

Über die Funktionsweise prätribosphenischer und tribosphenischer Gebisse

Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.)

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

vorgelegt von

Achim H. Schwermann

aus Coesfeld

Bonn 2014

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

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

Tag der Promotion: 24.04.2015

Erscheinungsjahr: 2015

In der Dissertation eingebunden:

Zusammenfassung

Inhaltsverzeichnis

1. Kurzfassung	6
2. Zielsetzung.....	10
3. Einleitung.....	12
3.1. Der Tribosphenische Molar	13
3.1.1. Begriff und Fossilbericht	13
3.1.2. Funktionelle Evolution zum tribosphenischen Molaren.....	14
3.2. Gebissfunktionen und Usuren	16
3.2.1. Der Kauschlag	16
3.2.2. Zahnabnutzung	18
3.2.3. Facettenbegriff	20
3.2.4. Die Facetten des tribosphenischen Molaren.....	22
3.2.5. Die Facetten des Tanrekmolaren.....	25
3.3. Rezente Vergleichstaxa	25
3.3.1. Auswahlkriterien.....	25
3.3.2. Tenrecidae Gray, 1821.....	26
3.3.3. Didelphimorphia Gill, 1872	28
3.3.4. <i>Tupaia</i> Raffles, 1821	33
3.4. Abnutzungsklassifizierung	33
4. Material und Methoden.....	35
4.1. Untersuchtes Material.....	35
4.2. Abformungen und Abgüsse	35
4.3. Mikroskopie und bildgebende Verfahren	36
4.3.1. Auflichtmikroskopie	36
4.3.2. Rasterelektronenmikroskopie	36
4.3.3. Digitale 3D-Modelle	36
4.4. Analysemethoden.....	37
4.4.1. Ausrichtung der digitalen Zahnmodelle.....	37
4.4.2. Konstruktion des Relief-Index (RI)	39
4.4.3. Konstruktion des Okklusalen Kompass.....	41
4.4.4. Konstruktion des Mastikationskompass.....	43
4.4.5. Occlusal Fingerprint Analyser (OFA)	43
4.5. Terminologie.....	44
4.6. Generalisierte Abnutzungsstadien	50
4.7. Systematik	52

4.8. Fütterungsversuche und Kotpartikelanalyse.....	52
5. Ergebnisse	55
5.1. <i>Setifer</i>	55
5.1.1. <i>Setifer</i> in der funktionalen Reihung der Tanrekmolaren	55
5.1.2. Morphologie	62
5.1.3. Abkaumuster.....	63
5.1.4. Quantitative Analyse.....	70
5.1.5. OFA.....	70
5.2. <i>Nanolestes</i>	73
5.2.1. Morphologie der Molaren	73
5.2.2. Abkaumuster.....	77
5.2.3. Quantitative Analyse.....	79
5.2.4. OFA.....	80
5.3. <i>Amphibetulimus</i>	82
5.4. <i>Didelphis</i>	84
5.4.1. Morphologie der Molaren	84
5.4.2. Abkaumuster.....	85
5.4.3. Quantitative Analyse.....	101
5.4.4. OFA.....	102
5.5. <i>Monodelphis</i>	105
5.5.1. Morphologie der Molaren	105
5.5.2. Abkaumuster.....	106
5.5.3. Quantitative Analyse.....	118
5.5.4. OFA.....	119
5.6. <i>Caluromys</i>	121
5.6.1. Morphologie der Molaren	121
5.6.2. Abkaumuster.....	121
5.6.3. Quantitative Analyse.....	132
5.6.4. OFA.....	133
5.7. Weitere Rezentvergleiche für quantitative Analysen	135
5.7.1. Relief-Index.....	135
5.8. Fütterungsversuche	136
5.9.1. Ergebnisse zu <i>Monodelphis</i>	139
5.9.2. Ergebnisse zu <i>Tupaia</i>	141
5.9.3. Ergebnisse zu <i>Setifer</i>	147

5.8.3. Taxonvergleich	152
6. Diskussion.....	154
6.1. Entwicklung des tribosphenischen Molaren	154
6.1.1. Funktionale Gruppierungen basaler Zatheria und deren Stammlinie	155
6.1.2. Zusammenfassung	171
6.1.3. Stellung und Okklusionsmechanik von <i>Nanolestes</i>	174
6.2. Tenrecidae	178
6.2.1. Vergleichbarkeit mit Prätribosphenida.....	179
6.3. Didelphimorphia.....	183
6.3.1. Vergleichbarkeit mit mesozoischen Tribosphenida.....	183
6.3.2. Relief-Index.....	188
6.4. Kaumechanik	190
6.4.1. Abkaumuster.....	190
6.4.2. Problematische Termini.....	195
6.4.3. Kauphasen	197
6.4.4. Stellung der Facetten.....	199
6.4.5. OFA	202
6.4.6. Evolution der Kaumechanik.....	204
6.5. Fütterungsversuche.....	206
7. Zusammenfassung und Schlussfolgerungen	214
8. Danksagung.....	220
9. Literaturverzeichnis.....	222
10. Anhang	237
10.1. Materialliste	238
10.2. Farbcodierung der Facetten	251
10.3. Korrekturwinkel zur Konstruktion der Referenzebene	252
10.4. Korrekturen an 3D-Modellen	253
10.5. Messwerte: Relief-Index.....	255
10.6. Messwerte: Okklusaler Kompass.....	258
10.7. Proben und Statistische Daten aus Fütterungsversuchen	260
10.8. Gemittelte Chitinpartikelverteilung je Individuum	303
CD	Daten der Kotproben aus den Fütterungsversuchen
	Videos aus der OFA-Rekonstruktion der Kauschläge von <i>Nanolestes</i> , <i>Setifer</i> , <i>Didelphis</i> , <i>Caluromys</i> und <i>Monodelphis</i>

1. Kurzfassung

In der mesozoischen Evolution der Säugetiere gilt die Entwicklung des tribosphenischen Molaren als ein Schlüssel zur Erschließung pflanzlicher Nahrungsressourcen. Während sich die Funktion des prätribosphenischen Molaren auf interdentes Scherschneiden beschränkt, erhält der tribosphenische Molar durch den neomorphen Protocon im oberen Molaren und das beckenartig geformte Talonid im unteren zusätzlich eine quetschende, komprimierende Funktion. Daher wird dem tribosphenischen Molaren allgemein eine höhere Effizienz zugesprochen als dem prätribosphenischen. In der Rezentfauna ist der prätribosphenische Molar nicht mehr vorhanden. Nach funktionalen Kriterien kommen ihm die zalambdodonten Molaren der Tenrecidae am nächsten. Die Molaren der untersuchten Arten der Tenrecidae werden in drei Gruppen unterteilt: Sie ähneln entweder dem tribosphenischen oder dem prätribosphenischen Zustand, oder weisen eine Vereinfachung auf, die über den prätribosphenischen Zustand hinausgeht. Bis auf die erste Gruppe, zu der nur *Potamogale* gerechnet wird, funktionieren diese Molarengebisse durch interdentes Ineinandergreifen von oberen und unteren Molaren. Dies gilt auch für die prätribosphenischen Molaren. Unterschiede bestehen dabei teilweise in der Führung des Kauschlages.

Bei *Nanolestes drescherae* handelt es sich um einen prätribosphenisch bezahnten Vertreter der Stammlinie der Zatheria aus dem Oberjura. Das Abkaumuster offenbart deutliche Usuren, die auf Zahn-Zahn-Kontakte zurückzuführen sind. Es handelt sich dabei jedoch hauptsächlich um Dentinfreilegungen, während Schmelzfacetten kaum ausgeprägt sind. In Letzterem besteht ein Unterschied zur früheren Analyse von Dryolestidenmolaren und zu *Amphibetulimus krasnolutskii*, einem weiteren untersuchten Vertreter der Stammlinie der Zatheria aus dem Mitteljura. Für *N. drescherae* belegen die Usuren und die Form der Parastylarlinie und des Hypoflexids eine transversale und aufwärts gerichtete Bewegung des Unterkiefers. Es besteht dabei eine Führung durch zwei Höcker-Rinnen-Systeme: das Protoconid fährt durch die Parastylarlinie, das Hypoflexid wird entlang des Paracons geführt. Der erste Zahn-Zahn-Kontakt erfolgt dabei zwischen der Spitze des Protoconids und der Parastylarlinie. Der Schluss der potentiellen scherschneidenden Kanten, den Außenkanten des primären Trigons im oberen Molaren und des Trigonids im unteren Molaren, erfolgt danach. In gleichbleibender Bewegung wird der Unterkiefer weiter nach aufwärts und lingual bewegt. Für *N. drescherae* ergibt sich das Bild eines Insektenfressers, bei dem das attritive Scherschneiden eine untergeordnete Rolle bei der Nahrungsaufbereitung gespielt hat. Es wird eine Nahrungspräferenz von zähen, weichen Arthropoden angenommen. Diese werden während des Kieferschlusses durch die spitzen Höcker fixiert und im weiteren Kieferschluss zwischen den oberen und unteren Molaren gedehnt.

Mit der Entwicklung der Zatheria und schließlich der Tribosphenida ändert sich die Führung des Kauschlages. Er wird nicht mehr durch das Ineinandergreifen von Protoconid und Parastylarlinie,

bzw. Paracon und Hypoflexid bestimmt, sondern durch die Interaktion von Protocon und Talonid. Die Bedeutung des einspitzigen Talonids, genauer des Hypoflexids, als Führungsstruktur wird damit deutlich verringert. Mit der Entwicklung des tribosphenischen Molaren wird das Talonid dreihöckerig und bildet eine beckenartig geformte Struktur. In diese greift der neomorphen Protocon ein und kann so eine quetschende, komprimierende Funktion ausüben. Die hier zusammengefasste Differenzierung der Molarenfunktion von einem rein scherschneidenden zu einem scherschneidenden und quetschenden, komprimierenden Potential ist bereits mehrfach diskutiert worden. *Nanolestes* wird nach funktionalen Kriterien zu den wenig abgeleiteten Stammlinienvertretern der Zatheria gestellt, die sich durch ihr einspitziges Talonid und die einfache, dreieckige Grundform des oberen Molaren auszeichnen.

Das Potential des tribosphenischen Molaren zur Erschließung unterschiedlicher Nahrungsquellen wird hier an drei Opossumarten gezeigt. Obwohl die Molaren sich nur wenig unterscheiden, hat *Didelphis* eine omnivore Lebensweise, ist *Monodelphis* insektivor-carnivor und *Caluromys* frugivor. Es zeigt sich, dass bei breiterem Nahrungsspektrum diversere Zahnusuren auftreten. Je nach Differenzierung der Schmelzdicke der Zahnkrone und Einsatz der Molaren können sich, wie bei *Monodelphis*, durch Abnutzung potentiell scherschneidende Schmelzkanten herausbilden. Abrasiv ausgekolkte Dentinareale belegen regelmäßige Kompression von Nahrung, wie sie beispielsweise bei *Caluromys* auftritt. Mit leichter Variation der tribosphenischen Molarenform können also unterschiedliche Nahrungspräferenzen entstehen.

Unter der Hypothese, dass tribosphenische Molaren effizienter sind als prätribosphenische, wurden vergleichende Fütterungsversuche durchgeführt. Als tribosphenisch bezahnte Vertreter wurden *Monodelphis* und *Tupaia* verwendet. Als Analogon zum prätribosphenischen Molaren wurde *Setifer* genutzt. Obwohl *Setifer* zu der Gruppe der Tenrecidae gehört, deren Molaren stärker vereinfacht sind als die prätribosphenischen, wurde diese Art aufgrund der Verfügbarkeit herangezogen. Die Versuche haben gezeigt, dass die tribosphenisch bezahnten Taxa die verfütterten Mehlwürmer im Schnitt stärker zerkleinert haben als *Setifer*. Dies wird in der Regel mit einer besseren Nahrungsaufnahme gleichgesetzt. Die beobachteten Ergebnisse zeigen jedoch auch, dass bei ähnlichem Molarengebiss interspezifische, altersbedingte und sogar individuell unterschiedlich starke Zerkleinerung der Nahrung erfolgen kann.

Im Vergleich hat der tribosphenische Molar ein höheres Anwendungspotential und kann eine wirkungsvollere Zerkleinerung der Nahrung bewirken als prätribosphenische, bzw. zalambdodonte Molaren.

Abstract

The origin of the tribosphenic molar is treated as an evolutionary key innovation of mammals in the Mesozoic, allowing the exploitation of vegetation as a food resource. While the function of the praetribosphenic molar is limited to an interdental shear-cutting, the tribosphenic molar develops an additional crushing and compressing function through the evolution of the neomorphic protocone and a basin-like talonid. This led to the assumption that the tribosphenic molar is generally more efficient than the praetribosphenic one. The praetribosphenic molar is no longer present in modern mammals. From a functional perspective, the zalambdodont molars of the Tenrecidae are the most similar Recent teeth.

The level of zalambdodonty and praetribospheny in the molars of the investigated Tenrecidae was specified by defining three functional groups: one is similar to the tribosphenic habit, one to the praetribosphenic and the third is simpler than the praetribosphenic molar. Except for the first group, which includes only *Potamogale*, the Tenrecidae molar dentition functions through an interdental locking of the upper and lower molars. This is also the case in praetribosphenic molars. Differences are partially caused by the guiding of jaw movement in the mastication cycle.

Nanolestes drescheriae is an Upper Jurassic representative of the stem-lineage of Zatheria with a praetribosphenic dentition. The wear pattern includes definitive evidence of tooth-tooth-contact. It is dominated by areas of exposed dentine, whereas facets in the enamel are weakly developed. This wear pattern differs from previous analyses of dryolestid molars, and from the upper molar of *Amphibetulimus krasnolutskii*, another Middle Jurassic representative of stem-Zatheria, by missing of facets in the enamel. For *N. drescheriae*, the wear pattern and form of both the hypoflexid and the parastylar groove indicate a transverse and upward direction of lower jaw movement. This movement is guided by two cusp-groove systems: the protoconid slides through the parastylar groove, the hypoflexid is guided along the paracone. The first tooth-tooth-contact takes place at the tip of the protoconid and the parastylar groove. Subsequently the potential shear-cutting edges, the outer edges of the primary trigon and the trigonid, close. The lower jaw is moved further upwards and lingually in a continuous motion. *N. drescheriae* is reconstructed as an insectivorous species with limited attritive shear-cutting during the processing of food. A preference for tough and weak arthropods is expected, which were fixed by acute cusps and stretched between the upper and lower molars by the subsequent jaw motion.

The manner in which the upper molar cusps guide the motion of the lower molars changes within the Zatheria and Tribosphenida. It is no longer dominated by the guiding function of the parastylar groove on the protoconid and the hypoflexid on the paracone. Instead the interaction of the protocone and the talonid is crucial. The importance of the one-cusped talonid, respectively of the hypoflexid, which acts as a guiding structure, thus decreases. During the course of its evolution, the

talonid of the tribosphenic molar develops a three-cusped and a basin-like form. The neomorphic protocone performs a crushing and compressing action in an interaction with the talonid basin. This differentiation of the molars from a pure shear-cutting to a shear-cutting, crushing and compressing function has been discussed many times. Based on functional characters, *Nanolestes* appears to be a less derived representative of the stem-Zatheria, possessing upper molars with a simple, triangular outline.

The capacity of the tribosphenic molar to make different food resources accessible is demonstrated by three opossum species. Although their molars differ only slightly, *Didelphis* has an omnivorous lifestyle, *Monodelphis* an insectivorous-carnivorous and *Caluromys* a frugivorous one. The wear pattern offers, that an omnivorous lifestyle is connected with a wide range of wear. Depending on the differentiation of enamel thickness and usage of the molars, wear can produce potential shear-cutting edges, as seen in *Monodelphis*. Abrasive washed out areas of exposed dentine were observed in *Caluromys*, indicating a regular amount of compression. This shows that slight variations in the tribosphenic molar enable different dietary preferences.

Comparative feeding experiments were performed to test the hypotheses that tribosphenic molars are more efficient than praetribosphenic ones. *Monodelphis* and *Tupaia* were chosen to represent animals with tribosphenic molars. *Setifer* was used as an analogue to the praetribosphenic molar; although it belongs to the group of Tenrecidae with very simplified molars it was used for this experiment due to its availability. The experiments have shown that taxa with tribosphenic molars breakup mealworms in smaller pieces than *Setifer*. Normally this is connected with a better ingestion. Furthermore the experiments uncovered interspecific and age-dependent differences in the breakup of mealworms, as well as other individual differences, despite very similar molar dentitions.

The tribosphenic molar has a higher potential range of use and can perform a better breakup of food particles in comparison to praetribosphenic, respectively zalambodont molars.

2. Zielsetzung

Die DFG-Forschergruppe 771 hat sich die detaillierte Untersuchung der Funktionalität von Säugetiergebissen zum Thema gemacht. Dieses komplexe Thema wird in unterschiedliche Felder gegliedert, die sich mit den Materialeigenschaften von Zähnen, der Zahnmorphologie, der Mastikationsbewegung, der daraus resultierenden Zerkleinerungsarbeit und der Energiegewinnung beschäftigen. Dies wird mit dem Fossilbericht kombiniert, um evolutive Zusammenhänge und morphologische Änderungen über die Zeit zu erarbeiten. Für die zweite Förderperiode von 2011 bis 2014 wurde in der Forschergruppe ein Projekt beantragt, das die Untersuchung der Funktionsweise des tribosphenischen Molarengebisses fokussiert und dabei auf vorangegangenen Arbeiten des ersten Förderzeitraums aufbaut. Dieses Thema wird in dieser Arbeit aus zwei Richtungen erarbeitet werden.

Zum einen ist dies die Evolution der Molaren von der prätribosphenischen zur tribosphenischen Form. In seiner klassischen Arbeit hat Crompton (1971) anhand des damals bekannten Fossilberichts diese funktionelle Entwicklung hypothetisch entworfen. Davis (2011) nahm diese Hypothese wieder auf und ergänzte sie mit anderen, mittlerweile bekannt gewordenen Taxa. Im Hinblick auf die in den genannten Arbeiten dargestellte Entwicklungslinie wird das prätribosphenische Molarengebiss des oberjurassischen *Nanolestes*, eines Stammlinienvertreters der Zatheria McKenna, 1975, untersucht. Die Molaren von *Nanolestes* werden als Zwischenform der prätribosphenischen Dryolestiden und der Tribosphenida gewertet. Über die deskriptive Charakterisierung der funktionellen Molarenentwicklung hinaus, wie sie auch von Crompton (1971) und Davis (2011) verwendet wurde, werden in dieser Arbeit quantitative Analysemethoden verwendet, die sich aus den Möglichkeiten der modernen 3D-Analysemethoden ergeben. Mit diesem Ansatz wird der direkte Anschluss an das Projekt D1 „Funktionsweise der Gebisse früherer Säugetiere“ aus der ersten Förderphase 2008 bis 2011 der DFG-Forschergruppe 771 gesucht (vgl. hierzu Schultz & Martin 2011, Schultz 2012).

Die zweite Annäherung an die Funktionalität des tribosphenischen Gebisses besteht in der Untersuchung unterschiedlicher Ausprägungen dieser Molarenform. Der Schwerpunkt liegt hierbei auf qualitativ und quantitativ vergleichender Morphologie von Molaren ausgesuchter Didelphimorphia. Es werden exemplarisch drei rezente Opossumarten untersucht, von denen bekannt ist, dass sie unterschiedliche Nahrungspräferenzen haben. Vor diesem Hintergrund lässt sich das Zerkleinerungspotential des ursprünglichen tribosphenischen Molaren diskutieren.

Für die funktionelle Untersuchung scheint es angebracht, solche Molaren mit einzubeziehen, die zwar dem prätribosphenischen Molarenmuster ähneln, sich aber nicht direkt von diesen ableiten. Aus diesem Grund werden die rezenten Tanreks betrachtet, deren zalambdodonte Molarenform dem prätribosphenischen Habitus der Dryolestidenmolaren ähnelt. Ein Vorteil dieses Ansatzes liegt darin, dass die heutigen Tanreks mehr Untersuchungsmöglichkeiten als die morphologisch ähnlichen

prätribosphenischen Taxa bieten, deren Fossilbericht sich in der Regel auf einzelne Zähne oder fragmentarische Zahnreihen beschränkt. Mit Hilfe rezenter Tribosphenida und der Tanreks, im Speziellen *Setifer setosus*, können so vergleichende Fütterungsversuche durchgeführt werden, welche die potentielle Zerkleinerungsarbeit von tribosphenischen und „sekundär prätribosphenischen“ Molarengbissen thematisieren. Dieser experimentelle Ansatz macht erstmalig einen direkten, quantitativen Vergleich der Effizienz dieser beiden Zahnformen möglich.

3. Einleitung

Die Reproduktion ist das höchste Ziel eines Organismus. Grundlegend dafür ist die Ernährung, die dem Stoffwechsel, respektive der Lebenserhaltung des Individuums, dient. Bei der überwiegenden Anzahl der rezenten Säugetier-taxa spielen die Zähne eine bedeutende Rolle für die Nahrungsaufnahme und -zerkleinerung.

Für den Fossilbericht der zahntragenden Tiere haben Zähne weiterhin eine hohe Bedeutung, da sie die härtesten Objekte des Körpers darstellen und deswegen das größte Erhaltungspotential haben. Im Falle der Säugetiere sind die fossilen Zähne oftmals hoch diagnostisch, was auf ihren diversen und komplexen Formen beruht (z.B. Thenius 1989).

Die Evolution der mesozoischen Säugetiere zeigt im Hinblick auf die Entstehung der tribosphenischen Molarenform eine generell zunehmende Komplexität des okklusalen Zusammenspiels von Ober- und Unterkiefer. Komplexe Okklusionsmuster finden sich bereits bei den jurassischen Docodonta Kretzoi, 1946 und Australosphenida Luo, Cifelli & Kielan-Jaworowska, 2001 und bei den noch älteren Allotheria Marsh, 1880 (Abb. 1). Durch die präzise Verzahnung entwickelten sich zunächst scherschneidende Systeme innerhalb der Molarenreihen der Eutriconodonta Kermack, Mussett & Rigney 1973, der paraphyletischen „Symmetrodonta Simpson, 1925“ und den Dryolestida Prothero, 1981. Unter dentalen Aspekten können diese Gruppen also als funktionelle Vorläufer der Zatheria McKenna, 1975 angesehen werden (z.B. Crompton 1971). Die Zatheria beinhalten die Tribosphenida McKenna, 1975, also die Tiere, die ein tribosphenisches Molarenmuster haben.

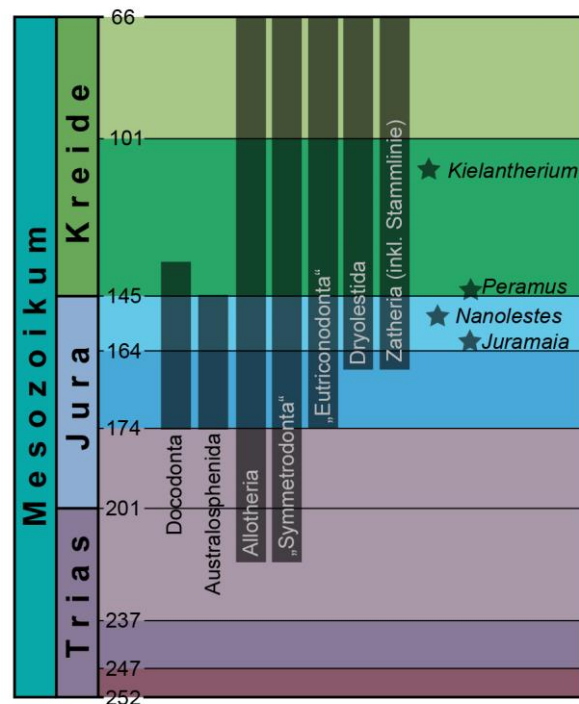


Abb. 1: Zeitliches Auftreten von Säugetiergruppen im Mesozoikum. Die Docodonta sind bislang nur aus Laurasien bekannt. Bei den Australosphenida handelt es sich um Taxa, die in Gondwana auftraten. Die anderen Gruppen sind mehr oder weniger weltweit anzutreffen. *Juramaia*, *Nanolestes*, *Peramus* und *Kielantherium* gehören zu den Zatheria, beziehungsweise zu deren Stammlinie. Sie nehmen Schlüsselpositionen in der Entwicklung zum tribosphenischen Molaren ein. (Nach Angaben von Cohen 2013, Kielan-Jaworowska et al. 2004, Luo und Martin 2007 und Luo et al. 2011.)

3.1. Der Tribosphenische Molar

3.1.1. Begriff und Fossilbericht

Der Begriff des tribosphenischen Molaren wurde 1936 von Simpson im Zusammenhang mit einer gemeinsamen Molarenform von Eutheria und Metatheria geprägt. Der obere tribosphenische Molar zeigt einen neomorphen, lingual liegenden Protocon und damit verbunden ein sekundäres Trigon. Im unteren Antagonisten ist das distale Talonid durch eine Zunahme der Höckerzahl beckenförmig gestaltet. Es entsteht ein komplexes Okklusionsmuster, das durch das präzise Zusammenspiel der Antagonisten charakteristische Abnutzungsspuren verursacht.

Tribosphenisch bezahnte Säugetiere sind seit dem 19. Jahrhundert aus der Kreide bekannt (z.B. de Blainville 1838, Owen 1871, Marsh 1880, Marsh 1887). Während in der Oberkreide erste Radiationen belegt sind, fanden sich in Ablagerungen der Unterkreide nur spärliche Funde (Kielan-Jaworowska et al. 2004). Der Fossilbericht, der den funktionellen Übergang von den prätribosphenisch bezahnten Dryolestiden und Stammlinienvertretern der Zathiera zu den tribosphenisch bezahnten Mammalia ist übersichtlich (Kielan-Jaworowska et al. 2004, Davis 2011). Die entsprechenden Taxa sind einerseits bislang selten gefunden worden, andererseits lässt ihr Zustand nur zum Teil funktionale Aussagen zu. Usuren, die aus der aktiven Nutzung der Zähne stammen, haben neben der Zahnform eine große Bedeutung. Dies wiederum kann im Widerspruch zur Diagnostizierbarkeit stehen. Stark abgenutzte Zähne tragen in vielen Fällen keine eindeutigen diagnostischen Merkmale mehr. Dabei haben gerade diese stark beanspruchten Zähne eine große Aussagekraft für die Zahnfunktion des lebenden Tieres. Im Umkehrschluss ist zu bedenken, dass weniger bis gar nicht abgenutzte Zähne zwar einen hohen diagnostischen Wert haben, jedoch nur bedingte Aussagen über die tatsächliche Kaubewegung zulassen. So muss das Fehlen einer eingeschliffenen Usurfacette nicht automatisch auf das Fehlen eines dentalen Antagonisten bedeuten, sondern kann mit dem ontogenetischen Stadium der Abkautung verbunden sein. [Vergleiche hierzu Li et al. (2005), erläutert von Lopatin & Averianov (2007b), im Hinblick auf das Fehlen einer Facette 5 an den unteren Molaren von *Kielantherium gobiensis* und die daraus folgenden Schlüsse auf die Präsenz eines Protocons.]

Die bisherigen Theorien zum Funktionswandel von prätribosphenischen zu tribosphenischen Taxa stützen sich auf wenige Exemplare, die als funktionale Übergangsstadien interpretiert werden (z.B. Crompton 1971, Lopatin & Averianov 2007b, Davis 2011). Seit der Entdeckung eines einzelnen unteren Molaren nahm *Aegialodon dawsoni* Kermack, Lees & Mussett, 1965 eine Schlüsselposition in dieser funktionalen Reihe ein. Das einzige bislang bekannte Stück stammt aus der Unterkreide (Valangium) von Großbritannien und zeigt durch eine attritive Usurfacette an der lingualen Flanke des distalen Metacristids eindeutig die Präsenz eines Protocons im oberen Molaren an (Kermack et al. 1965, Crompton 1971, Davis 2011). Damit war mit *Aegialodon* lange Zeit der stratigraphisch älteste, wenn auch indirekte, Nachweis eines Protocons gegeben.

Ebenfalls zu den Aegialodontidae Kermack, 1965 gestellt wird *Kielantherium* Dashzeveg, 1975 aus der oberen Unterkreide (Aptium-Albium) der Mongolei. Dieses Taxon war mehr als 30 Jahre nur durch einige wenige Unterkieferfragmente bekannt (Dashzeveg 1975, Lopatin & Averianov 2006a). Dashzeveg & Kielan-Jaworowska (1984) beschrieben die Präsenz einer Usurfacette an der distalen Trigonidflanke, genauer gesagt am Metaconid. Sie kann nur durch einen Protocon im oberen Molaren hervorgerufen werden. Das Vorhandensein dieser Facette wurde allerdings durch Li et al. (2005) in Frage gestellt. Den direkten Beweis für die Existenz eines Protocons bei den Aegialodontidae brachten Lopatin und Averianov (2006a, b) mit der Beschreibung eines oberen Molaren von *Kielantherium*. Der Protocon ist klein, aber deutlich von der bukkalen Kronenbasis abgesetzt.

Mit der Beschreibung der 160 Ma alten *Juramaia sinensis* Luo, Yuan, Meng & Ji, 2011 wurde der Fossilbericht der Tribosphenida deutlich in die Vergangenheit erweitert (Abb. 1). Basierend auf diesem Stück wurde nicht nur das Mindestalter für die Entstehung des tribosphenischen Molaren vom Jura-Kreideübergang in den Mitteljura verlegt, sondern es verschob sich auch die belegbare Eutheria-Metatheria Dichotomie um 35 Ma in die Vergangenheit.

3.1.2. Funktionelle Evolution zum tribosphenischen Molaren

Die Entwicklung der Molarenform, ausgehend von einem Nichtsäuger-Cynodontier, durchläuft verschiedene Differenzierungsstadien, angefangen von einfachen Zahn-Zahn-Kontakten, hin zu einem differenzierten Okklusionspfad (Simpson 1936, Hershkovitz 1971, Crompton 1972, Crompton & Jenkins 1973, Crompton 1974, Crompton & Kielan-Jaworowska 1978, Butler & Clemens 2001). Der Molar der Triconodonten zeigt eine Differenzierung der Krone durch eine lineare Anordnung mehrerer Höcker. Ein nächster Differenzierungsschritt ist die winkelige Anordnung der Höcker, wie sie bei den „Symmetrodonta“ verwirklicht ist. Primär arbeiteten die prätribosphenischen Molaren der „Symmetrodonta“, Dryolestida und Stammlinien-Zatheria (Abb. 2) in Form von alternierenden Dreiecken (Crompton & Jenkins 1967, Crompton & Jenkins 1968). Das „primäre Trigon“ bestimmt den dreieckigen Grundriss der oberen Molaren (Gregory 1922, Patterson 1956). Eine prominente Stellung hat der Paracon. Er ist der höchste und einzige lingual liegende Höcker. Nach mesio-bukkal besteht ein Schmelzgrat zum Stylocon, nach posterio-bukkal verläuft ein zweiter Grat zum Metastyl. Metacon und Höcker „C“ sitzen auf diesem zweiten Begrenzungsgrat der Zahnkrone. Die antagonistischen Zähne der Prätribosphenida gleiten in einer hauptsächlich orthalen Bewegung aneinander vorbei (Crompton et al. 1994). Funktional ergibt sich daraus ein System steil stehender Scherkanten (*high-angle shearcutting*) (Schultz 2012).

Bei einigen Dryolestiden ist mesial am oberen Molar eine flügel- oder rinnenartige Struktur vorhanden („Parastyl“ in Martin 1999; „flügelartig ausgeweitetes Parastyl“ in Schultz 2011), die sich zum Teil mit dem voranstehenden Molaren überlappt. Der untere prätribosphenische Molar hat

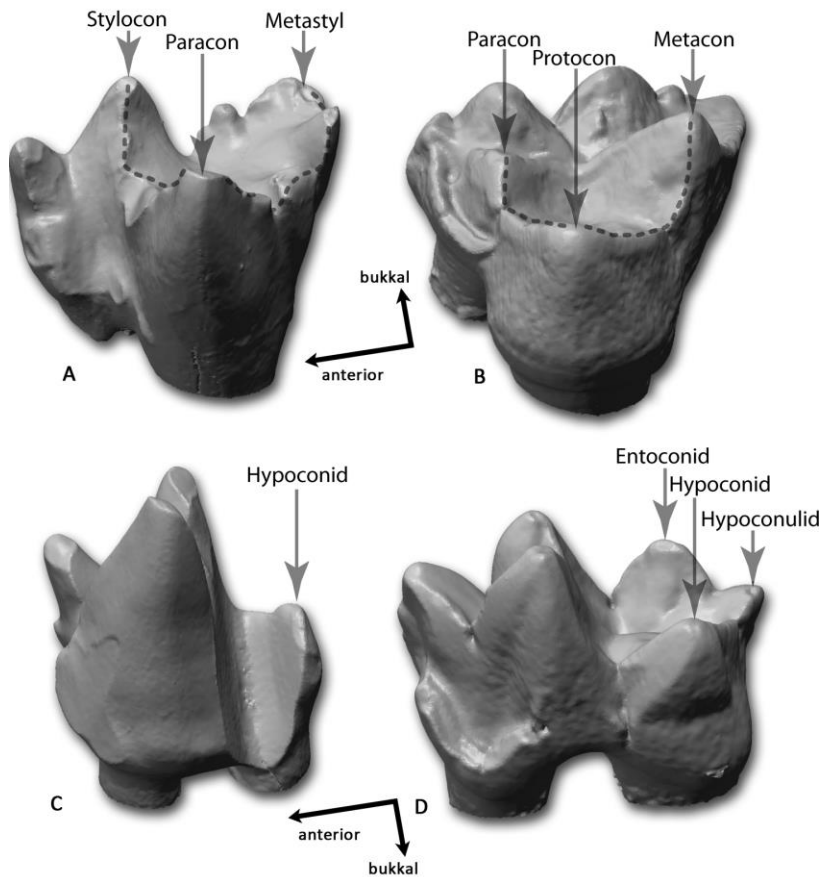


Abb. 2:

Das primäre Trigon wird im prätribosphenischen oberen Molaren (A: *Nanolestes drescherae*, GUI MAM 1023, SCAN, ORIG; mesio-distale Länge: 1,09 mm) vom lingual liegenden Paracon und den bukkalen Höckern Stylocon und Metastyl aufgespannt. Im tribosphenischen Molaren (B: *Didelphis virginiana*, SMF 77266, M3, SCAN, ORIG; m-d Länge: 5,85 mm) hat diese Struktur nur untergeordnete Bedeutung, das sekundäre Trigon wird hier von Protocon, Paracon und Metacon begrenzt. Der prätribosphenische, untere Molar (C: *N. drescherae*, GUI MAM 1000, s.o.; m-d Länge: 0,89 mm) hat ein einspitziges Talonid. Das typische, beckenförmige Talonid der basalen Tribosphenida (D: *D. virginiana*, SMF 77266, m2, gespiegelt, s.o.; m-d Länge: 6,20 mm) entsteht durch die zusätzlichen Höcker Entoconid (lingual) und Hypoconulid (distal). (Zur Terminologie siehe Kap. 4.5)

ebenfalls eine dreieckige Grundfläche. Protoconid, Paraconid und Metaconid bilden das Trigonid. Diesem hängt distal ein mehr oder weniger lang entwickeltes Talonid an. Es wird von einem einzelnen Talonidhöcker aufgespannt. Bei den Dryolestiden bildet das Talonid eine nach bukkal abfallende Rinnenstruktur und übernimmt eine führende und quetschende Funktion (Schultz & Martin 2011, Schultz 2012).

In der Entwicklungslinie zum tribosphenischen Muster verändert sich die Geometrie des oberen Molaren deutlich (Abb. 2). Das primäre Trigon verliert seinen dreieckigen Habitus und es wird mit der Entwicklung des neomorphen Protocons das sekundäre Trigon aufgespannt (Gregory 1922, Patterson 1956, Butler 1978). Es liegt zwischen den drei Haupthöckern des oberen Molaren (Protocon, Paracon und Metacon). Der Metacon rückt aus der Verbindung von Paracon und Metastyl heraus und nimmt eine Position distal des Paracons ein (Crompton 1971, Davis 2011). Das ursprüngliche primäre Trigon geht so in einer bukkalen Struktur auf, die als Stylarschelf bezeichnet wird. Weiter entsteht ein linguales Cingulum an der Position, an der sich bei höher abgeleiteten Taxa ein Protocon entwickelt hat (Patterson 1956, Mills 1967b, Crompton 1971, Davis 2011).

Die Modifikationen im unteren Molaren sind konservativer. Die Struktur des Trigonids bleibt erhalten, dafür wird jedoch das Talonid erheblich verlängert und umgestaltet (Crompton 1971). Dadurch überlappt diese Struktur den mesio-lingualen Teil des darauf folgenden Molaren und es entsteht eine

eng verbundene Zahnreihe (*interlock-system*). Dieser Zustand wurde von Butler & Clemens (2001) bei *Amphitherium* im Zusammenhang mit einer potentiell erhöhten Molarenanzahl betrachtet. Es besteht im tribosphenischen Molaren nicht mehr aus einem Höcker, sondern aus dreien - Hypoconid, Hypoconulid und Entoconid. Diese können das von Simpson (1925) beschriebene Becken formen, in welches der Protocon hineingleitet.

Durch die Ausbildung eines neomorphen Protocons und eines antagonistischen, beckenförmigen Talonids wurde eine „reibende“ Komponente (*low-angle shearcutting*) zur Kaubewegung hinzugefügt. Simpson (1936) wählte in seiner Beschreibung das Bild eines Mörsers (Talonid) in den ein Pistill (Protocon) reibend (*grinding*) eingreift. Durch das Hinein- und Herausgleiten des Protocons wird nun ein definitiver Punkt einer maximalen Verzahnung erreicht. Dieser differenzierte Ablauf ist Grundlage für das Konzept des mehrphasigen Kauschlags (Mills 1955; vgl. Kap. 2.2).

3.2. Gebissfunktionen und Usuren

Die Zähne eines jeden zahntragenden Organismus stehen in direktem Kontakt zu der aufgenommenen Nahrung. Im Falle der meisten Säugetiere erfolgt durch das Gebiss eine mehr oder weniger vollständige mechanische Aufschließung der Nahrung, um sie auf die Verdauung vorzubereiten. Besonders für viele herbivor lebende Tiere ist die dentale Zerkleinerung der Nahrung unumgänglich, um eine möglichst große Nahrungsoberfläche und somit Ansatzfläche für die biochemische Verdauung zu erreichen (Crompton & Hiiemäe 1969b, Crompton & Parker 1978, Hiiemäe & Crompton 1985).

Die Nahrungsanpassungen der Säugetiere sind vielfältig, was sich im Fossilbericht hauptsächlich von den Zähnen ableiten lässt. Beispielsweise Thenius (1989) und Ungar (2010) beschrieben das Formenspektrum der Säugetierzähne und die unterschiedlichsten Gebisskonfigurationen. Es werden dabei zum einen grundlegende Baupläne offensichtlich, zum anderen präsentiert sich die Gruppe der Säugetiere mit einer enormen Variabilität der Zahnformen und der Gebissdifferenzierung. Besondere Beachtung finden die Molaren, bzw. molariformen Zähne der Säugergebisse, da diese in der Regel die markantesten Merkmale aufzeigen. Wie Butler (1972) deutlich machte, untergliedert sich nicht nur das Säugetiergebiss in funktional unterschiedliche Bereiche, sondern auch den einzelnen Strukturen eines Zahnes - Höcker, Grate, Beckenstrukturen - kommen eigene Bedeutungen zu.

3.2.1. Der Kauschlag

Auch wenn die Nahrungszerkleinerung, im Hinblick auf den Stoffwechsel, die essentielle Funktion des Gebisses ist, kommt diesem noch eine Reihe anderer Funktionen zu. Natürlich lassen sich die folgenden Funktionen nicht einheitlich auf alle Säugetiergruppen übertragen, es soll vielmehr veranschaulicht werden, dass das Säugetiergebiss neben der Nahrungszerkleinerung weitere

grundlegende Funktionen übernehmen kann. Dies umfasst die Abtrennung eines Bissens von einer größeren Nahrungsquelle und/oder die Aufnahme eines Nahrungsbrockens. Im Fall der Carnivora kann diesem Schritt noch eine Fixierung der Beute mit eingeschlossen werden, bei der die Zähne eine wichtige Rolle spielen. Von einer Erläuterung etwaiger Spezialfunktionen des Säugetiergebisses, wie etwa dem Kammgebiss der Lemuren, wird an dieser Stelle abgesehen (vergleiche hierzu z.B. Crompton & Hiimäe 1969b, Thenius 1989).

Wie Kay & Hiimäe (1974) für kleinere, insektivore und omnivore Primaten beschrieben haben, gehen der eigentlichen Zerkleinerungsarbeit Schritte voraus, die als *puncture-crushing* bezeichnet werden. Hierbei schwingt der Unterkiefer gegen den Oberkiefer, ohne dass sich die antagonistischen Zähne berühren. Diese Bewegung dient dem Aufweichen und Zermahlen der Nahrung. Nach Wild (1950; zitiert in Maier 1980) kann diese Art des Kauschlages als „Hackbiß“ bezeichnet werden. Die zweite Art des Kauschlages, nach Wild (1950) ist dies der „Reibebiß“, ist mit präzisen Zahn-Zahn-Kontakten verknüpft. Crompton und Hiimäe (1969, 1970) unterteilten letzteren in mehrere Abschnitte: Der *preparatory stroke* bezeichnet den Abschnitt, in dem der Unterkiefer aufwärts und nach medial bewegt wird. Er endet bevor sich die antagonistischen Zähne berühren. Der *power stroke* ist der Abschnitt des Kauschlages, der durch Zahn-Zahn-Kontakte, bzw. Zahn-Nahrung-Zahn-Kontakte, charakterisiert ist. Nach Beendigung des *power stroke* werden die Kiefer wieder geöffnet, was als *recovery stroke* bezeichnet wird.

Es ist zu beachten, dass die Mastikation der meisten Säugetiere mit unilateralen, transversalen Kieferbewegungen verbunden ist. Die Zahnbögen lassen sich in eine linke und eine rechte Seite unterscheiden, von denen jeweils eine während eines Kauschlages als Aktivseite in Funktion tritt, während die gegenüberliegende Hälfte - die Balanceseite - zwar bewegt wird, dabei jedoch keinen aufschließenden Effekt auf die Nahrung hat (Crompton & Hiimäe 1970, Kay & Hiimäe 1974, Maier 1978b, 1980).

Mit der Entstehung des tribosphenischen Molarensystems ist eine Differenzierung des Kauweges, insbesondere während des *power stroke*, verbunden. Der Weg des Unterkiefers durch die Zahnreihe des Oberkiefers hat in der Regel eine mediale oder mediodorsale Richtung (Fish & Mendel 1982). Das komplexe Kronenrelief der basalen Tribosphenida und die damit verbundene Verzahnung der Molaren macht eine gleichförmige Bewegung des Unterkiefers während der Mastikation unmöglich. Daher unterteilte Mills (1955) den *power stroke* in zwei Phasen: eine bukkale Phase, die das Eingleiten des Unterkiefers in die Oberkieferzahnreihe umfasst und bis zum Zustand der maximalen Verzahnung reicht und die darauf folgende linguale Phase, die das Herausgleiten des Unterkiefers aus dem Oberkiefer beschreibt und auf die zentrale Okklusion folgt. Nach Kay & Hiimäe (1974) werden diese Abschnitte des Kauschlages als Phase I und Phase II bezeichnet. Nach Crompton &

Hiemäe (1970) wird der Punkt der maximalen Verzahnung als zentrale Okklusion bezeichnet (siehe hierzu Kap. 6.4.1).

3.2.2. Zahnabnutzung

Die Nutzung des Gebisses zur physischen Veränderung der Nahrung hat eine sukzessive Abnutzung der Zähne zur Folge. Es lassen sich zwei Kategorien unterscheiden. Zum einen ist dies eine Art der stumpfen Abnutzung. Sie resultiert aus den frühen Kauschlägen, die die Nahrungsaufnahme und -beförderung in die postcanine Zahnreihe beinhalten. Sie sind verknüpft mit einer abrasiven Abnutzung, also mit einem Materialverlust, der durch Zahn-Nahrungs-Kontakte zustande kommt. Physikalisch betrachtet, sind die Höckerspitzen größeren Drücken ausgesetzt, als tiefer liegende Kronenbereiche. Sie erfahren daher vielfach eine größere Abnutzung als andere Strukturen. Bei konischen Höckern, die keinen dentalen Antagonisten haben, beispielsweise den Stylerhöckern, kann Abnutzung nur durch Abrasion hervorgerufen werden. Häufig wird die Höckerspitze so mehr und mehr abgerundet, in einigen Fällen kann sie jedoch auch Absplitterungen erleiden. Als Beispiel sei hier auf die rezenten Hyänen verwiesen (Abb. 3). Bei dem Aufbrechen großer Knochen liegen diese unweigerlich auf den Höckerspitzen auf (vgl. hierzu Anders 2011). Die hohen Drücke, die vor allem aus der Beißkraft der Tiere und der kleinen Kontaktfläche resultieren, zerbrechen nicht nur den Knochen, sondern lassen auch Materialschuppen von den Höckerspitzen der eigenen Zähne abplatzen.

Die zweite Art der Abnutzung findet statt, wenn während der Mastikation antagonistische Zähne präzise aneinander vorbei bewegt werden. Es kommt zu Zahn-Zahn-Kontakten, die sich in charakteristischen Abnutzungsspuren manifestieren (Abb. 3). Diese Art des Materialverlustes wird als Attrition bezeichnet (Stones 1948, Every & Kühne 1971, Butler 1972). Es bilden sich dadurch räumlich abgesetzte Schliiffacetten und Schmelzkanten aus (Crompton & Parker 1978, Maier 1980). Diese sind Teil eines schierend wirkenden Systems. In vielen Fällen ist die präzise Einschleifung der

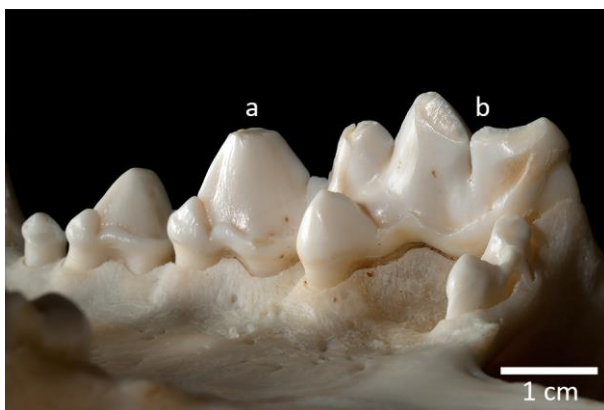


Abb. 3: Linke obere Zahnreihe einer Hyäne (P1-M1; *Hyaena brunnea*, ZFMK 63.610) als Beispiel extremer Abnutzungserscheinungen. Am P3 zeigt sich deutlich eine abrasive, apikale Abnutzung des Haupthöckers (a), die in diesem Fall auch Absplitterungen von Zahnschmelz und Dentin beinhaltet. Sie resultiert aus Zahn-Nahrungs-Kontakten. Dagegen stammt die attritive Facettierung von Schmelz und Dentin an der Fleischschneideschere am P4 (b) aus präzisen Zahn-Zahn-Kontakten.
(Foto: Georg Oleschinski)

Säugetierzähne unabdingbar für die Effizienz des Kauschlages und erst durch die Entwicklung von Schmelzkanten kann die gezielte Zerschering der Nahrung erreicht werden (Janis & Fortelius 1988). Zwischen der funktionalen Abnutzung, vielmehr einer Einschleifung eines „Rohgusses“ (Maier 1980), und der destruktiven Abnutzung der Zähne muss also unterschieden werden.

Während sich Attrition auf Zahnschmelz und Dentin gleichförmig auswirkt, treten bei der Abrasion unterschiedlich starke Abnutzungen beider Materialien auf. Dies ist direkt abhängig von der unterschiedlichen, physikalischen Härte. Der Zahnschmelz ist wesentlich härter als das Dentin. Körber (1995) notierte Werte von 250 bis 550 auf der Härteskala nach Vickers, während Dentin bei 60 bis 70 liegt. Korreliert ergibt sich eine Mohs'sche Härte von 4 bis 5 für Zahnschmelz und 2 für Dentin. Bei gleichem Druck wird also mehr Dentin abgetragen als Zahnschmelz. Dies führt zu Auskolkungen des Dentins bei Schmelzdurchbrüchen. Bei vielen Molaren und molariformen Prämolaren der Perissodactyla und Artiodactyla, aber auch bei Molaren der Rodentia, an denen eine Vielzahl von Schmelzeinfaltungen ausgebildet sind, werden durch die abrasive Auskolkung des Dentins exponierte Schmelzkanten freigelegt. Diese wiederum wirken schierend während der Mastikation und gewährleisten eine effektive Zerkleinerung pflanzlicher Nahrung. Bei der Betrachtung unterschiedlicher Materialhärten sei auch auf das Zahnzement verwiesen. Dieses stellt ein weiteres Baumaterial der Zahnkrone dar, das weniger hart ist als der Zahnschmelz.

Attrition hinterlässt die oben beschriebenen Facettierungen auf und an der Krone. Auf diesen eingeschliffenen Bereichen zeigen feine Kratzer die relative Bewegungsrichtung der Zähne zueinander an. Sie resultieren aus dem Einklemmen von kleinsten Hartpartikeln zwischen den antagonistischen Zähnen während der gegenläufigen Bewegung des Kauschlages (Butler 1972).

Besonders die Abnutzungserscheinungen der Attrition geben wichtige Hinweise auf die Mastikationsdynamik der untersuchten Zähne. Besondere Bedeutung erhalten sie bei der Bearbeitung fossiler Taxa. Hier lässt sich aus den Mustern der Facetten das Zusammenspiel von oberen und unteren Molaren rekonstruieren. Damit ist nicht nur die statische Okklusion gemeint, sondern der ganze Ablauf des *power stroke*. Die Striationen auf den Facetten geben Hinweise auf die Relativbewegung im dreidimensionalen Raum. Über die tatsächliche Richtung, die sich nicht direkt an den Striae ablesen lässt, können asymmetrische Dentinauskolkungen Aufschluss geben (Greaves 1973).

In der Dentalmedizin bestehen neben den Begriffen der „Abrasion“ und „Attrition“ solche wie „Erosion“, „Demastikation“, „Abfraktion“ und „Resorption“ (Eccles 1982, Imfeld 1996, Barbour & Rees 2006). Damit werden chemische und pathogene Abnutzungs- und Abbauerscheinungen umschrieben. Sie finden hier keine weitere Beachtung, da sie im natürlichen Umfeld kaum Bedeutung haben.

3.2.3. Facettenbegriff

Bei der Untersuchung von Gebissfunktionen und sukzessiver Zahnabnutzung stößt man unweigerlich auf den Begriff der Facette (engl.: *facet*) und der Abnutzungs- oder Usurfacette (engl.: *wear facet*). Diese Begriffe werden unterschiedlich benutzt, so dass es notwendig scheint, die hier verwendeten Begrifflichkeiten zu erklären.

In der Forschungshistorie zum Thema der Funktionalität des Säugetiergebisses existiert eine Reihe klassischer Arbeiten aus den 1950er bis '70er Jahren. In seiner Beschreibung der Milchmolaren der Perissodactyla gab Butler (1952) eine Beschreibung von Abnutzungsfacetten an den Molaren dieser Tiere. Er definierte nicht den Begriff der „Abnutzungsfacette“, jedoch geht aus der Beschreibung hervor, dass er mit dem Terminus *wear facet* Usuren meinte, die aus der antagonistischen Bewegung von Ober- und Unterkieferzähnen entstehen. Dass es sich dabei um Facetten im Zahnschmelz handelt wird dadurch deutlich, dass diese vornehmlich an wenig abgenutzten Zähnen beobachtet werden können, während sie bei fortschreitender Zahnabnutzung verschwinden: *„The facets of wear caused by the cusps of the opposing teeth are most clearly visible on teeth in which the wear is relatively slight. In older teeth the whole surface becomes abraded, presumably by the food, and the dentine becomes exposed by removal of the enamel from the tips of the cusps.“* Butler (1952) schlug eine Nummerierung der Facetten vor, die sich vor allem in den Gruppen der Artiodactyla und Perissodactyla etabliert hat (z.B. Engels 2011).

Bezugnehmend auf Butler veröffentlichte Mills eine Reihe von Arbeiten, die die Kieferbewegung und die Okklusion von Primaten und insektivoren Taxa zum Thema haben (Mills 1955, 1964, 1966, 1967a). Die dabei beschriebenen Facetten wurden 1955 wie folgt charakterisiert: *„These facets appear, macroscopically, as flat, highly polished areas on the cusps of the molar teeth.“* Weiter beschrieb er, dass im Idealfall Kratzer auf diesen Facetten die Bewegungsrichtung des Unterkiefers anzeigen. Mills (1966) entwarf eine logische, jedoch wenig eingängige, zweistellige Nummerierung der Facetten, die neben der Lage auch den antagonistischen Zahn angibt. Diese Zählweise hat sich nicht durchsetzen können.

Crompton & Jenkins (1967) beschrieben die Zähne von einigen Vertretern der „Symmetrodonta“ und „Pantotheria“. Sie machten auch Angaben über die Abnutzungsspuren an diesen Zähnen. Eine Homologisierung dieser Usuren mit denen von Butler und Mills beschriebenen Facetten war nicht möglich und es entstand eine neue Nummerierung. Die sieben beschriebenen Facetten umfassen nicht mehr nur Schmelzfacetten, sondern auch solche Usuren, die an den Höckerspitzen entstanden sind. Auch wenn diese Höckerspitzen eine antagonistische Struktur in der Zahnkrone des Gegenspielers haben, ist nicht davon auszugehen, dass es sich hier um die gleiche, attritive Abnutzung handelt, die von Butler und Mills beschrieben wurde. Dies zeigt erste Inkonsistenzen in der Nutzung des Begriffes „Facette“.

Weitere Arbeiten beschrieben die okklusalen Verhältnisse und das Muster der Scherkanten im tribosphenischen Molaren (Crompton & Hiimäe 1969a, Crompton & Sita-Lumsden 1970), bevor die Facetten dieses Zahntyps thematisiert wurden (Crompton & Hiimäe 1970, Crompton 1971). In diesen wurden die nahezu vertikalen Höckerflanken des tribosphenischen Molaren und gleichzeitig die daran entstehenden Abnutzungsfacetten beschrieben und nummeriert. Auf apikale Abnutzung nehmen diese Arbeiten keinen Bezug mehr. Das Nummernsystem von Crompton (1971) für die Facettenpositionen unterscheidet sich von dem in Crompton & Hiimäe (1970) und setzte sich durch, um die Schmelzfacetten des tribosphenischen Molaren und ähnlicher Zahnformen zu benennen (z.B. Kay & Hiimäe 1974, Maier 1980, Davis 2011, Schellenberg 2012, Schultz 2012, Hielscher 2013).

Die Nomenklatur von Crompton (1971) für die primitiven tribosphenischen Molaren wurde von Kay & Hiimäe (1974), Maier (1977a, 1977b, 1980) und Maier & Schneck (1981) um weitere Facettenbezeichnungen ergänzt (Abb. 4, Kap. 2.2.4). So lassen sich am basalen tribosphenischen Molaren die Facetten der Phase I mit den sechs Facetten nach Crompton (Nrn. 1-6) beschreiben, während die der Phase II durch die Ergänzung nach Kay & Hiimäe (1974) als Nummer 9 bezeichnet wird.

Die weiteren Facettenbezeichnungen nach Kay & Hiimäe und Maier (Nrn. 7, 8, 10-13) dienen der Beschreibung des erweiterten Facettenmusters der Primaten, dass durch die Entwicklung des Hypocons, bzw. des bilophodonten Zahnmusters entsteht.

Da das Bezeichnungssystem nach Crompton (1971) für den tribosphenischen Molaren entworfen wurde, scheint es unproblematisch, dieses, mit der Erweiterung von Kay & Hiimäe (1974), auch in dieser Arbeit zu verwenden.

Eine Usur an einer der nummerierten Positionen muss nicht unbedingt einer Schmelzfacette entsprechen. Den Begriff der „Facette“ mit einer Abnutzungsfläche gleich zu setzen, scheint den unterschiedlichen physikalischen Ursachen, wie Attrition und Abrasion, nicht gerecht zu werden. Daher ist es unabdingbar, in der Benennung der Usuren, die an den Molaren durch Abnutzung auftreten, zu differenzieren. Wie bei Mills (1955) geschildert, wird der Begriff der „Facette“ hier gleichbedeutend benutzt mit dem der „Schmelzfacette“. Dies kommt sicherlich der Beschreibung in verschiedenen Lexika am nächsten, die eine Facette als Produkt einer schleifenden Aktion an einem Festkörper umschreibt (z.B. Duden 2006). Es wird dabei nicht ausgeschlossen, dass eine Facette Schmelzdurchbrüche und damit einhergehende Dentinfreilegungen beinhalten kann. Weiter scheint es gerechtfertigt, die Abstufung der „Glättung“ zu gebrauchen, um Erscheinungen wie polierten Zahnschmelz zu beschreiben, der jedoch nicht plan eingeschliffen ist, keine Kratzer zeigt und nicht an Attrition gebunden ist. Die eigentliche Facette ist also eine meist plane, attritiv eingeschliffene Fläche im Zahnschmelz, die Kratzer aufweisen kann, die aus der Bewegung der Zähne zueinander entstanden sind. Besteht eine vergleichbare Struktur im Dentinbereich, kann sie als Dentinfacette bezeichnet werden.

3.2.4. Die Facetten des tribosphenischen Molaren

Als Facette 1 wird am oberen Molaren die Attritionsfacette an der Paracrista, also zwischen Paracon und Stylocon, bezeichnet (Abb. 4). Weist die Morphologie des Molaren einen Paraconulus auf, kann an der Präparaconuluscrista eine Facette 1b entstehen. Diese Unterbezeichnung weist auf die strukturelle und funktionale Verwandtschaft mit Facette 1 hin, da hierin eine Duplikatur dieser Struktur gesehen wird (Crompton & Sita-Lumsden 1970). Sie wird in diesem Fall dann als Facette 1a bezeichnet.

Die antagonistische Struktur wird durch die distale Trigonidflanke gestellt. Hier wird zwischen Protoconid und Metaconid eine steile Fläche aufgespannt. Als Facette 1-Kontakt wird hier der Kontakt der distalen Flanke des oberen Molaren mit dem Protoconid des unteren Molaren angesehen. Die Darstellungen durch Crompton (Crompton und Hiiemae 1970, Crompton 1971, Crompton und Kielan-Jaworowska 1982) geben unterschiedliche Beschreibungen und Abbildungen bezüglich der Lage der Facetten 1 und 5 am unteren Molaren. Da andere Lagebestimmungen nicht nachvollzogen werden konnten, wird hier der primären Beschreibung von Crompton & Hiiemae (1970) gefolgt. Die sukzessive Entwicklung dieser Facette beginnt am Protocristid und setzt sich nach zervikal fort. Dabei kann es zur Fusion mit Facette 5 kommen. Im Übergang in das Talonidbecken kann in der Regel keine eindeutige Begrenzung der Facette ausgemacht werden.

Bei Facette 2 handelt es sich um eine diagonal liegende Attritionsfacette an der Metacrista (Abb. 4). Zwischen Metacon und dem distalen Styloconhöcker liegt sie an der distalen Flanke des oberen Molaren und bildet zusammen mit Facette 1 des folgenden Molaren die dominierenden Facetten des maxillaren Interdentalraums.

Am unteren Molaren liegt diese Facette an der mesio-bukkalen Trigonidflanke. Sie wird primär unterhalb des Paracristids angelegt und dehnt sich mit zunehmender Abnutzung über die Flanken von Protoconid und Paraconid aus. Zervikal kann diese Facette bis an das Präcingulid reichen - eine Trennung zwischen Facette 2 und Facettierungen am Präcingulid wird so in diesen Fällen erschwert.

Facette 3 ist weniger großflächig ausgeprägt als die vorangegangenen (Crompton & Hiiemae 1970). Am oberen Molaren liegt sie an der Flanke des Paracons, die ins Trigon führt und hat damit eine ähnliche Orientierung wie Facette 2 (Abb. 4). Abhängig von der Höhe des Paracons und der Steilheit der Flanke ist sie jedoch anders geneigt.

Abhängig von der Präsenz eines Paraconulus kann es zur Bildung einer Facette 3b an der distalen Flanke des Höckers, unterhalb der Postparaconuluscrista, kommen. Diese Facette dupliziert dabei die Struktur der Facette 3 (Crompton & Sita-Lumsden 1970).

Die antagonistische Struktur ist der mesiale Teil des Hypoconids. Hier liegt Facette 3 auf der mesio-bukkalen Seite und kann bis in das Hypoflexid reichen.

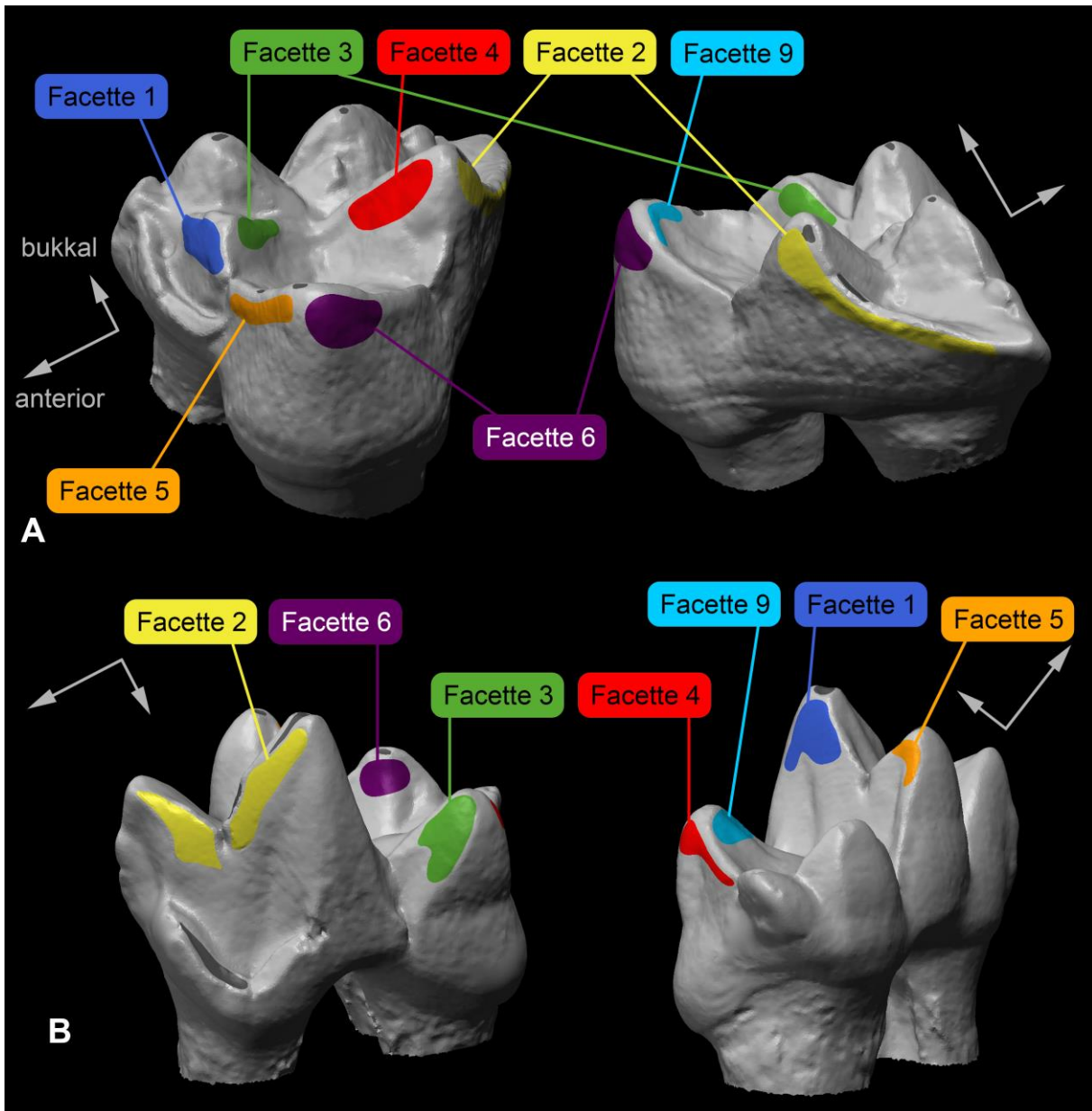


Abb. 4: Darstellung der sieben Facetten nach Crompton (1971) und Maier (1980) am tribosphenischen Molaren. Hier an den Beispielen jeweils eines oberen (A) und eines unteren (B) Molaren von *Didelphis virginiana* (SMF 77266). Die Farbmarkierungen zeigen die Lage der potentiellen Facetten an. Sie sind an diesen Exemplaren nicht alle angelegt. (Farbcodierungen siehe Anhang 10.2)

Zu dem Kontaktsystem aus dem Einschnitt zwischen Paracon und Metacon im oberen Molaren und dem Hypoconid im unteren gehört auch Facette 4 (Abb. 4). Im oberen Molaren liegt sie auf der mesialen Flanke des Metacons. Je nach Ausbildung von Paracon und Metacon stehen die Orientierungsrichtungen der Facetten 3 und 4 winkelig (z.B. *Didelphis*) oder parallel (z.B. *Protungulatum*, *Procerberus*) zueinander.

Bei der Ausbildung eines Metaconulus kann es, vergleichbar zur Facette 3 und 3b, zu einer Facette 4b kommen. Sie dupliziert die Struktur der Facette 4 an der mesialen Seite des Conulus, unterhalb der Postmetaconuluscrista.

Im unteren Molaren liegt Facette 4 an der distalen Seite des Molaren, zwischen Hypoconid und Hypoconulid. Die Facettierung geht dabei vom Hypoconid aus.

Die Lagebeschreibungen für Facette 5 sind in der Literatur nicht einheitlich (siehe auch Beschreibung Facette 1; Crompton & Hiiemäe 1970, Crompton & Sita-Lumsden 1970, Crompton 1971, Crompton & Kielan-Jaworowska 1978). Hier wird der primären Beschreibung nach Crompton & Hiiemäe (1970) gefolgt, wonach Facette 5 durch den Kontakt von der mesialen Flanke des Protocons im oberen Molaren und der distalen Flanke des Metaconids im unteren Molaren entsteht (Abb. 4). So wurde der Begriff auch von Maier (1980) für die Beschreibung von Primatengebissen verwendet. Damit hat Facette 5 die gleiche Ausrichtung wie Facette 1, tritt allerdings zeitlich nach diesen in Kontakt und spiegelt so die linguale Verschiebung des Unterkiefers wider. Am oberen Molaren wird Facette 5 an der mesialen Flanke des Protocons unterhalb der Präprotocrista angelegt. Sie kann bei fortschreitender Nutzung mit Facette 1 fusionieren. Die fusionierte Facette nimmt dann die mesiale Flanke des oberen Molaren ein.

Die Ausdehnung der Facette 5 im unteren Molaren geht von dem Metacristid aus und verläuft in zervikaler Richtung. Nach Crompton (1971) liegt Facette 5 am Metaconid des unteren Molaren, wie es auch von Crompton & Sita-Lumsden (1970) beschrieben wurde. Andere Darstellungen (Crompton & Kielan-Jaworowska 1978) zeigen Facette 5 mit einer Ausdehnung bis auf die Flanke des Protoconids oder aber eine Ausdehnung der Facette 1 bis auf die Flanke des Metaconids. Bei Primaten zeigt sich, mit weiteren Ableitungen aus dem tribosphenischen Grundmuster, dass Facette 1 an das Protoconid gebunden ist, während Facette 5 am Metaconid liegt (Maier 1980).

Facette 6 resultiert aus dem Auftreten des Protocons im oberen Molaren (Abb. 4). Der Kontakt zwischen der lingualen Fläche des Protocons und der bukkalen Flanke des Entoconids wird demnach als Facette 6 bezeichnet. Die Bewegung des Protocons durch das Talonidbecken von lingual nach bukkal folgt keinem geradlinigen Vektor, sondern beschreibt eine Kurve. Die Anzeichen einer Facettierung lassen sich meist eher am Entoconid des unteren Molaren, als am Protocon des oberen feststellen, auch wenn es sich um die Zähne eines Individuums handelt. Am Entoconid entsteht eine Schleifbahn, die von der Spitze bis zum tiefsten Punkt des Talonids führen kann.

Nach dem Passieren des tiefsten Talonidpunktes, nach der zentralen Okklusion, kann eine zweite Phase der Unterkieferbewegung folgen. Dabei kontaktiert die bukkale Seite des Protocons mit der lingualen Flanke des Hypoconids. Dieser Kontakt wird als Facette 9 bezeichnet (Kay & Hiiemäe 1974). Im oberen Molaren verläuft diese Facette von der Spitze des Protocons bis in das Trigon (Abb. 4).

Im unteren Molaren kann eine Schleifbahn entstehen, die vom tiefsten Punkt des Talonids zur Spitze des Hypoconids führt.

3.2.5. Die Facetten des Tanrekmolaren

Aus der abgeleiteten Form der oberen Tanrekmolaren, die dem prätribosphenischen Habitus der Dryolestiden und Stammlinienvertreter der Zatheria ähneln, resultiert eine Verschiebung innerhalb der Okklusionsverhältnisse. Da der untere Molar die konservativere Struktur ist, wird er als Referenz für die Bezeichnung der Schliiffacetten verwendet. Es zeigen sich zwei Facetten am Trigonid. In Korrelation mit der Terminologie für die Facetten am tribosphenischen Molaren nach Crompton (1971) handelt es sich dabei um die Facetten 1 (distal) und 2 (mesial). Während Facette 1 bei *Setifer*, wie auch im basalen tribosphenischen Molaren und bei Prätribosphenida wie *Dryolestes* und *Amphitherium*, mit der mesialen Seite des Paracons okkludiert, stammt die mesial liegende Facette aus der Okklusion mit der distalen Flanke des Paracons. Im tribosphenischen Molaren liegt im oberen Molaren am distalen Paracon jedoch eigentlich der Kontakt mit der mesialen Hypoconidflanke (Facette 3). Durch die Reduktion des Metacons hat sich die distale Kronenflanke auf den Paracon verschoben. Gleichzeitig ist das Hypoconid im unteren Molaren von *Setifer* nicht mehr vorhanden und das Talonid stark verkürzt. So kam es zu einem veränderten Okklusionsverhältnis, bei dem die Facette am oberen Molaren im Folgenden als „2_{Tanr.}“ bezeichnet wird.

3.3. Rezente Vergleichstaxa

3.3.1. Auswahlkriterien

Prätribosphenisch bezahnte Taxa sind unter den rezenten Säugetieren nicht mehr vertreten und damit nicht für aktualistische Verhaltensforschungen verfügbar. Die Funktionalität des prätribosphenischen Zahnmusters lässt sich jedoch zumindest ansatzweise an den zalambdodonten Molaren der rezenten Tenrecidae untersuchen.

Zur Untersuchung des ursprünglichen tribosphenischen Molarenmusters kann auf verschiedene, rezente Taxa zurückgegriffen werden, bei denen diese Zahnkonstruktion noch weitgehend unverändert erhalten ist. Neben der Zahnmorphologie lassen sich bei diesen Spezies auch ökologische Aspekte des lebenden Tieres untersuchen. *Didelphis* ist ein klassisches Vergleichstaxon, wenn es um die Funktionalität des tribosphenischen Molarengebisses geht (Clemens 1966, 1968, Hiiemäe & Jenkins 1969, Crompton & Hiiemäe 1970, Butler 1972). Bei diesem Taxon handelt es sich um eine opportunistisch-omnivor lebende Form. Um den Blick auf andere Ernährungsweisen zu erweitern, wurden die ebenfalls zu den Didelphimorphia gehörenden *Monodelphis* (insektivor-carnivor) und *Caluromys* (frugivor) untersucht.

Sowohl *Setifer* als auch *Monodelphis* fanden Eingang in einen experimentellen Ansatz zum Vergleich der Effektivität der Schmelzscherkanten. Dabei wurden alle Tiere mit Mehlwürmern gefüttert, um anhand von Kotpartikelanalysen das Zerkleinerungspotential der Zähne zu untersuchen. Zur Ergänzung der Testreihe wurde *Tupaia* in diese Untersuchung mit einbezogen. Hier ist zwar ein kleiner

Hypocon entwickelt, der Entwicklungsstand der Molaren von *Tupaia* ist aber dennoch dem tribosphenischen Grundmuster noch sehr nahe.

3.3.2. Tenrecidae Gray, 1821

Die Tenrecidae gehören zu den Plazentalia, sind somit Angehörige der Tribosphenida (z.B. Mouchaty et al. 2000, Asher & Hofreiter 2006, Poux et al. 2008, Asher & Helgen 2010). Hier sind die Molaren jedoch teilweise reduziert, sodass sie nun zalambdodont sind und damit einen Habitus haben, der dem prätribosphenischen Zustand ähnelt. Aus funktionaler Sicht können sie damit Beispiel für das Gebiss der prätribosphenischen Dryolestida sein (Oron & Crompton 1985, Asher & Sánchez-Villagra 2005, Schultz & Martin 2011).

Der Grad der strukturellen Reduktion innerhalb der Tenrecidae ist unterschiedlich und wird in Kapitel 4.1 im Detail erläutert. Entgegen Oron & Crompton (1985), die angedeutet haben, es könnte sich bei dem vereinfachten Zahnbau der Tanreks um eine Anpassung an den Aufschluss bestimmter Invertebraten handeln, werteten Asher & Sánchez-Villagra (2005) die entwickelte Zalambdodontie nicht als Spezialisierung, sondern diskutierten sie vielmehr als Produkt des evolutiven Erbes dieser Gruppe. Dies scheint besonders interessant unter dem Aspekt, dass sich zalambdodont bezahnte Säugetiere nicht grundsätzlich in ihrer Lebensweise von nichtzalambdodonten unterscheiden (Asher & Sánchez-Villagra 2005). Als evolutiv erfolgreiche zalambdodonte Gruppen stuften Asher & Sánchez-Villagra (2005) nur die Goldmulle und Tanreks ein, wobei erstere durch ihre subterrane Lebensweise, letztere durch die weitgehende Habitatisolation auf Madagaskar, dem direkten Konkurrenzkampf mit nichtzalambdodonten Taxa entzogen sind, beziehungsweise waren.

Nach Asher & Hofreiter (2006) stellen die Tanreks, zusammen mit einer Soricidenspezies, die Säugetiere Madagaskars dar, die eine insektivore Lebensweise haben. Sie haben aber unterschiedliche Lebensweisen. Um die Formenvielfalt zu umreißen, werden hier die Vertreter der Tanreks aufgeführt, die für diese Arbeit näher untersucht wurden:

Die Vertreter der Potamogalinae Allman, 1865 sind die einzigen rezenten Tenrecidae, die außerhalb von Madagaskar, nämlich auf dem afrikanischen Festland, vorkommen (Allman 1869). Zu ihnen gehört *Potamogale velox* (Du Chaillu, 1860), einem semiaquatisch lebenden Tier. Es ungefähr eine Gesamtlänge von 38 cm und ernährt sich hauptsächlich von Fische, Crustaceen und Wasserinsekten (Du Chaillu 1860, Vogel 2008).

Zu den fossorial lebenden Tieren gehört die Gattung *Oryzorictes* Grandidier, 1870 (Reistanreks). Diese Tiere haben den Habitus einer Spitzmaus. Eisenberg (1989) nannte als Vergleich die nordamerikanische Maulwurfsgattung *Neurotrichus*, wobei sich dieser Vergleich offenbar nicht auf die Gebissmorphologie, sondern vielmehr auf die Lebensweise bezieht.

Mit 18 Spezies ist *Microgale* Thomas, 1883 (Kleintanreks) mit Abstand die artenreichste Gattung der Tenrecidae (Wilson & Reeder 2005). Ihre Mitglieder haben einen spitzmausartigen Habitus, die beobachteten Größen liegen bei einer Kopf-Rumpf-Länge von 43 bis 130 mm. Die Ernährungsweise ist generell als insektivor eingestuft. In Gefangenschaft wurden erfolgreich Insekten, Regenwürmer und Hackfleisch gefüttert, über ähnliche Fressgewohnheiten wild lebender Tiere können nur Vermutungen angestellt werden (Eisenberg & Gould 1970, MacPhee 1987).

Die beiden Arten der Gattung *Hemicentetes* Mivart, 1871 (Streifentanreks) sind fossorial lebende Formen (Gould & Eisenberg 1966, Eisenberg & Gould 1970), die sich weitgehend von Regenwürmern ernähren (Herter 1963b, Gould & Eisenberg 1966). Ein naheliegender Vergleich mit der eurasischen Gattung *Talpa* offenbart, dass diese Tenrecidae-Spezies etwas größer ist [*Talpa europaea* 47-130 g (Witte 1997) - *Hemicentetes* 90-160 g (Eisenberg & Gould 1970)] und ihr die maulwurf-typischen Grabanpassungen in der Vorderextremität fehlen. Das Stachelkleid des Tanreks lässt auf eine eingeschränkte Bewegungsfreiheit in subterranean Bauten schließen.

Aquatisch lebt die Spezies *Limnogale mergulus* Major, 1896 (Wassertanrek). Dies ist ein carnivorer Vertreter der Tanreks, der sich von kleinen Wirbeltieren, Krebstieren und aquatischen Insektenlarven ernährt (Eisenberg & Gould 1970).

Tenrec ecaudatus (Schreber, 1777) (Großer Tanrek) ist die mit Abstand größte Tanrekspezies (1600-2400 g) und gehört damit zu den größten insektivor lebenden Säugern (Eisenberg & Gould 1970). Diese Form lebt terrestrisch mit subterranean angelegten Ruhe- und Nistbauten und ernährt sich von verschiedenen Invertebraten, wie z.B. Regenwürmern, Maden und Heuschrecken. Da die Tiere auch angebotenes Fleisch annehmen und als Kulturfolger einigermaßen erfolgreich sind, lässt sich vermuten, dass sie generell omnivor sind (Eisenberg & Gould 1970).

Setifer setosus (Froiep, 1806) (Großer Igelanrek) hat ein Lebendgewicht von 180-270 g, bewohnt gegrabene Bauten, lebt aber terrestrisch und arboreal (Herter 1963c, Eisenberg & Gould 1970). Das Nahrungsspektrum ähnelt dem von *Tenrec ecaudatus*, Eisenberg & Gould (1970) bezeichneten *Setifer* daher generell als omnivor. Die Fütterungsversuche, die von diesen Autoren und von Herter (1963c) durchgeführt wurden, waren allerdings dominiert durch Arthropoden, Hackfleisch und junge Mäuse. Dies stellt ein Nahrungsspektrum dar, das zu einer insektivor-carnivoren Lebensweise zu zählen wäre.

Echinops telfairi Martin, 1838 (Kleiner Igelanrek) wiegt zwischen 110 und 250 g und ist damit etwas kleiner als *Setifer setosus*, ähnelt diesem ansonsten aber in seiner Lebensweise (Eisenberg & Gould 1970). Herter (1963a) stellte bei Fütterungsversuchen fest, dass die Tiere sich am liebsten von Insekten ernähren, wobei sie gewisse Vorlieben zeigten. Angebotene Geflügelinnereien wurden ebenfalls angenommen, nicht aber mit gleicher Bestimmtheit.

3.3.3. *Didelphimorphia* Gill, 1872

Die *Didelphimorphia* gehören zu den Marsupialia, die zusammen mit den Plazentalia auf einen gemeinsamen, tribosphenisch bezahnten Vorgänger zurückgeführt werden (u.a. Hamilton 1958, Luo et al. 2011). Die molare Bezahnung dieser Gruppe ist wenig abgeleitet, so dass sie sich nicht erheblich vom ursprünglichen, tribosphenischen Grundplan unterscheidet. Aus dieser Großgruppe wurden drei rezente Taxa zum Vergleich gewählt, die sich einerseits in ihrer Ernährung unterscheiden, andererseits in zoologischen Sammlungen in hohen Stückzahlen (mehrere 10er Individuen pro Gattung lassen eine Abstraktion des Abkaumusters zu) als Wildfänge verfügbar sind:

Didelphis Linnaeus, 1758 (Opossum, Abb. 5A) ist als omnivores Tier bekannt. Das Körpergewicht variiert zwischen dokumentierten Werten von 0,65 bis 5,5 kg, während der Mittelwert bei ungefähr 1,3 kg liegt (Gardner 1973, McManus 1974, Baker 1983, Eisenberg & Redford 1999, Gardner & Sunquist 2003). Seine Verbreitung erstreckt sich über weite Teile Mittel- und Südamerikas, sowie auf Teile Nordamerikas (Abb. 6). Besonders das Vorkommen in Nordamerika machte *Didelphis* als Vergleichstaxon populär. In den 1960er und 70er Jahren wurde es als Vergleichstaxon für tribosphenisch bezahnte Säugetiere herangezogen (Clemens 1968, Crompton & Hiimäe 1970, Crompton & Sitalumsden 1970). Die daraus beschriebenen Ergebnisse waren ausschlaggebend dafür, *Didelphis* für diese Arbeit näher zu betrachten.

Die Fressgewohnheiten von *Didelphis marsupialis* decken ein breites Nahrungsspektrum ab, wie Cordero & Nicolas (1987) festgestellt haben. Sie haben die Mageninhalte von 108 Individuen zu verschiedenen Jahreszeiten sowohl qualitativ als auch quantitativ untersucht und kamen zu dem Schluss, dass tierische Nahrung in 90 % aller untersuchten Mägen vorhanden war, während pflanzliche Reste in 43 % der Proben enthalten waren. Auch die quantitative Auswertung zeigte, dass tierische Nahrung mit 66 Vol.-% einen höheren Anteil als pflanzliche Bestandteile mit 22 Vol.-% an der Futtermenge hat. Morris (1978), Cordero & Nicolas (1987), sowie Cordero & Nicolas (1987) untersuchten Individuen aus dem Gebiet von Barlovento und der Umgebung von Caracas im Norden Venezuelas. Sie stellten ihre Ergebnisse der Arbeit von Molins de la Serna & Lorenzo Prieto (1982) gegenüber, die eine ähnliche Untersuchung im Nordwesten des Landes, im Flachland der Sierra de Perija, durchgeführt haben. Diese beiden Auswertungen kamen zu unterschiedlichen Ergebnissen bei der qualitativen Betrachtung. Neben der Erwähnung möglicher Probenaufbereitung, respektive Analyse, werden von Morris (1978) die klimatischen Unterschiede der Untersuchungsgebiete aufgezeigt und die daraus resultierenden Differenzen von Flora und Fauna als Erklärung herangezogen. Ein erweitertes Bild zeigt sich bei der Betrachtung der gesamten Gattung *Didelphis*, die weite Flächen von Nord- und Südamerika abdeckt (Abb. 6). Eine Vielzahl von Untersuchungen zur Ernährungsweise der sechs *Didelphis*-Arten (Wilson & Reeder 2005) zeigen ein ausgesprochen euryphages, Artefakte bei der opportunistisches Muster mit regionalen Unterschieden

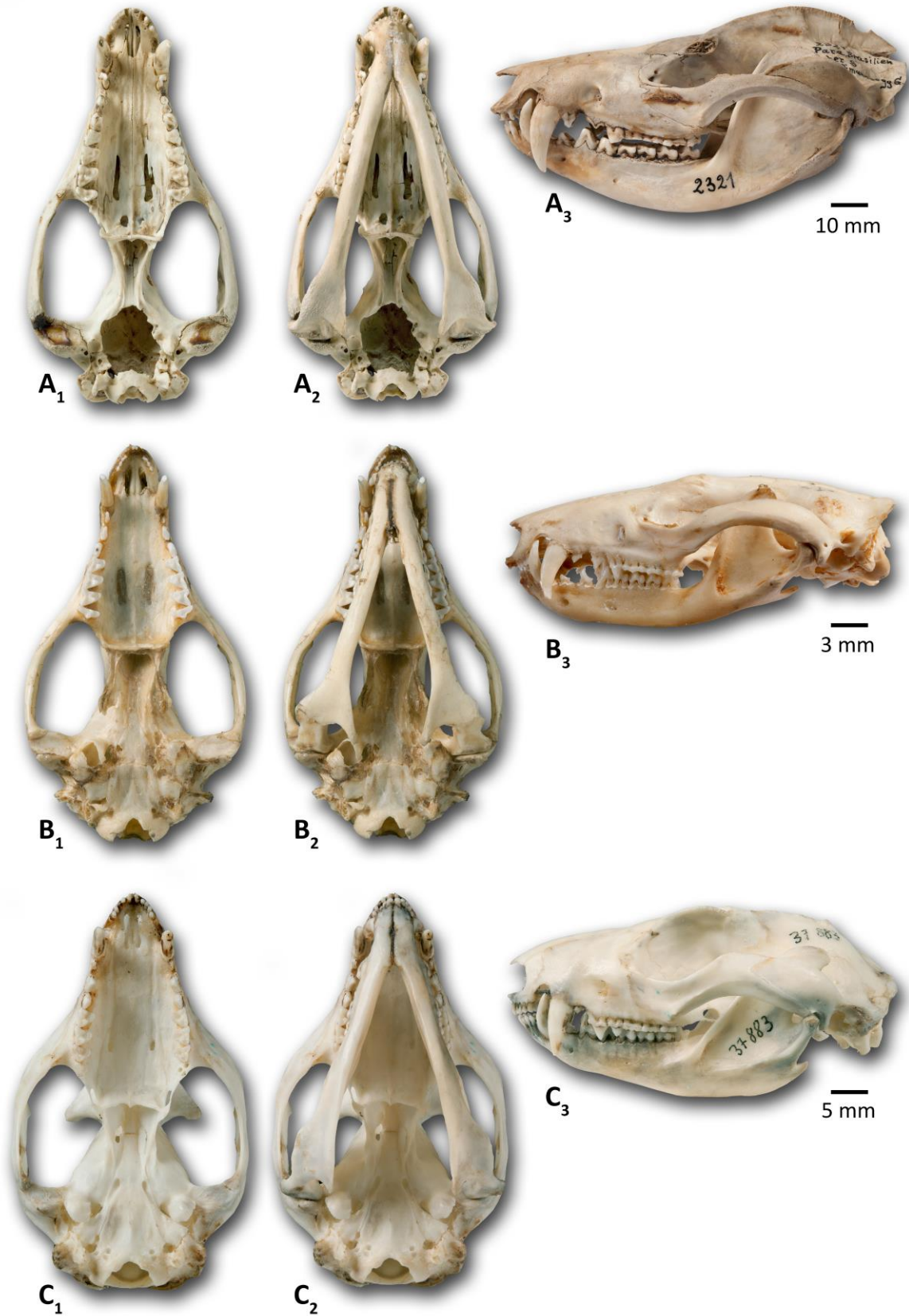


Abb. 5: Schädel der drei untersuchten, rezenten Didelphimorphia in ventraler Ansicht ohne (x_1) und mit (x_2) Unterkiefer und in Lateralansicht (x_3). (A) *Didelphis marsupialis* ZMB MAM 2321, (B) *Monodelphis domestica* ZMB MAM 35521, (C) *Caluromys derbianus* SMF 37883.



Abb. 6: Geographische Verteilung der sechs validen, z.T. sympatrischen *Didelphis*-Arten (Wilson & Reeder 2005) über Nord-, Mittel- und Südamerika. (Nach Angaben von: Eisenberg 1989, Redford & Eisenberg 1992, Eisenberg & Redford 1999, Brito et al. 2008b, Costa et al. 2008b, Cuarón et al. 2008, Lew et al. 2008a, Astúa de Moraes et al. 2011, Lew et al. 2011)

(Reynolds 1945, Taube 1947, Hamilton 1951, Sandidge 1953, Hamilton 1958, Kermack et al. 1973, McManus 1974, Blumenthal & Kirkland 1976, Morris 1978, Gardner 1982, Molins de la Serna & Lorenzo Prieto 1982, Baker 1983, Cordero & Nicolas 1987, Santori et al. 1995, Leite et al. 1996, Cáceres & Monteiro-Filho 2001, Cáceres 2002, Astúa de Moraes et al. 2003, Gardner & Sunkist 2003, Vieira & Astúa de Moraes 2003, Carvalho et al. 2005, Ceotto et al. 2009, Smith 2009). *Didelphis* ernährt sich danach von pflanzlichen Elementen, wie Früchten, Samen, Blättern und Gräsern, aber auch von unterschiedlichsten Beutetieren, wie verschiedenen Arthropoden, v.a. Krebsen und Insekten, sowie Anneliden, Schnecken, Amphibien und auch Wirbeltieren, wie Reptilien inklusive Schlangen, Vögeln und Säugetieren. Das Größenspektrum der Beute deckt ein weites Feld ab, von Arthropoden geringer Größe, bis hin zu Hühnern, Kaninchen und Katzen. Auch Aas wird nicht verschmäht, wobei teilweise Fliegenlarven dem eigentlichen Kadaver vorgezogen werden. Mit fortschreitendem

Alter wurde für *Didelphis marsupialis* eine Erweiterung des Nahrungsspektrums festgestellt (Cordero & Nicolas 1987). Größere Beutetiere, wie Säugetiere, Vögel und Reptilien, wurden vor allem bei adulten Tieren festgestellt. Ein Anteil an Invertebraten an der Nahrung bleibt erhalten, geht aber im Alter zurück (Cordero & Nicolas 1987).

Monodelphis Burnett, 1829 (Spitzmaus-Beutelratte, Abb. 5B) hat einen ähnlichen Schädel- und Gebisshabitus wie *Didelphis*. Diese Spezies wurde erst in den 1980er Jahren als Versuchs- und Labortier in den USA populär (u.a. VandeBerg 1983). Die Ernährung unterscheidet sich von *Didelphis* dadurch, dass sie hauptsächlich insektivor-carnivor ist. Weiter entspricht *Monodelphis* in seinem Körpergewicht von durchschnittlich etwa 70 g (36 bis 93 g bei wild lebenden *M. domestica*; Smith 2008) eher den mesozoischen Tribosphenida, als es bei der relativ großen *Didelphis* der Fall ist.

Obwohl die Gattung *Monodelphis* schon seit über 200 Jahren bekannt ist und *M. domestica* (Wagner, 1842) vermehrt als Haus- und Labortier gehalten wird (VandeBerg 1983, 1990, VandeBerg & Robinson 1997), ist über die natürliche Ernährungsweise dieser Tiere lange Zeit kaum etwas bekannt gewesen (z.B. Eisenberg 1989, Eisenberg & Redford 1999, Macrini 2004). Nur für wenige der 18 validen *Monodelphis*-Spezies (Gardner 2005, Wilson & Reeder 2005) ist wissenschaftlich belegt, dass es sich um insektivor-carnivore Tiere handelt (Smith 2009).

Für die wohl bekannteste Form - *Monodelphis domestica* - stellte Streilein (1982 a, b) fest, dass sowohl tote wie auch lebende Nagetiere, Eidechsen, Frösche, Schlangen, Insekten und andere Invertebraten und Früchte als Nahrung angenommen werden. Dabei werden Beutetiere bis zur eigenen Körpergröße überwältigt. In einem experimentellen Ansatz stellten Astúa de Moraes et al. (2003) fest, dass *M. domestica* bevorzugt Fleisch, Eier und Arthropoden annimmt. Sie sahen darin eine Bestätigung der bestehenden Einstufung als insektivor-carnivor. In einer zeitgleich erschienenen Arbeit stellten Vieira & Astúa de Moraes (2003) einige neotropische Beuteltiere in einem Spektrum von frugivor bis carnivor dar. Dabei steht *Didelphis* als omnivore Gattung in der Mitte, während *Monodelphis* als mehr carnivor angesehen wird und damit zwischen omnivor und hauptsächlich carnivor zu finden ist. In einer weiteren experimentellen Arbeit dokumentieren Halpern et al. (2005), dass gesunde *M. domestica* unter Laborbedingungen Fleisch bevorzugt vor Früchten und Gemüse fressen.

Busch & Kravetz (1991) untersuchten Mageninhalte von *Monodelphis dimidiata* und stellten fest, dass bei allen 23 Tieren Insekten enthalten waren. Untergeordnet fanden sie neben Arachniden auch pflanzliche Partikel. Sie stuften diese Spezies als carnivor ein, da sie bei einem Drittel der untersuchten Tiere Reste von Nagetieren in den Mägen fanden.

Cáceres (2005) dokumentierte ausschließlich Arthropoden als Nahrung für *Monodelphis sorex*. In einer weiteren Arbeit wurde eine insektivore Lebensweise für *M. sorex* anhand der

Darmproportionen postuliert (Cáceres 2005). Dies wurde von Casella & Cáceres (2006) relativiert, da sie auch Früchte und Vertebraten als Nahrungsquellen dieser Spezies feststellten.

Pinotti et al. (2011) dokumentierten zwei Mageninhalte von einer bis dahin noch nicht beschriebenen *Monodelphis*-Spezies und stellten nur Arthropoden fest.

Es bleibt über die natürliche Ernährungsweise von *Monodelphis* zusammenfassend festzuhalten, dass ein Großteil der Nahrung aus verschiedenen Wirbellosen und vor allem Arthropoden besteht. Vertebraten, Früchte und Samen werden untergeordnet aufgenommen, gehören aber zum Nahrungsspektrum dieser Tiere. Ob und wie die einzelnen Spezies sich in ihrer Ernährungsweise unterscheiden, kann anhand der bislang dokumentierten Erkenntnisse nicht beurteilt werden.

Um noch einen weiteren Ernährungstypus abzudecken, wurde das Molarengebiss von *Caluromys* Allen, 1900 (Wollbeutelratte, Abb. 5C) untersucht. Die Vertreter dieser Gattung sind für ihre ausgesprochen frugivore Ernährung bekannt (u.a. Eisenberg 1989, Redford & Eisenberg 1992, Gardner 2007, Smith 2009), wobei die Molaren noch nahe dem ursprünglichen tribosphenischen Habitus sind. Die drei Arten dieser Gattungen haben ein durchschnittliches Lebendgewicht von etwa 300 bis 350 g (Bucher & Hoffmann 1980, Eisenberg 1989, Cáceres & Carmignotto 2006).

Zur Gattung *Caluromys* werden heute drei Spezies gezählt (Gardner 2007, Brito et al. 2008a, Costa et al. 2008a, Lew et al. 2008b), jedoch führen Wilson & Reeder (2005) *C. philander* Linnaeus, 1758 als einzige Spezies an. Dies ist sicherlich die am besten untersuchte Art. Daneben existieren weiter *C. derbianus* [Waterhouse, 1841] und *C. lanatus* [Olfers, 1818] (u.a. Bucher & Hoffmann 1980, Eisenberg 1989, Redford & Eisenberg 1992, Cáceres & Carmignotto 2006). Leite et al. (1996) untersuchten ökologische Aspekte sympatrischer Opossums im bewaldeten Küstengebiet Brasiliens. Sie stellten fest, dass die Arten *Didelphis aurita* und *C. philander* ein ähnliches Nahrungsspektrum haben, wobei letztgenannte Art einen höheren Anteil an fruchtiger Nahrung hat. Carvalho et al. (2005) führten eine ähnliche Studie, ebenfalls im brasilianischen Küstenwald, durch und kamen zu dem Ergebnis, dass *D. aurita* und *C. philander* eine nahezu identische Ernährungsweise aufweisen. Sie führten dies auf die vertikale Differenzierung des Lebensraums zurück, wobei *C. philander* als arboreal und *D. aurita* als scansorial angesprochen wurde. Weiter schlussfolgerten sie, dass *Caluromys* eine große Flexibilität in seiner Ökologie aufweist und von der bevorzugten, frugivoren Lebensweise abweichen kann.

Für *Caluromys* ergibt sich insgesamt das ökologische Bild eines sich frugivor-omnivor ernährenden Taxons (Eisenberg 1989, Redford & Eisenberg 1992, Vieira & Astúa de Moraes 2003, Brito et al. 2008a, Costa et al. 2008a, Lew et al. 2008b). Dokumentiert sind pflanzliche Bestandteile wie Früchte, Samen, Blätter, Baumsaft und Nektar, sowie Insekten und andere kleine Invertebraten und Vertebraten.

3.3.4. *Tupaia Raffles*, 1821

Tupaia ist mit 15 Arten und zahlreichen Unterarten hauptsächlich in Südostasien vertreten (Wilson & Reeder 2005). Die Gattung wird zumeist als insektivor charakterisiert, wobei auch teilweise ein großer Anteil an Früchten aufgenommen wird (Emmons 1991). Die hier näher betrachtete Art *T. belangeri* (Wagner, 1841) ähnelt *T. glis* (Diard und Duvaucel, 1820), von der bekannt ist, dass sie hauptsächlich Insekten und andere Arthropoden und süße, ölige Früchte frisst (Langham 1982, Francis 2008). Darüber, dass *T. glis* auch junge Vögel und andere, kleine Wirbeltiere als Nahrung nimmt, wird von Langham (1982) zwar berichtet, fundierte Daten aus Untersuchungen von Mageninhalten und Kot haben dies noch nicht bekräftigt. Es ergibt sich das Bild eines hauptsächlich insektivor lebenden Tieres. *T. belangeri* hat ein Lebendgewicht von etwa 50 bis 270 g (Fuchs & Corbach-Söhle 2010), womit ihre Größe der von *Monodelphis domestica* ähnelt.

3.4. Abnutzungsklassifizierung

Die Einordnung von Individuen einer oder mehrerer Taxa in eine spezifische Altersklasse ist für die qualitative und quantitative Untersuchung und Beschreibung von Zahnfunktionen und -abnutzungen notwendig. Die Bezahnungen vieler fossiler Säugetiertaxa sind oftmals nur aus Einzelzähnen rekonstruierbar; besonders Funde mesozoischer Säuger mit ganzen Zahnreihen sind sehr selten. Daher ist es weiterhin notwendig, die Klassifizierung nicht an Zahnreihen festzumachen, sondern vielmehr an

Tab. 1: Die Zusammenstellung von Altersklassifizierungen nach Gardner und Sunquist (2003) wird hier um das IDAS-System von Anders et al. (2011) und die Angaben von Cordero und Nicolas (1987) erweitert. Deutlich wird, dass sich mit diesen Systemen hauptsächlich die juvenilen Exemplare kategorisieren lassen. Adulte Tiere und deren fortschreitende Zahnabnutzung finden dagegen nur wenig Beachtung.

3. Prä-molar	Molaren				Altersklasse				Alter [Monate; wenn nicht anders angegeben]				
	1	2	3	4	Tyndale-Biscoe & MacKenzie (1976)*	Gardner (1973)* ¹	Lawrence (1949)	Anders et al. (2011)	Gilmore (1943) ^o	Petrides (1949) ^l	Van-Druff (1971)	Gardner (1982)	Cordero & Nicolas (1987)
dP3/d3	0/(1)	0/0	0/0	0/0	1	unreif		0		80 Tage+		< 4	3,0-3,5
dP3/dp3	(1)/1	0/0	0/0	0/0				(1)					
dP3/dp3	1/1	0/(2)	0/0	0/0	2	1		1(2)	juv. 6-8	4	4-6	4	4,5-5,0
dP3/dp3	1/1	(2)/2	0/3	0/0				2				5	
dP3/(3)	1/1	2/2	(3)/3	0/(4)	3	2	1	2		5-8,5	5-7	5-6	6,2-6,7
(3)/3	1/1	2/2	3/3	0/4	4	3	2	2		7-11	7-8	6-7	7,9-8,7
3/3	1/1	2/2	3/3	(4)/4		4	3	2(3)	subad. 8-10	9-10	7-9		
3/3	1/1	2/2	3/3	4/4	5	5	4	3	adult 10+	10+	10+	10+	10,9-11,7
	Abnutzung	keine Abnutzung		6	3			12,8-14,1					
	Abnutzung			7	6			>16,1					

den Usuren einzelner Zähne. Ist die Zahnposition bekannt oder rekonstruierbar, ist ein Vergleich mit vollständigen Zahnreihen besser dokumentierter Taxa möglich.

Aus letztgenanntem Grund ist die Einteilung nach IDAS (Anders et al. 2011) für diese Arbeit nur bedingt anwendbar, da diesem System Ereignisse, wie Zahneruption, Schmelzdurchbruch und Zahnauskauung innerhalb der gesamten Molarenreihe zugrunde liegen. Es ist weiter zu bedenken, dass dieses System für Plazentalia aufgestellt wurde, die sich nicht allein durch ihren abweichenden Zahnwechsel und die eutherische Zahnformel von den Marsupialia unterscheiden.

Für *Didelphis* bestehen mehrere, relative und absolute, Alterseinstufungen, denen die Molaren zugrunde liegen. Diese Klassifizierungssysteme wurden von Gardner & Sunquist (2003) zusammengefasst (Tab. 1). Tribe (1990) untersuchte die Gebissentwicklung weiterer Didelphimorphia im Vergleich zu dem von Tyndale-Biscoe & McKenzie (1976) aufgestellten System für *Didelphis marsupialis*. Auch bei diesen Systemen werden jedoch ganze Zahnreihen verwendet, um das individuelle Alter zu bestimmen, was die allgemeine Anwendbarkeit in dieser Arbeit nicht möglich macht. Als Grundlage für die Klassifizierung von Einzelzähnen dient hier daher die Untersuchung von Schultz & Martin (2011), in der eine Einteilung von isolierten Dryolestidenzähnen erarbeitet wurde. Da sich im Laufe dieser Arbeit gezeigt hat, dass sich Taxa mit ähnlicher Molarenform in wesentlichen Abkauungsmerkmalen unterscheiden können, bezieht sich die Einteilung der Altersstadien I-V auf die sukzessive Dentinfreilegung an den Haupthöckern (siehe Kap. 4.6).

4. Material und Methoden

4.1. Untersuchtes Material

Für die Anfertigung dieser Arbeit konnten verschiedene naturwissenschaftliche Sammlungen besucht werden. Dabei wurden fossile Einzelzähne und Fragmente von Zahnreihen und rezente Molarenreihen untersucht und abgeformt (siehe Kap. 4.2) und/oder ausgeliehen, um μ -CT Scans am Steinmann-Institut zu erstellen (siehe Kap. 4.3.3). Eine tabellarische Aufstellung der besuchten Sammlungen und des untersuchten Materials befindet sich im Anhang 10.1.

