503	0,05391	0,85862	0,05244462	0,062786797
<i>Soricella discrepans</i> SMNS 44727-B2	0,0518	0,05017	0,88686	0,058408317	0,056570372
	0,0535	0,05005	0,88714	0,060306152	0,056417251
	0,0506	0,0484	0,89258	0,056689596	0,054224831
<i>Soricella discrepans</i> SMNS 44727-B3	0,04326	0,06029	0,85075	0,050849251	0,070866882
	0,0406	0,05999	0,84748	0,047906735	0,070786331
	0,04237	0,06312	0,84689	0,05003011	0,074531521
<i>Soricella discrepans</i> SMNS 44727-B5	0,05455	0,06187	0,84133	0,064837816	0,073538326
	0,05253	0,06011	0,83512	0,06290114	0,07197768
	0,05168	0,06303	0,8431	0,061297592	0,074759815
Mittelwert	0,047701667	0,056494167	0,858934167	0,055533984	0,065921742
<i>Talpa europaea</i> M596-1	0,07719	0,08989	1,18018	0,065405277	0,076166348
	0,07615	0,09615	1,18343	0,064346856	0,081246884
	0,07828	0,09141	1,18817	0,065882828	0,076933435
<i>Talpa europaea</i> M5942	0,06339	0,08554	1,00894	0,062828315	0,084782048
	0,06232	0,08774	1,00321	0,062120593	0,087459256
	0,06994	0,09159	1,01121	0,069164664	0,090574658
<i>Talpa europaea</i> M596-3	0,08524	0,09835	0,73328	0,116244818	0,134123391
	0,08574	0,09966	0,73884	0,116046776	0,13488712
	0,08863	0,09777	0,73812	0,120075327	0,132458137
<i>Talpa europaea</i> M594-4	0,09418	0,11032	1,39328	0,067595889	0,079180064
	0,09708	0,10462	1,39233	0,06972485	0,075140233
	0,09313	0,10873	1,38505	0,06723945	0,078502581
Mittelwert	0,080939167	0,096814167	1,07967	0,078889637	0,094287846
<i>Henkelotherium guimarotae</i> Gui Mam 1218	0,03435	0,03967	0,6778	0,050678666	0,058527589
	0,0361	0,03541	0,67689	0,053332151	0,052312783
	0,03397	0,03386	0,67363	0,050428277	0,050264982
<i>Henkelotherium guimarotae</i> Gui Mam 1221	0,03904	0,0309	0,78104	0,049984636	0,039562634
	0,03776	0,03422	0,78434	0,048142387	0,043629038
	0,03885	0,0313	0,77722	0,049985847	0,040271738
<i>Henkelotherium guimarotae</i> Gui Mam 1220	0,03647	0,03533	0,85156	0,042827282	0,041488562
	0,03422	0,03269	0,83807	0,040831911	0,039006288

Taxon	Schmelzdicke Prcd (mm)	Schmelzdicke Pacd (mm)	bl (mm)	Prcd / bl	Pacd / bl
<i>Henkelotherium guimarotae</i> Gui Mam 1220	0,0318	0,0331	0,8454	0,03761533	0,039153064
<i>Henkelotherium guimarotae</i> Gui Mam 1219	0,02689	0,03992	0,80358	0,033462754	0,049677692
	0,03121	0,03797	0,80259	0,038886605	0,047309336
	0,02943	0,03591	0,80265	0,036666044	0,044739301
Mittelwert	0,034174167	0,035023333	0,776230833	0,044403491	0,045495251
<i>Krebsotherium lusitanicum</i> Gui Mam 1215	0,02512	0,03006	0,98519	0,02549762	0,030511881
	0,02535	0,02974	0,98108	0,025838871	0,030313532
	0,02592	0,0334	0,97596	0,026558466	0,034222714
<i>Krebsotherium lusitanicum</i> Gui Mam 1212	0,02562	0,02718	1,10781	0,023126709	0,024534893
	0,02464	0,02546	1,11037	0,022190801	0,022929294
	0,02294	0,02671	1,10903	0,020684743	0,02408411
Mittelwert	0,024931667	0,028758333	1,044906667	0,023982868	0,027766071
<i>Dryolestes leiriensis</i> Gui Mam 1196	0,01908	0,02143	1,02949	0,018533449	0,020816132
	0,01964	0,02438	1,02427	0,019174632	0,023802318
	0,01944	0,02107	1,01789	0,019098331	0,020699683
<i>Dryolestes leiriensis</i> Gui Mam 1198	0,03461	0,02974	1,88621	0,018348964	0,015767067
	0,03612	0,02988	1,87655	0,019248088	0,015922837
	0,03486	0,02976	1,8705	0,018636728	0,015910184
Mittelwert	0,027291667	0,026043333	1,450818333	0,018840032	0,018819704
<i>Setifer setosus</i> 81978	0,2431	0,2358	2,4795	0,09804396	0,095099819
	0,2472	0,2269	2,4969	0,099002763	0,090872682
	0,2313	0,2281	2,4846	0,093093456	0,091805522
<i>Setifer setosus</i> 81978	0,1913	0,214	2,9355	0,065167774	0,072900698
	0,1837	0,2112	2,9412	0,0624575	0,071807426
	0,1833	0,2057	2,9144	0,062894592	0,070580565
Mittelwert	0,213316667	0,220283333	2,708683333	0,080110008	0,082177785
<i>Setifer setosus</i> 81978	0,1325	0,1212	3,2484	0,040789312	0,037310676
	0,1286	0,1386	3,2289	0,039827805	0,042924835
	0,1185	0,1271	3,242	0,036551511	0,039204195
<i>Setifer setosus</i> 81978	0,147	0,1194	2,862	0,051362683	0,041719078
	0,1355	0,1105	2,8614	0,047354442	0,03861746
	0,1462	0,1177	2,8618	0,051086729	0,041127961
<i>Setifer setosus</i> 81978	0,1261	0,1257	2,0497	0,061521198	0,061326048