4.2. Abformungen und Abgüsse

Sowohl die Fossilien als auch das Rezentmaterial wurden vor der Abformung zunächst mit Wasser und Wattestäbchen gereinigt. Vor dem Auftragen der Abformmasse wurde sichergestellt, dass die Stücke wieder vollkommen trocken waren. Für die Abformung wurden Produkte der Firma Heraeus Kulzer (Hanau) verwendet, die sich bereits in anderen Arbeiten der Forschergruppe bewährt haben (z.B. Kaiser & Brinkmann 2006, Schulz & Kaiser 2010, Anders 2011, Engels 2011, Schultz 2012). Zunächst wurde eine erste Schicht der Abformmasse Provil® novo Light regular (EN ISO 4823, type 3, light) mit einer Mischpistole (Dispensing gun 1:1/1:2) aufgetragen. Dieses Zweikomponentensilikon hat eine Abformgenauigkeit $\leq 0,1 \mu\text{m}$, womit es sich besonders für die Abformung von Zähnen und deren mikroskopischen Abnutzungserscheinungen (Usurfacetten, Striae, Mikrotextrur) eignet. Nach der Mischung der beiden flüssigen Komponenten reagiert das Material innerhalb weniger Minuten zu einer flexiblen Substanz aus. Die Verarbeitungszeit lässt sich thermisch beeinflussen: je kälter das Material, desto länger die Reaktionszeit. Auf diese erste Schicht wurde dann eine Lage Provil® novo Putty regular (EN ISO 4823, type 0, putty) aufgebracht. Die zwei Komponenten dieses Materials wurden manuell verknetet. Nach dem Erhärten hat dieses Silikon eine höhere Festigkeit und dient so als Stützmantel für die erste Schicht aus Provil® novo Light regular.

Die entstandenen Negativformen wurden mit dem Epoxydharz (Harz: RenLam® M-1, Härter: Ren® HY 956, Pigment: Araldit® DW 0137, grau) der Firma Huntsman Advanced Materials (Offenbach am Main) ausgegossen. Um einen möglichst blasenfreien Abguss zu erreichen, wurde das Kunstharz nach dem Mischen in einer Vakuumlöcke evakuiert. Danach wurde das Kunstharz mit einem feinen Pinsel und Kunststoffpipetten in die Formen gegeben. Die gefüllten Formen wurden anschließend noch zweimal evakuiert, um Luftpinschlüsse zu entfernen. Anschließend reagierte das Gemisch der flüssigen Komponenten über Nacht zu einem festen Kunststoff. Es wurde darauf verzichtet, die Harzreaktion durch Erwärmen zu beschleunigen, um die Formen zu schonen.

4.3. Mikroskopie und bildgebende Verfahren

4.3.1. Auflichtmikroskopie

Da die Größe der untersuchten Zähne im Millimeterbereich liegt, wurde für die meisten Untersuchungen ein Stemi 2000 Binokular der Firma Zeiss (Jena) mit 10fach vergrößernden Okularen (resultierende Vergrößerung zwischen 6,5 und 50fach) und einer KL 200 Kaltlichtlampe der gleichen Firma benutzt. Ebenfalls von der Firma Zeiss stammt das Binokular mit Kameraaufsatz, das für diese Arbeit genutzt wurde. Es handelt sich dabei um das Modell Axio Zoom.V16 mit dem Kameramodell Axio-Cam HRc. Die Bildaufnahme erfolgte mit dem Programm ZEN pro 2011, mit dem auch z-Stapel-Aufnahmen gemacht wurden, um die Schärfentiefe zu verbessern.

4.3.2. Rasterelektronenmikroskopie

Das Rasterelektronenmikroskop (REM) eignet sich besonders, um kleine und kleinste Objekte mit hoher Schärfentiefe abzubilden. Für diese Arbeit wurden damit nicht nur die sehr kleinen Zähne (z.B. von *Nanolestes* und *Amphibetulimus*) untersucht und abgebildet, sondern es konnten mit dem REM auch Dokumentationen von Schmelzfacetten und Kratzern auf Abnutzungsarealen produziert werden.

Die Technologie der Rasterelektronenmikroskopie erfordert es, dass das zu untersuchende Objekt mit einer leitenden Schicht umhüllt wird. Zu diesem Zweck wurden die Objekte mit einer dünnen Goldschicht belegt. Es wurde dafür das Gerät Sputter Coat 108 auto der Firma Cressington Scientific Instruments Ltd. (Watford, GB) verwendet. Die Bedampfung erfolgte in einer Argonunterdruckatmosphäre (0,1 mbar) bei einem angelegten Strom von 30 mA und 450-650 V, sowie 180 Sekunden Bedampfungszeit.

Das REM des Steinmann-Instituts ist das Modell Camscan MV 2300 (Camscan-Kammersystem + VEGA-Optiksystem) der Firma Tescan, EOS (Dortmund).

4.3.3. Digitale 3D-Modelle

Die 3D-Modelle, die in dieser Arbeit Verwendung fanden, sind zum größten Teil mit dem Mikrocomputertomographen (μ -CT) des Steinmann-Instituts erstellt worden. Dabei handelt es sich um das Modell vltomelx s der Firma GE Sensing and Inspection Technologies Phoenix|x-ray, das über eine 180 kV Nanofokus- und eine 240 kV Mikrofokusröntgenröhre verfügt. Beide wurden benutzt, um rezentes und fossiles Material zu scannen. Die Nanofokusröhre eignet sich vor allem für kleine Einzelzähne, während die Mikrofokusröhre für die Digitalisierung der meisten Zahnreihen und Schädel genutzt wurde. Nicht immer war es möglich, Originalmaterial zu scannen. Es wurden dann μ -CT Scans von Abgüssen erstellt (siehe Kap. 4.2).

Die Auflösung der μ -CT Scans ist abhängig von der Größe der Objekte. Ebenfalls objekt- und materialabhängig sind die angelegte Spannung, die Stromstärke, sowie die Belichtungszeit.

Für einen μ -CT-Scan wird das Objekt schrittweise um insgesamt 360° im polychromatischen Röntgenstrahl rotiert. Pro Rotationsschritt wird eine zuvor bestimmte Anzahl an Bildern aufgenommen, von denen ein ebenfalls festgelegter Anteil verworfen wird. Für diese Arbeit wurden meist drei bis vier Bilder pro Schritt aufgenommen, von denen eins wieder verworfen wurde. Aus den Röntgenbildern wird dann mit der Software *datos|x* (ebenfalls ein Produkt der Firma Phoenix|x-ray) ein Bilderstapel mit isotropen Voxeln generiert. Aus diesem Bilderstapel lassen sich mit der Software *VGStudio MAX 2.1* (Volume Graphics GmbH, Heidelberg) Polygonoberflächenmodelle erstellen. Dazu werden Grauwerte der Röntgenbilder definiert, die zusammen eine Punktwolke ergeben (*isosurface*). Die Punktwolke kann dann als Polygonoberflächenmodell gespeichert werden. Die Punkte werden dabei zu Dreiecken verbunden. Die Größe der Dreiecke, respektive der Abstand der Einzelpunkte, ist direkt abhängig von der Auflösung des Scans. Die Oberflächenmodelle wurden standardmäßig im *stl*-Format exportiert.

Einige CT-Scans entstanden in der Phoenix|x-ray-Niederlassung in Wunstorf bei Hannover. Dabei wurden die Modelle *nanotom s, v|tome|x L 300* und *microme|x* benutzt.

Die μ -CT Aufnahmen der *Peramus*-Exemplare stammen aus London. Sie wurden für die Benutzung in dieser Arbeit vom Natural History Museum, London (BNHM) zur Verfügung gestellt.

Zur Nachbearbeitung und Analyse sämtlicher 3D-Modelle fanden die Programme *PolyworksTMIMEdit* und *PolyworksTMIMInspect* (InnovMetric Software Inc., Quebec City, Kanada; *Polyworks 11* und *Polyworks 12*) Verwendung (siehe Kap. 4.4).

4.4. Analysemethoden

4.4.1. Ausrichtung der digitalen Zahnmodelle

Um eine Referenz für Winkelmessungen und Reliefvergleiche zu erhalten, ist es notwendig eine reproduzierbare Ebene in okklusaler Ausrichtung für jeden Zahn zu konstruieren. Hierfür wird häufig eine *best-fit* Ebene durch die Zervikallinie gelegte (z.B. Ulhaas 2006, Anders 2011, Engels 2011). Bei der Analyse von Dryolestidenmolaren (Schultz 2012) hat sich gezeigt, dass dieses Verfahren nicht auf alle Zähne anwendbar ist, da die Zervikallinie nicht immer parallel zur Okklusalebene E_{okk} liegt. Bei dem für diese Arbeit untersuchten Material zeigte sich, dass vielfach, gemessen an der Okklusalebene, die bukkale Zervikallinie tiefer liegt als die linguale und der distale Teil niedriger ist als der mesiale.

Die Konstruktionsmethode nach Schultz (2012) konnte nicht für die untersuchten Stammlinien-Zatheria und Didelphimorphia verwendet werden, da sie auf einer zentralliegenden Wurzel beruht.

Alternativ wurde daher eine weitere Konstruktionsmethode für eine Referenzebene in ungefähr okklusaler Ausrichtung für zweiwurzelige, brachydonte, untere Molaren erarbeitet (Abb. 7):

Schritt 1: Mit Hilfe von PolyworksTMIMInsepct wurden drei Punktpaare gesetzt, aus deren Distanz jeweils ein Mittelpunkt berechnet wurde (Abb. 7). Die Ausgangspunkte für den ersten Mittelpunkt liegen nahe der Kronenbasis an der bukkalen und an der lingualen Seite der vorderen Wurzel. Das zweite Punktpaar liegt an der hinteren Wurzel. Weiter werden die Höckerspitzen von Protoconid und Metaconid als Punktpaar markiert. Um den Fehler durch subjektive Konstruktionen zu minimieren, wurden die Punktpaare nach der Konstruktion ausgeblendet und das Verfahren insgesamt zehn Mal durchgeführt.

Schritt 2: Durch die 30 konstruierten Mittelpunkte wurde eine Ebene gemittelt (*best-fit*), die als Mittelebene E_{Mit} bezeichnet wird und die zu einer Okklusalebene senkrecht steht (Abb. 7).

Schritt 3: Es wurde nun die Zervikallinie durch etwa 50 Einzelpunkte markiert und durch diese Punkte der Vektor (\vec{v}_{mes}) gemittelt (Abb. 7). Dieser wurde anschließend auf E_{Mit} projiziert.

Schritt 4: Aus der Ausrichtung von \vec{v}_{mes} und E_{Mit} ließ sich nun eine Ebene E_a erstellen, die senkrecht zu E_{Mit} ausgerichtet ist und \vec{v}_{mes} enthält (Abb. 7). Die Ebene E_a lässt sich an Einzelzähnen konstruieren, entspricht allerdings noch nicht in allen Fällen der Okklusalebene E_{Okk} . Dadurch, dass die Zervikallinie in einigen Fällen mesial höher liegt als distal, entsteht ein Neigungswinkel zwischen E_a und der gewünschten Okklusalebene. Dieser Winkel lässt sich korrigieren, wenn zwei oder mehr Zähne einer Zahnreihe in ursprünglicher Ausrichtung vorliegen.

Schritt 5: Es wurden die Zervikallinien beider oder aller Zähne markiert (vgl. Schritt 3) und daraus ein zahnübergreifender Vektor $\vec{v}_{mes. gesamt}$ konstruiert (Abb. 7). Dieser wurde auf die jeweilige Ebene E_{Mit} des Zahns projiziert und daraus folgt dann, wie in Schritt 4, die Erstellung von E_a , die mit der gewünschten Okklusalebene E_{Okk} übereinstimmt.

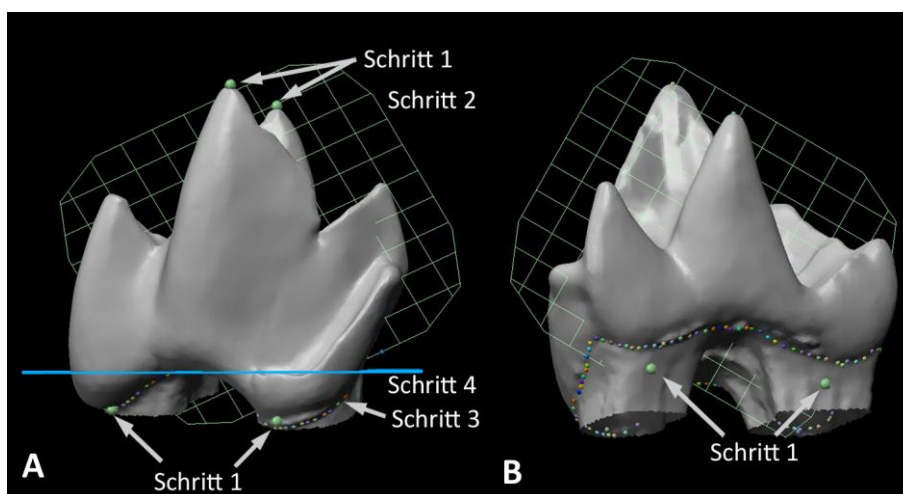


Abb. 7: Das digitale Modell eines unteren Molaren von *Monodelphis* (m1, ZFMK 99.569) in bukkaler (A) und lingualer (B) Ansicht. In fünf Schritten wird das Modell ausgerichtet. (SCAN, ORIG)

Die Konstruktion von E_{Okk} ist somit an Zahnreihen mit mehreren aufeinanderfolgenden Molaren gebunden. Um E_{Okk} auch für Einzelzähne verwenden zu können, kann an den wenigen fossilen Zahnreihen sowohl E_a , wie auch E_{Okk} erstellt werden. Der Winkel zwischen diesen beiden Ebenen ist der Korrekturwinkel α . Indem E_a von Einzelzähnen um den Winkel α geneigt wird, kann die Ausrichtung der Okklusalebene angepasst werden. Wenn keine Zahnreihe als Vergleich zur Verfügung steht, kann E_a soweit rotiert werden, dass sie subjektiv der Okklusalebene entspricht. Alle Korrekturwinkel α sind im Anhang 10.3 angegeben.

Von den konstruierten Elementen E_{Mit} , E_{Okk} und \vec{v}_{mes} reichen jeweils zwei aus, um in Polyworks™ IMInspect ein Koordinatensystem zu definieren. Das digitale Modell erfährt so eine standardisierte Neuausrichtung. Nach der Ausrichtung entspricht E_{Mit} der xz-Ebene, E_{Okk} der xy-Ebene, \vec{v}_{mes} zeigt nach +x und +z entspricht der Apikalrichtung.

4.4.2. Konstruktion des Relief-Index (RI)

Der von Kullmer et al. (2002) vorgestellte Relief-Index (dort „3D-Index“ genannt) stellt eine Möglichkeit dar, die Steilheit eines Kronenreliefs zu abstrahieren. Bisher hat diese Methode besonders in der Primatologie und Paläoanthropologie unter dem Begriff Relief-Index (RI) Verwendung gefunden (z.B. M´Kirera & Ungar 2003, Ulhaas et al. 2004, Ulhaas 2006, Ulhaas et al. 2007). Der Index ist ein Quotient aus einer 3D- und einer 2D-Oberfläche, respektive der gesamten dreidimensionalen Kronenoberfläche und der Grundfläche der Zahnkrone auf der Okklusalebene.

Die Konstruktion wurde hier teilweise abgewandelt, um der Form der untersuchten Molaren gerecht zu werden. Für die Ermittlung des RI wurde von anderen Bearbeitern (Kullmer et al. 2002, M´Kirera & Ungar 2003, Ulhaas et al. 2004, Ulhaas 2006, Ulhaas et al. 2007) eine zweidimensionale Schnittfläche der Okklusalebene mit dem Zahnmodell an einem bestimmten Punkt der Krone erzeugt. Dies setzt voraus, dass ein vergleichbarer Fixpunkt, z.B. der tiefste Punkt des Talonids oder der tiefste Punkt der Okklusaloberfläche, an den Molaren aller untersuchten Taxa vorhanden ist. Da dies bei den hier untersuchten Taxa nicht gefunden werden konnte, wird für die Berechnung des RI die okklusale Umrissfläche der Krone verwendet (Abb. 8). Die dreidimensionale Kronenoberfläche wurde von anderen Bearbeitern oberhalb der zuvor beschriebenen Schnittebene gemessen. Da diese Schnittfläche hier nicht konstruiert wurde, ist stattdessen die Gesamtoberfläche der Krone verwendet worden. Für den artübergreifenden Vergleich von RI-Werten eignen sich wenig, oder möglichst gar nicht abgenutzte Zähne. Für die vorliegende Arbeit wurden daher Molaren vermessen, die sich in den Abnutzungsstadien I bis III befanden. Abweichungen von dieser Regel werden ausdrücklich benannt. Zur Berechnung des Indexwertes wurde der Zahn nach der unter 4.4.1 beschriebenen Methode ausgerichtet und zunächst eine Ebene in xy-Ausrichtung erstellt (= E_{Okk}). Auf diese Ebene ließ sich nun der okklusale Umriss des Zahns projizieren und dessen Flächeninhalt messen. Anschließend wurde

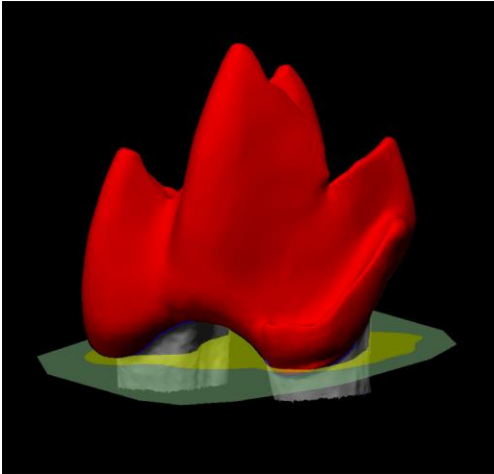


Abb. 8: Flächenmarkierungen zur Berechnung des Relief-Index (RI) an einem unteren Molaren von *Monodelphis* (m1, ZFMK 99.569) in bukkaler Ansicht. Dazu wird einerseits die dreidimensionale Kronenoberfläche (rote Fläche oberhalb der blau markierten Zervikallinie) markiert und der Flächeninhalt berechnet. Der Kronenumriss aus Okklusalansicht wird auf die ideale Okklusalebene (grün) projiziert (gelbe Fläche) und vermessen. (SCAN, ORIG)

die Zervikallinie markiert und als Kurve in das Zahnmodell eingefügt. Folgend ließ sich die Kronenoberfläche oberhalb dieser Linie messen. Die Markierung der Zervikallinie wurde insgesamt fünf Mal durchgeführt, um subjektive Ungenauigkeiten auszugleichen.

Die Kronenoberfläche stellt den Dividenten des Index dar, während die Umrissfläche des Modells der Divisor ist:

$$RI = \frac{3D - \text{Kronenoberfläche}}{2D - \text{Kronengrundfläche}}$$

Die Messwerte für die Berechnung der RI-Werte finden sich im Anhang 10.4. Die statistische Auswertung der RI-Werte wurde mit IBM SPSS Statistics 22 vorgenommen.

Fossile Molaren, die für einen RI-Vergleich verwendet werden können, waren schwer zu finden, da die Limitierungen den Großteil der Exemplare ausschließt. Der Anspruch, dass nur m2 im Abnutzungsstadium I bis III verglichen werden, beschränkt die Auswahl zum einen, andererseits müssen die Zähne für die Vermessung vollständig überliefert sein. Selbst an gut erhaltenen Molaren fehlen häufig einzelne Höcker oder aber die Wurzeln sind mit einem Teil der Kronenbasis abgebrochen. Aus diesem Grund wurde ein Teil der verwendeten Zahnmodelle rekonstruiert. Dabei wurden fehlende Teile mit den entsprechenden Partien anderer Zähne ersetzt, die derselben Spezies angehören und ebenfalls der Position m2 zugeordnet sind. Auf diese Weise wurden nur Zähne bearbeitet, die kleine Beschädigungen aufweisen. Die Rekonstruktionen wurden mit der Software FreeForm Plus TM der Firma geomagic und einem Phantom Desktop Eingabegerät ausgeführt. Die Korrekturen sind im Anhang 10.5 dokumentiert.

4.4.3. Konstruktion des Okklusalen Kompass

Als Okklusaler Kompass wird eine Darstellungsmethode bezeichnet, die die Orientierung und Ausrichtung von Usurfacetten im dreidimensionalen Raum abbildet. Kullmer et al. (2009) beschrieben diese Methode, nach der Streich- und Einfallwinkel jeder einzelnen Facette in einem Kreisdiagramm, ähnlich dem Schmidt'schen Netz, aufgetragen werden.

Die Konstruktion in acht Schritten erfolgte mit der Software Polyworks™IMInspect (Abb. 9):

Schritt 1: Am ausgerichteten Zahnmodell (siehe 4.4.1) werden die Areale der Facetten markiert und in jedes Areal eine *best-fit* Ebene gelegt.

Schritt 2: Auf jede *best-fit* Ebene wird ein Normalvektor gesetzt.

Schritt 3: Die Normalvektoren werden auf die Referenzebene projiziert und zeigen damit, nach geologischer Methode, die Streichrichtung der Facettenebene zwischen 0° und 359° an, wobei 0° der mesialen Richtung entspricht und 90° nach lingual deutet.

Schritt 4: Zur vollständigen Charakterisierung der Facettenebene werden die Vektoren wiederum auf die *best-fit* Ebene der Facette zurückprojiziert. Es ergeben sich daraus die Facettenvektoren \vec{v}_{Fac} . Die Streichrichtung wird beibehalten und der Vektor erhält zusätzlich die Information über den Einfallwinkel in Relation zur Referenzebene.

Schritt 5: Die Facettenvektoren \vec{v}_{Fac} werden numerisch in den Koordinatenursprung verschoben (0, 0, 0) und auf eine Einheitslänge von 1 normiert. Zur Vervollständigung wird ein Kreis um den Koordinatenursprung konstruiert, der einen Radius von $r = 1$ hat und in der xy-Ebene, also der Referenzebene, liegt. Somit entsteht in der +z-Ansicht das Bild des Okklusalen Kompasses. Für die Vermessung der Streich- und Einfallwerte wird ein zusätzlicher Vektor \vec{v}_{mes} in +x Richtung erstellt, der die mesiale Richtung anzeigt und im Koordinatenursprung liegt. Außerdem werden die Facettenvektoren \vec{v}_{Fac} verdoppelt und die Duplikate $\vec{v}_{\text{Fac Ref}}$ auf die Referenzebene projiziert. Es können nun Winkel zwischen \vec{v}_{mes} und $d\vec{v}_{\text{Fac Ref}}$ (Streichrichtung) und \vec{v}_{Fac} und $\vec{v}_{\text{Fac Ref}}$ (Einfallwinkel) vermessen werden.

Schritt 6: Die Messwerte werden in die Darstellung des Okklusalen Kompass umgetragen. Die Richtungen der Vektoren im Kreis zeigen die Ausrichtung der Facetten an, während die Länge der Vektoren winkeltreu den Einfallwinkel wiedergeben. Dabei stellt der Mittelpunkt des Kreises einen Einfallwinkel von 90° dar, während die Kreislinie einem Einfallwinkel von 0° entspricht.

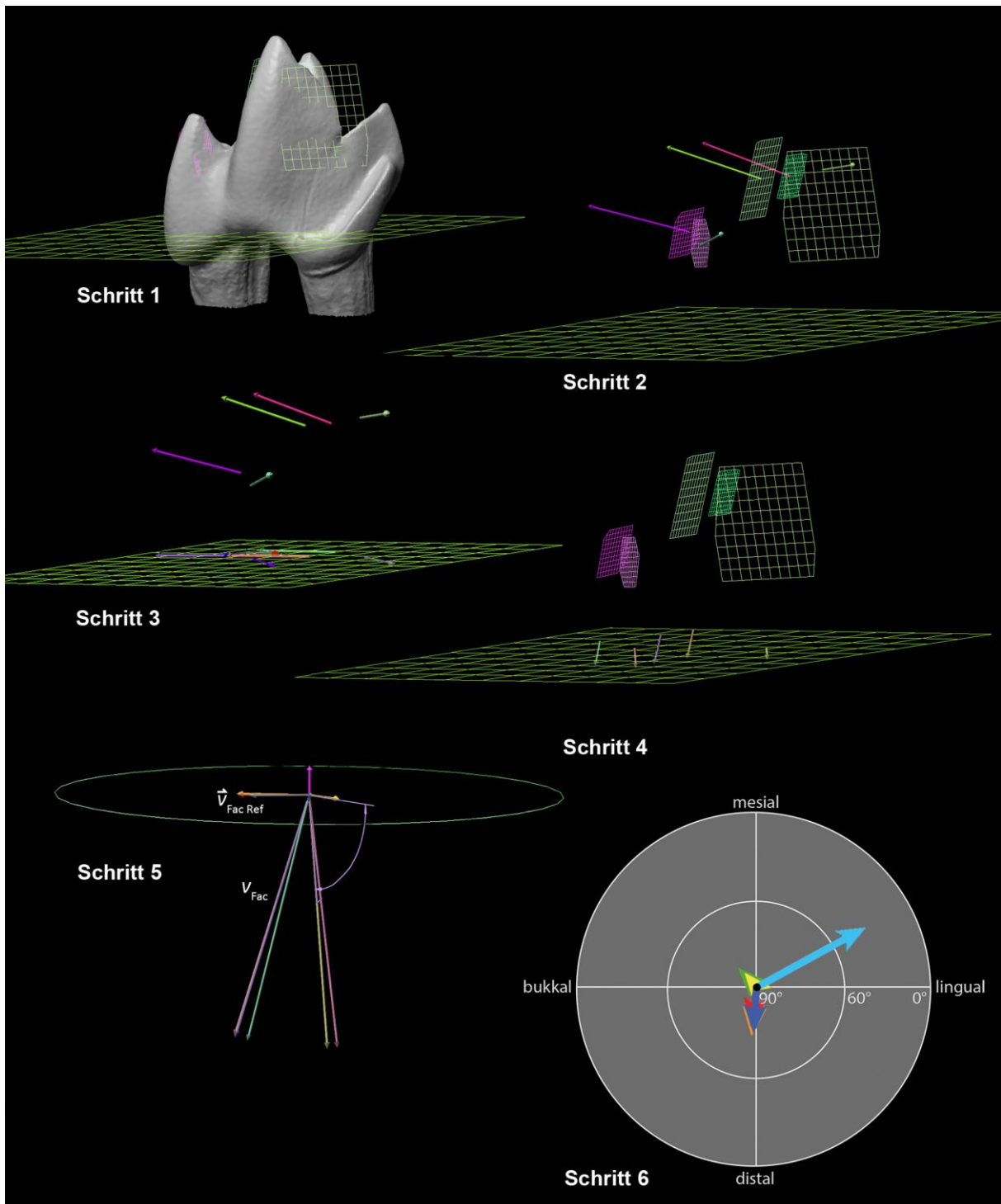


Abb. 9: An dem digitalen Modell eines unteren Molaren von *Monodelphis* (m1, ZFMK 99.569; SCAN, ORIG) wird in sechs Schritten ein Okklusaler Kompass erzeugt. Dafür werden *best-fit* Ebenen für jede Facette erstellt (Schritt 1) und auf diese jeweils ein Normalvektor gesetzt (Schritt 2). Die Vektoren werden verdoppelt und anschließend auf die Referenzebene projiziert (Schritt 3) und dann auf die jeweilige *best-fit* Ebene rückprojiziert (Schritt 4). Es ergibt sich \vec{v}_{Fac} . Die Vektoren werden schließlich auf die Einheitslänge 1 gebracht und in den Koordinatenursprung verschoben (Schritt 5). Anschließend werden sie verdoppelt und die Duplikate auf die Referenzebene projiziert ($\vec{v}_{\text{Fac Ref}}$). Um den Ursprung wird ein Kreis ($r = 1$) in die Referenzebene gelegt. In der Aufsicht auf die Referenzebene ergibt sich das Bild des Okklusalen Kompasses, das hier in einem letzten Schritt noch in eine zeichnerische Darstellung umgetragen wurde (Schritt 6).

Entsprechend der geologischen Charakterisierung nach Clar für das Schichteinfallen lässt sich die Orientierung jeder Facette auf diese Weise durch eine Kombination aus Streichrichtung/Einfallwinkel angeben.

Für *Setifer* und *Nanolestes* wurde die Längsachse der Hypoflexidrinne vermessen und in den Okklusalen Kompass eingetragen. Diese Längsachse wurde als *best-fit* Vektor durch den Verlauf der Rinne gemittelt. Dieser Vektor wurde dann wie ein rückprojizierter Facettenvektor (siehe Schritt 4) behandelt.

Die Messwerte für die Darstellungen im Okklusalen Kompass finden sich im Anhang 10.6.

4.4.4. Konstruktion des Mastikationskompass

Der Mastikationskompass nach Koenigswald et al. (2012) stellt den *power stroke* in einem Kreisdiagramm dar. Die Bewegungen, die der Unterkiefer in Phase I und II ausführt, werden jeweils mit einem Pfeil angezeigt. Der Mittelpunkt des Kreises markiert die zentrale Okklusion, also die Trennung der beiden Phasen. Der Pfeil, der die Phase I darstellt, läuft auf den Mittelpunkt zu, der zweite entfernt sich von ihm. Eine durchgezogene Pfeillinie symbolisiert eine aufwärts gerichtete Bewegung des Unterkiefers, eine gestrichelte die Abwärtsbewegung. Die Länge der Pfeile gibt jeweils Auskunft über den Inklinationwinkel. Der Kreisumfang entspricht 0° , der Mittelpunkt 90° . Dazwischen liegende Winkel werden flächentreu aufgetragen. Die Bewegungsrichtung wird mit der Ausrichtung des Pfeiles dargestellt. Mesial entspricht einem Winkel von 0° , lingual liegt bei 90° (im Uhrzeigersinn), distal dementsprechend bei 180° und bukkal bei 270° .

Die Werte, die den Darstellungen im Mastikationskompass zugrunde liegen, wurden aus OFA-Rekonstruktionen von Kaubewegungen entnommen (vgl. folgendes Kapitel). Die Vermessung der Kaupfade erfolgte mit PolyworksTMIMInsepect.

4.4.5. Occlusal Fingerprint Analyser (OFA)

Bereits in der ersten Förderphase der DFG-Forschergruppe 771 wurde die Software Occlusal Fingerprint Analyser (OFA) entwickelt (Kullmer et al. 2013) und angewendet (z.B. Anders 2011, Engels 2011, Schultz 2012). Im Verlauf der zweiten Förderphase wurde sie sukzessive weiterentwickelt, so dass zuletzt mit der Version 2.0 gearbeitet wurde.

Der OFA ermöglicht die Rekonstruktion von Kaubewegungen. Grundlage dafür sind Oberflächenmodelle (stl-Format) von oberen und unteren Zähnen. Für die vorliegende Arbeit wurden nach Möglichkeit ein oberer und zwei untere Molaren verwendet.

Für die unteren Zähne wird ein wahrscheinlicher Bewegungspfad mit Hilfe von einzelnen Pfadpunkten entworfen. In der folgenden Berechnung werden die Modelle der unteren Molaren dann möglichst nahe an dem entworfenen Pfad entlang bewegt. Die Bewegung wird dabei in eine

vorbestimmte Anzahl von Zeitschritten unterteilt. Während der Bewegung können sich die Modelle der oberen und unteren Molaren nicht durchdringen, weshalb es zu Abweichungen vom ursprünglichen Pfad kommen kann.

Der *power stroke* ist durch Zahn-Zahn-Kontakte gekennzeichnet. In der OFA-Rekonstruktion werden diese je Zeitschritt durch Kontaktflächen gekennzeichnet. Es ist weiterhin möglich die Flächeninhalte dieser Kontaktareale zu exportieren und somit den Kauvorgang mit quantitativen Aussagen über die detektierten Zahn-Zahn-Kontakte zu beschreiben.

In der vorliegenden Arbeit wurden Kontaktflächendiagramme der OFA-Rekonstruktionen erstellt, bei denen die Zahn-Zahn-Kontakte bezeichneten Facetten zugeordnet und dann je Zeitschritt aufgetragen wurden.

4.5. Terminologie

Obere Zähne werden mit Großbuchstaben bezeichnet, untere mit Kleinbuchstaben. Die jeweilige Zahnposition wird als Zahl angegeben.

Mit der Bezeichnung „apikal“ ist in dieser Arbeit die Richtung zu den Höckerspitzen gemeint. Sie ist als Gegensatz zu „zervikal“ - also zur Wurzel hin - zu verstehen.

Inhalt dieser Studie ist die Beschreibung und funktionale Diskussion molariformer Zähne von Stammlinienvertretern der Zatheria, von Tribosphenida mit voll entwickeltem, tribosphenischen Molarensystem und den rezenten Tanreks, die den tribosphenischen Molaren zu einem Habitus reduziert haben, welcher der prätribosphenischen Form ähnelt. Wenn nicht anders beschrieben, wird unter dem Begriff es prätribosphenischen Molaren die Zahnform der Dryolestiden und der Stammlinienvertreter der Zatheria verstanden. Für die Benennung der einzelnen Molarenstrukturen wurden, den unterschiedlichen Zahntypen entsprechend, mehrere Quellen für die Terminologien verwendet.

Für die prätribosphenische Molarenform der Stammlinienvertreter der Zatheria (Abb. 10 A) bezieht sich diese Arbeit vornehmlich auf Martin (2002). Der prominente Höcker des im Querschnitt dreieckigen Zahnes ist der lingual liegende Paracon. Die Dreiecksstruktur schließt das primäre Trigonbecken ein. Dieser Begriff wird von Kielan-Jaworowska et al. (2004) für die Vertiefung zwischen der Paracrista (mesial) und der Metacrista (distal) verwendet. In dieser Arbeit wird der Begriff des Trigons synonym mit seiner ursprünglichen Bedeutung für das sekundäre Trigon des tribosphenischen Molaren verwendet. Bei der Beschreibung des primären Trigons, wird es mit eben diesem Namen benannt. Die Paracrista verbindet den Paracon mit dem mesio-bukkal liegenden Stylocon. Auf diesem Grat liegende Höcker werden nicht näher benannt. Die Metacrista stellt die Verbindung von Paracon und Metastyl dar. Auf diesem Grat liegen Metacon (lingual) und Höcker „C“ (bukkal). Weitere Höcker oder Höckerchen auf dieser Struktur sind nicht benannt. Zwischen Stylocon

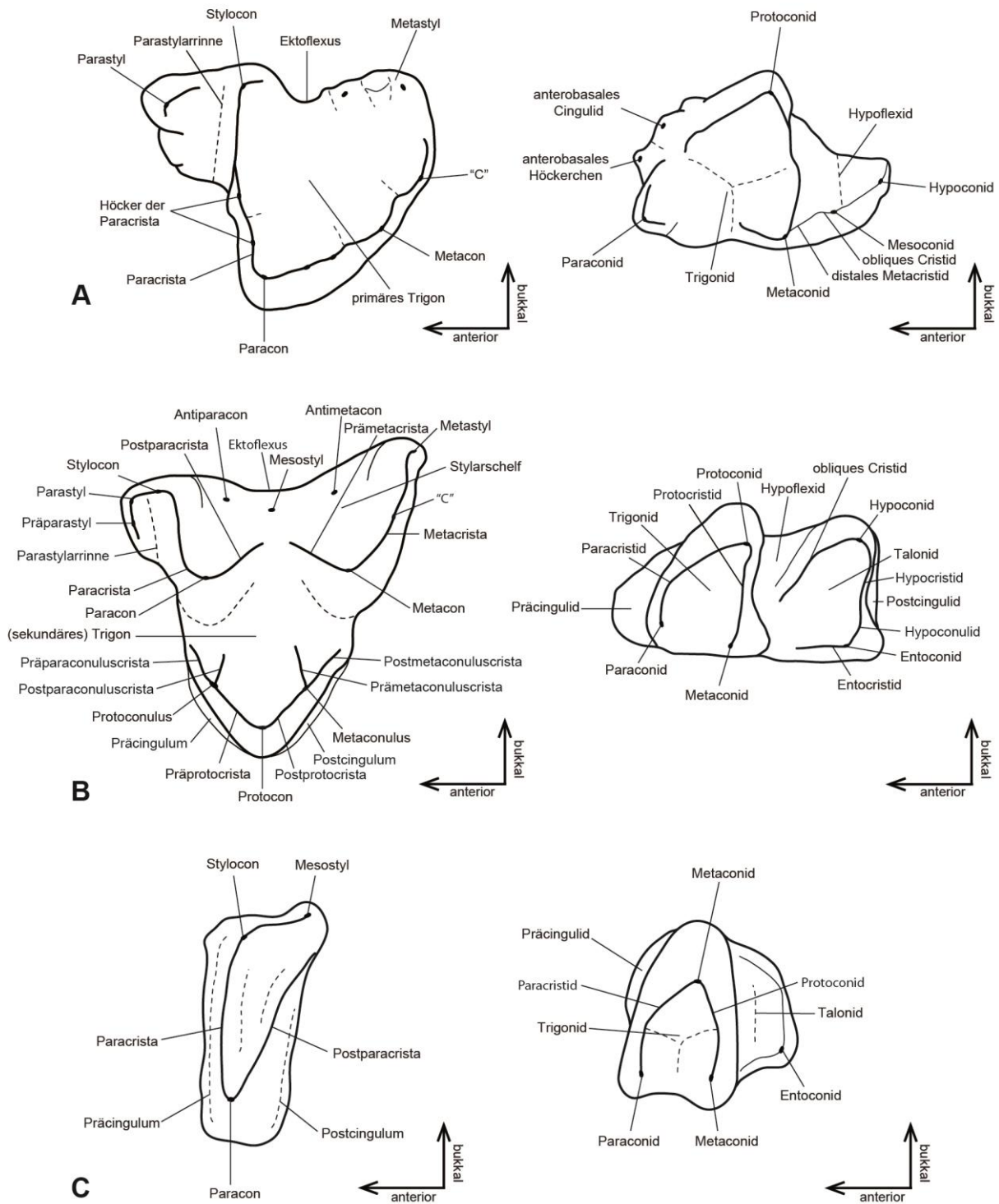


Abb. 10: Terminologie anhand von oberen (links) und unteren (rechts) Molaren von *Nanolestes* (nach Martin 2002), einem generalisierten tribosphenischen Taxon (Patterson 1956, Koenigswald 1970, Hutchison 1974, Kielan-Jaworowska et al. 2004) und *Setifer* (Crompton 1971, Thenius 1989, Davis 2011).

und Metastyl kann die Außenflanke der Zahnkrone konkav eingeschnürt sein. Diese Einbuchtung wird als Ektoflexus bezeichnet. Der Paracrista mesial vorgelagert befindet sich das bukkal gelegene Parastyl. Zwischen Parastyl und der mesialen Flanke der Zahnkrone entsteht so eine rinnenartige Struktur, die bislang als „*groove for the protoconid*“ (Crompton & Kielan-Jaworowska 1978, Kielan-Jaworowska et al. 2004) oder als „*parastyle sulcus*“ (Sigogneau-Russell 2003) bezeichnet wurde. Aufgrund ihrer Bedeutung erscheint eine Namensgebung für die vorliegende Untersuchung angebracht. Sie wird daher im Folgenden als Parastylarrinne bezeichnet.

Der untere Molar besteht aus dem dreihöckerigen Trigonid und einem distal anhängenden Talonid. Die Trigonidhöcker werden als Protoconid (bukkal), Paraconid (mesio-lingual) und Metaconid (disto-lingual) bezeichnet. Mesial, an der Basis des Trigonids, kann ein Präcingulid an der Kronenbasis entwickelt sein. An dieser Position befinden sich auch die mesio-basalen Höckerchen. Der einzige Höcker des Talonids wird als Hypoconid bezeichnet (für die ausführliche Diskussion zu dieser Höckerbezeichnung siehe Kap. 6.4.2). Vom Hypoconid läuft das oblique Cristid auf das Metaconid zu und kann dessen Basis erreichen. Es kann aber zusätzlich ein distales Metacristid entwickelt sein, das von der Spitze des Metaconids auf das oblique Cristid zuläuft (Fox 1985). Zwischen dem Trigonid und dem Hypoconid wird auf der bukkalen Flanke eine rinnenartige Struktur aufgespannt, die Hypoflexid genannt wird. Martin (2002) benannte diese Rinne nicht. Die Bezeichnung dieser Struktur als Hypoflexid hängt mit der Homologisierung des Talonidhöckers mit dem Hypoconid der Tribosphenida zusammen (vgl. Kap. 6.4.2).

Die Strukturelemente des tribosphenischen Molarenmusters (Abb. 10 B) wurden von Kielan-Jaworowska et al. (2004) umfassend benannt. Sie wurden hier weitgehend übernommen und lediglich in einigen Punkten ergänzt, bzw. modifiziert.

Der obere Molar hat drei Haupthöcker. Diese sind der lingual liegende, neomorphe Protocon und die bukkal davon liegenden Höcker Paracon und Metacon. Vom Protocon verläuft die Protocrista auf den Paracon und den Metacon zu. Der mesiale Zweig wird als Präprotocrista, der distale als Postprotocrista bezeichnet. Zwischen Protocon und Paracon, bzw. Metacon, kann jeweils ein weiterer Höcker liegen. Diese werden dann Paraconulus (zwischen Protocon und Paracon) und Metaconulus (zwischen Protocon und Metacon) genannt. Von ihnen gehen vornehmlich in bukkaler Richtung die Präparaconulus- und Postparaconulus-, bzw. Prämetaconulus- und Postmetaconuluscristae ab. Zwischen Protocon, Paracon und Metacon ist das (sekundäre) Trigonbecken eingeschlossen. Bukkal von Paracon und Metacon kann ein differenzierter Schelfbereich vorhanden sein. Die Benennung der Stylarhöcker ist nicht einheitlich. Bei Thenius (1989) wurden sie mit A-E benannt, während Kielan-Jaworowska et al. (2004) sie einzeln benannt haben. Schlüssig und zweckdienlich scheint eine Kombination der Bezeichnungen von Kielan-Jaworowska et al. (2004) und Koenigswald (1970). Demnach ist der mesial liegende Höcker das Parastyl. Darauf folgen der Stylocon und der Antiparacon, die

beide bukkal des Paracons liegen. Ähnlich dem zuerst beschriebenen Molarenmuster der Tribosphenida-Stammlinienvertreter kann auch bei den Tribosphenida eine konkave Einschnürung der bukkalen Kronenflanke zwischen Paracon und Metacon vorhanden sein. Sie wird hier als Ektoflexus bezeichnet. Distal des Ektoflexus kann ein weiterer Stylarhöcker liegen, der Mesostyl genannt wird. Die distal folgenden Stylarhöcker sind der Antimetacon und schließlich das Metastyl. Der Bereich zwischen den bukkal liegenden Stylarhöckern und Paracon und Metacon wird als Stylarschelf bezeichnet. Paracon und Stylocon werden von der Paracrista verbunden. Während Thenius (1989) und Kielan-Jaworowska et al. (2004) den Grat zwischen Paracon und Metacon als Centrocrista (bzw. „*centracrista*“ bei Kielan-Jaworowska et al. (2004)) benannt haben, wird hier eine weitere Differenzierung vorgezogen, die von Hutchison (1974) verwendet wurde. Demnach teilt sich dieser Grat auf in einen Teil, der am Paracon liegt (Postparacrista), und einen, der am Metacon liegt (Prämetacrista). Zwischen Metacon und Metastyl spannt sich die Metacrista, auf der der Höcker „C“ liegen kann. Mesial kann eine Parastylarrinne bestehen. Sie wird umschlossen vom Parastyl, dem lingual ein Präparastyl vorgelagert sein kann, und der mesialen Paraconflanke.

Die Trigonidhöcker der unteren Molaren tragen die gleichen Bezeichnungen, wie bei den prätribosphenischen Zähnen. Zwischen Protoconid und Paraconid wird das Paracristid gespannt, zwischen Protoconid und Metaconid das Protocristid. Mesial kann ein Präcingulid dem Trigonid vorgelagert sein. Es kann ein distales Metacristid vorhanden sein, das vom Metaconid nach bukko-distal verläuft. Das Talonid hat einen dreihöckerigen Habitus mit einem bukkal gelegenen Hypoconid, während lingual das Entoconid und distal das Hypoconulid liegen. Diese drei Höcker können eine beckenartige Struktur aufspannen - das charakteristische Talonidbecken der Tribosphenida. Zwischen Trigonid und Hypoconid kann noch ein Hypoflexid bestehen. Der Grat zwischen Hypoconid und Hypoconulid heißt Hypocristid, während der Grat zwischen Hypoconulid und Entoconid als Postcristid bezeichnet wird. Vom Entoconid läuft das Entocristid auf das Metaconid zu.

Die hier verwendete Benennung der Tanrekmolaren (Abb. 10 C) setzt sich aus der Beschreibung von Kielan-Jaworowska et al. (2004) für den tribosphenischen Habitus, dem *Potamogale* am nächsten kommt, und den Benennungen von Thenius (1989) für die Molaren von *Setifer* zusammen.

Der obere Molar zeigt eine einfache Dreiecksstruktur, deren Eckpunkte Thenius (1989) als Paracon, Parastyl und Mesostyl bezeichnete. In wie weit diese Homologisierung mit den zuvor vorgestellten Begriffen für den tribosphenischen Molaren gerechtfertigt ist, kann hier nicht erörtert werden. Vielmehr werden gerade im Fall der Tanreks die Bezeichnungen der Molarenstrukturen hauptsächlich deskriptiv verwendet. Aufgrund der relativ distalen Lage wird hier allerdings davon ausgegangen, dass der Höcker, der von Thenius (1989) als Parastyl angesprochen wurde, vielmehr dem Stylocon der Tribosphenida entspricht. Hierfür spricht, dass bei einigen Tanreks die oberen Molaren im mesio-bukkalen Bereich noch Höcker, bzw. hakenförmige Erweiterungen haben. Es wird daher von der

Benennung durch Thenius (1989) abgewichen und der mesio-bukkal liegende Dreieckshöcker als Stylocon bezeichnet. Die Grate zwischen Paracon und Stylocon, bzw. Paracon und Mesostyl, werden hier als Paracrista, bzw. Postparacrista, bezeichnet. Der Krone mesial und distal angelagerte Cingula werden Präcingulum und Postcingulum genannt.

Der untere Molar der Tanreks weist ebenfalls die drei Haupthöcker Protoconid, Paraconid und Metaconid auf. Thenius (1989) bezeichnete den einzelnen Talonidhöcker von *Setifer* als Entoconid, was vermutlich mit seiner lingualen Lage zu rechtfertigen ist. Der homologisierende Wert dieser Bezeichnung ist nicht weiter erläutert. Mesial kann dem Trigonid ein Cingulid angelagert sein, das im Falle der Tanreks als Präcingulid angesprochen wird.

Den graphischen Darstellungen liegen unterschiedliche, bildgebende Verfahren zugrunde. Diese sind jeweils in den Abbildungsbeschriftungen vermerkt (FOTO - Auflichtmikroskop, REM – Rasterelektronenmikroskop, SCAN - μ -CT Scan). Ob es sich um Abbildungen von Originalen (ORIG.) oder Abgüssen (ABG.) handelt, wird ebenfalls angegeben. Die Orientierungspfeile geben jeweils die mesiale (langer Pfeil) und bukkale Richtung (kurzer Pfeil) an, wie es in Abb. 10 dargestellt ist. Um eine eindeutige Beleuchtung zu erzielen, werden die oberen Molaren umgekehrt dargestellt, so dass die Höckerspitzen zur Bildoberkante gerichtet sind. Die verwendeten Abkürzungen in den Abbildungen (Tab. 2) sind weitgehend von Schultz (2012) übernommen und in vergleichbarem Stil ergänzt.

Tab. 2: Verwendete Abkürzungen für Zahnstrukturen

amtc	Antimetacon
apac	Antiparacon
crd	obliques Cristid
dmcd	distales Metacristid
end	Entoconid
ekf	Ektoflexus
Fac 1	Facette Nr. 1 (nach Crompton 1971)
Fac 2	Facette Nr. 2 (nach Crompton 1971)
Fac 3	Facette Nr. 3 (nach Crompton 1971)
Fac 4	Facette Nr. 4 (nach Crompton 1971)
Fac 5	Facette Nr. 5 (nach Crompton 1971)
Fac 6	Facette Nr. 6 (nach Crompton 1971)
Fac 9	Facette Nr. 9 (nach Maier 1980)
hfd	Hypoflexid
hyd	Hypoconid
hyld	Hypoconulid
mesd	Mesoconid
msyl	Mesostyl
mtc	Metacon
mtcr	Metacrista
mtd	Metaconid
pac	Paracon
pacd	Paracristid
pacr	Paracrista
pad	Paraconid
par	Parastyl
parcl	Paraconulus
parr	Parastylarrinne
postpacr	Postparacrista
postprcr	Postprotocrista
präcd	Präcingulid
prämtcr	Prämetacrista
prc	Protocon
prcd	Protocristid
prd	Protoconid
(prim.) tr	(primäres) Trigon
sth	Stylarhöcker
styl	Stylocon
tad	Talonid

4.6. Generalisierte Abnutzungsstadien

Die Notwendigkeit einer Klassifizierung der sukzessiven Abkautung wurde bereits in Kapitel 3.4 angesprochen. Das hier vorgestellte System relativer Abkaustadien ist eine künstliche Unterteilung eines sukzessiv ablaufenden Vorgangs. Es berücksichtigt einerseits die individuelle Abnutzung der einzelnen Molarenpositionen und ermöglicht andererseits einen Vergleich verschiedener Taxa. Besonders in Bezug auf letzteres wurde als gemeinsames Merkmal aller untersuchten Zähne die Dentinfreilegung an den Haupthöckern (Protocon, Paracon und Metacon, bzw. Protoconid, Paraconid und Metaconid) und die Fusion dieser Dentinareale als Grundlage herangezogen (Abb. 11). Dieses System lässt sich für die prätribosphenischen, tribosphenischen und zalambdodonten Molaren verwenden. Es lehnt sich an die Klassifizierung der Abkaustadien an, die von Schultz (2012) anhand von Dryolestidenmolaren erarbeitet wurde.

Das Stadium I beschreibt den eruptierten Zahn bis zu dem Zeitpunkt, an dem der erste apikale Schmelzdurchbruch entsteht, mit dem Stadium II beginnt. In der Regel beschränken sich diese kleinen Dentinareale auf die Höckerspitzen, selten treten bereits an den Graten kleine Freilegungen auf. Im Laufe des Stadiums III kommt es zu einer weitläufigen Dentinfreilegung entlang der Grate. Die Dentinareale der einzelnen Höcker sind noch nicht miteinander verbunden. Die Fusionen von Dentinarenalen einzelner Höcker charakterisieren Stadium IV. Eine weitere Unterteilung des Stadiums IV in maximal drei Unterstadien (a-c) ist in dieser Arbeit vorgenommen worden, wenn eine deutliche Unterteilung möglich war. Dabei verbinden sich nacheinander die Dentinareale der drei Haupthöcker. Diese stehen in einem Dreieck zueinander, es gibt folglich drei verbindende Linien zwischen den Höckern. Jede Verbindung entlang einer Dreiecksseite entspricht einem Unterstadium. Das finale Stadium V ist durch eine deutlich abgetragene Krone gekennzeichnet. Freigelegtes Dentin nimmt die okklusale Oberfläche nahezu vollständig ein.

Alle weiteren Molarenstrukturen unterliegen ebenfalls einer ontogenetisch fortschreitenden Abnutzung. Da es sich um ein komplexes System von Attrition und Abrasion, sowie Kombinationen daraus handelt, ist es nicht so einheitlich, dass es generalisiert dargestellt werden könnte. Vielmehr offenbaren sich hier interspezifische Unterschiede, die als ergänzende Beschreibung für einzelne Taxa angegeben werden.

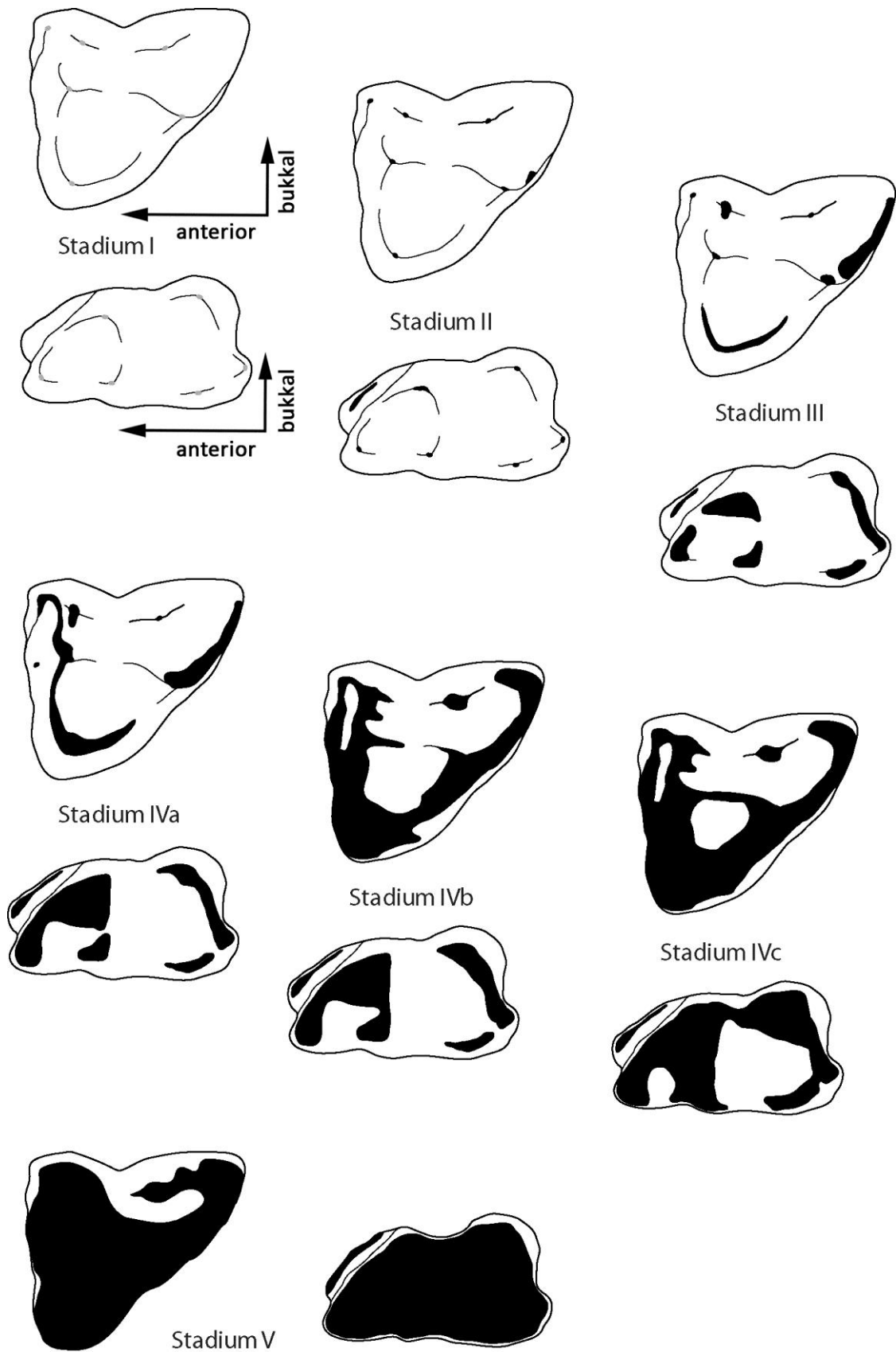


Abb. 11: Darstellung der generalisierten Abkaustadien I-V anhand von abstrahierten Molaren von *Didelphis*. Festgelegt sind diese Stadien an der Dentinfreilegung der oberen und unteren Molaren. Die beispielhaften Molaren (M2 und m2) sind jeweils in Okklusalanalysen dargestellt. Die schwarz markierten Areale stellen das freigelegte Dentin dar.

4.7. Systematik

Systematische Begriffe werden für die rezenten Taxa wie in Wilson & Reeder (2005) verwendet. Für fossile Taxa folgt die Systematik Kielan-Jaworowska et al. (2004), wenn nicht anders angegeben. Eine markante Ausnahme stellt der Begriff der Tribosphenida McKenna, 1975 dar. Dieser Terminus umfasst die laurasischen, tribosphenisch bezahnten Säugetiere. In Übereinstimmung mit Davis (2011), Davis & Cifelli (2011) und Kielan-Jaworowska (2013) wird der Begriff der Boreosphenida Luo et al., 2001, der mit der Theorie des zweifachen Auftretens des tribosphenischen Molaren geprägt wurde und so bei Kielan-Jaworowska et al. (2004) Verwendung fand, als Synonym der Tribosphenida angesehen.

4.8. Fütterungsversuche und Kotpartikelanalyse

Das Zerkleinerungspotential von tribosphenischen und prätribosphenischen Molaren wurde mit Hilfe von Fütterungsversuchen und anschließenden Kotpartikelanalysen untersucht. Als tribosphenisch bezahnte Tiere wurden *Monodelphis* und *Tupaia* ausgewählt. Als Analogon zur prätribosphenischen Bezahnung wurde der zalambdodonte *Setifer setosus* gewählt (siehe Kap. 3.3). Hypothetisch ist zu erwarten, dass die komplexen tribosphenischen Molaren eine effektivere Zerkleinerung möglich machen, als die vergleichsweise einfacher gebauten zalambdodonten Zähne.

Die Versuchsreihe mit *Monodelphis domestica* wurde von den Mitarbeitern des Sears-Lab der University of Illinois durchgeführt. Die Tiere haben von dieser Institution dreistellige Identifikationsnummern erhalten. Um die Tiernummern von ebenfalls dreistelligen Probennummern unterscheiden zu können, wird ihnen ein „Il“ vorangestellt (z.B. Il544). Die Proben von *Tupaia belangeri* wurden im Deutschen Primatenzentrum in Göttingen unter der Aufsicht von Prof. Eberhard Fuchs genommen. Diese Tiere haben fünfstellige Identifikationsnummern. Zur besseren Wiedererkennung wird ihnen hier ein „Gö“ vorangestellt (z.B. Gö16073). Im Milinkovitch-Lab der Universität Genf wurden *Setifer setosus*-Individuen beprobt. Auch sie haben fünfstellige Identifikationsnummern, die vom Institut vergeben wurden. Sie werden durch „Ge“ kenntlich gemacht (z.B. Ge15534). Schließlich wurden auch Proben von zwei *S. setosus*-Individuen des Zoologisch-Botanischen Gartens Wilhelma in Stuttgart untersucht. Da die Proben der beiden Tiere nicht zu trennen waren, werden sie gemeinsam als „Wilhelma“ bezeichnet.

Um eine möglichst homogene Nahrungsgrundlage als Basis für einen zwischenartlichen Vergleich zu haben, wurden Larven des Mehlkäfers (*Tenebrio molitor*) als Futter verwendet. Wie andere Versuchsreihen gezeigt haben, eignen sich diese Käferlarven als exemplarische weiche Insekten für Fütterungs- oder Zerteilungsexperimente mit Bezug auf Insektivorie (Moore & Sanson 1995, Evans & Sanson 1998, Prinz et al. 2003). Die Tiere wurden zunächst über mindestens drei Tage ausschließlich mit Mehlkäferlarven gefüttert, um sicher zu stellen, dass der Magendarmtrakt keine anderen Nah-

runbspartikel mehr enthält. Den Tieren stand es frei, Mehlwürmer nach eigenem Belieben (*ad libitum*) zu fressen, die Futtermenge war nicht eingeschränkt. Bei einer fortwährenden Mehlwurmkost, wurden dann über mehrere Tage (bis zu einer Woche) täglich Kotproben der Tiere gesammelt. Pro Tier und Tag entstand so im Idealfall eine Kotprobe. Im Zoologisch-Botanischen Garten Wilhelma in Stuttgart werden zwei *Setifer* in einem Käfig gehalten. Hier konnte der Kot nicht individuenbezogen beprobt werden. Da es sich bei beiden Tieren um sehr alte Exemplare handelt, konnte das Kotgemisch für die Alterklasse der senilen *Setifer* genutzt werden (siehe Anhang 10.7). Bei großen Proben wurden Teilmengen gebildet, die einzeln bearbeitet wurden. Diese Teilproben sind durch kleine Buchstaben nach der Probennummer gekennzeichnet (z.B. 001a, 001b).

Jede Kotprobe wurde in einer Wasserstoffperoxidlösung (5 %) aufgelöst, bis sich alle Chitinpartikel vereinzelt hatten. Anschließend wurde die aufgelöste Probe auf ein Filterpapier (VWR 125 mm, Katalognummer 516-0834 mit einer Retention von 12-15 µm) gespült und mit destilliertem Wasser die Feinstpartikel ausgewaschen. Bei größeren Kotmengen wurden die Proben auf mehrere Filterpapiere verteilt. Die feuchten Proben wurden gefriergetrocknet und anschließend vom Filterpapier abgenommen. Teilweise verklumpte Anteile der Proben, die sich an den Falzen des Filterpapiers gebildet hatten, wurden von der Probe separiert und nicht weiter in die Analyse einbezogen. Verunreinigungen durch Heu, Einstreu und Haare wurden unter dem Binokular ausgelesen und entfernt.

Die Auswertung der Proben erfolgte nach dem Vorbild von Nørgaard et al. (Nørgaard & Bendixen 2002, Nørgaard & Sehic 2003, Nørgaard 2004, Nørgaard et al. 2004). Zur Digitalisierung der Chitinpartikel wurde jede Probe auf der Glasplatte eines Flachbettscanners (Canonscan 9000F Mark II) verteilt, wobei darauf geachtet wurde, dass sich einzelne Partikel nicht berührten. Die Aufnahme erfolgte mit einer Auflösung von 2400 dpi, die entstandenen Bilder wurden im jpeg-Format gespeichert.

Dadurch, dass die Schatten einzelner Partikel und die sehr dünnen, durchscheinenden Chitinpartikel teilweise identische Farbwerte haben, war eine automatische Analyse der Scanbilder nicht möglich. Alle Bilder wurden daher manuell, Partikel für Partikel, mit Adobe Photoshop CS5 so maskiert, dass eine eindeutige Trennung von Chitinpartikeln und Hintergrund entstand (Abb. 12). Für alle kritischen Farbwerte konnte so entschieden werden, ob sie als Partikel oder als Hintergrund zu werten sind. Außerdem konnten Fremdpartikel wie Heu- und Einstreureste per Hand entfernt werden. Um Staubkörner und Haare zu entfernen, wurde jede Partikelmaske um drei Pixel verkleinert und anschließend um den gleichen Betrag wieder vergrößert. Dadurch konnten lange, dünne Objekte (Haare, Holzfasern) entfernt werden, wobei die rundlicheren Formen der Chitinpartikel kaum verändert wurden. Mit Hilfe der entstandenen Maske wurden alle Partikel weiß und der Hintergrund schwarz gefärbt.

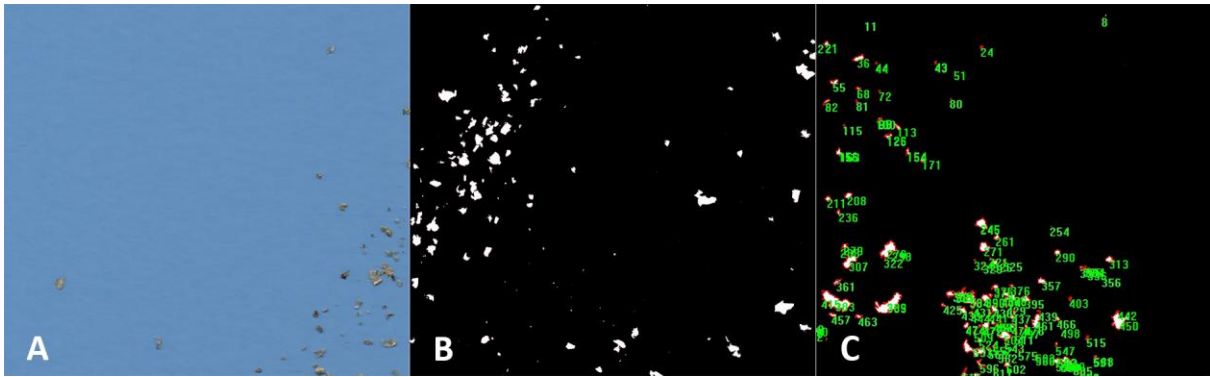


Abb. 12: Drei nebeneinander liegende Ausschnitte aus der digitalen Bearbeitung der Kotpartikelprobe 003b_2. Das Scanbild in Echtfarben (A) wird so maskiert, dass die Kotpartikel als weiße Flächen auf schwarzem Hintergrund (B) erscheinen. Anschließend (C) erfolgt die Bildanalyse mit Image-Pro Analyser, wobei Länge, Breite und Flächeninhalt jedes Partikels vermessen werden.

Die Bildauswertung der so bearbeiteten Scanbilder erfolgte mit der Software Image-Pro Analyser 6.3 (Media Cybernetics, Rockville, USA). Dabei wird jedem Partikel automatisch eine individuelle Nummer zugeordnet. Weiterhin wurden automatisiert die größte Länge, die dazu senkrecht stehende Breite und der Flächeninhalt jedes Partikels vermessen. Zur Größenlimitierung wurde eine Mindestfläche von $0,0005 \text{ mm}^2$, eine Mindestlänge von $0,025 \text{ mm}$ und eine Mindestbreite von $0,025 \text{ mm}$ festgelegt. Alle Partikel, die kleinere Abmessungen haben, wurden für die folgende Auswertung nicht betrachtet. Die entstandenen Daten wurden als Excel-Datenblatt exportiert. Große Proben, die für die Aufbereitung in mehrere Teilproben getrennt wurden, konnten nach der Bildanalyse wieder zu einem Datensatz zusammengeführt werden. Mit SPSS (IBM, Armonk, USA) wurden folgende statistische Kenndaten der Summenkurven berechnet: Minimal- und Maximalgrößen innerhalb jeder Probe, prozentualer Anteil und Gesamtfläche der vermessenen Partikel pro Probe, der daraus resultierende mittlere Flächeninhalt, dessen Standardabweichung und Varianz (siehe Anhang 10.7). Für die Untersuchung der Größenverteilung wurden die Partikel nach den Potenzen zur Basis 2 gruppiert. Die Größenklassen betragen: $< 1/512 \text{ mm}^2$, $1/512 \text{ bis } 1/256 \text{ mm}^2$, $1/256 \text{ bis } 1/128 \text{ mm}^2$, $1/128 \text{ bis } 1/64 \text{ mm}^2$, $1/64 \text{ bis } 1/32 \text{ mm}^2$, $1/32 \text{ bis } 1/16 \text{ mm}^2$, $1/16 \text{ bis } 1/8 \text{ mm}^2$, $1/8 \text{ bis } 1/4 \text{ mm}^2$, $1/4 \text{ bis } 1/2 \text{ mm}^2$, $1/2 \text{ bis } 1 \text{ mm}^2$, $1 \text{ bis } 2 \text{ mm}^2$, $2 \text{ bis } 4 \text{ mm}^2$, $4 \text{ bis } 8 \text{ mm}^2$, $8 \text{ bis } 16 \text{ mm}^2$, $16 \text{ bis } 32 \text{ mm}^2$ und $> 32 \text{ mm}^2$. Für jede Einzelprobe wurde der prozentuale Anteil jeder Größenklasse berechnet. Die Tiere wurden über mehrere Tage beprobt und in der Regel ist pro Tag eine Probe entstanden. Diese Einzelproben wurden zu einer individuenbezogenen durchschnittlichen Verteilung gemittelt (siehe Anhang 10.8). Die Gruppierung der Partikel in Größenklassen machte es möglich, Größenbereiche zu erkennen, in denen besonders viele Partikel fallen. Diese Maximalwerte werden in der Beschreibung als Modalwerte oder Modi bezeichnet.

5. Ergebnisse

5.1. *Setifer*

5.1.1. *Setifer* in der funktionalen Reihung der Tanrekmolaren

Unter der Prämisse, dass die Gruppe der Tenrecidae zu den Afrotheria zu rechnen ist (z.B. Asher & Lehmann 2008, Tabuce et al. 2008), muss man davon ausgehen, dass das Molarengebiss dieses Taxons, direkt oder indirekt, aus dem tribosphenischen Grundmuster hervorgegangen ist. Es sind innerhalb der Tanreks Molarenformen vorhanden, die dem prätribosphenischen Habitus ähneln, doch muss es sich dabei um evolutiv abgeleitete Formen handeln. Es scheint daher angebracht, eine funktionelle Reihung der einzelnen Gattungen mit dem Taxon zu beginnen, das dem tribosphenischen Muster am nächsten kommt.

In funktionaler Hinsicht lassen sich die Molaren der untersuchten Tenrecidae nicht in eine gradlinige Reihung bringen. Es lässt sich jedoch eine graduelle Abfolge der reduzierenden Ableitungen entwerfen, die deutliche Unterschiede zwischen den untersuchten Taxa offenbart. An einem Ende des Formenspektrums steht *Potamogale*. Hier sind Protocon und Metacon deutlich vorhanden und es liegt hauptsächlich eine Reduktion des Talonids vor. Die Reduktion des Metacons ist bei mehreren Tenrecidae festzustellen. Gleichzeitig ist noch ein Protocon vorhanden. Dieser wird in der nächsten Formengruppe reduziert. *Hemicentetes* zeigt diesen Zustand. Jedoch liegen bei dieser Art noch weitere Ableitungen vor. Schließlich ist das Talonid bei einigen Taxa so umgebaut, dass weder die charakteristische, tribosphenische Beckenform, noch die reduzierte des prätribosphenischen Habitus vorhanden ist.

Reduktion des Talonids

Der obere Molar von *Potamogale velox* zeigt noch die Grundmerkmale des tribosphenischen Molaren. Der Protocon, Hauptmerkmal des oberen tribosphenischen Molaren, ist deutlich definiert. Er bildet die prominente, linguale Struktur des Zahns und macht ungefähr ein Drittel der Kronenbreite aus. Ausgehend vom Protocon verlaufen drei Grate in bukkale Richtung (Abb. 13 und Abb. 14 A₁). Zum einen ist dies ein mesialer Grat, der bukkal bis zum Parastyl reicht. Eine Verbindung zum Paracon besteht nicht. Vielmehr endet dieser Grat weit zervikal an der bukkalen Flanke dieses Höckers. Ein zweiter Grat läuft direkt auf die Basis des Paracons zu. Schließlich verläuft ein distaler Grat in Richtung des Metacons, endet aber, ähnlich wie der erstgenannte Grat, weit unterhalb der Höckerspitze an dessen linguale Flanke. Nebenhöcker des Protocons, wie sie bei anderen Tanreks auftreten, finden sich bei *P. velox* nicht. Der Paracon ist der dominierende Höcker der Zahnkrone. Distal davon und nach bukkal versetzt findet sich der Metacon, der im Vergleich zum Paracon deutlich kleiner ist. Bukkal begrenzen Parastyl und Stylocon die Krone. Jenseits des Ektoflexus finden

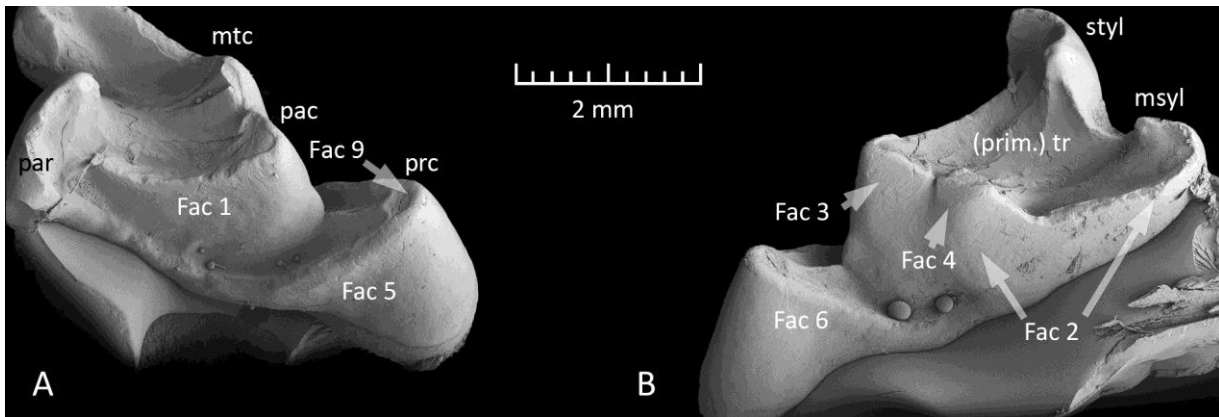


Abb. 13: Oberer M2 von *Potamogale velox* (ZMB MAM 71593). In mesialer Ansicht (A) sind jeweils zwischen den entsprechenden Pfeilen die Facetten unterhalb der Paracrista (Fac 1) und unterhalb der Präprotocrista (Fac 5) zu erkennen. In distaler Ansicht (B) werden die langen Facetten unterhalb der Metacrista (Fac 2) und der Postprotocrista (Fac 6) sichtbar. Außerdem sind kleinere Facetten am distalen Paracon (Fac 3) und am mesialen Metacon (Fac 4) angelegt. (REM, ABG, Abk. siehe Kap. 4.5)

sich gering ausgeprägte Mesostylarhöcker. Der Innenraum des breiten Stylarschelfs ist nicht weiter differenziert. In den ersten beiden Molaren wird durch diese Höckerkonstellation eine dreieckige Struktur aufgebaut.

Der untere Molar wird von dem hohen, dreispitzigen Trigonid bestimmt (Abb. 14 A₂₋₃). Mesial findet sich ein schwaches Präcingulid, das ungefähr die Breite der mesio-bukkalen Protoconidflanke einnimmt. Der Aufbau des Talonids ist bemerkenswert. Es ist beinahe so lang wie das Trigonid. Weiter findet sich hier ein differenzierter Höcker in mittlerer Position an der distalen Kronengrenze. Von dessen Spitze läuft ein Grat auf das Metaconid zu. Dieser Grat erreicht den tiefsten Punkt, bevor er nach einem kurzen Anstieg an der distalen Flanke des Metaconids endet. Er trennt das Talonid in einen bukkalen und einen lingualen Bereich. Der bukkale Teil wird von einer steil abfallenden Fläche bestimmt, die dem Hypoflexid der Prätribosphenida ähnelt. Allerdings wird die Rinne bukkal von einem gratartigen Rand begrenzt, ist also im nicht abgenutzten Zustand nach bukkal geschlossen. Der distale Bereich des Talonids ist so strukturiert, dass ein weiterer Höcker im Ursprung der lingualen, etwas erhöhten Begrenzung vermutet werden kann. Es wird so ein flaches Becken eingeschlossen. Von dem typisch dreihöckerigen Talonid der Tribosphenida unterscheidet es sich durch seine vereinfachte Form.

Die funktionale Analyse der *Potamogale*-Molaren zeigt ein Facettenmuster, das mit dem der Tribosphenida korreliert werden kann (Abb. 13). Es sind die Schmelzfacetten 1 und 2 nach Crompton (1971) ausgepägt. Am unteren Molaren liegen sie an den Flanken des Trigonids, am oberen Molaren finden sie sich am Paracon bzw. Metacon. Obwohl der Metacon nur gering differenziert ist, sind Facetten vorhanden, die den Nummern 3 und 4 nach Crompton (1971) entsprechen. Im oberen

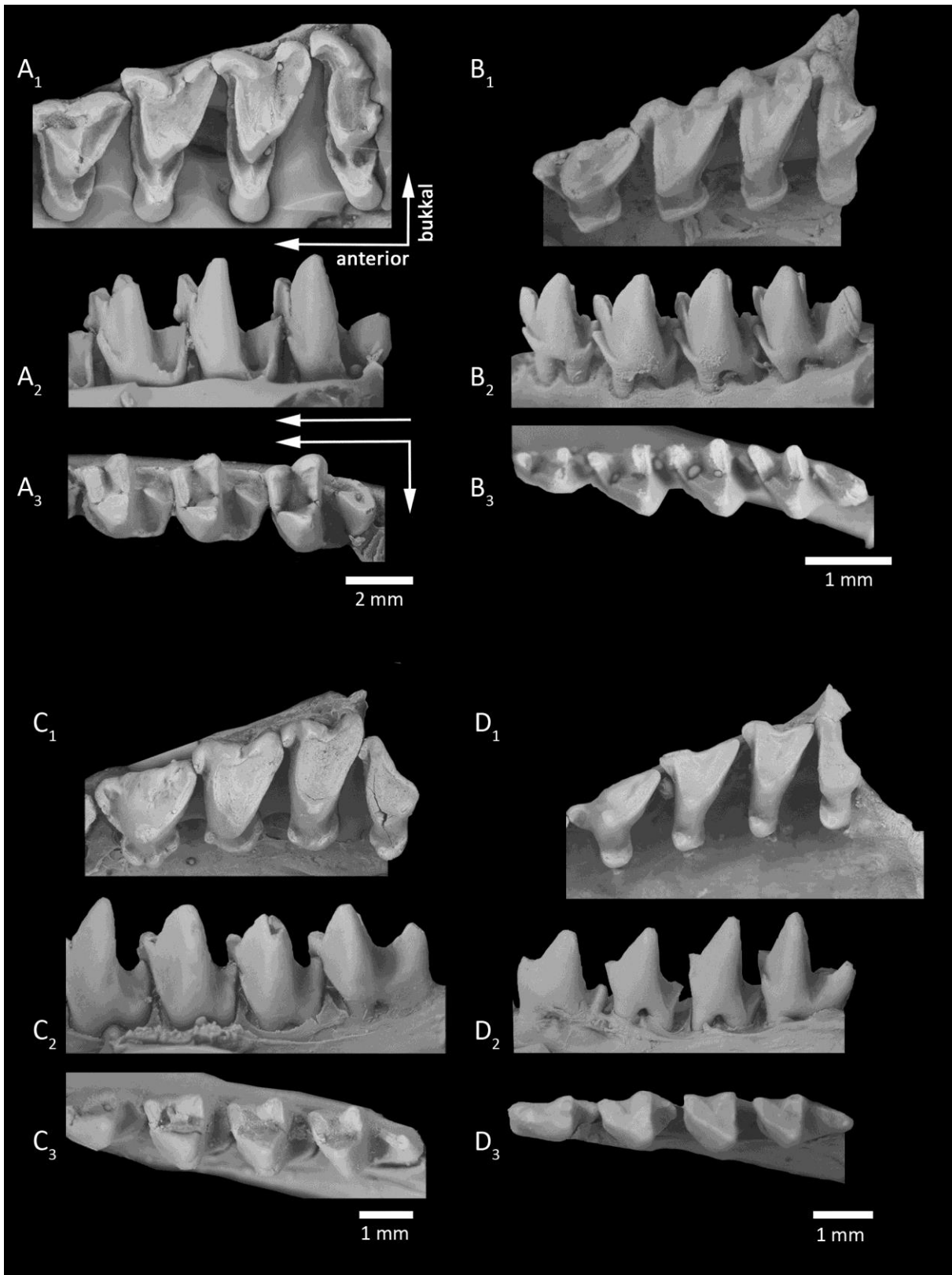


Abb. 14: Obere linke molariforme Prämolaren und Molaren in Okklusalan­sicht (x_1) und entsprechende untere linke Molarenreihen in bukkaler (x_2) und okklusaler (x_3) Ansicht. (A) *Potamogale velox* (ZMB MAM 71593, P4-M3 und m1-m3), (B) *Microgale longicaudata* (ZMB MAM 73255; P4-M3 und p4-m3, B₂ gespiegelt), (C) *Limnogale mergulus* (ZMB MAM ohne Nr., P4-M3 und p4-m3) und (D) *Oryzorictes* sp. (ZMB MAM 71609; P4-M3 und p4-m3, D₂ gespiegelt). (FOTO, ABG)

Molaren liegen sie in dem flachen Winkel zwischen Paracon (Fac 3) und Metacon (Fac 4), während sie im unteren Molaren zum einen die Fläche des bukkalen Talonids einnehmen (Fac 3) und zum anderen auf dem bukko-distalen Grat des Talonidhöckers (Fac 4) liegen. Weiter finden sich am Protocon mesial (Fac 5), und distal (Fac 6) Facetten, die mit dem Metaconid (Fac 5) und dem lingualen Talonidgrat (Fac 6) okkludieren (Facetten ebenfalls nach Crompton 1971). Auf der bukkalen Apikalflanke des Protocons ist eine facettierte Fläche zu erkennen, an der auch Dentin freigelegt wird, die über den lingualen Teil des Talonids und somit über den hohen, mittig liegenden Talonidgrat streicht. Nach der Erweiterung der Facettennomenklatur durch Maier (1980) handelt es sich dabei um Facette 9, die während der Phase II entsteht. Es ist bei *P. velox* also nicht nur ein Protocon vorhanden, sondern er ist aktiv in eine präzise, zweiphasige Okklusion eingebunden.

Reduktion des Metacons

Potamogale ist der einzige rezente Vertreter der Tenrecidae mit einem differenzierten Metacon (Abb. 14). Die folgenden Formen haben diesen Höcker nicht mehr, was einerseits dem primären Trigon eine klar dreieckige Form zurückgibt und andererseits den Ansatz zweier Facetten reduziert.

Aus der Gattung *Microgale* konnten zwei Arten an jeweils einem Individuum untersucht werden. Sie unterscheiden sich nicht wesentlich in der Form der Molaren. Der Protocon ist vorhanden. In seiner relativen Höhe ist er mit dem von *Potamogale* vergleichbar. Er ist nur ein schwach ausgeprägter Höcker, der von einem kleinen Nebenhöcker begleitet wird. Zusammen bauen sie eine cingulumartige Struktur auf. Die Zahnkrone, die nach lingual zum Paracon hin spitzwinkelig zuläuft, wird durch dieses Protoconcingulum um einen stufenartigen Absatz erweitert.

Die unteren Molaren sind ineinander verzahnt. Bei *Microgale* wird das distale Ende des Talonids lingual vom Paraconid und bukkal vom Präcingulid des nachfolgenden Molaren umfasst. Das Talonid wird durch einen prominenten Grat dominiert, der jedoch nicht, wie bei *Potamogale*, eine Grenze zwischen einem lingualen und einem bukkalen Teil darstellt. Vielmehr bildet er Ansatz für eine steil abfallende und nach bukkal offene Rinne. Ein breiter lingualer Talonidbereich, wie bei *Potamogale*, ist hier nicht vorhanden. Auf dem Talonidgrat sitzen bei *M. longicaudata* zwei Höckerchen. Einer bildet das distale Ende des Grates, ein zweiter sitzt diesem in mesialer Richtung auf. Trotz dieses zweispitzigen Habitus besteht ein einheitlich glatter Hypoflexidbereich (Abb. 14 B₂₋₃).

Die steilen Zähne zeigen eindeutig die Facetten 1 und 2, bzw. im oberen Molaren Facette 2_{Tanr.} (zur Problematik der Facettennummerierung am oberen Molaren der Tanreks siehe Kap. 3.2.5). Durch den fehlenden Metacon sind die Ansätze für die Facetten 3 und 4 verloren gegangen. Eine Ausbildung der Facetten 5, 6 und 9 konnte nicht festgestellt werden. Erwähnenswert sind die Attritionsspuren in der Parastylarrinne. Sie belegen, dass hier das Protoconid in den oberen Molaren greift.

Eine morphologisch und funktional ähnliche Molarenkonfiguration findet sich auch bei *Limnogale mergulus* (Abb. 14 C). Der Protocon wird hier durch zwei schwach ausgeprägte Nebenhöcker begleitet. Sie bilden zusammen eine cingulumartige Struktur am lingualen Teil des oberen Molaren. Die Parastylarrinne ist klein.

Die unteren Molaren haben ein einhöckeriges Talonid, ein Präcingulid ist nicht vorhanden. Auch ist kein *interlock*-System ausgebildet.

Die Facetten 1 und 2, bzw. $2_{\text{Tanr.}}$, werden auch bei *Limnogale* angelegt. Bemerkenswert scheint, dass die ganze Breite der distalen Trigonidflanke eine Schmelzfacettierung aufweist. Diese Facettierung kann sich nicht aus Facette 1 und 5 zusammensetzen, wie bei *Tribosphenida* mit fortgeschrittener Abnutzung zu beobachten, da der Antagonist für die letztgenannte Facette nicht vorhanden ist.

Als weiteres Taxon dieser funktionalen Gruppierung wurde *Oryzorictes* untersucht. Es stand dafür ein Exemplar zur Verfügung. Der Protoconbereich wird von einem einzigen Höcker dominiert (Abb. 14 D und Abb. 15). Es fehlen hier die für *Microgale* und *Limnogale* beschriebenen Nebenhöcker. Der linguale Bereich weitet sich nicht zu einem stufenartigen Cingulum, sondern besteht aus einem spitzen Höcker, der im Vergleich mit *Microgale* und *Limnogale* wesentlich klarer definiert ist.

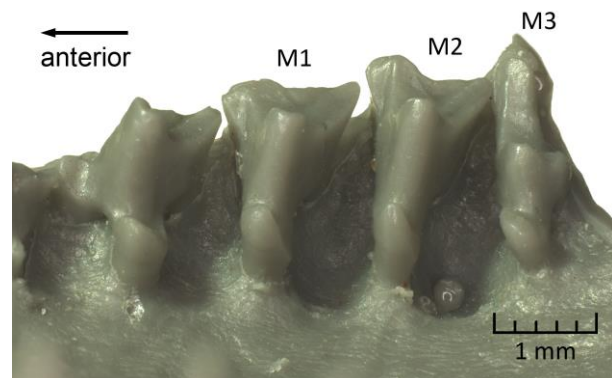


Abb. 15: Rechte obere Molarenreihe und ein Prämolare von *Oryzorictes* sp. (ZMB MAM 71609). Deutlich zu erkennen sind die Vertiefungen im Maxillare zwischen den Zähnen. (FOTO, ABG)

Die Parastylarrinne ist nur klein angelegt. Der Zwischenraum der oberen Molaren ist recht groß, der Knochen zeigt Vertiefungen (Abb. 15). Es entsteht so Platz für einen Antagonisten, der während der Okklusion zwischen die oberen Zähne fahren kann.

Die unteren Molaren ähneln in ihrem einfachen Aufbau denen von *Limnogale*. Auch hier ist kein Präcingulid angelegt und es fehlt die *interlock*-Verzahnung der unteren Molaren. Die Hypoflexidrinne ist deutlich eingeschliffen.

Reduktion des Protocons

Hemicentetes ist eine Form mit einem stark abgeleiteten Gebiss. Das antemolare Gebiss besteht aus freistehenden, sehr spitzen und nach distal gebogenen Zähnen. Ihnen schließen sich stark vereinfachte, schmale Molaren an.

Im Oberkiefer zeigen die Molaren keinerlei Ansatz eines Protocons oder eines lingualen Cingulums (Abb. 17 A₁). Vielmehr werden die oberen Molaren durch den Paracon bestimmt, von dem ein Grat in

mesialer, ein zweiter in distaler Richtung verläuft. Weitere Höcker sind nicht ausdifferenziert. Vom Paracon, bzw. den beiden Graten, fällt der Schmelz zum konkaven Ektoflexus ab, er ist nicht weiter differenziert. Eine Parastylarrinne ist bei *Hemicentetes* nicht ausgebildet.

Ein ebenfalls vereinfachtes Bild zeigen die unteren Molaren (Abb. 17 A₂₋₃). Diese sind äußerst schmal und werden von dem hohen Protoconid dominiert. Sie stehen isoliert und es fehlt das Präcingulid. Die Voraussetzungen für ein *interlock*-System sind damit nicht erfüllt. Das Talonid ist nur schwach ausgeprägt und beinhaltet ein Höckerchen. Es ist weder beckenförmig, noch bildet es eine Hypoflexidrinne.

Die spitzen Molaren zeigen an, dass hier eine präzise Okklusion mit Zahn-Zahn-Kontakten ausgeführt wird. Dies lässt sich mit den vorhandenen Facetten 1 und 2, bzw. 2_{Tanr.} belegen.

Umbau des Talonids

Der Gruppierung von *Echinops*, *Tenrec* und *Setifer* ist gemein, dass kein Protocon mehr angelegt ist. Außerdem ist das Talonid so umgestaltet, dass es keine nach bukkal abfallende Rinnenstruktur mehr gibt.

Auch wenn sich die drei enthaltenen Arten nicht bedeutend voneinander unterscheiden, stellt *Echinops telfairi* die morphologisch ursprünglichste Form dar. Es fehlt hier zwar der Protocon im oberen Molaren, dafür sind jedoch mesiale und distale Cingula an der lingualen Kronenbasis angelegt. Mesial findet sich eine Parastylarrinne, die Abnutzungsspuren zeigt.

Am unteren Molaren ist ein schwach ausgeprägtes Präcingulid vorhanden. Dieses reicht nicht aus, um den vorstehenden Molaren in dem zuvor geschilderten *interlock*-System zu umfassen. Es dichtet aber trotzdem die bukkale Lücke ab, die zwischen dem Talonid des einen und dem Trigonid des distal nächsten Zahnes existiert. Das Talonid des unteren Molaren zeigt zwei Höcker. Von einem lingual liegenden Höcker fällt eine Rinnenstruktur nach bukkal ab. Diese ist jedoch nicht nach bukkal offen, sondern wird hier von dem zweiten Höcker begrenzt. Eine Homologisierung der Höcker mit denen des tribosphenischen Molaren ist anhand dieser Konfiguration schwierig.

Die zwei tanreotypischen Facetten 1 und 2, bzw. 2_{Tanr.}, werden bei *Echinops* ausgebildet.

Der obere Molar von *Tenrec ecaudatus* ähnelt dem von *Echinops*. Die Konfiguration der Cingula und der Parastylarrinne sind vergleichbar.

Auch das Trigonid und das Präcingulid sind ähnlich aufgebaut wie bei *Echinops*. Unterschiede bestehen hingegen im Aufbau des Talonids. Es ist ein breiter Höcker ausgeprägt. Von diesem verlaufen keine Grate zum Trigonid, vielmehr ist es eine rein transversal verlaufende Erhebung. Dadurch entsteht zwischen dieser Erhebung und dem Trigonid eine deutliche Rinne. Diese fällt jedoch nur flach nach bukkal ab. Sie ist sowohl nach lingual, wie auch nach bukkal offen.

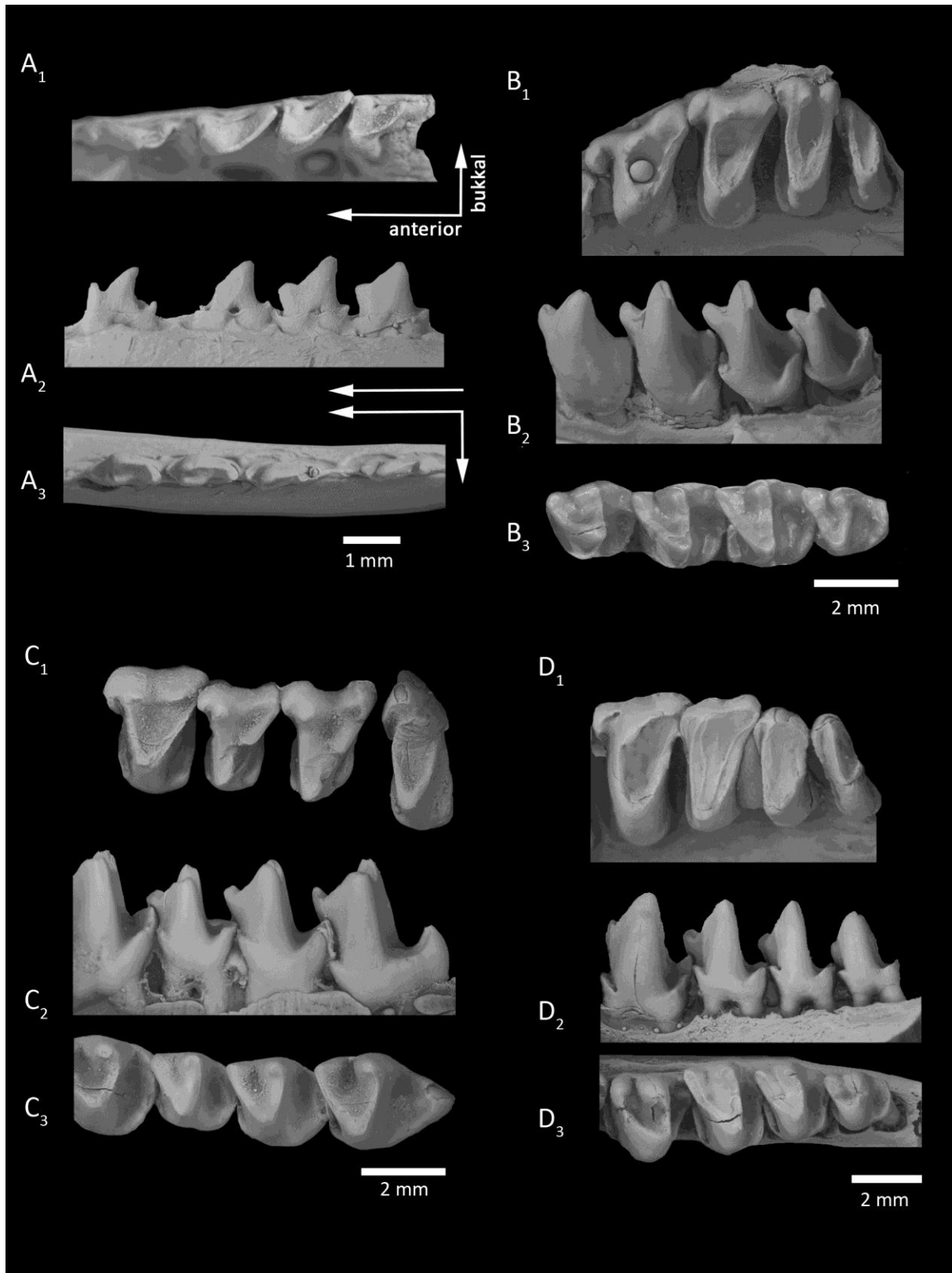


Abb. 16: Obere linke molariforme Prämolaren und Molaren in Okklusalan-sicht (x_1) und entsprechende untere linke Molarenreihen in bukkaler (x_2) und okklusaler (x_3) Ansicht. (A) *Hemicentetes* (ZMB MAM 44294; P4-M3 und p4-m3, A₂ und A₃ gespiegelt), (B) *Echinops telfairi* (ZMB MAM 44592, P4-M3 und p4-m3), (C) *Tenrec ecaudatus* (SMF 19420; P4-M3 und p4-m3, gespiegelt) und (D) *Setifer setosus* (ZMB MAM 44594, P4-M3 und p4-m3). (FOTO, ABG)

Abnutzungsspuren offenbaren, dass bei *Tenrek* die typischen Facetten 1 und 2, bzw. $2_{\text{Tanr.}}$, ausgebildet werden. Kratzer auf den Facetten offenbaren eine orthale Kieferbewegung. Dies, zusammen mit der horizontalen Ausrichtung der Talonidrinne, zeigt an, dass der *power stroke* bei diesem Taxon rein orthal verläuft.

Morphologisch ähnlich sind schließlich auch die Molaren von *Setifer setosus*. Es liegt hier ein schwaches Präcingulum vor. Es geht in seinem lateralen Verlauf in die Parastylarrinne über.

Im Talonid der unteren Molaren sind zwei Höcker vorhanden. Diese liegen ungefähr auf gleicher Höhe und bilden zwei Erhebungen auf einem Grat, der den Talonidbereich vollständig umgibt und an das Trigonid anschließt. Dadurch, dass der umlaufende Grat, wie auch die Tiefenlinien des eingeschlossenen Beckens transversal orientiert sind, bilden sie ein flaches, transversal ausgelängtes Becken, das weder nach lingual noch nach bukkal offen ist.

5.1.2. Morphologie *

Setifer setosus hat eine reduzierte Zahnformel, wobei sich die Reduktionen auf das antemolare Gebiss beschränken. Im Ober-, wie im Unterkiefer, sind jeweils zwei Inzisiven, ein Caninus und drei Prämolaren vorhanden (Thenius 1989). Der obere, letzte Prämolare ist molariform, während der p_3 einen einfacheren Habitus hat. Im Unterkiefer sind beide Prämolaren molariform. Dabei sind sie größer als m_1 und m_2 , die wiederum größer sind als m_3 .

Die zalambdodonten **oberen Molaren** bestehen aus einem lingualen Höcker (Paracon) und zwei bukkalen Höckerchen (Stylocon und Mesostyl). Dazwischen werden zwei Grate (Paracrista und Postparacrista) aufgespannt, von denen der mesiale transversal ausgerichtet ist. An der Basis des Paracons sitzt ein kurzes Präcingulum an. Distal ist an den Molaren nur eine schwache Ausbeulung zu erkennen, während die Prämolaren hier ein höckerartiges Cingulum aufweisen. Mesio-bukkal haben die molariformen Zähne eine rinnenartige Struktur mit transversaler Ausrichtung.

Der letzte obere Molar (M_3) ist kleiner und in seiner Form noch weiter vereinfacht als die vorstehenden Molaren. Die Postparacrista ist hier schwach ausgeprägt, so dass nur ein prominenter Grat - die Paracrista - vorhanden ist. Durch diesen dreieckigen Aufbau ähnelt der obere Molar von *Setifer* denen der Prätribosphenida, die ein ebenfalls dreieckiges, primäres Trigonid haben. Beachtenswert ist die große laterale Breite der Molaren von *Setifer*, die zur Folge hat, dass die Grate und deren Scherkanten ebenfalls langgezogen sind.

* Zur vergleichenden Morphologie der Molaren von *Setifer* siehe auch vorstehendes Kapitel 5.1.1.

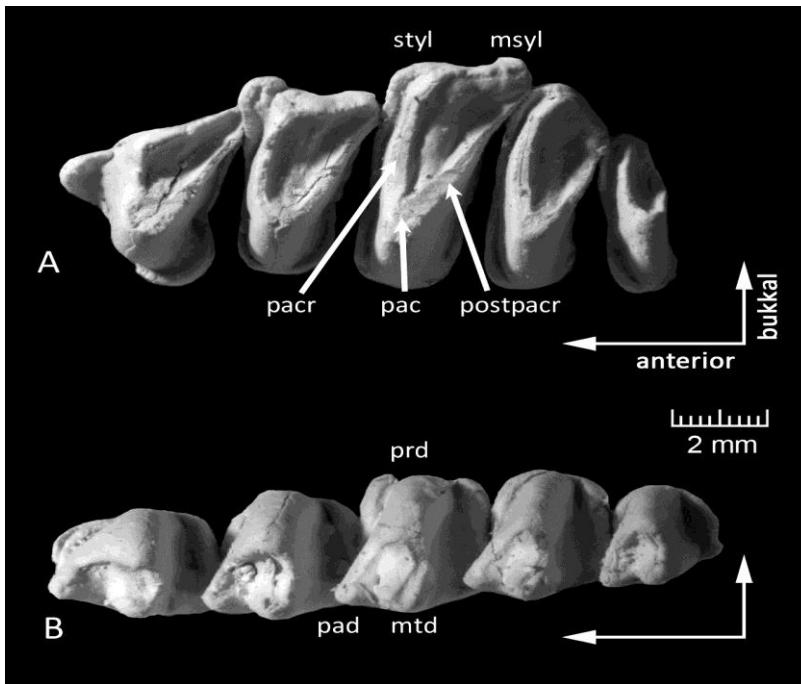


Abb. 17: Wenig abgenutzte Zahnreihen von *Setifer setosus*. (A) Obere linke Zahnreihe von ZMB MAM 44292 (P4-M3) und (B) untere rechte Zahnreihe von ZMB MAM 44293 (p4-m3), jeweils in okklusaler Ansicht. (FOTO, ABG)

Die fünf **molariformen Zähne des Unterkiefers** haben einen mesio-distal gedrunghenen, bzw. lateral verbreiterten Habitus. Sie zeigen ein dreispitziges Trigonid und ein abgesetztes, wenn auch einfaches, Talonid. Das Trigonid ist in den Prämolaren proportional länger, als in den Molaren. Das Protoconid ist der höchste der drei Trigonidhöcker, das Paraconid der kleinste. Mesio-bukkal befindet sich ein schmales Cingulid, welches an keiner Zahnposition ausgesprochene Cingulidhöcker aufweist. Thenius (1989) beschrieb das Talonid als einhöckerig, wobei der vorhandene Höcker mit dem Entoconid homologisiert wurde. Dies begründet sich vermutlich in der lingualen Lage des schwachen Höckers. Das Talonid erstreckt sich über die ganze linguo-bukkale Breite des distalen Trigonids. Distal wird es durch einen Grat begrenzt, so dass eine rinnenartige Struktur entsteht. In den Prämolaren fällt diese Struktur nach bukkal ein, während sie in den folgenden Molaren flach zur Okklusalebene ausgerichtet ist. Lingual ist das Talonid etwas ausgezogen und berührt so den folgenden Molaren in dem Bereich, wo kein Präcingulid vorhanden ist. In fortgeschritten abgekauten Zahnreihen, kann es so zu einem eingeschliffenen *interlock*-System zwischen zwei aufeinander folgenden Zähnen kommen.

5.1.3. Abkaumuster

Zur Untersuchung der Abkautung standen neun Individuen als Wildfänge zur Verfügung. Der Großteil der Molaren befindet sich bereits im Stadium IVa. Dies hängt mit der Grundform und den schmal angelegten Graten zusammen. Obwohl sich die Tiere teilweise noch im Zahnwechsel befinden, treten so schnell Dentinfreilegungen auf, dass die Stadien II und III lediglich in den kleinen, letzten Molaren beobachtet werden konnten. Stadium I, also Molaren ohne Schmelzdurchbrüche, wurden nicht beobachtet.

Da die oberen Molaren eine stark vereinfachte Form haben, wurden sie für die Beschreibung des Abkaumusters nicht einzeln kategorisiert. Stattdessen wurden die unteren Molaren in Abkaustadien eingeteilt und zusammen mit den korrespondierenden oberen Molaren beschrieben.

Stadium II

Der einzige m3 im Stadium II (ZMB MAM 44594) zeigt Dentinfreilegungen an den Trigonidgraten (Paracrista und Protocrista), jeweils an den Flanken, die ins Trigonid einfallen. An den Trigonidhöckern und dem Talonid sind leichte Abnutzungsspuren an den Spitzen zu erkennen (Abb. 18).

Der korrespondierende M3 zu dem einzigen m3 in Stadium II zeigt keine Abnutzungsspuren. Es sind noch die Wachstumsringe im Zahnschmelz zu erkennen, die bei eruptierten Zähnen schnell verschliffen werden.

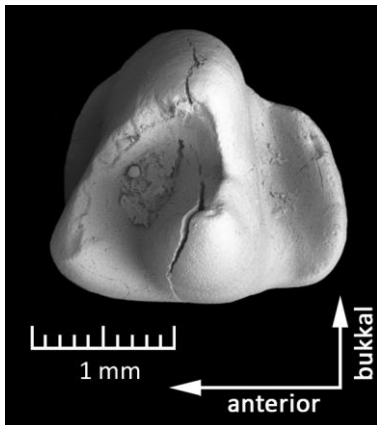


Abb. 18: Abnutzungsstadium II von *Setifer setosus*. Der rechte untere m3 von ZMB MAM 44594 (REM, ABG) zeigt Dentinfreilegungen entlang der Trigonidhöcker und -grate.

Stadium III

Im unteren Molaren bestehen zusammenhängende Dentinfreilegungen entlang der Trigonidgrate, die lediglich an den tiefsten Punkten von Paracristid und Protocristid noch nicht miteinander verbunden sind (Abb. 19 B). Die Spitzen der Trigonidhöcker sind schmelzfrei. Das Talonid zeigt bei den untersuchten Exemplaren keine Abnutzungserscheinungen. Auch sind keine Zähne mit facettiertem Schmelz beobachtet worden.

In diesem Stadium zeigen die oberen Molaren Abnutzungen über die ganze Länge der Paracrista. Die Spitze des Paracons ist in den meisten Fällen abgerundet. An der mesialen Zahnflanke kann Facette 1 mit Kratzern ausgebildet sein (Abb. 19).

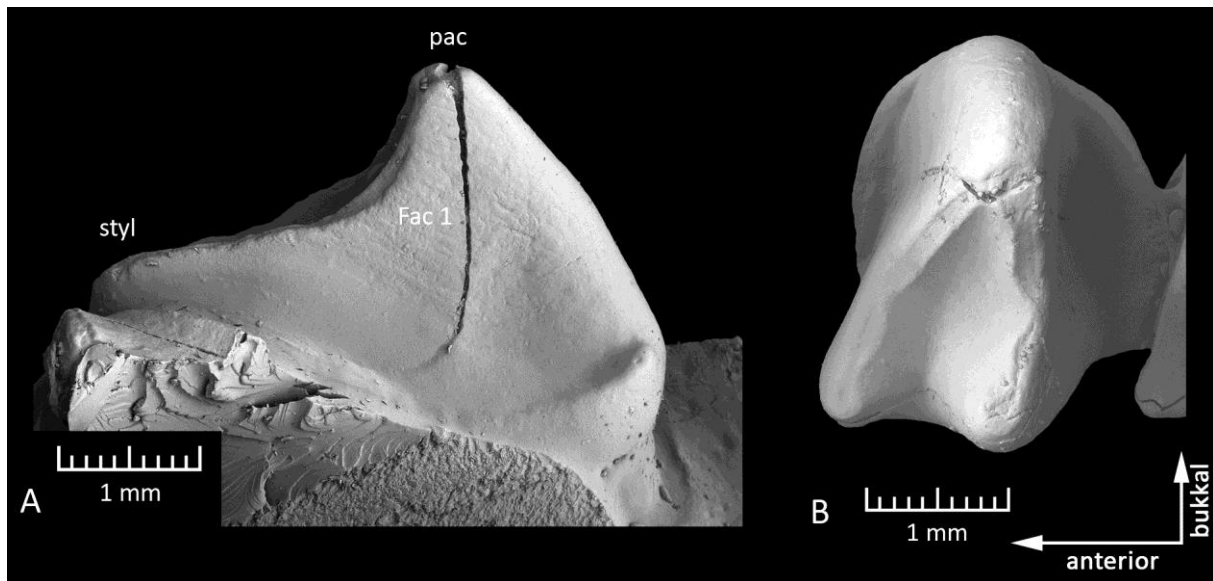


Abb. 19: Abnutzungsstadium III an den Molaren von *Setifer setosus* (SMF 81977; REM, ABG). A: An der mesialen Flanke des linken M2 lassen sich im Bereich der Facette 1 Kratzer erkennen (unterhalb der Paraconspitze). B: Der untere linke m2 (SMF 81977; REM, ABG, gespiegelt) zeigt Dentinfreilegungen an den Trigonidgraten, die noch nicht vollständig miteinander verbunden sind.

Stadium IVa

Die Fusion der Trigonidentinfelder des unteren Molaren beginnt entlang des Paracristids (Abb. 20 B). Die Dentinareale sind abrasiv ausgekolkt. Der distale Rand des Talonids zeigt nun okklusale Dentinfreilegungen. Sie sind leicht ausgekolkt.

An den mesialen und distalen Trigonidflanken sind die Facetten 1 und 2 ausgebildet.

Die Grate des oberen Molaren, die vom Paracon nach bukkal führen, werden abgetragen. Dabei entstehen innerhalb des Dreiecks aus Paracon, Stylocon und Mesostyl lange Dentinfelder entlang der Grate (Abb. 20 A). Sie umschließen so eine Schmelzzunge, die sich von bukkal zur Spitze des Paracons verjüngt. Die Molarenkrone, die zuvor noch mesial und distal durch die zwei Grate abgeschlossen wurde, zeigt jetzt eine relativ einheitliche Okklusalfäche mit dreieckiger Grundfläche. Dabei bilden die drei Höcker die Eckpunkte des Dreiecks.

Facetten sind sowohl mesial (Facette 1), als auch distal (Facette 2_{Tanr.}) vorhanden.

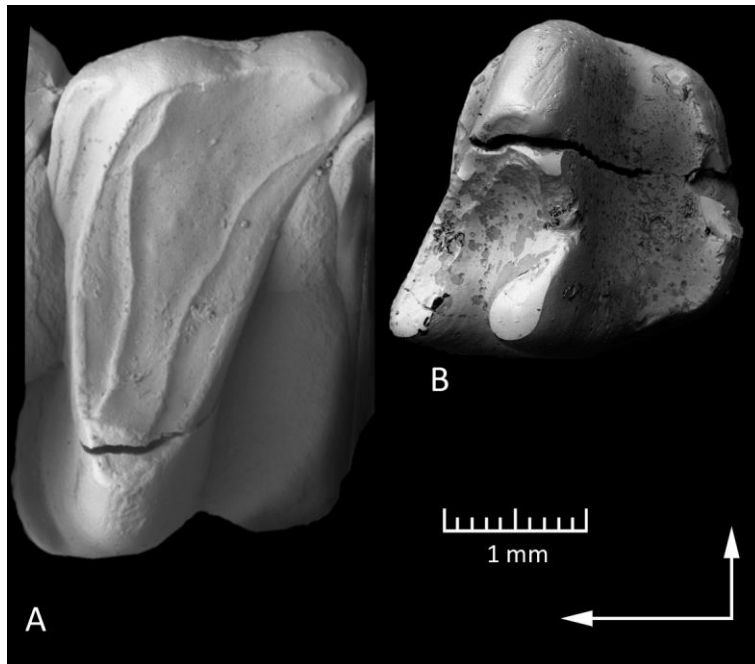


Abb. 20: Abnutzungsstadium IVa von *Setifer setosus*. A: Auf der Okklusalfäche des oberen Molaren (rechter M2 von ZMB MAM 44594; gespiegelt; REM, ABG) bestehen langgezogene Dentinfelder entlang von Paracrista und Postparacrista. Sie sind im Bereich der Paraconspitze miteinander verbunden. B: Das Trigonid des unteren Molaren (rechter m2 von ZMB MAM 44594; REM, ABG) zeigt im Stadium IVa eine Fusion der Dentinareale entlang des Paracristids. (Beachte, dass die dunkelgrauen Flecken und die kleinen Krater auf der Oberfläche des unteren Molaren Artefakte der Abgussform sind.)

Stadium IVb

In der okklusalen Aufsicht auf den unteren Molaren haben sich die Dentinareale des Trigonids, ähnlich wie in den korrespondierenden oberen Molaren, nun zu einer V-förmigen Struktur verbunden (Abb. 21 B). Die lingual liegenden Höcker Paraconid und Metaconid werden durch die linguale Schmelzflanke des Trigonids gestützt. Von hier fallen die Grate und die entsprechenden Dentinfelder nach bukkal ab. An den tiefsten Punkten von Paracristid und Protocristid standen die bukkalen und lingualen Gratabschnitte zuvor winkelig zueinander. Nun werden sie mehr und mehr abgerundet und die jeweiligen, klar definierten Winkel verschwinden. Von dem Schmelzstreifen in der Mitte des Trigonids fallen die abgenutzten Flächen zur mesialen und distalen Seite des Trigonids ab. Das Protoconid ist nun nicht mehr länger der höchste Trigonidhöcker, vielmehr wird er durch die Abnutzung offenbar stärker beansprucht, als Paraconid und Metaconid. Die mesiale Kante des Präcingulids weist nun Dentinfreilegungen auf.

Die Facetten 1 und 2 nehmen die ganze Breite der jeweiligen Trigonidflanken ein. Auf ihnen sind Kratzer zu sehen, die von bukko-apikal nach linguo-zervikal gerichtet sind.

Die Dentinfreilegung zwischen den drei Haupthöckern des oberen Molaren bildet nun eine zusammenhängende, V-förmige Struktur (Abb. 21 A). Sie umschließt die Schmelzzunge, die höher liegt, als die äußeren Schmelzkanten der dreieckigen Krone. Das Dentin ist zwischen diesen ungleich hohen Schmelzkanten abrasiv ausgekolkt. Freigelegtes Dentin ist nun auch am Präcingulum festzustellen.

Die Facetten 1 und 2_{Tanr.} sind an den Flanken der Krone ausgebildet.

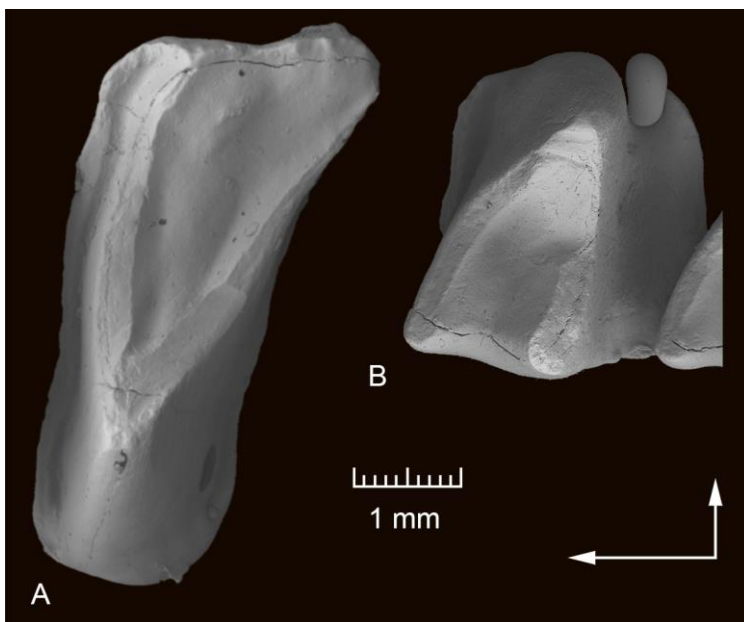


Abb. 21: Abnutzungsstadium IVb von *Setifer setosus* (ZMB MAM 44593). A: Im rechten, oberen M1 (gespiegelt) zeigt sich ein V-förmiges Dentinfeld entlang der Paracongrate. B: Die Dentinfreilegung entlang der Trigonidgrate im rechten, unteren Molaren zeigt ein ähnliches Bild. (REM, ABG)

Stadium IVc

Bei den unteren Molaren verbindet sich das Dentinreal des Trigonids nicht wie bei *Didelphis* (vgl. Kap. 5.4.2) mit den bukkalen Talonidhöckern, da diese nicht vorhanden sind. Stadium IVc wird daher so festgestellt, dass die vollständige Okklusalfäche des Trigonids schmelzfrei ist (Abb. 22 B). Dieses Dentinfeld ist nach allen Seiten hin von höheren Schmelzwänden umgeben, das eingeschlossene Dentin ist ausgekolkt. Das Trigonid zeigt kaum noch morphologische Merkmale. Meistens sind die lingualen und bukkalen Begrenzungen höher als der dazwischenliegende Teil. Die distale Erhebung des Talonids ist weitgehend abgetragen. Die innere Fläche des Talonids kann schmelzfrei sein.

An den Flanken des Trigonidrumpfes sind immer noch Facetten 1 und 2 im Schmelz zu erkennen.

Die Schmelzzunge zwischen Paracon, Stylocon und Mesostyl wird hauptsächlich in bukkaler Richtung reduziert (Abb. 22 A). Bei fortschreitender Abnutzung, wenn die bukkalen Schmelzpartien abgetragen werden, kann eine isolierte Schmelzinsel entstehen. Das freigelegte Dentin kann mit dem des Präcingulums verbunden sein. Die beiden bukkalen Stylerhöcker bilden eine Erhebung, eine zweite ist durch den Paracon gegeben. Dazwischen senkt sich die Kronenoberfläche in einer Depression ab.

Weiterhin bestehen die Facetten 1 und 2_{Tanr.} an der Mesial- und Distalflanke der Krone.

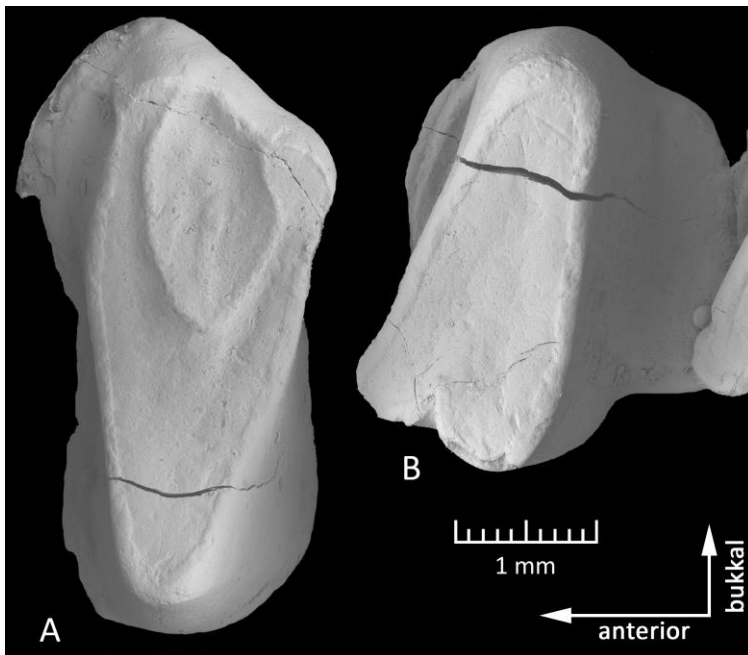


Abb. 22: Abnutzungsstadium IVc von *Setifer setosus* (ZMB MSM 44587). A: Im rechten oberen M2 wird die Schmelzzunge in bukkaler Richtung reduziert. B: Der Bereich innerhalb des Trigonids des m2 ist im rechten unteren Molaren vollständig schmelzfrei. (REM, ABG)

Stadium V

Der untere Molar zeigt in diesem Stadium eine große Dentinfläche, die sich über das abgetragene Metaconid sowohl auf das Trigonid, wie auch auf das Talonid erstreckt (Abb. 23 B). Der Zahn hat seine ursprüngliche Form weitgehend verloren, die Krone ist stark eingeebnet. Leichte Erhebungen stellen noch der Rumpf des Protoconids und die linguale Schmelzkante des Trigonids dar. Der Rest des Protoconids gibt noch eine geringe Ansatzfläche für die Facetten 1 und 2.

Die Schmelzzunge auf der Okklusalfäche der oberen Molaren ist nun vollständig abgetragen, die Krone ist von einem einheitlichen Dentinfeld zwischen Paracon, Stylocon und Mesostyl geprägt (Abb. 23 A). Die für Stadium IVc beschriebene Form mit bukkaler und linguale Erhebung und der dazwischen liegenden Depression bleibt noch erhalten. Die Erhebungen werden nach und nach in der Höhe verringert. Damit verschwinden jegliche Ansatzstellen der Facetten.

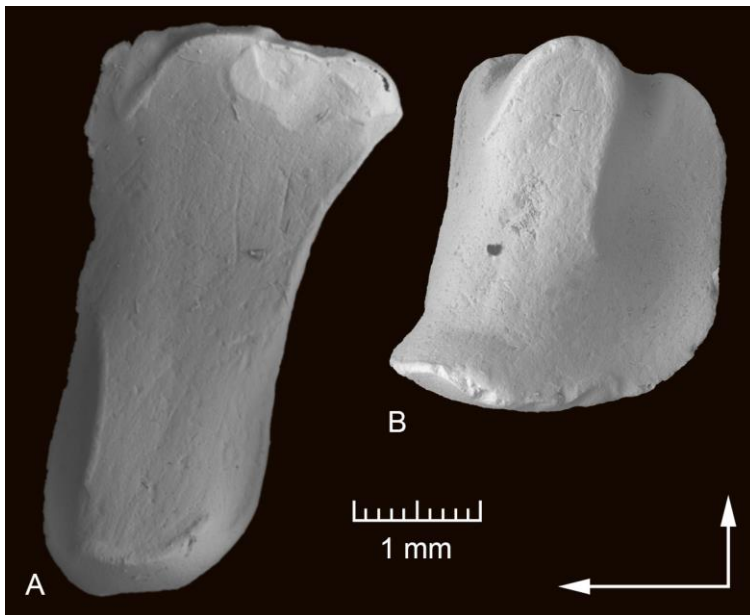


Abb. 23: Abnutzungsstadium V von *Setifer setosus* (ZMB MAM 44588). Zu erkennen ist im linken oberen M2 (A) und rechten unteren m3 (B) die weiträumige Dentinfreilegung, die mit der Einebnung der Krone einhergeht. (REM, ABG)

5.1.4. Quantitative Analyse

Lediglich an drei *Setifer*-Exemplaren konnten Messungen am m2 für den Reliefindex vorgenommen werden, da die anderen Exemplare in ihrer Abkautung schon zu weit fortgeschritten sind. Abweichend von den sonstigen Messungen, wurde der m2 von SMF 81977 in die Messungen mit einbezogen, obwohl sich der betreffende Zahn eigentlich schon im Stadium IVa befindet. Die Abnutzungen der Krone sind hier jedoch so geringfügig, dass eine Einbeziehung in den Vergleich der Reliefindexwerte gerechtfertigt scheint. Es ergab sich ein gemittelter RI-Wert von 4,1 ($n = 3$; $\sigma = 0,10$).

Der vereinfachte Bau der Molaren lässt bei *Setifer* die Ausbildung von zwei Schmelzfacetten zu. Diese liegen an den steilen Flanken der Mesial- und Distalflanke des Trigonids. Für die Darstellung der Facetten im Okklusalen Kompass wurden die m2 von sechs Individuen vermessen (Abb. 24). Dabei ergaben sich durchschnittliche Werte von 183/81 für Facette 1 und 31/86 für Facette 2. Anhand von Messungen der abgeleiteten Hypoflexidrinne wurde eine Ausrichtung der Längsachse nach 86/14 ermittelt.

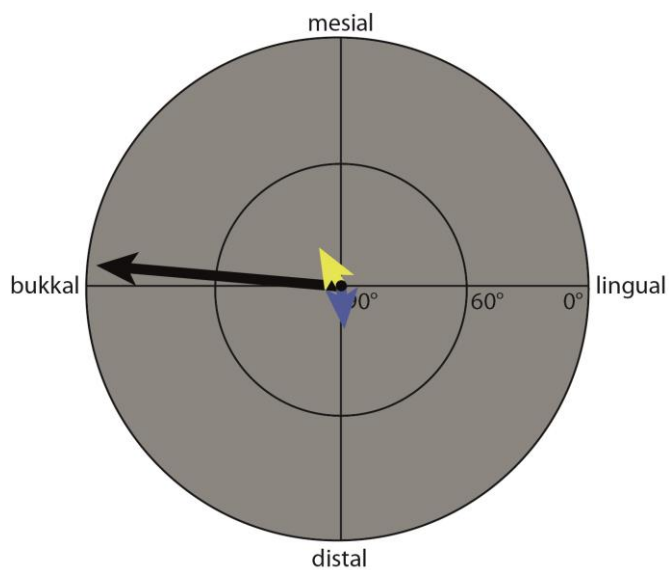


Abb. 24:

Orientierung der Facetten an m2 von *Setifer setosus* im Okklusalen Kompass, gemittelt aus sechs Individuen.

(Fac 1: blau, Fac 2: gelb, Hypoflexidrinne: schwarz)

5.1.5. OFA

Der Kauschlag von *Setifer* wurde anhand von M1 und m1-m2 von SMF 81977 rekonstruiert. Diese Zähne zeigen deutlich ausgeprägte Facetten 1 und 2, bzw. 2_{Tanr.}. Die unteren Molaren befinden sich bereits in den Abnutzungsstadien IVa und III obwohl sich das Tier noch im Zahnwechsel befindet. Der Talonidbereich von m1 zeigt nur sehr geringe Usuren.

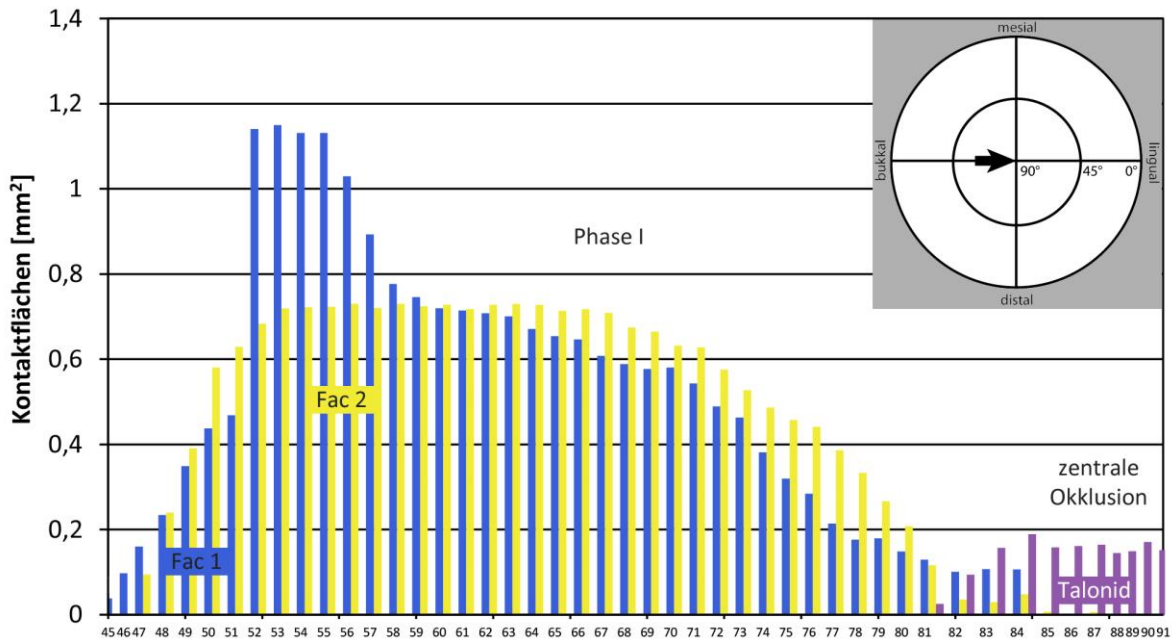
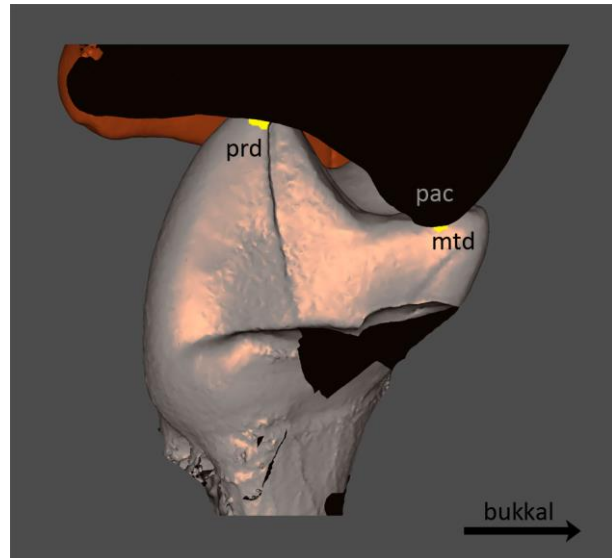


Abb. 25: Darstellung der Zahn-Zahn-Kontakte aus der OFA-Rekonstruktion des Kauschlages von *Setifer* (SMF 81977; rechter M1 und m1-m2). Die Kontakte sind nach den entsprechenden Facettenpositionen eingefärbt. Der Kauschlag wird durch das interdentale Scheren der Facetten 1 und 2 bestimmt. Er wird in zentraler Okklusion dadurch gestoppt, dass der Paracon des oberen Molaren auf das Talonid des unteren stößt (Zeitschritt 85 bis 91). Eine zweite Phase wird von *Setifer* nicht ausgeführt. Nach der OFA-Rekonstruktion hat sich eine steil aufwärts und lingual gerichtete Bewegung des Unterkiefers ergeben. Im Mastikationskompass nach Koenigswald et al. (2012) oben rechts in der Abbildung ist die Bewegung dargestellt.

Für die OFA-Rekonstruktion wurden die Bereiche als Kontakt gewertet, in denen die antagonistischen Molaren 0,1 mm voneinander entfernt sind. Die Schrittlänge entlang des rekonstruierten Pfades beträgt 0,05 mm. Dadurch ergab sich ein *power stroke* über 44 Schritte (Abb. 25).

Die Molaren des Unterkiefers fahren in einer steilen Bewegung mit lateraler Komponente zwischen die oberen Molaren (Mastikationskompass in Abb. 25). Dabei kommt es zu klaren Zahn-Zahn-Kontakten an den Positionen der Facetten 1 und 2, also an den mesialen und distalen Flanken des oberen Molaren und des Trigonids in den unteren Zähnen. Paracrista und Protocristid, bzw. Postparacrista und Paracristid, gleiten in den ersten Schritten aneinander vorbei. Dabei bestehen zwei punktartige Zahn-Zahn-Kontakte pro Gratpaar, jeweils einer im lingualen und einer im bukkalen Bereich (Abb. 26). Diese laufen bis zum Zeitschritt 69 aufeinander zu und der dazwischen liegende Raum wird wie bei einem Zigarrenscheider geschlossen (vgl. Schultz 2012). Die darauf folgenden Zahn-Zahn-Kontakte nehmen in ihrer Fläche ab, bis der Paracon das Talonid des unteren Molaren berührt (Zeitschritt 82). Dadurch wird die aufwärts und nach lingual gerichtete Bewegung des Unterkiefers bis zum Zeitschritt 89 gestoppt.

Abb. 26: Ansicht auf die distale Trigonidflanke des unteren linken m2 und den angeschnittenen oberen M1 von *Setifer setosus* (SMF 81977) im Zeitschritt 69 der OFA-Rekonstruktion. Deutlich werden die beiden gelb gefärbten Zahn-Zahn-Kontakte am Protocristid. Während sich die Scherkanten in den darauffolgenden Zeitschritten schließen, nähern sich diese Punkte immer weiter an und der dazwischen liegende Raum wird geschlossen. (SCAN, ORIG; Bilder aus OFA-Rekonstruktion; Breite des unteren Molaren etwa 3 mm)



Der *power stroke* von *Setifer* besteht damit nur aus einer Phase (vgl. Mastikationskompass in Abb. 25) und einem definitiven Stoppunkt in der zentralen Okklusion.

Die Unterkiefer der Tanreks rotieren während des Kieferschlusses um ihre Längsachse (Oron & Crompton 1985). Die Rotation ist so gerichtet, dass die Höcker der unteren Molaren nach lingual gekippt werden. Diese Bewegungskomponente konnte in der OFA-Rekonstruktion nicht berücksichtigt werden.

5.2. *Nanolestes*

Die Vertreter der Gattung *Nanolestes* stammen aus dem Oberjura von Europa und Asien. Martin (2002) beschrieb zwei Arten der Gattung *Nanolestes* anhand isolierter Zähne und eines Kieferfragments aus der Grube Guimarota/Portugal (*N. drescherae*) und je einem oberen und unteren Molaren aus Porto Pinheiro (*N. krusati*). Von der dritten Spezies, *N. mackennai* Martin et al., 2010, sind nur wenige Zähne aus dem Oberjura des Junggar-Beckens in Nordwest-China vorhanden. Wenn nicht anders vermerkt, beziehen sich die nachfolgenden Beschreibungen auf *N. drescherae*.

5.2.1. Morphologie der Molaren

Die Krone der **oberen Molaren** wird vom Paracon dominiert. Er ist mit Abstand der höchste Höcker und gleichzeitig der linguale Eckpunkt des primären Trigons (Abb. 27 und Abb. 28 A). Vom Paracon verläuft die Paracrista in transversaler Richtung zum Stylocon. Der Stylocon ist der höchste bukkale Höcker. Im Verlauf der Paracrista befinden sich ein bis zwei weitere Höckerchen (im Folgenden „Höcker der Paracrista“; vgl. *paracrista cusps* in Martin 2002). Die distale Begrenzung des primären Trigons ist durch die Metacrista gegeben, die den Metacon mit dem Mestastyl verbindet. Die Metacrista ist bei *Nanolestes* kein durchgehender Grat, sondern verläuft über

mehrere Höcker. Auf diesem Grat liegt bei *Nanolestes* auch der Höcker „C“. Im distalen Stylarbereich sind meist zwei kleine Metastylarhöckerchen vorhanden. Diese können fehlen, oder es ist nur ein Höckerchen vorhanden. In zwei Fällen wurden mehr als zwei sehr kleine Höckerchen im Metastylarbereich beobachtet (Abb. 27). Der Metacon ist nicht distal des Paracons angeordnet, sondern ist im Vergleich zu diesem nach bukkal versetzt. Er ist weniger ein eigenständiger Höcker, als vielmehr eine höckerartige Schwellung auf dem verbindenden Grat zwischen Paracon und Mestastyl. Der Innenraum zwischen diesen Höckern - das primäre Trigon - ist eingesenkt und nicht differenziert, aber von einer Vielzahl von Höckern und Höckerchen umgeben. Bukkal besteht ein Ektoflexus, der den Stylarbereich in einen mesialen und einen distalen Bereich unterteilt.

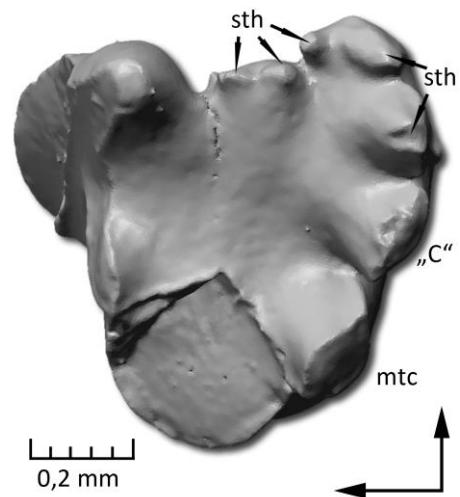


Abb. 27: Rechter oberer Molar von *Nanolestes drescherae* (Gui Mam 1031; gespiegelt, FOTO, ORIG, Abk. siehe Kap. 4.5). Dieses Exemplar zeigt mehr als die üblichen zwei Metastylarhöcker. (SCAN, ORIG)

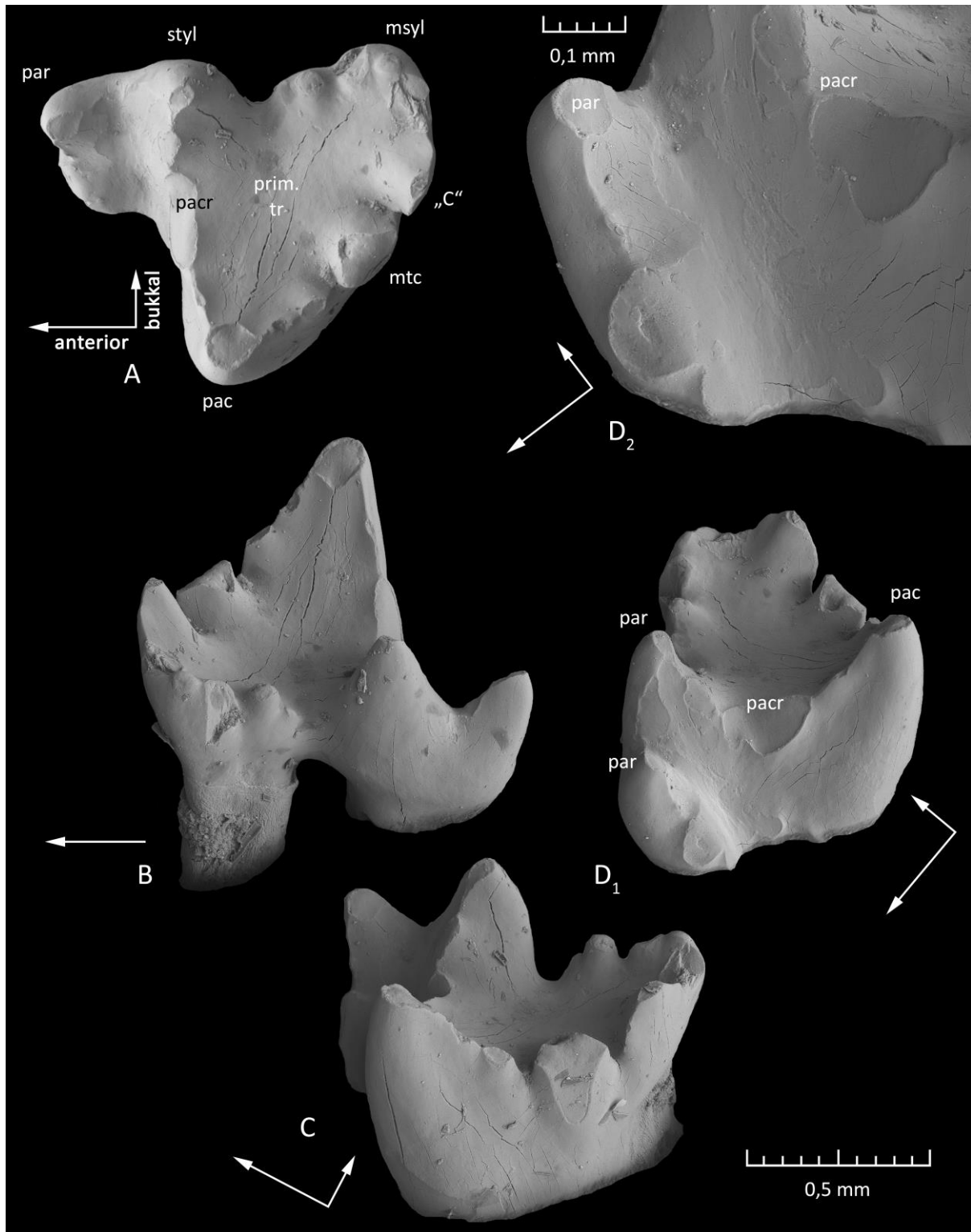


Abb. 28: Rechter oberer Molar von *Nanolestes drescherae* (Gui Mam 1023/2) in okklusaler (A), bukkaler (B), linguo-distaler (C) und mesialer (D) Ansicht (REM, ORIG, Abk. siehe Kap. 4.5). Die zusätzlichen Höckerchen auf der Paracrista sind hier bereits abgetragen. Deutlich wird, dass die meisten Dentinfelder nach außen abfallen. Lediglich das an der Spitze des Paracons fällt nach bukkal, also in das primäre Trigon, ab.

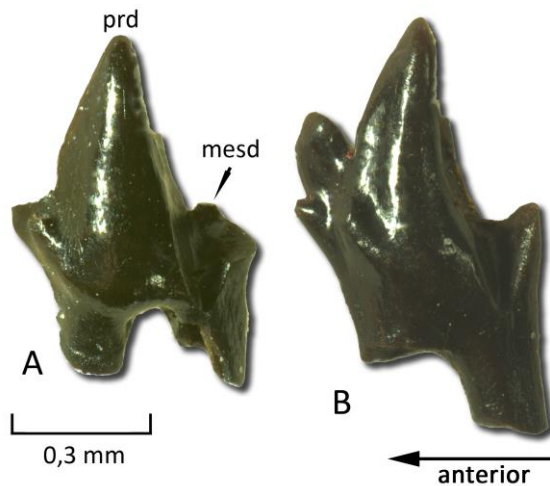


Abb. 29: Linke untere Molaren von *Nanolestes drescherae* (FOTO, ORIG, Abk. siehe Kap. 4.5). Das linke Exemplar (A: Gui Mam 1040; Talonidhöcker abgebrochen) zeigt auf dem obliquen Cristid ein Mesoconid, während dies im rechten (B: Gui Mam 1010) nicht angelegt ist.

An der mesialen Kronenflanke ist eine Parastylarrinne ausgebildet. Sie wird bukkal durch das Parastyl begrenzt. In lingualer Richtung sind diesem noch ein bis zwei kleinere Höckerchen angelagert (vgl. Abb. 28 A). Zusammen bilden sie die mesiale Begrenzung der Parastylarrinne. Die Rinne selbst fällt mit ungefähr 45° in linguo-zervikaler Richtung ab. Distal wird sie durch die steile Flanke unterhalb der Paracrista begrenzt.

Die drei Trigonidhöcker der **unteren Molaren** sind spitz und hoch. Sie spannen mesio-bukkal ein Paracristid (Protoconid und Paraconid) und distal ein Protocristid (Protoconid und Metaconid) auf. Der linguale Ast des Paracristids trifft am tiefsten Punkt des Grates nicht mit dem bukkalen Ast zusammen, sondern ist geringfügig nach mesial verschoben (vgl. Abb. 30 C₂). Mesial können an der Kronenbasis Höckerchen ausgebildet sein (im Folgenden „mesio-basale Höckerchen“; vgl. *anterobasal cuspule* in Martin 2002). Das bukkale mesio-basale Höckerchen liegt unterhalb der Protoconidspitze. Es ist bei allen Zähnen, bei denen diese Region überliefert ist, zumindest als Auswölbung angelegt, in der Regel ist jedoch eine höckerartige Struktur ausgebildet. Das linguale mesio-basale Höckerchen liegt weit lingual an der mesialen Flanke des Paraconids. Es ist meist eher eine Auswölbung als ein Höckerchen. Der Holotyp (Gui Mam 1002; Abb. 28 A) zeigt ein Höckerchen, das bukko-zervikal des mesio-basalen Höckerchens liegt. Dadurch bekommt diese Region bei diesem Individuum einen cingulidartigen Charakter. An der distalen Basis des Metaconids begrenzt ein schwaches distales Metacristid das Talonid nach lingual (*distal metacristid* in Martin 2002).

Dieser abfallende Grat geht über in einen aufsteigenden Grat (obliquus Cristid) zum Talonidhöcker. Auf dem Grat zum Talonidhöcker kann ein Zusatzhöckerchen, von Martin (2002) „*mesoconid*“ genannt, entwickelt sein. Es sei bemerkt, dass dieses Höckerchen nicht immer beobachtet wurde. Das Vorhandensein ist nicht an geringe Abnutzung geknüpft, da auch wenig usierte Exemplare vorliegen, die dieses Höckerchen nicht aufweisen (Abb. 29). Bei *Nanolestes krusati* ist dieses

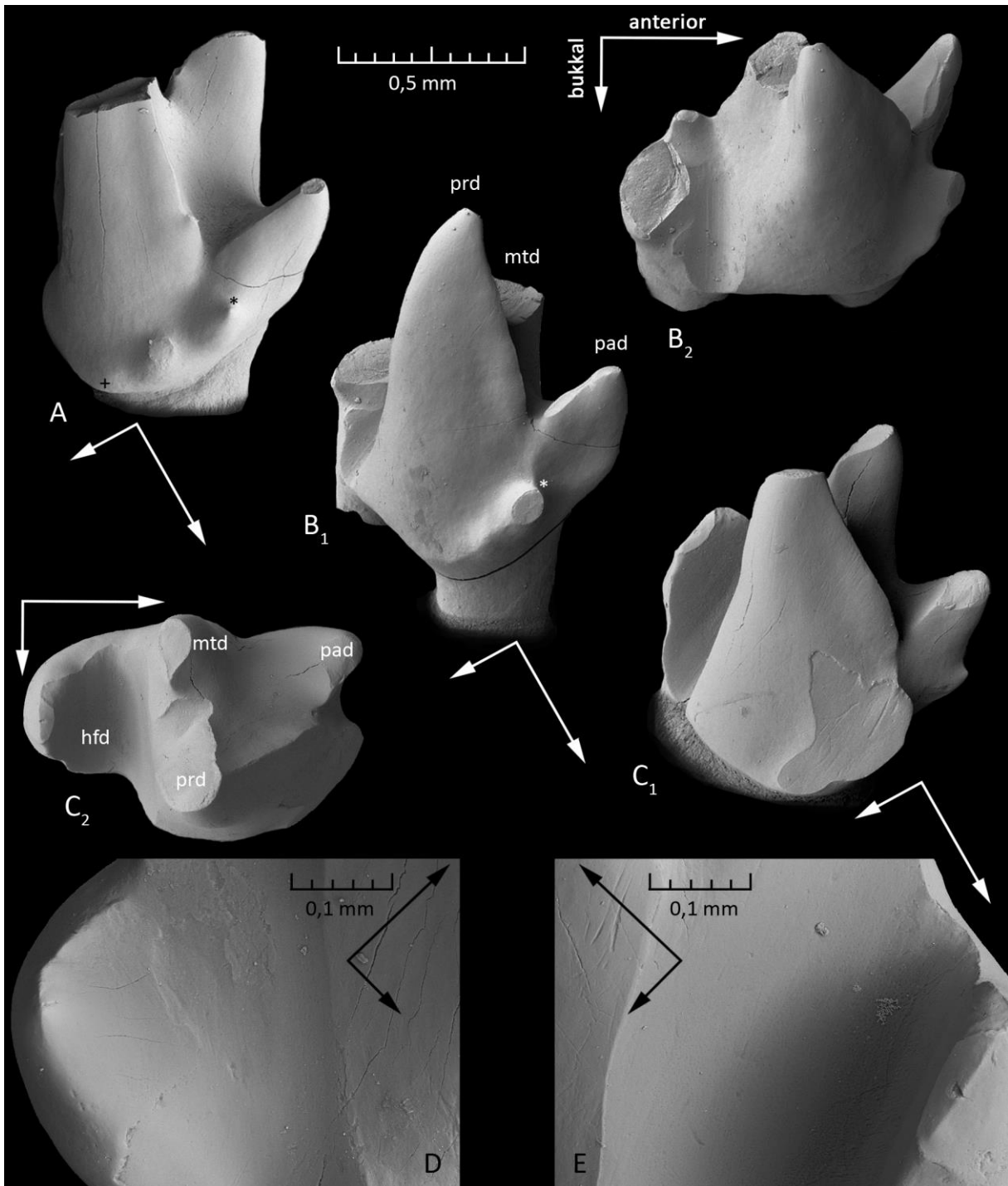


Abb. 30: Linke untere Molaren von *Nanolestes drescheriae* (REM, ORIG, Abk. siehe Kap. 4.5). A: Gui Mam 1002 (Holotyp) in mesialer Ansicht zeigt einen wenig abgenutzten Zustand. Zu erkennen sind die beiden mesio-bukkalen Höckerchen und das schwache, dritte Höckerchen (+), welches bukkal davon angelegt ist. Das linguale der mesio-bukkalen Höckerchen (*) zeigt keine nennenswerte Abnutzung. B: Gui Mam 1011 (gespiegelt) weist stärkere Abnutzungen auf. Das linguale mesio-bukkalen Höckerchen (*) zeigt apikale Usuren, die der Abnutzungsrichtung im Talonid des mesialen, unteren Molaren entsprechen (B₁). In der Hypoflexidrinne sind Striationen zu erkennen (B₂). C: Bei dem unteren Molaren mit den stärksten Usuren (Gui Mam 1000, gespiegelt) zeigt sich, dass die mesiobasalen Höckerchen mit der mesio-bukkalen Trigonidflanke verschliffen werden (C₁). Außerdem ist erkennbar, dass die Dentinfelder des Trigonids vor allem nach außen abfallen (C₂). D: Dentinfreilegung im Hypoflexid ist sogar bei den wenig usierten Exemplaren (Gui Mam 1002) ersichtlich. E: Häufig ist dieser Bereich so weit abgenutzt, dass er schmelzfrem ist (Gui Mam 1000).

Mesoconid ebenfalls vorhanden, zusätzlich existiert ein unbenanntes Höckerchen auf dem nach bukkal abfallenden Grat des Talonidhöckers. Das Talonid bildet eine transversale, mit etwa 50° (zur Okklusalebene) nach bukkal abfallende Rinne.

5.2.2. Abkaumuster

Nanolestes drescherae ist mit mehreren Dutzend Einzelzähnen (davon 21 untere und 15 obere Molaren), einem Dentale, inklusive p2, und einem fragmentarischen, mesialen Teil eines Dentale, mit p3-p5, belegt. Diese Quantität lässt eine abschätzende Beschreibung des sukzessiven Abkaumusters zu. Da die überlieferten Stadien der Abnutzung sich nur mäßig mit den Abkaustadien II bis IV (vgl. Kap. 4.6) korrelieren lassen, wird in der folgenden Beschreibung davon Abstand genommen.

Obere Molaren

Die meisten Molaren zeigen Abnutzungen an den Höckerspitzen und an der mesialen Parastylarrinne, die zwischen Parastyl und Stylocon beginnt und in lingualer Richtung, parallel zur mesialen Paraconflanke, verläuft.

Die apikalen Usuren der Höcker unterscheiden sich in ihren Einfallrichtungen voneinander. Die entstandenen Dentinfelder fallen an Stylocon und den Höckern der Paracrista von der jeweiligen Höckerspitze nach mesial ab und folgen damit der ursprünglichen Form der mesialen Kronenflanke (Abb. 28 D). Mit dieser Einfallrichtung führen sie in die Parastylarrinne. Die gegenüberliegende, mesial gelegene Rinnenflanke wird vom Parastyl und kleineren, lingual davon liegenden Höckerchen gebildet. Entsteht an der Spitze des Parastyls ein Dentinfeld, so fällt auch dieses in Richtung der Rinnenlängsachse ein und hat damit eine ungefähr distal und etwas lingual gerichtete Einfallrichtung. Ansätze von Usuren in der Rinnenstruktur, im Sinne von Dentinfeldern, finden sich bei wenig abgenutzten Molaren meist am lingualen Ende der Rinne. Es liegen aber auch Exemplare vor, bei denen die ersten Schmelzdurchbrüche unterhalb der Paracrista auftreten. Die genannten Usuren bilden ein System, das die Ausrichtung der Parastylarrinne nachzeichnet. Es können wenige Kratzer in der Parastylarrinne vorhanden sein. Teilweise scheint der Schmelz bruchhaft abgeplatzt zu sein.

Das apikale Dentinfeld am Paracon ist in der Regel nach bukkal gerichtet (Abb. 28 B), in wenigen Fällen hat es eine mehr okklusale Ausrichtung.

Die distalen Höcker, Metacon und „C“, weisen in den meisten Fällen apikale Dentinfelder auf (Abb. 28 C). Diese liegen an der distalen Seite der Höcker und somit an der distalen Kronenflanke. Die steilen Dentinfelder fallen deutlich nach distal ab.

Die Metastylhöcker sind in den meisten Fällen wenig oder gar nicht abgenutzt. Sind apikale Dentinfelder ausgeprägt, so sind sie nach okklusal gerichtet.

Es fällt auf, dass die oberen Molaren von *Nanolestes drescherae* keine Schmelzfacettierungen zeigen. Kratzer wurden höchstens in der Parastylarrinne beobachtet. Die apikalen Dentinfelder der meisten Höcker fallen nach außen ab. Lediglich das des Paracons weist in das primäre Trigon. Die Dentinfelder sind zwischen der umlaufenden Schmelzkante kaum ausgekolkt.

Untere Molaren

Es liegen keine unteren Molaren vor, die frei von Usuren sind. Die am wenigsten abgenutzten Zähne (z.B. Gui Mam 1002, 1003, 1004, 1008) zeigen bereits apikale Dentinfreilegungen an den Höckerspitzen der drei Trigonidhöcker (Abb. 30 A). Das apikale Dentinfeld des Protoconids liegt meist an der lingualen Höckerflanke und ist nach lingual gerichtet. Die Abnutzung der Paraconidspitze erfolgt in der Regel von der mesialen Seite.

Abb. 31: Distale Flanke des Protoconids von *Nanolestes drescherae* (Gui Mam 1018; FOTO, ORIG, Abk. siehe Kap. 4.5). Dieses Exemplar zeigt außergewöhnlich viele Kratzer an der Höckerflanke. Sie verlaufen von linguo-apikal nach bukko-zervikal.



Der Schmelz an dieser Höckerflanke wird, ausgehend von der Spitze, flach zur eigentlichen mesialen Flanke abgetragen. Dadurch bleibt der Höcker als Struktur erhalten und wird von mesial nach distal abgetragen. Der Teil des Paracristids, der am Protoconid liegt, bleibt auch bei fortgeschrittener Abnutzung mit Schmelz bedeckt und formt eine Kante (Abb. 30 C). Der apikale Schmelzdurchbruch am Metaconid weitet sich von distal nach mesial und bukka. Auch dieses Dentinfeld fällt also steil ab. Orientierung und Richtung ähneln dabei der distalen Trigonidflanke.

Weitere apikale Abnutzung entsteht an den mesialen Cingulidhöckerchen. Ähnlich wie die Ausrichtung des Dentinfeldes am Paraconid, haben diese Dentinfelder eine Orientierung, die weitgehend parallel zur mesialen Trigonidflanke liegt. Ähnlich orientiert ist die Abnutzung im distalen Bereich des Talonids im voranstehenden Molaren (Abb. 30 B₁).

Markant ist die Abnutzung, die offenbar bereits frühzeitig im Talonidbereich beginnt (Abb. 30 D und E). Das kurze Talonid wird durch die Hypoflexidrinne bestimmt, die etwa mit 50° zur Okklusalebene nach bukka einfällt. An dem wenig abgenutzten Zahn Gui Mam 1003 hat es den Anschein, als sei am bukkaalen Ausgang der Hypoflexidrinne eine flacherhabene Struktur abgetragen worden. Da kein Zahn vorliegt, der in diesem Bereich weniger abgenutzt ist, sind genauere Angaben zur Grundform des bukkaalen Talonidbereichs nicht möglich.

Die Abnutzung der Hypoflexidrinne reicht bei vielen Exemplaren von der bukkaalen bis zur lingualen Zahnbegrenzung, steht dabei orthogonal zur Längsachse der Zahnreihe und zeigt einen einheitlichen, gradlinigen Verlauf. Die Abnutzung, die in jedem vorliegenden Exemplar mit einer Dentinfreilegung

einhergeht, erstreckt sich sowohl mesial auf die Basis des Trigonids, als auch distal auf den Talonidhöcker. Dadurch entsteht in der Rinne eine stufenlose Abnutzung, die sich nicht in funktionale Facettenareale 1 und 3 (nach Crompton 1971) unterteilen lässt. In Längsrichtung der Rinne können teilweise Kratzer im Dentin beobachtet werden (Abb. 30 B₂).

Mit fortschreitender Abnutzung erweitern sich die apikalen Dentinareale. Mesial bilden die freigelegten Flächen an Cingulid, mesio-basalem Höckerchen und Paraconid eine einheitliche Fläche (Abb. 30 C₁). Die Dentinfreilegung des Talonids erweitert sich in mesiale Richtung, in dem sie sich von basal in Richtung apikal an der distalen Trigonidflanke ausweitet. In den meisten Fällen geschieht dies entlang des Metaconids, teilweise aber auch in Richtung der Protoconidspitze. Die Ausdehnung dieses Dentinareals wird teilweise mit der Bildung von Kratzern in den noch vorhandenen Schmelzpartien begleitet (Abb. 31). Distal nimmt diese Abnutzungsfläche häufig die gesamte mesiale Seite des Talonidhöckers ein. Eine Erweiterung über diese Grenze hinaus ist morphologisch nicht möglich (Abb. 30 E).

Es liegen keine stark abgenutzten unteren Molaren vor. Der vermutlich am weitesten abgenutzte und weitgehend komplette untere Molar ist Gui Mam 1000. Hier hat sich das Dentinareal des Talonids mit dem des Protoconids verbunden.

Auch bei den unteren Molaren ist auffällig, dass unter diesen Zähnen so gut wie keine Anzeichen für eine Schmelzfacettierung beobachtet werden können. Gelegentlich gibt es, meist eher bei fortgeschrittener Abnutzung, Kratzer im oberen Bereich des Protoconids, die von linguo-apikal nach bukkozervikal gerichtet sind (Abb. 31).

5.2.3. Quantitative Analyse

Aufgrund der wenig differenzierten Form der unteren Molaren von *Nanolestes drescherae* konnten keine Zahnpositionen für die Einzelzähne bestimmt werden. Sie wurden alle in die nachfolgenden Untersuchungen einbezogen.

Da die Kronen der Zähne von *Nanolestes* sich nicht eindeutig von den Wurzeln abgrenzen lassen, konnte eine Vermessung der Kronenoberfläche nicht durchgeführt werden. Folglich konnte der Relief-Index nicht in vergleichbarer Weise zu den anderen untersuchten Taxa ermittelt werden.

Für eine quantitative Untersuchung eigneten sich drei Exemplare der unteren Molaren: Gui Mam 1000, Gui Mam 1002 und Gui Mam 1011. Da ausgesprochene Schmelzfacetten bei *Nanolestes drescherae* nicht beobachtet wurden, sind für die Darstellung des Okklusalen Kompasses die Flächen vermessen worden, die den Facetten 1 und 2 am tribosphenischen, unteren Molaren entsprechen. Außerdem wurde der Einfallwinkel des Hypoflexids vermessen. Es ergaben sich eine Orientierung von 164/83 für Facette 1, 33/77 für Facette 2 und 86/50 für die Hypoflexidrinne (Abb. 32).

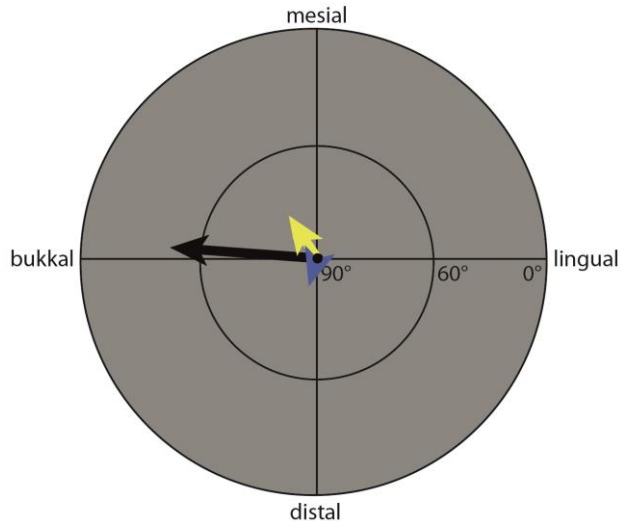


Abb. 32: Orientierung der Facetten an unteren Molaren von *Nanolestes drescheriae* im Okklusalen Kompass, gemittelt aus drei Einzelzähnen. (Fac 1: blau, Fac 2: gelb, Hypoflexidrinne: schwarz)

5.2.4. OFA

Für die OFA-Rekonstruktion standen keine antagonistischen Molaren eines Individuums zur Verfügung. Gui Mam 1000 zählt zu den am weitesten abgenutzten unteren Molaren der bekannten Zähne von *Nanolestes*. Er wurde so positioniert, dass es in einer OFA-Simulation mit der mesialen Flanke, in einer zweiten mit der distalen Flanke des oberen Molaren okkludierte. Als Antagonist wurde der obere Molar Gui Mam 1023 gewählt, da er sich dabei um ein vollständiges Exemplar mit deutlichen Abnutzungsspuren handelt. Da die Zähne nicht von einem Individuum stammen und auch die ursprünglichen Positionen in der jeweiligen Zahnreihe nicht bekannt sind, wurde der obere Molar um 5% verkleinert, um eine möglichst genaue Passgenauigkeit der Molaren zu erreichen (Abb. 33).

Während des Kieferschlusses kommt es zu einem ersten Zahn-Zahn-Kontakt zwischen der distalen Flanke des oberen Molaren und der mesialen Flanke des Trigonids. Obwohl keine Schmelzfacetten an diesen Positionen beobachtet wurden, wird dieser Kontakt hier als „Facette 2“ bezeichnet. Darauf folgt, dass die Spitze des Protoconids in den bukkalen Bereich der Parastylarrinne eintritt („Parastylarrinne“ in Abb. 33). Noch während dieses Kontakts kommt es zu einer weiteren Berührung zwischen der mesialen Flanke des oberen Molaren und der distalen Flanke des Trigonids (trotz fehlender Schmelzfacetten hier „Facette 1“ genannt). Ungefähr wenn das Protoconid den lingualen Ausgang der Parastylarrinne erreicht hat, kommt es zum Schluss der potentiellen Scherkanten von primärem Trigon und Trigonid und der Paracon tritt an dessen lingualem Ende in das Hypoflexid ein (ca. Zeitschritt 92). Die Bewegungsrichtung des Unterkiefers ändert sich durch den Kontakt von Paracon und Hypoflexid nicht. Während der Paracon sich relativ nach bukko-zervikal durch das Hypoflexid schiebt, verliert sich der Kontakt zwischen Protoconid und Parastylarrinne. Durch die prominente Ausschleifung des Hypoflexids ist belegt, dass der Unterkiefer sich so weit nach aufwärts und lingual bewegt, dass der Paracon den bukkalen Ausgang des Hypoflexids erreicht. Die OFA-Rekonstruktion bestätigt, dass es sich dabei um eine völlig gleichförmige Bewegung handelt (vgl. Mastikationskompass in Abb. 33).

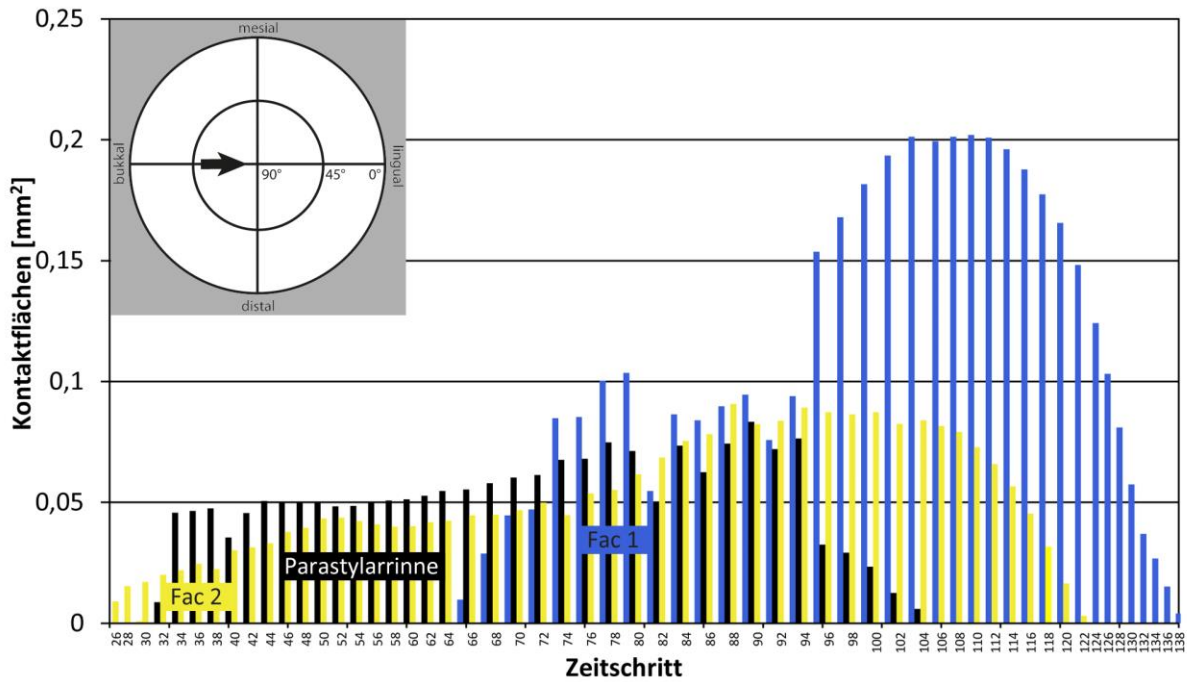


Abb. 33: Rekonstruierte Zahn-Zahn-Kontakte aus der OFA-Simulation des Kauschlages von *Nanolestes* (oberer Molar: Gui Mam 1023, um 5% verkleinert; unterer Molar: Gui Mam 1000). Die Kontakte sind nach den Kontaktpositionen eingefärbt. Als „Facette 2“ ist der Kontakt zwischen der distalen Flanke des oberen Molaren und der mesialen Flanke des Trigonids bezeichnet. Der Kontakt, der daraus resultiert, dass die Spitze des Protoconids durch die Parastylarrinne gleitet, ist als „Parastylarrinne“ benannt. Schließlich wird der Kontakt zwischen der mesialen Flanke des oberen Molaren und der distalen Flanke des Trigonids als „Facette 1“ bezeichnet. Dieser geht bei Zeitschritt 92 über in den Kontakt der Paraconspitze mit dem Hypoflexid. Oben rechts: Darstellung des *power stroke* von *Nanolestes* im Mastikationskompass nach Koenigswald et al. (2012). Die Schließbewegung des Unterkiefers ist in einem Winkel von etwa 50° nach aufwärts und lingual gerichtet. Um zu kennzeichnen, dass keine zentrale Okklusion erreicht wird (vgl. Kap. 6.4.2), liegt die Pfeilspitze nicht im Mittelpunkt des Kreises.

5.3. *Amphibetulimus*

Averianov et al. (2013a) haben einen oberen Molaren zu *Amphibetulimus* gestellt, der für diese Arbeit im Original untersucht werden konnte (Abb. 34). So ist ein funktionaler Vergleich zu *Nanolestes* möglich. So wie der Holotyp von *A. krasnolutskii* stammt auch der assoziierte obere Molar aus der Grabung in terrestrischen Sedimenten des Mittleren Juras bei Scharypowo, Russland (Lopatin & Averianov 2007a).

Der obere Molar ist breiter als lang und hat drei Wurzeln. Die Grate, die vom Paracon ausgehen, umranden eine spitzwinkelige Krone (Averianov et al. haben einen Winkel von etwa 33° angegeben). Der Paracon ist abgebrochen, der Wurzelstumpf lässt aber noch erkennen, dass es sich um einen hohen Höcker gehandelt hat. Über die Präparacrista ist er mit dem ebenfalls hohen Stylocon verbunden. Darüber, ob sich auf diesem Grat Höcker oder Höckerchen befunden haben, kann aufgrund der Abnutzung keine Aussage getroffen werden. Obwohl beschädigt, wird doch eine kurze Parastylarrinne an der mesio-bukkalen Krone deutlich. Sie fällt steil, mit einem Winkel > 45° nach linguo-zervikal ein (vgl. Abb. 34 C). Vom Paracon nach disto-bukkal läuft die Metacrista zum Metastyl. Vom Paracon ausgehend sind Metacon und Höcker „C“ darauf zu erkennen. Das Metastyl ist nur ein kleines Höckerchen an der bukko-distalen Kronenecke. Der Ektoflexus ist eine flache Einschnürung der bukkalen Molarenflanke.

Die vollständig erhaltenen Höcker – Stylocon, „C“ und Metastyl – zeigen kaum apikale Abnutzung. Dem steht die deutliche Ausprägung von Kratzern und Facetten an der mesialen und distalen Kronenflanke gegenüber. Entlang der Paracrista ist ein längliches Dentinareal angelegt, das steil nach mesial abfällt. Das Dentin ist nur wenig gegenüber den dünnen Schmelzkanten ausgekolkt. Auch der Boden der Parastylarrinne zeigt ein Dentinfeld, das an der Basis der Krone in die mesiale Flanke unterhalb der Paracrista umbiegt. Lingual davon, an der mesialen Flanke des Paracons, sind viele Striae vorhanden. Sie fallen ungefähr in der gleichen Richtung nach linguo-zervikal ein wie die Parastylarrinne. Große Teile der Fläche unterhalb der Paracrista zeigen neben den Striationen und Dentinfreilegungen auch Facettierungen (Facette 1, vgl. Abb. 34 C). An der distalen Kronenflanke finden sich Usuren unterhalb der Metacrista im Bereich des Paracons und Metacons. Unterhalb der Höckerspitze des Metacons ist ein Dentinfeld angelegt, das senkrecht abfällt und sich damit in seiner Orientierung wenig von der distalen Molarenflanke abhebt. Vielmehr ist die Metaconflanke hier mit der Zahnflanke verschliffen worden (Facette 2, vgl. Abb. 34 A). An der distalen Paraconflanke finden sich auch hier Striationen. Sie fallen, wie an der mesialen Seite, nach linguo-zervikal ein.

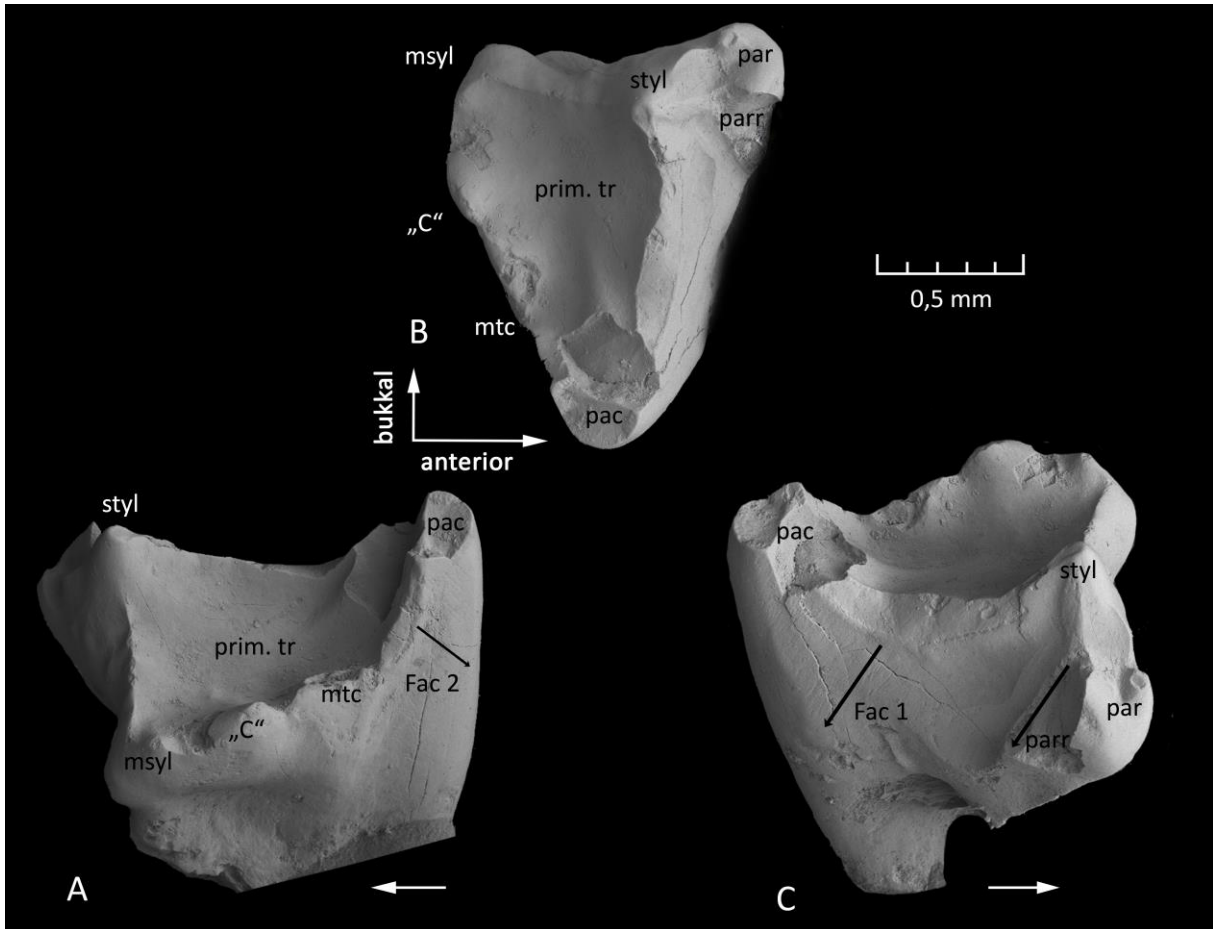


Abb. 34: Rechter oberer Molar von *Amphibetulimus krasnolutskii* (Paläontologisches Institut der russischen Akademie der Wissenschaften, Moskau: PIN 34/5087) in distaler (A), okklusaler (B) und mesialer (C) Ansicht (REM, ORIG, Abk. siehe Kap. 4.5). Der Paracon ist abgebrochen. Ebenfalls beschädigt ist die Parastylarrinne. Die Pfeile markieren die Striationen auf den Facetten 1 und 2 (A und C) und die Einfüllrichtung der Parastylarrinne (C).

5.4. *Didelphis*

5.4.1. Morphologie der Molaren

Die **oberen Molaren** sind in ihrer Grundfläche dreieckig (Abb. 35). Protocon (lingual), Parastyl (mesio-bukkal) und Metastyl (disto-bukkal) bilden die Eckpunkte. Die bukkale Längsseite steht nahezu im rechten Winkel zur mesialen Kronenflanke. Folglich ist die disto-linguale Flanke länger als die mesiale.

Nach klassischer Beschreibung findet sich in der Kronenmorphologie eine weitere Dreiecksstruktur: das Trigon. Bei den Theria handelt es sich um das sekundäre Trigon, welches aus den Haupthöckern gebildet wird. Der Protocon ist wiederum der linguale Dreieckspunkt, der Paracon liegt mesio-bukkal, der Metacon disto-bukkal. Neben dem Trigon entfällt ein Großteil der restlichen Krone auf den prominenten Stylarschelf. Dieser liegt bukkal des Trigons und wird von einer Reihe Höcker und Höckerchen begrenzt. Von mesial nach distal sind dies Parastyl und Stylocon, jenseits des Ektoflexus folgen dann Antiparacon und Metastyl.

Die Molarenhöcker sind bei *Didelphis* robust und mäßig hoch. Protocon, Paracon und Metacon haben jeweils drei Flanken, so dass die Höcker im Querschnitt dreieckig sind. Der Protocon ist ein massiver Höcker. Der Paracon ist deutlich der kleinste der drei Haupthöcker. Er wird in der Höhe auch vom bukkal liegenden Stylocon überragt. Der Metacon ist der höchste Höcker der Krone. Paraconulus und Metaconulus sind bei *Didelphis* gelegentlich angelegt, dann jedoch nur als kleinste Höcker oder Auswölbungen (vgl. Abb. 35 A₃ als Beispiel für einen ausgebildeten Paraconulus).

Der Stylarbereich kann kleinere Quergrate enthalten. Der Ektoflexus schneidet nur mäßig in den Stylarschelf ein.

Mesial ist ein schwaches Präcingulum vorhanden. Es verläuft vom Parastyl gehend in linguo-cervicale Richtung bis ungefähr zum Beginn der Protoconflanke.

Die beschriebene Form des oberen Molaren von *Didelphis* bietet Ansatzstellen für sechs Facetten, die von Crompton & Hiiemäe (1970) und Crompton (1971) beschrieben und benannt wurden. Facette 1 liegt an der mesio-bukkalen Kronenflanke, unterhalb der Paracrista. Facette 2 findet sich an der distalen Kronenflanke, unterhalb der Metacrista. Vom Paracon verläuft die Postparacrista in Richtung des Metacons. Unterhalb dieses Grates liegt Facette 3, die ins Trigon einfällt. Ebenfalls ins Trigon gerichtet ist Facette 4, die unterhalb der Prämetacrista am Metacon liegt. Facette 5 liegt wiederum an der mesialen Kronenflanke, hier jedoch am Protocon. Sie hat eine ähnliche Ausrichtung wie Facette 1. Facette 6 ist an oberen Molaren von *Didelphis* seltener beobachtet worden, als an unteren. Sie liegt im ohnehin meist geglätteten, bukkalen Bereich der Protoconspitze. Zusätzlich zu den sechs von Crompton beschriebenen Facetten, kann noch eine siebte ausgebildet werden. Nach Maier (1980) trägt sie die Nummer 9 und liegt auf der Trigonflanke des Protocons, ist also nach bukkal gerichtet.

Die **unteren Molaren** von *Didelphis* zeigen Merkmale, die sich eindeutig bei den beschriebenen Tenrecidae (Kap. 5.1) und bei *Nanolestes* (Kap. 5.2) wiederfinden lassen (Abb. 36). Die dreieckige Trigonidstruktur ist auch hier vorhanden, gebildet aus Protoconid (bukkal), Paraconid und Metaconid (lingual). Die distale Flanke des Trigonids steht nahezu senkrecht zur Längsachse der Zahnreihe, während die mesio-bukkale Flanke diagonal dazu angeordnet ist. Beide Flächen sind sehr steil.

Distal ist dem Trigonid das Talonid angegliedert. Entsprechend dem charakteristischen tribosphenischen Muster ist es bei *Didelphis* beckenförmig ausgeprägt. Es wird bukkal vom Hypoconid, distal vom Hypoconulid und lingual vom Entoconid eingefasst. Die linguo-bukkale Breite des Talonids ist bei *Didelphis* mindestens genau so groß, wie die des Trigonids. Das Hypoflexid ist bei *Didelphis* nur als schwache, bukkale Einkerbung zwischen dem Trigonid und dem Hypoconulid ausgeprägt.

Eine Erweiterung der Krone findet sich im Präcingulid, das sich über die mesiale Breite des Trigonids zieht. Lingual wird es ungefähr in der mittleren Breite des Paraconids dadurch begrenzt, dass hier das distale Talonid des vorstehenden Molaren das Trigonid berührt.

Dem oberen Molaren entsprechend können auch im unteren Molaren sieben Schmelzfacetten angelegt sein. Facette 1 liegt an der distalen Flanke des Protoconids, Facette 2 mesio-bukkal am Trigonid. Facetten 3 und 4 sind mesio-bukkal, bzw. disto-bukkal an den Außenflanken des Hypoconids angeordnet. Facette 5 findet sich, ähnlich Facette 1, an der distalen Trigonidflanke. Sie setzt lingual an und verschmilzt bei entsprechender Flächenausdehnung mit Facette 1. An der Talonidflanke des Entoconids wird Facette 6 angelegt. Sie leitet ins Talonidbecken hinein, während Facette 9, gelegen an der Talonidflanke des Hypoconids, wieder herausführt.

5.4.2. Abkaumuster

Grundlage und Ausgangspunkt für die Untersuchung von Abkaumustern tribosphenischer Molaren war die detaillierte Auswertung von 135 *Didelphis*-Exemplaren. Es wurde versucht, vornehmlich mit *D. marsupialis* zu arbeiten, jedoch hat sich im Laufe dieser Arbeit herausgestellt, dass viele Sammlungsexemplare, die als *Didelphis „marsupialis“* deklariert sind, nach heutiger Systematik anderen Arten angehören. Soweit geographische Angaben über den Fundort in den Sammlungsregistern vermerkt sind, wurden diese für eine Nachbestimmung genutzt (vgl. Anhang 10.1). Da *Didelphis* in Mittel- und Südamerika teilweise in sympatrischen Arten auftritt, konnte häufig keine eindeutige Zuordnung getroffen werden (Abb. 6). Es wurde daher die Abnutzung der Molaren von *Didelphis* als Gattung untersucht.

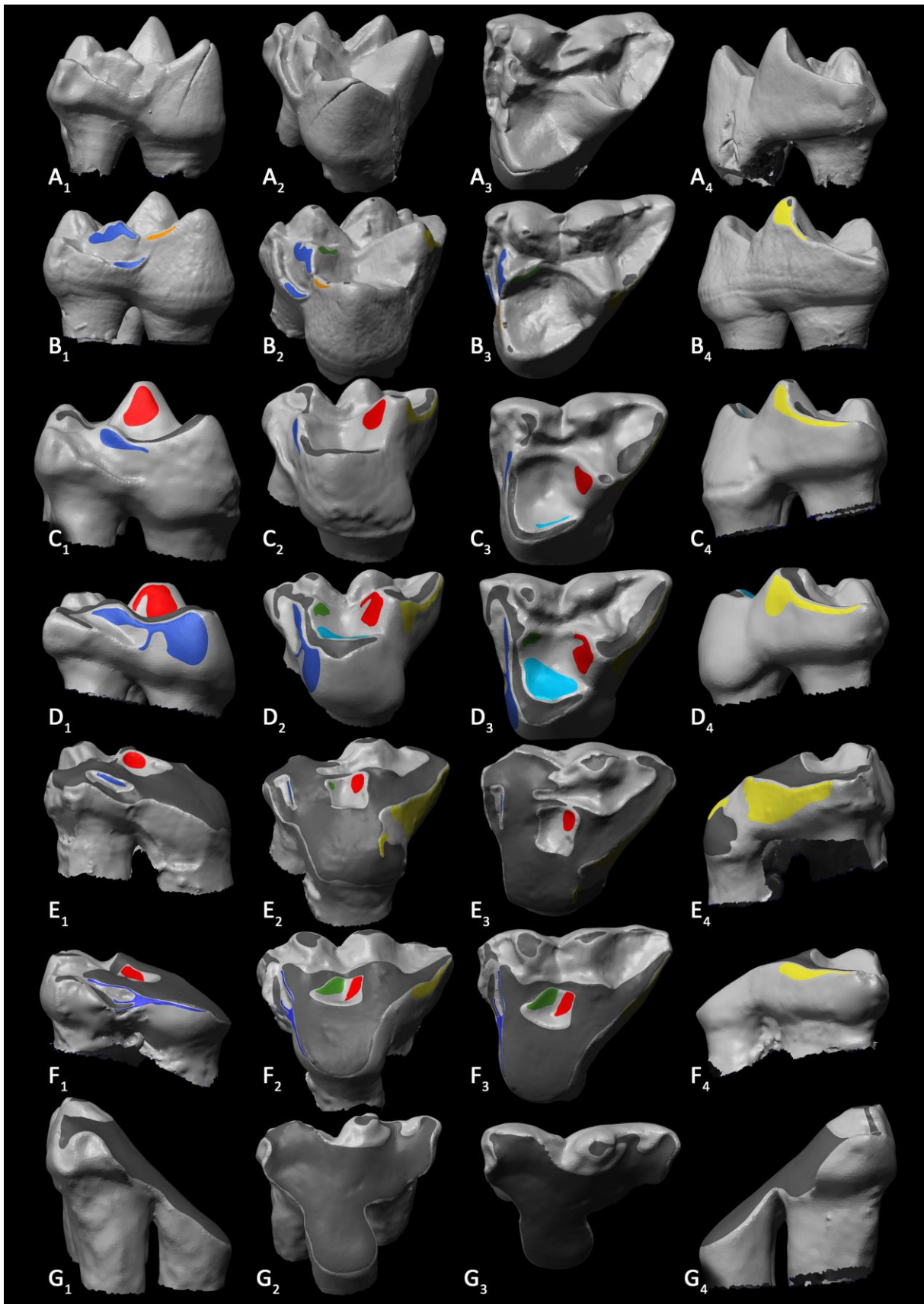


Abb. 35 (vorherige Seite): Linke obere Molaren von *Didelphis* in den Abkaustadien I-V von (x_1) mesial, (x_2) linguo-okklusal, (x_3) okklusal und (x_4) distal (SCAN, ORIG, nicht maßstabsgetreu). (A) M2 von ZMB MAM 37600 im Stadium I, (B) M2 von SMF 77266 im Stadium II, (C) M2 von ZMB MAM 38210 im Stadium III, (D) M2 von ZMB MAM 31569 (gespiegelt) im Zwischenstadium IVa, (E) M2 von ZMB MAM 37655 (gespiegelt) im Zwischenstadium IVb, (F) M2 von SMF 358 im Zwischenstadium IVc und (G) M2 von ZMB MAM 37636 (gespiegelt) im Stadium V.

Stadium I

Die Schmelzoberfläche ist an den Haupthöckern der oberen Molaren noch intakt, lediglich leichte Abflachungen der Spitzen sind möglich (Abb. 35 A). Dies trifft auch auf die Styларhöcker zu. Die Cristae sind ebenfalls noch vollständig mit Schmelz bedeckt. Die Parastylarrinne kann erste Gebrauchsspuren aufweisen. In der Regel sind dies Bruchstellen im Schmelz an der mesialen Kante und Schleifspuren, die von bukkal nach lingual einfallen.

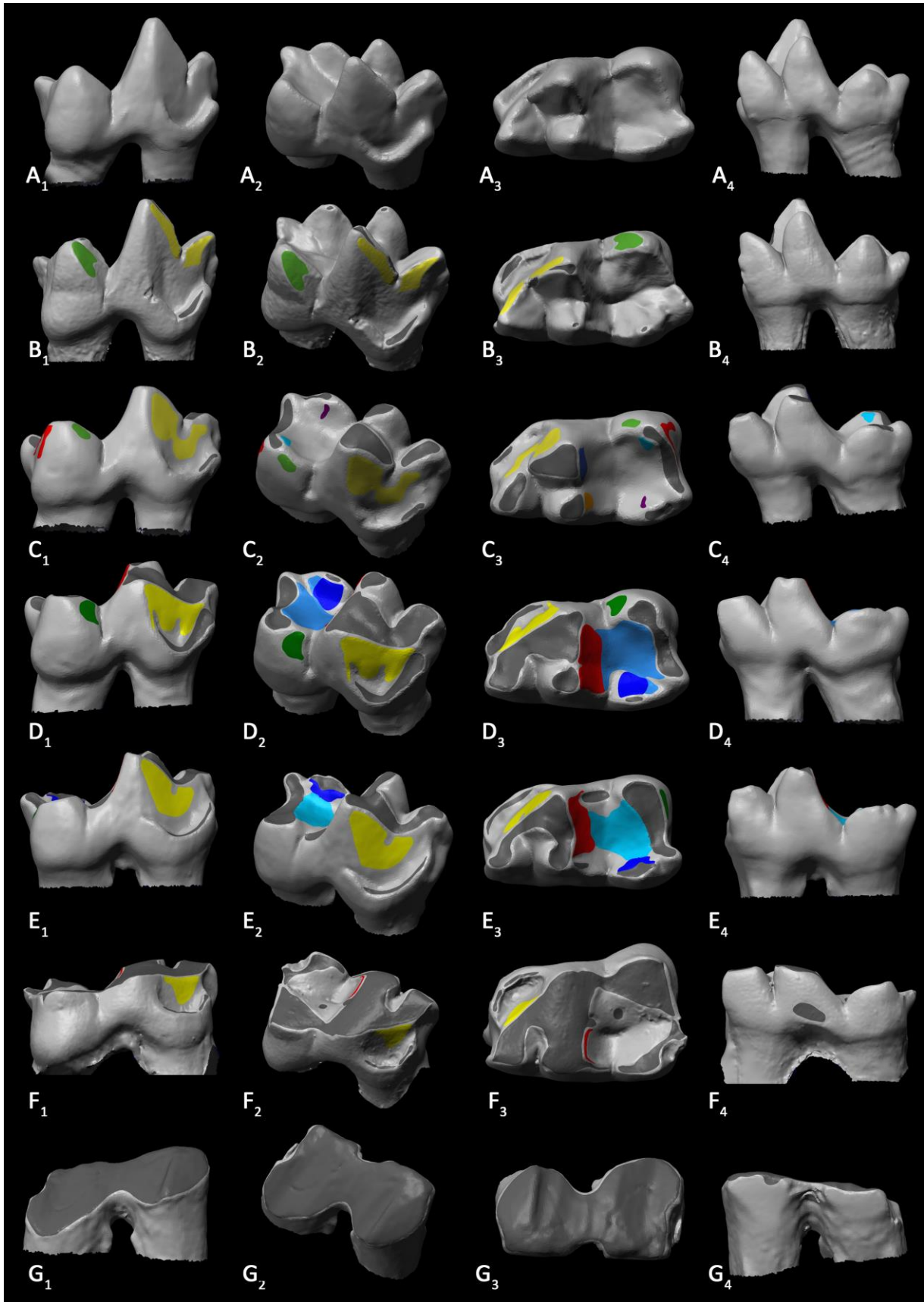
Paraconulus und Metaconulus, wenn überhaupt angelegt, werden bereits frühzeitig abgetragen. Sie wurden höchstens im Stadium I beobachtet.

Die Ausbildung der Facetten 1 und 2 ist möglich. Sie beginnen kleinräumig unterhalb des Paracons, bzw. der Metacrista. Glättungen und erste Facettenbildungen sind auch an den Facettenpositionen 3 und 4 möglich. Noch geringer sind die Nutzungserscheinungen an den Positionen 5 und 6. Hier sind Glättungen der Zahnoberfläche rund um die linguale Seite des Protocons, die primär eine rugose Struktur hat, möglich. In geringerem Maße kann sich bereits eine Glättung des Schmelzes an der bukkalen Protoconspitze abzeichnen.

An den drei Trigonidhöckern der unteren Molaren treten leichte Abflachungen der Spitzen auf (Abb. 36 A). Der Schmelz der Cristide ist vollständig intakt und ohne Usurspuren. Ebenso verhält es sich an Entoconid, Hypoconulid und Hypoconid, sowie dem Hypocristid. Das Präcingulid ist bereits früh durch den Gebrauch betroffen. An der mesialen Kante splittert hier das Dentin zunächst bruchhaft ab.

Erste Facettenbildungen lassen sich in diesem Stadium an der Position der Facette 2 und gelegentlich auch an der Facette 1 feststellen. Am mesialen Hypoconid, also an der Position der Facette 3, sind selten erste Anzeichen einer Facettenbildung beobachtet worden.

Abb. 36 (nächste Seite): Rechte untere Molaren von *Didelphis* in den Abkaustadien I-V von (x_1) bukkal, (x_2) bukko-okklusal, (x_3) okklusal und (x_4) lingual (SCAN, ORIG, nicht maßstabsgetreu). (A) m2 von ZMB MAM 37612 im Stadium I, (B) m2 von SMF 77266 im Stadium II, (C) m2 von ZMB MAM 2320 im Stadium III, (D) m2 von ZMB MAM 31569 im Zwischenstadium IVa, (E) m2 von ZMB MAM 2322 im Zwischenstadium IVb, (F) m2 von SMF 358 (gespiegelt) im Zwischenstadium IVc und (G) m2 von SMF 373 im Stadium V. (SCAN, ORIG, nicht maßstabsgetreu)

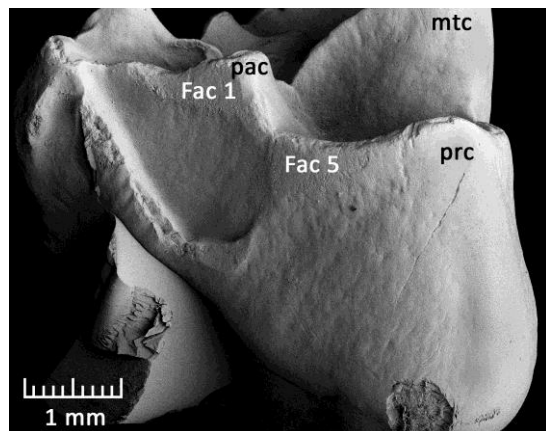


Stadium II

Es werden erste apikale Dentinflächen an den oberen Molaren freigelegt (Abb. 35 B). Vor allem die Spitzen der Haupthöcker und der höheren Stylerhöcker sind betroffen. Wie hoch letztere sind, ist von der Zahnposition abhängig. Während bei M1 und M2 sowohl Stylocon und Antimetacon prominent ausgeprägt und damit abnutzungsanfällig sind, ist im M3 der Antimetacon deutlich weniger erhaben. Bei dem letzten Molaren sind die Stylerhöcker höchstens sehr klein angelegt. Die Parastylarrinne zeigt nun Gebrauchsspuren, wie sie im Stadium I auch schon möglich waren. Zusätzlich sind Dentinfreilegungen möglich. Während sich an den lingual gelegenen Prä-, sowie Postprotocristae mäßige Abnutzungsspuren zeigen, die kleine Dentinfreilegungen auf dem Grat beinhalten, treten an Paracrista und Metacrista zusätzlich auch bruchhafte Schmelzkanten auf. Die Dentinflächen gehen nicht zwangsläufig von den Höckerspitzen aus, sondern können im Gratverlauf angelegt sein.

Die Facetten 1 und 2 nehmen an Fläche zu, wobei Facette 1 sich in linguale Richtung bis unterhalb der Präprotocrista ausdehnt (Abb. 37). Striationen treten auf der mesialen Kronenflanke eher im nicht facettierten Bereich auf, während es an der distalen Zahnseite starke Striationen gibt. Sie fallen jeweils hauptsächlich nach lingual und zervikal ein. Die Facetten 3 und 4 sind weiterhin variabel in Vorhandensein und Ausprägung. Glättungen oder erste Facettenbildungen sind hier möglich. Im Bereich der Facette 5 ist nun eine erste Facettierung unterhalb der Paracrista möglich. In der Regel finden sich Striationen am mesialen Teil des Protocons. Der Bereich von Facette 6 ist nun in den meisten Fällen geglättet. Auffallend ist, dass die linguale Seite des Protocons glatter ist, als die Areale, in denen Facette 5 und 6 liegen. Die konvexe Schmelzoberfläche zeigt hier eine Vielzahl feiner Kratzer in hauptsächlich horizontaler Richtung (Abb. 38). Facette 9 kann als konkave Schmelzbahn vorhanden sein. Sie reicht dann von der bukkalen Protoconspitze ins Trigon hinein.

Abb. 37: Linker M3 von *Didelphis* (SMF 13376; REM, ABG, Abk. siehe Kap. 4.5) im Abnutzungsstadium II. Zu erkennen ist Facette 1 am Paracon, unterhalb der Paracrista und Facette 5 am Protocon, unterhalb der Präprotocrista. Zusätzlich ist bei diesem Exemplar der linguale Teil der Parastylarrinne facettiert.



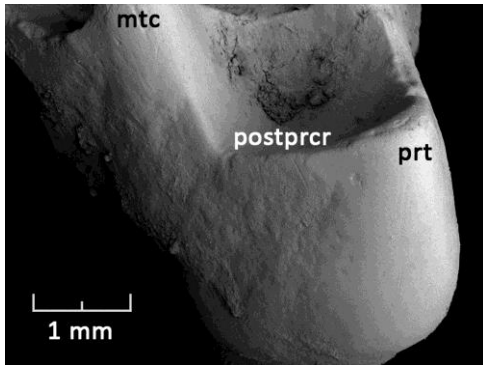


Abb. 38: Linker M3 von *Didelphis* (ZMB MAM 2320; REM, ABG, Abk. siehe Kap. 4.5) im Abnutzungsstadium II. Der linguale Bereich unterhalb der Protoconspitze ist bereits deutlich geglättet, während die distale Flanke noch Anzeichen der originären, rugosen Oberfläche zeigt. An der Position der Facette 6, zervikal der Postprotocrista, ist der Schmelz facettiert und es sind Striationen sichtbar.

Abb. 39: Linke m2 und m3 von *Didelphis* (SMF 89815; REM, ABG, Abk. siehe Kap. 4.5) im Abnutzungsstadium II. Der Metaconid der oberen Molaren facettiert das Hypoconulid eines unteren Molaren und das Präcingulid des nachfolgenden Molaren in ähnlicher Weise. Die Abnutzungsfläche an der bukkalen Seite des Hypoconulids leitet damit auf das Präcingulid über.

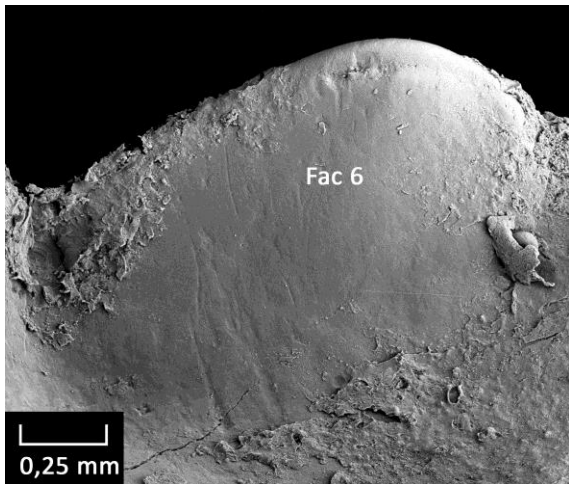
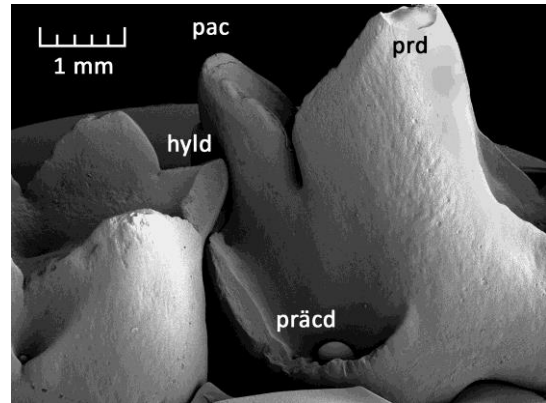
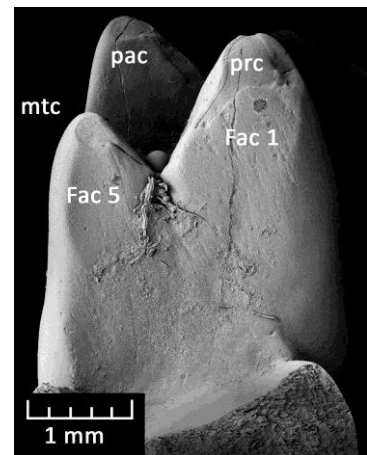


Abb. 40: Entoconid des linken unteren Molaren von *Didelphis* (ZMB MAM 2320; REM, ABG, Abk. siehe Kap. 4.5) im Abnutzungsstadium II. Die bukkale Flanke des Höckers, die in das Trigonid führt, ist ansatzweise facettiert und es sind Striae vorhanden. Dies entspricht Facette 6.

Abb. 41: Linker m3 von *Didelphis* (ZMB MAM 2320; REM, ABG, Abk. siehe Kap. 4.5) im Abnutzungsstadium II. An der distalen Flanke des Protoconids liegt Facette 1, am bukkal gelegen Metaconid ist Facette 5 ausgebildet.



Am unteren Molaren zeigen Protoconid, Paraconid und Metaconid mäßige Dentinfreilegungen an den Höckerspitzen (Abb. 36 B). Während das Protocristid zunächst nur abgerundet wird, zeigt das Paracristid bereits Dentinfreilegungen. Diese gehen von den Spitzen von Protoconid und Paraconid aus. Das Präcingulum ist nun über die ganze Länge der mesialen Kante angeschliffen. Der Schmelz wird durchbrochen, so dass das Dentin freigelegt wird. Es gibt keinen oder nur einen geringen Höhenunterschied zwischen Schmelz und Dentin.

Im Bereich des Talonids gibt es ebenfalls eine mäßige Dentinfreilegung an den Spitzen von Entoconid, Hypoconulid und Hypoconid. Das Hypoconulid wird vornehmlich in der Einfallrichtung des Präcingulums des nachfolgenden Molaren abgenutzt (Abb. 39). Innerhalb des Beckens kommt es zur Glättung und Facettenbildung im mittleren Talonidbereich und am bukkalen Entoconid (Facettenareal 6; Abb. 40) oder lingualen Hypoconid (Facettenareal 9).

Facette 1 kann ausgebildet sein, und wenn dies der Fall ist, kann auch eine Facette 5 existieren. Beide lassen sich eindeutig voneinander trennen (Abb. 41). Facette 2 ist immer, oft großflächig, vorhanden. Sie kann von der Kante des Paracristids bis hinab zum Präcingulum reichen. Die Facetten 3 und 4 werden nur selten ausgebildet, Facette 6 ist möglich. Wenn sie nicht am Entoconid vorhanden ist, gibt es häufig auf dem gegenüberliegenden Hypoconid eine Facette 9.

Stadium III

Dieses Stadium ist charakterisiert durch fortschreitende Dentinfreilegungen an den einzelnen Strukturen, wobei die einzelnen Felder weitgehend noch nicht miteinander verbunden sind (Abb. 35 C).

Neben dem Abtrag der Höckerspitzen, findet sich an der Parastylarlinie oftmals ein Verlust der Grabenstruktur durch fortgeschrittenen Abtrag. Dies geht mit einer deutlichen Dentinfreilegung einher. Die Metacrista zeigt sich nicht mehr als eindeutiger Grat, sondern es besteht ein ausgedehntes Dentinfeld im bukko-distalen Teil des Stylarschelfs. Dabei platzt in diesem Bereich der dünne Zahnschmelz besonders auf der Okklusalfäche bruchhaft ab. Dadurch entsteht keine gleichförmige, sondern eine eher zackig verlaufende Schmelzkante (Abb. 42). Das Dentinfeld der Metacrista fusioniert in der Regel schon im Stadium III mit dem des Metacons. Das der Paracrista geht gewöhnlich von der Paraconspitze aus, ist also von vornherein mit diesem verbunden. Anders ist es mit dem Dentinfeld der Präprotocrista, das in den meisten Fällen vom Protocon ausgeht. Die Dentinfreilegung der Postprotocrista geht wiederum von der Spitze des Protocons aus. An der lingualen Flanke des Metacons kommt es zu keiner signifikanten Abnutzung.

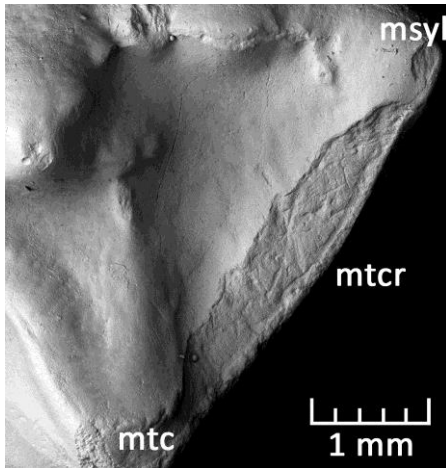


Abb. 42: Rechter M2 von *Didelphis* (SMF 13376; gespiegelt, REM, ABG, Abk. siehe Kap. 4.5) im Abnutzungsstadium III. Im okklusalen Styларbereich, nahe der Metacrista, ist der dünne Zahnschmelz abgesplittert.

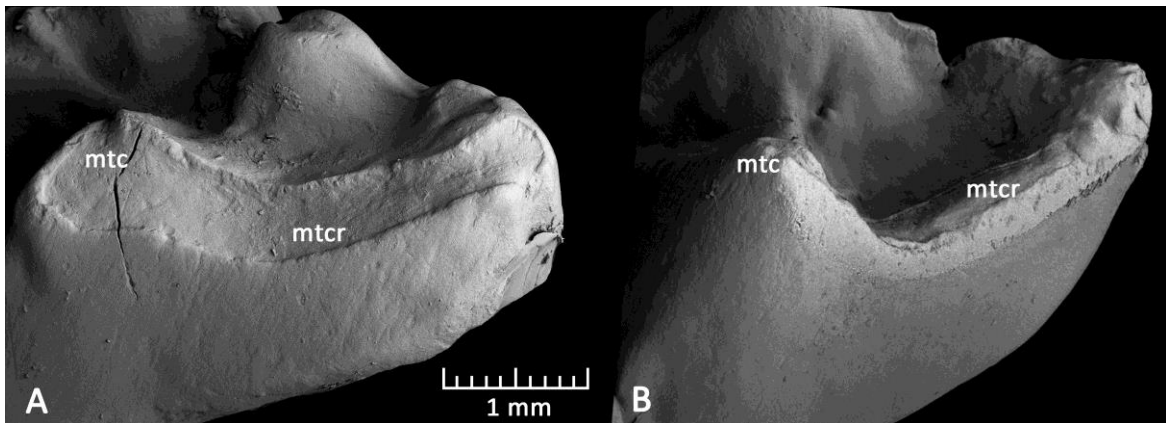
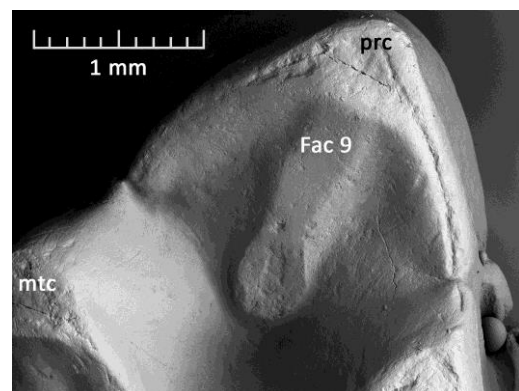


Abb. 43: Linke obere Molaren von *Didelphis* (A: M3 von ZFMK 87.70; B: M1 von ZMB MAM 37613; REM, ABG, Abk. siehe Kap. 4.5) im Abnutzungsstadium III. Die Größe der Facette ist abhängig von ihrer Inklination. Bei steilen Winkeln entstehen großflächige Facettierungen (A), bei flacheren Winkeln liegt die Facettierung als schmales Band unterhalb der Metacrista (B).

Abb. 44: Linker M2 von *Didelphis* (SMF 13376; REM, ABG, Abk. siehe Kap. 4.5) im Abnutzungsstadium III. Auf der bukkalen Flanke des Protocons leitet ein facettierter Streifen auf einem Schmelzrücken in das Trigon. Nahe des tiefsten Punktes des Trigons ist der Schmelz durchbrochen und Dentin freigelegt. Die Facettierung setzt sich von der durchbrochenen Protoconspitze halbmondförmig über Prä- und Postprotocrista fort.