Taxon	Schmelzdicke Prcd (mm)	Schmelzdicke Pacd (mm)	bl (mm)	Prcd / bl	Pacd / bl
<i>Setifer setosus</i> 81978	0,105	0,1154	2,0306	0,051708855	0,056830493
	0,1078	0,119	2,0464	0,052677873	0,058150899
Mittelwert	0,127466667	0,121622222	2,714577778	0,048097823	0,046356849
<i>Echinops telfari</i> 93-58 sin p2	0,19	0,16	1,99	0,095477387	0,08040201
	0,2	0,16	2	0,1	0,08
	0,18	0,17	1,94	0,092783505	0,087628866
<i>Echinops telfari</i> 93-58 sin p3	0,15	0,15	2,42	0,061983471	0,061983471
	0,13	0,16	2,38	0,054621849	0,067226891
	0,15	0,16	2,39	0,062761506	0,066945607
<i>Echinops telfari</i> 93-58 dex p2	0,22	0,16	1,86	0,11827957	0,086021505
	0,21	0,19	1,92	0,109375	0,098958333
	0,19	0,18	1,9	0,1	0,094736842
<i>Echinops telfari</i> 93-58 dex Seite p3	0,21	0,17	2,19	0,095890411	0,077625571
	0,21	0,18	2,23	0,094170404	0,080717489
	0,19	0,19	2,22	0,085585586	0,085585586
Mittelwert	0,185833333	0,169166667	2,12	0,089244057	0,080652681
<i>Echinops telfari</i> 93-58 sin m1	0,16	0,12	2,09	0,076555024	0,057416268
	0,15	0,14	2,15	0,069767442	0,065116279
	0,15	0,13	2,1	0,071428571	0,061904762
<i>Echinops telfari</i> 93-58 sin m2	0,12	0,12	1,92	0,0625	0,0625
	0,12	0,13	1,87	0,064171123	0,069518717
	0,13	0,12	1,85	0,07027027	0,064864865
<i>Echinops telfari</i> 93-58 dex m1	0,13	0,13	2,17	0,059907834	0,059907834
	0,14	0,14	2,2	0,063636364	0,063636364
	0,13	0,16	2,15	0,060465116	0,074418605
<i>Echinops telfari</i> 93-58 dex m2	0,13	0,13	1,69	0,076923077	0,076923077
	0,12	0,11	1,69	0,071005917	0,065088757
	0,12	0,13	1,72	0,069767442	0,075581395
Mittelwert	0,133333333	0,13	1,966666667	0,068033182	0,06640641
<i>Monodelphis domestica</i> M7087-1 sin m1	0,09686	0,11322	1,73608	0,05579236	0,065215889
	0,10089	0,10802	1,76094	0,057293264	0,061342238
	0,08884	0,11712	1,72786	0,051416203	0,067783269
<i>Monodelphis domestica</i> M7087-2 dex m2	0,09465	0,1054	1,60707	0,058896003	0,065585195

Taxon	Schmelzdicke Prcd (mm)	Schmelzdicke Pacd (mm)	bl (mm)	Prctd / bl	Pacd / bl
<i>Monodelphis domestica</i> M7807-2 dex m2	0,08681	0,1177	1,63269	0,053169922	0,072089619
	0,09474	0,11998	1,62082	0,058451895	0,074024259
Mittelwert	0,093798333	0,113573333	1,68091	0,055836608	0,067673412

### **Erklärung**

Hiermit erkläre ich an Eides statt, dass ich für meine Promotion keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel benutzt habe, und dass die inhaltlich und wörtlich aus anderen Werken entnommenen Stellen und Zitate als solche gekennzeichnet sind.

Bonn, Juni 2011

Julia A. Schultz