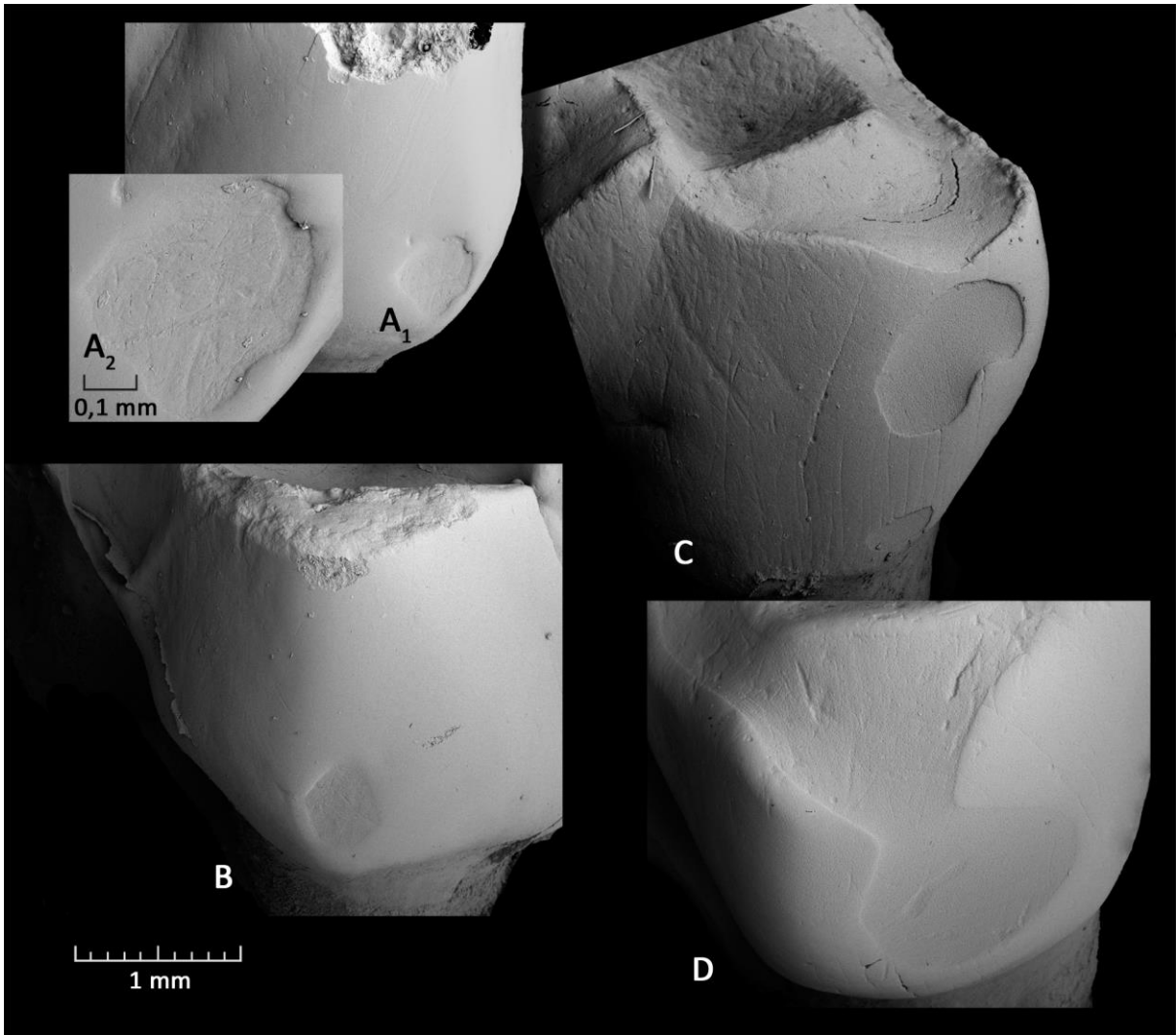
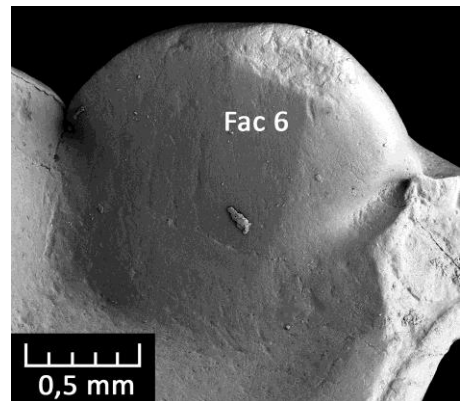


Abb. 45: (A) In den meisten Fällen von Dentinfreilegung am lingualen Teil des Protocons von *Didelphis* geschieht dies kurz oberhalb des Krone-Wurzelübergangs (rechter M1 von ZMB MAM 37649; Abkaustadium III). (B) Die Schmelzränder sind gut gerundet, der Schmelz splittert in der Regel nicht ab (linker M1 von ZMB MAM 37649; Abkaustadium III). (C) In Ausnahmefällen entstehen mehrere Dentinfelder am lingualen Teil des Protocons (rechter M2 von ZMB MAM 37638; Abkaustadium IVa). (D) Mit fortschreitender Abnutzung vergrößern sich sowohl das linguale Dentinfeld, wie auch die apikale Dentinfreilegung am Protocon, bis sie schließlich fusionieren (linker M3 von ZMB MAM 37632; Abkaustadium IVa). (REM, ORIG, Abk. siehe Kap. 4.5)

Abb. 46: Linker m2 von *Didelphis* (SMF 13376; REM, ORIG, Abk. siehe Kap. 4.5) im Abkaustadium III. An der Entoconidspitze ist Facette 6 angelegt, die in das Trigonid führt.



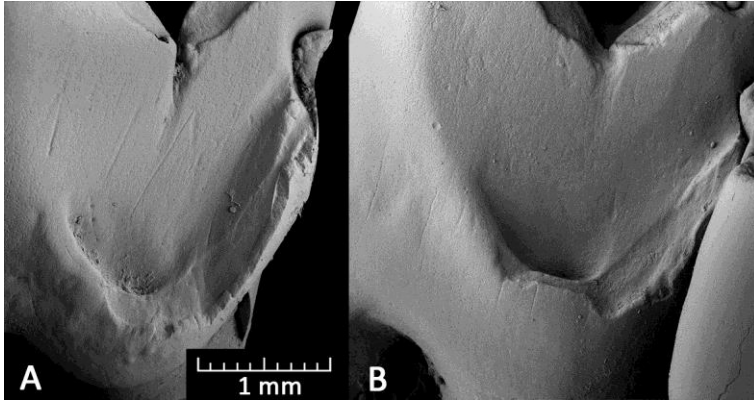


Abb. 47: Abnutzungserscheinungen am Präcingulid von *Didelphis* im Abkaustadium III. Dentinfreilegungen sind der Regelfall, individuell ist die Art der Abnutzung. Das Präcingulid kann schon weitgehend abgenutzt (A; rechter m3 von ZMB MAM 31569) oder noch als rinnenartige Struktur erhalten sein (B; linker m2 von SMF 5127; gespiegelt). (REM, ORIG, Abk. siehe Kap. 4.5)

Die Facette 1 kann sich bis zur Parastylarrinne ausdehnen. Die Größe von Facette 2 ist abhängig von ihrem Einfallwinkel. Bei steilen Winkeln kann sie bis zur zervikalen Begrenzung des Zahns reichen. Ist der Winkel flacher, so entsteht ein mehr oder weniger breites Facettenband unterhalb der Crista (Abb. 43). Eine Facette 3 kann in diesem Stadium ausgebildet sein. Wenn beide vorhanden sind, ist sie jedoch kleiner als Facette 4. Letztere ist ebenfalls nicht zwingend ausgebildet. Möglich ist auch die Facettenbildung an Position 5, selten an Position 6 (Abb. 46). Im lingualen Bereich des Protocons kann es zur ersten Freilegung von Dentin an der Kronenbasis kommen (Abb. 45 A und B). An der bukkalen Protoconspitze ist eine Facettenbildung an Position 9 möglich. Wenn vorhanden, liegt sie unterhalb der Höckerspitze und auf den davon ausgehenden Teilen der Prä- und Postprotocrista, sowie auf einer Bahn, die bis zum tiefsten Punkt des Trignons führen kann (Abb. 44).

In den unteren Molaren dehnen sich die Dentinfelder an den Spitzen von Protoconid und Metaconid auf das Protocristid aus (Abb. 36 C). Vom apikalen Dentinfeld des Protoconids längt sich die Freilegung also in lingualer Richtung, vom Metaconid in bukkaler Richtung aus. Eine Verbindung besteht noch nicht. Das Dentinfeld am Paraconid erstreckt sich über den ganzen lingualen Teil des Paracristids. Auch hier besteht noch keine Verbindung zum Protoconidfeld. Die Abnutzung des Präcingulums zeigt sich sehr variabel ab diesem Stadium (Abb. 47). Bis zum Abschluss des Stadiums IV wird es von mesial nach distal abgetragen. In vielen Fällen wird es dadurch an die Mesialseite des Trigonids angeglichen und verliert somit seine Bedeutung als eigenständige Struktur. Im Stadium III zeigt sich in vielen Fällen Abnutzung, die eine rinnenartige Führungsstruktur nachzeichnet. In Einzelfällen werden die noch vorhandenen, okklusalen Schmelzpartien facettiert. An den drei distal liegenden Höckern des Talonids ist Dentin an den Spitzen freigelegt. Am Hypocristid sind erste Gebrauchsspuren und Dentinfreilegungen möglich.

Am distalen Trigonid ist eine Facette vorhanden, die bereits eine Fusion von Facette 1 und 5 darstellen kann. Sie kann bis ins Talonidbecken reichen und nimmt die ganze Breite unterhalb des Protocristids ein. Weniger stark ausgeprägte Facetten 1 und 5 liegen unterhalb des Protocristids und

sind noch nicht fusioniert. Facette 2 ist deutlich eingeschliffen. Sie nimmt die mesio-bukkale Seite des Trigonids ein und zeigt häufig starke Striationen. Diese verlaufen ungefähr parallel zum Einfallen des Präcingulums. Facetten 3 und 4 werden nur selten ausgebildet. Im Talonid ist häufig eine Facette am bukkalen Entoconid, also an der Position 6, vorhanden (Abb. 40). Sie ist nicht plan, sondern leitet mit einer konkaven Biegung ins Talonid über. Dieses ist meistens geglättet und zum Teil facettiert. Am Hypoconid kann es ebenfalls zur Facettenausprägung (Facette 9) kommen, in diesem Fall fehlt für gewöhnlich Facette 6.

Stadium IV

Die Abnutzung in dieser Phase ist geprägt durch die Fusion der Dentinfelder, die an den drei Haupthöckern und auf dem Stylarschelf entstanden sind. Dies geht mit einer fortschreitenden Topologieeibnung einher. Nach einer generalisierten Reihenfolge dieser Fusionen, wurden für *Didelphis* die Unterstadien IVa, IVb und IVc aufgestellt. Abweichungen von der allgemeinen Abfolge liegen bei verschiedenen Individuen vor. Besonders die Entwicklungen an der Parastylarrinne lassen sich mit dieser Unterkategorisierung nicht erfassen. Hier ist im Stadium IV mindestens eine weitflächige Dentinfreilegung festzustellen, oft ist es auch schon stark durch Abtrag reduziert worden. Die freiliegende Dentinfläche verbindet sich mit der des Stylarschlefs.

Die Facetten, soweit vorhanden, gehen in der Phase IV der Zahnabnutzung nahezu vollständig verloren.

Ähnlich wie bei den oberen Molaren, ist das Stadium IV der Unterkiefermolaren durch die Fusion von Dentinfeldern charakterisiert. Während es in den ersten beiden Unterstadien zur Fusion der apikalen Dentinfelder des Trigonids kommt, verbinden sich im dritten Unterstadium die freigelegten Flächen von Trigonid und Talonid.

Der Abtrag der Talonidhöcker lässt sich in dieser Phase schwerlich mit der Einteilung anhand der Trigonidhöcker korrelieren. Er zeigt sich sehr variabel, so dass es sinnvoll erscheint, ihn vorab getrennt zu beschreiben: Das Entoconid zeigt einen unterschiedlich starken Abtrag. Die individuelle Nutzung deckt ein Spektrum ab, das von der apikalen Abnutzung bis zum Abtrag an der Position der Facette 6, also an der lingualen Flanke des Höckers, reicht. Dies führt dazu, dass die Abtragungsebene horizontal liegt, oder aber nahezu senkrecht dazu nach bukkal einfallen kann (Abb. 48). Jegliche Winkel zwischen diesen beiden Extremen sind möglich. Das Entoconid, wie auch Hypoconulid und Hypoconid zeigen in der Phase IV unterschiedliche Stufen des Abtrags, bis hin zur vollständigen Einebnung. Zwischen Hypoconulid und Hypoconid wird Dentin entlang des Hypocristids

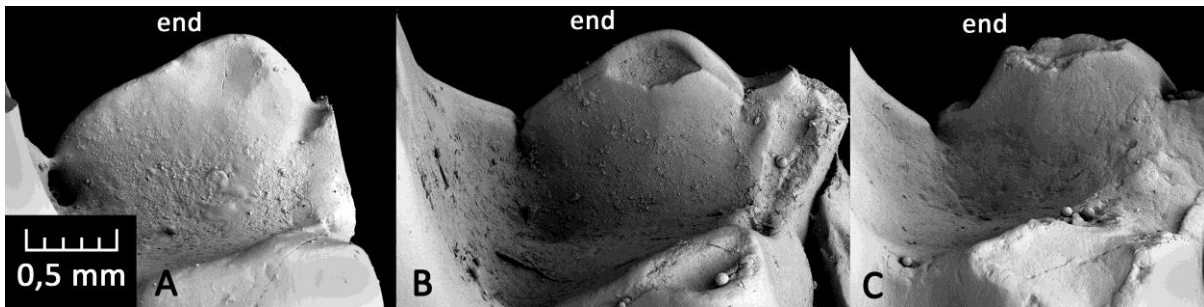


Abb. 48: Die Abnutzung des Entoconids bei *Didelphis* im Abkaustadium IV kann unterschiedlich ausfallen. Während teilweise noch eine vollständige Schmelzbedeckung vorhanden sein kann (A: linker m2 von SMF 70968), kann dieser bei anderen Molaren in diesem Stadium bereits durchbrochen sein. Der Durchbruch zeigt wiederum unterschiedliche Winkel. Bei einer Abnutzung, die an der bukkalen Flanke des Entoconids ansetzt, wird der Schmelz an der Position von Facette 6 durchbrochen (B: linker m3 von ZMB MAM 29490). Bei einer mehr apikalen Abnutzung, kann auch ein Dentinfeld entstehen, das in okklusaler Ebene liegt (C: linker m2 von ZMB MAM 47963). (REM, ORIG, Abk. siehe Kap. 4.5)

freigelegt. Es findet eine Verschmelzung mit dem apikalen Dentinfeld des Hypoconids statt. Abhängig vom Abtrag der beiden einschließenden Höcker, kann die Crista vollständig abgetragen werden. Facette 6 ist zu Beginn der Phase IV häufig vorhanden. Wie schon für Abkaustadium III beschrieben, leitet sie mit einer konkaven Schleifbahn in das Talonidbecken. Dieses ist nun vollständig geglättet und zeigt individuell verschieden starke Glättung oder Facettierung. Am bukkalen Talonid, also an der lingualen Flanke des Hypoconids, kann ebenfalls eine Facettierung stattfinden (Facette 9). Sie ist meistens dann ausgeprägter, wenn Facette 6 nicht oder nur mäßig vorhanden ist. In einigen Fällen kann eine facettierte Schleifbahn von der Spitze des Entoconids über den Boden des Talonids bis hin zur Spitze des Hypoconids verfolgt werden.

Im weiteren Verlauf des Stadiums IV, einhergehend mit der Einebnung der Talonidhöcker, wird das Talonidbecken immer flacher. Der Schmelzabtrag und die damit verbundene Dentinfreilegung erfolgen von den Höckern in Richtung des tiefsten Teils des Talonids, so dass der Schmelz an diesem Punkt am längsten erhalten bleibt und normalerweise noch in Stadium V vorhanden ist. An den inneren Schmelzrändern des flachen Talonids kann es zu Facettierungen kommen. Diese decken ohne scharfe Begrenzungen nur geringe Flächen an der Schmelzkante ab.

Stadium IVa

Die Dentinfläche des Protocons fusioniert über die Präprotocrista mit der des Paracons (Abb. 35 D). Die Dentinareale des Metacons und der Stylerhöcker sind gegenüber Stadium III vergrößert, liegen aber noch isoliert voneinander.

Der Paracon wird weitgehend eingeebnet, damit geht das Verschwinden der Paracrista einher. Dies hängt von dem Winkel ab, mit dem das Dentinfeld nach mesial abfällt (Abb. 49).

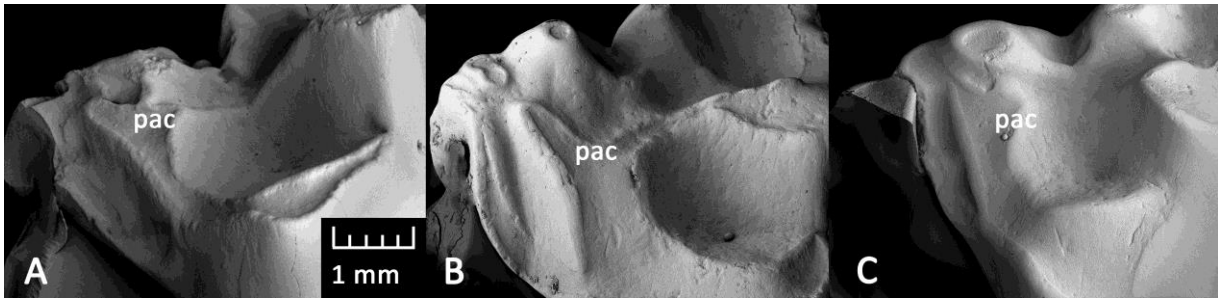


Abb. 49: Durch den Abtrag des Paracons in den oberen Molaren von *Didelphis* verschwindet auch die Paracrista im Stadium IV. Der Zustand des Grates hängt dabei wesentlich vom Abtragungswinkel des Paracons ab. Bei okklusal orientiertem Abtrag, also einem flachen Winkel, bleibt die Crista länger erhalten (A: linker M2 von ZMB MAM 31569 und B: linker M3 von ZMB MAM 37655). Ist der Winkel steiler, so wird auch die mesiale Flanke des Paracons und somit die Paracrista frühzeitig abgetragen (C: linker M2 von ZMB MAM 37632). (REM, ORIG, Abk. siehe Kap. 4.5)

Besonders in dieser Phase ist eine bedeutende Flächenzunahme des Dentinfeldes an der Metacrista festzustellen. Es dehnt sich sukzessive von der distalen Zahnkante nach mesial über den ganzen distalen Schelfbereich aus.

Die Ausprägung der Facette 1 ist in diesem Stadium variabel. Wenn sie vorhanden ist, nimmt sie meistens die Länge der Paracrista ein und kann zervikal bis zur Parastylarrinne reichen. Facette 5 ist selten vorhanden. Sollte dies jedoch der Fall sein, ist sie normalerweise plan mit Facette 1 verbunden. Ähnlich variabel ist das Auftreten von Facette 2. Wenn sie ausgeprägt und in Gebrauch ist, nimmt sie in der Regel die Länge der Metacrista ein. Eine Ausbildung einer isolierten Facette 6 liegt so gut wie nie vor. Die bukkale Spitze des Protocons ist häufig bis tief in das Trigon hinein geglättet, eine Bildung der Facette 9 ist aber selten. An der bukkalen Kronenbasis kommt es vermehrt zur Dentinfreilegung. Meist sind diese Areale rund oder oval, wobei sich die Längsachse des Ovals in mesial-distaler Orientierung befindet (Abb. 45 C und D). In einigen Fällen kann dieses Dentinfeld bereits in diesem Stadium mit dem der Protoconspitze fusionieren.

Bei unteren Molaren ist das entscheidende Kriterium dieser Phase die Fusion der apikalen Dentinfelder von Protoconid und Metaconid (Abb. 36 D). Sie findet am tiefsten Punkt des Protocristids, also im Zwickel zwischen den beiden Höckern statt. Das Dentinareal an der Spitze des Paraconids dehnt sich weiter aus, ist aber noch getrennt vom distalen Teil des Trigonids.

An der lingualen Seite des Zahns kann es in seltenen Fällen zur Freilegung von Dentinarenalen an der Kronenbasis kommen. Diese sind zunächst kreisrund, dehnen sich dann aber zu einer ovalen Fläche aus, wobei die Längsachse in mesial-distaler Richtung liegt (Abb. 50).

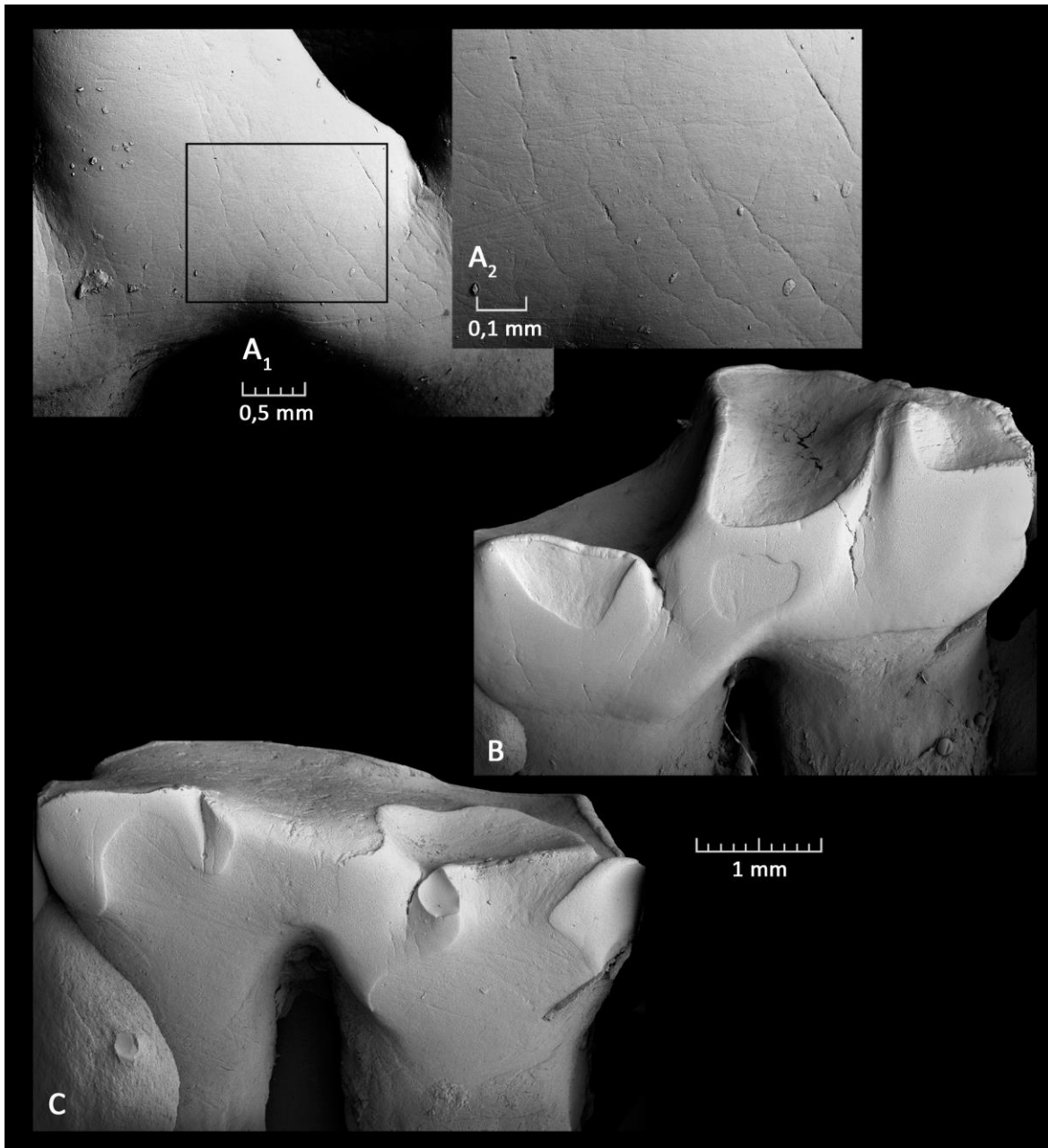


Abb. 50: (A) Der Dentinfreilegung an der lingualen Kronenbasis der unteren Molaren von *Didelphis* geht eine Glättung der Schmelzoberfläche voraus. Die Schmelzoberfläche weist Striationen auf, die eine mesial-distale Vorzugsrichtung haben (rechter m2 von ZMB MAM 37635; Abkaustadium IVb). (B) Der erste Schmelzdurchbruch ist kreisrund bis oval und liegt nahe der Kronenbasis, häufig zwischen den Wurzeln (linker m2 von ZMB MAM 29489; Abkaustadium IVb). (C) Eine ungewöhnlich große Dentinfreilegung nimmt am rechten m2 von ZMB MAM 29485 (Abkaustadium V) große Teile der lingualen Krone ein. (REM, ORIG, Abk. siehe Kap. 4.5)

Die Facetten 1 und 2 werden nun durch den Abtrag der Trigonidhöcker in ihrer Fläche verringert. Die ursprünglich V-förmige Oberkante der Facetten 1 und 5, das Protocristid, nimmt nun mehr und mehr eine horizontale Ausrichtung an. Ähnlich ist es bei Facette 2 und dem Verlauf des Paracristids. Die Begrenzung der Facette liegt einerseits an dem Cristid, andererseits kann es bis zum Präcingulid reichen. Facette 3 ist nur selten ausgebildet, im Gegensatz zu Facette 4, die nun vermehrt vorhanden ist.

Stadium IVb

Hauptmerkmal dieses Stadiums ist, dass sich das Dentinfeld von Protocon und Paracon nun mit dem des Metacons verbindet (Abb. 35 E). An der lingualen Seite des Protocons schreitet die Dentinfreilegung in zervikaler Richtung fort. Die freigelegten Flächen an den Stylerhöckern vergrößern sich weiter, eine Fusion der Dentinflächen von Antimetacon und Metacrista ist möglich. Insgesamt ist das Kronenrelief meist bereits recht flach.

Die Facetten 1 und 5 sind selten vorhanden. Wenn dies der Fall ist, leitet Facette 1 häufig direkt in die Parastylarrinne. Wenn Facette 5 vorhanden ist, bildet sie die Verlängerung der Facette 1 auf den mesio-lingualen Protocon. Facette 2 ist nicht immer ausgeprägt. Wenn sie besteht, kann unterschieden werden zwischen Facetten, die noch in Gebrauch stehen, und solchen, die offenbar nicht mehr genutzt werden (Abb. 51). Diese haben eine matte Facettenoberfläche und die Umrisslinien begrenzen das Areal nicht mehr scharf. Weiterhin benutzte Facetten unterliegen durch den sukzessiven Abbau von Protocon und Metacon einer stetigen Verkleinerung. Durch den Reliefverlust am Protocon ist eine Nutzung der Facette 9 nur noch selten möglich. Reste facettierter Bereiche können noch vorhanden sein. Die Facetten 3 und 4 sind nur mehr selten vorhanden. Sollte dies jedoch der Fall sein, sind sie stark durch den Abbau von Paracon, respektive Metacon, eingeschränkt. An der bukkalen Protoconspitze können noch Reste geglätteter Areale vorhanden sein. An der lingualen Kronenbasis findet sich in vielen Fällen ein Dentinfeld. Es ist nun in der Regel mit dem freigelegten Dentin an der Protoconspitze verbunden (vgl. Abb. 45 D).

Das apikale Dentinfeld von Protoconid und Paraconid fusioniert nun mit dem des Metaconids (Abb. 36 E). Mit dieser Verbindung geht eine weitere Abflachung der Höcker und der Cristide einher. Während in Phase IVa nur selten freigelegte Dentinfelder an der Lingualseite der unteren Molaren festzustellen waren, treten sie nun häufiger auf, bilden aber immer noch Ausnahmen.

Facetten 1 und 5, sowie 2 werden weiter durch die Verringerung der Höckerhöhe in ihrer Ausdehnung zurückgebildet. Die Facetten 3 und 4 an der Außenseite des Hypoconids sind nun nur noch selten vorhanden.

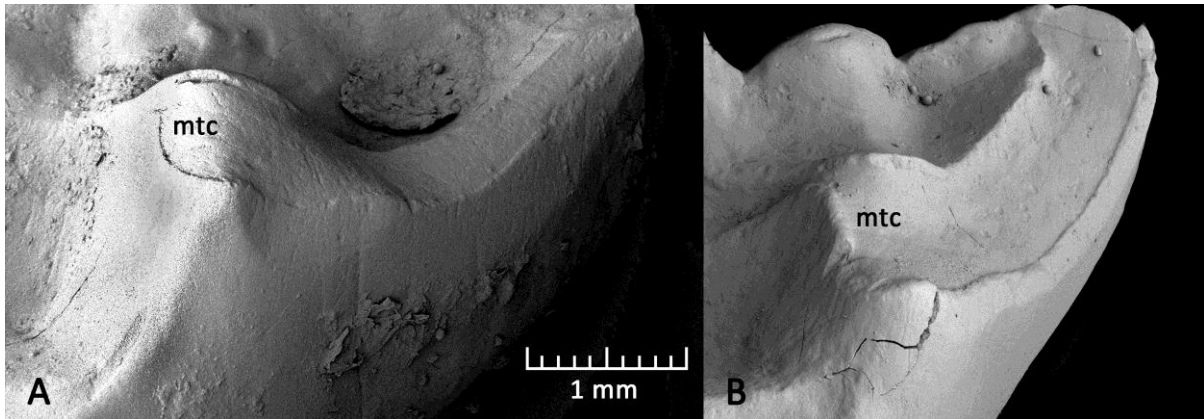


Abb. 51: Facette 2 kann im Abkaustadium IVb von *Didelphis* unterschiedliche Ausprägungen haben. Vorhandene Facetten stehen anscheinend nicht mehr unbedingt in Benutzung, wodurch die Ränder verwischt werden (A: linker M3 von SMF 358). Aktiv genutzte Facetten haben dagegen in der Regel scharfe Begrenzungen nach zervikal (B: linker M3 von SMF 5126). (REM, ORIG, Abk. siehe Kap. 4.5)

Stadium IVc

Die Dentinfelder der drei Haupthöcker sind nun mit denen der Stylerhöcker verbunden (Abb. 35 F). Wenn noch vorhanden, steht Facette 1 nur selten in Gebrauch. Das Facettenareal wird nun stark durch den Abtrag der Parastylarrinne, Paracon und Protocon verringert. Eine Ausprägung der Facette 5 ist aus diesem Grund in den meisten Fällen nicht mehr möglich. Facette 2 wird weiter verringert, ist aber normalerweise in Resten vorhanden. Eine Verlängerung nach bukkal ist nur selten zu erkennen. In der Regel sind die Facetten 3 und 4 verschwunden, bzw. werden nicht weiter als Facetten eingeschliffen. An der bukkalen Seite des Protocons können noch Reste geglätteter Areale vorhanden sein, lingual kann es immer noch Reste der Facette 9 geben. Die bestehenden Ansatzpunkte sind jedoch recht gering geworden.

Das freigelegte Dentinareal des Trigonids verbindet sich in der letzten Phase des Stadiums IV über die linguale Seite mit dem des Talonids (Abb. 36 F). Die Höcker sind spätestens in diesem Stadium so stark abgeflacht, dass der untere Molar über keine Spitzen mehr verfügt. Die lingualen Dentinfelder nahe der Kronenbasis sind weiterhin nicht häufig ausgebildet.

Facetten 1 und 5 sind nun, zusammen mit der distalen Fläche des Trigonids, weitgehend verschwunden. Mesial kann sich noch ein Rest der Facette 2 finden, dieser wird aber immer weiter reduziert.

Stadium V

Alle Dentinfelder sind miteinander zu einer großen Fläche verbunden, die den Großteil des okklusalen Zahns einnimmt und nach lingual abfällt (Abb. 35 G). Die Cristae sind abgetragen, die Parastylarrinne ist in den meisten Fällen abgenutzt.

Es sind in diesem Stadium nur noch in seltenen Fällen Reste der Facette 2 anzutreffen. Alle anderen Facetten sind vollständig verschwunden. Der Abbau des Protocons hat nun das lingual entstandene Dentinfeld vollständig eingenommen. Es ist keine Unterscheidung zwischen apikalem und lingualem Areal feststellbar. Der linguale Part des oberen Molaren wird in der Regel mehr abgenutzt als der bukkale, wodurch sich eine nach lingual einfallende Okklusaloberfläche bildet.

Es sind im letzten Stadium sämtliche apikalen Dentinfelder des unteren Molaren miteinander verbunden (Abb. 36 G). Sie umgeben zunächst den noch vorhandenen Schmelzrest des Talonids, dieser kann mit fortschreitender Abkautung abgetragen werden. Einzelne Höcker oder Cristide sind nun nicht mehr festzulegen, auch das Präcingulid ist vollständig abgetragen. Die okklusale Oberfläche der Zahnkrone fällt nun mehr und mehr nach bukkal ab.

Durch den Reliefverlust sind nun keine Schmelzfacetten mehr vorhanden. Es kann jedoch festgestellt werden, dass die teilweise vorhandene Facettierung des Präcingulids in den vorangegangenen Stadien ein ähnliches Einfallen nach lingual aufweist, wie es für die Okklusalfläche im Stadium V der Fall ist. Die stark abgenutzte Zahnkrone zeigt in einigen Fällen eine Facettierung der Dentinaareale, teilweise einhergehend mit einer starken Striation, wenn diese sehr gradlinig nach bukkal abfallen.

Die lingualen Dentinfelder, die nun in einigen Fällen vorhanden sind, dehnen sich stark in okklusaler Richtung aus und sind einerseits mit dem apikalen Dentinfeld verbunden, andererseits reichen sie bis zum Krone-Wurzelübergang.

5.4.3. Quantitative Analyse

Insgesamt wurden die m2 von sechs *Didelphis*-Individuen, die sich in den Abkaustadien I bis III befinden, für die Berechnung des RI-Wertes vermessen. Es ergab sich ein gemittelter RI-Wert von 3,5 ($\sigma = 0,24$). Die Vermessung weiterer m2 in anderen Abnutzungsstadien und Molaren der anderen Zahnpositionen zeigten, dass bei *Didelphis* der RI-Wert nach dem Stadium II stark abfällt.

Die Orientierung und das Einfallen der Facetten 1 bis 6, sowie 9, wurde an sechs m2 von *Didelphis* vermessen und im Okklusalen Kompass dargestellt (Abb. 52). Es ergaben sich damit gemittelte Werte von 179/71 für Facette 1, 48/78 für Facette 2, 49/60 für Facette 3, 169/70 für Facette 4, 176/69 für Facette 5, 68/53 für Facette 6 und 296/46 für Facette 9.

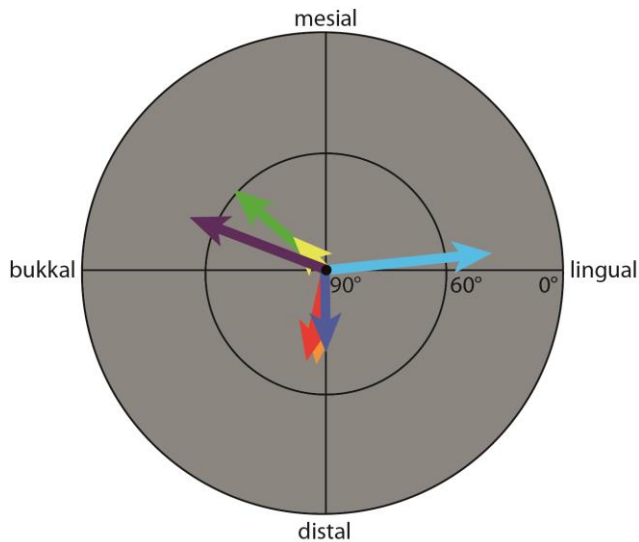


Abb. 52: Darstellung der Facetten 1-6 und 9 von *Didelphis* im Okklusalen Kompass. Es wurden die Facetten am m2 von sechs Individuen vermessen.

(Fac 1: blau, Fac 2: gelb, Fac 3: grün, Fac 4: rot, Fac 5: orange, Fac 6: lila, Fac 9: hellblau)

5.4.4. OFA

Für die Rekonstruktion des Kauschlages von *Didelphis* wurden die rechten M1 und m1-m2 von *D. virginiana* (SMF 77266) verwendet. Die Molaren befinden sich im Abnutzungsstadium II und zeigen Facetten oder Usuren an den Positionen 1, 2, 3, 5, 6 und 9. Lediglich an der Facettenposition 4 findet sich weder am Metacon des oberen M1, noch an der distalen Talonidflanke des unteren m1 eine Usur.

Als Kontakt wurden bei der OFA-Rekonstruktion die Bereiche gewertet, in denen die antagonistischen Molaren 0,1 mm voneinander entfernt sind. Die Schrittweite, also der Abstand der Zeitschritte entlang des vorgegebenen Pfades beträgt 0,08 mm. Der *power stroke* erstreckt sich über die Zeitschritte 34 bis 88 (Abb. 53).

Der Kieferschluss erfolgt zunächst in einer aufwärts und mesio-lingual gerichteten Bewegung. Der Winkel zur Okklusalebene beträgt ungefähr 45° (Mastikationskompass in Abb. 53). Als erstes berührt die mesio-linguale Spitze des Paraconids von m1 den Metacon des oberen Molaren an dessen distaler Flanke, nahe der Höckerspitze. Dieser erste Kontakt gehört zum Facette 2-Areal. Kurz danach berührt die distale Höckerspitze des Protoconids von m1 die mesiale Flanke des Paracons (Facette 1). Zwischen Zeitschritt 48 und 50 tritt die mesiale Flanke des Protoconids von m2 mit der distalen Seite des oberen Molaren in Kontakt. Auch dies gehört zum Facette 2-Kontakt. Es besteht zu diesem Zeitpunkt auch weiterhin ein Kontakt zwischen dem Paraconid von m1 und dem Metacon des oberen Molaren. Außerdem tritt nun die distale Spitze des Metaconids von m1 mit der mesialen

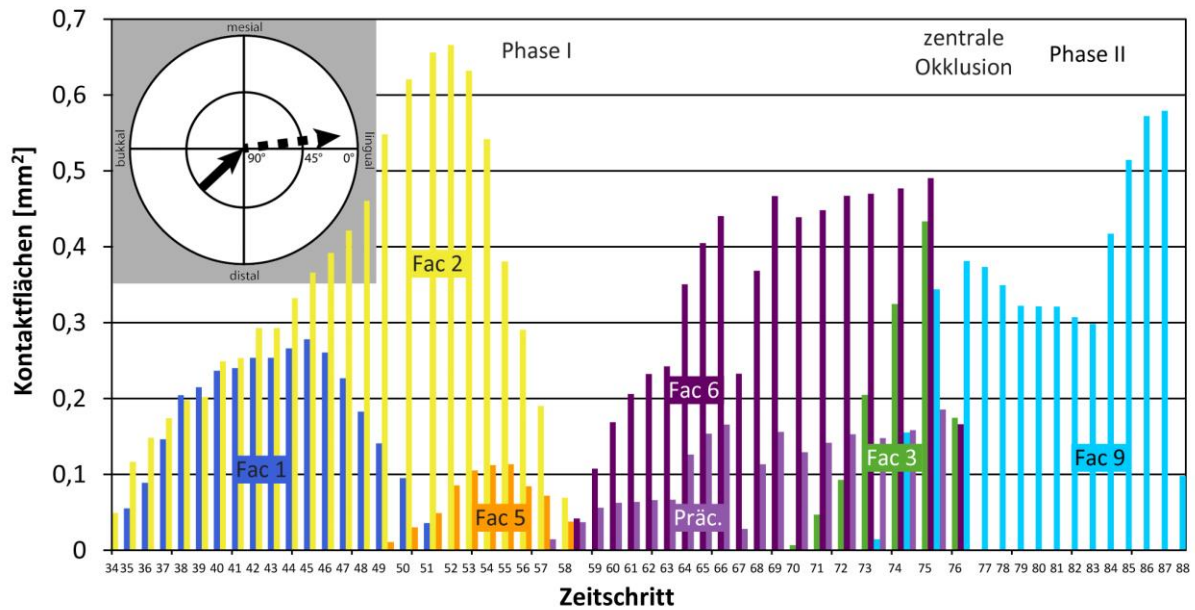


Abb. 53: Darstellung der Zahn-Zahn-Kontakte aus der OFA-Rekonstruktion des Kauschlages von *Didelphis* (SMF 77266; rechter M1 und m1-m2). Die Kontakte sind nach den entsprechenden Facettenpositionen eingefärbt. Zeitschritt 77 markiert den Punkt der maximalen Verzahnung und damit die Trennung von Phase I und II des *power stroke*. Oben links: Darstellung des *power stroke* von *Didelphis* im Mastikationskompass nach Koenigswald et al. (2012). Die OFA-Rekonstruktion hat eine aufwärts und mesio-lingual gerichtete, steile Phase I und eine abwärts und lingual gerichtete, flachere Phase II ergeben.

Seite des Protocons in Kontakt (Facette 5). Zusammen sind dies die scherschneidenden Kontakte zwischen den Außenseiten des oberen Molaren und den mesialen und distalen Trigonidflanken der beiden unteren Molaren, die sich in den Zeitschritten 34 bis 58 abspielen. In der zweiten Hälfte der Phase I tritt nun die bukkale Seite des Entoconids von m1 mit dem Protocon des oberen Molaren in Kontakt (Facette 6). Relativ gesehen fährt nun der Protocon in das Talonidbecken des m1 ein. Gleichzeitig besteht ein Kontakt zwischen der Spitze des Metacons und dem Präcingulid von m2. Der Punkt der maximalen Verzahnung, und somit die zentrale Okklusion, wird bei Zeitschritt 77 erreicht. Bis dahin gleitet der Protocon weiter in das Talonidbecken hinein und der Metacon führt das Präcingulid des unteren m2. Es besteht außerdem noch ein Kontakt zwischen der mesio-bukkalen Seite des Hypoconids von m1 und der disto-lingualen Flanke des Paracons, die in das Trigon führt. Während also der Protocon in das Talonidbecken gleitet, wird das Hypoconid in das Trigon geführt. Der dazwischen liegende Raum wird bis zum Erreichen der zentralen Okklusion immer weiter verringert. Das Hypoconid dichtet dabei die Lücke zwischen Paracon und Metacon weitgehend ab. Bei diesem Exemplar wird dies besonders durch die Ausbildung der Facette 3 deutlich. Hier besteht ein Zahn-Zahn-Kontakt zwischen der mesio-bukkalen Flanke des Hypoconids von m1 und der disto-lingualen Flanke des Paracons im oberen Molaren. Potentielle Nahrung, die sich in dem Raum von Trigon und Talonid befindet, wird komprimiert (Abb. 54).

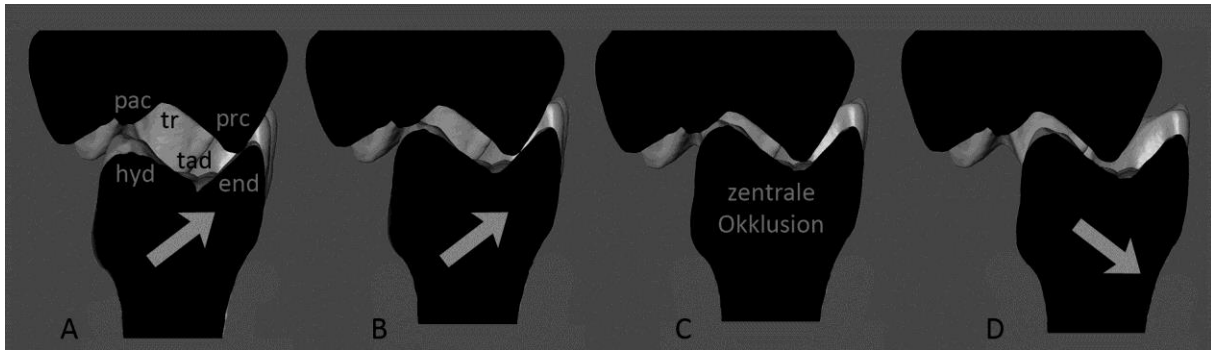


Abb. 54: Schnitte durch einen linken M1 und einen linken m1 von *Didelphis* (SMF 77266). Im oberen Molaren ist der Bereich des Protocons, Trignons und Paracons angeschnitten, im unteren verläuft der Schnitt durch das Hypoconid, das Talonidbecken und das Entoconid. A und B stellen das Einfahren des Protocons in das Talonid und des Hypoconids in das Trigon in Phase I des *power stroke* dar. Die potentiell kompressierende Wirkung in diesem Raum erreicht ein Maximum, bevor die zentrale Okklusion (C) erreicht wird und sich die Kiefer in Phase II wieder öffnen. (SCAN, ORIG; Darstellung aus der OFA-Rekonstruktion; Breite des unteren Molaren etwa 3 mm)

Nach dem Erreichen der zentralen Okklusion ändert sich die Bewegungsrichtung des Unterkiefers. Sie ist nun flach abwärts (10-15°) und nach lingual gerichtet (Mastikationskompass in Abb. 53). Gleichzeitig gleitet die linguale Flanke des Hypoconids von m1 über die bukkale Flanke des Protocons. Dadurch, dass beide Flanken relativ plan sind, entsteht ein großflächiger Kontakt (Facette 9).

5.5. *Monodelphis*

5.5.1. Morphologie der Molaren

Die **oberen Molaren** von *Monodelphis* zeigen viele Ähnlichkeiten zu denen von *Didelphis*. Auffallend ist, dass die Höcker des *Monodelphis*-Zahns spitzer sind, als die robusten Äquivalente bei *Didelphis*. Während der Protocon des M1 relativ lang in mesio-distaler Länge ausgezogen und damit dem robusten Habitus des Protocons von *Didelphis* am ähnlichsten ist, sind die Protocone der nachfolgenden Molaren schlanker. Bei *Didelphis* ist der Protocon über geschwungene Flanken mit Paracon und Metacon verbunden, wogegen *Monodelphis* ein relativ tiefes Trigon zeigt, das eher den Protocon als spitzen, eigenständigen Höcker betont, als ihn mit der Krone zu verbinden. Nicht nur die bukkale Flanke des Protocons, auch die lingualen Flanken des Para- und Metacons fallen steil ins Trigon ein. Der Paracon, bei *Didelphis* eindeutig der niedrigste Höcker, ist bei *Monodelphis* zwar auch der kleinste der drei Haupthöcker, dabei aber relativ gesehen nur geringfügig niedriger als bei *Didelphis*.

Der Styларbereich der Molaren von *Monodelphis* hat eine ähnliche Proportionierung wie bei *Didelphis*. Jedoch wird hier schnell Dentin freigelegt, so dass Differenzierungen des Schmelzes früh durch Abnutzung verloren gehen.

Aufgrund der ähnlichen Molarenform sind die Ansatzstellen der Schmelzfacetten von *Monodelphis* und *Didelphis* vergleichbar. Unterschiede zu *Didelphis* in der Abnutzung werden in der Beschreibung des Abkaumusters erörtert.

Entsprechend den spitzhöckerigen, oberen Molaren, zeigen die **unteren Molaren** von *Monodelphis* hohe, grazile Höcker. Unterschiede zu *Didelphis* finden sich im Präcingulid, das bei *Monodelphis* breiter entwickelt ist. Weitere Merkmalsunterschiede finden sich im Talonid. Während dieses bei *Didelphis* mindestens die Breite des Trigonids aufweist, ist es bei *Monodelphis* höchstens so breit und wesentlich kürzer. Auch die Geometrie des Talonids zeigt Unterschiede. Es sind alle drei Talonidhöcker vorhanden, das Hypoconid ist jedoch relativ höher, als es bei *Didelphis* der Fall ist. Durch diese Ausbildung wird das Hypoflexid bei *Monodelphis* mehr betont. Das Entoconid ist dagegen bei *Monodelphis* klein und ist, im Vergleich zum Entoconid von *Didelphis*, nach distal verschoben. Dadurch ist das Talonid nicht beckenförmig nach lingual abgeschlossen, wie es bei *Didelphis* der Fall ist.

Ein weiterer Unterschied zu *Didelphis* ist die Form des m4. Während bei *Didelphis* alle unteren Molaren ähnlich gestaltet sind, ist das Talonid des letzten Molaren von *Monodelphis* weniger differenziert, als bei den vorstehenden Molaren. Es ist nur ein Höcker ausgebildet, der gleichzeitig die distale Kronenbegrenzung darstellt. Von ihm fällt das Hypoflexid rinnenartig nach bukkal ab. Bei wenig abgenutzten Zähnen findet sich ein bukkaler Cingulidrand am Ausgang des Hypoflexids.

An den unteren Molaren entspricht die Lage der Schmelzfacetten von *Monodelphis* denen von *Didelphis*.

5.5.2. Abkaumuster

Für die Untersuchung des Abkaumusters der Gattung *Monodelphis* wurden 57 Exemplare der Spezies *M. glirina* benutzt. Untermuert und ergänzt wurden die dort gemachten Beobachtungen durch etwa 60 Exemplare der Spezies *M. americana*, *M. domestica* und *M. sorex* (siehe Anhang 10.1).

Stadium I

Ausgehend vom frisch eruptierten Zahn entstehen leichte, apikale Abflachungen am Protocon, Paracon, Metacon, sowie Stylocon und Antimetacon. Die Cristae sind noch vollständig mit Schmelz bedeckt, wogegen die Parastylarrinne erste Bruchstellen an der mesialen Kante zeigt. Außerdem können bereits Schleifspuren in Längsrichtung (bukko-lingual) der Rinne vorhanden sein.

An der mesialen Flanke entsteht Facette 1 unterhalb der Paracrista und Facette 5 unterhalb der Präprotocrista (Abb. 55, Abb. 56 A). Sie haben die gleiche Ausrichtung und sind noch deutlich voneinander getrennt. Facette 2 bildet sich unterhalb der Metacrista aus. Innerhalb des Trigons ist eine Facettenbildung an der Position 3 möglich, während am Metacon (Position 4) nur Striae beobachtet wurden. Ein Ansatz für Facette 6 wurde nicht festgestellt. An der Spitze des Protocons beginnt eine geglättete Bahn mit Striationen, die in das Trigon führt (Position der Facette 9).

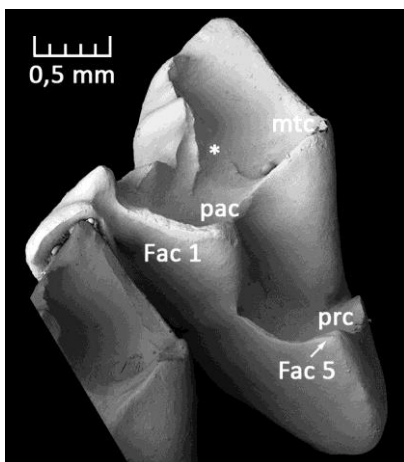


Abb. 55: M3 von *Monodelphis* (USNM 460731; gespiegelt; REM, ABG, Abk. siehe Kap. 4.5) im Abnutzungsstadium I. Zu erkennen sind Facette 1 und ein Ansatz der Facette 5 an der mesialen Flanke. Zu beobachten sind auch die feinen Schmelzstrukturierungen im Schelfbereich (*), die im Laufe der Abnutzung schnell abgetragen werden.

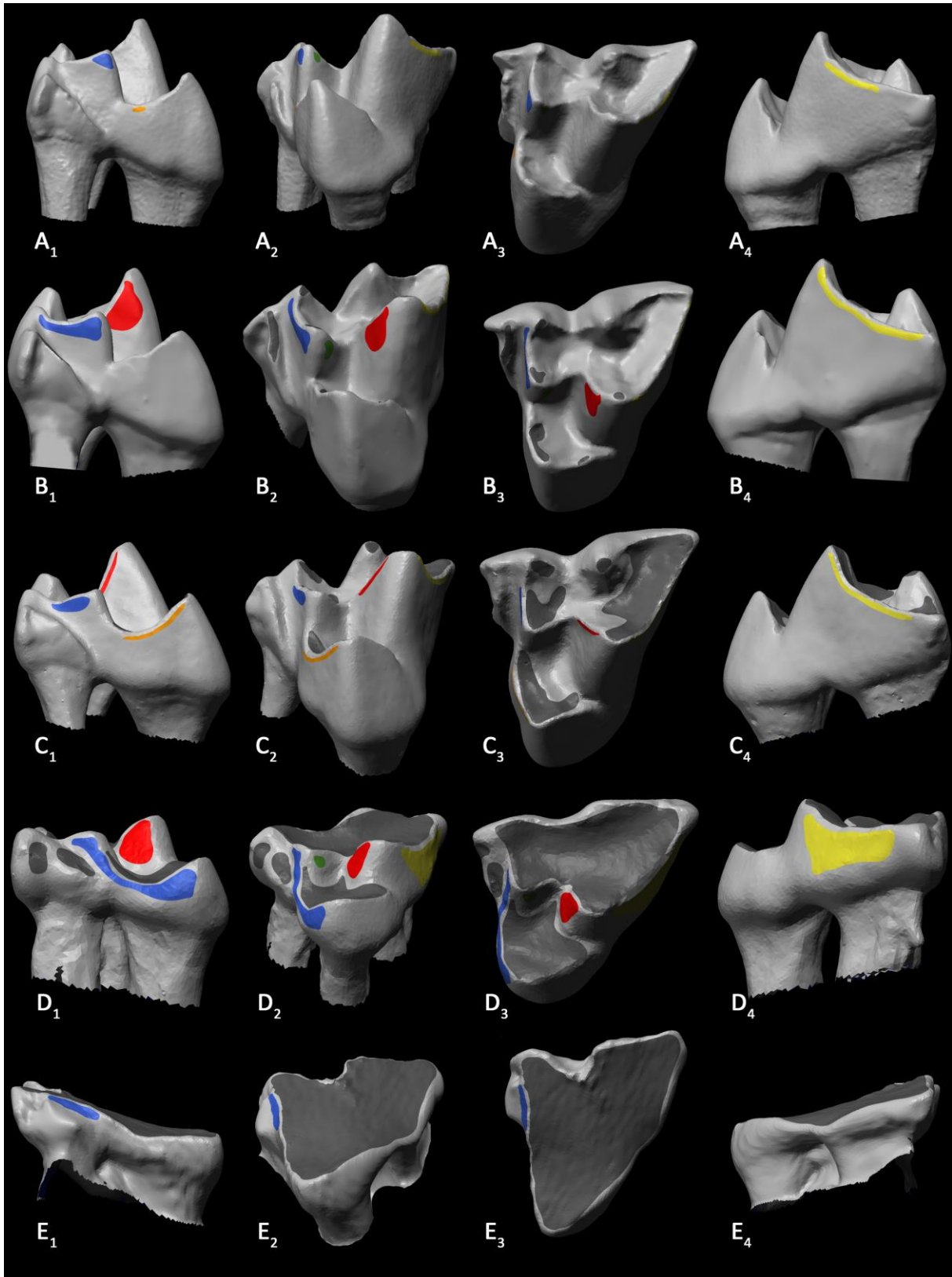


Abb. 56: Linke obere Molaren von *Monodelphis* in den Abkaustadien I-V in (x_1) mesialer, (x_2) lingual-okklusaler, (x_3) okklusaler und (x_4) distaler Ansicht (SCAN, ORIG, nicht maßstabsgetreu). (A) M2 von *M. domestica* (ZFMK 99.569; gespiegelt) im Stadium I, (B) M3 von *M. domestica* (USNM 528401) im Stadium II, (C) M2 von *M. domestica* (ZMB MAM 35521) im Stadium III, (D) M2 von *M. sorex* (ZMB MAM 35516; gespiegelt) im Stadium IV (hier im Zwischenstadium IVa) und (E) M2 von *M. americana* (ZMB MAM 3382) im Stadium V.

Die unteren Molaren zeigen an den Trigonidhöckerspitzen erste Abflachungen. Ähnlich verhält es sich bei den Talonidhöckern Hypoconid und Entoconid. Das Hypoconulid zeigt erste Usuren, die Dentinfreilegungen beinhalten können. Sie leiten über in das bukkal abfallende Präcingulid des distal folgenden Zahns. Sämtliche Grate sind noch vollständig mit Schmelz bedeckt. Das Präcingulid kann erste Dentinfreilegungen an der mesialen Außenkante zeigen.

Bereits im Stadium I werden klare Schmelzfacettierungen deutlich (Abb. 57 A). Die Facetten 1, 2 und 3 werden regelmäßig angelegt. Facette 1 liegt zunächst nur an der Protoconidflanke des Paracristids. Usurspuren im Talonidbecken, vor allem an den Positionen der Facetten 6 und 9, sind nicht beobachtet worden. Das Entoconid, der Ansatzpunkt von Facette 6, ist bei dieser Gattung nur klein ausgebildet, so dass das Vorhandensein dieser Facette schon dadurch eingeschränkt wird (vgl. Kap. 5.5.1).

Stadium II

An den Höckerspitzen von Protocon, Paracon, Metacon, Stylocon und Antimetacon ist Dentin freigelegt. Die Cristae sind weitgehend noch schmelzbedeckt, lediglich an der Präprotocrista sind leichte Abnutzungsspuren und kleine Dentinfelder beobachtet worden. An der Parastylarlinie sind Usuren, wie auch Schleifspuren in bucco-lingualer Richtung und freigelegtes Dentin, zu erkennen.

Facettenbildungen sind an den Positionen 1 und 5 vorhanden (Abb. 56 B). Facette 1 kann von der Paracrista bis zur Parastylarlinie reichen. Facette 2 zeigt deutliche Striationen. Während am distalen Paracon häufig Glättungen oder Facettierungen festzustellen sind (Facette 3), finden sich am mesialen Metacon, an der Position der Facette 4, nur vereinzelte Striae. Der Bereich zwischen der Protoconspitze und dem tiefsten Punkt des Trigons (Facette 9) kann geglättet sein und Striae zeigen.

An den Spitzen von Protoconid, Paraconid und Metaconid entstehen erste freigelegte Dentinareale. Am Protoconid geschieht dies an der lingualen Flanke, so dass die freigelegte Fläche nach lingual ins Trigonid einfällt. Am Entoconid und Hypoconulid können ebenfalls apikale Dentinfelder entstehen. Die Dentinfreilegung am Hypoconid kann sich zungenartig ins Talonid fortsetzen. Die Usuren am Präcingulid ähneln denen, die bereits für Stadium I beschrieben wurden.

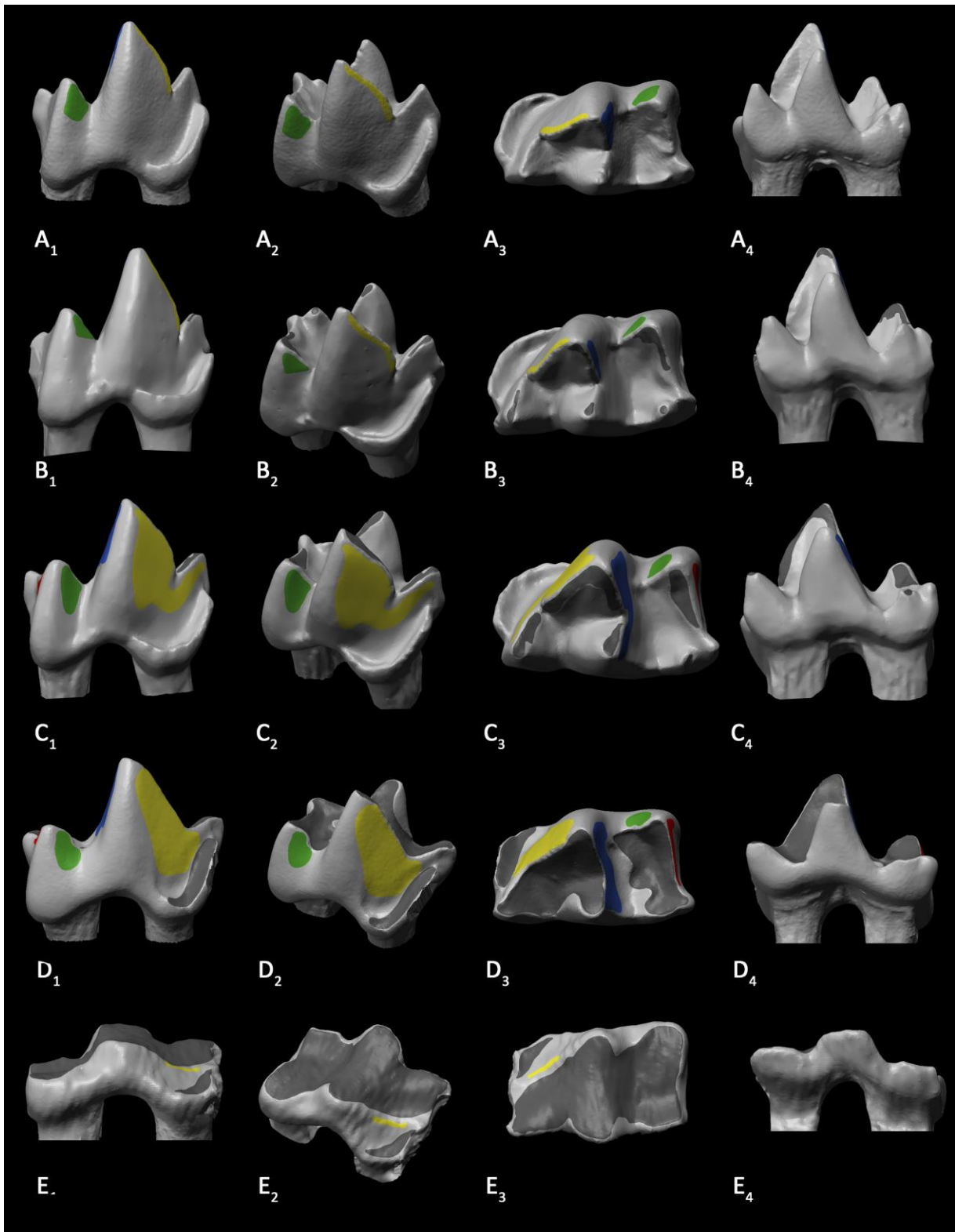


Abb. 57: Rechte untere Molaren von *Monodelphis* in den Abkaustadien I-V in (x1) bukkaler, (x2) bukkal-okklusaler, (x3) okklusaler und (x4) lingualer Ansicht (SCAN, ORIG, nicht maßstabsgetreu). (A) m2 von *M. domestica* (ZFMK 99.569; gespiegelt) im Stadium I, (B) m2 von von *M. domestica* (USNM 528401) im Stadium II, (C) m2 von *M. domestica* (USNM 528404) im Stadium III, (D) m2 von *M. sorex* (ZMB MAM 35496; gespiegelt) im Stadium IV (hier Zwischenstadium IVb), (E) m2 von *M. americana* (ZMB MAM 3382) im Stadium V.

Stadium III

Ausgehend von der Höckerspitze dehnt sich das Dentinfeld des Protocons zunächst entlang der Präprotocrista aus, während an der Postprotocrista die Dentinfreilegung verzögert vonstatten geht. Es kann hier ein isoliertes Dentinfeld freigelegt werden. Die Dentinareale werden bukkal durch die steil aufsteigenden Flanken von Paracon und Metacon begrenzt. An der Parastylarrinne sind Dentinfreilegungen an der Okklusalfäche zu beobachten (Abb. 58 B). Von der Spitze des Paracons dehnt sich das Dentinfeld hauptsächlich in bukkaler Richtung aus. Dabei reicht es bald bis auf den Stylarschelf und verbindet sich dort mit dem freigelegten Dentin des Stylocons. Mesial wird dieses Feld klar durch die vertikale Schmelzkante der Paracrista begrenzt, lingual verhält es sich ähnlich mit der Begrenzung durch Postparacrista und Prämetacrista. Letzte Schmelzbedeckungen, und damit Trennungen der Dentinfelder von Paracon und Metacon, sind für gewöhnlich an der distalen Prämetacrista zu finden (Abb. 58 A). Das Dentinfeld des Metacons dehnt sich stark entlang der Metacrista und auf den Stylarschelf aus. Es ist zu beachten, dass die Paracrista und die Metacrista in diesem Stadium deutlich an Höhe verlieren (Abb. 58). Sie sind zunächst als steile Grate angelegt, werden dann aber dem eingeschlossenen Stylobereich immer weiter angeglichen. Die Cristae bestehen in späteren Stadien aus den äußeren, nahezu vertikalen Schmelzkanten.

In diesem Stadium sind klare Facetten an den Positionen 1 und 5 ausgebildet (Abb. 57 C). Sie sind noch voneinander getrennt. Ebenfalls deutlich ausgebildet ist Facette 2 an der distalen Krone. Die Größe der Facette ist abhängig von ihrem Einfallswinkel. Schmale Facettenbänder entstehen bei relativ flachen Anschliffen, großflächigere Facetten dagegen bei steiler Inklination. Facettenbildungen an den Positionen 3 und 4 sind möglich. Dabei ist Facette 3 kleiner, da der Paracon kleiner als der Metacon ist. Facette 6 wurde in diesem Stadium in den oberen Molaren nicht beobachtet. Auch Facette 9 ist nicht großflächig ausgebildet, lediglich kleinste Facettierungen an der bukkalen Schmelzkante sind möglich. Bestimmend ist jedoch die Dentinfreilegung in diesem Bereich des Protocons (Abb. 58 A).

Das apikale Dentinareal des Protoconids dehnt sich entlang von Para- und Protocristid nach lingual aus und erhält dadurch eine V-Form (Abb. 59 A). Von der Paraconidspitze dehnt sich das Dentinareal entlang des Paracristids nach bukkal aus. Ähnlich geschieht es auch am Metaconid, wo sich die Dentinfreilegung entlang des lingualen Protocristids ausdehnt. Die Dentinareale sind jeweils noch durch Schmelzreste in den Zwickeln zwischen Paraconid und Protoconid, bzw. Protoconid und Metaconid voneinander getrennt. Im Talonidbereich dehnt sich, ausgehend von den Höckerspitzen von Hypoconid und Entoconid, sowie der distalen Begrenzung, ein Dentinfeld aus (Abb. 59). Es kann

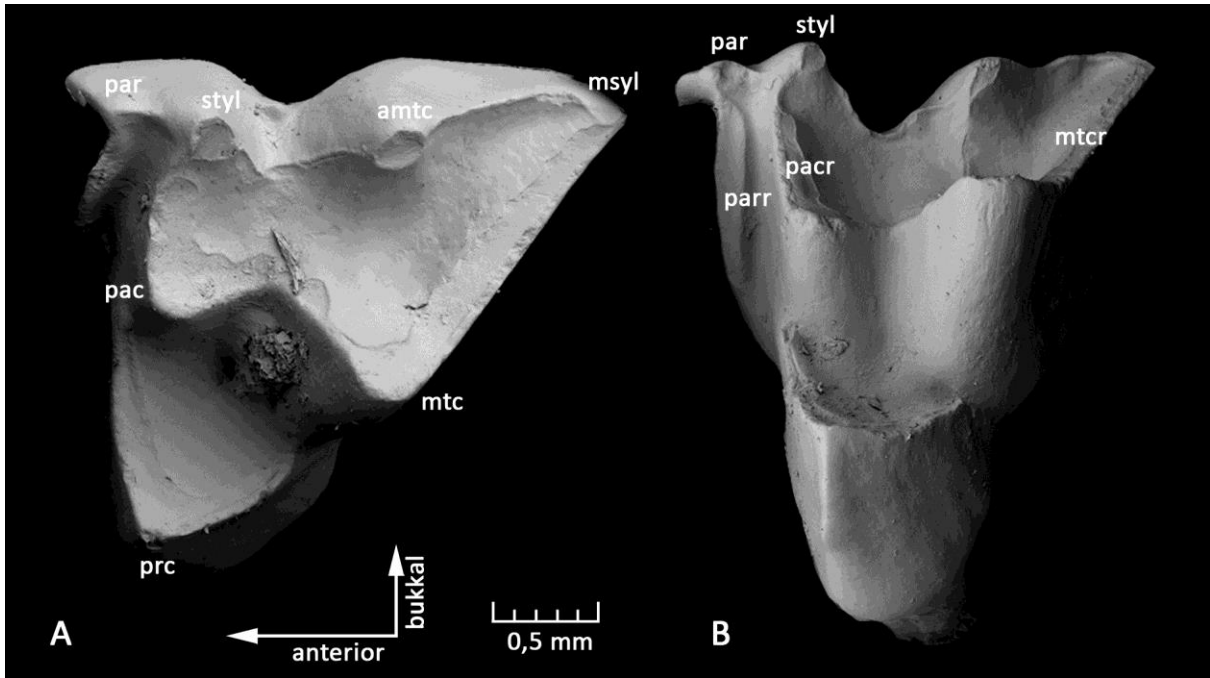


Abb. 58: Obere Molaren von *Monodelphis* im Abnutzungsstadium III (A: rechter M2 von USNM 521505; gespiegelt. B: rechter M3 von USNM 521505; gespiegelt; beide REM, ABG, Abk. siehe Kap. 4.5). Von den Haupthöckern – Protocon, Paracon und Metacon – dehnen sich die Dentinfelder vor allem in bukkaler Richtung aus. Die Abnutzung der Parastylarrinne resultiert in einem langgezogenen Dentinfeld. Paracrista und Metacrista nehmen in diesem Stadium an Höhe ab und werden damit dem Niveau des Stylarschelfs angeglichen.

dabei bis zur Basis des Trigonids reichen. Die Talonidhöcker werden etwas abgeflacht. Die Grundform bleibt jedoch noch eindeutig erhalten (Abb. 57 C).

Die Ausbildung der Facetten 1 bis 3 entspricht weitgehend dem für Stadium II beschriebenen Zustand. Es wurden in diesem Abnutzungsstadium auch Facetten an der distalen Flanke der Krone beobachtet (Position 4). Weiterhin kommt es zur Ausbildung von Facette 5 am distalen Metaconid. Diese ist meist, ähnlich der Facette 1, als Facettenband unterhalb der Protocrista eingeschliffen (Abb. 59 C und D). An der bukkalen Flanke des Entoconids, unterhalb der Höckerspitze, werden Schmelz und Dentin bei einigen Individuen gleichermaßen facettiert. Dies entspricht der Facette 6 (Abb. 59 B). Facette 9 wird ebenfalls als Dentinfacette angelegt. Sie geht in bukkaler Richtung in den abrasiv ausgekolkten Teil des Talonids über (Abb. 59 A und B).

Stadium IV

Ähnlich wie bei *Didelphis* lassen sich Ausdehnung und Fusion der Dentinfelder der drei Haupthöcker nutzen, um die Abnutzungsstadien der Gattung *Monodelphis* zu charakterisieren. Innerhalb des Stadiums IV lassen sich jedoch nur zwei Unterstadien unterscheiden, die im oberen Molaren mit der Fusion der Dentinareale von Paracon und Metacon, beziehungsweise Protocon und Paracon beschrieben werden. Die Verbindung zwischen Protocon und Metacon erfolgt bei *Monodelphis* bei so

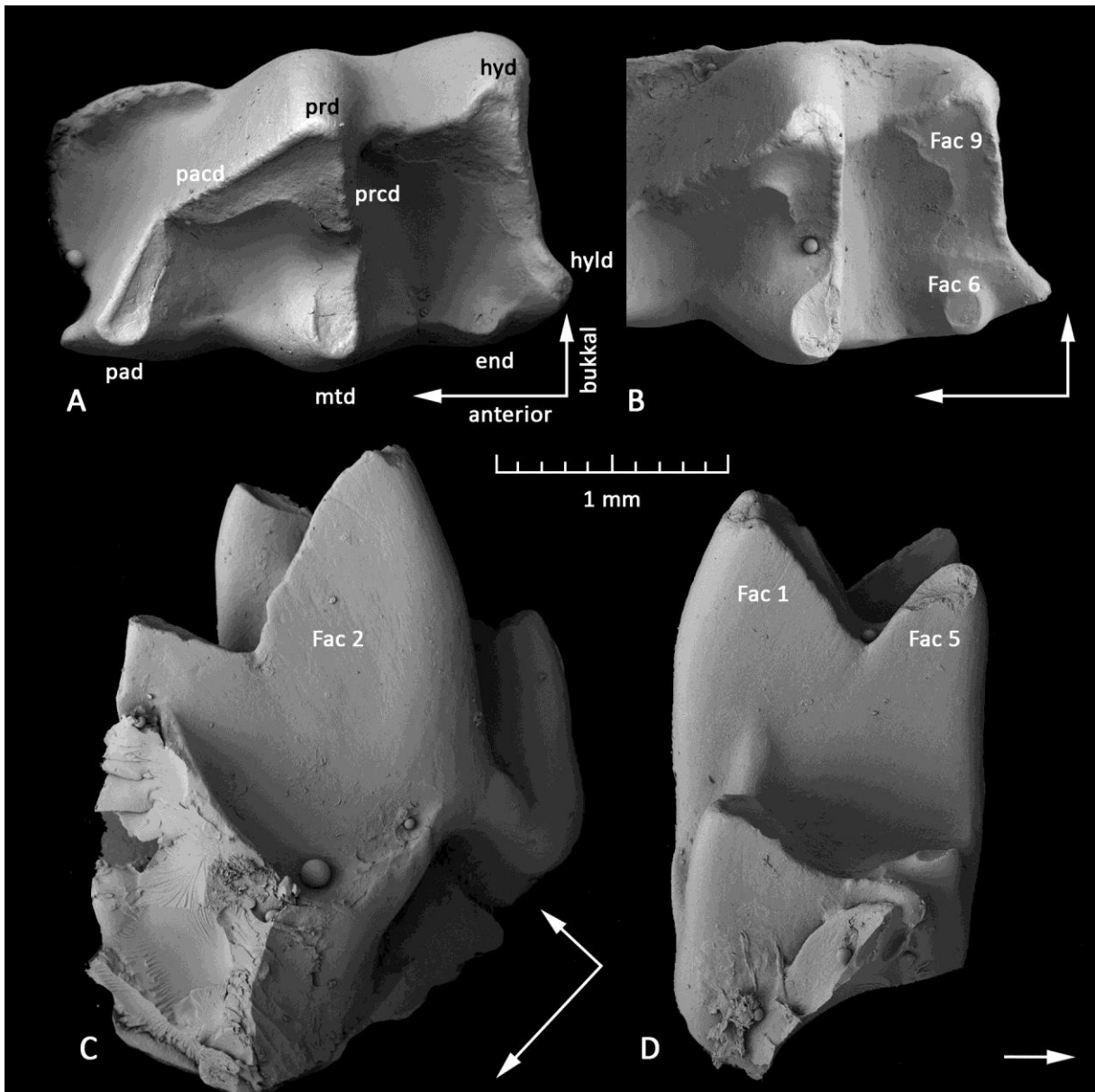


Abb. 59: Untere Molaren von *Monodelphis* im Abnutzungsstadium III (A: USNM 460728, m2; B-D: USNM 521429, m2; C-D gespiegelt; REM, ABG, Abk. siehe Kap. 4.5). A: In diesem Stadium dehnt sich das apikale Dentinfield U-förmig entlang von Proto- und Paracristid aus. Im Talonid dehnt sich das Dentinfield bis zur Basis des Trigonids aus. B: Die Spitze des Entoconids wird abgetragen, wobei Schmelz und eingeschlossenes Dentin ähnlich facettiert werden. Eine Schmelzfacette 9 existiert nicht, dafür besteht ein ausgedehntes Dentinfield an der Spitze des Hypoconids. C: An der mesialen Flanke des Trigonids ist Facette 2 großflächig ausgebildet. D: An der distalen Flanke befinden sich die Facetten 1 und 5.

fortgeschrittener Abnutzung, dass der Zustand, in vergleichender Betrachtung mit *Didelphis*, eher dem Stadium V, als IVc zuzuordnen ist. Die Fusion der Trigonidhöcker erfolgt relativ rasch, so dass nur wenige Exemplare beobachtet wurden, bei denen nur die Dentinfelder zweier Höcker verbunden sind. Wie im oberen Molaren entfällt im unteren Molaren ein drittes Unterstadium IVc, da das Trigoniddentinfield nicht wie bei *Didelphis* über einen einzelnen Höcker mit dem des Talonids verbunden wird, sondern über die gesamte Breite der distalen Trigonidflanke (Abb. 57 D₃ und E₃).

Stadium IVa

Im oberen Molaren verschmelzen die Dentinfelder von Paracon und Metacon miteinander. Der Schmelz im Bereich der Prämetacrista bleibt am längsten erhalten. Ist dieser abgetragen, entsteht ein durchgängiges Dentinband bukkal der Grate Paracrista-Postparacrista-Prämetacrista-Metacrista (Abb. 60 A) und das Stadium IVa ist erreicht. Über dieses Dentinband ist der Paracon mit dem Stylocon verbunden. Der Schmelz im Bereich des Stylarschelfs wird in diesem Stadium vollständig abgetragen. Dabei bleiben Schmelzreste im Bereich distal des Ektoflexus länger bestehen, als mesial davon. Am Antimetacon besteht zunächst ein apikales Dentinfeld, dass nach lingual, also in den Stylarschelf, einfällt. Auch dieses wird während dieses Unterstadiums in das große Dentinfeld des Stylarbereichs einbezogen. Zunächst sind Paracon, Metacon, sowie Stylocon und Antimetacon als deutliche Höcker erkennbar. Dazwischen senkt sich der Bereich des Stylarschelfes ein, wodurch eine rinnenartige Form entsteht, deren Längsrichtung parallel zur Zahnreihe orientiert ist (Abb. 60). Im Verlauf des Stadiums IVa nimmt die Höhe der genannten Höcker ab und der Stylarbereich wird dadurch flacher.

Am Protocon bestehen zunächst zwei Dentinareale. Ein größeres an der Präprotocrista, ein kleineres an der Postprotocrista. Diese verschmelzen während des Stadiums IVa. Der innere, bukkale Schmelzrand ist zunächst deutlich über das freigelegte Dentin erhaben. Mit fortschreitender Abnutzung dehnt sich das Protocondentinfeld nach bukkal aus, bis es an die steilen Trigonflanken von Paracon und Metacon trifft. Mit dieser fortschreitenden Ausdehnung wird die innere Schmelzkante immer weiter eingeebnet (Abb. 60 B).

Die schmale Parastylarrinne zeigt in diesem Stadium teilweise Kratzer in ihrer nach lingual einfallenden Längsrichtung. Deutliche Usuren sind vor allem auf dem Grat zu beobachten, der ursprünglich die Rinne nach mesial begrenzt. Dieser Schmelzgrat wird weitgehend abgetragen und es entsteht dadurch ein längliches Dentinfeld. Der rinnenartige Charakter geht durch diese Abnutzung verloren. Es bleibt von der ursprünglichen Parastylarrinne vielmehr eine eher stufenartige Struktur erhalten (Abb. 60 B).

Die Ausprägung von Schmelzfacetten ist nicht einheitlich. Dies zeigt sich vor allem bei den Facetten 1 und 4 (Abb. 56 D). Wenn Facette 1 angelegt ist, liegt sie zumeist unterhalb der Paracrista, kann aber die ganze mesiale Flanke des Paracons einnehmen. Auch wenn keine Facette an dieser Position vorhanden ist, sind zumeist Kratzer zu beobachten. Diese sind in ähnlicher Ausrichtung am mesialen Protocon vorhanden. Dort kann Facette 5 ausgebildet sein. Für gewöhnlich ist dies ein schmales Band unterhalb der Präprotocrista. Sie kann sich aber weiter über die Protoconflanke ausbreiten und mit Facette 1 verschmolzen sein. Die Position der Facette 4 an der mesialen Höckerflanke des Metacons zeigt häufig Kratzer, manchmal Schmelzfacettierungen. An dieser Position sind die Usuren häufiger als an der Position der Facette 3. Hier, am distalen Paracon, sind gelegentlich Kratzer zu erkennen,

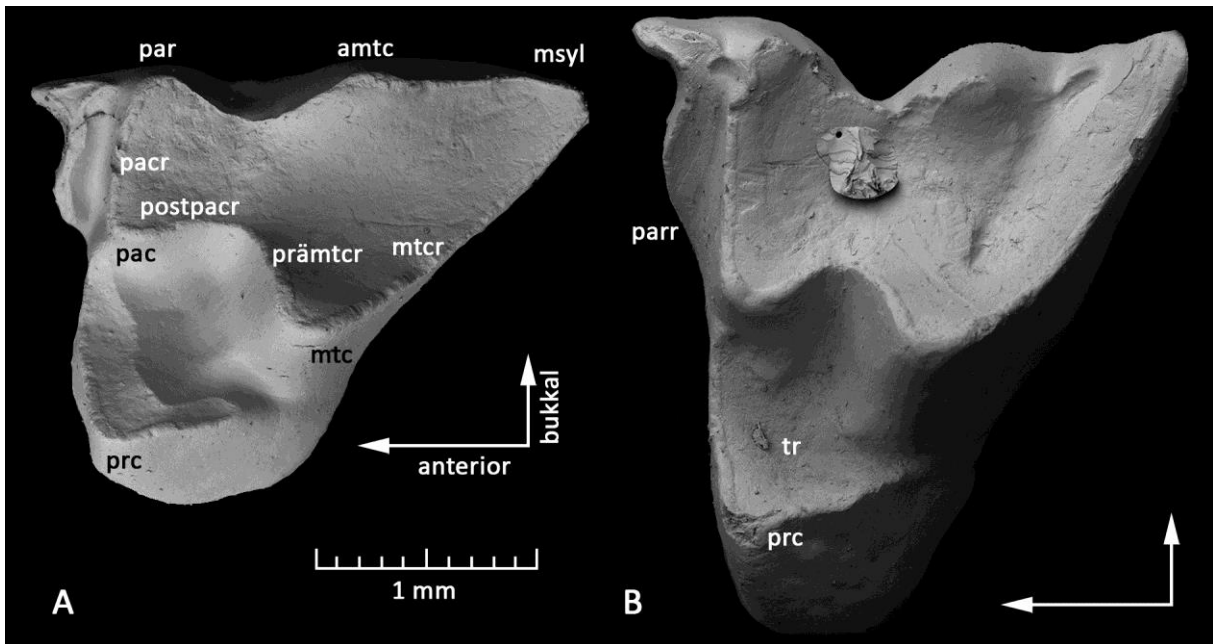


Abb. 60: Obere Molaren von *Monodelphis* im Abnutzungsstadium IVa (A: linker M1 von USNM 521508; gespiegelt; B: rechter M3 von USNM 461667; REM, ABG, Abk. siehe Kap. 4.5). A: Der Schelfbereich, bukkal der Grate Paracrista, Postparacrista, Prämetacrista und Metacrista, ist weitgehend schmelzfrei, wobei die Schmelzreste am längsten im distalen Schelfbereich erhalten bleiben (B). Der Schelfbereich erhält zwischen Paracon, Metacon und den Schelfhöckern eine rinnenartige Form. B: Mit fortschreitender Abnutzung dehnt sich das Dentinfeld des Protocons über das Trigon bis an die Basis von Paracon und Metacon aus. Die Abnutzung der Parastylarlinie ebnet die mesiale Schmelzkante ein und es bildet sich eine eher stufenartige Struktur heraus.

die ins Trigon führen. Facettierungen sind selten, wohl aber ist dieser Bereich gerundet. Mit fortschreitender Abnutzung in Stadium IVa geht die potentielle Facettenansatzstelle 3 verloren. An der distalen Kronenflanke findet sich Facette 2 unterhalb der Metacrista. Häufig ist dies ein schmales Facettenband unterhalb des Grates, die Facette kann sich aber auch über die ganze Metaconflanke ausdehnen. Die Usur ist mit Kratzern im Schmelz verbunden. Eine Ausdehnung bis auf den Protocon ist nicht beobachtet worden und aufgrund der Form der Krone nicht zu erwarten. Ohnehin beschränken sich die Usuren am distalen Protocon auf die apikale Abnutzung. Häufig sind in diesem Abnutzungsstadium sogar noch Wachstumsringe im Schmelz des distalen Protocons zu erkennen. An der bukkalen Spitze des Protocons, wenn noch vorhanden, wurde keine Facettierung beobachtet. Somit fehlt der Beleg für die Facette 9 im Stadium IVa. Das Präcingulid wird vor allem im bukkalen Bereich abgenutzt. Die Rinnenstruktur wird dadurch nach bukkal geöffnet. Durch die Abnutzung des Hypoconulids des mesial vorstehenden Zahns schließt das Präcingulid hier ohne größere Trennung an (Abb. 61). Die Dentinareale der Trigonidhöcker fusionieren offenbar rasch. Dabei entstehen zunächst Verbindungen zwischen dem Paraconid und dem Protoconid am tiefsten Punkt des Paracristids. Deutliche Facetten sind am Trigonid zu erkennen (Abb. 57 D). Facette 2 kann sich über die ganze mesiale Flanke ausdehnen. Facette 1, zusammen mit Facette 5, kann ebenfalls vorhanden sein. In

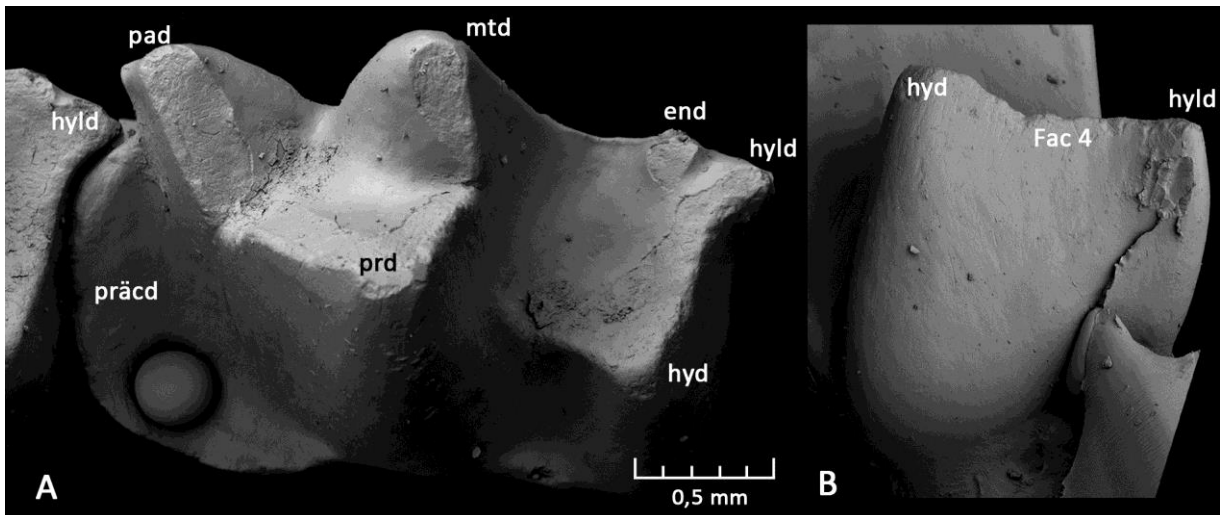


Abb. 61: Unterer Molar von *Monodelphis* im Abnutzungsstadium IVa (rechter m3 von USNM 461669; REM, ABG, Abk. siehe Kap. 4.5). Kennzeichnend für dieses Stadium ist die Verbindung der Dentinfelder von Protoconid und Paraconid. A: Das Hypoconulid des voranstehenden Molaren ist so weit abgetragen, dass ein fließender Übergang in das Präcingulid entsteht. B: An der distalen Flanke des Hypoconids ist Facette 4 ausgebildet. Kratzer sind weitflächig vorhanden, die Facettierung ist besonders unterhalb der apikalen Schmelzkante ausgeprägt.

nahezu jedem Fall sind mindestens Kratzer am distalen Trigonid vorhanden. Die Usuren im Präcingulid können neben Kratzern auch längliche Facetten beinhalten. Diese liegen im Bereich des freigelegten Dentins und den sie umgebenden Schmelzkanten. Facette 3 am Hypoconid kann vorhanden sein. Wenn Kratzer zu beobachten sind, fallen diese nach bukkal ab. Facette 4, an der distalen Flanke von Hypoconid und Hypoconulid, kann großflächig angelegt sein (Abb. 61 B). Facettierungen im Talonidbereich (Facetten 6 und 9) fehlen in den untersuchten unteren Molaren.

Stadium IVb

Das Unterstadium IVb beginnt in den oberen Molaren mit der Verbindung der Dentinareale von Paracon und Protocon. Beide Höcker sind zu diesem Zeitpunkt weitgehend eingerumpft. Die Verbindung erfolgt über die linguale Paraconflanke. Der Paracon geht im Laufe dieses Stadiums völlig verloren, während die Umrisse des Protocons nur durch die linguale Kronenbegrenzungen erhalten bleiben. Der Metacon behält dagegen seinen Höckercharakter länger (Abb. 62). Seine mesiale Flanke bildet in diesem Stadium den Hauptanteil am Schmelz der verbliebenen Krone. Die okklusale Oberfläche ist zum Ende des Stadiums IVa bereits stark in ihren Reliefunterschieden reduziert, im Stadium IVb wird sie nahezu vollständig eingeebnet. Sie wird von einem ausgedehnten Dentinfeld dominiert, dass vom bukkalen Stylarrand bis zur linguale Schmelzkante des Protocons reicht. Die Parastylarrinne bleibt weiterhin erhalten. Sie zeigt eine ähnliche Abnutzung, wie für Stadium IVa beschrieben. Mit Abnutzung der Krone gehen die Ansatzstellen für Facetten immer weiter verloren.

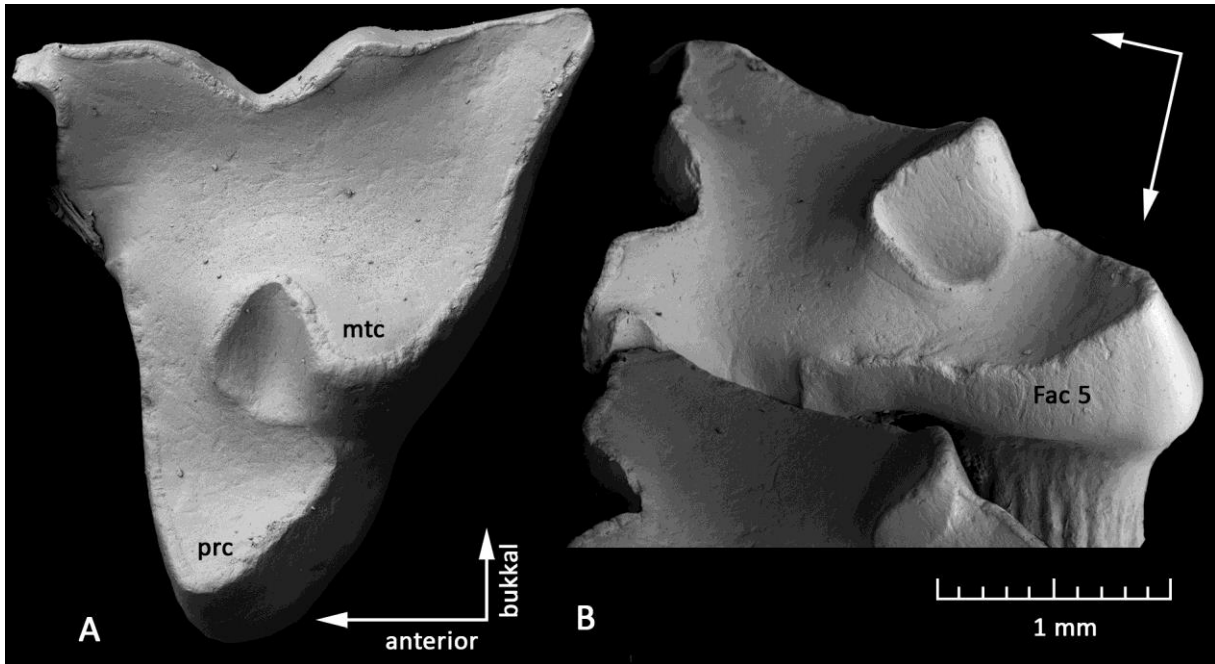


Abb. 62: Oberer Molar von *Monodelphis* im Abnutzungsstadium IVb (rechter M3 von USNM 321506; REM, ABG, Abk. siehe Kap. 4.5). A: Die Okklusalfäche wird weitgehend von einem Dentinfeld eingenommen. Lediglich Reste des Trigonids und des Metacons sind noch vorhanden. B: An der mesialen Kronenflanke sind noch Reste der Facette 5 vorhanden.

Mesial können auch in diesem Stadium noch Facetten 1 und 5 vorhanden sein (Abb. 62 B). Sie sind in diesem Fall meist verbunden. Die Ansatzstelle für Facette 3 ist mit dem Paracon verloren gegangen. Relativ großflächig kann dagegen noch Facette 4 am verbliebenen Rest des Metacons vorhanden sein. An der distalen Kronenflanke ist häufig noch eine großflächige Facette 2 vorhanden. Teilweise kann sie sich bis auf den Protocon ausdehnen. Dies wird jedoch nicht als explizite Facette 6 angesehen. Für eine Facette 9 fehlt mittlerweile jede Ansatzstelle.

Wie bei der Beschreibung von Stadium IVa vermerkt, fusionieren die Dentinfelder der Trigonidhöcker im unteren Molaren offenbar rasch miteinander. Auf die Verbindung von Protoconid und Paraconid folgt schnell die Verbindung von Protoconid und Metaconid. Dadurch entfallen nur wenige Exemplare auf das Stadium IVa, während IVb häufig beobachtet werden kann. Die Ausdehnung des gemeinsamen Dentinfeldes verläuft hauptsächlich in lingualer Richtung, so dass schließlich ein Feld entsteht, das in seinem Umriss weitgehend dem des Trigonids ähnelt (Abb. 63 A).

Das Präcingulid zeigt deutliche Usuren. Es ist rinnenartig ausgeschliffen und es sind Längskratzer vorhanden. Das freigelegte Dentin und die umgebenden Schmelzkanten können facettiert sein.

Im Talonidbereich dehnt sich das Dentinfeld soweit aus, dass es die gesamte Okklusalfäche einnimmt, bis an die distale Flanke des Trigonids reicht und sich dort sukzessive in apikaler Richtung fortsetzt. Der Schmelz der distalen Trigonidflanke bleibt relativ lange erhalten und trennt die beiden Dentinfelder voneinander. Kurz vor dem Durchbruch besteht nur noch ein schmales Schmelzband am

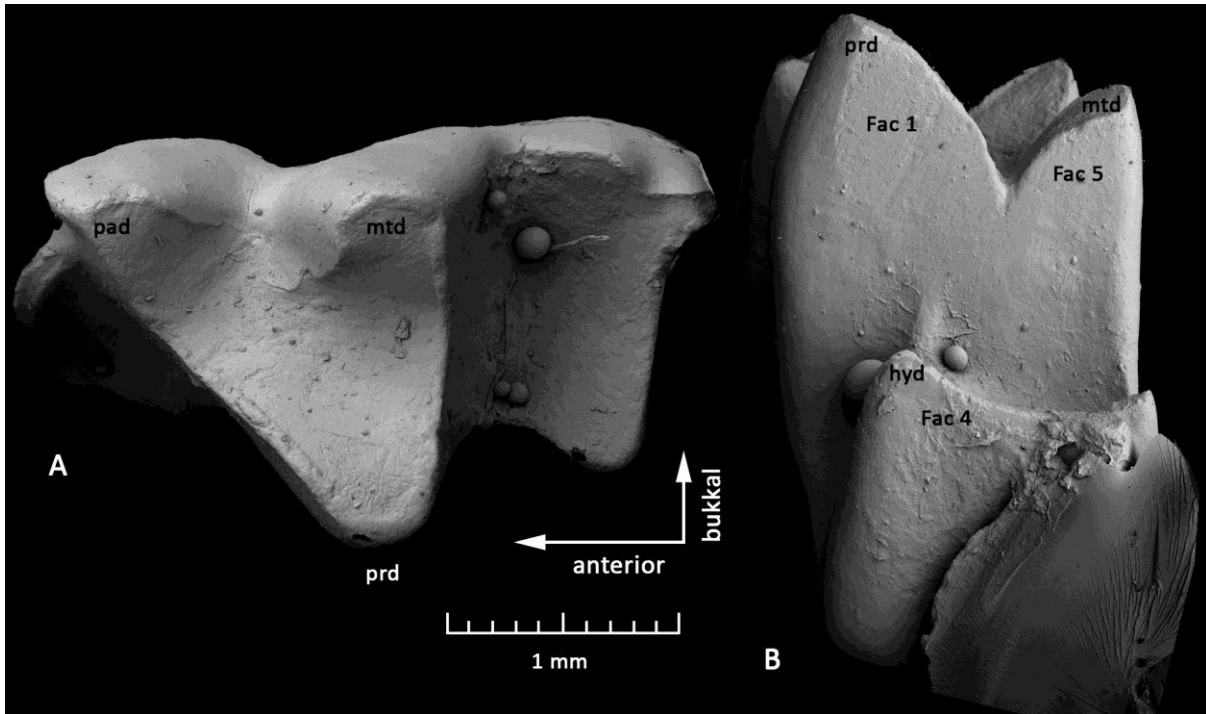


Abb. 63: Untere Molaren von *Monodelphis* im Abnutzungsstadium IVb (A: rechter m2 von USNM 461667; B: rechter m3 von USNM 461668; REM, ABG, Abk. siehe Kap. 4.5). Trigonid und Talonid werden nun jeweils von ausgedehnten Dentinfeldern dominiert. B: Die Facetten 1 und 5 an der distalen Trigonidflanke bilden eine übergangslose Fläche. Reste der Facette 4 sind noch an der distalen Kronenflanke, unterhalb des Hypoconids, vorhanden.

apikalen Teil des Trigonids (Abb. 57 D₃). Mit dem Fortschritt von Stadium IVb wird das Kronenrelief immer weiter eingeebnet, die Höckerpositionen bleiben lange erkennbar. Selbst wenn diese weitgehend verwischt sind, besteht immer noch eine eindeutige, morphologische Differenzierung in Trigonid und Talonid. Dadurch bleiben auch Para- und Protocristid recht lange erhalten. Es ändert sich mit fortschreitender Abnutzung jedoch der Winkel zwischen den jeweils bukkalen und lingualen Teilen der Grate. Durch die Ausdehnung des Trigoniddentinfeldes bildet sich eine Schmelzdentinkante im lingualen Bereich. Ähnliches entsteht an dem obliquen Cristid und am Hypocristid.

Die Facetten 2, sowie 1 und 5, sind großflächig an der mesio-bukkalen, bzw. distalen Trigonidflanke eingeschliffen und mit Striationen versehen. Facetten 1 und 5 gehen übergangslos ineinander über (Abb. 63 B). Die Ausdehnung der Trigonidfacetten wird durch den Abbau der Höcker reduziert, sie sind jedoch lange Zeit vorhanden. Ähnlich verhält es sich auch mit den Facetten 3 und 4 am Hypoconid. Auch sie sind über den Großteil der mesialen bzw. distalen Flanke eingeschliffen und verlieren nur durch den Abbau des Höckers an Fläche. Bis zum vollständigen Abtrag des Schmelzes scheinen alle diese Facetten in Gebrauch zu stehen. Der Bereich des Talonids, in dem Facetten 6 und 9 zu erwarten wären, ist bereits schmelzfrei.

Stadium V

Mit der direkten Verbindung der Dentinareale von Protocon und Metacon, also mit der letzten Fusion der Haupthöckerdentinfelder, geht jeglicher Schmelz in der Okklusalfäche verloren (Abb. 56 E). Daher wird dies nicht als drittes Unterstadium von Stadium IV angesehen, sondern kann direkt als Stadium V angesprochen werden. Die okklusale Oberfläche besteht jetzt nur noch aus einem flachen Dentinfeld, das Kronenrelief ist vollständig eingeebnet. Lediglich Reste der Parastylarrinne können differenziert sein. Durch den fortgeschrittenen Materialabbau sind höchstens noch an der mesialen und distalen Kronenflanke Ansatzstellen für Schmelzfacetten vorhanden.

Mit dem Durchbruch des Schmelzbandes am distalen Trigonid besteht ein Dentinareal, das sich über die ganze okklusale Krone ausdehnt (Abb. 57 E). Das Präcingulid ist zu diesem Zeitpunkt weitgehend abgetragen, muss jedoch nicht zwingend einen Anschluss an das große Dentinfeld haben. Insgesamt ist die Unterteilung in Trigonid und Talonid nur noch zu erahnen. Die mesiale Flanke des Trigonids trägt noch teilweise Schmelz, der eine Ansatzstelle für Facette 2 bietet. Andere Facetten sind in diesem Stadium nicht mehr vorhanden.

5.5.3. Quantitative Analyse

Das steile Relief der Molaren von *Monodelphis* bestätigt sich in der Vermessung und Berechnung des RI-Wertes. Für diese Analyse wurden drei Individuen von *M. glirina* und zehn von *M. domestica* zusammengefasst, da keine signifikanten Unterschiede zwischen den Arten festzustellen waren. Es ergab sich für diese Individuen ein durchschnittlicher RI-Wert von 4,3 ($n = 13$, $\sigma = 0,18$).

Für die Vermessung der Facettenorientierungen und die Darstellung im Okklusalen Kompass wurden die m2 von sechs *M. glirina* und elf *M. domestica* genutzt (Abb. 64). Auch hier war kein Unterschied zwischen den beiden Taxa auszumachen. Für Facette 1 ergab sich ein gemittelter Wert von 176/77, für Facette 2 war dies 39/85, für Facette 3 44/81, für Facette 4 173/77 und für Facette 5 175/73. An der lingualen Flanke des Hypoconids, also an der Position der Facette 9, wurde bei einigen Exemplaren eine Freilegung des Dentins beobachtet, die offenbar auf Attrition zurückzuführen ist, da kaum ein Reliefunterschied zwischen Schmelzkante und Dentin besteht. An fünf Exemplaren konnte diese Dentinfacette vermessen werden, wobei sich ein durchschnittlicher Wert von 296/40 ergab.

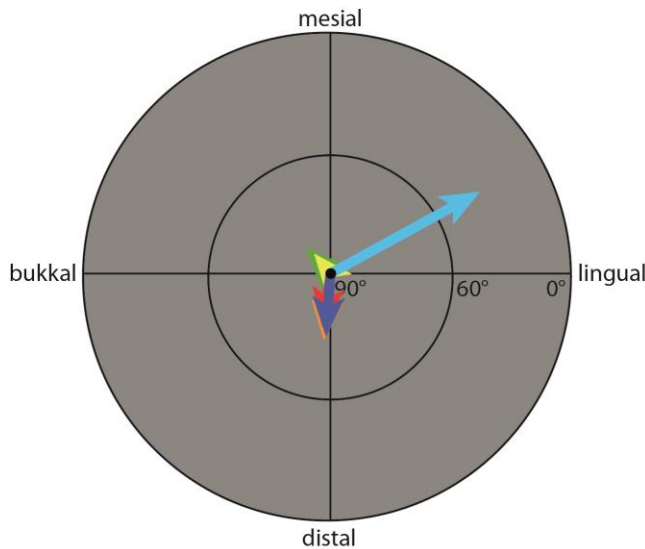


Abb. 64: Darstellung der durchschnittlichen Ausrichtung der Facetten 1-5 und der Dentin-facette 9 am m2 von sechs *M. glirina* und elf *M. domestica*.

(Fac 1: blau, Fac 2: gelb, Fac 3: grün, Fac 4: rot, Fac 5: orange, Fac 9: hellblau)

5.5.4. OFA

Es wurden die linken M1 und m1-m2 von *Monodelphis sorex* (ZMB MAM 35496) für die OFA-Rekonstruktion verwendet. Der obere Molar befindet sich im Abnutzungsstadium IVa, die unteren in den Stadien IVa und IVb. Als Abstand, der als Zahn-Zahn-Kontakt gewertet wird, wurde eine Distanz von 0,05 mm gewählt. Der Abstand der einzelnen Zeitschritte entlang des rekonstruierten Kaupfades beträgt 0,04 mm. Damit ergab sich ein *power stroke* von 41 Zeitschritten (Abb. 65).

Dieses Exemplar zeigt deutlich die Facetten 1, 2, 4 und 5, sowie Dentinfreilegungen im Talonidbecken an der Position der Facette 9.

Der Unterkiefer bewegt sich etwa in einem Winkel von 30° zur Okklusalebene auf den Oberkiefer zu. Dabei ist die Bewegung nach mesio-lingual gerichtet (vgl. Mastikationskompass in Abb. 65). Der erste Zahn-Zahn-Kontakt (Zeitschritt 40) passiert zwischen der mesio-bukkalen Spitze des Protoconids von m2 und der Metacrista des oberen Molaren. Dieser Kontakt gehört zur Facette 2. Im Zeitschritt 42 erfolgt dann der Kontakt der distalen Protoconidspitze von m1 und dem Paracon im oberen Molaren (Facette 1). Gleichzeitig berührt das Paraconid des m2 den Metacon des oberen Molaren. Dies gehört ebenfalls zur Facettenposition 2. Damit bestehen ab diesem Zeitschritt zwei Kontaktpunkte an der Metacrista, bzw. des Paracristids, die in den nächsten Schritten aufeinander zulaufen, bis die Scherkanten im Zeitschritt 53 vollständig aneinander vorbeigeglitten sind. Ab diesem Schritt besteht dann auch ein zweiter Kontakt an dem Protocristid des m1. Hier trifft das Metaconid auf den Protocon (Facette 5). In den folgenden sechs Zeitschritten laufen hier die Facette 1- und 5-Kontakte aufeinander zu.

Die Originalzähne zeigen eine deutliche Facette 4 an der distalen Talonidflanke von m2 und der mesialen Metaconflanke des oberen Molaren. In der OFA-Rekonstruktion war es nicht möglich, diesen Kontakt zu simulieren. Es wurde jedoch deutlich, dass potentielle Kontakte an den Positionen

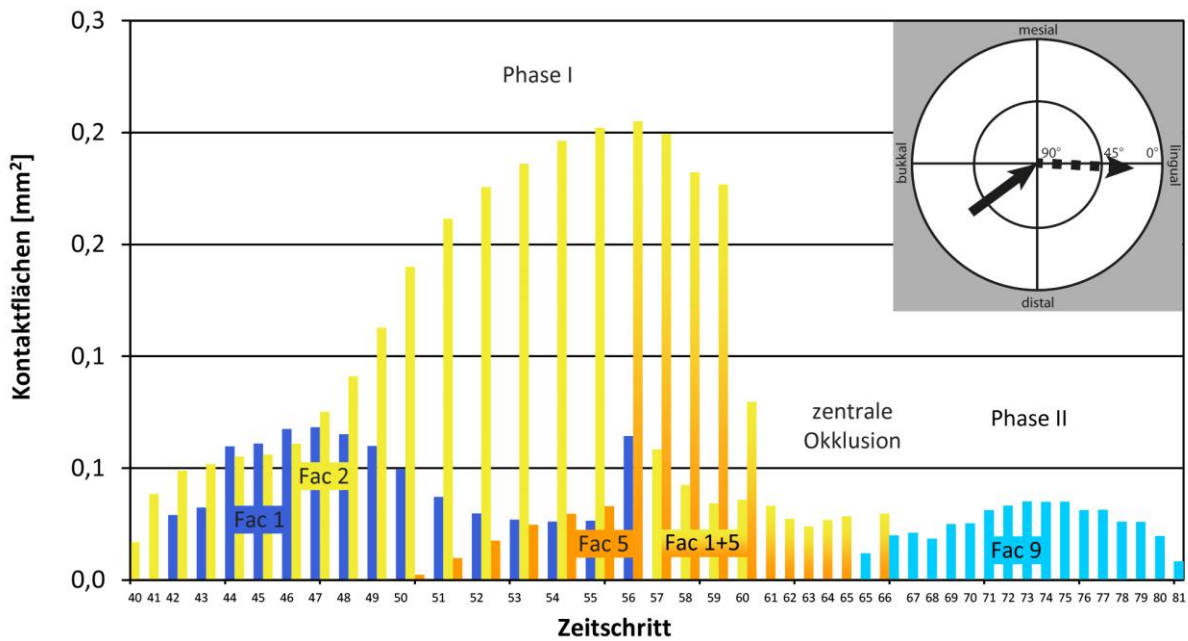


Abb. 65: Darstellung der Zahn-Zahn-Kontakte aus der OFA-Rekonstruktion des Kauschlages von *Monodelphis* (ZMB MAM 35496; rechter M1 und m1-m2). Die Kontaktareale pro Zeitschritt sind farbig dargestellt. Im Zeitschritt 70 wird die zentrale Okklusion erreicht. Er trennt Phase I und II des *power stroke*. Oben rechts: Darstellung des *power stroke* von *Monodelphis* im Mastikationskompass nach Koenigswald et al. (2012). Die OFA-Rekonstruktion hat eine aufwärts und mesio-lingual gerichtete Phase I und eine abwärts und lingual gerichtete, flachere Phase II ergeben.

der Facetten 3 und 4 ungefähr zwischen den Zeitschritten 56 bis 60, also nach dem Schluss der Scherkanten von Trigonid und Außenflanken des oberen Molaren zu erwarten sind. Ein Kontakt zwischen Entoconid und Protocon ist nicht detektiert worden. Auch die Originalzähne zeigen an den entsprechenden Positionen keine Facettierungen. Allein die Form des Talonids im unteren Molaren zeigt bereits, dass ein entsprechender Kontakt, der als Facette 6 zu werten wäre, nicht entstehen kann.

Zeitschritt 70 markiert den Punkt des Kaufades, an dem sich die Bewegung des Unterkiefers von aufwärts und mesio-lingual nach abwärts und lingual ändert. Dieser Punkt ist damit als zentrale Okklusion anzusehen. In einem flachen Winkel von etwa 20° öffnen sich die Kiefer nun in Phase II des *power stroke*. Dabei besteht ein in Kontakt zwischen der bukkalen Flanke des Protocons und der lingualen Flanke des Hypoconids (Facette 9). Der untere m2 zeigt an dieser Position freigelegtes, nicht facettiertes Dentin. Besonders im tiefen Bereich des Talonids ist das Dentin zwischen den Schmelzkanten tief ausgekolkt.

5.6. *Caluromys*

5.6.1. Morphologie der Molaren

Die **oberen Molaren von *Caluromys*** ähneln den Molaren von *Didelphis* weit mehr, als den Molaren von *Monodelphis*. Dies begründet sich in ihrem robusten, stumpfhöckerigen Habitus. Paracon und Metacon sind bei *Caluromys* zwar auch nicht gleich groß, der Höhenunterschied ist aber nicht so groß, wie es bei *Didelphis* der Fall ist. Unterschiede zu *Didelphis* und *Monodelphis* lassen sich vor allem im Styларbereich finden. Während sowohl *Didelphis* als auch *Monodelphis* einen Ektoflexus haben, der mesial vom Antiparacon und distal vom Antimetacon eingefasst wird, zeigt *Caluromys* keine Einschnürung des Schelfbereichs. Statt des Ektoflexus ist hier ein weiterer Höcker entwickelt. Dieses Mesostyl schließt die Lücke zwischen Antiparacon und Antimetacon und ist dabei ein prominenter Styларhöcker (Abb. 66). Zwischen diesen drei Höckern können weitere kleine Höckerchen entwickelt sein. Zusammen ergibt sich daraus eine vielhöckerige, bukkale Begrenzung des Schelfbereichs.

Auch die **unteren Molaren** haben einen robusten Habitus und relativ stumpfe Höcker. Trigonid und Talonid sind so proportioniert, dass das Talonid von m1-m3 breiter ist als das Trigonid, während im letzten Molaren ein recht ausgeglichenes Verhältnis besteht. Die unteren Molaren von *Caluromys* zeigen ein beckenförmiges Talonid, wie es auch für *Didelphis* beschrieben wurde. Besonders erwähnenswert ist das langgezogene Entoconid, das bei *Caluromys* so hoch ist, dass es die anderen Talonidhöcker deutlich überragt. Es schließt das Talonidbecken nach lingual ab. Die Talonidflanke des Hypoconids ist relativ flach ausgeprägt.

Die Lage der Schmelzfacettierungen im oberen wie im unteren Molaren, ist bei *Caluromys* ähnlich wie bei *Didelphis* und *Monodelphis*.

5.6.2. Abkaumuster

Von *Caluromys derbianus* konnten 36 Exemplare untersucht werden. Diese zeigten ein Abnutzungsspektrum, dass mit den beschriebenen Stadien I bis IVb von *Didelphis* und *Monodelphis* charakterisiert werden kann. Stark abgekaute Molaren dieser Art standen nicht zur Verfügung. Zwei Exemplare in entsprechender Abnutzung fanden sich lediglich unter den Artbezeichnungen „*Caluromys ?laniger*“, bzw. „*Caluromys laniger*“ (SMF 2642 und SMF 11535) und wurden daher ergänzend hinzugezogen. Die genaue Artbezeichnung nach aktueller Systematik konnte für dieses Stück nicht sicher ermittelt werden.

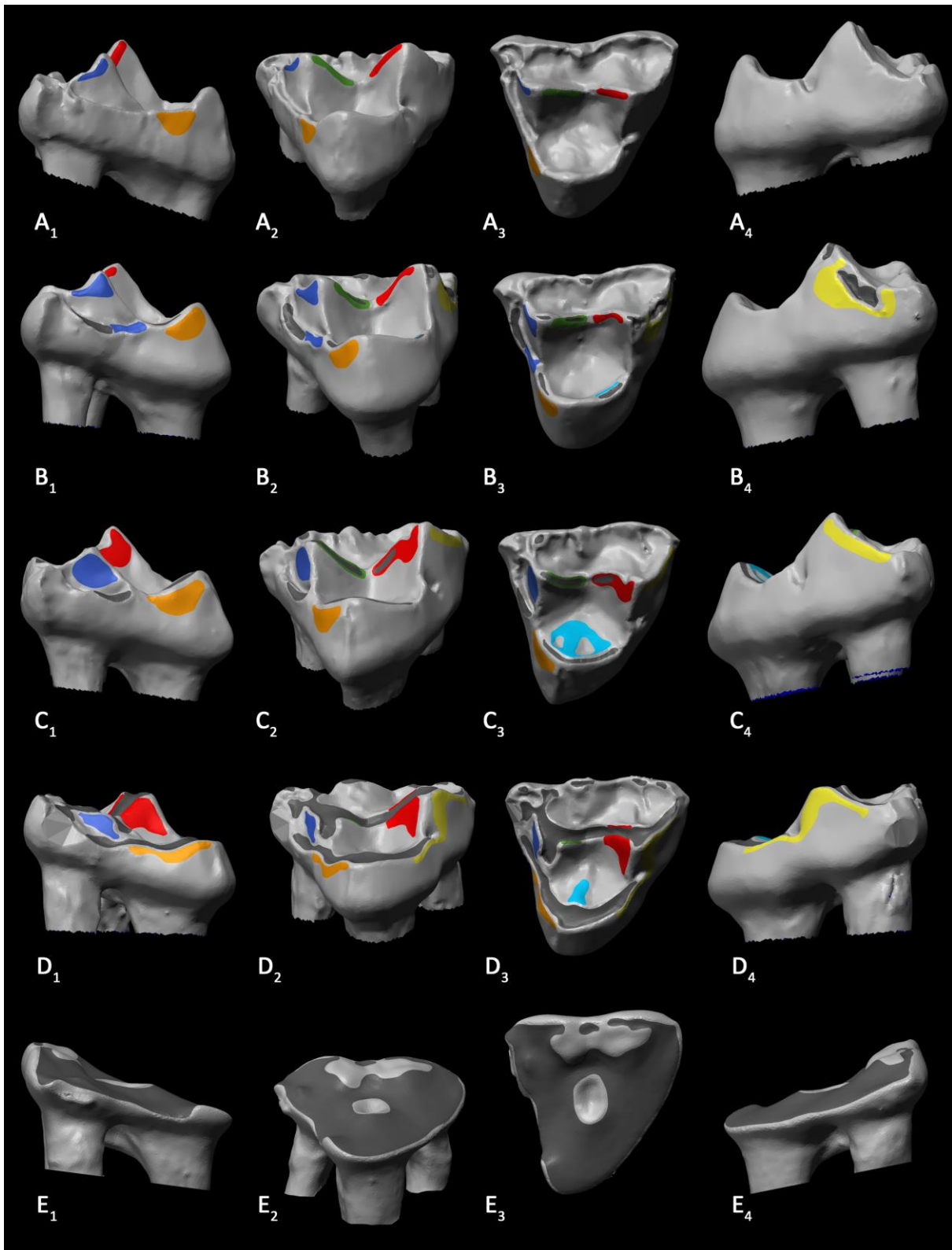


Abb. 66: Linke obere Molaren von *Caluromys* in den Abkaustadien I-V in (x_1) mesialer, (x_2) lingual-okklusaler, (x_3) okklusaler und (x_4) distaler Ansicht (SCAN, ORIG, nicht maßstabsgetreu). (A) M2 von *C. derbianus* (USNM 266875) im Stadium I, (B) M2 von *C. derbianus* (USNM 266874) im Stadium II, (C) M2 von *C. derbianus* (USNM 314551) im Stadium III, (D) M2 von *C. derbianus* (USNM 335024) im Stadium IV (hier im Zwischenstadium IVa) und (E) M2 von *C. laniger* (SMF 2642) im Stadium V.

Stadium I

Im Stadium I werden die Höckerspitzen leicht abgeflacht, bevor es zum Schmelzdurchbruch kommt und erstes, apikales Dentin freigelegt wird (Abb. 66 A).

Im Verlauf dieses Stadiums läßt sich die Anlage der Facetten 1 und 5 an der mesialen Flanke der Krone teilweise beobachten. Dementsprechend kann an der distalen Flanke auch Facette 2 eingeschliffen sein. Die Facetten 3 und 4 am Paracon, bzw. Metacon, sind ebenfalls teilweise belegbar. Die mit dem Talonid korrelierenden Facetten 6 und 9 wurden in diesem ersten Stadium nicht beobachtet.

Die Beobachtungen, die anhand der oberen Molaren gemacht wurden, lassen sich in ähnlicher Weise auf die unteren Molaren des Abkaustadiums I übertragen. Auch hier werden die Höckerspitzen nur geringfügig abgenutzt.

Den oberen Molaren entsprechend, finden sich in den unteren Molaren zum Teil angelegte Facetten an den mesialen und distalen Trigonidflanken (Facetten 2, bzw. 1 und 5). Ebenso können am bukkalen Hypoconid Facetten 3 und 4 angelegt sein. Im Talonid wurden keine Facettierungen beobachtet, die als Facette 6 oder 9 zu bezeichnen wären.

Stadium II

An den Spitzen der bukkalen Haupthöcker, Paracon und Metacon, sind freigelegte Dentinareale vorhanden (Abb. 67 A und Abb. 68). Die Spitze des Protocons ist in der Regel noch mit Schmelz bedeckt. Es existieren jedoch schmale Dentinbänder entlang von Prä- und Postprotocrista. Sie müssen noch nicht durchgehend sein, sondern können auch aus mehreren kleineren Feldern bestehen. Auch entlang von Postparacrista und Prämetacrista treten nun erste Schmelzdurchbrüche auf. Alle Dentinfelder sind zwischen den umgebenden Schmelzkanten leicht ausgekolkt. Kleine apikale Usuren, oft bruchhaft, treten an den Stylarhöckern auf. Die Parastylarrinne kann Usuren zeigen, die meistens am lingualen Ausgang liegen. Dort wird der mesiale Schmelzrücken verschliffen, so dass auch hier bereits erstes Dentin freigelegt werden kann (Abb. 68). Nach Crompton (1971) entspricht dies Facette 1a.

Die Facetten 1 und 5 sind zumeist als schmale Bänder unterhalb der Paracrista und der Präprotocrista angelegt (Abb. 68). Sie zeigen ähnliche Ausrichtungen. Facette 2 an der distalen Krone beschränkt sich ebenfalls meist auf ein schmales Facettenband unterhalb der Metacrista. Die Facetten 3 und 4 sind meistens bereits deutlich ausgeprägt (Abb. 68). Ansätze der Facette 9 sind regelmäßig, aber nicht durchgehend beobachtet worden. Sie liegt meist auf dem bukkalen Apikalbereich des Protocons (Abb. 68), kann aber auch weiter nach bukkal verschoben im Trigon liegen.

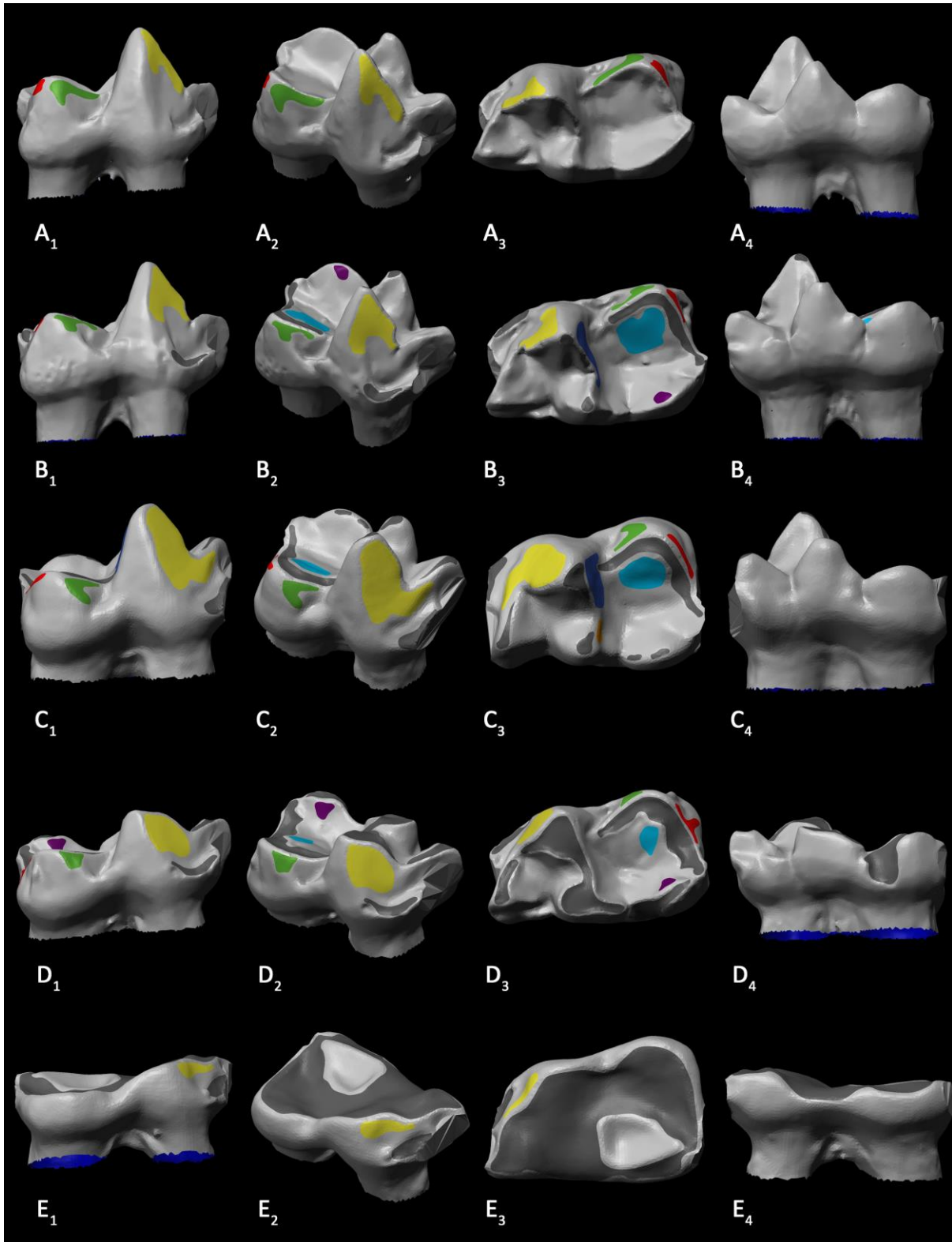


Abb. 67: Rechte untere Molaren von *Caluromys* in den Abkaustadien I-V in (x1) bukkaler, (x2) bukkal-okklusaler, (x3) okklusaler und (x4) lingualer Ansicht (SCAN, ORIG, nicht maßstabsgetreu). (A) m2 von *C. derbianus* (USNM 266875; gespiegelt) im Stadium I, (B) m2 von *C. derbianus* (USNM 314551; gespiegelt) im Stadium II, (C) m2 von *C. derbianus* (SMF 37883; gespiegelt) im Stadium III, (D) m2 von *C. derbianus* (USNM 335024) im Stadium IV (hier Zwischenstadium IVb), (E) m2 von *C. laniger* (SMF 2642; gespiegelt) im Stadium V.

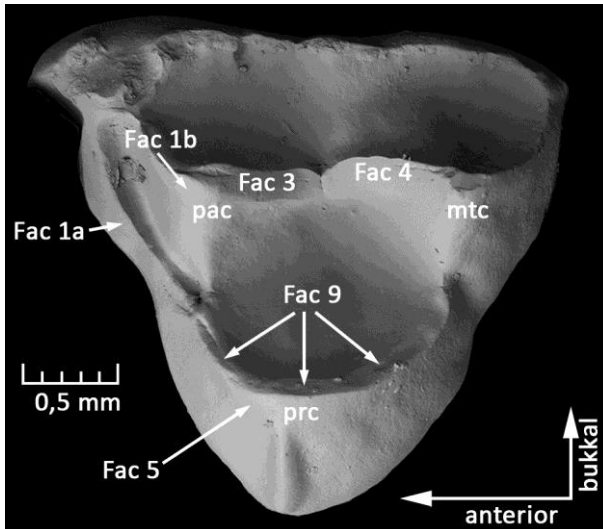


Abb. 68: Rechter oberer Molar von *Caluromys* (M3, USNM 309257; gespiegelt; REM, ABG, Abk. siehe Kap. 4.5). Bereits im Abnutzungsstadium II sind die meisten Facetten ausgebildet. Facette 1 ist aufgeteilt in einen facettierten Bereich an der mesialen Flanke der Parastylarrinne (Fac 1a) und einen an der mesialen Flanke des Paracons (Fac 1b). An der bukkalen Begrenzung des Trignons, an Postparacrista und Prämetacrista, sind deutlich die Facetten 3 und 4 zu erkennen. Facette 9 liegt hier an den Graten und der Spitze des Protocons.

Alle drei Trigonidhöcker zeigen Dentinfreilegungen an den Höckerspitzen (Abb. 67 B und Abb. 69). Außerdem sind mehrfache Schmelzdurchbrüche entlang von Para- und Protocristid vorhanden. Teilweise kann eine Gratflanke auch schon vollständig durchbrochen sein. Das Präcingulid zeigt starke Usuren im bukkalen Bereich. Hier kann ein Teil des Cingulids mit der mesialen Trigonidflanke verschliffen sein (Abb. 69). Die Talonidhöcker können ebenfalls kleine apikale Dentinfelder zeigen. Facette 1 am distalen Trigonid kann großflächig angelegt sein, ebenso Facette 5. Das distale Trigonid wird von einer ausgeprägten Facette 2 dominiert. Am bukkalen Hypoconid zeigen sich deutliche Facetten 3 und 4 (Abb. 69). Im Talonid sind häufig Facettierungen zu beobachten, die zu Facette 9 gezählt werden (Abb. 69). Sie treten häufiger auf, als solche, die zu Facette 6 gehören.

Stadium III

Die apikalen Abnutzungsfelder der drei Haupthöcker im oberen Molaren zeigen zu Beginn des Stadiums III nur geringe Dentinfreilegungen. Im Verlauf des Stadiums III kommt es zu weiterem, apikalen Schmelzabtrag, so dass rundliche Dentinfelder entstehen, von denen längliche Freilegungen entlang der Grate abgehen (Abb. 68 C und Abb. 70). Im Laufe dieses Stadiums verbinden sich die isolierten Dentinfelder entlang der Grate. Besonders deutlich wird dies an Prä- und Postprotocrista, wo sich nach und nach ein durchgehendes Dentinband herausbildet, das von der Parastylarrinne über die abgetragene Spitze des Protocons bis an die Basis der distalen Metaconflanke reicht (Abb. 70 B). Entlang der Paracrista entsteht eine Dentinverbindung vom Paracon zum Parastyl und Stylocon. Dem Verlauf von Postparacrista und Prämetacrista folgen ebenfalls längliche Dentinfelder. Sie liegen jeweils innerhalb zweier facettierter Schmelzbereiche, zwischen denen das Dentin ausgekolkt ist. Vom Metacon zieht sich ein Dentinfeld entlang der Metacrista über den bukkodistalen Teil des Stylarschelfs (Abb. 70 B). An den Höckerspitzen der Stylarhöcker sind Dentinfelder

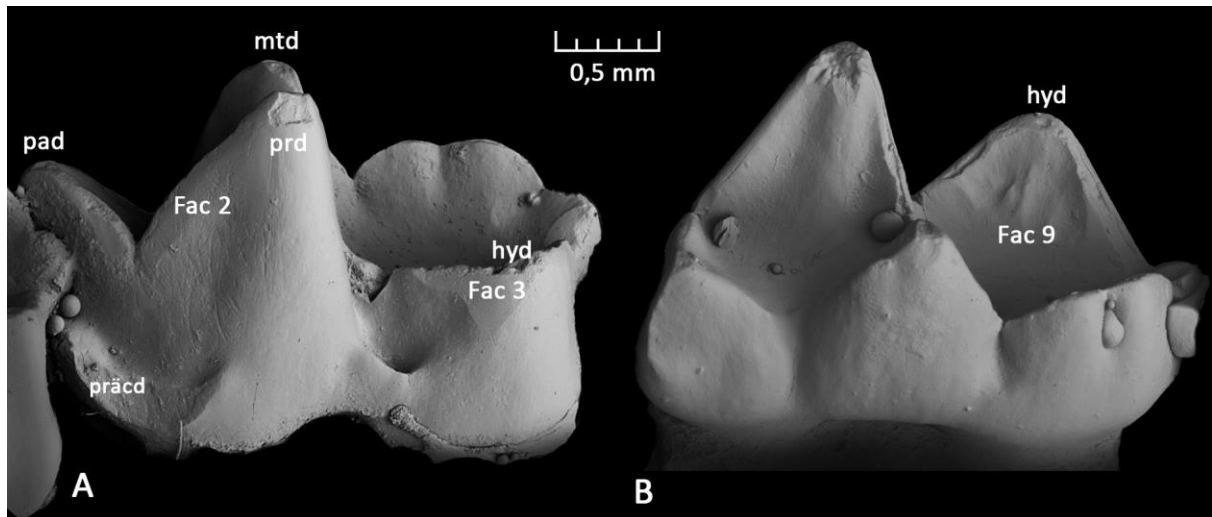


Abb. 69: Untere Molaren von *Caluromys* im Abnutzungsstadium II (A: rechter m3 von USNM 26674; B: linker m2 von USNM 297876; REM, ABG, Abk. siehe Kap. 4.5). A: An der mesialen Trigonidflanke ist Facette 2 am Protoconid und Paraconid angelegt. Das Präcingulid ist in ähnlicher Richtung wie Facette 2 abgenutzt. Am Hypoconid ist Facette 3 deutlich eingeschliffen. B: An der Lingualseite des Hypoconids ist Facette 9 angelegt. Die Facettierung betrifft einen Teil unterhalb der Spitze und die davon ausgehenden Grate. Besonders deutlich wird sie unterhalb davon im Übergang zu dem tiefsten Punkt des Talonids.

vorhanden, die nach lingual einfallen. Facette 1 ist über die ganze mesiale Flanke des Paracons und über Teile der Parastylarrinne ausgedehnt (Abb. 70 A). Teilweise zeigt auch der mesiale Teil des Protocons Facettierungen, die der Facette 5 entsprechen. An der distalen Kronenflanke findet sich ebenfalls eine großflächige Facettierung, die zur Facette 2 gerechnet wird. Die Facetten 3 und 4 sind vornehmlich an den bukkalen Teilen von Paracon, bzw. Metacon ausgebildet. Ausgehend von dieser Lage dehnen sie sich immer weiter nach lingual aus. Dabei wird im Verlauf des Stadiums III der Schmelz durchbrochen, so dass das oben beschriebene Muster aus zwei facettierten Schmelzbereichen entsteht, die das freigelegte Dentin einschließen. Teilweise können Facetten an der lingualen Spitze des Protocons beobachtet werden. Diese entsprechen der Facette 6, deren Gegenspieler an der bukkalen Flanke des Entoconids liegt. Auf der Okklusalfäche des Protocons sind häufig Facettierungen angelegt, die zu Facette 9 zu rechnen sind. Die variable Ausbildung lässt eine apikale Lage, oder eine weiter bukkal liegende Position zu. Alle Facetten zeigen stark spiegelnde Flächen und bei dem Großteil sind feine Kratzer vorhanden. Im Verlauf des Stadiums III stumpfen die Trigonidhöcker deutlich ab (Abb. 67 C). Die apikalen Dentinfelder werden vergrößert und dehnen sich entlang der Grate aus. Sie folgen dabei weitgehend der ursprünglichen Kronenform und sind ausgekolkt. Das Präcingulid zeigt deutliche Usuren, besonders im bukkalen Bereich, wenn dieser nicht sogar schon mit der mesialen Trigonidflanke verschliffen ist. Außerdem entsteht ein fließender Übergang vom Hypoconulid zum Präcingulid des folgenden Molaren (Abb. 71 A). Auch die Talonidhöcker zeigen deutliche Dentinfreilegungen. Im Stadium III dehnen sie sich auf die Grate aus,

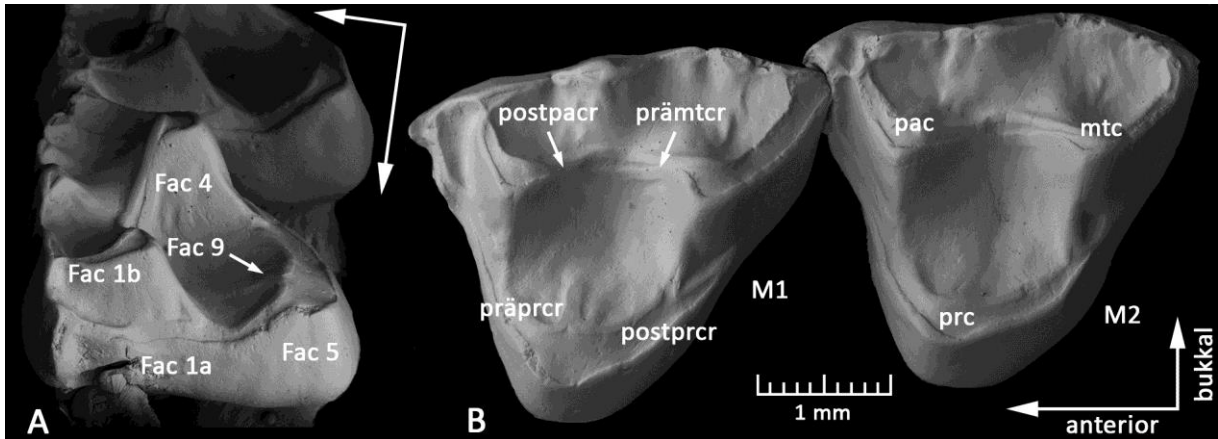


Abb. 70: Obere Molaren von *Caluromys* im Abnutzungsstadium III (linke M1 und M2 von USNM 355021; REM, ABG, Abk. siehe Kap. 4.5). In diesem Stadium entsteht ein durchgehendes Dentinband am Protocon entlang von Prä- und Postprotocrista (B). Auch entlang von Postparacrista und Prämetacrista werden langgezogene Dentinareale freigelegt. Das Dentin wird an den Graten und den Höckerspitzen innerhalb der Schmelzkanten ausgekolkt. A: Facetten 1 und 5 nehmen große Flächen der mesialen Kronenflanke ein. Ähnlich verhält es sich an der mesialen Flanke des Metacons mit Facette 4. Facette 9 reicht hier als schmales Band bis weit in das Trigon hinein.

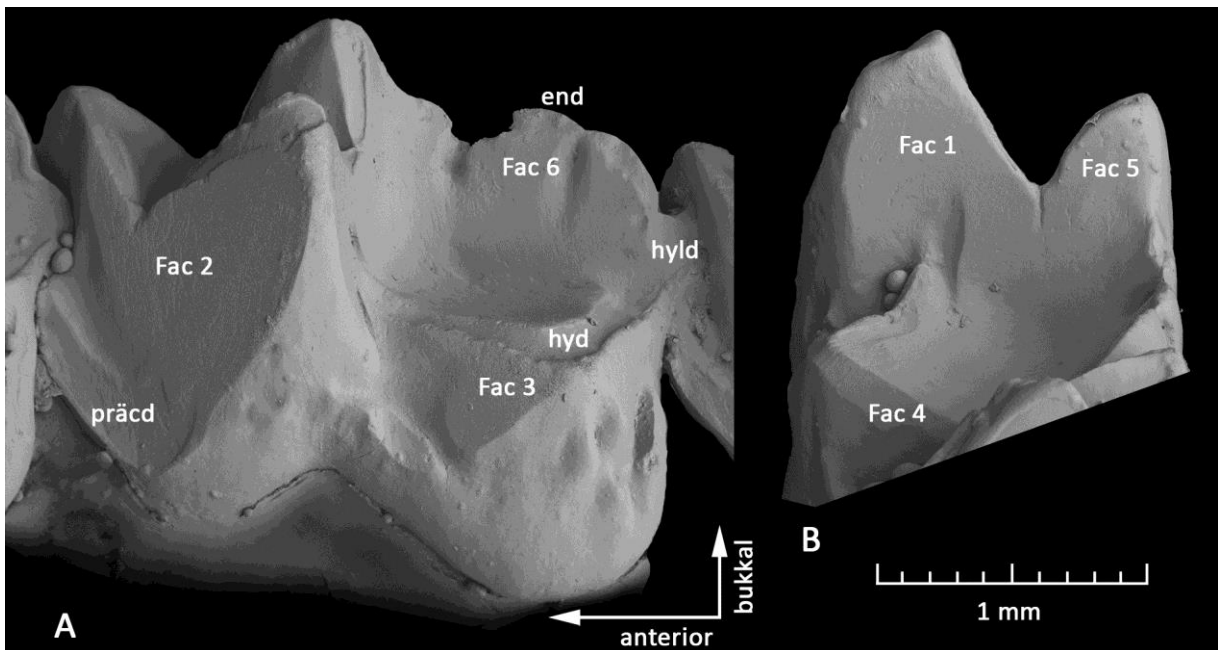


Abb. 71: Untere Molaren von *Caluromys* (USNM 296188) im Abnutzungsstadium III (REM, ABG, Abk. siehe Kap. 4.5). A: In bukkaler Ansicht wird die starke Abnutzung des Präcingulids am m2 deutlich. Hier ist es bereits weitgehend mit der mesialen Flanke des Trigonids verschliffen. Im Talonidbereich ist besonders das Hypoconid von apikaler Abnutzung betroffen. B: An der distalen Trigonidflanke von m3 sind die Facetten 1 und 5 miteinander verschmolzen und bilden eine plane Fläche.

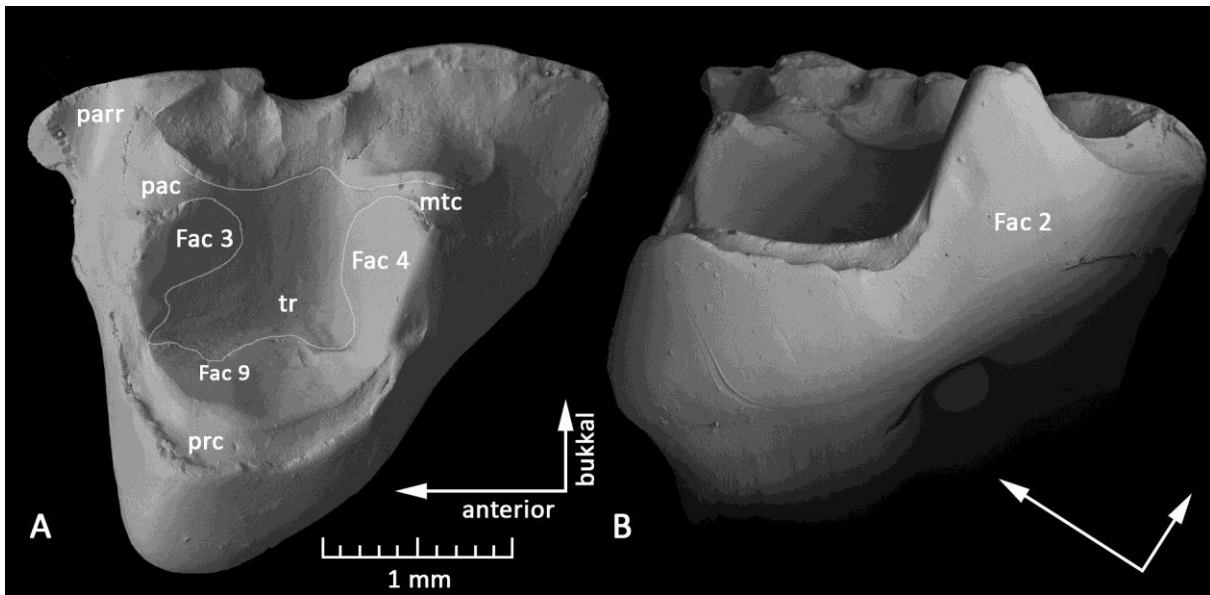


Abb. 72: Obere Molaren von *Caluromys* (USNM 301134) im Abnutzungsstadium IVa (REM, ABG, Abk. siehe Kap. 4.5). A: Am linken M1 dehnt sich das Dentinareal zwischen Paracon und Metacon bei diesem Individuum entlang der tiefsten Bereiche ins Trigon aus (weiße Markierung). Die Parastylarrinne zeigt deutliche Längskratzer. B: Facette 2 ist weit über die distale Kronenflanke ausgedehnt.

die das Talonid umgeben. Besonders stark ist das Hypoconid von der Abnutzung betroffen (Abb. 71 A). Ähnlich wie in Stadium II, sind die Facetten im Stadium III meist deutlich und großflächig angelegt. Facetten 1 und 5 sind häufig bereits miteinander verschmolzen (Abb. 71 B). Im Talonid zeigt sich hier, dass Facetten 6 und 9 vorhanden sein können, Facette 9 ist häufiger zu beobachten. Sie kann bukko-apikal am Hypoconid liegen oder weiter ins Talonid verschoben sein.

Stadium IVa

Die Verbindung der länglichen Dentinfelder entlang von Postparacrista und Prämetacrista kennzeichnet das Abkaustadium IVa im oberen Molaren (Abb. 66 D und Abb. 67). Die beiden beteiligten Höcker - Paracon und Metacon - bestehen weiterhin als deutliche Höckerstrukturen. Die Dentinfreilegung kann sich, ausgehend von den beiden genannten Cristae, ins Trigon fortsetzen (Abb. 72 A). Dabei folgt sie den tiefsten Linien und zeigt größtenteils ausgekolkte Dentinareale. Der Protocon geht vollständig in dem bukkalen Dentinband auf, das bereits für Stadium III beschrieben wurde. Die Abnutzung des Stylarbereichs unterscheidet sich nicht grundlegend von dem vorangegangenen Abnutzungsstadium III. Die Parastylarrinne zeigt deutliche Usuren und starke Facettierungen, die die Längsrichtung der Rinne nachzeichnen (Abb. 72 A).

Allgemein sind die Facetten im Stadium IVa größer, als im Stadium III. Facette 1 ist immer am Paracon vorhanden, weitere Facettierungen der mesialen Krone werden teilweise der Facette 1, teilweise Facette 5 zugerechnet. An der distalen Kronenflanke zeigt sich eine weit nach lingual reichende Facette 2 (Abb. 72 B). Die Facetten 3 und 4 sind nun über den tiefsten Punkt zwischen

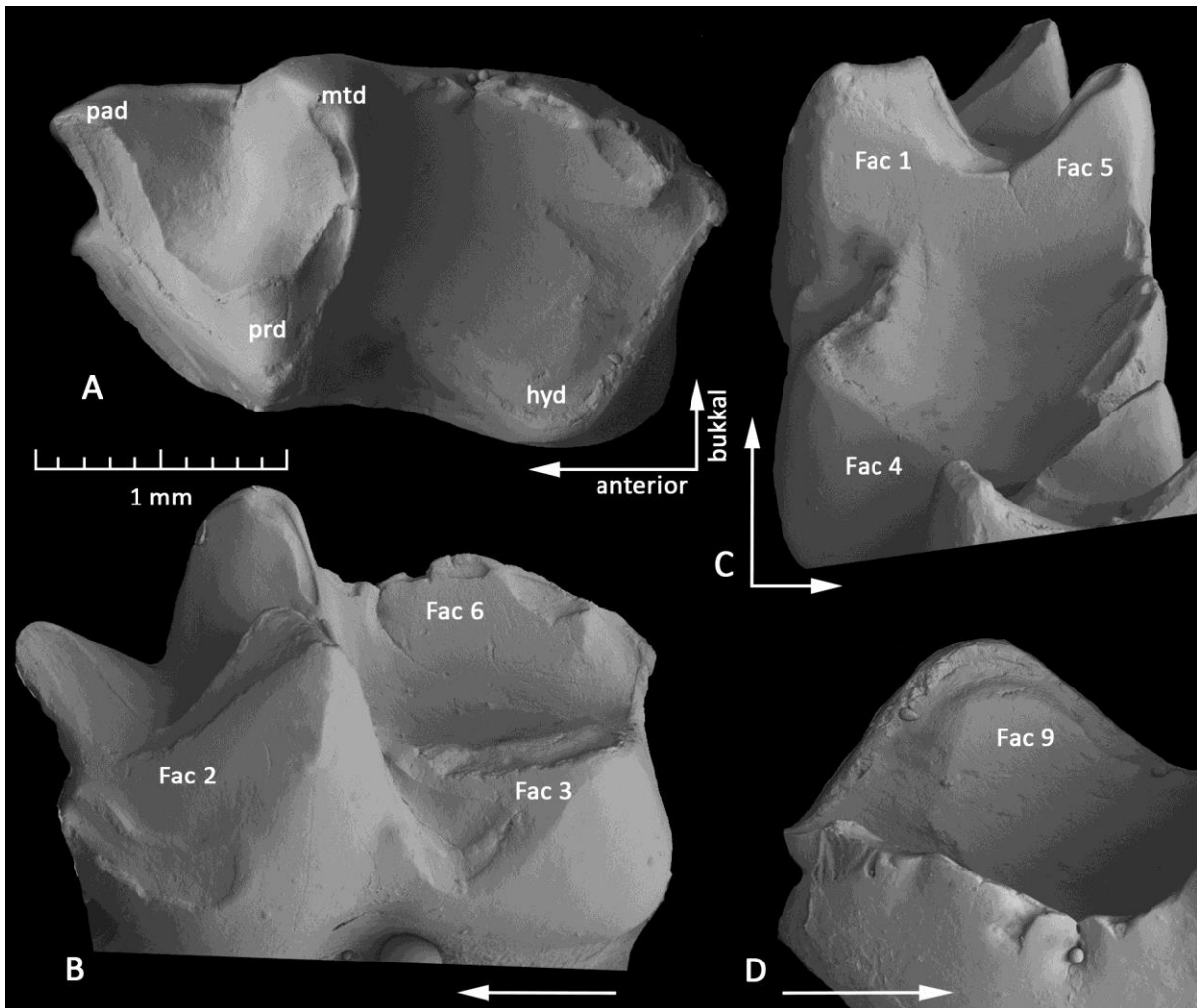


Abb. 73: Unterer Molar von *Caluromys* im Abnutzungsstadium IVa (linker m3 von USNM 301134; REM, ABG, Abk. siehe Kap. 4.5). A: Dieses Stadium ist gekennzeichnet durch die Fusion der Dentinareale von Protoconid und Paraconid. B-D: Großflächig sind die Facetten 1 bis 6 und 9 angelegt.

Postparacrista und Prämetacrista miteinander verbunden. Die Kratzer auf beiden Facetten und die Striae in diesem Zwickel weisen in dieselbe Richtung. Facette 6 kann am bukkalen Protocon vorhanden sein, während auf der Trigonflanke, meist in apikaler Region, Facette 9 vorhanden ist (Abb. 72 A).

Die Trigonidhöcker der unteren Molaren verlieren immer weiter an Höhe, der apikale Abtrag schreitet voran (Abb. 67 D). Die erste Verbindung von Dentinarealen zwischen zwei Trigonidhöckern findet in der Regel entlang des Paracristids statt und verbindet damit Protoconid und Paraconid. Die Verbindung zwischen Protoconid und Paraconid wird nur durch einen schmalen Schmelzbereich im tiefsten Punkt des Paracristids unterbrochen. Die Abnutzung im Talonidbereich macht sich besonders im Bereich des Hypoconids bemerkbar. Dieses wird apikal immer weiter abgetragen (Abb. 73).

Der Höhenverlust der Trigonidhöcker hat zur Folge, dass die großen Facetten 1, 5 und 2 an Fläche verlieren, beziehungsweise nach zervikal verlagert werden. Die mesio-bukkal liegende Facette 2 kann bis in das Präcingulid übergreifen. Die Facetten 3 und 4 sind weiterhin deutlich vorhanden. Häufig finden sich Facetten im Talonidbereich (Facetten 6 und 9).

Stadium IVb

Die über das Stadium IVa hinausgehenden Abnutzungen des oberen Molaren, die also weitere Verbindungen von Dentinarealen der Haupthöcker beinhalten, sind kaum beobachtet worden und können daher nicht verallgemeinert werden. An einzelnen Exemplaren sind Dentinverbindungen vorhanden, die zum einen das lange Dentinband des Protocons und der Prä- und Postprotocrista über den bukko-mesialen Stylobereich mit dem Paracon verknüpfen, zum anderen wurde eine Verbindung zwischen Postparacrista und Prämetacrista über den Trigonbereich zur Postprotocrista beobachtet (Abb. 74). Diese Exemplare zeigen weiter großflächige Facetten, wie sie auch für das Stadium IVa beschrieben wurden.

Exemplare der unteren Molaren, die stärker als im Stadium IVa abgenutzt sind, wurden ebenfalls selten beobachtet.

Es findet in diesem Stadium eine Verbindung der Dentinareale von Protoconid und Metaconid entlang des Protocristids statt (Abb. 75 A). Die bandartigen Dentinfreilegungen an den Trigonidgraten schreiten immer weiter voran, so dass die Trigonidhöcker weiter eingerumpft werden. Die Höckerformen gehen mehr und mehr verloren. Das Protoconid, ursprünglich der höchste der drei Trigonidhöcker, ist nun so weit abgetragen, dass das Paraconid gleich hoch oder sogar höher ist. Der ursprünglich beckenförmige Charakter des Talonids geht zusehends dadurch verloren, dass das Hypoconid immer weiter abgetragen wird und die geschlossene Beckenstruktur nach bukkal geöffnet wird, während die linguale Begrenzung durch das relativ hohe Entoconid weiter bestehen bleibt.

Die zuvor beschriebenen Facetten bleiben weiter bestehen (Abb. 75 B). Facette 1 und 5, sowie Facette 2 werden apikal immer weiter abgetragen, dehnen sich aber auch nach zervikal aus. Facette 2 reicht bis über den abgetragenen bukkalen Bereich des Präcingulids hinaus. Im Talonid bleibt Facette 6 als steile Fläche am bukkalen Entoconid weiter bestehen. Facette 9 ist weiterhin an der flachen, lingualen Hypoconidflanke vorhanden (Abb. 75).

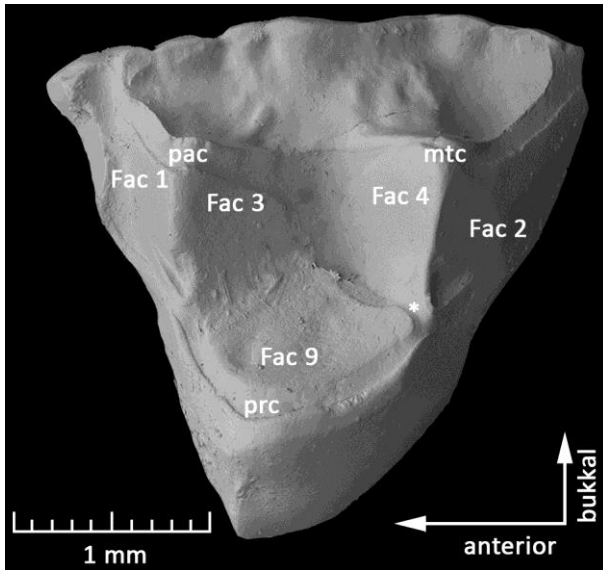


Abb. 74: Linker M2 von *Caluromys* im Abnutzungsstadium IVb (USNM 296188; REM, ABG, Abk. siehe Kap. 4.5). Das Dentinfeld des Protocons ist hier über ein schmales Band (*) unterhalb der Facette 4 mit dem zwischen Paracon und Metacon verbunden.

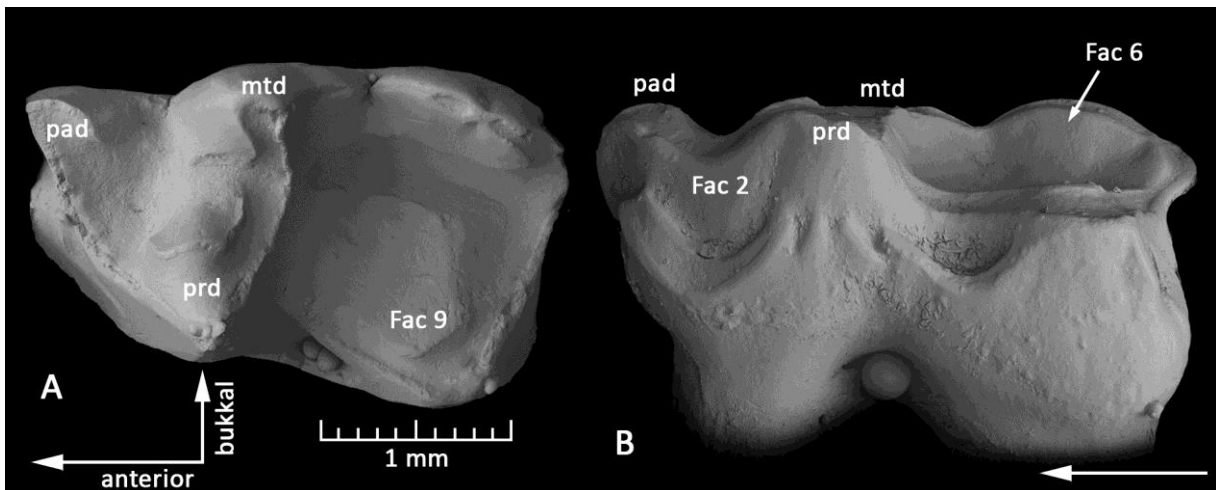


Abb. 75: Untere Molaren von *Caluromys* im Abnutzungsstadium IVb (A: Linker m2 von USNM 301134; B: Linker m1 von USNM 303233; REM, ABG, Abk. siehe Kap. 4.5). In diesem Stadium werden die Trigonidhöcker deutlich abgetragen. A: Im Trigonid besteht nun eine Verbindung der Dentinareale aller drei Höcker. B: Das Paraconid, vorher der niedrigste Höcker des Trigonids, ist nun etwa gleich hoch wie die anderen Höcker. Weiterhin sind deutliche Schmelzfacetten zu beobachten.

Stadium V

Von *Caluromys derbianus* lagen keine Exemplare vor, deren Molarenabnutzung über das Stadium IVb hinausging. Daher wurden für die Beschreibung des Stadiums V zwei Exemplare von *C. laniger* verwendet.

Im oberen Molaren sind alle Dentinareale miteinander verbunden (Abb. 66 E). Dies schließt die freigelegten Flächen an den Stylerhöckern ein. Zunächst bleiben in den tiefen Bereichen des Trigons und des Stylarschelfs noch Schmelzreste bestehen. Protocon und Paracon sind abgetragen, die Basis des Metacons kann noch erkenntlich sein. Innerhalb der bestehenden Schmelzreste ist das Dentin an

den meisten Stellen ausgekolkt. Eine Ausnahme davon stellt der Bereich des ehemaligen Protocons dar. Insgesamt fällt die Okklusalfäche nach lingual ein.

Eine kleine Ansatzfläche für Facette 2 kann an der distalen Kronenflanke noch erhalten sein. Sie wird jedoch im Laufe des Stadiums V abgetragen.

Im unteren Molaren sind alle Dentinflächen miteinander verschmolzen (Abb. 67 E). Das Trigonid ist so weit abgetragen, dass die distale Flanke verschwunden ist. Dadurch gibt es keinen nennenswerten Höhenunterschied zwischen Trigonid und Talonid mehr. Das Hypoconid ist vollständig abgetragen, die okklusale Oberfläche des ganzen Zahns fällt nach bukkal ab.

Entsprechend dem oberen Molaren, sind nur noch Reste der Facette 2 an der mesio-bukkalen Flanke des Trigonids vorhanden.

5.6.3. Quantitative Analyse

Für die Berechnung des RI-Wertes von *Caluromys* wurden acht m2 der Spezies *C. derbianus* untersucht. Die Vermessungen der m2 ergaben einen durchschnittlichen RI-Wert von 3,3 ($\sigma = 0,16$).

Die Vermessungen der Facettenorientierungen und -einfallswerte erfolgte an den m2 von neun Exemplaren derselben Spezies. Es ergaben sich durchschnittliche Werte von 168/73 für Facette 1, 42/77 für Facette 2, 51/74 für Facette 3, 157/73 für Facette 4, 167/70 für Facette 5, 64/62 für Facette 6 und 286/35 für Facette 9 (Abb. 76).

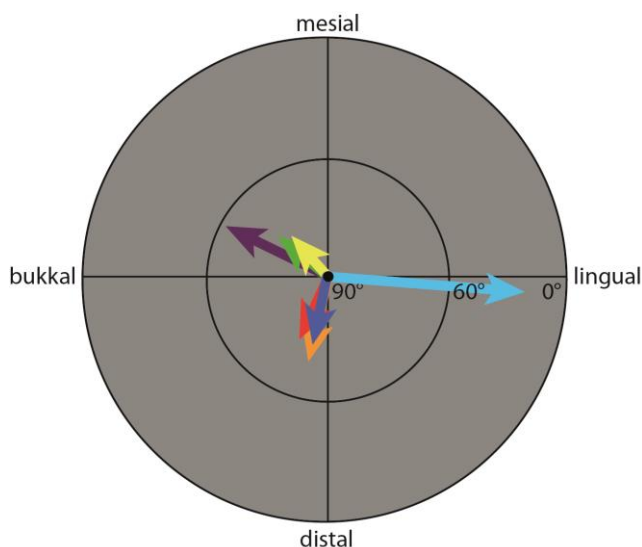


Abb. 76: Darstellung der durchschnittlichen Orientierungen und Einfallwinkel der Facetten 1-6 und 9 von neun Exemplaren von *Caluromys derbianus* im Okklusalen Kompass.
(Fac 1: blau, Fac 2: gelb, Fac 3: grün, Fac 4: rot, Fac 5: orange, Fac 6: lila, Fac 9: hellblau)

5.6.4. OFA

Für die Rekonstruktion des Kaufpades von *Caluromys derbianus* wurden der rechte M1 und m1-m2 des Individuums USNM 266874 verwendet. Alle drei Zähne befinden sich im Abnutzungsstadium II. Facetten befinden sich an den Positionen 1 bis 6 und 9. Für die OFA-Auswertung wurde ein Abstand von 0,1 mm als Kontakt gewertet. Die Abstände der Zeitschritte entlang des Kaufpades betragen 0,06 mm. Daraus ergab sich ein Kauschlag, der von Zeitschritt 47 bis 100 Zahn-Zahn-Kontakte zeigt (Abb. 77).

Der Unterkiefer bewegt sich in der Phase I des *power stroke* relativ steil (etwa 70° zur Okklusalebene) aufwärts und nach mesio-lingual. Der erste Zahn-Zahn-Kontakt wird im Zeitschritt 47 detektiert. Es handelt sich dabei um das Protoconid, das auf die Präprotocrista trifft. Anschließend trifft auch das

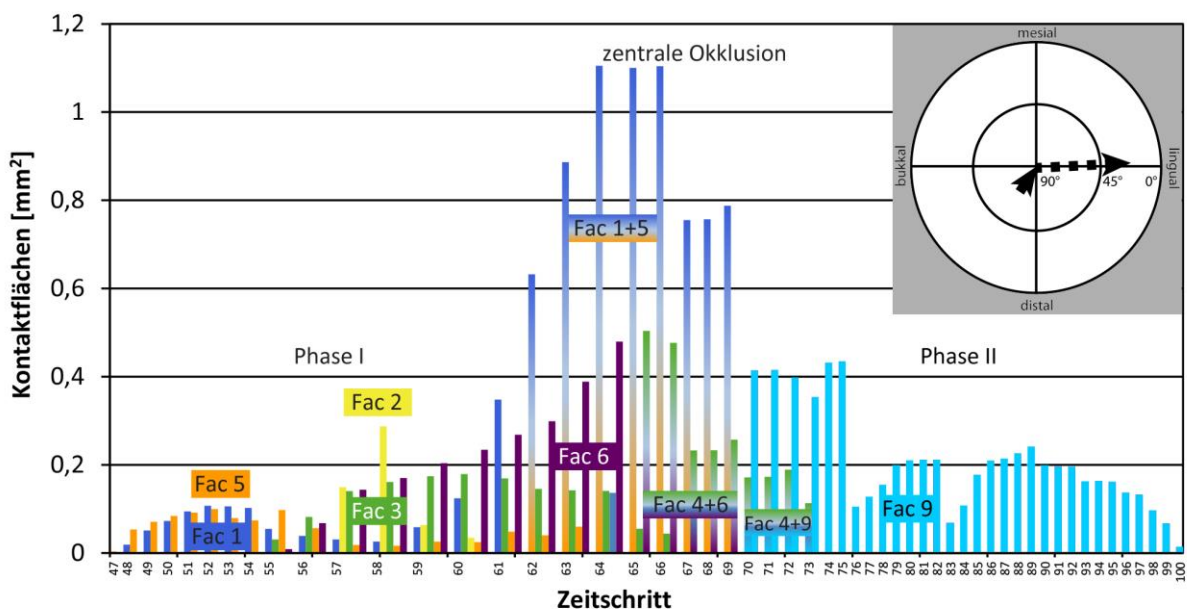


Abb. 77: Darstellung der Zahn-Zahn-Kontakte aus der OFA-Rekonstruktion des Kauschlages von *Caluromys* (USNM 266874; linker M1 und m1-m2). Die Kontakte sind nach den entsprechenden Facettenpositionen eingefärbt. Die zentrale Okklusion wird bei Zeitschritt 66 erreicht. Oben rechts: Darstellung des *power stroke* im Mastikationskompass nach Koenigswald et al. (2012). Die OFA-Rekonstruktion hat eine steil aufwärts und mesio-lingual gerichtete Phase I und eine abwärts und lingual gerichtete, flachere Phase II ergeben.

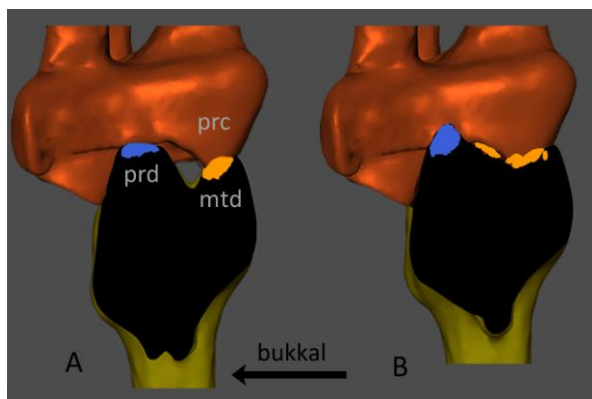


Abb. 78: Ansicht auf die mesiale Flanke des oberen rechten M1 und auf den Schnitt durch die distale Trigonidflanke des unteren m2 von *Caluromys derbianus* (USNM 266874) in den Zeitschritten 49 (A) und 54 (B) der OFA-Rekonstruktion. Deutlich werden die beiden blau (Facette 2) und orange (Facette 5) gefärbten Zahn-Zahn-Kontakte am Protocristid. Diese nähern sich immer weiter an, bis im Zeitschritt 54 die Grate aneinander vorbei gefahren sind. (SCAN, ORIG; Bilder aus OFA-Rekonstruktion; Breite des unteren Molaren etwa 1,5 mm)

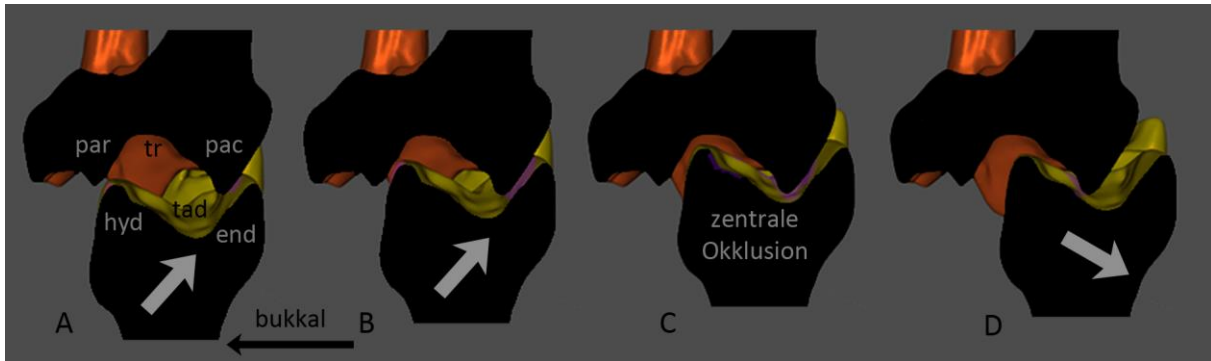


Abb. 79: Schnitte durch Protocon, Trigon und Paracon von M1 und Entoconid, Talonid und Hypoconulid von m1 von *Caluromys derbianus* (USNM 266874). Während der Phase I des *power stroke* (A-B), bis zur zentralen Okklusion (C) wird der Raum von Trigon und Talonid immer weiter verringert. Danach folgt Phase II (D). (SCAN, ORIG; Bilder aus OFA-Rekonstruktion; Breite des unteren Molaren etwa 1,5 mm)

Metaconid auf diesen Grat, allerdings in einer mehr lingual gelegenen Position. Die beiden Kontaktpunkte wandern in den nächsten Schritten aufeinander zu, bis der Spalt zwischen Präprotocrista und Protocristid im Zeitschritt 54 vollständig geschlossen ist (Abb. 78). Mit dem Vorbeigleiten von Präprotocrista und Protocristid trifft die mesio-bukkale Flanke des Hypoconids auf die disto-linguale Flanke des Paracons (Facette 3). Gleichzeitig trifft auch die bukkale Flanke des Entoconids auf die Spitze des Protocons. Mit diesen Zahn-Zahn-Kontakten wird der Innenraum von Trigon und Talonid relativ dicht abgeschlossen. Mit fortschreitendem Kieferschluss wird nun dieses Volumen verringert und potentiell eingeschlossene Nahrung würde komprimiert werden (Abb. 79).

Der Facette 2-Kontakt fällt in dieser OFA-Rekonstruktion relativ klein und zeitlich begrenzt aus (Zeitschritte 57 bis 60). Das aber auch an dieser Position großflächige Attritionskontakte bestehen, lässt sich an den Originalzähnen erkennen.

Der Protocon rutscht über die Entoconidflanke in das Talonid. Das ist verbunden mit relativ großflächigen Kontaktarealen. Dies bestätigt sich auch bei der Betrachtung der Originalzähne. Dort zeigen sich regelmäßig große Facetten an Position 6 im unteren Molaren (vgl. Kap. 5.6.2). Der Kontakt an der Facette 4-Position geht zunächst über in den der Facette 6 (Zeitschritte 65 bis 69). Danach lässt sie sich nicht von dem Kontaktareal der Facette 9 trennen (Zeitschritte 70 bis 73).

Eine Trennung der Facettenareale um den zeitlichen Bereich der zentralen Okklusion ist schwierig, da großflächige Kontakte detektiert werden, die über einige Grate miteinander verbunden sein können. Kurz nach dem Erreichen der zentralen Okklusion bei Zeitschritt 66 setzt ein Kontakt im Bereich der Facette 9 ein. Dieser dominiert das Ausgleiten des unteren Molaren aus der Okklusion in Phase II. Die Bewegungsrichtung ist ungefähr 20° abwärts und nach lingual gerichtet (vgl. Mastikationskompass in Abb. 77).

5.7. Weitere Rezentvergleiche für quantitative Analysen

5.7.1. Relief-Index

In einer Diplomarbeit und einer Masterarbeit, die mit der DFG-Forschergruppe 771 assoziiert waren, wurden die Gebisse und deren Abnutzung von *Talpa europaea* und *Pipistrellus pipistrellus* untersucht (Schellenberg 2012, Hielscher 2013). Diese Untersuchungen werden in dieser Arbeit um die quantitative Auswertung der RI-Werte ergänzt. Es wurden dabei Individuen verwendet, die den oben genannten Bearbeitern zur Verfügung standen und von diesen als kaum abgenutzt klassifiziert wurden. Die Werte der beiden *Talpa*-Exemplare wurden noch um zwei weitere Individuen aus der Sammlung des Steinmann-Instituts erweitert.

Tupaia ist in die vergleichenden Fütterungsversuche einbezogen worden (vgl. Kap. 5.8). Um das Relief der Molaren mit anderen Taxa vergleichen zu können, wurden mehrere Exemplare von *T. belangeri* vermessen.

Folgende RI-Werte wurden berechnet:

- *Talpa europaea*: 4,3 ($\sigma = 0,17$)
- *Pipistrellus pipistrellus*: 3,9 ($\sigma = 0,13$).
- *Tupaia belangeri*: 4,0 ($n = 7$; $\sigma = 0,15$)

Weiter wurden die kretazischen Formen *Alphadon halleyi*, *A. wilsoni* und *Protolambda hatcheri* in den Vergleich der RI-Werte mit einbezogen, um ökologische Aussagen über diese wenig abgeleiteten Tribosphenida treffen zu können. Da die Limitierung dieser Untersuchung auf unbeschädigte m2 in wenig abgenutztem Zustand sehr einschränkend ist, konnten von den beiden *Alphadon*-Arten jeweils nur drei, von *Protolambda* vier Exemplare verwendet werden.

Es ergaben sich folgende RI-Werte:

- *Alphadon halleyi*: 3,4 ($\sigma = 0,10$)
- *Alphadon wilsoni*: 4,0 ($\sigma = 0,25$)
- *Protolambda hatcheri*: 3,7 ($\sigma = 0,19$)

5.8. Fütterungsversuche

Insgesamt wurden 157 Einzelproben (= Kotprobe eines Tieres und eines Tages) auf die Größe der Chitinpartikel untersucht (siehe Kap. 4.8 und Anhang 10.7). Von diesen Proben entfallen 79 auf *Monodelphis domestica*, 53 auf *Tupaia belangeri* und 25 auf *Setifer setosus*. Jede Art kann weiterhin unterteilt werden in juvenile, adulte und senile Tiere. Pro Probe sind zwischen etwa 70 und 50.000 Chitinpartikel enthalten (Tab. 3). Wenn jeweils die oberen und unteren 5 % des Größenspektrums jedes Taxons als potentielle Ausreißer behandelt werden, liegt die Anzahl der Chitinpartikel pro Probe bei etwa 800 bis 20.000 (Tab. 3).

Die minimale Partikelgröße ist durch die Analysemethode beeinflusst (vgl. Kap. 4.8). Die maximale Partikelgröße ist bei *Monodelphis* wesentlich geringer, als bei *Tupaia* und *Setifer* (Tab. 3). Bei *Monodelphis* liegen die mittleren Partikelgrößen der Einzelproben enger zusammen als bei *Setifer*. Noch größer ist das Spektrum der Mittelwerte bei *Tupaia* (Tab. 3).

Die Einzelproben jedes Taxons zeigen, dass je mehr Partikel eine Probe enthält, die mittlere Größe umso kleiner ausfällt (Abb. 80). Dies gilt auch jeweils für alle drei Altersklassen. Außerdem ist tendenziell zu erkennen, dass höhere Mittelwerte mit größeren Standardabweichungen korrelieren (Abb. 81).

Tab. 3: Taxonbezogener Vergleich der Chitinpartikel aus den Fütterungsversuchen.

	<i>Monodelphis</i>	<i>Tupaia</i>	<i>Setifer</i>
Partikel pro Probe	73-7048	298-49.382	95-16.428
Partikel pro Probe (innere 90 % des Spektrums)	888-4748	801-20.230	384-13.552
Maximalgröße [mm ²]	12,65	88,94	70,54
Spektrum der mittleren Partikelgröße [mm ²]	0,23-0,66	0,20-5,47	0,47-2,12

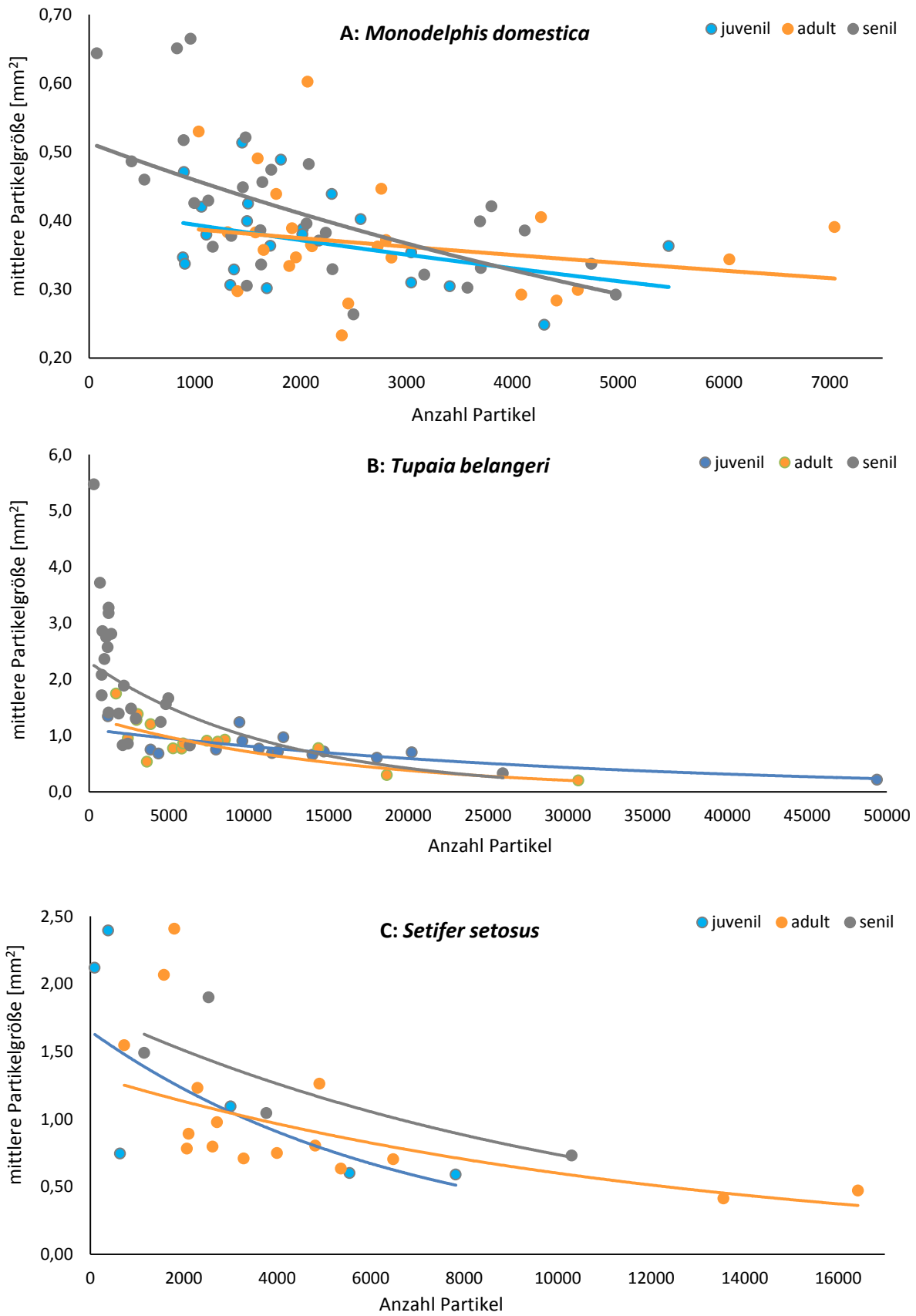


Abb. 80: Anzahl der Chitinpartikel je Kotprobe im Vergleich mit dem Mittelwert der Partikelgröße für *Monodelphis domestica* (A), *Tupaia belangeri* (B) und *Setifer setosus* (C).

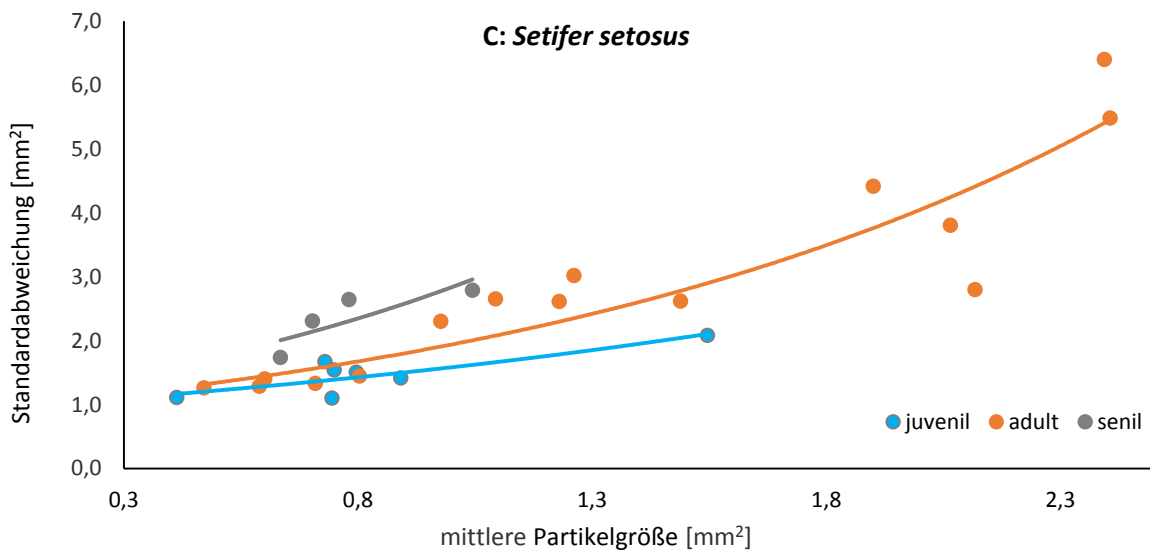
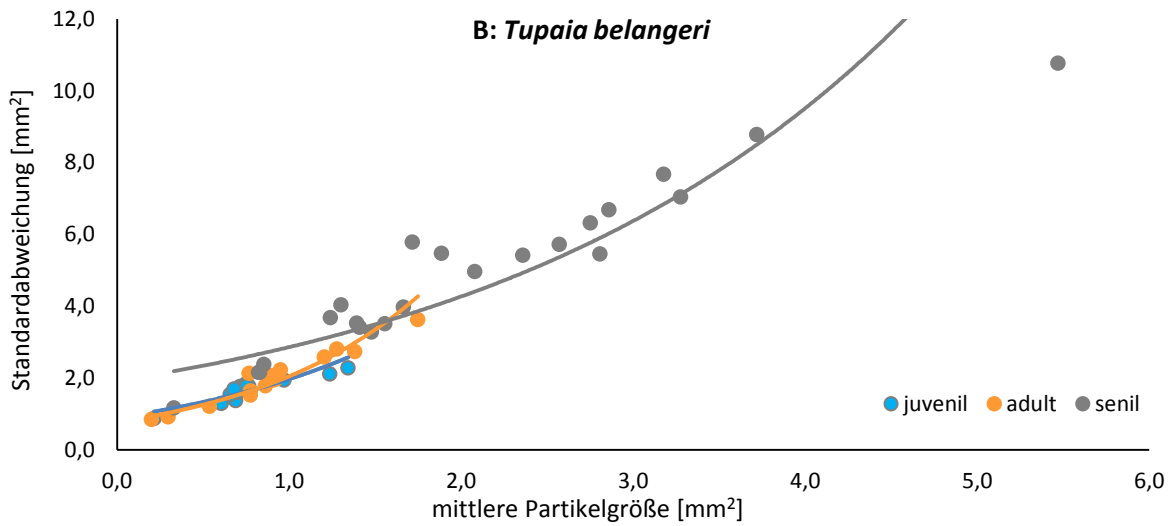
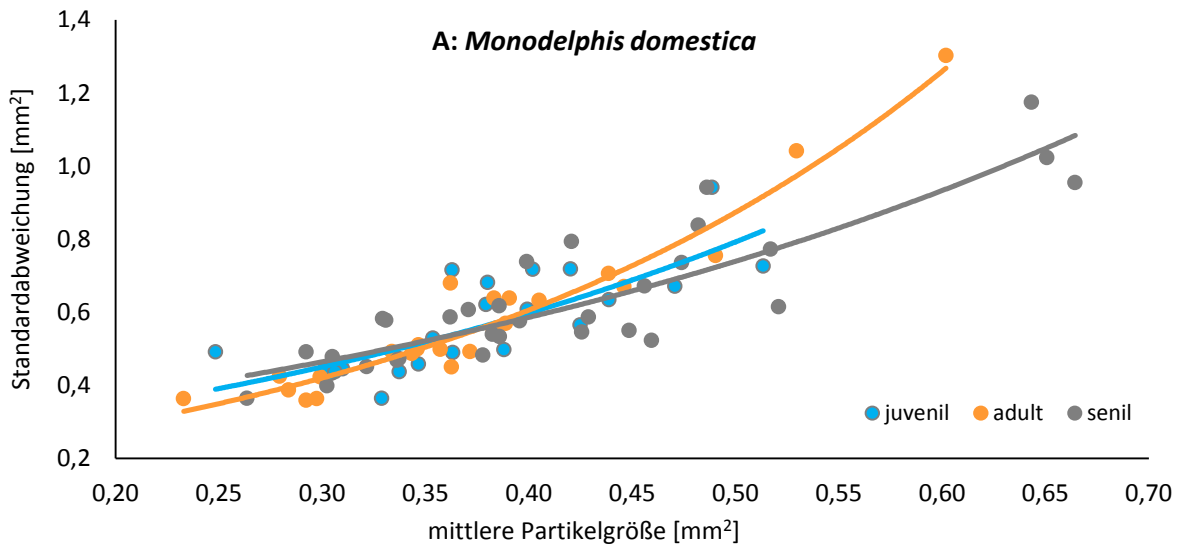


Abb. 81: Vergleich von Mittelwert und Standardabweichung der Chitinpartikelgröße der Einzelproben von *Monodelphis domestica* (A), *Tupaia belangeri* (B) und *Setifer setosus* (C).

5.9.1. Ergebnisse zu *Monodelphis*

Die Einzelproben von *Monodelphis domestica* haben weitgehend einen unimodalen Charakter. Für jedes Individuum wurden die jeweiligen Einzelproben zu einer Verteilungskurve gemittelt. So entstanden gemittelte Kurven für fünf juvenile und jeweils sechs adulte und senile Tiere.

Bei den juvenilen Individuen liegt die mittlere Partikelgröße bei $0,37 \text{ mm}^2$ ($n = 5$; $\sigma = 0,0473 \text{ mm}^2$; $s^2 = 0,0022$). Bei allen 22 Proben ist die kleinste Partikelklasse ($< \frac{1}{512} \text{ mm}^2$) nicht vertreten (Abb. 82 A und Anhang 10.8). Auch die beiden größten Klassen werden nicht erreicht, so dass die größten Partikel dieser Altersklasse in die Gruppe zwischen 8 und 16 mm^2 fallen. Die Partikel, die größer als 4 mm^2 sind, machen, wenn sie überhaupt vertreten sind, nur einen geringen Anteil an der jeweiligen Probe aus. Bei zwei (262 und 275) der 22 Einzelproben beträgt der Anteil dieser Partikel mehr als 1 %.

Die adulten Individuen zeigen, so wie die juvenilen Tiere, ebenfalls eine mittlere Partikelgröße von $0,37 \text{ mm}^2$ ($n = 6$; $\sigma = 0,0397 \text{ mm}^2$; $s^2 = 0,0018$). Drei (214, 221 und 222) der 25 Einzelproben beinhalten Partikel mit einer Größe $< \frac{1}{512} \text{ mm}^2$ (Abb. 82 B und Anhang 10.8). Einige Proben zeigen keine Partikel, die größer als 4 mm^2 sind, auch die Fraktion von 8 bis 16 mm^2 ist nur bei sechs Einzelproben vertreten. Partikel größer als 16 mm^2 fehlen gänzlich. Der Anteil der Partikel, die größer als 4 mm^2 sind, erreicht nur in Ausnahmefällen mehr als 1 %.

Mit einem Wert von $0,41 \text{ mm}^2$ ($n = 6$; $\sigma = 0,0441 \text{ mm}^2$; $s^2 = 0,0020$) ist die mittlere Partikelgröße der senilen Tiere geringfügig höher, als bei den juvenilen und adulten Individuen. Lediglich sieben der 31 Einzelproben beinhalten Partikel, die $< \frac{1}{512} \text{ mm}^2$ sind (Abb. 82 C und Anhang 10.8). Bei einem Individuum (II327) ist die nächst höhere Größenfraktion von $\frac{1}{512}$ bis $\frac{1}{256} \text{ mm}^2$ nicht vertreten. Bei sechs der Einzelproben wird die Größenklasse zwischen 8 und 16 mm^2 erreicht. Die nächsthöhere Kategorie (16 bis 32 mm^2) ist einmal vertreten. Partikel, die größer als 4 mm^2 sind, machen nie mehr als 1 % der jeweiligen Gesamtprobe aus.

Die gemittelten Kurven für die drei Altersklassen von *Monodelphis* sind sich sehr ähnlich. Sowohl die Verteilung der Partikel über das Größenspektrum, wie auch die Lage und der prozentuale Anteil der Spitzenwerte zeigen starke Übereinstimmungen (Abb. 83).

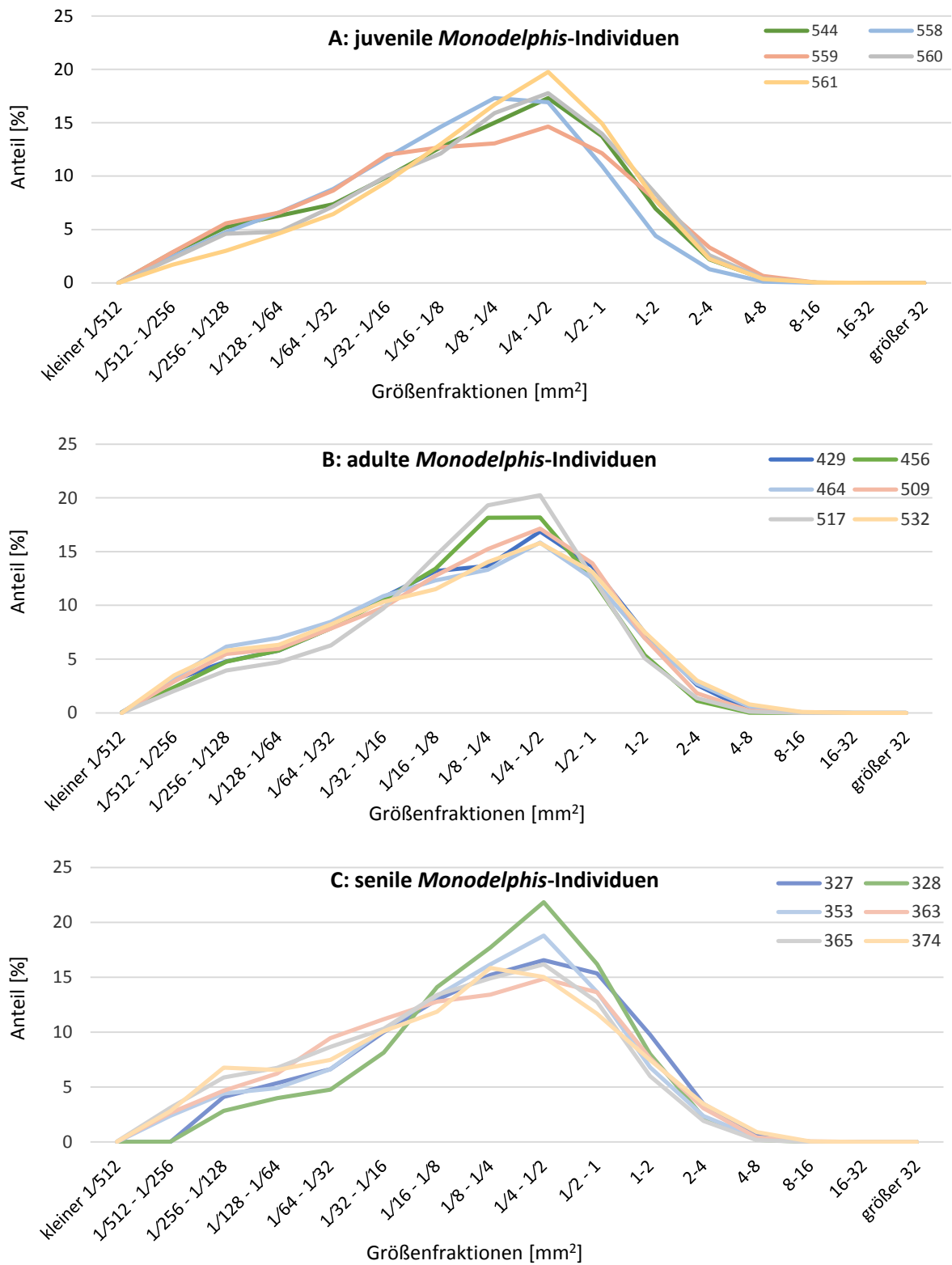


Abb. 82: Gemittelte Chitinpartikelverteilung nach ihrer Größe der juvenilen (A), adulten (B) und senilen (C) *Monodelphis domestica*-Individuen.

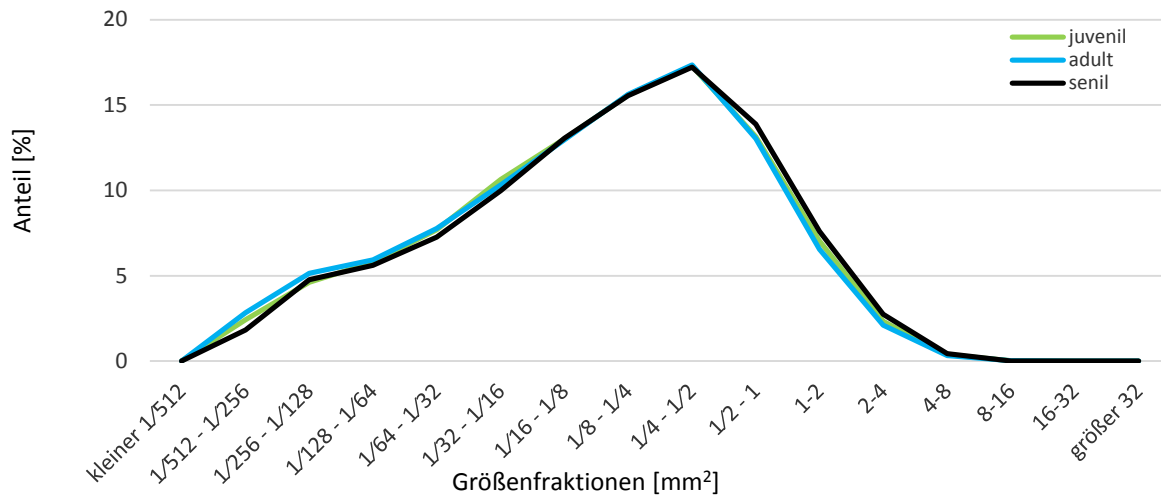


Abb. 83: Gemittelte Partikelgrößenverteilung der juvenilen, adulten und senilen *Monodelphis domestica*.

5.9.2. Ergebnisse zu *Tupaia*

Die Einzelproben von *Tupaia belangeri* zeigen kein einheitliches Bild. Vielmehr kann zwischen zwei typischen Verteilungen unterschieden werden (Tab. 4). Sie sind charakterisiert durch die Modalwerte und die Standardabweichungen vom Mittelwert. Die häufiger auftretende Verteilung hat einen Modalwert (Modus 1) zwischen $\frac{1}{4}$ und $\frac{1}{2}$ mm² (teilweise bis 1 mm²). Von den 14 Einzelproben der juvenilen *Tupaia* zeigen 13 diese Verteilung. Eine Probe (006) hat jedoch einen Modalwert zwischen $\frac{1}{64}$ und $\frac{1}{32}$ mm² (Modus 2) und einen relativ niedrigen Mittelwert sowie eine ebenfalls niedrige Standardabweichung. Von den 18 analysierten Einzelproben der adulten Individuen haben 14 eine Modus 1- und zwei (142 und 147) eine Modus 2-Verteilung. Letztere sind wiederum verbunden mit relativ niedrigen Mittelwerten und niedrigen Standardabweichungen. Außerdem sind zwei Proben (144 und 146) bimodal verteilt, wobei die beiden Modi mit den oben beschriebenen übereinstimmen. Probe 144 hat zwar einen relativ niedrigen Mittelwert, jedoch keine besonders niedrige Standardabweichung. Bei Probe 146 sind weder Mittelwert noch Standardabweichung außergewöhnlich niedrig.

Die senilen *Tupaia* zeigen zum Teil wesentliche Abweichungen von der zuvor geschilderten Teilung der Proben in zwei typische Verteilungen (Tab. 4). Eine Probe (124) von *Tupaia* Gö12505 hat eine typische Modus 1-Verteilung, während die anderen drei Proben bimodal sind, oder aber sehr breite Spitzen zeigen. Die Mittelwerte sind deutlich niedriger als bei Probe 124. Von der typischen Modus 2-Verteilung weichen diese Proben durch einen fehlenden, klaren Modalwert ab. Die vier Proben von *Tupaia* Gö12564 unterteilen sich in drei Modus 1-Kurven (113, 125 und 149) und eine Modus 2-Kurve (137), letztere mit relativ niedrigem Mittelwert und niedriger Standardabweichung. *Tupaia* Gö12570 hat zwei bimodal verteilte Proben (138 und 150) mit jeweiligen Spitzenwerten bei Modus 1 und 2.

Tab. 4: Die Chitinpartikel der untersuchten *Tupaia*-Proben zeigen zwei typische Verteilungsmuster. Sie unterscheiden sich vornehmlich durch die typischen Modalwerte (Modus 1 und Modus 2). In den bimodal-verteiltern Proben sind beide Modi vorhanden. Die senilen Tiere (12xxx) weichen teilweise deutlich von den typischen Verteilungen ab.

Individuum	Modus 1	Modus 2	bimodal	anders
16073	001, 002, 003, 004, 005			
16074	007, 008, 009, 010	006		
16090	011, 012, 013, 014			
14535	118	142		
14544	119, 130, 143			
14545	120		144	
14654	121, 145			
14667	122		146	
14676	123, 134	147		
12505	124		148	112, 136
12564	113, 125, 149	137		
12570			138, 150	114, 126
12711				115, 127, 139, 151
12838				116, 128, 140, 152
12856		117		141, 153

Die beiden anderen Proben sind jeweils trimodal verteilt. Insgesamt zeigen alle vier Proben hohe Standardabweichungen und Varianzen. Die acht Proben der Tiere 12711 und 12838 haben teilweise sogar mehr als drei Modalwerte. Bei *Tupaia* 12856 schließlich zeigt eine der drei Proben (117) eine Modus 2-Verteilung, jedoch nicht mit auffällig niedrigem Mittelwert und Standardabweichung. Die beiden anderen Proben haben mehrere Modalwerte und sind breit gestreut verteilt.

Um die Individuen gleichmäßig zu gewichten, wurden die Einzelproben für jedes Tier gemittelt (Abb. 84, Abb. 86 und Abb. 88). Weiter werden für die Altersklassen die beiden typischen Modus-Verteilungen gesondert betrachtet (Abb. 85, Abb. 86 und Abb. 87). Die Modus 1-Verteilung (Abb. 85) ergibt für die juvenilen Tiere eine mittlere Partikelgröße von $0,82 \text{ mm}^2$ ($n = 3$; $\sigma = 0,1074 \text{ mm}^2$; $s^2 = 0,0115$). Die Partikel mit einer Fläche größer als 16 mm^2 machen jeweils weniger als 1 % der Gesamtprobe aus. Für die Modus 2-Verteilung liegt nur eine Probe vor. Sie hat eine mittlere Partikelgröße von $0,22 \text{ mm}^2$, die Partikel größer als 4 mm^2 haben einen Anteil von weniger als 1 % an der jeweiligen Probe. Die kleinste Partikelgrößenkategorie ($< \frac{1}{512} \text{ mm}^2$) wird in allen Proben erreicht.

Insgesamt stammen 18 Einzelproben von adulten *Tupaia*-Individuen (Abb. 86). Die 14 Proben der adulten Tiere, die Modus 1-verteilt sind, stammen von allen sechs Individuen (Abb. 87). Es ergibt sich eine mittlere Partikelgröße von $1,00 \text{ mm}^2$ ($n=6$; $\sigma=0,2343 \text{ mm}^2$; $s^2=0,0549$). Im Spektrum der Partikelgrößen machen die Fraktionen kleiner als $\frac{1}{256} \text{ mm}^2$ und größer als 16 mm^2 in der Regel jeweils weniger als 1 % aus. Die beiden Modus 2-verteiltern Proben haben eine mittlere Partikelgröße von $0,25 \text{ mm}^2$ ($n = 2$; $\sigma = 0,0484 \text{ mm}^2$; $s^2 = 0,0023$). Es liegen keine Partikel vor, die kleiner als $\frac{1}{256} \text{ mm}^2$ sind. Diejenigen, die größer als 4 mm^2 sind, machen weniger als 1,5 % der Gesamtprobe aus.

Wie eingangs bereits erwähnt, zeigen die Proben der senilen Tiere weniger deutlich die zuvor geschilderten Verteilungsmuster (Abb. 88). Es sind vier Proben darunter, die die typische Modus 1-Verteilung zeigen (Abb. 89). Diese stammen von zwei Tieren (Gö12505 und Gö12564) und zeigen eine mittlere Partikelgröße von $1,51 \text{ mm}^2$ ($n = 2$; $\sigma = 0,0294 \text{ mm}^2$; $s^2 = 0,0009$). Die Größenkategorien $< \frac{1}{512} \text{ mm}^2$ und $> 32 \text{ mm}^2$ machen jeweils weniger als 1 % der Gesamtprobe aus. Die Modus 2-Verteilung ist bei zwei Proben zu beobachten. Sie stammen von zwei Individuen (Gö12564 und Gö12856) und haben eine mittlere Partikelgröße von $0,82 \text{ mm}^2$ ($n = 2$; $\sigma = 0,4859 \text{ mm}^2$; $s^2 = 0,2361$). Ähnlich wie bei der Modus 1-Verteilung hat auch hier die Größenfraktion $< \frac{1}{512} \text{ mm}^2$ einen Anteil von weniger als 1 % an der jeweiligen Probe. Die oberen 1 % liegen oberhalb von 4 mm^2 . Bei den drei bimodal verteilten Proben haben die Fraktionen $< \frac{1}{512} \text{ mm}^2$ und $> 32 \text{ mm}^2$ jeweils weniger als 1 % Anteil. Bei den 14 anders verteilten Proben hat lediglich die Kategorie $< \frac{1}{512} \text{ mm}^2$ einen Anteil von unter 1 %. Die Modus 2-verteilten Proben der senilen Tiere haben einen deutlich niedrigeren Modalwert, als die Modus 2-Proben der juvenilen und adulten Individuen (Abb. 90). Generell sind die Proben der senilen *Tupaia*, die eine Modus 1- oder Modus 2-Verteilung haben, gegenüber den juvenilen und adulten Tieren zu den höheren Partikelgrößen verschoben (Abb. 90). Bei der Modus 1-Verteilung liegt die Kurve der senilen Tiere ab der Größenklasse von $\frac{1}{2}$ bis 1 mm^2 oberhalb der Kurven der juvenilen und adulten Tiere. Es zeigt sich hier also ein höherer Anteil der großen Partikel als bei den jüngeren Tieren. Die Kurve der Modus 2-Verteilung der senilen Tiere liegt ab der Größenklasse von $\frac{1}{8}$ bis $\frac{1}{4} \text{ mm}^2$ oberhalb der Kurven von den juvenilen und adulten Tieren. Allgemein verliert sich also die deutliche Ausprägung von Modus 1 und 2 bei den senilen *Tupaia*. Dies ist verbunden mit einem breiten Spektrum von Mittelwerten und hohen Standardabweichungen (vgl. Abb. 81 B).

Ein Vergleich der gemittelten Partikelgröße für jede Altersklasse zeigt, dass sie bei *Tupaia* in allen Verteilungsmustern generell mit zunehmendem Alter ansteigt (Tab. 5).

Tab. 5: Durchschnittliche Partikelgröße [mm^2] je Altersklasse und Verteilungsmuster von *Tupaia belangeri*.

	Modus 1	Modus 2	bimodal	anders
juvenil	0,82	0,21	-	-
adult	1,00	0,25	0,65	-
senil	1,51	0,82	1,48	2,53

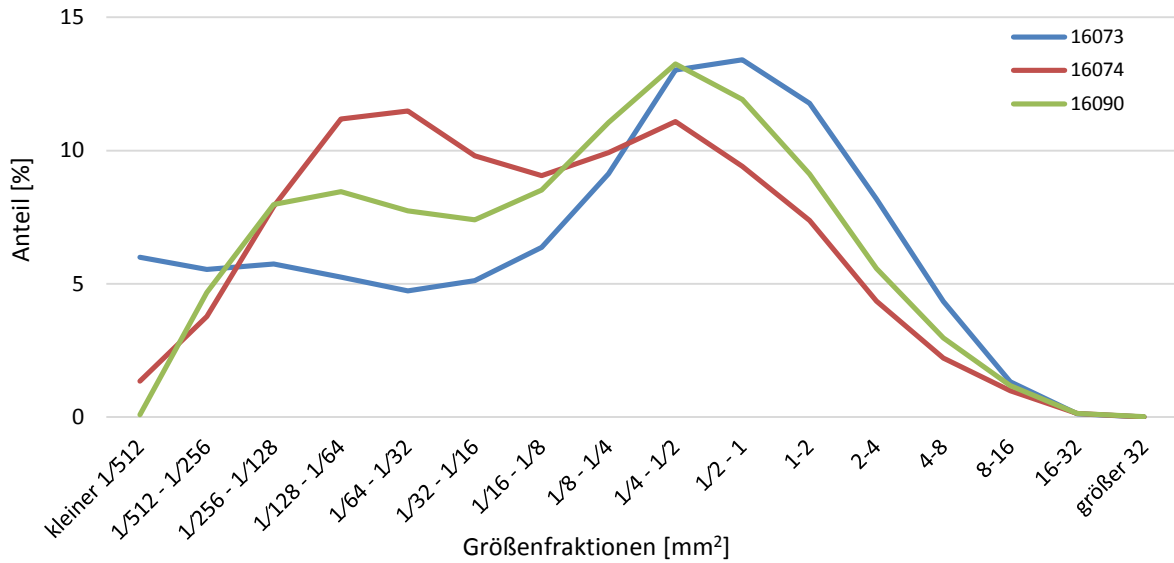


Abb. 84: Größenverteilung der Chitinpartikel in den Proben der juvenilen *Tupaia belangeri*. Dargestellt sind die gemittelten Kurven aller drei Individuen.

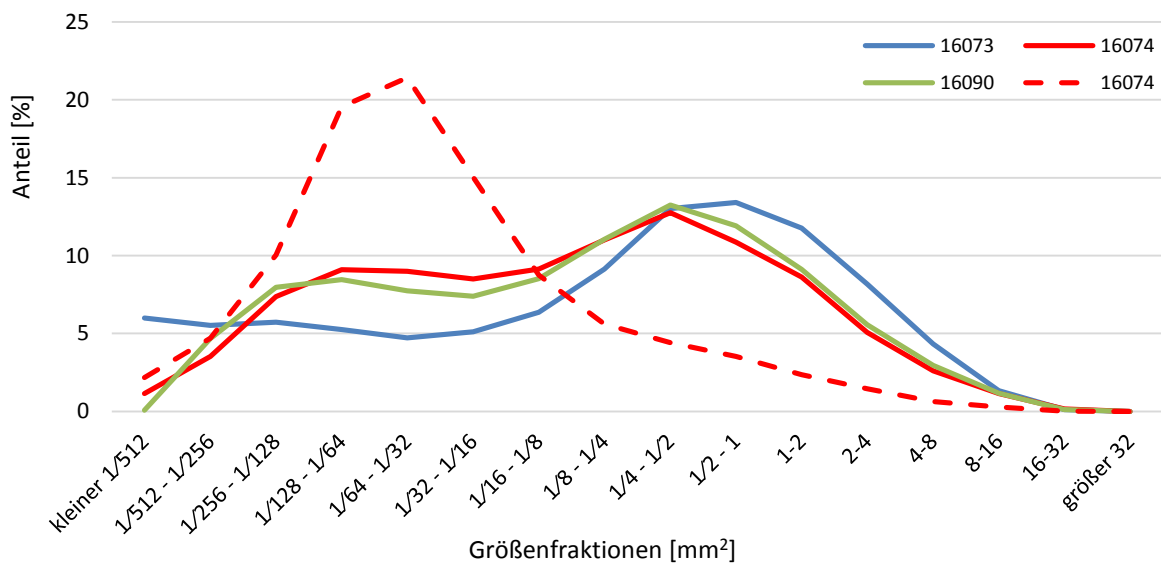


Abb. 85: Die Einzelproben der juvenilen *Tupaia belangeri* teilen sich in typische Modus 1- (durchgehend) und Modus 2-Verteilungen (gestrichelt). Die jeweiligen Einzelproben, die von einem Individuum stammen, werden gemittelt dargestellt.

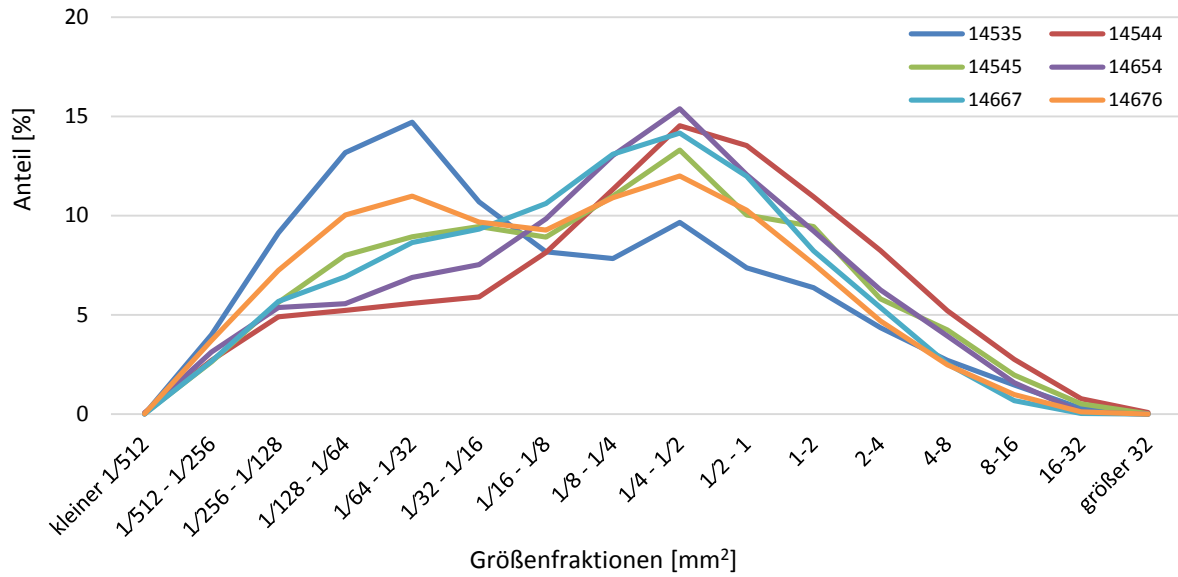


Abb. 86: Größenverteilung der Chitinpartikel in den Proben der adulten *Tupaia belangeri*. Dargestellt sind die gemittelten Kurven aller sechs Individuen.

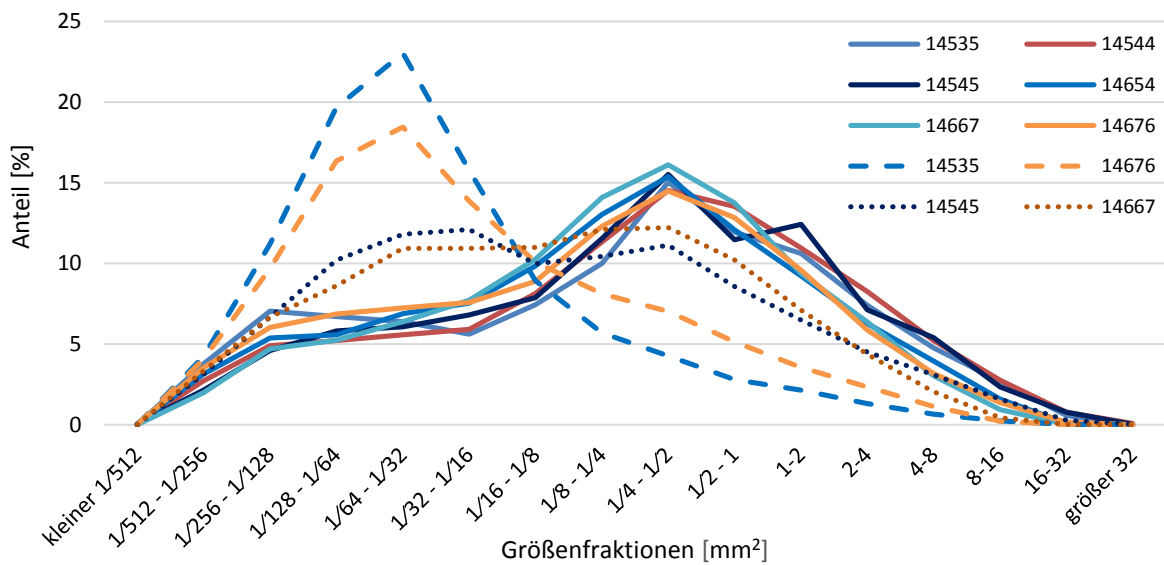


Abb. 87: Die Einzelproben der adulten *Tupaia belangeri* teilen sich in typische Modus 1- (durchgehend), Modus 2- (gestrichelt) oder bimodale (gepunktet) Verteilungen. Die jeweiligen Einzelproben, die von einem Individuum stammen, werden gemittelt dargestellt.

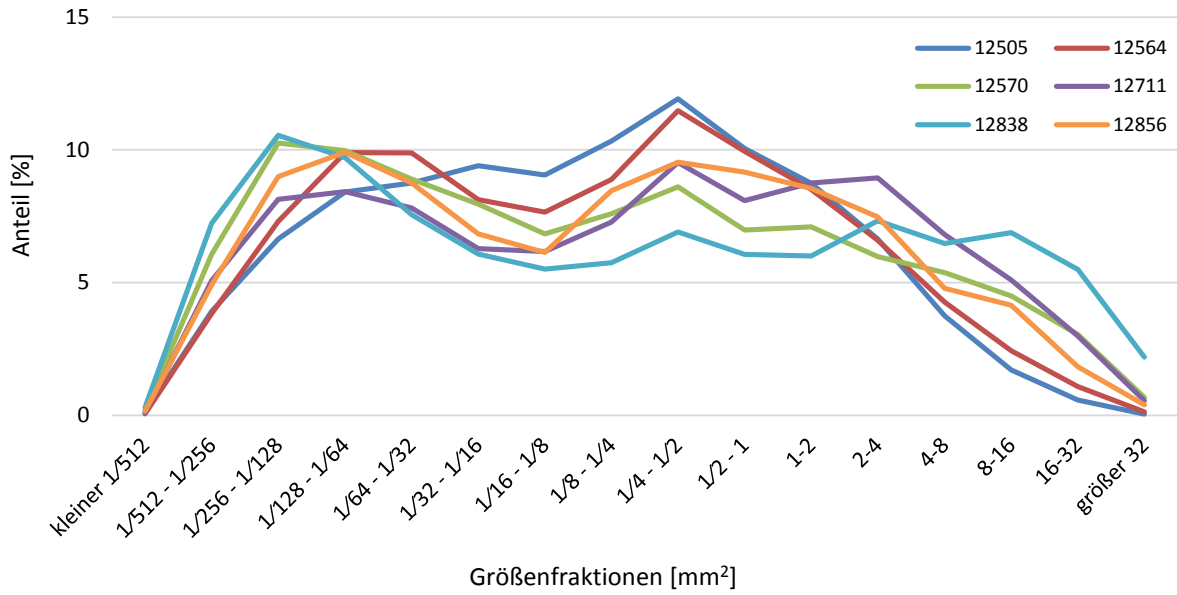


Abb. 88: Größenverteilung der Chitinpartikel in den Proben der senilen *Tupaia belangeri*. Dargestellt sind die gemittelten Kurven aller sechs Individuen.

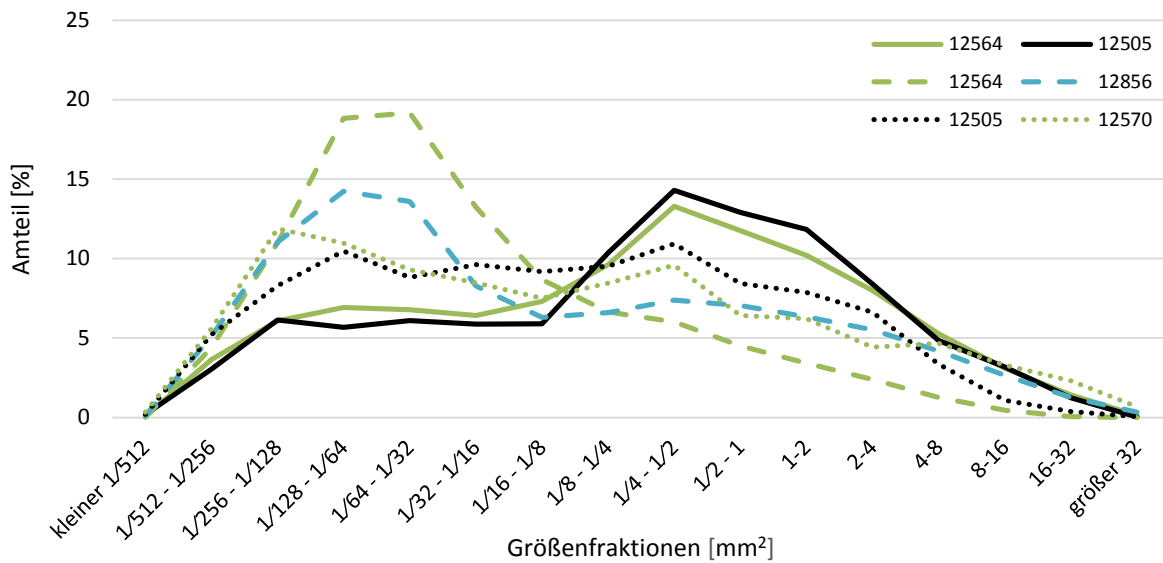


Abb. 89: Die Einzelproben der senilen *Tupaia belangeri* teilen sich in typische Modus 1- (durchgehend), Modus 2- (gestrichelt) oder bimodale (gepunktet) Verteilungen. Die jeweiligen Einzelproben, die von einem Individuum stammen, werden gemittelt dargestellt.

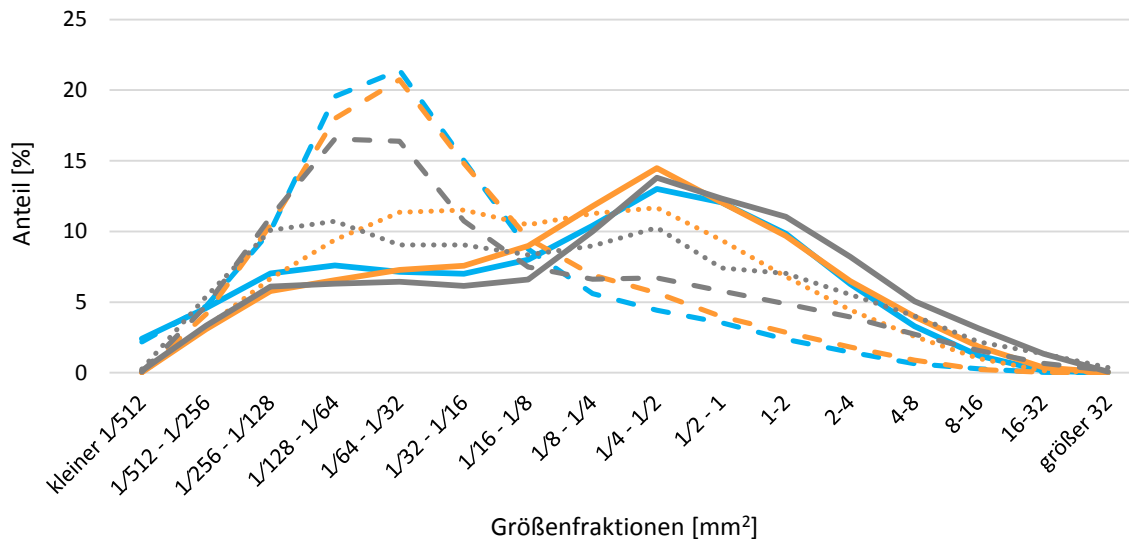


Abb. 90: Gemittelte Partikelgrößenverteilung der juvenilen (blau), adulten (orange) und senilen (grau) *Tupaia belangeri*. Es wird unterschieden in Modus 1- (durchgehend), Modus 2- (gestrichelt) und bimodale (gepunktet) Verteilungen.

5.9.3. Ergebnisse zu *Setifer*

Die Größenverteilung der Chitinpartikel in den untersuchten *Setifer setosus*-Proben zeigt zwei typische Modi. Diese sind nicht identisch mit den Modi, die für *Tupaia* beschrieben wurden, sondern umfassen ein weiteres Größenspektrum. Modus 1 liegt in den meisten Fällen zwischen $1/4$ und 1 mm^2 . Teilweise reicht er bis 4 mm^2 . Der andere Spitzenbereich (Modus 2) liegt hauptsächlich zwischen $1/128$ und $1/32 \text{ mm}^2$. Ausnahmen liegen im Bereich zwischen $1/512$ und $1/16 \text{ mm}^2$. Nur elf der insgesamt 25 untersuchten Proben zeigen eine unimodale Verteilung (Tab. 6). Als unimodal werden auch die Proben angesehen, die zwar einen zweiten Modus haben können, der aber nur höchstens halb so hoch ist, wie der höhere. Elf Proben haben einen bimodalen Charakter.

Mehrere Einzelproben, die von einem Tier produziert wurden, sind für folgende Betrachtungen gemittelt worden. Die verschiedenen Modal-Verteilungen werden getrennt betrachtet.

Die Chitinpartikelverteilung aus den Kotproben der juvenilen Tiere zeigt, dass die Größenklassen $< 1/512 \text{ mm}^2$ und größer als 16 mm^2 jeweils weniger als 1 % der Einzelproben ausmachen (Abb. 91). Von den vier untersuchten juvenilen *Setifer* hat nur ein Tier (Ge14468) mehrere Einzelproben produziert. Zwei davon zeigen eine Modus 1-Verteilung, zwei sind bimodal verteilt (Abb. 92). Desweiteren liegt jeweils eine weitere Probe mit einer Modus 1- (090), mit einer Modus 2- (097) und einer bimodalen Verteilung (092) vor. Die durchschnittliche mittlere Partikelgröße der Modus 1-Verteilung beträgt $1,18 \text{ mm}^2$ ($n = 2$; $\sigma = 0,3643 \text{ mm}^2$; $s^2 = 0,1327$). Da die Modus 2-Verteilung nur einmal vorhanden ist, entspricht ihre mittlere Partikelgröße der von Probe 097 und beträgt $0,41 \text{ mm}^2$. Die

mittlere Partikelgröße der bimodal verteilten Proben liegt bei $0,75 \text{ mm}^2$ ($n = 2$; $\sigma = 0,0217 \text{ mm}^2$; $s^2 = 0,0005$).

Bei den Einzelproben der fünf untersuchten adulten *Setifer* entfallen jeweils weniger als 1 % der Partikel auf die Größenklassen $< 1/_{512} \text{ mm}^2$ und $> 32 \text{ mm}^2$ (Abb. 93). Von den insgesamt 14 Proben zeigt eine (043) die typische Modus 1-Verteilung (Abb. 94). Sie hat eine durchschnittliche Partikelgröße von $2,12 \text{ mm}^2$. Zwei Proben zeigen die Modus 2-Verteilung. Ihre mittlere Partikelgröße liegt bei $0,72 \text{ mm}^2$ ($n = 2$; $\sigma = 0,2530 \text{ mm}^2$; $s^2 = 0,0640$). Die neun bimodalen Proben verteilen sich auf drei Individuen. Es ergibt sich eine durchschnittliche, gemittelte Partikelgröße von $1,25 \text{ mm}^2$ ($n = 3$; $\sigma = 0,4496 \text{ mm}^2$; $s^2 = 0,2023$).

Die vier Proben der senilen *Setifer* stammen von zwei Tieren. Sie werden zusammen in einem Gehege gehalten und mussten daher gemeinsam beprobt werden. Die Proben zeigen alle eine Modus 2-Verteilung (Abb. 95) mit einer durchschnittlichen Partikelgröße von $0,71 \text{ mm}^2$.

Die mittlere Partikelgröße nimmt sowohl für die Modus 1-, wie auch für die Modus 2- und bimodal verteilten Proben von den juvenilen zu den adulten *Setifer* zu (Tab. 7). Von den senilen *Setifer* liegen nur Modus 2-verteilte Proben vor. Ihre mittlere Partikelgröße ist etwas geringer, als die der adulten Tiere und gleichzeitig höher als bei dem juvenilen Individuum. Dies zeigt sich auch im Verlauf der Verteilungskurve, die für die senilen Tiere weniger große Partikel anzeigt als für die juvenilen und adulten Tiere (Abb. 96).

Tab. 6: Die untersuchten *Setifer*-Proben zeigen zwei Größenverteilungen mit jeweils einem typischen Modus. Nur einzelne Proben haben eine unimodale Größenverteilung der Chitinpartikel. Viele der Proben sind bimodal verteilt und zeigen beide Modi.

Individuum	Modus 1	Modus 2	bimodal	anders
15534	90			
13787			92	
14468	093, 094		95, 096	
14793		97		
16203		37	035, 036, 038, 039	
16588	43		040, 042	
17034				044, 045
15310			054, 055, 056	
16383		62		63
Wilhelma		105, 107, 108, 109		

Tab. 7: Durchschnittliche Partikelgröße [mm²] je Altersklasse und Verteilungsmuster von *Setifer setosus*.

	Modus 1	Modus 2	bimodal	anders
juvenil	1,18	0,41	0,75	-
adult	2,12	0,75	1,25	1,91
senil	-	0,71	-	-

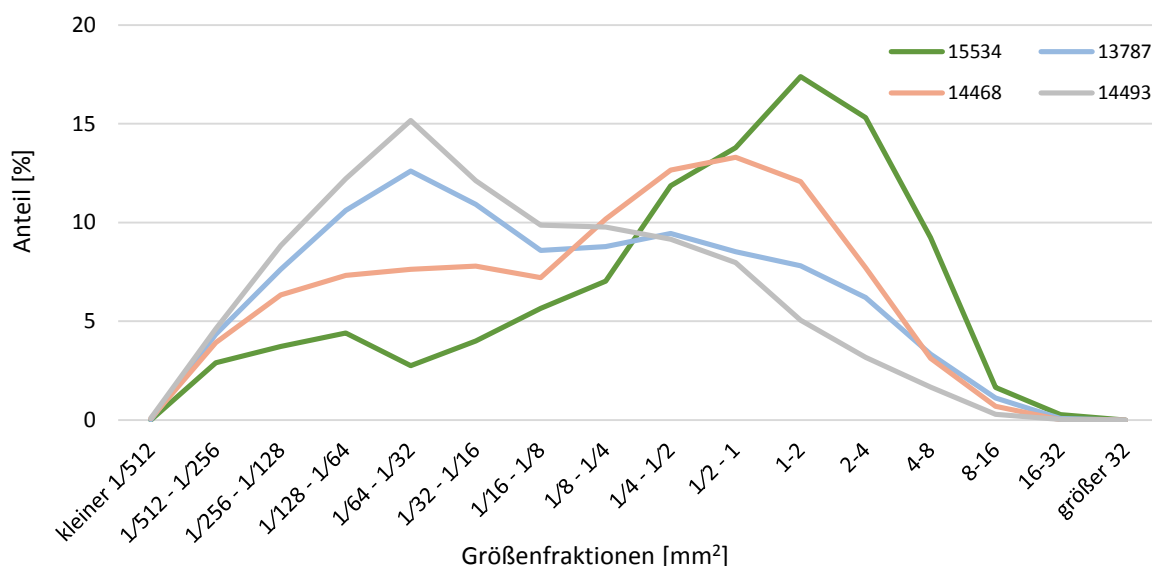


Abb. 91: Größenverteilung der Chitinpartikel in den Proben der juvenilen *Setifer setosus*. Dargestellt sind die gemittelten Kurven der vier Individuen.

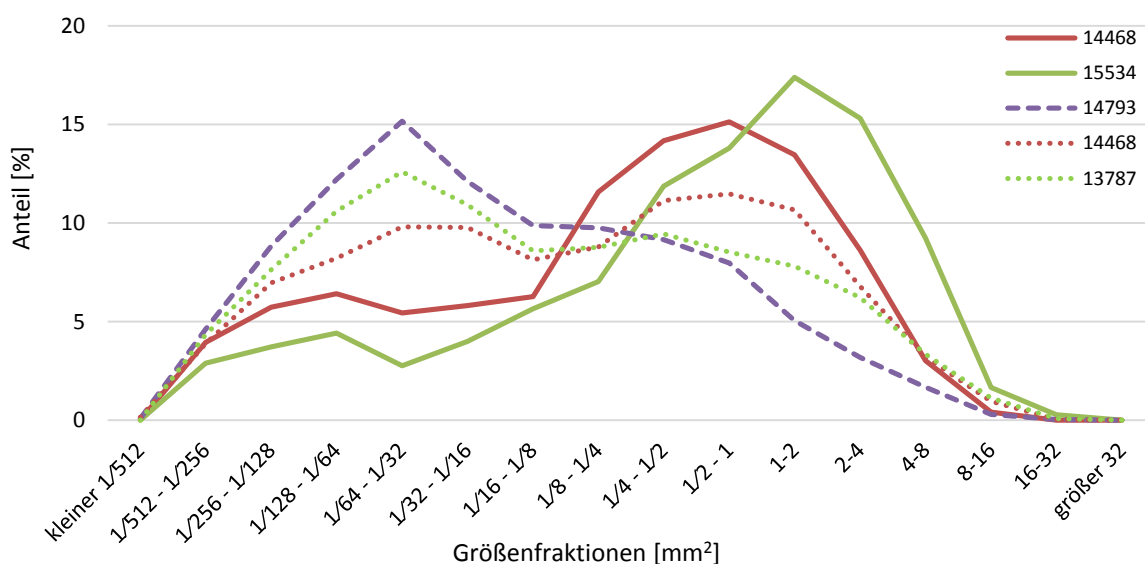


Abb. 92: Die Einzelproben der juvenilen *Setifer setosus* zeigen Modus 1- (durchgehend), Modus 2- (gestrichelt) oder bimodale (gepunktet) Verteilungen. Lediglich Ge14468 hat mehrere Einzelproben produziert, die hier gemittelt dargestellt werden.

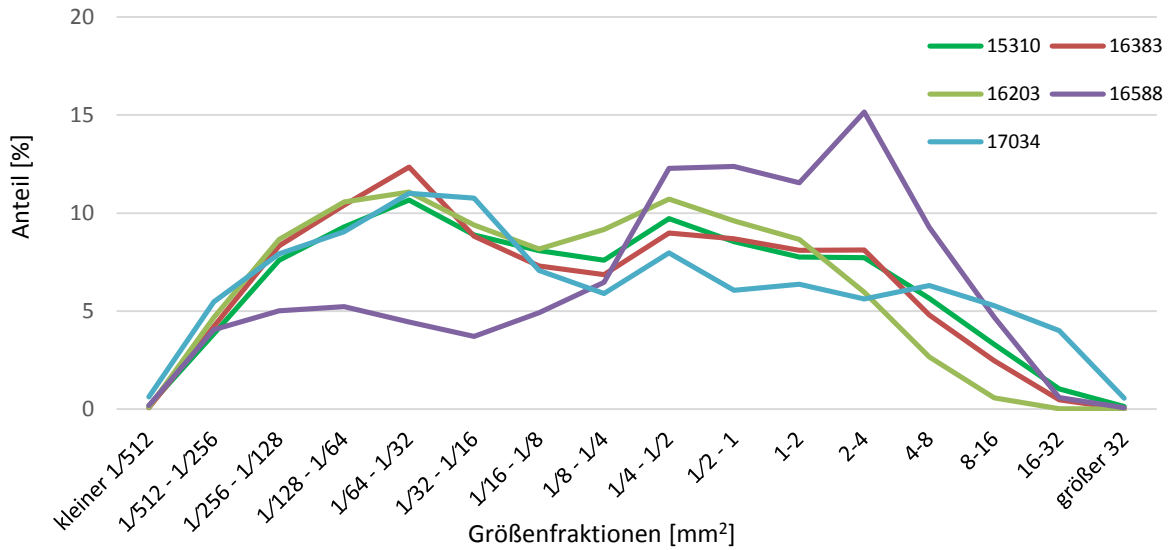


Abb. 93: Größenverteilung der Chitinpartikel in den Proben der adulten *Setifer setosus*. Dargestellt sind die gemittelten Kurven von fünf Individuen.

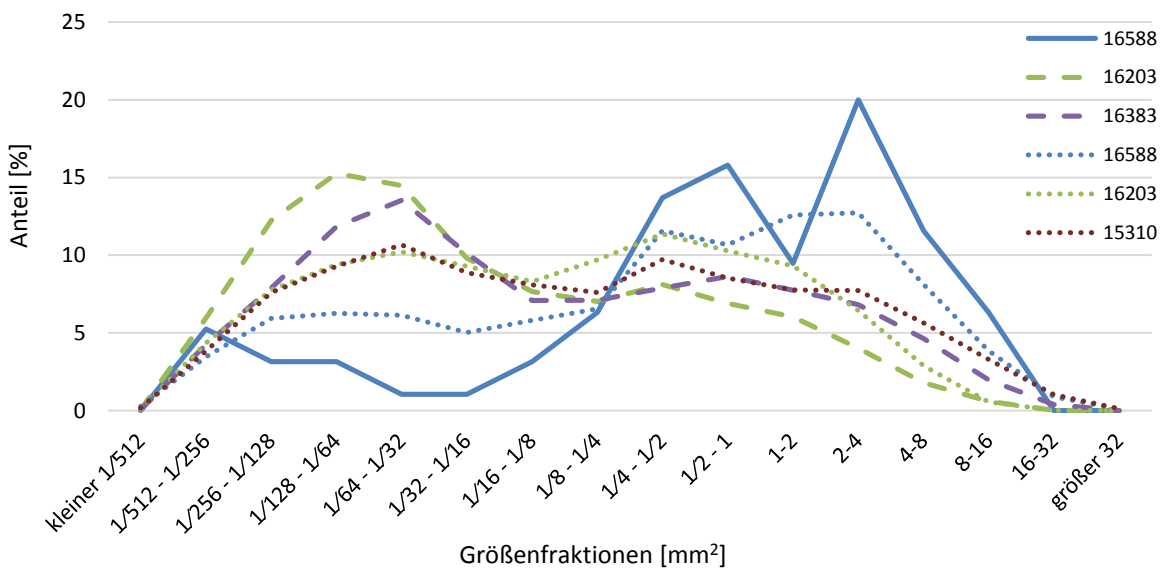


Abb. 94: Die Einzelproben der adulten *Setifer setosus* zeigen Modus 1- (durchgehend), Modus 2- (gestrichelt) oder bimodale (gepunktet) Verteilungen. Nur die bimodal verteilten Kurven stellen Mittelwerte aus mehreren Einzelproben dar.

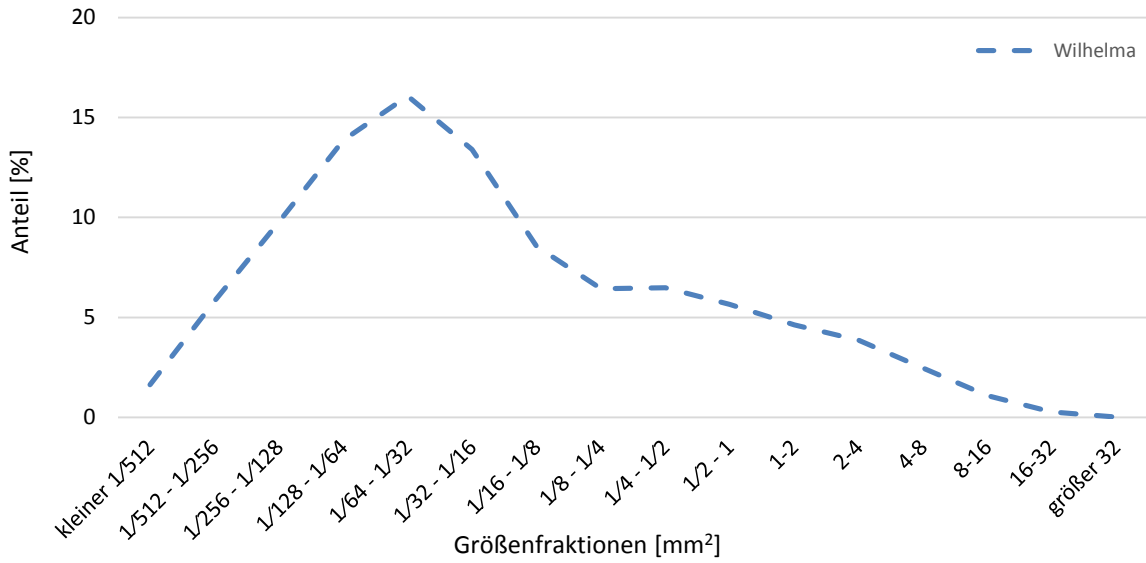


Abb. 95: Gemittelte Größenverteilung der Chitinpartikel aus den Proben der beiden senilen *Setifer setosus*.

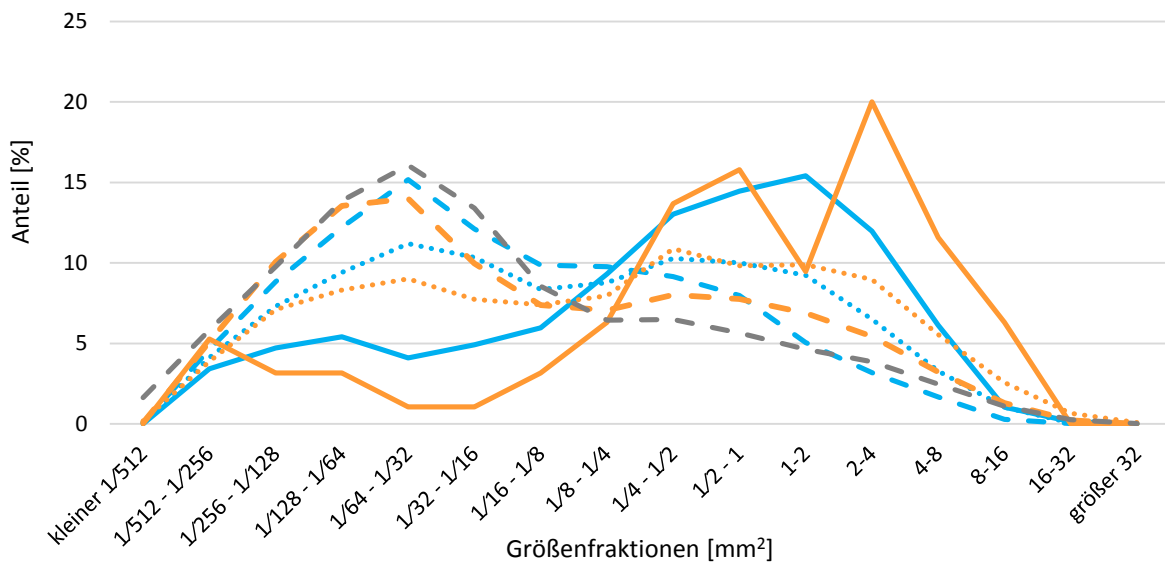


Abb. 96: Gemittelte Partikelgrößenverteilung der juvenilen (blau), adulten (orange) und senilen (grau) *Setifer setosus*. Es wird unterschieden in Modus 1- (durchgehend), Modus 2- (gestrichelt) und bimodale (gepunktet) Verteilungen.

5.8.3. Taxonvergleich

Der direkte Vergleich der verschiedenen Verteilungen und Taxa zeigt, dass es Unterschiede zwischen den beiden tribosphenisch bezahnten Arten – *Monodelphis* und *Tupaia* – gibt. Allem voran zeigt *Monodelphis* eine auffallend konstante Größenverteilung der Chitinpartikel, sowohl innerhalb jeder Altersklasse, als auch zwischen diesen. Die vergleichbaren Modus 1-verteilten Proben von *Tupaia* haben einen weniger hohen durchschnittlichen Modalwert und einen höheren Anteil von kleinsten und größten Partikeln (Abb. 97). Sie zeigen also eine heterogene Partikelgrößenverteilung. Vergleicht man die mittlere Partikelgröße von *Monodelphis* mit der von *Tupaia*, stellt man fest, dass *Monodelphis* in jedem Fall deutlich geringere Werte hat. Im Vergleich der Modus 1-Mittelwerte ist der sehr konstante Wert von *Monodelphis* halb so klein, wie der der juvenilen *Tupaia*. Der Modus 1-Mittelwert der adulten *Tupaia* ist fast dreimal, der der senilen Tiere viermal so groß wie der von *Monodelphis*. Werden die anders verteilten Proben mit einbezogen, verstärkt sich dieser Effekt besonders für die senilen *Tupaia*-Individuen deutlich. Hier liegt der Mittelwert mehr als fünfmal so hoch, wie bei der entsprechenden Altersklasse von *Monodelphis*.

Im Bereich der Modus 1-verteilten Proben unterscheidet sich *Setifer* von den tribosphenischen *Monodelphis* und *Tupaia* dadurch, dass die Verteilungskurve zu den höheren Partikelgrößen hin verschoben ist (Abb. 97). Der Spitzenwert liegt dabei zwischen denen von *Monodelphis* und *Tupaia*. Die Kurve zeigt einen breiteren Modalbereich. Dementsprechend sind weniger kleine Partikel als bei *Monodelphis* und *Tupaia* enthalten. Der Mittelwert der Modus 1-verteilten Kurven ist bei *Setifer* sowohl in der juvenilen als auch der adulten Altersklasse höher als bei *Monodelphis* und *Tupaia* (Tab. 5 und Tab. 7). Die Modus 2-Verteilung kann nur mit *Tupaia* verglichen werden, da *Monodelphis* sie nicht zeigt. Der Modalwert von *Setifer* ist hier deutlich geringer als der von *Tupaia* (Abb. 97). Dafür hat *Setifer* einen höheren Anteil größerer Partikel. Die Größenverteilung in den *Setifer*-Proben ist damit wiederum heterogener, als die der *Tupaia*. Die Werte der mittleren Partikelgröße sind für die juvenilen und adulten *Setifer* höher als bei *Tupaia* (Tab. 5 und Tab. 7). Die senilen *Setifer* haben einen Mittelwert, der dem der adulten Tiere gleicht. Damit ist er geringer, als bei den senilen *Tupaia*. Die bimodal verteilte Kurve von *Setifer* ist gegenüber der von *Tupaia* zu den höheren Partikelgrößen verschoben. Auch hier sind die mittleren Partikelgrößen bei *Setifer* höher als bei *Tupaia* (Tab. 5 und Tab. 7).

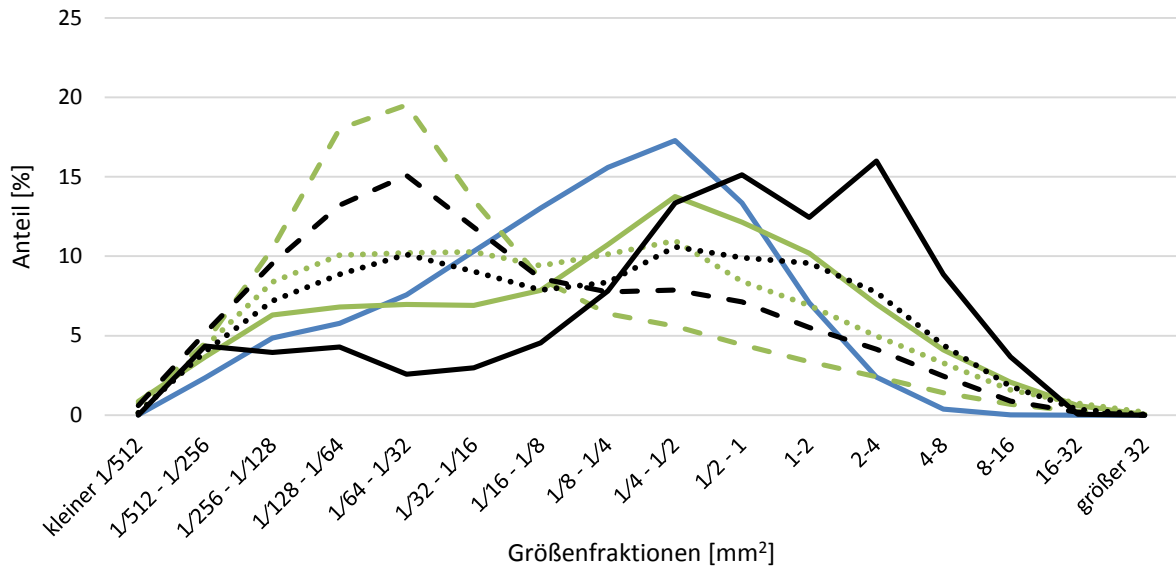


Abb. 97: Vergleich der Verteilungsmuster von *Monodelphis* (blau), *Tupaia* (grün) und *Setifer* (schwarz). Die Modus 1-verteiltten Kurven sind mit einem durchgehenden Strich gekennzeichnet, die Modus 2-verteiltten mit einem gestrichelten. Die bimodalen Kurven sind punktiert.

6. Diskussion

6.1. Entwicklung des tribosphenischen Molaren

Die Gruppe der Stammlinien-Zatheria basiert auf einem Fossilbericht, der hauptsächlich aus Zähnen besteht. Sie stammen aus dem Zeitraum von Mittel- und Oberjura, sowie der Unterkreide. Von einigen Taxa sind ausschließlich untere, von anderen nur obere Molaren bekannt, zum Teil basieren Taxa sogar nur auf einem einzelnen Molar. Im Folgenden wird eine Zusammenfassung der bekannten Taxa gegeben, um die Position der untersuchten *Amphibetulimus* und *Nanolestes* zu verdeutlichen. Es wird der phylogenetischen Hypothese von Averianov et al. (2013) gefolgt, wonach *Amphitherium* an der Basis der Stammlinie der Zatheria steht. Außerdem werden einige basale Zatheria des Oberjura und der Unterkreide hinzugezogen, die eine bedeutende Rolle im Verständnis des funktionalen Übergangs vom prätribosphenischen zum tribosphenischen Molarenmuster haben (Abb. 98).

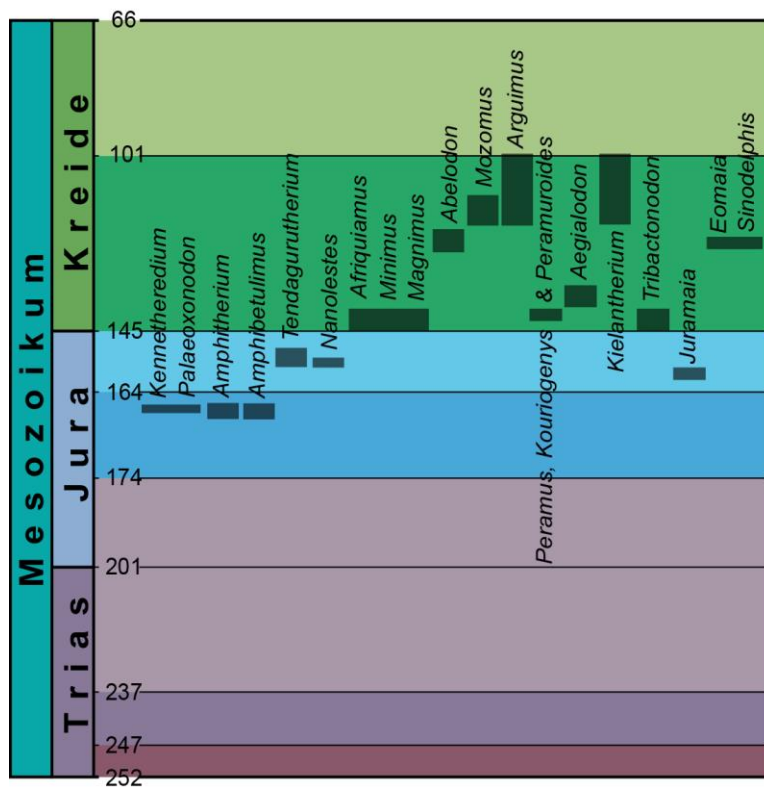


Abb. 98: Zeitliche Einordnung der nicht-tribosphenischen Zatheria und deren Stammlinie. Außerdem sind die Tribosphenida *Aegialodon* und *Tribactonodon*, sowie die Theria *Juramaia*, *Eomaia* und *Sinodelphis* aufgetragen. (Nach Angaben von Brunet et al. 1990, Cohen 2013, Dashzeveg 1975, 1979, Davis 2012, Freeman 1979, Heinrich 1998, Kermack et al. 1965, Kielan-Jaworowska et al. 2004, Li et al. 2005, Lopatin und Averianov 2007, Luo et al. 2011, Martin 2002, Mills 1964, Sigogneau-Russell 1999, 2003 und Sigogneau-Russell et al. 2001.)

6.1.1. Funktionale Gruppierungen basaler Zatheria und deren Stammlinie

Nachfolgend werden die Stammlinien-Zatheria und basalen Zatheria nach funktionalen Kriterien in mehrere Gruppen eingeteilt und zusammengefasst. Die erste Gruppierung umfasst die Taxa, die am wenigsten differenzierte Molaren haben. Der obere Molar zeigt weder einen Protocon, noch ein linguales Cingulum. Das Talonid des unteren Molaren ist einhöckerig. Dabei müssen Unterteilungen für Taxa gemacht werden, die nur auf oberen, und solche, die nur auf unteren Molaren beruhen.

Die darauf folgende Gruppe umfasst Arten, die ein lingual liegendes Cingulum im oberen Molaren und eine Differenzierung des Talonids im unteren zeigen, wobei einheitliches Auftreten der zusätzlichen Talonidhöcker vorliegt. Eine weitere Gruppe umfasst zwei Taxa, von denen nur untere Molaren bekannt sind, die jedoch mehrhöckerige Talonide aufweisen. Und schließlich besteht eine weitere Gruppe, die im oberen Molaren einen Protocon zeigt und im unteren Molaren ein mehrhöckeriges Talonid und eindeutig dem tribosphenischen Molarmuster entspricht.

Kein linguales Cingulum am oberen Molaren

Auf einem einzelnen oberen Molaren basiert *Afriquiamus* Sigogneau-Russel, 1999 (Abb. 99). Das Exemplar stammt aus der frühen Kreide von Marokko. Der Zahn ist zweiwurzlig und in okklusaler Aufsicht mehr lang als breit. Der Paracon ist relativ niedrig. Der Metacon liegt nahe dem Paracon und gleichzeitig mehr oder weniger auf der diagonalen Verbindungslinie von Paracon und „C“. Letzterer hat eine bukkale Position. Der Bereich der Parastylarrinne, mesial der Paracrista, ist nur wenig differenziert. Die Paracrista zeigt keine zusätzlichen Höckerchen. Der Ektoflexus ist tief eingeschnürt (Sigogneau-Russell 1999, Kielan-Jaworowska et al. 2004).

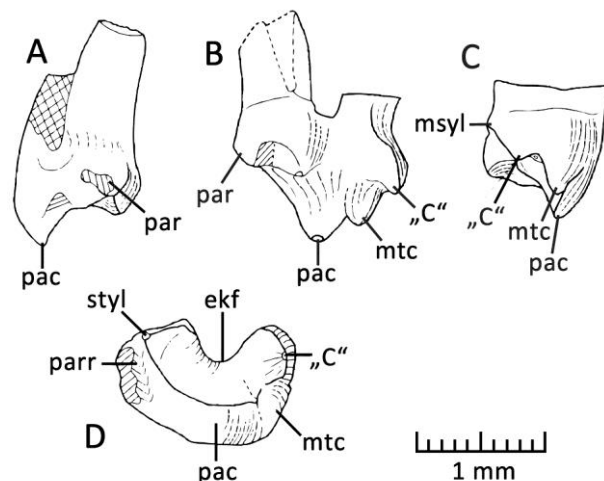


Abb. 99: Oberer linker Molar von *Afriquiamus nessovi* (Holotyp) in mesialer (A), bukkaler (B), distaler (C) und okklusaler (D) Ansicht. (Modifiziert nach Sigogneau-Russell 1999, Fig. 26; Abk. siehe Kap. 4.5)

Ebenfalls aus dem afrikanischen Fossilbericht stammt *Abelodon* Brunet, Coppens, Dejax, Flynn, Heintz, Hell, Jacobs, Jehenne, Mouchelin, Pilbeam & Sudre, 1990 (Abb. 100). Ein einzelner, relativ großer oberer Zahn aus dem Barremium von Kamerun ist bekannt (Brunet et al. 1990, Sigogneau-Russell 1999). Er hat drei Wurzeln. Der Paracon dominiert die Krone, der Metacon liegt bucco-distal davon und ist kleiner. Der mesio-bukkale Bereich ist stark differenziert, hier zeigt der Zahn trotz seiner Beschädigungen eine relativ große und breite Parastylarrinne. Auf der Paracrista sind keine Höckerchen vorhanden, der Grat ist jedoch nicht vollständig erhalten. Höcker „C“ ist vorhanden, der disto-bukkale Bereich des Zahns ist nicht weiter differenziert. Das Exemplar hat einen tiefen Ektoflexus und ist insgesamt etwa so breit wie lang (Brunet et al. 1990, Sigogneau-Russell 1999).

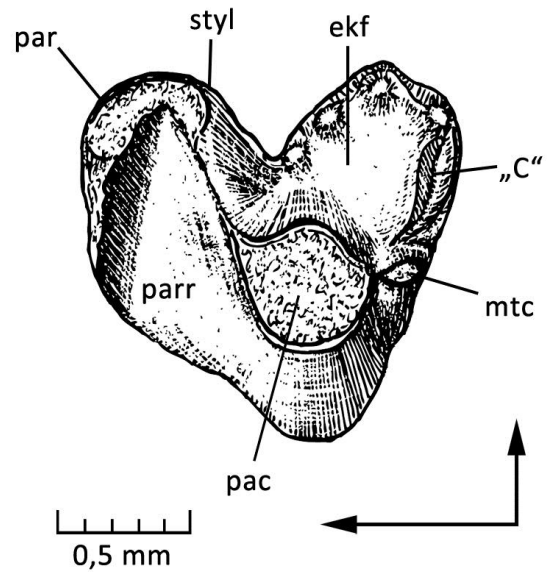


Abb. 100: Oberer linker Molar von *Abelodon abeli* (Holotyp) in okklusaler Ansicht. (Modifiziert nach Brunet et al. 1990, Fig. 1; Abk. siehe Kap. 4.5)

Durch die Erstbeschreiber wurde ein unterer Molar diesem Taxon zugeordnet. Die Zuordnung zu *Abelodon* scheint aber nicht gesichert zu sein (Brunet et al. 1990, Kielan-Jaworowska et al. 2004).

Einhöckeriges Talonid im unteren Molaren

Die Gattung *Amphitherium* de Blainville, 1838 beruht auf unteren Kieferfragmenten aus dem Bathonium von Großbritannien. Mesio-bukkal ist ein schwaches Cingulid unterhalb des Protoconids ausgebildet. Zusammen mit dem Paraconid bildet es eine seichte, vertikale Kerbe, in die das langgezogene, einspitzige Talonid des davor liegenden Molaren greift (Abb. 103). So überlappt das Talonid den mesialen Teil des darauf folgenden Zahns (Mills 1964). Butler &

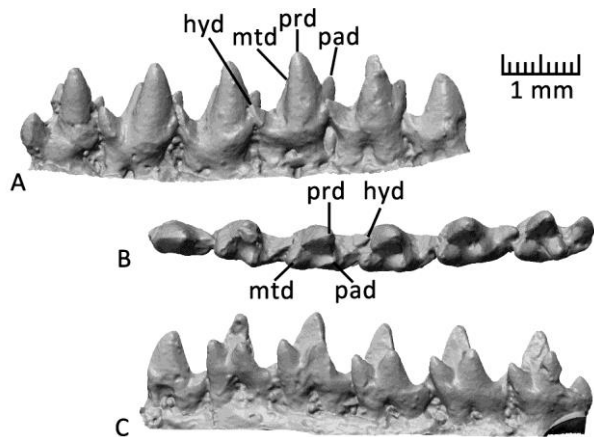


Abb. 101: Fragment einer rechten Mandibel von *Amphitherium rixonii* (Holotyp) in bukkaler (A), okklusaler (B) und lingualer (C) Ansicht. (SCAN, ABG; Abk. siehe Kap. 4.5)

Clemens (2001) zeigten, dass die Zahnformel des Unterkiefers dieser Gattung $i4\ c1\ p4\ m6-7$ ist.

Die Abnutzungsspuren wurden detailliert von Mills (1964) erläutert und dienen ihm als Grundlage für die Diskussion der Okklusionsverhältnisse. Mills (1964) nutzte dabei Bezeichnungen von A bis H, um die Facetten zu benennen. Hier werden die analogen Bezeichnungen von Crompton (1971) verwendet. Mills (1964) dokumentierte die klar angelegten Facetten 1 und 2, wobei 1 deutlicher

ausgeprägt ist. Es besteht häufig ein fließender Übergang von Facette 1 am distalen Trigonid über das Hypoflexid zu Facette 3. Facette 4 ist nicht immer ausgebildet, nach Mills (1964) kann sie aber vorhanden sein.

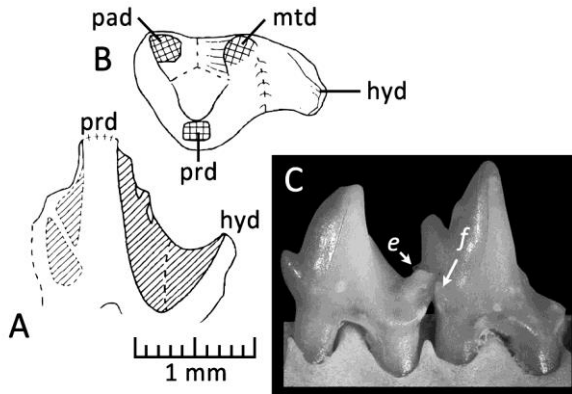


Abb. 102: Untere linke Molaren von *Arguimus koshbajari* in bukkaler (A und C) und okklusaler (B) Ansicht. (A und B modifiziert nach Sigogneau-Russell 1999, Fig. 5; C modifiziert nach Lopatin und Averianov 2006, Fig. 1; „e & f“ nach Lopatin und Averianov 2006, weitere Abk. siehe Kap. 4.5)

Arguimus Dashzeveg, 1979 ist durch mehrere Unterkieferfragmente aus der höheren Unterkreide (Aptium-Albium) der Mongolei belegt (Abb. 102). Lopatin & Averianov (2006b) synonymisierten *Arguitherium* Dashzeveg, 1994 mit dieser Gattung und lieferten eine detaillierte Neubeschreibung. Mit ergänzendem Material als Grundlage bestimmten sie die Zahnformel des Oberkiefers auf $i? c? p5 m4$. Die unteren Molaren zeigen ein deutliches *interlock*-System (Abb. 102) zwischen Talonid und den mesio-bukkalen Höckerchen („*cusples e & f*“ in Lopatin und Averianov 2006). Entgegen früherer Beschreibung

ist das Talonid bei *Arguimus* einspitzig (Sigogneau-Russell 1999, Lopatin & Averianov 2006b).

Die Usuren an acht *Arguimus*-Molaren wurden von Lopatin & Averianov (2006b) untersucht und beschrieben. Demnach liegen immer dann Abnutzungsspuren im Hypoflexid vor, wenn Usuren an den Zähnen vorhanden sind. Sie werden als Facette 3, beziehungsweise Facette 1 und 3 (jeweils nach Crompton 1971) bezeichnet. Facette 2 kann großflächig vorhanden sein. In einem Fall, einem disto-terminalen $m4$, wird sogar von Facette 4 auf der posterobukkalen Seite des Hypoconids berichtet. Da jegliche Abnutzung auf der lingualen Seite der Talonide aller erhaltenen unteren Molaren fehlt, schließen die Autoren auf die Abwesenheit eines differenzierten Protocons.

Aus der frühen Kreide (Berriasium?) von Marokko stammt *Minimus* Sigogneau-Russell, 1999 (Abb. 103). Die Spezies beruht auf drei isolierten, unteren Molaren. Das Trigonid wird als schmal beschrieben. An der mesialen Basis des Trigonids finden sich zwei Höckerchen („*cusple antéro-lingual & cusple antéro-labial*“ in Sigogneau-Russell 1999). Das linguale Höckerchen liegt mesial vom Protoconid, das bukkale mesial vom Paraconid. Das bukkale Höckerchen kann zu einem cingulidartigen Wulst gedehnt sein. Das Talonid ist einspitzig und bildet eine nach lingual abfallende Rinne (Sigogneau-Russell 1999, Kielan-Jaworowska et al. 2004). Diese zeigt am Holotypen eine massive Usur (Sigogneau-Russell 1999, Fig. 13 C und 15 A).

Sigogneau-Russell (2003) beschrieb *Kennetheredium* aus dem Mitteljura von England anhand von einigen unteren Molaren (Abb. 104). Sie haben ein hohes, spitzes Trigonid mit eng stehenden Höckern. Das Protoconid ist der höchste Höcker. Ein mesio-bukkales Höckerchen ist an der Basis des Protoconids angelegt („*cusp f*“ in Sigogneau-Russell 2003). Bukkal kann ein Cingulid vorhanden sein, das sich vom Trigonid bis zum Talonid erstreckt. Ein distales Metacristid wird nicht beschrieben. Das Talonid ist einhöckerig und zeigt eine nach bukkal abfallende Rinne. Diese kann flächendeckende Usuren aufweisen, die sich bis auf die distale Trigonidflanke ausdehnen. Für *cusp f* wurde eine ovale Abnutzungsfläche dokumentiert (Sigogneau-Russell 2003).

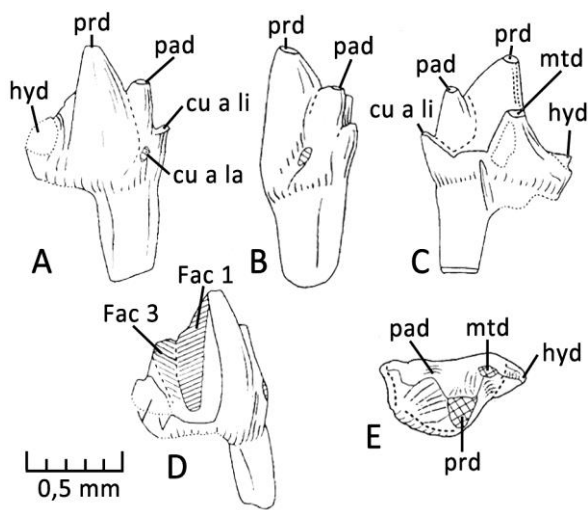
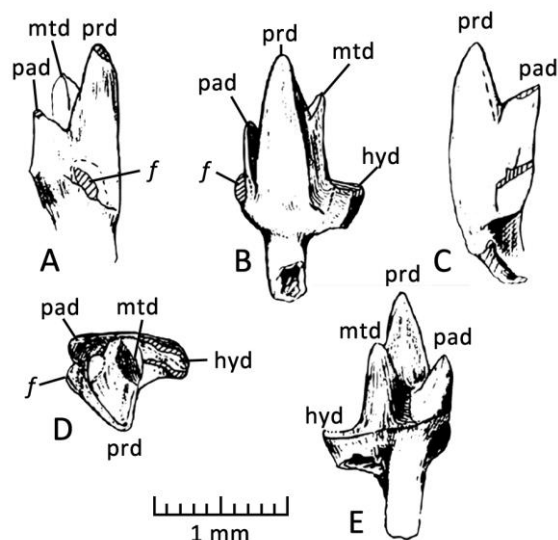


Abb. 103: Unterer rechter Molar von *Minimus richardfoxi* in bukkaler (A und D), mesialer (B), lingualer (C) und okklusaler (E) Ansicht. (Modifiziert nach Sigogneau-Russell 1999, Fig. 15 und 16; *cu a li* = „*cusple antéro-lingual* & *cu a la* = *cusple antéro-labial*“, nach Sigogneau-Russell 1999, weitere Abk. siehe Kap. 4.5)

Abb. 104: Unterer linker Molar von *Kennetheredium leesi* (Holotyp) in mesialer (A), bukkaler (B), distaler (C), okklusaler (D) und lingualer (E) Ansicht. (Modifiziert nach Sigogneau-Russell 2003, Fig. 17 A; „*f*“ nach Sigogneau-Russell 2003, weitere Abk. siehe Kap. 4.5)



Das Taxon *Mozomus* Li, Setoguchi, Wang, Hu & Chang, 2005 basiert auf einem Unterkieferfragment mit sechs Zähnen (Abb. 105) aus der Unterkreide (Aptium) von Liaoning, China (Li et al. 2005, Averianov et al. 2010). Die beschreibenden Autoren erkannten darin vier vollständige Molaren und zwei bis drei Prämolaren, während Averianov et al. (2010) die vorhandenen Zähne als zwei Prämolaren und m1 bis m5 interpretierten. Mesial sind keine Höckerchen an der Trigonidbasis der unteren Molaren vorhanden. Die unteren Zähne stehen nah hintereinander, ohne dass ein festes *interlock*-System ausgebildet ist. Das Talonid der Molaren ist schmal und

distal durch zwei bis drei kleine Höckerchen begrenzt, die die beschreibenden Autoren nicht mit den Talonidhöckern des tribosphenischen Molaren homologisieren konnten. Averianov et al. (2010) beschrieben das Talonid dagegen als einhöckerig und denen basaler Stammlinien-Zatheria ähnlicher als dem von *Kielantherium*.

Li et al. (2005) beschrieben eine große Facette 1 (nach Crompton 1971), die sich vom distalen Protoconid bis auf den oberen Rand des obliquen Cristids erstreckt. Abbildung 3C (Li et al. 2005) lässt vermuten, dass diese Facettierung an allen Molaren vorhanden ist. Die Autoren berichten, dass sie keine Facette 5 beobachtet haben und schließen daher auf das Fehlen eines antagonistischen Protocons. Dieses wurde von Lopatin & Averianov (2007b) dahingehend revidiert, dass ein solcher Negativ-Beweis nicht mit einem einzelnen Stück belegbar ist. Diese Meinung kann durch die vorliegende Untersuchung der rezenten *Didelphimorphia* untermauert werden. Insbesondere die Molaren von *Didelphis* zeigen eine sehr individuelle Ausprägung der einzelnen Facetten, so dass auf die Gesamtzahl von sieben potentiellen Facettenpositionen nur aus der Betrachtung mehrerer Dutzend Exemplare geschlossen werden kann.

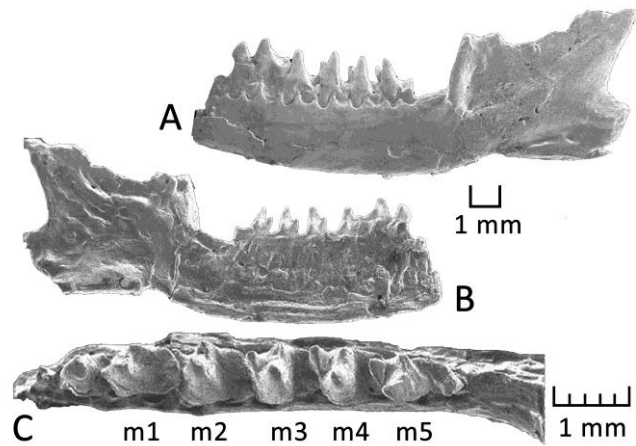


Abb. 105: Fragment des linken Unterkiefers von *Mozomus shikamai* (Holotyp) in lingualer (A) und bukkaler (B) Ansicht und okklusaler (C) Aufsicht auf die Molarenreihe und den letzten Prämolaren. (Modifiziert nach Li et al. 2005, Fig. 2; Bezeichnung der Zahnpositionen nach Averianov et al. 2010)

Ein einzelnes Unterkieferfragment mit einem unvollständigen Molaren belegt die Gattung *Tendagurutherium* Heinrich, 1998 (Abb. 106). Das Stück stammt aus dem Oberjura von Tendaguru (Tansania). An der mesialen Flanke des Trigonids sind deutlich differenzierte Höckerchen vorhanden, die andeuten, dass innerhalb der Zahnreihe ein *interlock*-System bestand, bei dem das Talonid des davor liegenden Molaren durch diese Höckerchen eingerahmt wird. Neben dem hohen Trigonid ist das Talonid nur fragmentarisch erhalten. Heinrich (1998) beschrieb, dass lediglich ein einzelner distaler Talonidhöcker erhalten ist. Weiter wird eine Facette am posterioren Trigonid erwähnt (Facette 1 nach Crompton 1971).

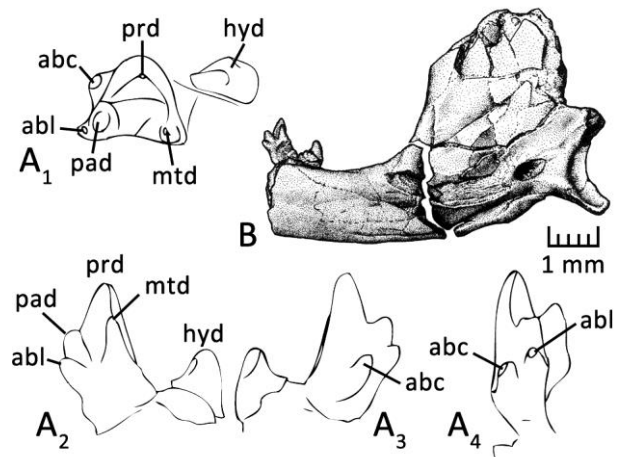


Abb. 106: Rechtes Unterkieferfragment und letzter unterer Molar von *Tendagurutherium dietrichi* (Holotyp) in okklusaler (A₁), lingualer (A₂, B), bukkaler (A₃) und mesialer (A₄) Ansicht. (Modifiziert nach Heinrich 1998, Fig. 4 und 7; abc = *anteriolabial cusp*, abl = *anteriolingual cusp* nach Heinrich 1998, weitere Abk. siehe Kap. 4.5)

Einhöckeriges Talonid und kein linguales Cingulum

Von *Amphibetulimus* Lopatin & Averianov, 2007 ist ein unterer Molar (Abb. 107) aus dem Bathonium des sibirischen Krasnojarsk beschrieben worden (Lopatin & Averianov 2007a). Averianov et al. (2013a) dokumentierten einen oberen Molar aus der gleichen Fundstelle, der *Amphibetulimus* zugerechnet wird. Er zeigt keine Ansätze eines Protocons, ist ungefähr so lang wie breit, hat eine deutlich differenzierte Parastylarrinne, keinen tiefen Ektoflexus und einen kleinen, bukkal liegenden Metacon (für eine detaillierte Beschreibung siehe Kap. 5.3).

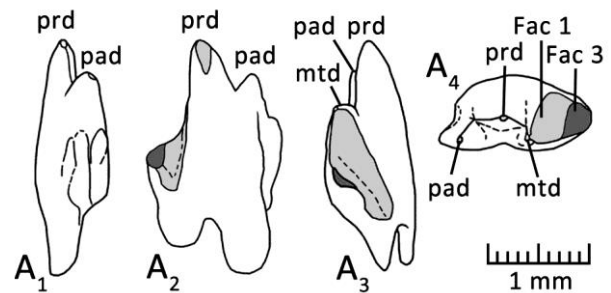


Abb. 107: Unterer rechter Molar von *Amphibetulimus krasnolutskii* (Holotyp) in mesialer (A), bukkaler (B), distaler (C) und okklusaler (D) Ansicht. (Modifiziert nach Lopatin und Averianov 2007, Fig.; Abk. siehe Kap. 4.5)

Beruhend auf Alveolen und abgebrochenen Wurzelstümpfen, sowie der Lage des Foramen mentale, gingen Lopatin & Averianov (2007a) davon aus, dass das als Holotyp beschriebene Exemplar fünf Molaren im Unterkiefer gehabt hat. Der einzige erhaltene untere Molar ist ein m3. Die Ausprägung der mesio-bukkalen Cingulidhöckerchen („*cusps e & f*“ in Lopatin und Averianov 2007) deutet an,

dass zwischen ihnen das Talonid des voranstehenden Molaren eingelassen war und so die Zahnreihe durch ein *interlock*-System gefestigt wurde. Der Bereich der distalen Paraconidflanke und der erhaltene Teil des Hypoflexids zeigen eine großflächige Facette (Facette 1 und 3 nach Crompton.)

Vermutlich aus dem Berriasium stammen die Exemplare von *Magnimus Sigogneau-Russell*, 1999, die in Dorset, England gefunden wurden. Es sind ein oberer und zwei assoziierte, untere Molaren bekannt. Der obere Molar ist länger als breit, hat drei Wurzeln und keinen Ektoflexus. Der Paracon ist zwar der prominenteste Höcker, hat aber eine hohe und grazile Form. Höcker „C“ ist nur klein ausgebildet. Der Metacon ist nicht erhalten, es ist jedoch erkennbar, dass er bukko-distal des Paracons gelegen hat. Mesial ist eine stark ausgeprägte Parastylarrinne vorhanden (Sigogneau-Russell 1999).

Die assoziierten, unteren Molaren sind sehr schlank. Mesio-bukkal ist am Holotyp ein Höckerchen an der Basis des Protoconids vorhanden. Das Talonid ist schlank und spannt eine nach bukkal abfallende Rinne auf (Sigogneau-Russell 1999).

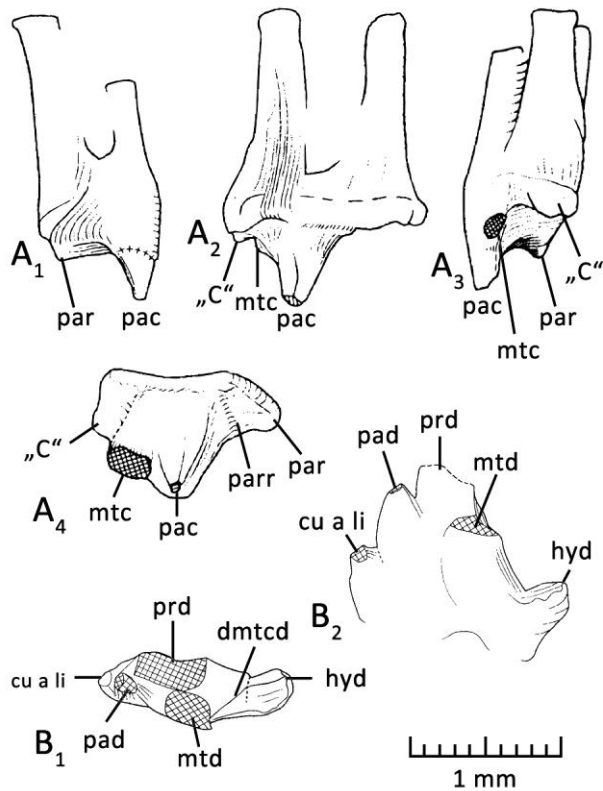


Abb. 108: Oberer Molar von *Magnimus ensomi* in mesialer (A1), bukkaler (A2), distaler (A3) und okklusaler (A4) Ansicht. Rechter unterer Molar der gleichen Spezies in okklusaler (B1) und lingualer (B2) Ansicht. (Modifiziert nach Sigogneau-Russell 1999, Fig. 11 und 24; cu a li = *cusple antéro-lingual*, cu a la = *cusple antéro-labial*, nach Sigogneau-Russell 1999, andere Abk. siehe Kap. 4.5)

Nanolestes Martin, 2002 umfasst drei Arten aus Portugal und China (Martin 2002, Martin et al. 2010). Die dreieckige Grundform des oberen Molaren trägt eine Vielzahl von Höckern, von denen nicht alle mit dem tribosphenischen Höckersystem homologisiert werden können (vgl. Kap. 5.2). Der Paracon ist relativ groß und dominiert den lingualen Teil der Krone. Die Paracrista kann bis zu zwei kleine Zusatzhöckerchen tragen. Mesial findet sich eine starke Parastylarrinne, die meist deutliche Usuren in Längsrichtung zeigt. Der Metacon liegt disto-bukkal des Paracons und damit auf der Verbindung von Paracon und Metastyl. Ebenfalls auf dieser Linie liegt der relativ große Höcker „C“. Ein bukkaler Ektoflexus ist deutlich in den oberen Molaren eingeschnürt.

Das Trigonid des unteren Molaren besteht aus Protoconid, Paraconid und Metaconid. An der mesio-bukkalen Kronenbasis können bis zu drei Höckerchen ausgebildet sein („*anterobasal cusple &*

anterobasal cingulum“ in Martin 2002, „*precingulid*“ in Martin et al. 2010). Sie umschließen das Talonid des davor liegenden Molaren in einem festen *interlock*-System. Das rinnenartige Talonid ist einhöckerig. Weitere Höcker auf dem obliquen Cristid werden als Mesoconide angesprochen (Martin 2002).

Anhand eines unteren Molaren wurde *Palaeoxonodon* Freeman, 1979 aus dem Mitteljura (Bathonium) von Kirtlington/England beschrieben. Etwa 30 weitere, untere Molaren verteilen sich auf zwei Arten, mehrere obere Molaren wurden zu *Palaeoxonodon* gestellt (Freeman 1979a, Sigogneau-Russell 2003).

Der obere Molar von *Palaeoxonodon* ist dem von *Nanolestes* ähnlich. Er hat ungefähr die gleiche Länge wie Breite und ist mit drei Wurzeln verankert gewesen. Weiter ist bei *Palaeoxonodon* der Paracon der höchste Höcker. Ein zusätzliches Höckerchen auf der Paracrista ist von Sigogneau-Russell (2003) für einige Exemplare dokumentiert worden. Sie bezeichnet diesen als „B“. Mesial findet sich bei *Palaeoxonodon* eine kurze, robuste Parastylarrinne, die nach bucco-zervikal abfällt. Mesial wird sie von ein bis zwei Höckern begrenzt. Der Ektoflexus ist höchstens flach bis mäßig tief angelegt (vgl. Sigogneau-Russell 2003, Fig. 14-16). Auf der distalen Begrenzung des primären Trignons reihen sich vom Paracon in bucco-distaler Richtung der Metacon und Höcker „C“, sowie ein Metastylarhöcker aneinander. Im distalen Stylarschelfbereich findet sich teilweise ein zweiter Stylarhöcker („*post-stylocone cusp*“ in Sigogneau-Russell 2003).

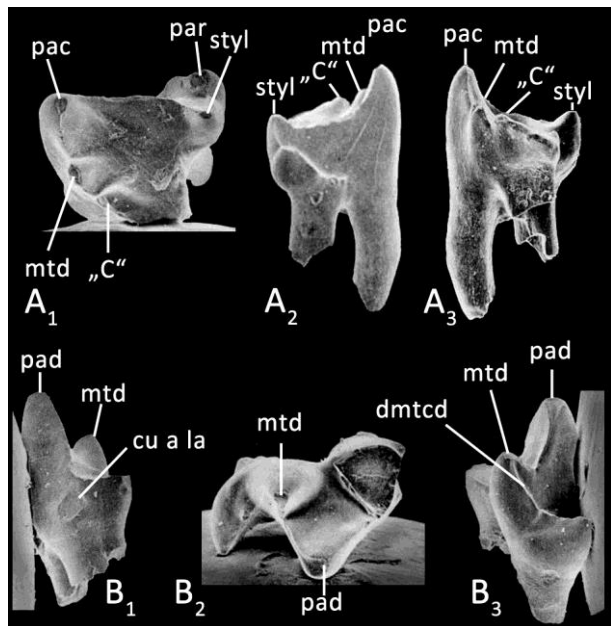


Abb. 109: Oberer Molar von *Palaeoxonodon ooliticus* von okklusal (A₁), mesial (A₂) und distal (A₃). Die Länge beträgt 0,95 mm, die Breite 0,96 mm. Außerdem ein unterer Molar der gleichen Spezies von mesial (B₁), okklusal (B₂) und distal (B₃). Die Länge ist größer als 0,9 mm, die Breite größer als 0,63 mm. (Modifiziert nach Freeman 1979 Tafel 17 und 18; cu a li = *cusple antero-lingual*, cu a la = *cusple antero-labial*, nach Sigogneau-Russell 1999, andere Abk. siehe Kap. 4.5).

Die unteren Molaren haben einen mesio-bukkalen Höcker an der bukkalen Basis des Protoconids („*cuspl f*“ in Sigogneau-Russell 2003). Er umfasst, zusammen mit dem nach mesial ausgezogenen Paraconid, das Talonid des davor liegenden Molaren in einem *interlock*-System. Vom Metacon führt ein distales Metacristid zum Talonid und auf das oblique Cristid zu. Das Talonid ist generell einhöckerig und spannt eine nach bukkal abfallende Rinne auf. Zusätzliche Höckerchen auf dem Talonidgrat wurden von Sigogneau-Russell (2003) für einige Exemplare dokumentiert. Zum Teil

entsprechen sie den Mesoconiden von *Nanolestes* und wurden von Sigogneau-Russell auch als solche bezeichnet. Der Holotyp von *Palaeoxonodon freemani* hat ein solches Mesoconid am mesialen Ende des obliquen Cristids und ein weiteres Höckerchen lingual davon. Dadurch ergibt sich ein dreihöckeriger Habitus für das Talonid (Sigogneau-Russell 2003). Weiter berichtet Sigogneau-Russell (2003) von einigen Exemplaren, die ein linguales Cingulum aufweisen.

Sigogneau-Russell (2003) beschrieb mehrere Facetten für die oberen und unteren Molaren von *Palaeoxonodon*. Dabei sind sowohl Facette 1 und 2 nach Crompton (1971) vorhanden, ebenso die prominente Abnutzung in der Talonidrinne, wie sie in dieser Arbeit auch für *Nanolestes* dokumentiert wurde. Letztere korrespondiert mit einer Facette am distalen Paracon. Weitere Facettierungen können im unteren Molaren am Paraconid („facet A“ in Sigogneau-Russell 2003), am *cusp f* (nach Sigogneau-Russell 2003) und am distalen Teil des Talonids vorhanden sein. Genannte *facet A* hat ihren Antagonisten an der mesio-bukkalen Flanke des Metacons, während *cusp f* vom Paracon usiert wird. Davis (2011) berichteten von einem oberen Molaren, an dem eine kleine Facette an der mesio-lingualen Spitze des Metacons und damit an der Position der Facette 4 vorhanden ist. Nach Sigogneau-Russell (2003) handelt es sich dabei um Facette A, die durch den Kontakt mit der mesialen Flanke des Paraconids im unteren Molaren entsteht.

Differenziertes Talonid und linguales Cingulum

Nach *Amphitherium* gehört *Peramus* Owen, 1871 zu den historisch ältesten wissenschaftlich beschriebenen mesozoischen Säugetieren. Dem entsprechend lang ist die Liste der Publikationen, die direkt oder nebensächlich Bezug auf dieses Taxon nehmen (z.B. Osborn 1907, Simpson 1928, Mills 1964, Clemens & Mills 1971, Sigogneau-Russell 1999). Nach der jüngsten Überarbeitung von Davis (2012) umfasst die Gattung weiterhin zwei Arten. Er gliederte aber zwei weitere Gattungen - *Kouriogenys* und *Peramuroides* - aus.

Ein Maxillarbruchstück von *Peramus* ist erhalten. Es umfasst fünf Prämolaren und drei Molaren, wobei der letzte nur fragmentarisch erhalten ist. Insgesamt sind die Molaren durch die Diagenese verschoben und teilweise zerbrochen worden; vor allem in den jeweiligen mesio-bukkalen Bereichen. Der Paracon ist der dominierende Höcker

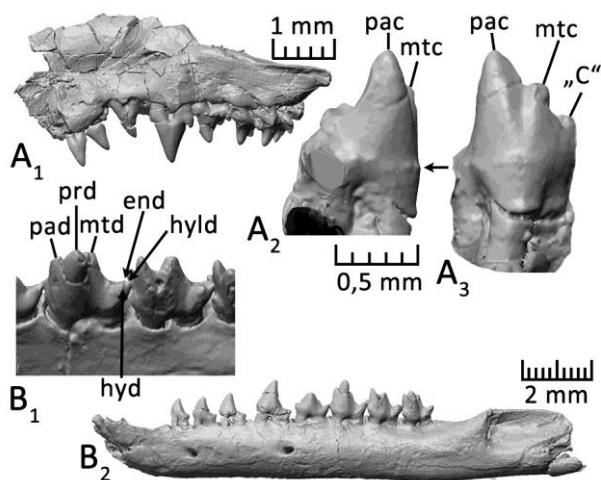


Abb. 110: Linkes Maxillarfragment von *Peramus tenuirostris* in bukkaler (A₁) Ansicht und Vergrößerung des M1 von mesial (A₂) und lingual (A₃). Besonders bemerkenswert ist der linguale Cingulumansatz (Pfeil). Das linke Dentale des Holotypen, (B₂) ist von bukkal dargestellt. Die Differenzierung der Talonidhöckerchen wird in der Vergrößerung von m1 und m2 aus bukko-okklusaler Aufsicht (B₁) deutlich. (SCAN, ORIG; Abk. siehe Kap. 4.5)

der Krone. Er bildet die mesio-linguale Ecke der Krone. Distal von ihm liegt der Metacon. Das es sich bei diesem Höcker wirklich um einen Metacon handelt wurde von Sigogneau--Russell 1999 angezweifelt. Er ist nur durch eine kleine, apexnahe Scharte vom Paracon getrennt und dabei nur etwas kleiner als dieser. An der gemeinsamen Basis von Paracon und

Metacon ist ein schwaches Cingulum an der lingualen Krone ausgeprägt. Dies ist vielfach als Vorgänger eines höckerartigen Protocons gewertet worden (z.B. Crompton 1971, Davis 2011). Welche Bedeutung der mesio-bukkale Bereich der Krone hatte, lässt sich weder anhand der Literatur, noch an einem untersuchten Abguss entscheiden. Wie bereits erwähnt, sind die jeweiligen Bereiche an den oberen Molaren stark beschädigt. Das hier eine ausgeprägte Parastylarrinne bestanden hat, scheint jedoch aufgrund der erhaltenen Reste unwahrscheinlich. Der Stylobereich ist relativ schmal und fällt nach bukkal ab. Ein Ektoflexus ist nur mäßig eingeschnürt. Der bukko-distale Kronenbereich umfasst den Höcker „C“, der durch einen tiefen Einschnitt vom Metacon getrennt ist. Weiter ist ein Metastylarhöcker vorhanden.

Die unteren Molaren zeigen ein dreihöckeriges Trigonid. An der mesialen Flanke sind mesio-bukkale Höckerchen entwickelt. Das bukkale Höckerchen („*cusp f*“ in Davis 2011) ist bei den distalen Molaren deutlicher ausgeprägt, als bei den mesialen. Zusammen mit dem lingualen Höckerchen („*cusp e*“ in Davis 2011) umfasst es das distale Ende des vorangehenden Talonids in einem festen *interlock*-System. Die distale Flanke des Trigonids setzt sich aus den konvexen Flanken von Protoconid und Metaconid zusammen. Die Flanken sind gerundet, es wird primär also keine plane, distale Trigonidflanke gebildet. Das Metaconid ist disto-lingual vom Protoconid angeordnet, so dass die distale Trigonidflanke nicht rechtwinkelig zur Zahnreihe steht, sondern tendenziell nach bukkal zeigt. Vom Metaconid führt ein distales Metacristid zum obliquen Cristid. Auf dieser Kombination sind teilweise Höckerchen angelegt, die Butler (1990) als Mesoconide bezeichnet hat (Mills 1964, Davis 2012). Die Kombination dieser beiden Grate führt wiederum zum prominenten Talonidhöcker, der klassischerweise als Hypoconid angesprochen wird (Mills 1964, Clemens & Mills 1971, Crompton 1971, Sigogneau-Russell 1999, Davis 2012). Das Talonid ist relativ lang, das Hypoconid relativ weit bukkal gelegen. Das oblique Cristid trennt so den bukkalen Bereich des Talonids, das durch eine nach bukkal abfallende Rinne geprägt ist, von einem lingualen Bereich. In diesem lingualen Talonidbereich kann ein Höckerchen angelegt sein, das teilweise als Entoconid interpretiert wird (Davis 2012). Distal des Hypoconids ist teilweise ein weiteres Höckerchen angelegt, das als Hypoconulid interpretiert wird (Clemens & Mills 1971, Sigogneau-Russell 1999, Davis 2011). Der Talonidbereich von *Peramus* zeigt also eine höhere Komplexität, als bei den vorangegangenen Taxa, jedoch treten die kleinen Höcker, welches als Hypoconulid und Entoconid angesprochen werden, nicht durchgehend auf (Clemens & Mills 1971). Ein beckenartiges Talonid können sie nicht aufbauen, sondern erweitern vielmehr das Talonid lingual des obliquen Cristids.

Die Facetten an den *Peramus*-Molaren haben in einigen Veröffentlichungen eine zentrale Rolle gespielt (Mills 1964, Clemens & Mills 1971, Crompton 1971, Sigogneau-Russell 1999, Davis 2011, 2012). Facetten 1 („*facet B*“ in Mills 1964) und 2 („*facet A*“ in Mills 1964) sind demnach klar zu identifizieren. Ebenso wird Facette 3 („*facet C*“ in Mills 1964) angeführt, wobei damit die Usur der Talonidrinne gemeint ist. Diese kann übergehen in Facette 2 an der distalen Trigonidflanke. Mills (1964) berichtete von Striationen an der Facette 1, die eine auf- und inwärts gerichtete Bewegung des Unterkiefers erkennen lassen. Mills (1964) schätzte den Winkel dieser Bewegung auf etwa 45°. Nach Messungen des Einfallwinkels der Hypoflexidrinne von m1 und m2 von BNMH 48404 beträgt der Winkel 50 - 55° zur Referenzebene. Auch von Facette 4 („*facet D*“ in Mills 1964) wird berichtet. Diese liegt distal des Hypoconids auf dem Hypocristid, also auf dem Verbindungsgrat von Hypoconid und Hypoconulid. Weiter sah Mills (1964) in der ovalen Usur des *cusps f* („*facet E*“ in Mills 1964) die Fortsetzung der Facette 3 aus dem vorangehenden Molaren. Im Bereich des Talonids, lingual des distalen Metacristids und des obliquen Cristids, verzeichnete Mills (1964) zwei weitere Facetten („*F & G*“). Ihm waren zu diesem Zeitpunkt die oberen Molaren von *Peramus* noch nicht bekannt und er interpretierte die Usuren als Resultat eines antagonistischen, kleinen und cingulumartigen Protocons. Die obere Zahnreihe scheint zu einem jungen Tier gehört zu haben, bei dem nur kleine Ansätze von Usuren angelegt sind (Clemens & Mills 1971). Die Differenzierung der Facetten, wie sie für die unteren Molaren zusammengefasst wurden, lassen sich wie folgt auf die oberen Antagonisten übertragen: Facette 1 liegt an der mesialen Flanke, unterhalb der Paracrista. Facette 2 ist an der distalen Kronenflanke gelegen und betrifft nun höchstens noch die distale Flanke des Metacons und die disto-bukkal folgenden Höcker (Flanken von „*C*“ und Metastyl). Dadurch, dass der Metacon aus der Verbindungslinie von Paracon und Metastyl gerückt ist und nun distal des Paracons angeordnet ist, entsteht eine Scharte zwischen Paracon und Metacon, die das Hypoconid des unteren Molaren an zwei Positionen tangiert: Die bukko-mesiale Flanke des Hypoconids kommt weiterhin in Kontakt mit der distalen Flanke des Paracons (Facette 3), während die distale Flanke des Hypoconids nun mit dem mesialen Flanke des Metacons okkludiert (Facette 4). Zusätzlich zum Zusammenspiel von Paracon und Hypoflexid entsteht also ein weiteres Höcker-Rinnen-System durch das Eingreifen des Metacons zwischen zwei untere Molaren.

Mehrhöckeriges Talonid

Wie bereits erwähnt, wurde *Kouriogenys* Davis, 2012 als eigenständige Gattung mit einer Art und einem Exemplar aus der Gattung *Peramus* ausgegliedert. Das Exemplar stammt aus der gleichen Fundstelle wie die *Peramus*-Exemplare. Unterschiede in den Molaren finden sich lediglich in den mesio-bukkalen Höckerchen („*cusps e & f*“ in Davis 2012), die bei *Kouriogenys* weniger deutlich

ausgeprägt sind, als bei *Peramus*. Die drei Talonidhöcker, bzw. -höckerchen sind auch für *Kouriogenys* dokumentiert (Davis 2012).

Peramuroides Davis, 2012 ist mit einer Art und zwei Exemplaren belegt. Hierbei handelt es sich um Stücke, die zuvor als *Peramus* beschrieben waren. Wie bei *Kouriogenys* sind auch bei *Peramuroides* die mesio-bukkale Höckerchen („*cusps e & f*“ in Davis 2012) weniger stark ausgeprägt als bei *Peramus* (Davis 2012). Die starken Beschädigungen der Talonidbereiche lassen nur erkennen, dass vermutlich zwei Talonidhöcker (Hypoconid und Entoconid) vorhanden waren (Davis 2012).

Seit der Beschreibung von *Aegialodon* Kermack, Lees & Mussett, 1965 aus dem Valangium von England wird diesem Taxon eine Schlüsselposition in der funktionalen Entwicklung von Molaren des prätribosphenischen *Peramus* zu den kretazischen Tribosphenida zugesprochen (Kermack et al. 1965, Clemens 1971, Crompton 1971). Es ist nur ein unterer Molar (Abb. 111) bekannt, der Beschädigungen aufweist (Clemens & Lees 1971). Jeweils ein linguales und ein bukkales Höckerchen sind an der Kronenbasis vorhanden. Die distale Flanke des Trigonids ist orthogonal zur Zahnreihe ausgerichtet und bildet eine plane Fläche. Das Talonid zeigt mehrere Höcker. Kermack et al. (1965) beschrieben einen „*hypoconid ridge*“, auf dem sie zwei kleine Hypoconidhöckerchen identifizierten. Crompton (1971) sah darin nur einen einzigen Höcker, der durch Abnutzung oder Beschädigung modifiziert wurde. Über das oblique Cristid ist dieser Grat mit dem Metaconid verbunden und trennt damit das bukkal liegende Hypoflexid vom lingualem Talonidbereich. Der distale Teil des Zahns ist beschädigt, trotzdem lässt sich die rinnenartige Struktur des Hypoflexids erkennen. Bukkal des obliquen Cristids dehnt sich eine flach-beckenartige Struktur aus, die distal von dem größten Talonidhöcker, dem Hypoconulid, begrenzt wird. Auf dem bukkal abschließenden Grat wurde von Kermack et al. (1965) ein Entoconid vermutet, die Identifikation ist aufgrund des Erhaltungszustandes jedoch nicht sicher. Die Usuren des Molaren von *Aegialodon* wurden von Kermack et al. (1965) detailliert dargestellt und von Crompton (1971) mit seinen Bezeichnungen korreliert: Demnach ist an der mesio-bukkale Trigonidflanke Facette 2 großflächig vorhanden („*facet a*“ in Kermack et al. 1965). Apikale Dentinfelder sind sowohl am Paraconid („*facet b*“ in Kermack et al. 1965), als auch am Protoconid („*facet c*“ in Kermack et al. 1965) ausgeprägt (Crompton 1971). Sie dehnen sich jeweils über das Paracristid aus und berühren sich an dessen tiefster Stelle. An der distalen Trigonidflanke dehnt sich Facette 1 über Protoconid und Metaconid aus („*facet d*“ in Kermack et al. 1965), geht zervikal über in das abgenutzte Hypoflexid („*facet d*“ in Kermack et al. 1965) und reicht so bis an das oblique Cristid. Der linguale Teil des Talonids zeigt Usuren innerhalb des flachen Beckens („*facet e*“ in Kermack et al. 1965). Sie gehen lingual auf die Kronenflanke zervikal des Höckers, der vermutlich

dem Entoconid entspricht („*facet e'*“ in Kermack et al. 1965) und bukkal auf die linguale Seite des Hypoconids („*facet e''*“ in Kermack et al. 1965) über. Am Apex des Metaconids sind ebenfalls Usuren dokumentiert („*facet f'*“ in Kermack et al. 1965). Für den distalen Teil des Talonids ist weiter eine Facette 4 beschrieben („*facet g'*“ in Kermack et al. 1965).

Aus den beschriebenen Usuren am unteren Molaren haben Kermack et al. (1965) auf einen Protocon im oberen Antagonisten geschlossen. Hinweise darauf sahen sie in der großen Ausdehnung der Facette 2 und in der Existenz der *facets e, e' & e''*. Es wird dabei nicht zwischen Abrasions- und Attritionsfacetten unterschieden. Bei der okklusalen Usur des Talonids, bezeichnet als *facet e*, kann es sich durchaus um Abrasionspuren handeln. Vergleichbare, flächendeckende Dentinfreilegungen ohne eine antagonistische Zahnstruktur wurden in der vorliegenden Arbeit zum Beispiel für den Trigonid- und Schelfbereich der Molaren von *Monodelphis* dokumentiert. Der Ursprung der *facet e'* wird aus der Beschreibung von Kermack et al. (1965) nicht klar. Sie vermuteten hier den Protocon als Antagonisten. Allerdings entspricht es nicht der Okklusion des tribosphenischen Molaren, dass der Protocon den lingualen Teil des Entoconids attritiv usiert, um in der weiteren, relativen Bewegung auch dessen bukkale Flanke zu tangieren und das Talonid zu durchqueren, um schließlich auch das Hypoconid zu berühren. Dies würde bedeuten, dass der *power stroke* dreiphasig abläuft. Crompton (1971) kommentierte *facet e'* nicht weiter. Die Facette am lingualen Hypoconid

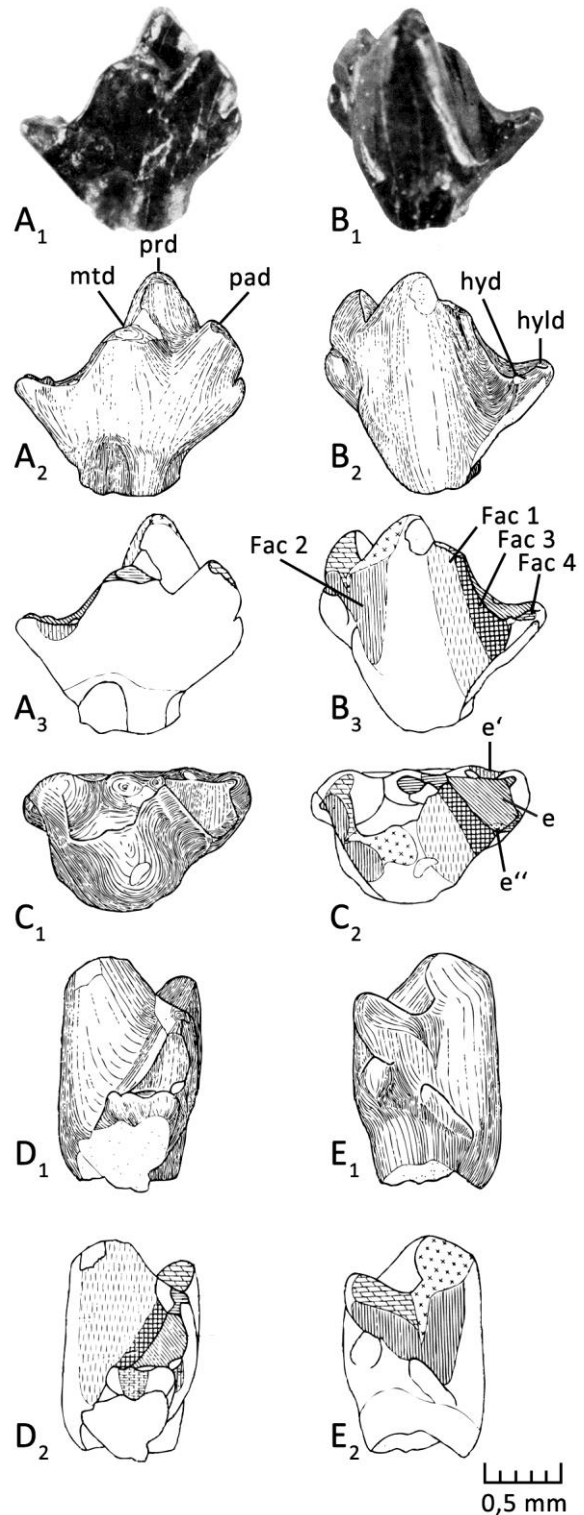


Abb. 111: Einziger unterer linker Molar von *Aegialodon dawsoni* in lingualer (A), bukkaler (B), okklusaler (C), distaler (D) und mesialer (E) Ansicht. (Modifiziert nach Kermack et al. 1968 Fig. 1, 3, 7 und 8; e' und e'' nach Kermack et al. 1968, weitere Abk. siehe Kap. 4.5).

(*facet e''*) lässt sich so deuten, dass sie mit Facette 9 nach Maier (1980) übereinstimmt. Dies impliziert, dass der *power stroke* von *Aegialodon* sowohl eine zentrale Okklusion, als auch eine Phase II beinhaltete („*buccal phase*“ in Kermack et al. 1965). Facette *e''* wurde von Crompton (1971) ebenfalls nicht kommentiert. Er befasste sich jedoch auch nicht mit mehrphasigen Kauschlägen. In dem großflächigen Ansatz der Facette am distalen Trigonid sah Crompton (1971) eine Fusion der Facetten 1 und 5 und damit eine Beteiligung des Protocons. Kermack et al. (1965) rekonstruierten den Protocon als eigenständigen Höcker, vergleichbar mit dem von *Potamogale*. Aufgrund der geringen Größe des Entoconids schloss Crompton (1971), dass der Protocon nur von geringer Größe war. Die kleine Facette 4 deutete er soweit, dass die Scharte zwischen Paracon und Metacon nur schwach ausgeprägt war.

Mehrhöckeriges Talonid und Protocon

Kielantherium Dashzeveg, 1975 war lange Zeit nur durch einen unteren Molaren (Abb. 112) aus dem Valanginium der Mongolei belegt (Dashzeveg 1975, Dashzeveg & Kielan-Jaworowska 1984). Die Zahnform ist der von *Aegialodon* ähnlich. Auch *Kielantherium* zeigt bukkale und linguale mesio-bukcale Höckerchen, die distale Trigonidflanke steht orthogonal zur Zahnreihe. Vom Metaconid läuft ein distales Metacristid in den Talonidbereich. Bei *Kielantherium* wird dieser durch das oblique Cristid in einen bukkalen und einen lingualen Teil gegliedert. Das Hypoconid ist der dominierende Höcker des Talonids. Von ihm aus läuft das oblique Cristid auf das distale Metacristid zu. Getrennt werden die beiden Grate durch eine Lücke. Das Hypoflexid fällt nach bukkal ab. Disto-lingual des Hypoconids ist ein Hypoconulid angelegt, das deutlich kleiner ist, als das Hypoconid. An der Position des Entoconids ist nur ein kleiner Grat angelegt („*entocristid*“ in Lopatin und Averianov 2006).

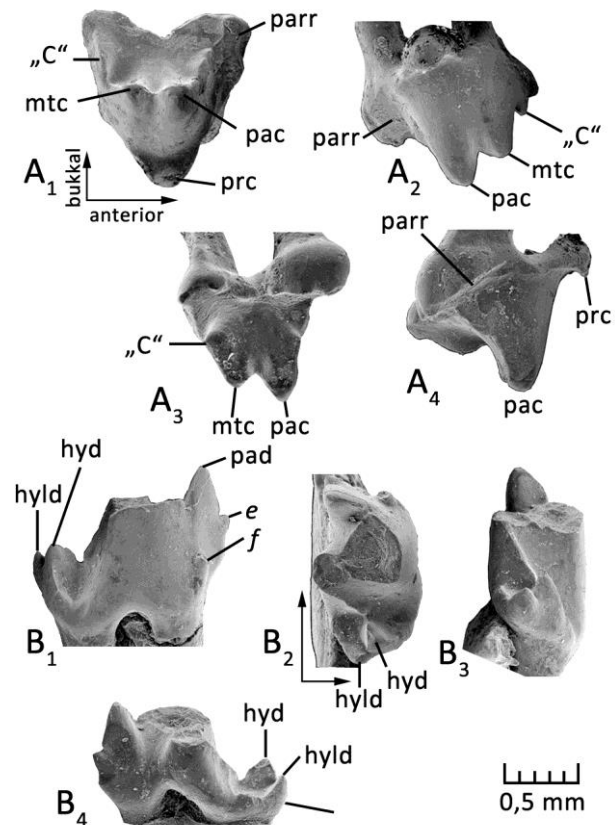


Abb. 112: Oberer rechter Molar von *Kielantherium gobiense* in okklusaler (A1), lingualer (A2), bukkaler (A3) und mesialer (A4) Ansicht. Außerdem ein unterer rechter Molar der gleichen Spezies in bukkaler (B1), okklusaler (B2), distaler (B3) und lingualer (B4) Ansicht. (Modifiziert nach Lopatin und Averianov 2006, Fig. 1 und 2; „*e & f*“ nach Lopatin und Averianov 2006, weitere Abk. siehe Kap. 4.5).

Dashzeveg (1975) berichtete von der Präsenz der Facetten 1, 3 und 5, die sich also auf die distale Flanke des Trigonid und das Hypoflexid beschränken.

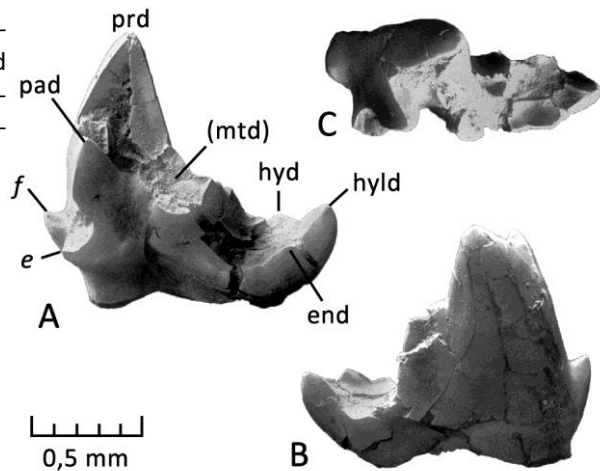
Mit der Entdeckung eines zu *Kielantherium* gestellten oberen Molaren wurde erstmals ein oberer Molar eines nicht-tribosphenischen Zatheria-Vertreterers bekannt, der einen Protocon ausgebildet hat (Lopatin & Averianov 2006a). Eine ausführliche Beschreibung gaben Lopatin & Averianov (2007b): Der Paracon ist der höchste Höcker im oberen Molaren, gefolgt vom Metacon. Dieser steht in direkter, distaler Linie hinter dem Paracon. Vom Paracon verläuft die Paracrista in bukkale Richtung auf das Parastyl zu. Mesial ist eine Parastylarrinne („*preparastyle*“ in Lopatin und Averianov 2006) vorhanden. In disto-bukkaler Richtung läuft die Metacrista vom Metacon zum Metastyl. Auf ihr liegt der Höcker „C“. Weitere Höcker sind auf diesem Grat nicht angelegt. Der Stylarschelf zeigt einen mächtig eingeschnürten Ektoflexus und ist ansonsten nicht weiter differenziert. Bukkal des Paracons ist der Protocon angelegt. Es ist ein kleiner, runder Höcker, der an der Kronenbasis sitzt. Die mesiale Verbindung zum Paracon verläuft in bukkaler Richtung, während die distale Flanke eher diagonal zur Zahnreihe steht und damit an den Verlauf der Metacrista anschließt.

Lopatin & Averianov (2007b) gaben eine Beschreibung des Facettenmusters von *Kielantherium*, das sich vornehmlich an dem oberen Molaren orientiert. Als Facette 1 wird die Usur der Parastylarrinne bezeichnet. Das auch der Schmelz unterhalb der Paracrista facettiert wird, ist zu erwarten, da Dashzeveg (1975) von einer Facette 1 am Trigonid des unteren Molaren berichtete. An der distalen Krone des oberen Molaren ist Facette 2 angelegt. In der Scharte zwischen Paracon und Metacon sind am oberen Molaren Facette 3 und 4 dokumentiert (Lopatin & Averianov 2007b). Erstere wurde bereits von Dashzeveg (1975) für den unteren Molaren genannt. Am Protocon findet sich mesial Facette 5 (Lopatin & Averianov 2007b), die auch für den unteren Molaren dokumentiert ist (Dashzeveg 1975). Nach Crompton & Kielan-Jaworowska (1978) liegt sie am unteren Molaren lingual des distalen Metacristids und belegt damit, dass der Protocon in den Bereich des lingualen Talonids fährt. Zwangsläufig ergibt sich daraus, dass während des *power stroke* eine zentrale Okklusion erreicht wird. Facette 6 ist nicht dokumentiert und nicht zu erwarten, da kein Entoconid im unteren Molaren angelegt ist. Facettierungen des lingualen Hypoconids (vgl. *facet e*“ bei *Aegialodon* und Facette 9 nach Maier 1980) sind für *Kielantherium* nicht belegt. Damit fehlen Hinweise auf Phase II, die jedoch nicht ausgeschlossen werden kann.

Dreihöckeriges Talonid

Bei *Tribactonodon* Sigogneau-Russell, Hooker & Ensom, 2001 handelt es sich um ein Taxon, das älter als *Kielantherium* ist. Das einzige Stück, ein unterer Molar, stammt aus dem Berriasium von England und ist damit stratigraphisch älter als *Aegialodon* (Sigogneau-Russell et al. 2001). Der Zahn zeichnet sich durch ein linguales Cingulid aus. Vor allem ist aber das niedrige, flache Talonid klar in drei Höcker

Abb. 113: Einziger unterer rechter Molar von *Tribactonodon bonfieldi* in lingualer (A), bukkaler (B) und okklusaler (C) Ansicht. (Modifiziert nach Sigogneau-Russell et al. 2001, Fig. A-C; „e & f“ nach Sigogneau-Russell et al. 2001, weitere Abk. siehe Kap. 4.5).



gegliedert. Diese werden mit den Höckern Hypoconid, Hypoconulid und Entoconid der Tribosphenida homologisiert (Sigogneau-Russell et al. 2001). Damit stellte *Tribactonodon*, bis zur Entdeckung von *Juramaia* (Luo et al. 2011), den stratigraphisch ältesten Nachweis eines Entoconids und damit den eines tribosphenischen, unteren Molaren dar. Der Zahn zeigt kaum Usuren und es fehlen jegliche Facettierungen, die Aussagen zur Funktion zulassen würden (Sigogneau-Russell et al. 2001).

Tribosphenida

Der Fossilbericht der Tribosphenida reichte lange Zeit mit *Aegialodon* und *Tribactonodon* bis zur untersten Kreide zurück. Aus Nordamerika und Asien waren aus der mittleren und höheren Unterkreide (Barremium bis Albium) Taxa bekannt, denen ein Entwicklungsgrad der Metatheria-Eutheria Ebene zugesprochen wurde, oder die sogar zu einer dieser Gruppen gezählt wurden (vgl. Slaughter 1968b, a, Kielan-Jaworowska et al. 2004, Davis et al. 2008, Hu et al. 2010, Davis & Cifelli 2011).

Mit der Beschreibung von *Juramaia* Luo, Yuan, Meng & Ji, 2011 aus Liaoning, China wurde ein Vertreter der Eutheria bekannt, der zum einen die Metatheria-Eutheria Dichotomie in den Oberjura verlagert und damit zum anderen den bekannten Fossilbericht der Tribosphenida um etwa 15 mio. Jahre erweitert.

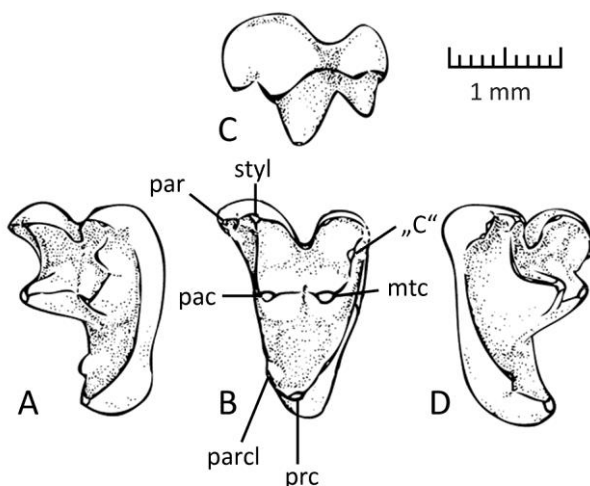


Abb. 114: Linker M2 von *Juramaia sinensis* in distaler (A), okklusaler (B), bukkaler (C) und mesialer (D) Ansicht. (Modifiziert nach Luo et al. 2011, Fig. 2; Abk. siehe Kap. 4.5).

Luo et al. (2011) konnten anhand eines außergewöhnlich kompletten Exemplars eine ausführliche Beschreibung abgeben: Dieses Taxon zeigt obere, dreiwurzelige Molaren, die deutlich breiter als lang sind. Der Paracon ist der höchste der drei Haupthöcker. Distal von diesem ist der Metacon angeordnet. Beide Höcker stehen also in einer Linie hintereinander. Der Protocon ist klar differenziert. Zusammen mit Paracon und Metacon spannt er ein weites Trigon auf. Auf der Präprotocrista ist ein Paraconulus vorhanden; auf der Postmetacrista findet sich nur eine schwache Auswölbung an der Position des Metaconulus. Die Breite des Stylarschelfs ist vergleichbar mit der Breite des Trigons. Bukkal wird er von einem tiefen Ektoflexus eingeschnürt. Im distalen Bereich, auf der Metacrista, ist „C“ vorhanden. Mesio-bukkal wird der Schelfbereich vom Stylocon begrenzt. Er umfasst zusammen mit dem Parastyl das bukkale Ende der Parastylarrinne. Diese bildet einen Haken, der den vorderen Zahn etwas überlappt. Die kurze Rinne läuft unterhalb des Paracon aus. Die unteren Molaren sind weniger ausführlich beschrieben, da sie nur von bukkal freigelegt sind. Das Trigonid ist relativ hoch und dreihöckerig. Usuren sind für dieses Stück nicht beschrieben worden.

6.1.2. Zusammenfassung

Die Einteilung der nicht-tribosphenischen Zatheria und deren Stammlinievertreter zeigt die Evolution mehrerer grundlegender Merkmale, die für den tribosphenischen Molaren bestimmend sind (Cope 1883, Osborn 1888, Osborn 1897, 1907, Patterson 1956):

Der obere Molar hat zu Beginn dieser Entwicklung eine dreieckige Grundform (Abb. 115 A). Zu den entscheidenden Veränderungen zählt also das Ausrücken des Metacons aus der direkten Verbindungslinie von Paracon und Metastyl in eine mehr linguale Position (Abb. 115 B). Er liegt dadurch disto-bukkal oder distal des Paracons. Bei entsprechend weitem Ausrücken erhält der obere Molar dadurch eine trapezförmige, statt einer dreieckigen Grundfläche (Abb. 115 C). Als neomorpher Höcker wird der Protocon angelegt (Abb. 115 D). Er erweitert die Krone in linguale Richtung, so dass das Trapez wieder zu einer dreieckigen Form ergänzt wird. Schon Mills (1964), dem keine oberen Molaren dieses Typs bekannt waren, hat den Zusammenhang zwischen der veränderten Position des Metacons und der Notwendigkeit eines Protocons gesehen, um eine dreieckige Grundform im oberen Molaren zu bewahren. Der Protocon entwickelt sich schließlich zu einem der drei Haupthöcker des tribosphenischen oberen Molaren (Abb. 115 E). Die Veränderungen im unteren Molaren beziehen sich auf die Differenzierung des Talonids, während das Trigonid sehr konservativ ist. Ursprünglich von einem Höcker und der Hypoflexidrinne dominiert (Abb. 115 A), entwickelt das Talonid erst eine zweihöckerige Form (Abb. 115 C). Das Hypoconid verlagert sich dabei nach bukkal (Abb. 115 A-E). Das Talonid wird schließlich durch das Ausbilden des Entoconids nach lingual abgeschlossen und es entsteht das typische Becken des tribosphenischen unteren Molaren (Abb. 115 E).

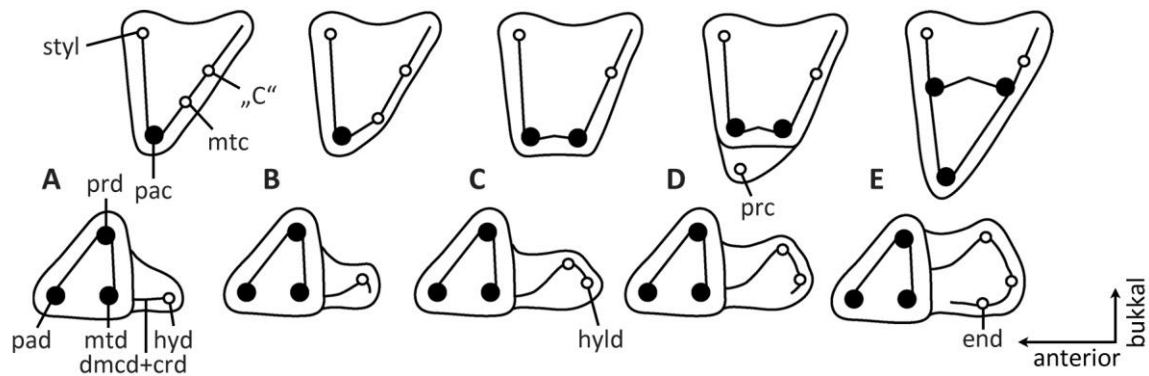


Abb. 115: Schematische Darstellung der entscheidenden Schritte in der Evolution zum tribosphenischen oberen Molaren (vgl. Cope 1883, Osborn 1907, Patterson 1956, Crompton 1971, Davis 2011). In der oberen Reihe sind die oberen, in der unteren die unteren Molaren dargestellt. A: prätribosphenischer Zustand mit dreieckigem oberen Molaren und unterem Molaren mit einhöckerigem Talonid. B: Geringfügiges Ausrücken des Metacons nach lingual und des Hypoconids nach bukkal bedingt eine Zunahme der Okklusionskomplexität. C: Mit weiterem Ausrücken des Metacons erhält der obere Molar eine Trapezform. Im unteren Molaren stellt das Hypoconulid den zweiten Talonidhöcker dar. D: Der neomorphe Protocon gibt dem oberen Molaren wieder eine dreieckige Grundfläche. Er okkludiert in den Talonidbereich lingual von distalem Metacristid und obliquem Cristid. E: Der vergrößerte Protocon greift in das Talonid, das durch das Entoconid beckenartig umrandet wird.

Die erste Gruppe, die in Kapitel 6.1.1 dargestellt wurde, umfasst Arten, die keine deutlich veränderte Position des Metacons, keinen Protocon und kein mehrhöckeriges Talonid aufweisen (vgl. Abb. 115 A). Auf diese Gruppe entfallen alle bislang bekannten Stammlinienvertreter der Zatheria. Innerhalb der Stammlinie besteht also ein Grundmuster der Molaren, das nur von wenigen Arten stärker abgeleitet wird. Generell sind in dieser Gruppe die Facetten 1 und 2 zu erwarten, die aus dem Ineinandergreifen der Dreiecksstrukturen von primärem Trigon und Trigonid entstehen. Häufig dokumentiert ist Facette 3, die bei dieser Zahnform dadurch entsteht, dass der Paracon die Hypoflexidrinne usiert. Soweit dies anhand der Literatur und durch eigene Beobachtungen beurteilt werden kann, handelt es sich dabei in den meisten Fällen im unteren Molaren um eine Dentinfacette. Ausnahmen von diesem Muster sind nur für *Amphitherium* und *Palaeoxonodon* dokumentiert worden (siehe Kapitel 6.1.1). Mills (1964) berichtete von einem unteren Molaren mit einer Usur an der distalen Seite des Talonids. Dies wurde durch spätere Bearbeiter jedoch nicht bestätigt (Butler & Clemens 2001, Davis 2011). Davis (2011) beschrieb eine Usur an einem oberen Molaren von *Palaeoxonodon*, die als Facette 4 interpretiert wurde. Diese wäre verknüpft mit dem Zusammentreffen von mesio-lingualer Seite des Metacons und der disto-bukkalen Seite des Talonids während der Okklusion (vgl. Abb. 115 B). Sigogneau-Russell (2003) zeigte dagegen, dass die antagonistische Usur im unteren Molaren nicht an der distalen Talonidflanke, sondern an der mesialen Seite des Paracons des nachfolgenden unteren Molaren zu finden ist.

Die Molaren von *Peramus* stellen unter funktionalen Gesichtspunkten eine Ableitung der Molaren der Stammlinie der Zatheria dar. Der Metacon ist hier deutlich nach lingual verschoben und liegt

distal hinter dem Paracon (vgl. Abb. 115 C). Ein Protocon ist nicht vorhanden und es entsteht dadurch die bereits beschriebene trapezförmige Grundfläche. Die unteren Molaren zeigen insofern eine Differenzierung des Talonids, das das Hypoconid nach bukkal verschoben ist. Im Bereich bukkal von Hypoconid und obliquem Cristid sind teilweise ein bis zwei Höckerchen entwickelt, die den dreihöckerigen Zustand des tribosphenischen Talonids erahnen lassen. Die Form der oberen und unteren Molaren, insbesondere die Position von Metacon und Hypoconid, ermöglicht eine regelmäßige Ausbildung von Facette 4, wie es bei *Amphitherium* und *Palaeoxonodon* der Fall ist (Crompton 1971, Davis 2011).

Die Form des neomorphen Protocons konnte anhand des unteren *Aegialodon*-Molaren nur indirekt rekonstruiert werden (Kermack et al. 1965). Seit der Entdeckung eines oberen Molaren von *Kielantherium* (Lopatin & Averianov 2007b) ist dagegen die Form eines kleinen, wenig differenzierten Protocons bekannt (vgl. Abb. 115 D). Bei diesem Molaren ist der Protocon ein Höcker mit rundem Querschnitt, der nahe am Krone-Wurzelübergang sitzt. Lopatin & Averianov (2007b) dokumentierten an seiner mesialen Seite Facette 5 (nach Crompton 1971). Bei *Kielantherium* sind Hypoconid und Hypoconulid im Talonid des unteren Molaren vorhanden. An der Position des Entoconids ist jedoch kein deutlicher Höcker entwickelt (vgl. Abb. 115 D). Die beiden Talonidhöcker spannen einen Winkel auf, wobei auf der bucco-mesialen Seite das Hypoflexid mit Facette 3 liegt, während an der distalen Seite Facette 4 angelegt werden kann. *Aegialodon* zeigt ein mehrhöckeriges und leicht beckenförmiges Talonid. Der kleine Protocon usiert die distale Trigonidflanke. Diese ist bei Arten wie *Amphitherium*, *Peramus* und *Kielantherium* durch das distale Metacristid in einen lingualen und einen bukkalen Bereich geteilt. Der Protocon usiert das Trigonid im lingualen Bereich (Facette 5), während der Paracon den bukkalen berührt (Facette 1). Mit fortschreitendem Kieferschluss gleitet das distale Metacristid also zwangsläufig in den Bereich zwischen Paracon und Protocon im oberen Molaren. Bei entsprechend engem Kieferschluss wird die Bewegung dadurch gestoppt, dass der Protocon in den lingualen Teil des Talonids okkludiert. Damit wird Phase I des *power stroke* definitiv beendet. Bei Formen ohne Protocon, z.B. *Palaeoxonodon* oder *Nanolestes*, wird der Kieferschluss dagegen nicht durch einen derartigen Mechanismus gestoppt. Erst mit der Ausbildung eines Entoconids ist der tribosphenische Zustand im unteren Molaren erreicht und es kann ein beckenartiges Talonid wie bei *Tribactonodon* oder *Juramaia* geformt werden (vgl. Abb. 115 E). Zusammen mit einem vergrößerten Protocon kann sich dadurch bei den Tribosphenida das Zusammenspiel von Protocon und Entoconid entwickeln, das von Crompton (1971) als Facette 6 beschrieben wurde.

Wie unwesentlich sich die nicht-tribosphenischen Zatheria zum Teil unterscheiden zeigt die phylogenetische Hypothese von Averianov et al. (2013b), nach der drei der sechs untersuchten

Stammlinienvertreter in eine Polytomie fallen. Ohnehin ist die bekannte Phylogenie der Stammlinie der Zatheria weitgehend abhängig von den in Kapitel 6.1.1 beschriebenen Molaren. Bei Averianov et al. (2013b) beziehen sich fast zwei Drittel der 137 codierten Merkmale auf das Gebiss. In die phylogenetische Untersuchung von Averianov et al. (2013b) flossen nur sechs Stammlinienvertreter ein, die durch einen relativ guten Fossilbericht überliefert sind. Einzelzahn-Taxa, wie sie mehrfach in Kapitel 6.1.1 zusammengefasst wurden, stellen durch den niedrigen Anteil der codierbaren Merkmale ein Problem für phylogenetische Untersuchungen dar. Beispielsweise sei hier auf den schlanken oberen Molaren von *Afriquamus* verwiesen, der unter Umständen höhere Ableitungen von einem Grundmuster zeigt, jedoch für eine phylogenetische Untersuchung zu wenig kodierbare Merkmale hat.

Von Averianov et al. (2013b) wurden *Peramus* und *Kielantherium* als Vertreter der Zatheria, die gleichzeitig außerhalb der Theria stehen, in ihre Untersuchung mit einbezogen. Beide Taxa sind durch obere und untere Molaren sowie Kieferknochenfragmente belegt und damit merkmalsreicher als alle anderen Taxa im Übergang von der Stammlinie der Zatheria zu den Tribosphenida. Auch hier besteht also das Problem, dass die phylogenetische Analyse sich nur auf das bekannte fragmentarische Fossilmaterial stützen kann. Dieses wiederum zeigt stark funktionale Merkmale. Als Folge basiert die phylogenetische Analyse also mit einem hohen Anteil auf der funktionalen Komplexität der Molaren. Solange der Fossilbericht der nicht-tribosphenischen Zatheria und deren Stammlinie nur aus fragmentarischem Zahn- oder Kiefermaterial besteht und weitere, merkmalsstragende Elemente unbekannt sind, können Funktionalität der Zähne und die Phylogenie der Taxa schwerlich getrennt werden.

6.1.3. Stellung und Okklusionsmechanik von *Nanolestes*

Bereits in Kapitel 6.1.1 konnte gezeigt werden, dass die Molaren von *Nanolestes* funktionale Merkmale haben, die auch bei anderen Stammlinienvertretern der Zatheria vorhanden sind: Der Metacon des oberen Molaren ist nicht explizit aus der gedachten Verbindungslinie von Paracon und Metastyl herausgerückt, es ist kein Protocon ausgebildet und das Talonid des unteren Molaren trägt lediglich einen Höcker. Dieser Talonidhöcker liegt dabei so weit lingual, dass kein abgeflachter lingualer Talonidbereich differenziert wird, wie es beispielsweise bei *Kielantherium* und *Peramus* der Fall ist. Verglichen mit der schematischen Darstellung der Molarenevolution in Abb. 115 (Seite 172) entsprechen die Molaren von *Nanolestes* dem am wenigsten abgeleiteten Zustand, also Unterpunkt A.

Von den charakteristischen Ableitungen des tribosphenischen Molaren zeigt *Nanolestes* ein verlängertes Talonid. Es bestehen darüber hinaus noch andere Merkmale, die für dieses Taxon typisch sind. Dazu gehören die relativ hohe Anzahl von Höckern und Höckerchen der oberen und

unteren Molarenkronen (vgl. Kap. 5.2.2). Im oberen Molaren sind dies die Höcker der Paracrsta, von denen bis zu zwei ausgebildet werden können. Außerdem kann der Metastylarbereich mehrere Höckerchen tragen. Auf dem Grat zwischen Paracon und Metacon können ebenfalls kleine Höckerchen vorhanden sein. Der untere Molar kann Mesoconide auf dem obliquen Cristid aufweisen. Vor allem der obere Molar hat aufgrund dieser Höcker eine Vielzahl spitzer Strukturen.

Die Untersuchung des Abkaumusters der Molaren von *Nanolestes* hat gezeigt, dass Schmelzfacetten fehlen, obwohl bei der bestehenden Zahnform mindestens zwei ausgebildet werden könnten. Zum einen wäre dies Facette 1 an der anteroren Flanke des oberen Molaren und der posterioren Flanke des Trigonids, zum anderen Facette 2 an der posterioren Kronenflanke des oberen Molaren und der anteroren Flanke des Trigonids. An diesen Positionen sind lediglich teilweise Striationen vorhanden, die die Relativbewegung der Zähne zueinander anzeigen.

Prominente Abnutzungsspuren finden sich in der Parastylarrinne der oberen und der Hypoflexidrinne der unteren Molaren. Längskratzer in den Rinnenstrukturen belegen ein attritives Einschleifen. Der dünne Schmelz wird schnell durchbrochen und das darunter liegende Dentin wird facettiert. Dass es sich hier um einen direkten, also attritiven Kontakt von antagonistischen Zahnstrukturen handelt, wird nicht nur durch die Kratzer angezeigt, sondern auch dadurch, dass das Dentin nicht innerhalb der umlaufenden Schmelzkante ausgekolkt wird.

Die Usurareale an den Höckerspitzen und Schmelzgraten der Molaren von *Nanolestes* fallen größtenteils nach außerhalb der Krone ab. Ausnahmen sind dabei das apikale Dentinfeld des Protoconids, das nach lingual, also ins Trigonid, einfällt und das des Paracons, das in bukkaler Richtung, also ins primäre Trigon weist.

Aus diesen Abnutzungsspuren und dem rekonstruierten Kaufpfad (vgl. Kap. 5.2.2 und 5.2.4) resultiert eine einphasige Mastikationsbewegung für *Nanolestes*. Sie lässt sich in zwei funktionale Abschnitte aufteilen. Der erste Teil wird bestimmt durch den Zahn-Zahn-Kontakt zwischen dem Protoconid und der Parastylarrinne (Abb. 116). Weiter gleiten zum Ende dieses Teils die potentiellen Scherkanten aneinander vorbei. Wenn man davon ausgeht, dass die Beißkraft von *Nanolestes* primär senkrecht

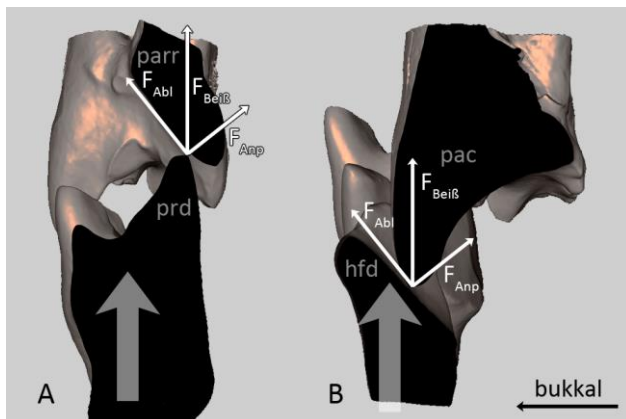


Abb. 116: Kräfteparallelogramme zeigen die Aufteilung der Beißkraft $F_{\text{Beiß}}$ von *Nanolestes*. Sie unterscheiden sich im ersten (A) und zweiten (B) Teil der Okklusion nicht. Im ersten Teil resultiert die Lateralbewegung aus dem Kontakt von Protoconid und Parastylarrinne, im zweiten Teil ist es die Hypoflexidrinne, die über den Paracon gleitet. Durch diese Höcker-Rinnen-Systeme wird $F_{\text{Beiß}}$ jeweils in eine lateral ablenkende Komponente F_{Abl} und eine anpressende Komponente F_{Anp} aufgeteilt. Die Verhältnisse sind in beiden Teilen gleich. (Gui Mam 1000 und 1023; SCAN. ORIG. Abk. siehe Kap. 4.5)

gerichtet ist, wird sie spätestens an dem Punkt, wo das Protoconid des unteren Molaren in die Parastylarrinne des oberen greift, umgelenkt: Die Aufwärtsbewegung des Unterkiefers erhält eine linguale Komponente (Abb. 116 A). Diese bleibt auch dann bestehen, wenn der Paracon in die Talonidrinne fährt (Abb. 116 B). Während der Kontakt zwischen Protoconid und Parastylarrinne ausläuft, wird die Ablenkung des Unterkiefers durch den Kontakt von Paracon und Hypoflexidrinne fortgesetzt. Die Richtung der Okklusion wird also weiterhin durch einen Höcker bestimmt, der durch eine Rinnenstruktur läuft, nur dass der Höcker nun im oberen und die Rinne im unteren Molaren zu suchen sind. Der Kieferschluss kann mindestens so weit ausgeführt werden, bis der Paracon den bukkalen Ausgang der Talonidrinne erreicht. Da die Talonidrinne über ihren ganzen Verlauf prominente Attritionsspuren zeigt, ist davon auszugehen, dass die Kiefer auch in der Regel mindestens bis zu diesem Punkt geschlossen werden. Für eine weitere Bewegung kann es durch die Form der Zähne keine Hinweise durch Abnutzungsspuren geben. Fest steht, dass die Mastikation von *Nanolestes* durch einen einphasigen *power stroke* bestimmt wird, der keinen definitiven Stoppunkt hat.

Die vielen Höcker, besonders des oberen Molaren, sprechen dafür, dass Nahrung durch das Gebiss von *Nanolestes* vielfach punktiert und fixiert werden konnte. Während des Kieferschlusses, bis zum Eintritt des Paracons in die Hypoflexidrinne, wird das Protocristid an der Paracrista vorbeigeführt. Dabei wird der Raum zwischen den antagonistischen Graten immer weiter eingeengt, ohne dass Schmelzkanten präzise aneinander vorbeigleiten. Schultz & Martin (2011), Schultz (2012) und Schultz & Martin (2014) haben bei der vergleichbaren Okklusion von Dryolestidenmolaren das Beispiel der aneinander vorbeigleitenden Klingen eines sich schließenden Zigarrenschneiders gegeben, während Crompton (1971) hierfür den Vergleich eines sich verkleinernden Ellipsoids benutzte. Für *Nanolestes* ist dieser Vergleich weniger zutreffend. Vielmehr belegt das Abkaumuster, dass diese Grate abrasiv abgetragen wurden. Gemessen an den Dreiecksstrukturen von primärem Trigon und Trigonid fallen die entstehenden Dentinareale jeweils nach außen ab und runden so das Profil des Grates (vgl. Abb. 28 und Abb. 30 auf den Seiten 74 und 76). Die Höcker der distalen, oberen Molarenflanke - Paracon, Metacon, „C“ und Metastylarhöcker, sowie teilweise vorhandene Höckerchen zwischen Paracon und Metacon - werden während dieses ersten Okklusionsabschnitts an dem Paracristid des unteren Molaren vorbeigeführt. Dieses bildet auch bei fortgeschrittener Abnutzung eine kantenartige Gratstruktur. Potentiell kann Nahrung durch die vielen Höcker am oberen Molaren fixiert werden, um sie dann durch das daran entlang geführte Paracristid abzuscheren oder abzureißen.

Der Umstand, dass selbst die insgesamt wenig abgenutzten Molaren von *Nanolestes* deutliche Abnutzungen im Hypoflexid zeigen, belegt, dass der zweite Teil der Okklusion, in dem der Paracon durch die Rinnenstruktur des unteren Molaren gleitet, von großer Bedeutung ist. Da der Schluss der

potentiellen Scherkanten schon im Übergang zum zweiten Teil erfolgt ist, muss dieser Abschnitt der Okklusion eine andere als scherschneidende Bedeutung haben. Auch unterscheidet sich das Zusammenspiel von Paracon und Hypoflexid von *Nanolestes* von dem System aus Protocon und Talonid der Tribosphenida dadurch, dass der Protocon in eine mehr oder weniger beckenförmige Struktur eingeleitet und dadurch eine komprimierende Wirkung auf eingeschlossene Nahrung ausüben kann (vgl. Abb. 54 auf Seite 104 und Abb. 79 auf Seite 134), während das Hypoflexid eine nach bukkal offene Rinne ist, in der jegliches Widerlager für solch eine komprimierende Funktion fehlt. Die Okklusionsrekonstruktion der Molaren von *Nanolestes* (vgl. Kap. 5.2.4) hat gezeigt, dass das Protoconid weit in den zervikalen Interdentalraum der oberen Molaren eindringt. Mit der lateralen Ablenkung des Unterkiefers wird erreicht, dass die unteren Molaren in diesem zweiten Teil der Okklusion in den Interdentalraum der oberen Molaren greifen. Dieser Raum weitet sich nach lingual. Eine Ablenkung des Unterkiefers in linguale Richtung ermöglicht also ein tieferes Eindringen des Trigonids in die obere Zahnreihe. Ein Vergleich hierzu findet sich beispielsweise bei *Oryzorictes* (vgl. Abb. 15 auf Seite 59). Auch hier besteht ein größerer Interdentalraum zwischen den oberen Molaren, der noch dadurch erweitert wird, dass das Maxillare zwischen den Molaren ausgekolkt ist und damit Platz für ein potentiell tiefes Eingleiten des Trigonids zwischen die oberen Molaren schafft.

Spitze Höcker scheinen effektiver zu sein als Scherkanten um Insekten zu punktieren. Eine Scherkante kann erst nach dem Punktieren des Insekts in Funktion treten (Evans & Sanson 1998). Außerdem besteht ein Zusammenhang zwischen der Höckerform und der Kraft, die für die Penetration eines Insektenexoskeletts benötigt wird: je spitzer ein Höcker ist, desto geringer der nötige Kraftaufwand (Evans & Sanson 1998). Spitze Höcker sind zudem besonders gut geeignet, um in ein weiches Insekt einzudringen. Stumpfer Höcker eignen sich dagegen eher für das Aufbrechen von hartschaligen Insekten (Evans & Sanson 1998). Gleichzeitig weiten stumpfe Höcker einen bestehenden Bruch in der Nahrung bei gleicher Eindringtiefe mehr, als dies spitze Höcker tun (Strait 1998). Im Umkehrschluss bedeutet dies, dass ein spitzer Höcker tiefer eindringen muss als ein stumpfer, um die gleiche Weitung des Materials zu erzielen. In Bezug auf die relativ spitzen Molaren von *Nanolestes* bedeutet das, dass die Zähne gut geeignet sind, um punktförmig Kraft auf Nahrungsobjekte auszuüben, was besonders für das Fressen von weichen Insekten nötig ist. Nach Strait (1998) sind besonders kleine Tiere darauf angewiesen, ihre Beißkraft punktgenau einzusetzen, da ihnen aufgrund der geringeren Körpergröße nur relativ wenig Kraft zur Verfügung steht.

Strait (1993, 1998) hat gezeigt, dass Höcker nicht ausreichen, um Insekten, sowohl feste als auch weiche, zu zerteilen. Sie führte an, dass dafür Scherkanten nötig sind. Die Molaren von *Nanolestes* zeigen kaum Facettierungen im Schmelz, dafür aber abrasive Abnutzungen an den meisten Graten. Der zweite Okklusionsabschnitt, in dem das Hypoflexid nach dem Schluss der potentiellen

Scherkanten weiter über den Paracon gleitet, resultiert in einer weiten lateralen Bewegungskomponente. Diese ist weder mit einer scherschneidenden, noch mit einer komprimierenden Funktion verbunden. Unter der Voraussetzung, dass dieser Bewegungsabschnitt aber dennoch dem Nahrungsaufschluss dient, kann angenommen werden, dass die Nahrung, die durch die vielen Höcker und Höckerchen der oberen Zahnreihe fixiert wird, durch diese relativ weite Bewegung zwischen den okkludierenden Molaren gedehnt und zerrissen wird. Im Hinblick auf eine mutmaßlich insektivore Lebensweise kann so das Weichgewebe aus einem partiell aufgebrochenen Exoskelett gedehnt und herausgezogen werden. Durch das tiefe Ineinandergreifen der oberen und unteren Molaren und die relativ weite, laterale Auslenkung des Unterkiefers wird ein Maximum an Dehnung von Nahrungsobjekten erreicht. Als oberflächenvergrößernde Vorbereitung auf die chemische Verdauung im Gastrointestinaltrakt kann dies als funktionale Alternative zum scherschneidenden Zerteilen der Nahrung in Betracht gezogen werden, das Strait (1993) als Voraussetzung zur Zerteilung von Insekten beschrieben hat.

Der einzige bekannte obere Molar von *Amphibetulimus* ist etwas größer als die beschriebenen Molaren von *Nanolestes drescheri* (vgl. Martin 2002 und Averianov et al. im Druck). Trotz der ähnlichen Form zeigt der Molar von *Amphibetulimus* jedoch Abnutzungerscheinungen, die bei den 15 untersuchten oberen Molaren von *Nanolestes* nicht zu finden sind (vgl. Kap. 5.2.2 und 5.3). Die Führung des Protoconids durch die Hypoflexidrinne ist offenbar auch bei *Amphibetulimus* gegeben. Die Striationen und Facettierungen bei *Amphibetulimus* belegen zusätzlich Attrition durch untere Molaren. Durch den präzisen Kieferschluss werden die Schmelzkanten oberhalb dieser Facetten eng an den entsprechenden Antagonisten vorbeigeführt und können so Nahrung scherschneidend zerteilen. Während diese Scherflächen deutlich erkennbar sind, ist apikale Abnutzung, wie sie bei *Nanolestes* dominiert, nur sehr gering ausgeprägt.

Nach Evans & Sanson (1998) hat nicht nur die Form eines Zahnes Auswirkungen auf das Zerkleinerungspotential, sondern auch seine Größe. Ob der Größenunterschied zwischen *Nanolestes* und *Amphibetulimus* ausschlaggebend für die Unterschiede in den Usuren ist, kann nicht ohne weiteres beantwortet werden. Vielmehr können auch andere Faktoren, zum Beispiel unterschiedliche Nahrungspräferenzen, wie sie auch innerhalb der Insektivorie zu finden sind (Freeman 1979b, Strait 1993, Santana et al. 2011), die Abnutzung der Zähne beeinflussen.

6.2. Tenrecidae

Die untersuchten Tenrecidae wurden für diese Arbeit in funktionale Gruppen eingeteilt. Ausgehend vom tribosphenischen Habitus lassen sich Reduktionen und Ableitungen aufreihen (vgl. Kap. 5.1.1). Für *Potamogale* ist zunächst ein beinahe vollständig tribosphenisches Molarenmuster festzustellen. Für die untersuchten Oryzorictinae Dobson, 1882 (*Microgale*, *Limnogale* und *Oryzorictes*) ist der

Verlust des Metacons und die Reduzierung des Protocons kennzeichnend. Die Tenrecidae Gray, 1821 (*Hemicentetes*, *Echinops*, *Tenrec* und *Setifer*) zeigen schließlich den Verlust des Protocons und den Umbau des Talonids, womit der rinnenartige Habitus in eine Art Postcingulid oder einen breiten Höcker umgewandelt wird.

Phylogenetische Studien auf molekularer Basis haben bestätigt, dass *Potamogale* eine basale Stellung innerhalb der Tenrecidae einnimmt und damit der tribosphenische Molar für die Tenrecidae ein plesiomorphes Merkmal ist. Von den hier untersuchten Taxa folgen dann die Gruppe der Tenrecidae, *Oryzorictes* und schließlich *Microgale* und *Limnogale* (Asher & Hofreiter 2006, Poux et al. 2008). Für die Tenrecidae gilt also, dass die unter Kapitel 5.1.1 beschriebene, sukzessive Reduktionsreihe der Molarenform nicht direkt mit der phylogenetischen Reihung korreliert.

6.2.1. Vergleichbarkeit mit Prätribosphenida

Die Tenrecidae sind schon mehrfach als Vergleich zu mesozoischen Prätribosphenida, Stammlinien-Zatheria und basalen Tribosphenida herangezogen worden (Butler 1939, Mills 1964, Kermack et al. 1965, Mills 1967b, Butler 1972, Oron & Crompton 1985, Schultz 2012).

Potamogale hat eine tribosphenische obere und eine annähernd tribosphenische untere Molarenform (Abb. 117). Zwei Merkmale, die für die Entwicklungslinie zum tribosphenischen oberen Molaren bestimmend sind - die linguale Position des Metacons und die Präsenz des Protocons - lassen sich bei *Potamogale* unterschiedlich deutlich erkennen. Der Protocon ist ein markanter Höcker, der an der Okklusion einen bedeutenden Anteil hat. Der Metacon jedoch liegt bei *Potamogale* nicht distal hinter

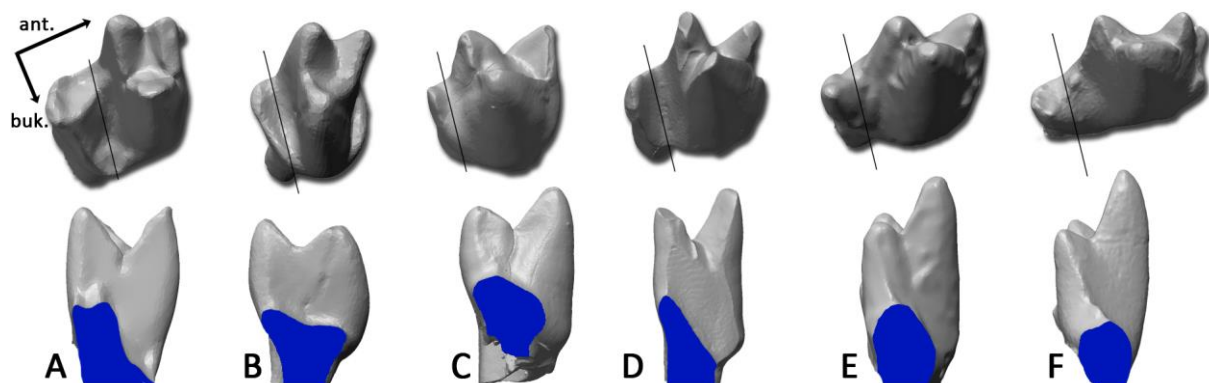


Abb. 117: Untere Molaren der Tenrecidae *Potamogale velox* (A; linker m2, ZMB MAM 71593, gespiegelt) und *Setifer setosus* (B; rechter m2, SMF 81977), sowie des Dryolestiden *Henkelotherium guimarotae* (C; Position unbekannt, Gui Mam 1220), des Stammlinienvertreters der Zatheria *Nanolestes drescheriae* (D; Position unbekannt, Gui Mam 1000, gespiegelt) und *Amphitherium rixoni* (E; m4, BMNH 36822), sowie des basalen Zatheria-Vertreeters *Peramus* (F; m2, BMNH 48404) in bukko-distaler Aufsicht (obere Reihe) und die dazugehörigen Transversalschnitte durch das Talonid (untere Reihe; die Lage des Schnittes ist jeweils in der oberen Reihe gekennzeichnet). Die Zähne sind nicht maßstäblich dargestellt.

dem Paracon, wie es beispielsweise bei *Kielantherium*, *Juramaia* und weiteren basalen Tribosphenida der Fall ist. Vielmehr ist er nach bukkal verschoben, nahe an die gedachte Verbindungslinie zwischen Paracon und Metastyl (vgl. 5.1.1, Abb. 13 und Abb. 14 A). Die flache Scharte zwischen Paracon und Metacon ist jedoch ausreichend, um während der Okklusion über den bukkalen Talonidhöcker zu gleiten und dabei die Facetten 3 und 4 zu erzeugen. Der Metacon von *Palaeoxonodon*, eines nicht-tribosphenischen Stammlinienvertreterers der Zatheria, hat ebenfalls eine Position, die nur leicht aus der Verbindungslinie zwischen Paracon und Metastyl nach lingual herausgerückt ist (vgl. Kap. 6.1.1, Abb. 108 A₁). Davis (2011) berichtet von einem oberen Molaren von *Palaeoxonodon*, der eine Facette an der mesiolingualen Flanke des Metacons zeigt (vgl. Kap. 6.1.1). Auch wenn es bei *Palaeoxonodon* eine Ausnahme zu sein scheint, wird deutlich, dass die leicht veränderte Position des Metacons auch hier mit der Ausbildung einer zusätzlichen Facette verbunden sein kann. Mills (1964) berichtet von einer einzigen, kleinen Facette an der mesio-bukkalen Flanke des Talonidhöckers eines unteren Molaren von *Amphitherium* (vgl. Kap. 6.1.1 und Abb. 117 E). Dies könnte die antagonistische Facette zu einem Metacon sein, der eine ähnliche Position wie bei *Potamogale* oder *Palaeoxonodon* hat.

Der untere Molar von *Potamogale* weicht insofern vom tribosphenischen Muster ab, als dass er kein beckenförmiges Talonid hat (Abb. 117 A). Vielmehr fällt es bukkal und lingual des obliquen Cristids ab. Dies bedeutet für die Okklusion, dass während der ersten Phase des Kieferschlusses der Paracon durch die Hypoflexidrinne gleitet, während das Trigonid in den Interdentalraum des Oberkiefers fährt. Der Protocon zeigt an seiner mesialen und distalen Flanke jeweils Facetten. Sie belegen die Duplikatur der scherschneidenden Kontakte zwischen Trigonid und Paracon, beziehungsweise Trigonid und Metacon, durch den Protocon. Nach der zentralen Okklusion, also in einer zweiten Phase des *power stroke*, facettiert der bukkale Teil des Protocons die linguale Flanke des Talonids geringfügig.

Bei der Okklusion von *Potamogale* spielt die Scharte zwischen Paracon und Metacon, in die der bukkale Talonidhöcker gleitet, ebenso eine führende Rolle, wie der Paracon, der durch die Hypoflexidrinne fährt. Der Protocon ist in der ersten Phase des *power stroke* am interdentalen Scherschneiden (vgl. Schultz 2011) beteiligt und usiert erst in der zweiten Phase das Talonid. Eine vergleichbare Kaumechanik ist für *Kielantherium* denkbar. Hier ist ein kleiner Protocon vorhanden, der nach Lopatin & Averianov (2007b) an der mesialen Flanke facettiert ist. Das Talonid von *Kielantherium* ist, so wie bei *Potamogale*, nicht beckenförmig. Die erste Phase muss also auch hier durch das Zusammenspiel von Paracon und Hypoflexid, beziehungsweise Hypoconid und Scharte zwischen Paracon und Metacon geführt sein und nicht durch den Protocon, der in das Talonid gleitet, wie bei den Tribosphenida. Der Protocon bewirkt einen definitiven Stoppunkt der Phase I, wenn er mit dem lingualen Teil des Talonids okkludiert.

Die Tenrecidae, die in der funktionalen Reihung auf *Potamogale* folgen – *Microgale*, *Limnogale* und *Oryzorictes* – zeigen einen weniger deutlich ausgeprägten Protocon und ein einhöckeriges Talonid. Da der Metacon fehlt, ist keine Scharte zwischen ihm und dem Paracon vorhanden. Folglich kann nur das Zusammenspiel von Paracon und Hypoflexid während der Okklusion führend wirken. Die funktionelle Rolle der abgewandelten Protocone von *Microgale* und *Limnogale* ist anhand der wenigen untersuchten Exemplare schwer zu beurteilen. Eine Duplikatur von scherschneidenden Facetten ist bei ihnen und bei *Oryzorictes* nicht beobachtet worden. Der klare Protocon von *Oryzorictes* kann jedoch durchaus eine zentrale Okklusion und somit ein definitives Ende der Phase I wie bei *Potamogale* bewirken. Die untersuchten Exemplare von *Microgale* zeigen Usuren in der relativ kurzen Parastylarrinne, die zeigen, dass diese während der Okklusion durch das Protoconid usiert wird.

Sieht man von dem Protocon ab, sind die Molaren von *Microgale*, *Limnogale* und *Oryzorictes* durchaus vergleichbar mit prätribosphenischen Taxa wie den Dryolestiden und den Stammlinienvertretern der Zatheria. Die oberen Molaren haben prinzipiell eine dreieckige Form, wobei der Paracon der einzige linguale Höcker ist. Während der Okklusion greift er in die Talonidrinne, die nach bukkal abfällt (Abb. 117). Dieses Zusammenspiel bestimmt die Richtung des okkludierenden Unterkiefers während des *power stroke*. Schon allein die Zahnform von *Microgale* zeigt zusätzlich an, dass das Protoconid durch die Parastylarrinne in den Interdentalraum der oberen Molaren gelenkt wird. Hier ist also eine zusätzliche Führungsstruktur dokumentiert.

Die untersuchten Tenrecinae (*Hemicentetes*, *Echinops*, *Tenrec* und *Setifer*) zeigen stärkere Ableitungen vom tribosphenischen Molarenmuster als *Potamogale* und die untersuchten Oryzorictinae. Aus dieser Gruppe sticht besonders *Hemicentetes* heraus. Die Molaren sind so schlank, dass das primäre Trigon im oberen Molaren relativ stumpfwinkelig ist. Ein noch extremeres Bild zeigen die unteren Molaren, bei denen kaum noch von einem dreieckigen Trigonid gesprochen werden kann (vgl. Kap. 5.1.1, Abb. 16). Die übrigen Tenrecinae zeigen breite, mesio-distal kurze obere Molaren ohne Protocon und Metacon (Abb. 117 B). Das Talonid der unteren Molaren gleicht einem Postcingulid, das nach bukkal und lingual offen ist, oder einem sehr breiten Höcker. Damit ist es weder mit der nach bukkal abfallenden Rinnenstruktur, beziehungsweise dem Hypoflexid, zu vergleichen, wie es bei den Dryolestiden, den Stammlinienvertretern der Zatheria und den anderen Tenrecidae vorhanden ist, noch mit dem beckenförmigen Talonid der Tribosphenida (Abb. 117 und Abb. 120, Seite 186).

Die Okklusion wird bei dieser Gruppe nicht durch führende Strukturen unterstützt. Es fehlen sowohl die Führung des Talonids durch Paracon und Metacon, als auch das Eingleiten des Paracons in eine Hypoflexidrinne oder des Protocons in ein beckenförmiges Talonid. Lediglich die kurze Parastylarrinne kann potentiell das Protoconid in den Interdentalraum des Oberkiefers lenken. Die

Okklusion wird maßgeblich durch das interdendale Scherschneiden der vereinfachten, dreieckigen Molaren bestimmt. Oron & Crompton (1985) haben in diesem Zusammenhang berichtet, dass die unteren Molaren nicht weit zwischen die oberen fahren. Dies kann anhand des Abkaumusters von *Setifer setosus* bestätigt werden (vgl. Kap. 5.1.3), das nur geringe Abnutzungsspuren an den zervikal liegenden Strukturen (Cingulae und Talonid) zeigt. Die OFA-Analyse hat gezeigt, dass der Kauschlag spätestens dann stoppt, wenn der Paracon auf das Talonid trifft. Die Beobachtungen an lebenden *Tenrec ecaudatus* von Oron & Crompton (1985) und die vorliegende Untersuchung von Molarenreihen der Tenrecidae belegen, dass bei diesen Tieren ein einphasiger Kauschlag ausgeführt wird. Dies ist wiederum eine Übereinstimmung mit den Dryolestiden, Stammlinienvertretern der Zatheria und prätribosphenischen Zatheria. Ein weiterer Unterschied liegt in dem definitiven Stopp der Phase I. Auch wenn die Molaren der Tenrecinae normalerweise nicht so intensiv verzahnt werden, trifft der Paracon bei entsprechend starker Schließung auf das Talonid des unteren Molaren. Den prätribosphenischen Stammlinienvertretern der Zatheria fehlt eine solche stoppende Struktur.

Es bleibt festzustellen, dass es sich bei den zalambdodonten Molaren der Tenrecidae um Zähne handelt, die sich aus der tribosphenischen Form ableiten lassen. Daher ist die Zalambdodontie als Schlüsselentwicklung von Asher & Sánchez-Villagra (2005) diskutiert worden (vgl. Kap. 3.3.2). Sie sehen in der zalambdodonten Molarenform - nicht nur der Tenrecidae - keine direkte Spezialisierung. Vielmehr stellen sie fest, dass rezente zalambdodont bezahnte Taxa in der Regel nicht sehr divers sind. Ausnahmen stellen dabei solche Gruppen dar, die dem direkten interspezifischen Konkurrenzkampf entzogen sind: die meisten Tenrecidae haben sich auf einer isolierten Insel (Madagaskar) entwickelt, die Chrysochloridae leben fossorial.

Die hier untersuchten Tenrecinae weisen, mit Ausnahme von *Hemicentetes*, sehr breite Molaren auf, wodurch die Facetten an der mesialen und distalen Kronenflanke sehr spitzwinkelig zueinander stehen (vgl. Kap. 5.1.1 und 6.4.4). Daraus ergeben sich relativ lange potentielle Scherkanten, die nahezu senkrecht zur Längsachse des Unterkiefers ausgerichtet sind. Die starke Rotationsbewegung, die von Oron & Crompton (1985) bei *Tenrec* beobachtet wurde (vgl. Kap. 6.4.5), wird erst durch diese Stellung möglich. Oron & Crompton (1985) vermuten in dieser Art des Kieferschlusses eine Anpassung um bestimmte Invertebraten aufzuschließen, ohne diese weiter benennen zu können. Weiterhin sehen sie in der Rotation des Unterkiefers um die Längsachse ein Merkmal, das sie auch frühen Säugetieren zusprechen.

6.3. Didelphimorphia

6.3.1. Vergleichbarkeit mit mesozoischen Tribosphenida

Wie bereits eingangs erwähnt (s. Kap. 3.3.1), ist *Didelphis* ein klassisches Vergleichstaxon zu kretazischen Theria. Die Arbeiten von Crompton & Hiiemäe (1969b), Crompton & Hiiemäe (1969a), Hiiemäe & Jenkins (1969), sowie Crompton & Hiiemäe (1970) und Crompton & Kielan-Jaworowska (1978) nahmen Bezug auf *Didelphis „marsupialis“*. Es darf jedoch vermutet werden, dass es sich bei dem Taxon, welches in diesen Arbeiten beschrieben wurde, nach aktueller Systematik tatsächlich um *D. virginiana* handelt. Als sogenanntes "Nordopossum" - *Didelphis virginiana* Kerr, 1792 - wurde schon frühzeitig das einzige Beuteltier Nordamerikas beschrieben. Die Klassifizierung von Kerr wurde in den 1950er Jahren dahingehend revidiert, dass die Spezies zur Subspezies *D. marsupialis virginiana* (Kerr, 1792) erklärt wurde (Hershkovitz 1951, Hall und Kelson, 1959; beide zitiert in McManus 1974). Durch diesen Umstand war es bis in die 1970er Jahre hinein üblich, die nordamerikanische Opossumart als *D. marsupialis* zu bezeichnen. Erst durch die Revision von Gardner (1973) und McManus (1974) erlangte das Nordopossum wieder die Stellung einer Spezies und wird daher in der aktuellen Systematik wieder als *D. virginiana* Kerr, 1792 geführt (Gardner 2005).

Aus der angeführten taxonomischen Geschichte, wie auch aus dem Umstand, dass *Didelphis virginiana* in den USA eine verbreitete, relativ einfach zugängliche Spezies ist, kann angenommen werden, dass die angeführten Arbeiten aus den späten 1960er und den '70er Jahren sich auf diese nordamerikanische Spezies bezog. Erhärtet wird dies im Fall von Crompton und Kielan-Jaworowska (1978; S. 279) noch durch die Umschreibung der Spezies als "North American opossum *Didelphis marsupialis*".

Bereits Clemens (1968) stellte den Vergleich von *Didelphis* mit Marsupialia der späten Kreide kritisch in Frage. Danach kann *Didelphis* nicht als archätypisch für diese Gruppe angesehen werden, weil dieses Taxon ein Mosaik aus primitiven und abgeleiteten Merkmalen aufweist. Clemens merkte daher an, dass *Didelphis* nicht als „lebendes Fossil“ bezeichnet werden sollte, wie es von anderen Bearbeitern getan wurde (Clemens nennt selber keine Beispiele. Ein Beleg ist bei Maier 1980, S. 7 zu finden.). Viele der evolutiv veränderten Merkmale beziehen sich auf das postcraniale Skelett des Opossums. Der aktuelle Fossilbericht erlaubt keinen Vergleich dieser Merkmale mit kretazischen Taxa. Vielmehr muss sich ein Vergleich auf die Bezahnung reduzieren. Clemens (1968) zeigte, dass bei nische Spezies bezogen. Erhärtet wird dies im *Didelphis* Abweichungen von der ursprünglichen Konfiguration vorliegen. Selbst wenn man nur das Molarengebiss betrachtet, stellt man fest, dass bei *Didelphis* der Paracon deutlich kleiner ist als der Metacon und der Stylocon. Clemens (1968) verglich die Molaren von *Didelphis* mit denen von *Alphadon marshi*, der einzigen der acht validen Spezies dieser Gattung, die zu der Zeit schon beschrieben war. Zuvor hatte Clemens (1966) bereits die weite Streuung bei der Vermessung von oberen Molaren Fall von Crompton & Kielan-Jaworowska der

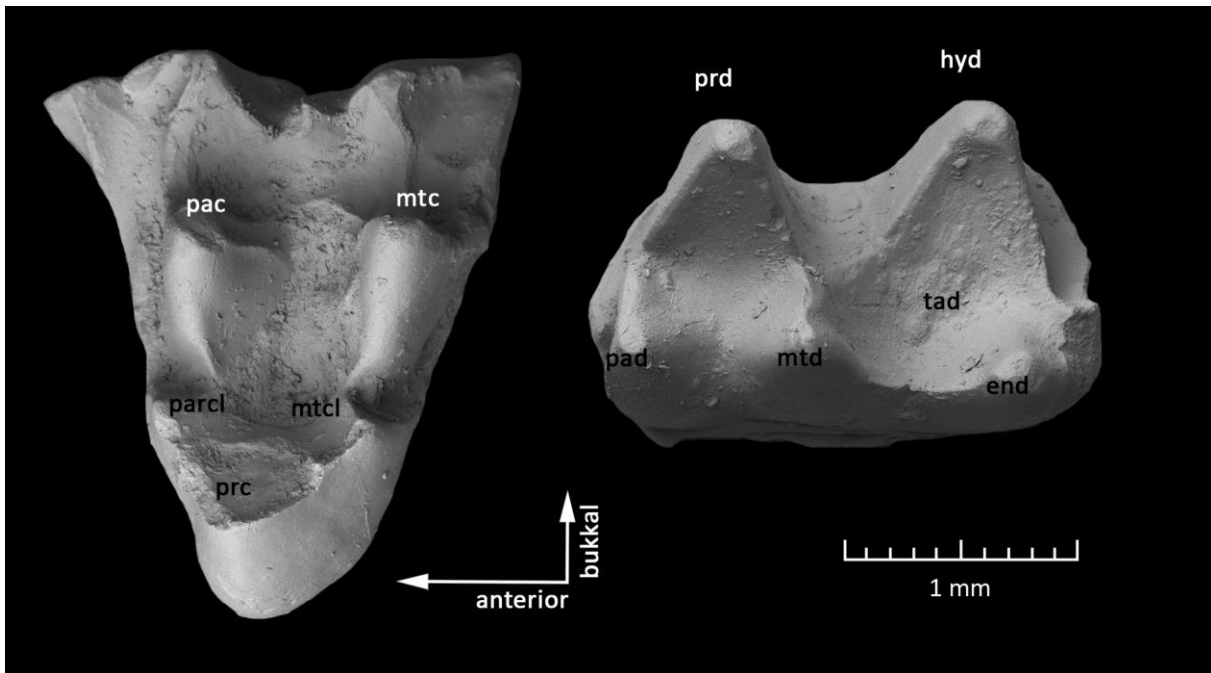


Abb. 118: Rechter oberer Molar (OMNH 63223; gespiegelt, REM, ABG) und rechter unterer Molar (OMNH 63236; REM, ABG) von *Alphadon wilsoni*.

Gattung *Alphadon* bemerkt und vermutet, dass es sich um mehr als eine Art handelte. Dementsprechend wurde von Lillegraven (1969) kurz danach die Spezies *A. wilsoni* beschrieben. Johanson (1996) synonymisierte Teile der bei Clemens (1968) als *A. marshi* deklarierten Exemplare mit *A. wilsoni*. Clemens (1968) zeigte, dass bei *A. marshi*, respektive *A. wilsoni*, der Paracon die gleiche Höhe hat wie der Metacon. Nach Clemens (1968), sowie Crompton & Kielan-Jaworowska (1978), fehlt bei *Didelphis* der Paraconulus, während bei den meisten Marsupialia der Oberkreide, darunter *Alphadon* und *Protolambda*, sowohl ein Paraconulus als auch ein Metaconulus im oberen Molaren vorhanden ist (Abb. 118, Abb. 119). Diese Höcker sind bereits bei einigen basalen Tribosphenida, z.B. *Pappotherium*, *Holoclemensia*, *Comanchea* und *Zygiocuspis* vorhanden und gehören zur ursprünglichen Konfiguration der Molaren der Marsupialia (Kielan-Jaworowska et al. 2004). Es wurde festgestellt, dass das Fehlen des Paraconulus und die Präsenz des Metaconulus nicht einheitlich für *Didelphis* angenommen werden kann. Wenn überhaupt angelegt, sind diese Höckerchen so klein, dass sie im Abnutzungsstadium II bereits abgetragen werden. Es wurden Exemplare beobachtet, die eine Auswölbung an der disto-lingualen Seite des Metacons zeigen, die als Metaconulus bezeichnet werden kann. Diese ist aber nicht bei allen Individuen beobachtet worden. Entgegen den zuvor genannten Bearbeitern, wurden auch solche Exemplare untersucht, die einen rudimentären Paraconulus aufweisen (vgl. Abb. 35 A₃). Dieser ist in seiner Ausprägung sogar deutlicher abgesetzt als der Metaconulus. Er liegt als eigenständiges Höckerchen zwischen dem

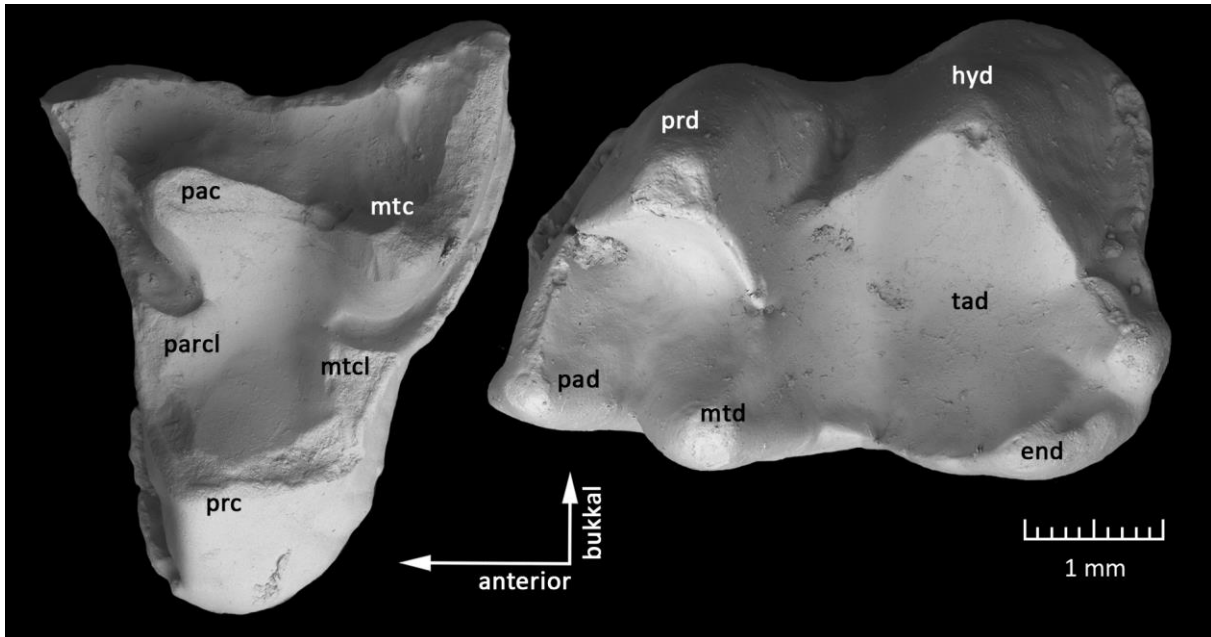


Abb. 119: Rechter oberer Molar (OMNH 63536; REM, ABG) und rechter unterer Molar (OMNH 63538; REM, ABG) von *Protolambda hatcheri*.

Protocon und dem Paracon und näher bei letzterem. Weiter führte Clemens (1968) an, dass im unteren Molaren von *Didelphis* das Präcingulid deutlich vergrößert ist, während bei *A. marshi*, beziehungsweise *A. wilsoni*, nur ein schmales Band um den mesio-bukkalen Kronenrand läuft (Abb. 118). Außerdem zeigt *Alphadon* ein Postcingulid distal von Hypoconid und Hypoconulid. Die Beobachtungen, die Clemens (1968) für *A. marshi*, respektive *A. wilsoni* aufgestellt hat, lassen sich auch auf *A. halleyi* übertragen. Allerdings sind die Molaren von *A. marshi* größer als die von *A. wilsoni*, welche wiederum größer sind als die von *A. halleyi* [Länge m2: *A. marshi* - 2,65 mm (Lillegraven 1969), *A. wilsoni* - 2,04 mm (Lillegraven 1969), *A. halleyi* - 1,86-1,91 mm nach (Lillegraven & McKenna 1986); vgl. Anhang 10.4]. Alle drei Arten sind jedoch wiederum kleiner als *Didelphis*. In ihrer Größe ähneln sich die Molaren von *Didelphis* und der hier untersuchten *Protolambda hatcheri* (vgl. Anhang 10.4). In der Morphologie besteht weitgehend Übereinstimmung mit *Alphadon*: Im oberen Molaren von *P. hatcheri* sind Paracon und Metacon nahezu gleich groß und Paraconulus und Metaconulus sind deutlich differenzierter vorhanden. Der Stylarschelf ist vergleichsweise schmal. Im unteren Molaren sind ebenfalls Prä- und Postcingulide vorhanden. Das Talonid ist beckenförmig und länger als das Trigonid (Abb. 119, Abb. 120).

Die ebenfalls untersuchten Taxa *Monodelphis* und *Caluromys* zeigen ähnliche Abweichungen vom tribosphenischen Grundmuster. Die Molaren von *Caluromys* ähneln stärker denen von *Didelphis* als denen von *Monodelphis*. Dies bezieht sich vor allem auf die Proportionierung von Trigonid und Talonid, aber auch auf das weniger hohe Relief. Im oberen Molaren ist der Paracon im Vergleich zu

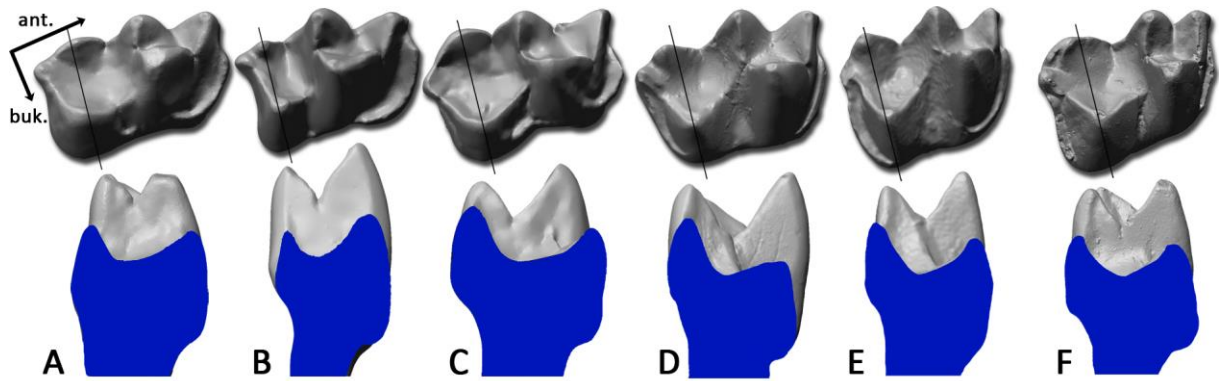


Abb. 120: Rechte untere Molaren (m2) von *Didelphis aurita/albiventris* (A; ZMB MAM 37575), *Monodelphis domestica* (B; USNM 528403), *Caluromys derbianus* (C; USNM 309262), *Alphadon halleyi* (D; OMNH 25165, gespiegelt), *A. wilsoni* (E; OMNH 63236; gespiegelt) und *Protolambda hatcheri* (F; OMNH 63538) in bukko-distaler Aufsicht auf das Talonidbecken (obere Reihe) und auf die dazugehörigen Transversalschnitte durch Hypoconid und Entoconid (untere Reihe; die Lage des Schnittes ist jeweils in der oberen Reihe gekennzeichnet). Die Zähne sind auf eine Länge skaliert und nicht maßstäblich dargestellt. Die Talonide sind größtenteils beckenförmig, nur *Monodelphis* stellt hievon eine Ausnahme dar. *Monodelphis* zeichnet sich in diesem Vergleich weiterhin durch ein sehr kleines Entoconid und ein kurzes Talonid aus. Die Grundfläche des Beckens wird massgeblich vom Verlauf des obliquen Cristids beeinflusst. *Alphadon* zeigt in dieser Beziehung besonders diagonal verlaufende Grate, während sie bei den anderen Arten mehr bukkal liegen. Letzteres vergrößert die Grundfläche des Beckens.

Didelphis und *Monodelphis* sehr groß. Er erreicht sogar beinahe die Höhe des Metacons. Wie bei *Monodelphis* sind Para- oder Metaconuli nicht ausgebildet. Das Präcingulid der unteren Molaren ist vergleichsweise klein. Bei *Monodelphis* ist der Paracon zwar ebenfalls der kleinste der drei Haupthöcker im oberen Molaren, proportional gesehen ist er jedoch größer als bei *Didelphis*. Während bei *Didelphis* der Paraconulus, wenn überhaupt vorhanden, sehr klein ist, fehlen er und der Metaconulus bei *Monodelphis*. Das von Clemens (1968) angeführte relativ große Präcingulid des unteren Molaren von *Didelphis* findet sich auch bei *Monodelphis* (Abb. 120), wo es proportional sogar noch etwas größer ist. Ein deutlicher Unterschied zwischen *Didelphis* und *Monodelphis* ist die Form des Talonids im unteren Molaren (Abb. 120). Im Zusammenhang mit der tribosphenischen Molarenform wird häufig das beckenartige Talonid erwähnt, wie es bei *Didelphis* zu beobachten ist. Die drei Talonidhöcker umranden dabei die Beckenstruktur. Im Gegensatz dazu ist bei *Monodelphis* das Hypoconulid, der distale Talonidhöcker, weniger weit nach distal versetzt, als bei den anderen untersuchten rezenten und fossilen Didelphimorphia. Vielmehr ist er mehr an die gedachte Verbindungslinie zwischen den Höckerspitzen von Hypoconid und Entoconid gerückt. Insgesamt ist das Talonid von *Monodelphis* mesio-distal komprimiert und deutlich kürzer als das Trigonid (Abb. 120). Sowohl bei *Didelphis*, als auch bei *Caluromys* sind Trigonid und Talonid ungefähr gleich lang oder das Talonid ist sogar länger. Dies trifft auch auf *Alphadon* und *Protolambda* zu. Bei *Didelphis*, *Caluromys*, *Alphadon* und *Protolambda* ist das Talonid lingual durch das Entoconid begrenzt. Dieser Höcker ist dabei jeweils höher als das Hypoconid (Abb. 120). Bei *Monodelphis* ist

dagegen das Entoconid kleiner als das Hypoconid. Zusammen mit der relativ verkürzten Länge des Talonids ergibt sich damit das Bild des am wenigsten beckenförmigen Talonids innerhalb dieses Vergleichs.

Neben den morphologischen Ableitungen von *Didelphis* ist ein wesentlicher Unterschied zu vielen kretazischen Taxa die Körpergröße. *Didelphis* variiert stark im individuellen Lebendgewicht, das zwischen 650 und 5.500 g betragen kann (vgl. Kap. 3.3.3). Dagegen stehen Abschätzungen des Gewichts von *Alphadon* anhand der Molarendimensionen von Gordon (2003). Sie hat für *A. halleyi* eine Körpermasse von 43 bis mehr als 90 g berechnet. Die Vermessungen für die RI-Analyse in dieser Arbeit zeigen, dass die Zähne von *Alphadon* deutlich kleiner im Umfang und der Kronenoberfläche sind als die von *Didelphis*. Die Messwerte von *Protolambda hatcheri* sind denen von *Didelphis* ähnlich, und lassen dadurch auf eine relativ ähnliche Körpergröße schließen. *Alphadon* ist dagegen in Bezug auf die Körpergröße eher mit *Monodelphis* oder *Caluromys* zu vergleichen, als mit *Didelphis* (vgl. Kap. 3.3.3).

Trotz der geschilderten Unterschiede bietet *Didelphis* eine Molarenform, die der tribosphenischen näher kommt, als die vieler anderer rezenter Spezies. Weiterhin bietet *Didelphis* den Vorteil, dass in vielen Sammlungen Belegexemplare vorhanden sind und umfassende biologische Studien über diese Gattung betrieben wurden. Als aktualistischer Vergleich zu den kretazischen Tribosphenida, vor allem den Marsupialia, ist *Didelphis* immer noch geeignet, wenn man bestehende Unterschiede berücksichtigt. Entgegen der Darstellung von Crompton & Hiiemäe (1970) wurden für *D. marsupialis* Belege für die Ausführung der Phase II des *power stroke* dokumentiert (vgl. Kap. 5.4.2). Die Diskrepanz zu den Ergebnissen von Crompton & Hiiemäe (1970) ist dabei im direkten Zusammenhang mit der individuellen Ausprägung von Abnutzungerscheinungen zu sehen. Das individuumabhängige Auftreten der Facette 9, also der einzigen Schmelzfacette, die beim tribosphenischen Molaren die Phase II dokumentiert, belegt das funktionale Potential dieses Zahntyps bei einer omnivoren Lebensweise.

Wie bei *Didelphis* ist auch bei *Monodelphis* und *Caluromys* festzustellen, dass es Abweichungen vom basalen tribosphenischen Molarenmuster gibt. Wie gezeigt wurde, sind die Unterschiede verschieden deutlich kombiniert und ausgeprägt. Um die rezenten Vergleichsmöglichkeiten von *Didelphis* zu erweitern, eignen sich dennoch beide Gattungen, da die Unterschiede in der Form der Molaren nur sehr gering sind. Sowohl *Monodelphis*, als auch *Caluromys*, sind deutlich kleiner als *Didelphis* (vgl. Kap. 3.3.3). Damit kommen sie wiederum näher an die Körpergrößen vieler mesozoischer Taxa heran (vgl. Gordon 2003). Die Biologie, vor allem die Ökologie von allen drei rezenten Vergleichsgattungen, ist bekannt (vgl. Kap. 3.3.3). Dies macht sie zu einer wertvollen Informationsgrundlage für die Untersuchung fossiler Didelphidenmolaren. Um über die qualitative, deskriptive Morphologie hinaus zu gehen, wurde daher ein Vergleich der RI-Werte vorgenommen.

6.3.2. Relief-Index

Der Relief-Index (RI) ist ein Maß für die Komplexität der Zahnkrone. Je höher der Quotient, desto differenzierter, bzw. steiler ist das Relief des untersuchten Zahns. Die ursprüngliche Hypothese, dass sich Nahrungsadaptationen in den Werten des Relief-Index widerspiegeln, wurde für rezente Primaten mehrfach bestätigt. So sind die Werte für den frugivoren Schimpansen niedriger als für den folivoren Gorilla (Ungar & M'Kirera 2003), frugivore Cercopithecinen ähneln in ihrem RI den Schimpansen, wogegen die folivoren Colobinen sogar noch einen deutlich höheren Indexwert zeigen, als der Gorilla (Ulhaas 2006). Boyer (2008) untersuchte 19 Taxa aus der Gruppe der Euarchonta und stellte fest, dass sich der RI eignet, um Nahrungspräferenzen zu charakterisieren. Es wurde unterschieden in frugivore Taxa mit niedrigen RI-Werten, omnivore Taxa mit etwas höheren Werten und schließlich insektivore und folivore Taxa mit den höchsten Indexwerten. Eine Trennung von insektivoren und folivoren Adaptationen konnte nicht erfolgen, da die RI-Werte ähnliche Beträge haben.

In der vorliegenden Arbeit konnte gezeigt werden, dass der RI geeignet ist, um die untersuchten Didelphimorphia ihrer Ernährung entsprechend zu charakterisieren (Abb. 121). Bereits in der Morphologie zeigt sich, dass die Molaren von *Caluromys* und *Didelphis* eine flache und stumpfere -

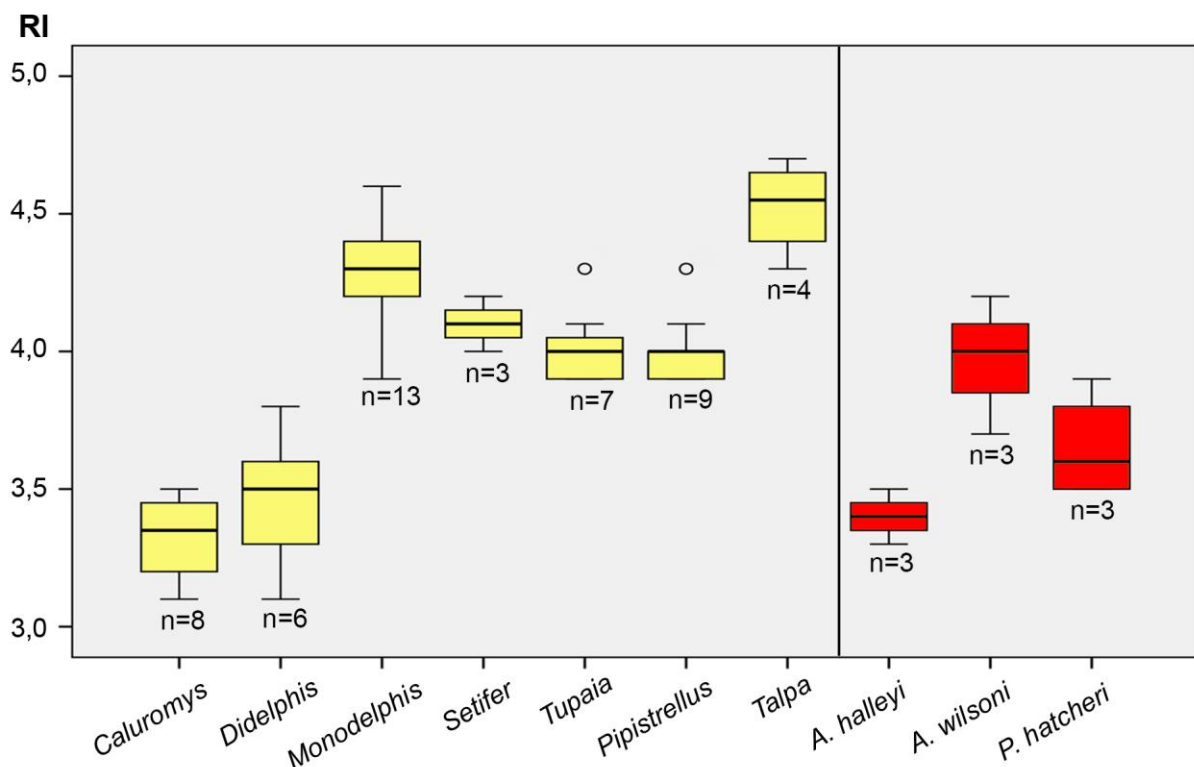


Abb. 121: Vergleich der Relief-Index-Werte von *Caluromys* (frugivor), *Didelphis* (omnivor), *Monodelphis* (insektivor-carnivor), *Setifer* (insektivor-carnivor bis omnivor), *Tupaia* (insektivor), *Pipistrellus* (insektivor) und *Talpa* (insektivor), sowie der kretazischen Taxa *Alphadon halleyi*, *A. wilsoni* und *Protolambda hatcheri*.

Form haben, als die von *Monodelphis* (vgl. Kap. 5.4, 5.5 und 5.6). Nach der Berechnung des Relief Index zeigt *Caluromys*, als frugivorer Vertreter, die niedrigsten Werte. Darauf folgt *Didelphis*, ebenfalls mit relativ niedrigen Werten, die im Durchschnitt jedoch Betrachtung ist zu beachten, dass die Molaren von *Didelphis* im Laufe der ersten drei Abnutzungsstadien schnell an Höhe und an Reliefkomplexität verlieren, während bei anderen Taxa die Grundform der Molaren in diesen Stadien stärker beibehalten wird (vgl. Kap. 5.4.2, 5.5.2 und 5.6.2). *Monodelphis*, als insektivor-carnivor charakterisiert, hat deutlich höhere RI-Werte als *Caluromys* und *Didelphis*. Als Erweiterung wurden die m2 von vier weiteren Rezenttaxa untersucht (Abb. 121). Auf nur dürftig untersuchte Nahrungspräferenzen von *Setifer* ist bereits eingegangen worden (siehe die von *Caluromys* übersteigen. Bei dieser Kap. 3.3.2). Die berechneten RI-Werte sind deutlich höher als bei *Didelphis*. Vielmehr ähneln sie der insektivor-carnivoren *Monodelphis*. *Tupaia*, die auch bei der Untersuchung von Boyer (2008) Eingang gefunden hat, zeigte ebenfalls hohe RI-Werte, die zwar etwas niedriger sind als die von *Monodelphis*, aber deutlich höher als bei *Didelphis* und *Caluromys*. In Übereinstimmung mit Boyer (2008) wird *Tupaia* anhand des RI als insektivor eingestuft. Die rezente Fledermaus *Pipistrellus* ist eindeutig als insektivor bekannt (vgl. Hielscher 2013). Die Vermessung der Molaren ergab, dass hier der RI-Wert deutlich über dem des omnivoren *Didelphis* liegt. Hauptsächlich insektivor lebt auch *Talpa* (vgl. Schellenberg 2012). Für dieses Taxon ergaben sich im Vergleich mit den zuvor genannten Formen die höchsten RI-Werte. Boyer (2008) hat unterschiedliche Zahnformen mit Hilfe des RI verglichen. Dabei fanden tribosphenische Molaren Eingang, genau so wie solche, bei denen das Paraconid reduziert ist. Noch extremere Ableitungen, z.B. die Molaren von *Dermoptera*, wurden ebenfalls mit einbezogen. Nicht beantwortet ist bislang noch, inwieweit eine Vergleichbarkeit unterschiedlicher Formen mit dem RI gegeben ist. In der vorliegenden Arbeit wurden RI-Werte von tribosphenischen, oder nahezu tribosphenischen Molaren vermessen. Die Gebisse von *Tupaia* und *Pipistrellus*, bei denen ein kleiner Hypocon im oberen Molaren angelegt ist, zeigen keine spezielle antagonistische Struktur im unteren Molaren. Das Gebiss von *Talpa* ist dilambdodont, was sich im unteren Molaren besonders in dem langen, nach lingual laufenden obliquen Cristid niederschlägt. Das am höchsten abgeleitete Gebiss ist das des zalambdodonten *Setifer*. Weitergehende Untersuchungen sind nötig, um die Grenzen der Vergleichbarkeit des RI-Wertes bestimmen zu können.

Legitim ist sicherlich der Vergleich von nicht abgeleiteten tribosphenischen Molarenformen, um ökologische Aussagen über fossile Taxa zu machen. Für diesen Vergleich wurden die Molaren von zwei *Alphadon*- und einer *Protolambda*-Spezies vermessen. Die Arten rezenter Gattungen werden meist nicht an dentalen Unterschieden festgemacht. Vielmehr sind sich die Molaren häufig sehr ähnlich, wie z.B. die RI-Werte und Facettenorientierungen von *Monodelphis glirina* und *M. domestica* gezeigt haben (vgl. Kap. 5.5.3). Da die Taxa *Alphadon* und *Protolambda* nur auf Zähnen beruhen,

kann die Artunterscheidung nur an diesen vorgenommen werden. Es ist daher zu erwarten, dass die Arten dieser fossilen Gattungen größere Formenunterschiede in den Molaren zeigen, als es bei rezenten Taxa der Fall ist. Daher wurden für die Vergleiche des RI-Wertes die beiden *Alphadon*-Spezies getrennt betrachtet.

Dieser Vergleich zeigt (Abb. 121), dass sich die beiden *Alphadon*-Arten deutlich in ihrem RI-Wert unterscheiden, was impliziert, dass Unterschiede in der Nahrungsadaptation vorliegen. Werden die Werte mit den rezenten Vergleichstaxa korreliert, zeigt *A. halleyi* ähnliche Werte wie die omnivore *Didelphis* und der frugivore *Caluromys*. *A. wilsoni* dagegen zeigt Werte, die den Daten der insektivoren (-carnivoren) Taxa ähnlich sind. Die RI-Werte von *Protolambda hatcheri* rangieren zwischen den insektivoren Taxa und der omnivoren *Didelphis*.

6.4. Kaumechanik

6.4.1. Abkaumuster

Die Untersuchung der Abkaumuster diente der Erarbeitung der kaumechanisch relevanten Hinweise und der ontogenetischen Veränderungen am Zahn. Dabei markieren Attritionsfacetten die Positionen, an denen Zahn-Zahn-Kontakte stattfinden. Diese können im Schmelz liegen oder auch Dentinareale betreffen. Hinweise auf die Bewegungsrichtung finden sich in Kratzern auf den Facetten. Abrasionsareale werden an den Positionen ausgebildet, an denen eine starke Krafteinwirkung auf die Nahrung erfolgt, ohne dass es zu Zahn-Zahn-Kontakten kommt. Hiervon sind häufig Höckerspitzen betroffen.

Bei der Betrachtung ontogenetischer Abnutzungsreihen, wie sie hier für die Didelphimorphia vorgenommen wurden, offenbart sich zum einen, dass die Stadien zwischen dem kaum usierten Stadium I und dem finalen Stadium V sehr individuell ausfallen können. Zum anderen zeigen gerade die späten Stadien, dass auch Zähne, die kaum noch Kronenmaterial aufweisen, zur Nahrungsaufarbeitung genutzt werden. Diese Beobachtungen sind an dem vorhandenen Material mesozoischer Molaren der Tribosphenida nicht im gleichen Umfang möglich. Die Quantität der fossilen Belege ist einerseits geringer, andererseits sind isolierte und gleichzeitig stark abgenutzte Zähne so undiagnostisch, dass sie in der Regel keiner Art zugewiesen werden können und somit in der ohnehin spärlich belegten ontogenetischen Abnutzungsreihe fehlen. Die Untersuchung der drei rezenten Didelphimorphia kann daher helfen, aktuobiologische Beobachtungen auf fossile Arten zu übertragen, oder diese zumindest im Vergleich zu sehen.

Die umfassende Untersuchung von Abnutzungserscheinungen an Molaren der Gattung *Didelphis* (vgl. Kap. 5.4.2) hat gezeigt, dass eine Verallgemeinerung zwar möglich ist, es aber bei dieser Gattung viele Ausnahmen hiervon gibt. So konnten kaum Exemplare untersucht werden, an denen alle sieben möglichen Facetten an einem Zahn ausgeprägt sind. Und auch die anderen Usurerscheinungen fallen

zum Teil sehr unterschiedlich aus. Es kann vermutet werden, dass der relativ hohe Grad an individueller Abnutzungsentwicklung mit der omnivor-opportunistischen Lebensweise der Tiere zusammen hängt (vgl. Kap. 3.3.3). Da die untersuchten Stücke aus dem ganzen Verbreitungsgebiet der Gattung stammen (Abb. 6 auf Seite 30), ist mit ihnen sicherlich ein breites Nahrungsspektrum abgedeckt. Genauere Angaben über individuelle Nahrungspräferenzen der 135 untersuchten Exemplare könnten hier näheren Aufschluss zur Verschiedenartigkeit der Abnutzung geben. Diese werden jedoch aus den Sammlungsdocumentationen nicht ersichtlich.

Eine Bestimmung des absoluten Alters einzelner Individuen anhand ihrer Zahnabnutzung ist bei gut dokumentiertem Abnutzungsverlauf für eine Vielzahl von Taxa möglich (vgl. hierzu Anders 2011). Für *Didelphis* gibt es ontogenetische Ereignisse, anhand derer das individuelle Alter ermittelt werden kann (vgl. Tab. 1). Diese beziehen sich aber zum Großteil auf das Juvenilstadium, wo eine Einteilung anhand von Zahndurchbrüchen vorgenommen werden kann. Eine Unterteilung des Adultstadiums wurde von Tyndale-Biscoe & McKenzie (1976), Gardner (1973) und Cordero & Nicolas (1987) genannt, die Beschreibung der Molaren als abgenutzt, bzw. nicht abgenutzt, bleibt dabei subjektiv. Nach der vorliegenden Arbeit kann vielmehr festgestellt werden, dass eine absolute Altersbestimmung anhand der Molarenabnutzung für *Didelphis* nicht machbar ist. Es kann allerdings verallgemeinert werden, dass der Durchbruch des letzten Molaren ungefähr in den zehnten Lebensmonat fällt (vgl. Tab. 1) und dass der jeweils vorderste Molar im Ober- und Unterkiefer sich dabei bereits meistens im Abnutzungsstadium IVa befindet. Bei ontogenetisch jüngeren Individuen herrschen vor diesem Zeitpunkt die Abnutzungsstadien I bis III innerhalb der Molarenreihen vor. Aber auch hiervon gibt es markante Ausnahmen junger Individuen mit unvollständig eruptiertem Gebiss und stark abgenutzten Molaren.

Sieht man von dem hohen Grad der individuellen Zahnabnutzung ab, kann für *Didelphis* zusammengefasst werden, dass die Molaren relativ stumpf abgenutzt werden. Dies macht sich vor allem durch einen hohen Anteil apikaler Abnutzung bemerkbar. Die Höcker werden von apikal nach zervikal mehr oder weniger horizontal abgetragen. Dies führt dazu, dass die Krone bereits im Abkaustadium III einen bedeutenden Teil der Höckerspitzen verloren hat. Weiter hat dies zur Folge, dass Zahnschmelz im Schelfbereich der oberen Zähne sehr lange erhalten bleibt, während die Stylarhöcker apikal freigelegtes Dentin zeigen und an Höhe verlieren. Ähnlich verhält es sich bei den drei Talonidhöckern der unteren Molaren. Sie, und auch die verbindenden Grate, werden nach und nach abgetragen, während der Schmelz innerhalb des Beckens lange großflächig erhalten bleibt.

Eine Besonderheit in der Abnutzungsreihe von *Didelphis* ist die Freilegung von Dentin auf den lingualen Molarenflanken. Am oberen Molaren findet sie nahe des Krone-Wurzelüberangs am Protocon statt, im unteren Molaren ebenfalls nahe der lingualen Kronenbasis. Der Vergleich mit *Monodelphis* und *Caluromys* hat gezeigt, dass diese Art der Dentinfreilegung nur bei *Didelphis* vorkommt. Sie ist

bei etwa einem Drittel der Molaren vor allem im Abnutzungsstadium III und IVa zu beobachten (Abb. 45 und Abb. 50 auf den Seiten 93 und 98). Aufgrund der Lage können diese Dentinfelder nicht durch eine antagonistische Zahnstruktur verursacht werden. Häufig wurde eine ovale Form für die beginnende Freilegung beobachtet. Die Längsrichtung des Ovals ist mesio-distal ausgerichtet und damit mehr oder weniger parallel zur Okklusalebene. Es kann daraus geschlossen werden, dass die Freilegung aus einer Längsbewegung entlang der Molaren hervorgerufen wird. Dafür verantwortlich ist vermutlich die Zunge und Objekte, die mit Hilfe der Zunge im Mundraum bewegt werden. Vorstellbar sind in diesem Zusammenhang harte oder hartschalige Nahrungsobjekte. Für eine Erhärtung dieser Hypothese müssten biologische Details des jeweiligen Individuums bekannt sein, die aber für die untersuchten Sammlungsstücke nicht dokumentiert wurden.

Das Abkaumuster von *Monodelphis* ist gleichförmiger als das von *Didelphis*. Zwar sind hier individuelle Abweichungen vom generalisierten Ablauf festzustellen, diese sind aber weniger häufig und nicht so variabel wie bei *Didelphis*. Schmelzfacetten werden oft, aber nicht immer angelegt.

Die Abnutzung der Molaren von *Monodelphis* ist differenzierter als bei *Didelphis*, bei dem die mehr oder weniger horizontale, apikale Dentinfreilegung dominiert. Bei *Monodelphis* hingegen werden Dentinfelder zwischen den Höckern, beziehungsweise an den Höckerflanken freigelegt. Im oberen Molaren ist dies besonders während der Stadien II bis IVa zu beobachten. Die Grate der Haupthöcker sind somit nicht länger vollständig schmelzbedeckt, sondern bestehen vielmehr aus einer einfachen Schmelzkante, die bei Dryolestidenmolaren von Schultz (2012) als funktionelle Kante beschrieben wurde. Am Protocon bilden sich so V-förmig angeordnete Kanten entlang von Prä- und Postprotocrista heraus. Entlang von Paracrista, Postparacrista, Prämetacrista und Metacrista besteht im Stadium IVa ein W-förmiges Schmelzkantenband. Der Styларbereich ist dabei schmelzfrei. Obwohl in diesem Zustand bereits weite Bereiche der Okklusalfäche schmelzfrei sind, bleibt die Grundform, beziehungsweise die Differenzierung in Höcker und Tiefbereiche weiterhin erhalten. Dementsprechend wird im unteren Molaren der Bereich innerhalb der drei Trigonidhöcker freigelegt. Im Stadium III bestehen langgezogene Dentinfelder im Trigonidbereich entlang von Para- und Protocristid, die sich im Stadium IV miteinander verbinden. Hierdurch entsteht im unteren Molaren ebenfalls ein V-förmiges Schmelzkantensystem entlang dieser Grate. Auch die linguale Flanke des Hypoconids wird in den Stadien III und IVa soweit abgenutzt, dass hier eine V-förmige Schmelzkantenanordnung entlang von obliquem Cristid und Hypocristid entsteht.

Die Dentinfreilegung innerhalb des Styларbereichs und des Trigonids verdient genauere Erläuterung, da diese die umlaufenden, funktionalen Schmelzkanten betont. In μ -CT Aufnahmen hat sich gezeigt, dass bei *Monodelphis* der Schmelz bei wenig abgenutzten oberen Molaren im Schelfbereich und bei ebenfalls wenig abgekauten unteren Molaren innerhalb des Trigonids besonders dünn angelegt ist. Ähnliche Beobachtungen von sehr dünn oder nicht angelegtem Schmelz im Trigonidbereich wurden

von Koenigswald für *Peratherium* (Koenigswald 1970), Soriciden und Talpiden (mündliche Mitteilung Koenigswald, 2014) gemacht, die vergleichbare Dentinfreilegungen aufweisen. Die Abnutzungen im Styларbereich sind hier von denen zu unterscheiden, die Butler (1972) für die Styларhöcker des tribosphenischen Molaren angeführt hat. Dabei ist er auf die apikale Abnutzung der Höcker ohne antagonistische Struktur im unteren Molaren eingegangen. Er sah darin die ursprüngliche Funktion der Zahnhöcker weiterbestehen, die auf das Fixieren und Durchlöchern von Nahrungsobjekten beschränkt war. Diese Art der Abrasion kann jedoch auf die tiefen Bereiche des Styларschelfs und des Trigonids nicht übertragen werden. Für *Crocidura* hat Schultz (2012) festgestellt, dass das Trigonid schmelzfrei ausgearbeitet wird. Allerdings wurde die Dentinfreilegung hier mit der Präsenz eines Hypocons im oberen Molaren in Verbindung gebracht. Die Untersuchungen an *Monodelphis* zeigen dagegen, dass auch ohne einen Hypocon im oberen Molaren, also nur durch Abrasion, der okklusale Schmelz des Trigonids abgetragen werden kann. Gleiches gilt für *Peratherium* und die Talpiden (Koenigswald 1970, Thenius 1989). Die Dentinfreilegung im Styларbereich, wie auch innerhalb des Trigonids, ist also bei *Monodelphis* im Zusammenhang mit dem sehr dünnen Schmelz zu sehen. Eine relativ geringe Abrasionsrate reicht hier bereits aus, um den Schmelz schnell abzutragen und somit die umlaufenden Schmelzkanten als funktionale Kanten zu betonen. Ein vergleichbarer Effekt ist weder bei *Didelphis*, noch bei *Caluromys* beobachtet worden. Eine detaillierte Analyse der wechselnden Schmelzdicken innerhalb der Zahnkrone könnte hier Aufschluss darüber bringen, ob die Dickendifferenzierung ein Merkmal kleiner, insektivorer Säugetiere ist, oder ob es sich um eine sporadisch auftretende Erscheinung handelt.

Die Untersuchung der Abnutzungsreihe von *Caluromys* zeigte wiederum andere Effekte. Deutlich fiel auf, dass bei *C. derbianus* in den meisten Fällen große, deutlich spiegelnde Facetten eingeschliffen sind. In dieser Deutlichkeit sind sie bei *Didelphis* nicht beobachtet worden und auch *Monodelphis* zeigt sie nicht so durchgängig wie *Caluromys*. Die Ausbildung dieser Facetten ist sicherlich mit einer relativ stereotypen Kauweise verbunden, bei der durch Attrition regelmäßige, glatte Facettierungen entstehen. Gleichzeitig entstehen entlang der Grate schmale Dentinfelder, die direkt relativ tief ausgekolkt werden. Dies wiederum ist ein Effekt der Abrasion. Besonders die Facetten 3 und 4 im oberen Molaren zeigen eine Kombination dieser beiden Usurerscheinungen. Bereits im Stadium II sind hier entlang von Postparacrista und Prämetacrista Schmelzfacetten angelegt. Mit dem Durchbruch des Schmelzes entstehen langgestreckte, ausgekolkte Dentinfelder innerhalb dieser Facetten. Aus der Sicht des eingleitenden Hypoconids ergibt sich daraus ein System zweier Schmelzkanten, die deutlich durch das ausgekolkte Dentin voneinander getrennt sind. Diese zwei Schmelzkanten können durchaus als funktionale Kanten (Schultz 2012) bezeichnet werden, die nacheinander in Aktion treten. Ähnlich wie bei *Monodelphis* ergibt sich auch bei *Caluromys* im oberen Molaren ein W-förmiges Schmelzkantensystem am Paracon und Metacon und ein V-förmiges

am Protocon. Die präzise Okklusion, während derer diese Schmelzkanten eingeschliffen werden, lässt sich bei *Caluromys* in dem relativ einheitlichen Muster der lang gestreckten Facetten ablesen.

Die Abnutzung der Molaren von *Setifer* ist dominiert durch Dentinfreilegung entlang der Trigon- und Trigonidgrate. Mit fortschreitender Abnutzung wird die okklusale Schmelzbedeckung der beiden Dreiecksstrukturen sukzessive von außen nach innen abgetragen. Die dreieckige Grundform von Trigon und Trigonid bleibt bis zum Ende des Stadiums IV erhalten. So lange können potentiell Facetten an den jeweiligen mesialen und distalen Flanken angelegt sein.

Im Vergleich mit den Abkaumustern der untersuchten Didelphimorphia sind Parallelen bei *Didelphis* und *Monodelphis* zu finden. Bei *Didelphis* wird die Krone vor allem durch apikale Abnutzung abgetragen. So geschieht es auch bei den Höckern und Graten von *Setifer*. Durch den einfachen Aufbau der Molaren, die vor allem durch Trigon und Trigonid bestimmt werden, bleibt die Form über die Abnutzung relativ lange erhalten. Ein vergleichbarer Effekt ist bei der Abnutzung der Molaren von *Monodelphis* zu beobachten. Dort bleibt die komplexere Form der Krone dadurch lange erhalten, dass Zahnschmelz regional sehr dünn angelegt wird. Er wird schnell abgetragen und es entsteht ein Muster von Schmelzkanten. Ähnlich passiert es auch bei *Setifer*, wo die mesialen und distalen Flanken von Trigon und Trigonid lange bestehen bleiben, während die okklusalen Flächen der beiden Dreiecke ihren Zahnschmelz verlieren. Die Ausrichtung der freigelegten Schmelzkante ändert sich im Laufe der Abnutzung erst gegen Ende des Stadiums IVc.

Diese Beobachtungen zur Abnutzung der Molaren von *Setifer* sind konform mit denen, die Oron & Crompton (1985) anhand von Kauexperimenten mit *Tenrec ecaudatus* erarbeitet haben. Sie stellten fest, dass die Molaren von *Tenrec*, insbesondere Trigon und Trigonid, erheblicher apikaler Abnutzung ausgesetzt sind. Sie stellten weiter fest, dass die Okklusion von *Tenrec* durch Punktieren und Scherschneiden charakterisiert wird. Bei Tieren mit stark abgenutzten Molaren gehen nach Oron & Crompton (1985) die Facettenkontakte verloren und es bleibt nur noch ein Punktieren und Quetschen der Nahrung als Zerkleinerungsmechanismus.

Die Beobachtung, dass sich die Abnutzung der Molaren bei *Setifer* auf das Trigon und das Trigonid konzentriert und weniger auf die relativ tief liegenden Bereiche der Cingula und des Talonids, stimmt ebenfalls mit den Beobachtungen von Oron & Crompton (1985) überein. Sie dokumentierten, dass das Trigonid nicht tief in den Interdentalraum des Oberkiefers eindringt. Demnach sind weniger attritive Usuren an den tiefer liegenden Strukturen zu erwarten. Die Funktion der Cingula im oberen Molaren, sowie des Präcingulids und des abgeleiteten Talonids im unteren Molaren ist damit nicht erklärt. Sie schließen den Interdentalraum der jeweiligen Zahnreihe zum Teil ab (vgl. Abb. 16 und Abb. 17 auf den Seiten 61 und 63). Es kann vermutet werden, dass sie dem Schutz des darunter liegenden Weichgewebes dienen.

6.4.2. Problematische Termini

Im Folgenden wird auf die Terminologie des Talonids und den Begriff der „zentralen Okklusion“, bzw. der „maximalen Verzahnung“ eingegangen. Die Diskussion der beiden Themen verdeutlicht die Problematik der Homologisierung von Höckern und der Vergleichbarkeit von Kauschlägen. Eine Klärung der Begriffe scheint für die folgende Diskussion nötig zu sein.

Davis (2011) hat eine Zusammenfassung der bestehenden Benennungen der Talonidhöcker im Zusammenhang mit der Differenzierung in mehrere Höcker gegeben. Demnach wurde der einzelne Talonidhöcker der Stammlinienvertreter der Zatheria von Gregory (1910) und Simpson (1928) aufgrund der disto-lingualen Lage als Entoconid angesehen. Die distale Position des einzelnen Höckers wurde andererseits als Begründung für die Bezeichnung als Hypoconulid genutzt (Simpson 1928, Butler 1939, Patterson 1956, Kermack et al. 1968, Crompton 1971, Bown & Kraus 1979, Kielan-Jaworowska et al. 2004, Rougier et al. 2007). Zu der Auflistung durch Davis seien noch Dashzeveg (1979), Dashzeveg (1994), Luo et al. (2002) und Schultz & Martin (2011) hinzugefügt. Schließlich die dritte Hypothese, dass der erste Talonidhöcker dem Hypoconid entspricht, wurde nach Davis (2011) von Mills (1964), Freeman (1976), Prothero (1981), Butler (1990), Martin (2002), Lopatin & Averianov (2006b) und Lopatin & Averianov (2007b) verfolgt. Ergänzend sei noch auf Averianov et al. (2013a) hingewiesen.

Die Taxa der Stammlinie der Zatheria haben ein einspitziges Talonid. Dieses wird bestimmt durch die rinnenartige Struktur, die nach bukko-zervikal abfällt. Die unteren Molaren von *Peramus*, *Aegialodon* und *Kielantherium* zeigen ebenfalls die rinnenartige Struktur, die der Führung des oberen Paracons dient. Sie wird von einem bukkal liegenden Talonidhöcker aufgespannt. Butler (1972) erläuterte, dass das Zusammenspiel von Ober- und Unterkiefer, das zur Entstehung von attritiven Facetten führt, eine enge, parallele Evolution der beiden Kiefer impliziert. Demnach scheint es unwahrscheinlich, dass sich die massive Usur der Talonidrinne von einem auf einen anderen Höcker verlagert hat. Also kann man davon ausgehen, dass es sich bei dem bukkalen Talonidhöcker der Tribosphenida - dem Hypoconid - um den primären Talonidhöcker der Stammlinien-Zatheria handelt. Der distale und linguale Talonidhöcker wären nach diesem hypothetischen Ablauf neomorphe Strukturen. Ihre Entstehung ist nicht an die Verschiebung des komplexen Ineinandergreifens von bukkalem Talonidhöcker zwischen Paracon und Metacon gebunden. Die Entstehung des distalen Talonidhöckers (Hypoconulid) wäre vielmehr insofern die Fortsetzung dieser Verzahnung, als dass die bestehende Kontaktfläche zwischen Metacon und bukko-distaler Flanke des primären Talonidhöckers vergrößert wird. Damit entsteht ein größeres potentielles Areal für Facette 4, beziehungsweise bekommt sie eine stärkere Rolle im interdentalen Zusammenspiel während des Kauschlages.

Nach dieser funktionalen Betrachtung ist es wahrscheinlich, dass es sich bei dem primären Talonidhöcker um das Hypoconid handelt. Demnach kann die rinnenartige Struktur zwischen diesem Höcker und dem Trigonid der Vertreter der Stammlinien der Zatheria mit dem Hypoflexid der Tribosphenida homologisiert werden.

Crompton & Hiimäe (1970) erkannten den Klärungsbedarf für den Begriff der „zentralen Okklusion“, als sie die Mastikation von *Didelphis* untersuchten. Sie konnten zeigen, dass sich einige Begriffe der Zahnmedizin und der Untersuchung von Primatengebissen nicht direkt auf andere Säugetiere übertragen lassen. So werden dort die Termini *centric position* (im Folgenden „zentrale Position“), *centric occlusion* (i. F. „zentrale Okklusion“) und *maximum intercuspatation* (i. F. „maximale Verzahnung“) synonym verwendet. Unter der zentralen Position ist die Mittelstellung der Unterkiefer zu verstehen, während der Begriff der zentralen Okklusion den Zustand beschreibt, in dem die maximale Verzahnung erreicht ist und der Protocon in den tiefsten Punkt des Talonids okkludiert (Crompton & Hiimäe 1970). Bei der Kaubewegung des Menschen, und auch bei anderen Primaten, können diese Bezeichnungen synonym verwendet werden, da in der zentralen Position die Unterkiefer die Protocone beider Körperseiten in die jeweiligen Talonidbecken greifen.

Crompton & Hiimäe (1970) zeigten, dass die zeitgleiche maximale Verzahnung der Zähne beider Körperseiten an eine immobile Symphyse gebunden ist. Gleiches gilt für das Eingreifen des Protocons in das Talonid. Bei einer flexiblen Verbindung der Unterkieferäste jedoch, wie sie bei vielen Säugetieren gegeben ist, kann dieser Zustand nur unilateral erreicht werden. Sie differenzierten daher zwischen der Lage (*centric relation*) und dem Okklusionszustand (*centric occlusion*) der Unterkiefer. Mit dieser Beschreibung wurden die Begriffe der *buccal phase* und *lingual phase*, wie sie Mills (1955, 1967) gebrauchte, obsolet. Dieser ging nämlich von der Synonymie von zentraler Position, zentraler Okklusion und maximaler Verzahnung, auch bei nicht-Primaten, aus. Mit diesen Begriffen wurde das Einfahren des Unterkiefers in den Oberkiefer beschrieben, wobei die aktive Kauseite sich zunächst in der *buccal phase* bewegt, während sich die Zähne der anderen Körperseite synchron in der *lingual phase* befinden. Nach der zentralen Okklusion führt die aktive Kauseite die *lingual phase* aus, während sich die passive Seite in der *buccal phase* befindet. In Übereinkunft mit Mills stellten Crompton & Hiimäe (1970) stattdessen die Termini *active side* für die aktive und *balanced side* für die passive Kieferhälfte auf und wurden damit dem unilateralen Charakter des aktiven Kauschlages vieler Säugetiere gerecht. Hierauf aufbauend entstanden die Begriffe der Phase I und Phase II zur Unterteilung des *power stroke* der aktiven Kieferseite (Kay und Hiimäe 1974; siehe auch Kap. 3.2.1). Sie sahen damit weiterhin die Synonymie von zentraler Okklusion und maximaler Verzahnung gegeben, da sie sich nur auf eine Körperseite bezogen.

Jedoch wurde im gleichen Zuge der Zustand der maximalen Verzahnung mit dem Zeitpunkt gleichgesetzt, in dem der Protocon den tiefsten Punkt des antagonistischen Talonids erreicht. Dies ist unzweifelhaft für tribosphenisch bezahnte Säugetiere der Fall, für prätribosphenische Taxa, die weder über einen Protocon, noch über ein beckenförmiges Talonid verfügen erscheint diese Beschreibung jedoch unzureichend. Es stellt sich daher die Frage, ob nicht zwischen maximaler Verzahnung und zentraler Okklusion differenziert werden kann:

- Unter der Voraussetzung, dass der Kieferschluss eine Verzahnung von Ober- und Unterkiefer zur Folge hat, kann der Punkt der maximalen Verzahnung mit dem des maximalen Kieferschlusses gleichgesetzt werden. Die maximale Verzahnung ist demnach dann erreicht, wenn der Unterkiefer nicht weiter angehoben werden kann.
- In intuitiver Hinsicht impliziert der Terminus „zentral“, dass es sich um einen mittleren Zustand der Okklusion handelt, dem ein anderer Zustand vorausgeht und auf den ein weiterer folgt. Dies geht konform mit dem Konzept des zweiphasigen *power stroke* und gleichzeitig mit dem Ein- und Ausfahren des Protocons in das Talonid.

Nach dieser Darlegung wird vorgeschlagen, den Begriff der maximalen Verzahnung weiterhin für das artspezifische Maximum zu verwenden, welches mit jedem Gebiss erreicht wird. Dagegen sollte der Begriff der zentralen Okklusion den Säugetieren vorbehalten sein, die einen mehrphasigen Kauschlag ausführen, oder aber einen strukturell definierten Endpunkt der Phase I aufweisen. Dies kann durch die Höcker-in-Becken-Mechanik gegeben sein. Bei tribosphenisch bezahnten Säugetieren kann dies der Protocon im Talonid sein. Bei den Tenrecinae ist es der Paracon, der das Talonid berührt (vgl. Kap. 6.2.1).

6.4.3. Kauphasen

Der Begriff der Kauphasen bezieht sich auf die Differenzierung der Bewegungsrichtung während des *power stroke*. Im Falle der nicht-tribosphenischen Zatheria und deren Stammlinie, sowie der basalen Tribosphenida, ist diese Differenzierung durch die laterale Bewegung des Unterkiefers erst möglich geworden (Butler 1972). Die zunehmende Komplexität der Molarenformen und deren Okklusion bestimmen dabei die Gliederung des Bewegungsablaufes.

Für die Stammlinienvertreter der Zatheria konnte gezeigt werden, dass die Lateralbewegung des Unterkiefers während des *power stroke* durch zwei Höcker-Rinnen-Systeme bestimmt wird (Protoconid in Parastylarrinne und Paracon in Hypoflexidrinne). Für diese Taxa, wie auch für die Dryolestiden (Schultz 2012), ist vor allem die Kombination aus Paracon und Hypoflexid markant ausgeprägt (vgl. Kap. 5.2.4, 6.1.1 und 6.1.3). Lumsden & Osborn (1977) interpretierten das Eingreifen des Paracons in die Hypoflexidrinne bei den Dryolestiden als Stoppmechanismus. Es wird aber die

Aufwärtsbewegung des Unterkiefers nicht gestoppt, sondern nach lingual abgelenkt (Schultz 2012, Schultz & Martin 2014). Gleiches gilt für die Stammlinienvertreter der Zatheria. Diese Bewegung ist als Phase I des *power stroke* zu werten, wobei die Form der Molaren ihr allerdings kein definitives Ende vorgibt. Nach der Diskussion im vorangegangenen Kapitel existiert für den Kieferschluss dieser Molarenform also keine zentrale Okklusion. Der Punkt der maximalen Verzahnung entspricht entweder dem Zustand, an dem die Spitze des Paracons sich am bukkalen Ende der Hypoflexidrinne befindet, oder er wird später erreicht. Das die unteren Molaren von *Nanolestes* eine durchgehende Usur der Hypoflexidrinne bis zu ihrer bukkalen Begrenzung zeigen, lässt vermuten, dass der Punkt der maximalen Verzahnung tatsächlich erst dann erreicht wurde, als der Paracon die Hypoflexidrinne bereits wieder verlassen hatte.

Dies hat zur Folge, dass die unteren Zähne tief zwischen die oberen fahren. Es muss entsprechender Raum dafür im Maxillare bestanden haben. Mills hat in diesem Zusammenhang die Funktion eines lingualen Höckers im oberen Molaren als Stoppmechanismus diskutiert (Mills 1964, Mills 1967b). Er würde das Eindringen der unteren Molaren zwischen die oberen durch einen definitiven Stoppunkt der Phase I beenden und das periodontale Weichgewebe des Oberkiefers vor der versehentlichen Verletzung durch den Unterkiefer schützen (Mills 1967b). Diese Stoppfunktion sah Mills in der Entwicklung des Protocons. Ein kleiner Protocon, wie er beispielsweise für *Kielantherium* belegt ist, greift während der Okklusion im unteren Molaren in den Bereich lingual von obliquem Cristid und distalem Metacristid, während der Paracon in den Hypoflexidbereich gleitet (Crompton 1971). Ein Stopp der Aufwärtsbewegung des Unterkiefers ist damit unumgänglich. Dieser Stoppunkt entspricht damit sowohl der zentralen Okklusion, als auch der maximalen Verzahnung. Für *Aegialodon* und *Kielantherium* kann postuliert werden, dass ein Punkt zentraler Okklusion erreicht wurde. Aufgrund der geringen Größe des Protocons von *Kielantherium* kann eine quetschende Funktion höchstens untergeordnet von Bedeutung gewesen sein.

Auf die zentrale Okklusion kann noch eine weitere Bewegung mit Zahn-Zahn-Kontakten folgen. Diese wird als Phase II bezeichnet (Kay & Hiemäe 1974) und entspricht bei tribosphenischen, oder wenig davon abgeleiteten Gebissen einer abwärts und lingual gerichteten Bewegung des Unterkiefers. Hierzu gehören zum Beispiel eine Reihe von Primaten, Lipotyphla und Artiodactyla (Wall et al. 2006, Koenigswald et al. 2012) und, wie in dieser Arbeit gezeigt wurde, Didelphimorphia. Bei *Aegialodon* kann durch Usuren (Kermack et al. 1965) eine Phase II vermutet werden. Für *Kielantherium* ist Phase II des *power stroke* anhand der wenigen bekannten *Kielantherium*-Molaren nicht belegbar (Dashzeveg 1975, Dashzeveg & Kielan-Jaworowska 1984, Lopatin & Averianov 2006a, 2007b). Innerhalb der Säugetiere ist diese Phase II mehrfach dahingehend modifiziert worden, dass sie nicht mehr an eine Abwärtsbewegung gebunden ist. Besonders für viele herbivor lebenden Säuger kann somit eine weitere Lateralbewegung erreicht werden, die die sukzessive Okklusion von einem

teilweise komplexen Schmelzkantensystem ermöglicht (vgl. hierzu Koenigswald et al. 2010, 2012, Anders 2011, Engels 2011).

6.4.4. Stellung der Facetten

Butler (1972) bemerkte, dass die Wirkung der Attrition eine Neuerung in der Arbeitsweise des Säugertiergebisses dargestellt hat. Sie ist gebunden an eine präzise Okklusion in Kombination mit einer stereotypen Kaubewegung und Zahn-Zahn-Kontakten. Das enge Zusammenspiel von Ober- und Unterkiefer setzt für die weitere Entwicklung eine, wie bereits erwähnt, enge, parallele Evolution von beiden voraus (Butler 1972). Für viele mesozoische Säugetiere ist die Okklusion bestimmt durch das Ineinandergreifen alternierender Dreiecksstrukturen (Crompton & Sita-Lumsden 1970). Für die Dryolestiden und die Stammlinienvertreter der Zatheria sind dies das primäre Trigon im oberen Molaren und das Trigonid im unteren. Daraus resultieren maximal zwei Facetten (1 und 2). Bei *Nanolestes* stehen die Trigonidflanken des unteren Molaren, an denen potentiell diese Facetten auftreten könnten, in einem Winkel von etwa 50° zueinander (vgl. Kap. 5.2.3). Bei dem zalambdodonten *Setifer* sind es etwa 25°. Der breite Zahn von *Setifer* bewirkt, dass die Facetten sehr spitzwinkelig zueinander stehen und damit eine sehr ähnliche Streichrichtung haben. Bei beiden Formen sind die Facetten, bzw. die potentiellen Facettenareale sehr steil.

Für Dryolestiden und Stammlinienvertreter der Zatheria ist häufig noch eine weitere Facette dokumentiert worden (vgl. beispielsweise Schultz 2012, Schultz & Martin 2014 und Kap. 6.1.1). Sie wird meist als Facette 3 bezeichnet und befindet sich in der Hypoflexidrinne des unteren Molaren. Häufig scheint es sich dabei um eine Dentinfacette zu handeln, wie es auch bei *Nanolestes* der Fall ist. Sie kann sich bis auf die distale Trigonidflanke fortsetzen und dort mit Facette 1 verschmelzen. Antagonistische Spuren sind am Paracon des oberen Molaren zu suchen. Bei der Benennung dieser Usur als Facette 3 wird die Entwicklungsreihe von homologisierten Strukturen nach Crompton (1971) vorausgesetzt. Weniger Beachtung fand dagegen das System aus Protoconid und Parastylarrinne. Auch in der Rinnenstruktur des oberen Molaren lassen sich Abnutzungen finden, die teilweise mit Facette 1 nach Crompton (1971) gleichgesetzt wurden (Lopatin & Averianov 2006a, 2007b, Averianov et al. 2013a). Sigogneau-Russell (1999) erkannte das System aus Protoconid und Parastylarrinne als charakteristisch für die Vorläuferformen der Tribosphenida und bemerkte außerdem, dass es nicht ohne weiteres mit Facette 1 nach Crompton (1971) gleichzusetzen ist. Nach der vorliegenden Untersuchung wird darin ein Äquivalent zur Führung des Paracons durch das Hypoflexid gesehen. Eine scherschneidende Aktion, wie sie potentiell durch die Schmelzkanten oberhalb der Facetten 1 und 2 ausgeführt werden kann, ist für die Usur im Hypoflexid nur bedingt, für die Parastylarrinne gar nicht zu erwarten. Lingual wird die Hypoflexidrinne durch das oblique Cristid, teilweise auch durch das distale Metacristid begrenzt. Bei entsprechender Abnutzung kann auch hier eine Schmelzkante entstehen.

Durch den Druck, den den Paracon während des Kieferschlusses ausübt, kann hier unter Umständen eine scherschneidende Funktion stattfinden.

Die Betonung des obliquen Cristids als scherschneidender Schmelzgrat erfolgt mit der Verschiebung des Hypoconids nach bukkal (Crompton 1971). Damit im Verbund zu betrachten ist die mehr linguale Position des Metacons, wodurch die Postparacrista in mehrere Abschnitte – Postparacrista, Prä- und Postmetacrista – differenziert wird. Dadurch entsteht eine komplexere Verzahnung von oberen und unteren Molaren. Im unteren Molaren entsteht distal des Trigonids eine Dreiecksstruktur, die in eine ebenfalls dreieckige Lücke zwischen Paracon und Metacon im oberen Molaren okkludiert (vgl. Abb. 115, Seite 172). Durch die präzise Okklusion werden an den Hypoconidflanken die Facetten herausgearbeitet, die im tribosphenischen Molaren als Facette 3 (mesio-bukkal) und 4 (distal) benannt werden (Crompton 1971). Die Vermessung der Molaren der Opossums hat gezeigt, dass die Facetten der mesio-bukkalen und der distalen Trigonidflanke ungefähr in einem Winkel von 45° zueinander stehen (vgl. Kap. 5.4.3, 5.5.3 und 5.6.3). Die distale Flanke weist dabei in distale Richtung, steht also senkrecht zur Zahnreihe. Der Winkel zwischen den Trigonidflanken und die Ausrichtung der distalen Flanke sind bei *Nanolestes* sehr ähnlich, was den konservativen Charakter des Trigonids unterstreicht (Crompton 1971). Der Winkel der mesio-bukkalen und der distalen Hypoconidflanke beträgt bei *Didelphis* etwa 60°, bei *Monodelphis* 45° und bei *Caluromys* 70° (vgl. Kap. 5.4.3, 5.5.3 und 5.6.3). Es werden hier die Richtungen der Trigonidflanken bei *Monodelphis* am deutlichsten duplizieren. Der Vergleich der Ausrichtung der Hypoflexidrinne von *Nanolestes*, also der Usur, die bei den Dryolestiden und Stammlinienvertreterern der Zatheria teilweise als Facette 3 bezeichnet wurde, zeigt, dass diese streng nach bukkal gerichtet ist (vgl. Kap. 5.2.3) und sich damit von der Facette 3 der tribosphenischen Opossummolaren unterscheidet.

Wie in Kapitel 6.1.3 gezeigt wurde, ist Facette 4 im unteren Molaren an den nach lingual gerückten Metacon im oberen Molaren geknüpft (Crompton 1971). Sigogneau-Russell (1999) hat in diesem Zusammenhang für *Palaeoxonodon* gezeigt, dass eine Usur des mesio-lingualen Metacons aber nicht zwangsläufig der Facette 4 nach Crompton (1971) entspricht. Für dieses Taxon konnte sie nämlich auch Usuren am mesialen Paraconid feststellen, die nur durch den Metacon im oberen Molaren hervorgerufen werden können. Vergleichbare Usuren sind auch bei *Amphitherium* beobachtet worden (Crompton 1971). Die verlängerte Bewegung des Metacons entlang des Paraconids kann potentiell auch die distale Talonidflanke des davor stehenden unteren Molaren usieren, was einer Facette 4 entsprechen würde.

Bei einigen Säugetieren, vor allem den dilambdodont bezahnten, sind die Facetten 3 und 4 und die dazu gehörenden Schmelzkanten soweit ausgebildet, dass sie im unteren Molaren das Trigonid mehr oder weniger duplizieren (Freeman 1979b). In Bezug auf die Schmelzkanten kann also durch geringe Modifikation des tribosphenischen Molaren die scherschneidende Aktion verdoppelt werden, so dass

ein dilambdodonter Molar theoretisch zwei prätribosphenischen entspricht. Weitergehende Studien mit Bezug auf die Anzahl der molariformen Zähne scheinen für die Untersuchung der Funktionalität in dieser Hinsicht erforderlich.

Durch die Anlage des Protocons werden dem ursprünglichen Facettenmuster neue Elemente hinzugefügt (Mills 1967b, Crompton 1971, Davis 2011). Facette 5 hat bei den untersuchten tribosphenischen Molaren eine nahezu gleiche Ausrichtung wie Facette 1 (vgl. Kap. 5.4.3, 5.5.3 und 5.6.3). Sie verlängert somit die Kontaktfläche an Facette 1 im oberen Molaren nach lingual. Da das Trigonid des unteren Molaren konservativer ist und es aufgrund der limitierten Breite des Dentale nicht dem oberen Molaren entsprechend verbreitert werden kann, ist Facette 5 hier an der distalen Flanke des Metaconids zu finden (Crompton 1971). Diese bestand bereits bei den Stammlinienvertretern der Zatheria. An der distalen Trigonidflanke tribosphenischer Taxa fusionieren Facette 1 und 5 bei entsprechender Abnutzung, wie es in der vorliegenden Untersuchung mehrfach dokumentiert ist. Im oberen Molaren kann Facette 5 als Fortsetzung von Facette 1 gedeutet werden (Crompton & Hiiemäe 1969a). Außerdem baut die Präprotocrista und das Protocristid bei den Tribosphenida das System auf, das Schultz (2012) und Schultz & Martin (2014) für Paracrista und Protocristid der Dryolestiden beschrieben haben (vgl. hierzu auch Crompton 1971, Crompton & Kielan-Jaworowska 1978; Abb. 26 auf Seite 72 und Abb. 78 auf Seite 133). Das Zusammenspiel von okkludierenden, gewinkelten Scherkanten, die Nahrungsobjekte einschließen und schließlich zerteilen, verschiebt sich im oberen Molaren also von der Paracrista auf die Präprotocrista (Crompton 1971). Die Orientierung der beteiligten Facetten ändert sich dabei nicht.

Wenn im unteren Molaren das Talonid lingual durch ein Entoconid begrenzt wird, kann an ihm und an der Spitze des Protocons jeweils Facette 6 ausgebildet werden. Sie ist verbunden mit dem Eintritt des Protocons in das Talonid (Crompton 1971). Dabei usiert die Protoconspitze das Entoconid dahingehend, dass hier eine Facette entsteht, die von der Entoconidspitze bis zum tiefsten Punkt des Talonids führen kann. Die Größe und Länge dieser Facettenbahn ist dabei maßgeblich von der Talonidform abhängig. Bemerkenswert ist, dass bei den untersuchten Didelphimorphia Facette 6 im unteren Molaren häufiger beobachtet wurde, als im oberen. Dies hängt damit zusammen, dass die Spitze des Protocons nicht nur der attritiven Wirkung beim Eintritt in das Talonid unterliegt, sondern dass sie als exponierte Spitze auch aus anderen Richtungen attritive und vor allem abrasive Beanspruchung erfährt, wodurch Facette 6 weniger deutlich zu erkennen ist. Nach den Beschreibungen von Crompton (1971) unterscheiden sich die Orientierungen der Facette 6 der hier untersuchten Didelphimorphia von den bei Crompton beschriebenen *Didelphodus* und *Pappotherium* dadurch, dass sie ungefähr senkrecht zur Zahnreihe ausgerichtet sind. Diese Stellung beeinflusst sichtlich die Ausbildung, beziehungsweise das Fehlen einer deutlichen Facette 6 im oberen Molaren. Das Aufeinandertreffen von oberem und unterem Molaren an der Position der Facette 6

unterscheidet sich von dem an den Positionen 1 bis 5. Letztere sind verbunden mit scherschneidenden Schmelzkanten oberhalb der Facetten. Facette 6 der *Didelphimorphia* ist dagegen mehr vergleichbar mit der Usur, die in der Parastylarinnene und dem Hypoflexid entsteht: Es wird ein Höcker in eine beckenartige Struktur geführt. Je nach Form des Entoconids muss Facette 6 daher auch nicht plan sein, sondern kann auch eine konkave Biegung zeigen. Bei *Didelphis* und *Caluromys* ist diese Facette regelmäßig aber nicht immer ausgeprägt. Ihre Orientierung ist im unteren Molaren nach bukkal und etwas nach mesial gerichtet. Im Vergleich mit den Facetten 1 bis 5 fällt sie relativ flach ein (vgl. Kap. 5.4.3 und 5.6.3). Die Ausprägung von Facette 6 wird durch das Entoconid bestimmt. So ist auch zu erklären, dass für *Monodelphis* kaum Usuren dokumentiert werden konnten, die als Facette 6 zu werten wären, da hier das Entoconid relativ klein und das Talonid daher kaum beckenartig geformt ist (vgl. Kap. 5.5.2).

Ebenfalls mit dem Protocon verbunden ist die Formierung der Facette 9. Sie liegt an der bukkalen Protoconflanke, beziehungsweise an der lingualen Seite des Hypoconids (Crompton 1971). Sie entsteht durch das Erreichen der zentralen Okklusion, also das Eingreifen des Protocons in den zentralen Talonidbereich, der lingual des obliquen Cristids liegt. Sie ist also nicht an ein beckenförmiges Talonid, respektive an die Ausbildung des Entoconids gebunden und kann daher potentiell bereits bei nicht vollständig tribosphenischen Zatheria auftreten, die einen Protocon im oberen Molaren aufweisen (z.B. *Kielantherium*). Als Vergleich sei auf *Potamogale* verwiesen, wo Facette 9 ausgebildet sein kann ohne dass ein beckenförmiges Talonid besteht (vgl. Kap. 5.1.1 und 6.2). Die untersuchten *Didelphimorphia* haben nach ihrer Zahnform alle das Potential, diese Kontaktfacette auszubilden (vgl. Kap. 5.4.3, 5.5.3 und 5.6.3). Die tatsächliche Ausbildung ist individuell ausgeprägt. Wenn vorhanden, ist die Facette im unteren Molaren mehr oder weniger nach lingual gerichtet und, ähnlich wie Facette 6, wesentlich flacher als die scherschneidenden Kontakte an den Facetten 1 bis 5. Wenige der untersuchten Exemplare von *Didelphis* haben einen vollständigen Übergang von Facette 6 zum tiefsten Punkt des Talonids und von dort zur Facette 9 gezeigt.

6.4.5. OFA

Die OFA-Rekonstruktionen von fünf Taxa (vgl. Kap. 5.1.5, 5.2.4, 5.4.4, 5.5.4 und 5.6.4) folgen drei unterschiedlichen Bewegungspfaden des Unterkiefers. Sie lassen sich unterteilen in zwei einphasige Abläufe und einen zweiphasigen.

Grundlegend handelt es sich bei den Kauschlägen von *Setifer* und *Nanolestes* um das aneinander Vorbeigleiten von alternierenden Dreiecken. Sie entsprechen somit der verallgemeinerten, interdentalen Kaumechanik, wie sie für Dryolestiden und Stammlinienvertreter der Zatheria typisch ist (Crompton et al. 1994, Schultz & Martin 2014). Bei beiden Taxa schließen sich die Räume zwischen

Paracrista und Protocristid, beziehungsweise Postparacrista und Paracristid sukzessive und engen dabei Nahrungsobjekte ein und zerschneiden sie schließlich. Unterschiede bestehen nach diesem Scherkantenschluss. Bei *Nanolestes* wird der ganze *power stroke* durch führende Elemente geleitet. Daraus resultiert die lateral gerichtete Kraftkomponente. Es wurde deutlich, dass die Usuren an den Spitzen des Paracons im oberen Molaren und des Protoconids im unteren der lateralen Bewegungskomponente F_{Abi} entgegen gesetzt sind (vgl. Kap. 5.2.2 und Abb. 116 auf Seite 175). Diese apikalen Abnutzungen sind also nicht auf die reine Beißkraft zurückzuführen, sondern sie stammen aus dem präzisen Eingleiten des Unterkiefers in den Oberkiefer. Sie belegen, dass auch in diesen Abschnitten des Kieferschusses Nahrung bewegt wurde. Während der jeweilige Höcker durch die Rinne geführt wurde bestand also ein Widerstand durch die Nahrung, der für die abrasive Abnutzung verantwortlich ist. Der Zahn-Zahn-Kontakt endet bei *Nanolestes* mit dem Austritt des Paracons am bukkalen Ende der Hypoflexidrinne.

Im Gegensatz dazu wird die Okklusion bei *Setifer* nicht geführt. Der einfache Scherkantenschluss wird hier jedoch von einer Rotation des Unterkiefers nach lingual begleitet (Oron & Crompton 1985). Diese Rotationskomponente konnte mit dem OFA 2.0 nicht simuliert werden. Sie ist in direktem Zusammenhang mit der fehlenden Führung zu sehen: Wäre eine solche vorhanden, könnte die Rotation nicht ausgeführt werden. Durch Beobachtungen an lebenden *Tenrec* ist bekannt, dass die Molaren der Tenrecinae nicht weit ineinander fahren. Die OFA-Rekonstruktion hat ergeben, dass die Verzahnung von Ober- und Unterkiefermolaren spätestens dann beendet wird, wenn der Paracon auf das vereinfachte, abgeflachte Talonid trifft. Im Gegensatz zu *Nanolestes* hat sich für *Setifer* damit bestätigt, dass nach dem Scherkantenschluss potentiell eine zentrale Okklusion erreicht werden kann.

Die untersuchten Didelphimorphia unterscheiden sich von *Nanolestes* und *Setifer* im Hinblick auf die OFA-Rekonstruktion durch die Interaktion zwischen Protocon und Talonid. Vor dieser Aktion steht auch bei ihnen zunächst der Schluss der Scherkanten in dem System alternierender Dreiecke aus oberem Molar und dem Trigonid des unteren Molaren. Nach dem Scherkantenschluss erfolgt bei *Didelphis* und *Caluromys* der Eintritt des Protocons in das Talonid (Facette 6). Mit fortschreitendem Kieferschluss wird bei beiden nun sukzessive das Volumen zwischen Trigon und Talonid verringert. Eingeschlossene Nahrung erfährt so eine Kompression. Dadurch unterscheidet sich dieser Okklusionsabschnitt maßgeblich von dem vorherigen Scherkantenschluss. Kurz (2004, 2005) hat bemerkt, dass omnivore und frugivore Didelphimorphia niedrigere Trigonide haben, als insektivore Vertreter. Daraus kann geschlossen werden, dass bei dieser Anpassung die scherschneidenden Kanten zugunsten flacherer Okklusallbereiche weniger betont werden.

Die Funktion des Protocons im Talonid wurde von Simpson (1936) mit einem Pistill verglichen, welches sich in einem Mörser bewegt. Dieses Bild trifft am ehesten auf die wenigen beobachteten

Exemplare der *Didelphimorphia* zu, die eine durchgehende Facettenbahn vom Entoconid (Facette 6) über den tiefsten Punkt des Talonids bis zum Hypoconid (Facette 9) zeigen. Bedeutender als diese „reibende“ Funktion scheint nach der OFA-Analyse für *Didelphis* und *Caluromys* das quetschend-komprimierende Zusammenspiel von Protocon und Talonid zu sein, sowie parallel dazu von Hypoconid und Trigon (vgl. Abb. 54 auf Seite 104 und Abb. 79 auf Seite 134).

Die OFA-Rekonstruktion des Kauschlages von *Monodelphis* unterscheidet sich von den beiden anderen Opossums dadurch, dass der Protocon zwar auch in das Talonid eingreift, hier aber keine enge Kompressionskammer abgeschlossen wird. Die Usuren im Talonid und auch an der Protoconspitze zeigen, dass trotzdem auch bei *Monodelphis* Kompression innerhalb dieses Systems erfolgt. Sie bedingt die abrasive Auskolkung des Dentins innerhalb des zentralen Talonidbereichs. Dies wurde auch dadurch bestätigt, dass in den ausgekolkten Bereiches des Talonids keine Kontakte durch die OFA-Rekonstruktion detektiert werden.

6.4.6. Evolution der Kaumechanik

Das Gebiss der prätribosphenischen Zatheria und deren Stammlinie unterscheidet sich in wesentlichen Punkten von den rein punktierenden Zähnen basalerer Cynodontier (Maier 1978a): Die Unterkiefer können eine Lateralbewegung ausführen und es gibt ein festes Zusammenspiel antagonistischer Zähne – Grundvoraussetzung für die Ausbildung von Scherfacetten. Die Abnutzung der Zähne beschränkt sich damit nicht nur auf abrasive Abnutzung an den Höckerspitzen, sondern es kommt als zusätzliche Komponente die Attrition hinzu (Butler 1972). Für *Nanolestes* konnte gezeigt werden, dass die aufwärts gerichtete Beißkraft durch die Form der Molaren nach lingual abgelenkt wird. Hierin besteht ein wesentlicher Unterschied zu den untersuchten zalambdodonten Tenrecinae, bei denen so gut wie keine führenden Strukturen in den Molaren vorhanden sind (vgl. Kap. 6.2.1). Bei *Nanolestes* hat die Hypoflexidrinne ungefähr ein Gefälle von 45°. Daraus resultiert, dass die Ablenkkraft F_{Abi} ungefähr so groß ist, wie die Anpresskraft F_{Anp} . Für einen freistehenden, nicht verwurzelten Molaren bedeutet dies, dass er durch F_{Anp} um die Längsachse der Zahnreihe nach lingual rotiert würde. Dieser Kraft wirkt die Verankerung durch die Wurzeln entgegen. Eine Versteifung erfährt die untere Zahnreihe jedoch auch durch die anterobasalen Höckerchen, die das Talonid des vorangehenden Molaren umfassen. Inwiefern dieses *interlock*-System, das bei den Stammlinienvertretern der Zatheria vielfach belegt ist (vgl. Kap. 6.1.1), dem Ausgleich der Kraftkomponente F_{Anp} dient, ist bislang nicht untersucht. Durch eine detaillierte Simulation der auftretenden Kräfte könnte dieser Frage nachgegangen werden.

Die Führung des *power stroke* bei *Nanolestes* spricht für ein festes Zusammenspiel von oberem und unterem Molaren. Geleitet wird dieses Zusammenspiel durch zwei Höcker-Rinnen-Systeme: das Protoconid greift in die Parastylarrinne, der Paracon in das Hypoflexid. Diesen Zusammenhang sah

wohl auch Sigogneau-Russell (2003), als sie die Hypoflexidrinne als „*paraconal sulcus*“ bezeichnete. Nach der hier verwendeten Terminologie wäre also etwa vom „Paracon-Sulcus“ zu sprechen. Als Entsprechung dazu könnte die Parastylarrinne alternativ als „Protoconid-Sulcus“ bezeichnet werden. Diese Beschreibungen verdeutlichen anschaulich die Mechanik, die in dieser Verzahnung steckt, dass nämlich während der Okklusion ein Höcker durch eine entsprechende Rinne im Antagonisten läuft. Im Fall des Protoconid-Sulcus (Parastylarrinne) sah Sigogneau-Russell (1999) ein wenig beachtetes Charakteristikum der Tribosphenida-Stammlinie. Sie deutete auf der Grundlage, dass das Zusammenspiel von Protoconid und entsprechendem Sulcus (Parastylarrinne) bei *Peramus* relativ unbedeutend ausgeprägt ist, dass *Peramus* nicht auf der direkten Vorläuferlinie der Tribosphenida anzusiedeln ist. Die Höcker-Rinnen-Systeme von *Nanolestes* stabilisierten zum einen den Kaupfad, zum anderen waren sie aktiv an der Nahrungsaufbereitung beteiligt, wie die abrasiv angelegten Dentinfelder an den Spitzen von Protoconid und Paracon zeigen. Eine Entsprechung ist auch für das Protoconid von *Amphitherium* von Mills (1964) dokumentiert worden. Er sprach von „*facet H*“ als einer Usur, die lingual unterhalb der Protoconidspitze liegt. Nach den Beobachtungen an den Molaren von *Nanolestes* kann daher geschlossen werden, dass auch der bislang unbekannte obere Molar von *Amphitherium* eine Parastylarrinne aufweist, die das Protoconid während der Okklusion geführt hat. Wie in Kapitel 6.4.2 diskutiert, scheint das feste Zusammenspiel der Höcker-Rinnensysteme eine Verschiebung des primären Talonidhöckers zu verhindern. Vielmehr ist die Differenzierung der Kaumechanik und des Okklusalverhältnisses in höher abgeleiteten Formen an die Verschiebung des kompletten Höcker-Rinnen-Systems gebunden. Für das System aus Paracon und Hypoflexid bedeutet dies, dass es nach bukkal verlagert wird, wenn der primäre Talonidhöcker (das Hypoconid) in eine bukkalere Position verschoben wird. Diese Verschiebung, und auch das Ausrücken des Metacons aus der gedachten Verbindungslinie von Paracon und Metastyl nach lingual, bedingen die Entstehung eines neuen Höcker-Rinnen-Systems: der Metacon fährt nun in den Interdentalraum der unteren Molaren. Crompton (1971) hat dieses Zusammenspiel aufgrund einzelner Usuren für *Amphitherium* belegt, Sigogneau-Russell (2003) tat es für *Palaeoxonodon*. Die entsprechenden Abnutzungen finden sich an der mesio-lingualen Flanke des Metacons, die zunächst den mesialen Teil am Paraconid des zweiten unteren Molaren usiert. Bei weiterer Ableitung, sprich weiterem Ausrücken von Hypoconid und Metaconid, kommt es auch zur Usur der distalen Talonidflanke des ersten Molaren durch den Metacon. Dies entspricht der Facette 4, wie sie Crompton (1971) beschrieben hat.

Durch die Entwicklung des Protocons erfuhr die Okklusion einen definitiven Stoppunkt (Mills 1967b, Crompton 1971). Der Protocon bietet darüber hinaus weiteren Facetten Ansatzpunkte. Bei einer kleinen Ausbildung, wie sie für die ersten Protocone angenommen wird (Mills 1967b, Crompton 1971, Lopatin & Averianov 2007b, Davis 2011), ist dies vor allem Facette 5 als Fortsetzung der Facette 1. Auch Facette 2 kann bis auf einen kleinen Protocon erweitert werden. Das effektive

Zusammenspiel von Protocon und Talonid in einer komprimierenden Art wird erst durch die Ausbildung eines Entoconids möglich (vgl. Kapitel 6.4.5). Durch diese Mechanik kann Nahrung erschlossen werden, die durch reines Scherschneiden ansonsten nicht effektiv oder ausreichend zerteilt wird (Crompton 1971). Für die tribosphenischen Molaren mit einem beckenförmigen Talonid von *Alphadon* sprach Clemens (1968) beispielsweise von einer erhöhten Kapazität für eine reibende und quetschende Kauweise. Nach dieser Betrachtung fehlen *Nanolestes* die potentiell quetschenden, komprimierenden Merkmale, die mit einer herbivoren oder sogar frugivoren Lebensweise verbunden wären. Das Gebiss zeigt vielmehr alle Charakteristika eines Insektenfressers (vgl. Kapitel 6.1.3).

Bei den untersuchten Didelphimorphia hat sich gezeigt, dass der Protocon nach dem Schluss der Scherkanten eine dominante Rolle in der Okklusion während Phase I und Phase II spielt (vgl. Kap. 6.4.5). Die Führung der Molaren durch Höcker-Rinnen-Systeme scheint damit weitgehend aufgehoben zu sein. Bei den untersuchten Taxa sind zwar noch eine Parastylarrinne und das Hypoflexid vorhanden, aber die Usuren daran unterscheiden sich von der markanten Ausarbeitung bei *Nanolestes* und – nach Literaturangaben (vgl. Kap. 6.1.1) - auch von vielen anderen Vertretern der Stammlinie Zatheria.

Evans & Sanson (1998) haben erläutert, dass die Form der Molaren der perfekt funktionalen Form nur angenähert werden kann, da der Zahn auch eine gewisse Beständigkeit gegenüber Brüchen aufweisen muss. In diesem Zusammenhang sei darauf verwiesen, dass auch der unweigerlichen Abnutzung der Zähne Rechnung getragen werden muss. Während die Molaren von *Didelphis* häufig eine recht stumpfe Abnutzung gezeigt haben, hat der Abtrag gewisser Schmelzpartien bei *Monodelphis* einige Grate erst betont. Es konnte festgestellt werden, dass im Styларbereich und innerhalb des Trigonids der Schmelz nur sehr dünn angelegt und durch Abrasion relativ schnell abgetragen wird. Das Resultat ist eine Vielzahl lange beständiger Schmelzkanten. Die Differenzierung der Schmelzdicke über die Zahnkrone ist auch bei anderen, insektivoren Säugetieren festgestellt worden (vgl. Kap. 6.4.1 und Špoutil et al. 2010). Ihr Potenzial für die Ausbildung funktionaler Scherkanten bei Insektenfressergebissen ist bislang noch wenig ergründet.

6.5. Fütterungsversuche

Die Auswirkungen der dentalen Zerkleinerung der Nahrung auf ihre Verdaubarkeit ist vielfach, vor allem für herbivore Tiere, mittels Fütterungsversuchen untersucht worden (z.B. Nørgaard & Sehic 2003, Nørgaard et al. 2004, Hummel et al. 2008, Lechner et al. 2010, Steuer et al. 2010). Den Fütterungsversuchen der vorliegenden Arbeit lag die Hypothese zugrunde, dass Tiere mit tribosphenischem Zahnmuster ihre Nahrung stärker zerkleinern können, als solche mit zalambdodonten, respektive prätribosphenischen Zähnen. Die Untersuchung der zalambdodonten Molaren von *Setifer* und der tribosphenischen Molaren von *Monodelphis* hat gezeigt, dass bei

ersteren nur zwei Facetten und zwei Schmelzkanten pro Zahn bestehen, während beim Opossum bis zu sieben Facetten und bis zu sechs Schmelzkanten herausgearbeitet werden. Weiter zeigen die Zähne von *Setifer* eine relativ stumpfe Abnutzung, während bei *Monodelphis* durch den ontogenetisch zunehmenden Materialabtrag Schmelzkanten hervorgehoben werden. Um eine Vergleichbarkeit zu schaffen wurden sowohl *Monodelphis domestica* und *Setifer setosus*, als auch *Tupaia belangeri* als weiteres Taxon mit tribosphenischem Gebiss, ausschließlich mit Mehlwürmern gefüttert. Hypothetisch sind je nach Funktion des jeweiligen Zahntyps unterschiedlich stark zerkleinerte Mehlwurmreste im Kot der Tiere zu erwarten. Es konnten spezifische Unterschiede festgestellt werden. Sie trennen jedoch die beiden Zahntypen nicht deutlich voneinander. Vielmehr zeigte sich, dass die Proben aller drei Taxa unterschiedlich sind. Die Proben der zalambdodonten *Setifer* haben dabei die größte mittlere Partikelgröße, was die Grundhypothese bestätigt.

Oron & Crompton (1985) haben vermutet, dass das zalambdodonte Molarengebiss der Tenrecinae eine Anpassung für den Aufschluss spezieller Arthropoden darstellen könnte (vgl. Kap. 3.3.2 und Kap. 6.2.1). Aus den vorliegenden Ergebnissen kann geschlossen werden, dass die zalambdodonten Molaren von *Setifer* offenbar keine Anpassung an weiche, zähe Insektenlarven darstellen.

Generell konnte festgestellt werden, dass ein Zusammenhang zwischen der Anzahl der Chitinpartikel pro Probe und deren mittlerer Größe besteht (vgl. Kap. 5.8, Abb. 80). Je mehr Partikel in einer Probe enthalten sind, desto niedriger ist der Mittelwert der Partikelgröße. Weiter wird deutlich, dass jene Proben, die relativ kleine Mittelwerte für die Partikelgröße zeigen, niedrigere Standardabweichungen haben, als solche mit größeren Mittelwerten (vgl. Kap. 5.8, Abb. 81). Die Probennahme entspricht also insofern dem erwarteten Bild, als dass Proben mit vielen, kleinen Partikeln mehr homogenisiert sind, als solche mit weniger Partikeln und höheren Mittelwerten, respektive durchschnittlich größeren Partikeln.

Die Untersuchung der Chitinpartikel aus den Kotproben der Fütterungsexperimente hat gezeigt, dass unterschiedliche Größenverteilungen auftreten. In den Proben dominieren zwei Größenklassen, die hier als Modus 1- und Modus 2-Verteilung beschrieben (siehe Kap. 5.8) wurden. Der erste Modalwert lag ungefähr zwischen $\frac{1}{4}$ und $\frac{1}{2}$ mm², der zweite etwa zwischen $\frac{1}{128}$ und $\frac{1}{32}$ mm². Diese beiden Verteilungsmuster traten unterschiedlich häufig auf. Außerdem gab es Proben deren Kurvenverlauf bimodal ist. Im Folgenden wird mehreren Hypothesen nachgegangen:

- 1 Die Anatomie des Mehlwurms bewirkt, dass er bei der Zerteilung in Partikel mit zwei unterschiedlichen, aber typischen Größen zerfällt.
- 2 Die Größenverteilung der Chitinpartikel ist insofern individuumabhängig, als dass einige Tiere kleinere Partikel produzieren als andere gleicher Art.
- 3 Die unterschiedlichen Proben hängen mit der unterschiedlich starken Zahnabnutzung der drei untersuchten Altersklassen zusammen.

- 4 Die unterschiedlichen Größenverteilungen sind mit Abweichungen vom gewöhnlichen Fressverhalten der Individuen verknüpft.
- 5 Es gibt einen generellen Unterschied in der Zerkleinerung zwischen den beiden Placentalia und dem Vertreter der Marsupialia. Damit zusammenhängend ist zu überlegen, ob die typischen Partikelgrößen von unterschiedlichen Verdauungsprozessen abhängig sind.

Monodelphis zeigt ausschließlich Modus 1-Verteilungen. *Tupaia* zeigt beide Verläufe, wobei das Modus 1-Muster bei den juvenilen und adulten Tieren deutlich dominiert. Bei den senilen *Tupaia* verschwimmt diese klare Aufteilung. Weniger deutlich ist das Bild bei *Setifer*. Hier sind für die juvenilen und adulten Tiere beide Verteilungsmuster dokumentiert, es überwiegen jedoch die bimodal verteilten Proben. Die senilen Tiere zeigen ausschließlich Modus 2-Verteilungen. Es ist dabei zu bedenken, dass von *Setifer* am wenigsten Proben analysiert wurden.

Die Proben von *Monodelphis* zeigen eine sehr einheitliche Verteilung der Partikelgrößen über alle drei Altersklassen. Anschaulich wird dies in Abb. 83 (Seite 141) und im Vergleich der durchschnittlichen Partikelgröße pro Altersklasse (0,37 mm² bei juvenilen, 0,37 mm² bei adulten und 0,41 mm² bei senilen Tieren; siehe. Kap. 5.9.1). Die ausschließliche Modus 1-Verteilung der Proben von *Monodelphis* zeigt deutlich, dass das Phänomen der zwei Modi nicht mit der Ernährung durch Mehlwürmer zusammenhängt. (1) Der zerkaute Mehlwurm zerfällt nicht per se in zwei typische Partikelgrößen.

Die Ausprägung der zwei typischen Modus-Verteilungen ist besonders bei den juvenilen und adulten *Tupaia* deutlich geworden. In diesem Zusammenhang ist es wichtig zu beachten, dass jede Einzelprobe einen Versuchstag repräsentiert. Zwischenformen, also Proben, die Spitzenwerte für beide Modi zeigen, sind von den juvenilen Tieren nicht und von den adulten nur selten produziert worden. Bei den juvenilen und adulten Tieren dominieren die Modus 1-Verteilungen. (2) Dass es sich bei den Modus 2-verteilten Proben nicht um ein individuenabhängiges Phänomen handelt wird dadurch deutlich, dass die drei entsprechenden Proben von drei unterschiedlichen Tieren produziert wurden. Von allen drei Individuen liegen auch Modus 1-verteilte Proben vor. Die beiden bimodal verteilten Proben der adulten Tiere sind wiederum von anderen Individuen produziert worden. Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass es sich bei ihnen um weniger deutlich ausgeprägte Modus 2-Proben handelt (vgl. Kap. 5.9.2).

Typische Modus 1- und 2-Verteilungen wurden von den senilen *Tupaia* seltener produziert. Stattdessen herrschen bimodal und anders verteilte Proben vor. Mit zunehmendem Alter verwischt also die deutliche Aufteilung. Generell sind die Proben in der senilen *Tupaia*-Altersgruppe unregelmäßig über das Größenspektrum verteilt. Für *Tupaia* ist also ein Zusammenhang zwischen der generellen Ausprägung der typischen Partikelverteilung und dem Alter festzustellen. Dabei kann man generell

davon ausgehen, dass diese Labortiere ihre Zähne im Laufe des Lebens abnutzen, so wie es in dieser Arbeit für die wild lebenden Opossums und *Setifer* gezeigt wurde (vgl. Kap. 5.1.3, 5.4.2, 5.5.2 und 5.6.2). Unterschiede im Abkaumuster der Labortiere und der wilden Individuen können nicht ausgeschlossen werden. (3) Je älter die Tiere, desto stärker sind vermutlich die Zähne abgenutzt und desto unklarer wird die Aufteilung in die typischen Verteilungsmuster. Proben mit Modus 1- und 2-Verteilung kommen auch bei juvenilen *Setifer* häufiger vor, als bei adulten. Bei den adulten Tieren dominieren die bimodal verteilten Proben. Da hier weniger Daten vorliegen als von *Tupaia*, bleibt noch offen, ob es sich dabei um einen regelmäßigen Trend handelt. Die senilen *Setifer* haben ausschließlich Modus 2-verteilte Proben erbracht. Dies kann damit zusammen hängen, dass die senilen Tiere aus einer anderen Haltung stammen als die juvenilen und adulten. Somit ist kein vergleichbares Vorleben für diese Altersklassen gesichert. Es besteht die Möglichkeit, dass die jetzt senilen Tiere der Wilhelma über die Dauer ihres Lebens anders ernährt wurden, als die Tiere im Genfer Labor. Dies kann sich in der Abnutzung der Zähne und somit in der möglichen Zerkleinerung der Mehlwürmer niederschlagen.

Ob es sich bei den zwei typischen Größenverteilungen um das Ergebnis unterschiedlicher Fressverhalten handelt, kann nicht schlussendlich beantwortet werden (4). Für *Echinops* und *Hemicentetis*, zwei Vertreter der Tenrecinae, haben mehrere Beobachter festgestellt, dass verschluckte Nahrung regelmäßig, aber nicht immer erbrochen und ein zweites Mal verschluckt wird (Francke 1961 [zitiert in Herter 1963 b], Herter 1963a, b, Gould & Eisenberg 1966). Diese Beobachtungen wurden an nur wenigen Individuen gemacht, die in Gefangenschaft gehalten wurden und über deren natürliches Fressverhalten zu dem Zeitpunkt nur wenig bekannt war. Von Herter wurden auch mehrere *Setifer*-Exemplare gehalten und beschrieben, die dieses Verhalten nicht zeigten (Herter 1963c). Theoretisch scheint es möglich, dass durch eine zweite Mastikation die Nahrung homogener und zu kleineren Partikeln zerteilt wird. Jedoch muss dabei bedacht werden, dass die Beobachtungen an *Hemicentetes* dahin gehen, dass die verfütterten Regenwürmer nach dem Erbrechen noch vollständig waren, zum Teil sogar noch gelebt haben (Herter 1963b). Von einer zusätzlichen Zerkleinerung kann also in diesem Fall nicht ausgegangen werden. Auch scheint es fraglich, ob es sich hierbei um eine natürliche Verhaltensweise handelt. Eisenberg & Gould (1970) haben in einer umfassenden Studie das Verhalten wild lebender Tenrecidae beschrieben. Ihnen waren die Schriften von Herter bekannt. Von einem Erbrechen und einer zweiten Aufnahme der Nahrung berichtete Eisenberg jedoch nicht. Es kann daher nicht ausgeschlossen werden, dass es sich dabei um ein Verhalten handelt, das nur bei in Gefangenschaft lebenden Individuen auftritt.

Eine weitere Variante, die zu einer zweiten Zerkleinerung der Nahrung durch das Gebiss führt, stellt Koprophagie dar. Das Verhalten, eigene oder fremde Ausscheidungen aufzunehmen, ist vielfach für verschiedenste Tiere, auch Säugetiere, belegt (Galef 1979, Hirakawa 2001, Lewin 2001, Prates &

Bicca-Marques 2005, Boze 2008, Payne et al. 2008). Für die Versuchsreihe mit *Tupaia* wurde Koprophagie nicht beobachtet, kann jedoch auch nicht vollständig ausgeschlossen werden (mündliche Mitteilung Fuchs, Göttingen, 2014). Wenn es sich bei den kleinen Partikeln der Modus 2-Verteilung um das Produkt eines zweiten Kautvorgangs handelt, sollte dies während der Versuchsreihe zu beobachten gewesen sein.

Es ist möglich, dass die Zerkleinerung von Insekten, in diesem Fall die von Mehlwürmern, maßgeblich durch Verdauungsenzyme beeinflusst wird. Es ist bekannt, dass verschiedenste Tiere Chitinasen bilden können, die die Auflösung von Chitin möglich machen (Jeuniaux 1961). Strobel et al. (2013) konnten zeigen, dass insektivore Fledermäuse dieses Enzym bilden. In wie weit die untersuchten Taxa - *Monodelphis*, *Tupaia* und *Setifer* - sich in Bezug auf die Bildung von Chitinase unterscheiden, ist bislang unbekannt. Wenn man jedoch davon ausgeht, dass dieses Enzym kontinuierlich gebildet wird, sind keine schlagartigen Veränderungen in der Zersetzung der Mehlwürmer während der vorgenommenen Versuchsreihen zu erwarten. Die teilweise deutlichen Unterschiede zwischen Einzelproben eines Individuums, also den jeweils beprobten Tagen, zeigt, dass es sich bei der Ausbildung der zwei typischen Größenverteilungen nicht um einen enzymbedingten Effekt handelt (5). Dies gilt zumindest für *Tupaia* und *Setifer*, da diese beiden Taxa beide Verteilungskurven zeigen. Die unterschiedliche Zerkleinerung des Exoskeletts kann in diesen Fällen nur an die Aufarbeitung durch das Gebiss gebunden sein. Für *Monodelphis* bleibt weiter offen, ob kleinste Chitinpartikel unter Umständen durch Chitinasen resorbiert werden und damit in den Kotproben weniger repräsentiert sind.

Nach der Diskussion der fünf vorangestellten Hypothesen bleibt zusammenfassend zu bemerken, dass wahrscheinlich zwischen den zwei unterschiedlichen Modalwerten und dem Fressverhalten des Individuums ein Zusammenhang besteht. Für weitere, experimentelle Studien über die Zerkleinerung von Insekten durch Säugetiergebisse sollte das individuelle Fressverhalten der Tiere dokumentiert werden, um mögliche Zusammenhänge aufzudecken.

Mit der Untersuchung der Löslichkeit von Nitrogen in Trypsin haben Moore & Sanson (1995) gezeigt, dass ein nicht zerteilter Mehlwurm nur zu einem geringen Teil resorbiert wird. Auch Prinz et al. (2003) haben experimentell beweisen können, dass punktierte Insekten, bei denen das Exoskelett durch einen einzelnen Schnitt geöffnet war, wesentlich besser verdaubar sind, als nichtpunktierte. Kay & Sheine (1979) verfütterten zwei Größenklassen von Chitinpartikeln an einen kleinen Primaten (*Galago senegalensis*) und stellten fest, dass kleinere Chitinpartikel im Vergleich zu größeren verstärkt durch die Verdauung gelöst werden. Dies wurde generell von Moore & Sanson (1995) bestätigt. Sie zeigten jedoch auch, dass ab einer bestimmten Partikelgröße kein bedeutender Mehranteil eines gesamten Mehlwurms gelöst wird, wenn das Insekt noch weiter zerteilt wird. Sie haben diese

Beobachtung mit dem nicht löslichen Anteil von Nitrogen im Chitin des Exoskeletts erklärt. Jablonski & Crompton (1994) haben in diesem Zusammenhang beobachtet, dass *Tarsius bancanus* etwa 7 bis 14 Kauschläge pro abgebissenem Stück einer Heuschrecke ausführt, bevor es heruntergeschluckt wird. Sie vermuteten, dass der Bolus dadurch nur mäßig homogenisiert werden kann. Santana et al. (2011) konnten die direkte Beziehung zwischen Anzahl der Kauschläge und Größe der Chitinpartikel bei Fledermäusen feststellen. Je mehr Kauschläge ausgeführt wurden, desto kleiner wurde der durchschnittliche Partikel. Zusammenfassend kann also festgestellt werden, dass es für die Verdaubarkeit von Insekten entscheidend ist, das Exoskelett zu öffnen. Um an das Weichgewebe zu gelangen, bestehen unterschiedliche Methoden. Moore & Sanson (1995) fassten zusammen, dass das Exoskelett des Insekts mechanisch zerteilt, ausgequetscht oder chemisch reduziert werden kann. Die mechanische Zerteilung ist bis zu einer gewissen Größe für die Verdaubarkeit des Insekts förderlich (Moore & Sanson 1995) und hängt mit der Aufbereitung durch das Gebiss zusammen (Santana et al. 2011).

Für den Fall, dass das Insekt zerkaut und mehr oder weniger vollständig verschluckt wird, scheint also die Partikelgröße maßgeblich für die Verdaubarkeit zu sein. In diesem Zusammenhang konnte in der vorliegenden Untersuchung festgestellt werden, dass die mittlere Partikelgröße bei den juvenilen *Tupaia*-Individuen geringer ist als bei den adulten und bei diesen wiederum kleiner als bei senilen. Diese Feststellung gilt für die Modus 1-, Modus 2- und die bimodal verteilten Proben (vgl. Kap. 5.9.3, Tab. 5 und Abb. 90). Ebenso konnte für *Setifer* gezeigt werden, dass in diesen Kategorien die juvenilen Tiere durchschnittlich kleinere Partikel produziert haben, als die adulten (vgl. Kap. 5.9.3, Tab. 7 und Abb. 96). Die senilen *Setifer* sind aus den bereits angeführten Gründen unter Umständen nicht vergleichbar mit den juvenilen und adulten Tieren.

Unter der Annahme, dass die Zähne der senilen Tiere mehr abgenutzt sind als die der adulten und diese wiederum mehr als die der juvenilen, scheint ein Zusammenhang zwischen dem Alter und der durchschnittlichen Partikelgröße zu bestehen. Ältere Tiere können demnach das Exoskelett des Mehlwurms nicht so gut zerkleinern, wie es jüngere Individuen können. Bei der Untersuchung der Abkaumuster verschiedener Opossums und *Setifer* hat sich gezeigt, dass die Höckerspitzen und Scherkanten, die für das Punktieren und Zerschneiden von Insekten vorteilhaft sind (Evans & Sanson 1998, Strait 1998), mit zunehmendem Alter abgestumpft und abgetragen werden.

Unter der Voraussetzung, dass das zalambdodonte Gebiss von *Setifer* ein rezentes Analogon zum prätribosphenischen Molarenhabitus der Dryolestiden und Stammlinienvertreter der Zatheria ist, ergeben die vorliegenden Ergebnisse der Fütterungsversuche, dass das tribosphenische Gebiss einen höheren Grad der mechanischen Zerkleinerung möglich macht. Der Vergleich der mittleren Partikelgröße von *Monodelphis*, *Tupaia* und *Setifer* zeigt, dass *Setifer* die größten Partikel innerhalb jeder Altersklasse produziert hat. Bei direktem Zusammenhang von Partikelgröße und Verdaubarkeit

bedeutet dies, dass die Zerkleinerung des Mehlwurms durch ein Gebiss von *Setifer* weniger effektiv ist, als es bei *Tupaia* und *Monodelphis* der Fall ist. Damit wird die Hypothese bestätigt, dass das tribosphenische Molarenmuster mit einer besseren Zerkleinerung der Nahrung verknüpft ist. Weiter hat sich gezeigt, dass die Partikelgrößen in den Proben von *Setifer* weniger homogen sind, als es bei *Tupaia* und noch deutlicher bei *Monodelphis* der Fall ist.

Die durchschnittliche Partikelgröße bei *Tupaia* und *Monodelphis* unterscheiden sich jedoch auch. Dem tribosphenischen Gebiss kann also kein typisches Zerkleinerungspotential zugeschrieben werden. Vielmehr wird dieses offenbar auch durch artspezifische und individuelle Verhaltensweisen beeinflusst. Zu deren Beurteilung sind weitere Betrachtungen über die Fressgewohnheiten von Insektenfressern nötig.

Das die Art und Weise, wie ein Insekt durch das Gebiss auf die Verdauung vorbereitet wird, abhängig von der spezifischen Molarenform und der natürlichen Ernährungsgewohnheit des Insektenfressers ist, zeigen verschiedene Arbeiten. Um das Zerkleinerungspotential der Gebisse von Tieren zu untersuchen, die unter anderem Insekten fressen, verfütterten Sheine & Kay (1977) standardisierte Karottenstücke an die Primatenarten *Cheirogaleus medius*, *Galago senegalensis* und an das Spitzhörnchen *Tupaia glis*. Dabei ist für *C. medius* ein relativ großer Anteil von Früchten und Pflanzenteilen an der natürlichen Nahrung bekannt. Die postcaninen Zähne sind bunodont und im Vergleich zu anderen Primaten vereinfacht (Maier 1980). *G. senegalensis* und *T. glis* haben dagegen ein tribosphenisches Gebiss und insektivor-carnivore Fressgewohnheiten. Sheine & Kay (1977) stellten fest, dass *G. senegalensis* und *T. glis* deutlich kleinere Partikel im Kot zeigten, als *C. medius*. Sie führten dies auf die natürlichen Fressgewohnheiten und die spezifische Ausprägung von Scherkanten zurück. *C. medius* als omnivores bis frugivores Tier kaut seine gewöhnliche Nahrung weniger, da normalerweise ein Aufschluss in Kleinstpartikel nicht nötig ist. Die gewohnte Nahrung hat nur einen geringen Anteil an schwer- oder nicht-verdaulichem Zellwandmaterial. Die Nahrung wird also zerquetscht und relativ wenig zerkaut geschluckt. Im Gegensatz dazu sind *G. senegalensis* und *T. glis* es als Insektenfresser gewohnt, ihre Beute sehr klein zu zerteilen, da sie einen relativ hohen Anteil nichtverdaubaren Chitins enthält. Die normale Kauweise dieser Tiere produziert also kleinere Partikel als die von *C. medius* (Sheine & Kay 1977). In einer vergleichbaren Studie untersuchten Moore & Sanson (1995) die Zerkleinerung von Mehlwürmern durch die Metatheria *Petaurus breviceps* und *Dasyuroides byrnei*. Letzteres ist tribosphenisch bezahnt, zerkaute die Mehlwürmer und verschluckte sie. Dagegen ist *P. breviceps* ein omnivores Tier mit einer bunodonten Bezahnung. Moore & Sanson (1995) stellten fest, dass *P. breviceps* die angebotenen Mehlwürmer nicht zerkaute, sondern ausquetschte und das Exoskelett anschließend ausspuckte. Sie haben berechnen können, dass dadurch nicht nur das Chitin, sondern auch ein Teil der verdaubaren Substanz verloren geht. Santana et al. (2011) haben festgestellt, dass Fledermäuse mit

unterschiedlichen Nahrungspräferenzen – frugivor, insektivor oder omnivor – angebotene Käfer unterschiedlich gut mittels des Gebisses zerteilen können. Auch sie berichten davon, dass frugivore Fledermäuse dazu neigen nicht den vollständigen Bolus zu schlucken. Zum natürlichen Verhalten dieser Tiere gehört es vielmehr, das Fruchtfleisch zu zerkauen, jedoch nur den Saft zu schlucken und die faserigen Bestandteile wieder auszuspucken.

Abschließend ist festzustellen, dass die Fütterungsversuche und die Literaturstudie zeigen, dass die Zerkleinerung von Nahrung – hier von Insekten – zum einen mit der Zahnform zusammenhängt, zum anderen aber auch stark an das spezifische Fressverhalten des Tieres geknüpft ist. Bei der kritischen Betrachtung der Fütterungsexperimente muss also bedacht werden, dass verschiedene Faktoren Einfluss auf das Ergebnis haben können. Es ist nicht auszuschließen, dass sich die verwendeten Mehlkäfer-Stämme in Urbana, Genf, Göttingen und Stuttgart unterscheiden. Neben dem individuellen Fressverhalten der Labortiere, das nicht unbedingt dem natürlichen Verhalten entsprechen muss und von dem offenbar teilweise abgewichen wird, spielt auch das Vorleben der Individuen eine Rolle. Unter Umständen wurden die Tiere zuvor mit einer Nahrung gefüttert, die sich von den Mehlwürmern grundlegend unterscheidet. Ein Individuum, das gewohnt ist weiche Nahrung zu sich zu nehmen, wird Insekten vermutlich anders zerteilen, als eines, das regelmäßig hartschalige Insekten oder andere, feste Nahrung zur Verfügung hat. Die vorliegende Arbeit zeigt, dass das individuelle und das spezifische Fressverhalten von Insektenfressern in Zukunft detailliert untersucht werden sollte, um generelle Aussagen über das Zerkleinerungspotential der Gebisse treffen zu können.

7. Zusammenfassung und Schlussfolgerungen

Der Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit liegt auf den unterschiedlichen Funktionsweisen von prätribosphenischen und tribosphenischen Säugetiergebissen. Dafür wurden hauptsächlich die prätribosphenische Molaren von *Nanolestes*, die zalambdodonten Molaren der Tenrecidae und die tribosphenischen Molaren von drei *Didelphimorphia* untersucht. Der Vergleich von hohen Individuenzahlen hat es ermöglicht Abkaumuster zu generalisieren, die wiederum die Taxon-spezifische Nutzung der Molaren veranschaulicht.

Die Analyse über das Zusammenspiel von oberen und unteren Molaren zeigt zum einen Unterschiede und Ähnlichkeiten zwischen dem prätribosphenischen und tribosphenischen Gebiss, zum anderen kann daran die Vergleichbarkeit der zalambdodonten Molaren mit den prätribosphenischen Typus bewertet werden.

Die Fütterungsversuche mit *Setifer*, *Monodelphis* und *Tupaia* sind der erste Versuch einen Vergleich von prätribosphenischen, bzw. zalambdodonten und tribosphenischen Molaren in Bezug auf die Zerkleinerungseffizienz zu erzielen.

Im Folgenden werden die Schlussfolgerungen dieser Arbeit für die einzelnen Themengebiete dargelegt.

Molaren von *Potamogale*

Die Molaren von *Potamogale* sind denen des nicht-tribosphenischen Zatheria-Vertreter *Kielantherium* in funktionaler Hinsicht insofern ähnlich, als dass der Protocon einen definitiven Stopp der Phase I bewirkt. Die Zahn-Zahn-Kontakte der Phase II spielen höchstens eine untergeordnete Rolle. Die Facetten des oberen Molaren von *Potamogale* zeigen, dass ein leichtes Ausrücken des Metacons aus der Verbindungslinie von Protocon und Mesostyl ausreicht, um die Facetten 3 und 4 entstehen zu lassen.

Zwischenformen von *Potamogale* und Tenrecinae

Die oberen Molaren der untersuchten Oryzorictinae (*Microgale*, *Limnogale* und *Oryzorictes*) haben eine dreieckige Grundform, die sie den Molaren der Dryolestiden und Stammlinienvertretern der Zatheria ähneln lässt. Es existiert jedoch jeweils kein Protocon, der eine Stoppfunktion für die Phase I des *power stroke* bewirken können. Das Talonid ist einhöckerig und wird durch die Hypoflexidrinne bestimmt. Auch in dieser Hinsicht existieren Parallelen zu Dryolestiden und Stammlinienvertretern der Zatheria.

Molaren von *Setifer* und weiteren Tenrecinae

Die Molaren von *Hemicentetes* sind stark abgeleitet. Ein Vergleich mit prätribosphenischen und tribosphenischen Zahnformen scheint daher hier nicht sinnvoll. Die anderen untersuchten Tenrecinae (*Echinops*, *Tenrec* und *Setifer*) zeigen stark vereinfachte obere Molaren, die zwar mit Dryolestiden und nicht-tribosphenischen Zatheria und deren Stammlinie die dreieckige Grundfläche teilen, jedoch weder Metacon noch Protocon zeigen. Das Talonid der unteren Molaren ist dahingehend umgestaltet, dass es weder der nach bukkal abfallenden Hypoflexidrinne der Dryolestiden und Stammlinienvertreter der Zatheria entspricht, noch der Beckenform des tribosphenischen Molaren. Die Okklusion wird höchstens durch die kurze Parastylarrinne geführt. Das Abkaumuster und die OFA-Analysen von *Setifer* bestätigt die publizierten Angaben darüber, dass die unteren Molaren sich bei der Okklusion nicht tief mit den oberen verzahnen (Oron & Crompton 1985). Damit bilden *Echinops*, *Tenrec* und *Setifer* das System alternierender Dreiecke von oberen und unteren Molaren nach, wie es auch bei Dryolestiden und Stammlinienvertretern der Zatheria vorhanden ist, es fehlt dabei aber die präzise Führung der Okklusion.

Merkmale der Molaren von *Nanolestes* nach funktionalen Kriterien

Die Molaren von *Nanolestes* zeigen Merkmale, wie sie auch bei anderen Stammlinienvertretern der Zatheria zu beobachten sind: der obere Molar, wie auch das Trigonid des unteren sind dreieckig, so dass das typische System der alternierenden Dreiecke gebildet wird. Parastylarrinne und Hypoflexid führen die Okklusion. Beide Strukturen zeigen markante Usuren, die eine intensive Nutzung dokumentieren. Eine Taxon-typische Eigenheit von *Nanolestes* ist die Vielhöckerigkeit der Molaren, die besonders in den oberen Molaren zum Tragen kommt. Hierin wird eine fixierende Funktion gesehen, die im Zusammenspiel mit der Lateralbewegung und dem tiefen Eindringen der unteren Molarenreihe in die obere für den Aufschluss weicher Arthropoden geeignet ist.

Höcker-Rinnen-Systeme und ihre Ausprägung bei den Molaren von *Nanolestes*

Das ausgeprägte Höcker-Rinnen-System, welches sich in der Molarenbezahnung von *Nanolestes* findet, lässt erkennen, dass innerhalb der Stammlinienvertreter der Zatheria eine komplexe Verzahnung von Ober- und Unterkiefer realisiert wurde. Sie ist verbunden mit einer lateralen Ablenkung des Unterkiefers und – zumindest bei *Nanolestes* – einem tiefen Eindringen der unteren Molaren in den maxillaren Interdentalraum. Die Okklusion besteht nur aus der Phase I des *power stroke* und zeigt keine zentrale Okklusion, da kein Protocon ausgebildet ist. Dies bedeutet, dass kein definitiver Stoppunkt die Phase I beendet.

Unterschiede Abnutzung *Nanolestes* und *Amphibetulimus*

Der untersuchte obere Molar, der *Amphibetulimus* zugeordnet wurde, unterscheidet sich von den Molaren von *Nanolestes* dadurch, dass ihm die zusätzlichen Höcker und Höckerchen fehlen. Zusätzlich zur Dentinfreilegung konnten bei den mehr als 30 Molaren von *Nanolestes* keine eindeutigen Schmelzfacetten festgestellt werden. Der einzelne Molar von *Amphibetulimus* zeigt dagegen zwei facettierte Schmelzbereiche, die den Facetten 1 und 2 entsprechen. Begründungen für entsprechende Unterschiede in der Kaumechanik, die diese verschiedenen Usuren bewirken, lassen sich in der Nahrungspräferenz vermuten.

Bedeutung der Parastylarrinne bei *Nanolestes* und den untersuchten *Didelphimorphia*

Die Parastylarrinne spielt bei der Okklusion von *Nanolestes* eine Rolle bei der Führung des Protoconids und damit des Unterkiefers im ersten Teil der Phase I. Im zweiten Teil der Phase I wird die Führung vom Kontakt zwischen Paracon und Hypoflexid übernommen. Die dokumentierten Usuren lassen erahnen, dass die Parastylarrinne auch bei anderen Stammlinienvertretern der Zatheria eine ähnliche Funktion hatte. Bei den untersuchten *Didelphimorphia* kann anhand des Abkaumusters festgestellt werden, dass die Parastylarrinne nicht merklich an der Führung des *power stroke* beteiligt ist.

Die Rolle des Talonids bei den untersuchten *Didelphimorphia*

Das Talonid, insbesondere das Hypoflexid, nimmt bei der Okklusion der Stammlinienvertreter der Zatheria eine führende Rolle ein. Die Hypoflexid-Rinne gleitet entlang des Paracons und bestimmt damit die Richtung und Inklination der Phase I des *power stroke*. Mit der Entwicklung von zusätzlichen Talonidhöckern, die eine Beckenform einfassen, und dem Protocon verlagert sich die Führung der Phase I. Die Bewegung des Unterkiefers wird nun vom Eingleiten des Protocons in das Talonidbecken bestimmt, das Hypoflexid verliert damit seine Bedeutung als dominante Führungsstruktur.

Gebrauch der Molaren bei *Didelphis*

Didelphis zeigt ein breites Spektrum von Abnutzungserscheinungen und -abläufen, die mit der omnivoren Ernährungsweise in Verbindung gebracht werden. Das generalisierte Abkaumuster zeigt eine relativ stumpfe Abnutzung mit einem hohen Anteil apikalen Materialabtrags. Die sieben potentiellen Schlifffacetten sind selten alle bei einem Individuum angelegt. Die Dentinfreilegungen an den lingualen Krone-Wurzel-Übergängen entstehen nicht durch einen dentalen Antagonisten. Ihr

Ursprung liegt in der Abrasion, die durch die Nahrung im Mundraum und ihrer Bewegung durch die Zunge hervorgerufen wird. Diese Art der Dentinfreilegung ist bei keinem anderen Taxon beobachtet worden.

Gebrauch der Molaren bei *Monodelphis*

Das Abkaumuster von *Monodelphis* ist gleichförmiger als bei *Didelphis*. Die Schliffacetten werden hier zwar häufig, aber auch nicht immer in voller Anzahl angelegt. Durch die Differenzierung der Schmelzdicke und die Abnutzung der Molarenkronen werden bei *Monodelphis* bestimmte Bereiche, zum Beispiel der Stylarschelf und der okklusale Schmelz innerhalb des Trigonids, schneller abgetragen als andere. Dadurch werden bestimmte Schmelzkanten betont und diese können bei präziser Okklusion als Scherkanten eingesetzt werden.

Gebrauch der Molaren bei *Caluromys*

Die untersuchten Molaren von *Caluromys* zeigen häufig großflächige, glatte Facettenareale. Dentinfelder werden deutlich ausgekolkt. Das Abkaumuster deutet an, dass relativ stereotype Kaubewegungen ausgeführt und Schmelz und Dentin unterschiedlich stark abgetragen werden.

Vergleich von rezenten Molaren mithilfe des Reliefindex

Der RI-Wert abstrahiert die Komplexität des Kronenreliefs in einem Quotienten aus einer dreidimensionalen Oberfläche und einer zweidimensionalen Grundfläche. Die untersuchten Didelphimorphia zeigen niedrige Werte für frugivor (*Caluromys*), etwas höhere für omnivor (*Didelphis*) und hohe Werte für insektivor-carnivor (*Monodelphis*) lebende Taxa. Hohe Indexwerte haben auch die insektivoren Taxa *Tupaia*, *Pipistrellus* und *Talpa* ergeben. Die relative Verteilung der Indexwerte nach Nahrungspräferenz entspricht damit den publizierten Daten aus der Gruppe der Euarchonta (vgl. Ungar & M'Kirera 2003, Ulhaas 2006, Boyer 2008).

Bedeutung des Reliefindex für fossile Taxa

Alphadon halleyi und *A. wilsoni* unterscheiden sich in den RI-Werten. Verglichen mit den untersuchten rezenten Taxa lässt sich für *A. wilsoni* eine insektivor-carnivore, für *A. halleyi* eine omnivore, unter Umständen sogar frugivore Lebensweise folgern. Die RI-Werte von *Protolambda hatcheri* liegen zwischen denen der beiden *Alphadon*-Spezies.

Unterschiede im Verteilungsmuster der untersuchten Kotproben

Die Fütterungsversuche haben gezeigt, dass die Größenverteilung der Chitinpartikel zwei typische Muster (Modus 1- und 2-Verteilungen) annehmen kann. Es kann ausgeschlossen werden, dass es sich dabei um einen Effekt handelt, der durch den Zerfall des Mehlwurmexoskeletts hervorgerufen wird, da von *Monodelphis domestica* nur Modus 1-verteilte Proben produziert wurden. Weiter konnte anhand der juvenilen und adulten *Tupaia belangeri* gezeigt werden, dass Modus 2-verteilte Proben temporär und nicht individuenabhängig auftreten.

Unterschiede in den Kotproben der verschieden alten Tiere

Die untersuchten Proben von *Monodelphis* haben gezeigt, dass es keine Unterschiede in der Zerkleinerung zwischen den drei Altersgruppen (juvenil, adult, senil) gibt. Die Proben sind durchgehend Modus 1-verteilt. *Tupaia* zeigte hingegen klar getrennte Modus 1- und 2-Verteilungen vor allem bei Proben von juvenilen Tieren. Mit zunehmendem Alter verschwimmen diese klaren Abgrenzungen. Auch ist festzustellen, dass mit zunehmendem Alter die durchschnittliche Partikelgröße zunimmt, die mechanische Zerkleinerung des Mehlwurms also weniger intensiv ist. Die Proben, die von *Setifer* stammen, zeigen keine eindeutigen Verteilungen nach Modus 1 und 2. Zu beobachten ist, dass die durchschnittliche Partikelgröße der adulten Tiere größer ist, als die der juvenilen. Die senilen Tiere lassen sich nicht mit den jüngeren vergleichen, da sie aus einer anderen Haltung stammen.

Unterschiede in den Kotproben der verschiedenen Taxa

Unterschiedliche Verteilungsmuster wurden nur in den Proben von *Tupaia* und *Setifer* beobachtet, nicht jedoch in denen von *Monodelphis*. Im Gegenteil dazu sind letztere sogar sehr einheitlich verteilt. Die mittlere Partikelgröße ist bei *Monodelphis* in jeder Altersklasse geringer, als bei *Tupaia* oder *Setifer*. Die vergleichbaren Kombinationen aus Altersklasse und Verteilungsmuster zeigen im Vergleich von *Tupaia* und *Setifer*, dass letztere in den meisten Fällen höhere mittlere Partikelgrößen aufweisen. Lediglich die Modus 2-verteilten Proben der senilen *Setifer* haben einen etwas geringeren Mittelwert, als die vergleichbaren *Tupaia*-Proben. Zusammenfassend zeigen die Proben von *Setifer* höhere Mittelwerte und sind heterogener verteilt, als die von *Tupaia* und *Monodelphis*.

Bedeutung der Fütterungsversuche für den Vergleich von prätribosphenisch und tribosphenisch bezahnten Taxa

Die tribosphenisch bezahnten *Monodelphis* und *Tupaia* haben bei den Fütterungsversuchen die Mehlwürmer stärker zerkleinert, als es der zalambdodont bezahnten *Setifer* getan hat. Das das zalambdodonte Gebiss eine Anpassung an zähe, weiche Insektenlarven darstellt scheint also

unwahrscheinlich. Mit dem zalambdodonten Zustand ähnelt das Molarengewiss von *Setifer* dem prätribosphenischen Zustand der Dryolestiden und der Stammlinienvertreter der Zatheria. Nach den vorliegenden Untersuchungsergebnissen kann daher geschlossen werden, dass der tribosphenische Zahn einen Mehlwurm besser aufschließt, als es der zalambdodonte, bzw. prätribosphenische kann.

8. Danksagung

An erster Stelle möchte ich den beiden Antragstellern danken. Prof. Dr. Thomas Martin und Dr. Ottmar Kullmer haben erfolgreich Sach- und Personalmittel eingeworben, die diese Arbeit erst möglich gemacht haben. Ich danke ihnen für das Vertrauen, dass sie in mich gesetzt haben. Beide haben immer mit Rat und konstruktiver Kritik den Fortschritt dieses Projekts begleitet.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) danke ich für die Bereitstellung der Personal- und Sachmittel für die Ausarbeitung des vorliegenden Projekts.

Unter dem Titel „D3 Funktionsweise der Gebisse ursprünglicher Tribosphenida“ war dieses Projekt Teil der DFG-Forschergruppe 771. Allen Mitgliedern möchte ich herzlich für die vielfache Unterstützung und Diskussion danken. Insbesondere Dr. Julia Schultz hat sich stets mit meinen Fragen und Problemen zur Zahnfunktion befasst. Viele Punkte der vorliegenden Arbeit hat sie geduldig mit mir diskutiert und viele wertvolle Hinweise und Anregungen gegeben. Die Bürotür von Prof. Dr. em. Wighart von Koenigswald stand mir stets offen. Auch von ihm kamen hilfreiche Kommentare und Hinweise. Danken möchte ich auch den anderen Mitgliedern der DFG-Forschergruppe, die ständig für Fragen und Diskussion in Bonn und Frankfurt zur Verfügung standen. Dies waren Dr. Ulrike Anders und Dr. Sandra Engels, sowie Leonie Schwermann, Ulrike Menz, Dr. Jürgen Hummel, Dr. Patrick Steuer, Dr. Irina Ruf, Janka Brinkkötter und Anne Schubert. Dr. Rico Schellhorn, Mitglied der AG Martin am Steinmann-Institut, war ebenfalls immer bereit Antworten zu geben und Teile des Manuskripts zu korrigieren. Bei der Korrektur des Manuskripts waren ebenso Richard Thompson und Nicola Heckeberg, University of Cambridge und Ludwig-Maximilians-Universität München, behilflich. Dr. Cornelia Kurz hat mit mir bereitwillig Schädel und Literatur ausgeliehen und verschiedene Aspekte des Opossumgebisses diskutiert. Für Diskussion und die spontane Beantwortung von Fragen danke ich Dr. Brian Davis, University of Louisville. Er und Prof. Dr. Richard Cifelli machten den Zugang zu den μ -CT Daten von *Peramus* möglich. Eine große Hilfe waren die studentischen Hilfskräfte, die tatkräftig zur Literaturbeschaffung, Digitalisierung, respektive Erstellung von 3D-Modellen und der Bearbeitung der Proben aus den Fütterungsversuchen, beigetragen haben. Dies waren, in alphabetischer Reihenfolge, Thomas Engler, Leonardo Groten, Casper Hermes, Daniel Jansen, Marlene Nowak und Stefanie Schnaidt.

Zuvorkommend und vertrauensvoll haben Mitarbeiter vieler Sammlungen mir Zugang zu dem Material gewährt, was ihnen anvertraut ist. Dies waren im Naturkundemuseum Berlin Prof. Dr. Frieder Meier und Nora Lange. In Bonn lieh mir Dr. Rainer Hutterer Material für μ -CT Scans aus der Sammlung des Forschungsmuseums Koenig aus. Im Senckenberg Forschungsinstitut und Naturkundemuseum halfen mir Dr. Virginie Volpato und Kathrin Krohmann. Prof. Dr. Richard Cifelli und Jennifer Larson haben mir Zugang zu der Sammlung des Sam Noble Museum in Norman/Oklahoma verschafft. In Pittsburgh, im Carnegie Museum of Natural History, empfingen

mich Dr. Chris Beard, Amy Henrici und Alan Tubrum. Ruth O'Leary und Judy Galkin haben mir die paläontologische Säugetiersammlung des American Museum of Natural History zugänglich gemacht. Im Smithsonian Institution National Museum of Natural History in Washington hat mich Dr. Hans-Dieter Sues empfangen und Zugang zur paläontologischen Sammlung der mesozoischen Säugetiere gewährt. Dr. Kristofer Helgen und Esther Langen haben mich in der zoologischen Abteilung betreut. Die Fütterungsversuche mit *Setifer*, *Monodelphis* und *Tupaia* konnten nur mit der Unterstützung vieler Personen und Institutionen durchgeführt werden. Äußerst zuvorkommend für erste Tests waren Dr. Karl Kaiser, Peter Amedinck und Wiebke Holdmann im Tierpark in Hamm. Weiter half Frau Wilmerat bei Zoo Zajac in Duisburg bei der Durchführung, sowie Dr. Annika Kregel in der Wilhelma in Stuttgart. Dr. Athanasia Tzika vom Département de Génétique & Evolution in Genf führte eine Versuchsreihe im Labor von Prof. Michel Milinkovitch durch. An der University of Illinois hat Dr. Karen Sears mit ihrem Team eine weitere Fütterungsreihe durchgeführt. Außerdem konnten Prof. Dr. Eberhard Fuchs und sein Team am Primatenzentrum Göttingen ebenfalls für eine Zusammenarbeit gewonnen werden.

Ohne Hilfe in Sachen Graphik, Technik und Verwaltung wäre diese Arbeit schwerlich möglich gewesen. Am Steinmann-Institut standen mir in dieser Beziehung immer die bewährten Mitarbeiter Georg Oleschinski, Peter Göddertz, Dorothea Krantz, Olaf Dülfer, Marga Busse, Beate Mühlens-Scaramuzza, Dagmar Hambach und Viktoria Kußerow bei.

Auch möchte ich meiner lieben Familie danken. Sie war mir weit mehr als nur beim Korrekturlesen behilflich. Meine Eltern und mein Bruder haben immer meine paläontologischen Interessen und Studienpläne in jeder Hinsicht unterstützt. Mit meiner Frau, die ich während des Studiums in Münster kennen und lieben gelernt habe, habe ich viele Höhepunkte der Ausbildung gemeinsam erleben dürfen. Sie war mir immer eine starke Stütze, nicht nur in Dingen der Paläontologie. Zu guter Letzt möchte ich noch meinem Sohn Theodor danken. Er hat zwar weder zur Diskussion etwas beitragen können, noch hat er viele Verbesserungsvorschläge zu den entstandenen Texten machen können, hat aber das letzte Jahr dieser Arbeit in vielerlei Hinsicht aufgelockert und auf ganz besondere Weise bereichert.

9. Literaturverzeichnis

- Allen, J.A. (1900): Note on the generic names *Didelphis* and *Philander*. - Bulletin of the American Museum of Natural History 13: 185-190.
- Allman, G.J. (1865): 1. Report on a collection of animals from Madagascar, transmitted to the Society. - Proceedings of the Zoological Society of London: 467-470.
- Allman, G.J. (1869): On the characters and affinities of *Potamogale*, a genus of insectivorous mammals. - Transactions of the Zoological Society of London 6: 1-16.
- Anders, U. (2011): Funktionsmorphologische Veränderungen und Funktionalitätserhaltung in bunodonten, selenodonten und secodonten Gebissen. Dissertation, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, Bonn.
- Anders, U., W.v. Koenigswald, I. Ruf & B.H. Smith (2011): Generalized individual dental age stages for fossil and extant placental mammals. - Paläontologische Zeitschrift 85: 321-339.
- Asher, R.J. & K.M. Helgen (2010): Nomenclature and placental mammal phylogeny. - Evolutionary Biology 10: 1-9.
- Asher, R.J. & M. Hofreiter (2006): Tenrec phylogeny and the noninvasive extraction of nuclear DNA. - Systematic Biology 55: 181-194.
- Asher, R.J. & T. Lehmann (2008): Dental eruption in afrotherian mammals. - BMC Biology 6: 14.
- Asher, R.J. & M.R. Sánchez-Villagra (2005): Locking yourself out: diversity among dentally zalambdodont therian mammals. - Journal of Mammalian Evolution 12: 265-282.
- Astúa de Moraes, D., N. de la Sancha & L. Costa (2011): *Didelphis aurita*. - IUCN Red List of Threatened Species, <http://www.iucnredlist.org>, IUCN 2012, 03 April 2013.
- Astúa de Moraes, D., R. Santori, R. Finotti & R. Cerqueira (2003): Nutritional and fibre contents of laboratory established diets of neotropical opossums (Didelphidae). In: Jones, M., C. R. Dickman & M. Archer: Predators with pouches: The biology of carnivorous marsupials, Vol. 3, Csiro Publishing, Melbourne: 225-233.
- Averianov, A.O., J.D. Archibald & E.G. Ekdale (2010): New material of the Late Cretaceous deltatheroidan mammal *Sulestes* from Uzbekistan and phylogenetic reassessment of the metatherian-eutherian dichotomy. - Journal of Systematic Palaeontology 8: 301-330.
- Averianov, A.O., T. Martin, A. Lopatin & S. Krasnolutskii (2013a): Stem therian mammal *Amphibetulimus* from the Middle Jurassic of Siberia. - Paläontologische Zeitschrift, doi 10.1007/s00114-013-1028-3.
- Averianov, A.O., T. Martin & A.V. Lopatin (2013b): A new phylogeny for basal Trechnotheria and Cladotheria and affinities of South American endemic Late Cretaceous mammals. - Naturwissenschaften 100: 311-26.
- Baker, R.H. (1983): Pouched Mammals - Order Marsupialia. In: Baker, R. H.: Michigan mammals, Michigan State University Press, Detroit: 19-28.
- Barbour, M.E. & G.D. Rees (2006): The role of erosion, abrasion and attrition in tooth wear. - Journal of Clinical Dentistry 17: 88-93.
- de Blainville, H.M.D. (1838): Doutes sur le prétendu Didelphe de Stonesfield. - Comptes Rendus de l'Académie des Sciences 7: 402-418.
- Blumenthal, E.M. & J. Kirkland, G.L. (1976): The biology of the opossum, *Didelphis virginiana*, in southcentral Pennsylvania. - Proceedings of the Pennsylvania Academy of Sciences 50: 81-85.

- Bown, T.M. & M.J. Kraus (1979): Origin of the tribosphenic molar and metatherian and eutherian dental formulae. In: Lillegraven, J. A., Z. Kielan-Jaworowska & W. Clemens: Mesozoic mammals: The first two-thirds of mammalian history, University of California Press, Berkeley: 172-181.
- Boyer, D.M. (2008): Relief index of second mandibular molars is a correlate of diet among prosimian primates and other euarchontan mammals. - *Journal of Human Evolution* 55: 1118-1137.
- Boze, B. (2008): A comparison of common treatments for coprophagy in *Canis familiaris*. - *Journal of Applied Companion Animal Behavior* 2: 22-28.
- Brito, D., D. Astúa de Moraes, D. Lew, P. Soriano & L. Emmons (2008a): *Caluromys philander*. - IUCN Red List of Threatened Species, <http://www.iucnredlist.org>, IUCN 2012, 03 April 2013.
- Brito, D., D. Astúa de Moraes, D. Lew, P. Soriano, L. Emmons, C. A.D., K. Helgen, R. Reid & E. Vazquez (2008b): *Didelphis marsupialis*. - IUCN Red List of Threatened Species, <http://www.iucnredlist.org>, IUCN 2012, 03 April 2013.
- Brunet, M., Y. Coppens, J. Dejax, L.J. Flynn, E. Heintz, J. Hell, L.L. Jacobs, Y. Jehenne, G. Mouchelin, D. Pilbeam & J. Sudre (1990): Nouveaux mammifères du Crétacé inférieur du Cameroun, Afrique de l'Oueste. - *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 310: 1139-1146.
- Bucher, J.E. & R.S. Hoffmann (1980): *Caluromys derbianus*. - *Mammal Species* 140: 1-4.
- Burnett, G.T. (1829): Illustrations of the Alipeda. - *Quarterly Journal of Literature, Science and the Arts*: 262-269.
- Busch, M. & F.O. Kravetz (1991): Diet composition of *Monodelphis dimidiata* (Marsupialia, Didelphidae). - *Mammalia* 55: 619-621.
- Butler, P.M. (1939): The teeth of the Jurassic mammals. - *Proceedings of the Zoological Society of London* 109: 329-356.
- Butler, P.M. (1952): The milk-molars of Perissodactyla with remarks on molar occlusion. - *Proceedings of the Zoological Society of London* 121: 777-817.
- Butler, P.M. (1972): Some functional aspects of molar evolution. - *Evolution* 26: 474-483.
- Butler, P.M. (1978): Molar cusp nomenclature and homology. In: Butler, P. M. & K. A. Joysey: *Development, Function and Evolution of Teeth*, Vol. 26, Academic Press, London, New York, San Francisco: 439-453.
- Butler, P.M. (1990): Early trends in the evolution of tribosphenic molars. - *Biological Reviews* 65: 529-525.
- Butler, P.M. & W.A. Clemens (2001): Dental morphology of the jurassic holotherian mammal *Amphitherium*, with a discussion of the evolution of mammalian post-canine dental formulae. - *Palaeontology* 44: 1-20.
- Cáceres, N.C. (2002): Food habits and seed dispersal by the white-eared opossum *Didelphis albiventris* in Southern Brazil. - *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 37: 97-104.
- Cáceres, N.C. (2005): Comparative lengths of digestive tracts of seven didelphid marsupials (Mammalia) in relation to diet. - *Revista Brasileira de Zoologia* 22: 181-185.
- Cáceres, N.C. & A.P. Carmignotto (2006): *Caluromys lanatus*. - *Mammal Species* 803: 1-6.
- Cáceres, N.C. & E.L.A. Monteiro-Filho (2001): Diet, home range and activity of *Didelphis aurita* (Mammalia, Marsupialia) in a forest fragment of Southern Brazil. - *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 36: 85-92.

- Carvalho, F.M.V., F.A.S. Fernandez & J.L. Nessimian (2005): Food habits of sympatric opossums coexisting in small Atlantic forest fragments in Brazil. - *Mammalian Biology* 70: 366-375.
- Casella, J. & N.C. Cáceres (2006): Diet of four small mammal species from Atlantic forest patches in South Brazil. - *Neotropical Biology and Conservation* 1: 5-11.
- Ceotto, P., R. Finotti, R. Santori & R. Cerqueira (2009): Diet variation of the marsupials *Didelphis aurita* and *Philander frenatus* (Didelphimorphia, Didelphidae) in a rural area of Rio de Janeiro State, Brazil. - *Mastozoología Neotropical* 16: 49-58.
- Du Chaillu, P. (1860): Descriptions of mammals from equatorial Africa. - *Proceedings of the Boston Society of Natural History* 7: 296-304, 358-367.
- Cifelli, R.L. (1990): A primitive higher mammal from the Late Cretaceous of southern Utah. - *Journal of Mammalogy* 71: 343-350.
- Cifelli, R.L. (1993): Early Cretaceous mammal from North America and the evolution of marsupial dental characters. - *Proceedings of the National Academy of Sciences* 90: 9413-9416.
- Clemens, W.A. (1966): Fossil mammals of the type Lance Formation Wyoming. Part II Marsupialia - *University of California Publications in Geological Sciences* 62: 1-122.
- Clemens, W.A. (1968): Origin and early evolution of marsupials. - *Evolution* 22: 1-18.
- Clemens, W.A. (1971): Mammalian evolution in the Cretaceous. In: Kermack, D. M. & K. A. Kermack: *Early mammals*, *Zoological Journal of the Linnean Society*, Vol. 50, The Linnean Society of London, London: 165-180.
- Clemens, W.A. & P.M. Lees (1971): A review of English Early Cretaceous mammals. In: Kermack, D. M. & K. A. Kermack: *Early mammals*, *Zoological Journal of the Linnean Society*, Vol. 50, The Linnean Society of London, London: 117-130.
- Clemens, W.A. & J.R.E. Mills (1971): Review of *Peramus tenuirostris* Owen (Eupantotheria, Mammalia). - *Bulletin of the British Museum of (Natural History) Geology* 20: 89-113.
- Cohen, K.M., S.C. Gibbard & J.-X. Fan (2013; updated 2014/02): The ICS International Chronostratigraphic Chart. - *Episodes* 36: 199-204.
- Cope, E.D. (1883): On the trituberculate type of molar tooth in the mammalia. - *Proceedings of the American Philosophical Society* 21: 324-326.
- Cordero, G.A. & R.A. Nicolas (1987): Feeding habits in the opossum (*Didelphis marsupialis*) in northern Venezuela. - *Fieldiana Zoologica* 29: 125-131.
- Costa, L., D. Astúa de Moraes, D. Brito, P. Soriano, D. Lew & C. Delgado (2008a): *Caluromys lanatus*. - IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2., <http://www.iucnredlist.org>, IUCN 2012, 03 April 2013.
- Costa, L., D. Astúa de Moraes, D. Brito, P. Soriano, D. Lew & C. Delgado (2008b): *Didelphis albiventris*. - IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2., <http://www.iucnredlist.org>, IUCN 2012, 03 April 2013.
- Crompton, A.W. (1971): The origin of the tribosphenic molar. In: Kermack, D. M. & K. A. Kermack: *Early mammals*, *Zoological Journal of the Linnean Society*, Vol. 50, The Linnean Society of London, London: 65-87.
- Crompton, A.W. (1972): Postcanine Occlusion in cynodonts and tritylodontids. - *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology* 21: 29-71.
- Crompton, A.W. (1974): The dentitions and relationships of the Southern African Triassic mammals, *Erythrotherium parringtoni* and *Megazostrodon rudnerae*. - *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology* 24: 399-437.

- Crompton, A.W. & K. Hiiemäe (1969a): Functional occlusion in tribosphenic molars. - *Nature* 222: 678-679.
- Crompton, A.W. & K. Hiiemäe (1969b): How mammalian molar teeth work. - *Discovery* 5: 23-24.
- 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*: 21-47.
- Crompton, A.W. & F.A. Jenkins (1967): American Jurassic Symmetrodonts and Rhaetic "Pantotheres". - *Science* 155: 1006-1009.
- Crompton, A.W. & F.A. Jenkins (1968): Molar occlusion in Late Triassic mammals. - *Biological Reviews* 43: 427-458.
- Crompton, A.W. & F.A. Jenkins (1973): Mammals from reptiles: a review of mammalian origins. - *The Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 1: 131-155.
- Crompton, A.W. & Z. Kielan-Jaworowska (1978): Molar structure and occlusion in Cretaceous therian mammals. In: Butler, P. M. & K. A. Josey *Studies in the development, function and evolution of the teeth*, Academic Press, London London: 249-287.
- Crompton, A.W. & P. Parker (1978): Evolution of the mammalian masticatory apparatus. - *American Scientist* 66: 192-201.
- 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: Bels, V., M. Chardon & P. Vandewalle: *Biomechanics of feeding in vertebrates*, *Advances in Comparative and Environmental Physiology*, Vol. 18, Springer Berlin Heidelberg, 321-346.
- Cuarón, A.D., L. Emmons, K. Helgen, F. Reid, D. Lew, B. Patterson, C. Delgado & S. Solari (2008): *Didelphis virginiana*. - IUCN Red List of Threatened Species, <http://www.iucnredlist.org>, IUCN 2012, 03 April 2013.
- Dashzeveg, D. (1975): New primitive therian from the early Cretaceous of Mongolia. - *Nature* 256: 402-403.
- Dashzeveg, D. (1979): *Arguimus khosbajari* gen.n., sp.n. (Peramuridae, Eupantotheria) from the Lower Cretaceous of Mongolia. - *Acta Palaeontologica Polonica* 24: 199-204.
- Dashzeveg, D. (1994): Two previously unknown eupantotheres (Mammalia, Eupantotheria). - *American Museum Novitates* 3107: 1-11.
- Dashzeveg, D. & Z. Kielan-Jaworowska (1984): The lower jaw of an aegialodontid mammal from the Early Cretaceous. - *Zoological Journal of the Linnean Society* 82: 217-227.
- Davis, B.M. (2011): Evolution of the tribosphenic molar pattern in early mammals, with comments on the "dual-origin" hypothesis. - *Journal of Mammalian Evolution* 18: 227-244.
- Davis, B.M. (2012): Micro-computed tomography reveals a diversity of Peramuran mammals from the Purbeck Group (Berriasian) of England. - *Palaeontology* 55: 789-817.
- Davis, B.M. & R.L. Cifelli (2011): Reappraisal of the tribosphenidan mammals from the Trinity Group (Aptian-Albian) of Texas and Oklahoma. - *Acta Palaeontologica Polonica* 56: 441-462.
- Davis, B.M., R.L. Cifelli & Z. Kielan-Jaworowska (2008): Earliest evidence of Deltatheroidea (Mammalia: Metatheria) from the Early Cretaceous of North America. In: Sargis, E. & M. Dagosto: *Mammalian evolutionary morphology: a tribute to Frederick S. Szalay*, Springer, Dordrecht: 3-24.

- Diard, P.M. & A. Duvaucel (1820): On the *Sorex glis*. - Asiatick researches; or Transactions of the society, instituted in Bengal, for inquiring into the history and antiquities, the arts, sciences, and literature of Asia 14: 471-475.
- Duden (2006): Band 1: Die Deutsche Rechtschreibung. Dudenredaktion. Mannheim, Leipzig, Wien, Zürich, Dudenverlag.
- Eccles, J.D. (1982): Tooth surface loss from abrasion, attrition and erosion. - Dental update 9: 373-381.
- Eisenberg, J.F. (1989): Mammals of the Neotropics. 2, The northern neotropics: Panama, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname, French Guiana, Vol. 1, University of Chicago Press, Chicago, 550 S.
- Eisenberg, J.F. & E. Gould (1970): The tenrecs: a study in mammalian behavior and evolution. - Smithsonian Contributions to Zoology 27: 1-138.
- Eisenberg, J.F. & K.H. Redford (1999): Mammals of the Neotropics. The central neotropics: Ecuador, Bolivia, Brazil, Vol. 3, University of Chicago Press, Chicago, 624 S.
- Emmons, L. (1991): Frugivory in treeshrews (*Tupaia*). - The American Naturalist 138: 642-649.
- Engels, S. (2011): Funktionelle und morphologische Transformationen der Molaren bei frühen Hippomorpha im Hinblick auf den Mastikationsprozess. Dissertation, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, Bonn.
- Evans, A.R. & G.D. Sanson (1998): The effect of tooth shape on the breakdown of insects. - Journal of Zoology 246: 391-400.
- Every, R.G. & W.G. Kühne (1971): Bimodal wear of mammalian teeth. In: Kermack, D. M. & K. A. Kermack: Early mammals, Vol. 50, Zoological Journal of the Linnean Society, 23-27.
- Fish, D.R. & F.C. Mendel (1982): Mandibular movement patterns relative to food types in common tree shrews (*Tupaia glis*). - American Journal of Physical Anthropology 58: 255-269.
- Fox, R.C. (1985): Upper molar structure in the Late Cretaceous Symmetrodont *Symmetrodontoides* Fox, and a classification of the Symmetrodonta (Mammalia). - Journal of Paleontology 59: 21-26.
- Francis, C.M. (2008): A field guide to the mammals of South-East Asia. New Holland Publishers, London, 397 S.
- Freeman, E.F. (1976): Mammal teeth from the forest marble (Middle Jurassic) of Oxfordshire, England. - Science 194: 1053-1055.
- Freeman, E.F. (1979a): A Middle Jurassic mammal bed from Oxfordshire. - Palaeontology 22: 135-166.
- Freeman, P.W. (1979b): Specialized insectivory: beetle-eating and moth-eating molossid bats. - Journal of Mammalogy 60: 466-479.
- Froiep, L.F.v. (1806): C. Dumeril's Analytische Zoologie - aus dem Französischen, mit Zusätzen. Landes-Industrie-Comptoir, Weimar, 344 S.
- Fuchs, E. & S. Corbach-Söhle (2010): Tree shrews. In: Hubrecht, R. & J. Kirkwood: The UFAW handbook on the care and management of laboratory and other research animals, Wiley-Blackwell, 848.
- Galef, B.G. (1979): Investigation of the functions of coprophagy in juvenile rats. - Journal of Comparative and Physiological Psychology 93: 295-305.

- Gardner, A.L. (1973): The systematics of the genus *Didelphis* (Marsupialia: Didelphidae) in North and Middle America. - Special Publications, the Museum, Texas Tech 4: 3-81.
- Gardner, A.L. (1982): Virginia opossum. In: Chapman, J. A. & G. A. Feldhamer: Wild mammals of North America: biology, management, and economics, Johns Hopkins University Press, Baltimore: 3-29.
- Gardner, A.L. (2005): Order Didelphimorpha. In: Wilson, D. E. & D. M. Reeder: Mammal species of the world, Vol. 1, Johns Hopkins University Press, Baltimore: 3-20.
- Gardner, A.L. (2007): Genus *Caluromys*. In: Gardner, A. L.: Mammals of South America, Vol. 1, The University of Chicago, Chicago: 1-11.
- Gardner, A.L. & M.E. Sunquist (2003): Opossum *Didelphis virginiana*. In: Feldhauer, G. A., B. C. Thompson & J. A. Chapman: Wild mammals of North America: biology, management, and conservation, Johns Hopkins University Press, 3-29.
- Gill, T. (1872): Arrangement of the families of mammals and synoptical tables of characters of the subdivisions of mammals. - Smithsonian Miscellaneous Collections 230: 1-98.
- Gordon, C. (2003): A first look at estimating body size in dentally conservative Marsupials. - Journal of Mammalian Evolution 10: 1-21.
- Gould, E. & J.F. Eisenberg (1966): Notes on the Biology of the Tenrecidae. - Journal of Mammalogy 47: 660-686.
- Grandidier, A. (1870): Description de quelques animaux nouveaux, découverts à Madagascar. - Revue et magasin de zoologie pure et appliquée 22: 49-80.
- Gray, S.F. (1821): On the natural arrangement of vertebrate animals. - The London Medical Repository Monthly Journal and Review 15: 296-310.
- Greaves, W.S. (1973): The inference of jaw motion from tooth wear facets. - Journal of Paleontology 47: 1000-1001.
- Gregory, W.K. (1910): The orders of mammals. - Bulletin of the American Museum of Natural History 27: 1-524.
- Gregory, W.K. (1922): The origin and evolution of the human dentition. Williams and Wilkens, Baltimore, 548 S.
- Hall, E.R. & K.R. Kelson (1959): The mammals of North America. Vol. 1, Ronald Press Co., New York, 1083 S.
- Halpern, M., Y. Daniels & I. Zuri (2005): The role of the vomeronasal system in food preferences of the gray short-tailed opossum, *Monodelphis domestica*. - Nutrition and Metabolism 2: 1-3.
- Hamilton, W.J. (1951): The food of the opossum in New York State. - Journal of Wildlife Management 15: 258-264.
- Hamilton, W.J. (1958): Life history and economic relations of the opossum (*Didelphis marsupialis virginiana*) in New York State. - Cornell University Agricultural Experiment Station Memoirs 354: 1-48.
- Heinrich, W.-D. (1998): Late Jurassic Mammals from Tendaguru, Tanzania, East Africa. - Journal of Mammalian Evolution 5: 269-290.
- Herskovitz, P. (1951): Mammals from British Honduras, Mexico, Jamaica and Haiti. - Fieldiana-Zoology 31: 547-569.
- Herskovitz, P. (1971): Basic crown patterns and cusp homologies of mammalian teeth. In: Dahlberg, A. A.: Dental morphology and evolution, University of Chicago Press, Chicago: 95-150.

- Herter, K. (1963a): Untersuchungen an lebenden Borstenigeln (Tenrecinae) - 2. Über das Verhalten und die Lebensweise des Igelanreks *Echinops telfairi* Martin in Gefangenschaft. - Zoologische Beiträge 7: 125-165.
- Herter, K. (1963b): Untersuchungen an lebenden Borstenigeln (Tenrecinae) - 3. Über das Verhalten und die Lebensweise des Streifentanreks (*Hemicentetes semispinosus*) in Gefangenschaft. - Zoologische Beiträge 9: 237-274.
- Herter, K. (1963c): Untersuchungen an lebenden Borstenigeln (Tenrecinae) - 4. Über das Verhalten und die Aktivitätsrhythmik eines *Setifer setosus* in Gefangenschaft. - Zoologische Beiträge 10: 161-187.
- Hielscher, R.C. (2013): Abnutzungsmuster und Facettenentwicklung in den Bezahnungen von Fledermäusen. unveröffentlichte Masterarbeit, Rheinische Friedrich-Wilhelms Universität Bonn, Bonn.
- Hiiemäe, K. & A.W. Crompton (1985): Mastication, food transport, and swallowing. In: Hildebrand, M., D. M. Bramble, K. F. Liem & D. B. Wake: Functional vertebrate morphology, Harvard University Press, Cambridge: 262-290.
- Hiiemäe, K. & F.A. Jenkins (1969): The anatomy and internal architecture of the muscles of mastication in the American opossum *Didelphis marsupialis*. - Postilla 140: 1-49.
- Hirakawa, H. (2001): Coprophagy in leporids and other mammalian herbivores. - Mammal Review 31: 61-80.
- Hu, Y., J. Meng, C. Li & Y. Wang (2010): New basal eutherian mammal from the Early Cretaceous Jehol biota, Liaoning, China. - Proceedings of the Royal Society B 277: 229-36.
- Hummel, J., J. Fritz, E. Kienzle, E.P. Medici, S. Lang, W. Zimmermann, W.J. Streich & M. Clauss (2008): Differences in fecal particle size between free-ranging and captive individuals of two browser species. - Zoo Biology 27: 70-77.
- Hutchison, J.H. (1974): Notes on type specimens of European Miocene Talpidae and a tentative classification of old world Tertiary Talpidae (Insectivora: Mammalia). - Geobios 7: 211-256.
- Imfeld, T. (1996): Dental erosion. Definition, classification and links. - European Journal of Oral Sciences 104: 151-155.
- Jablonski, N.G. & R.H. Crompton (1994): Feeding behavior, mastication, and tooth wear in the western tarsier (*Tarsius bancanus*). - International Journal of Primatology 15: 29-59.
- Janis, C.M. & M. Fortelius (1988): On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors. - Biological Reviews 63: 197-230.
- Jeuniaux, C. (1961): Chitinase: an addition to the list of hydrolase in the digestive tract of vertebrates. - Nature 162: 135-136.
- Johanson, Z. (1996): Revision of the Late Cretaceous North American Marsupial genus *Alphadon*. - Palaeontographica A242: 127-184.
- 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 Palaeoecology 239: 221-240.
- 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, D.M., K.A. Kermack & F. Mussett (1968): The Welsh pantothere *Kuehneotherium praecursoris*. - Zoological Journal of the Linnean Society 47: 407-423.
- Kermack, K.A., P.M. Lees & F. Mussett (1965): *Aegialodon dawsoni*, a new trituberculosectorial tooth from the Lower Wealden. - Proceedings of the Royal Society B 162: 535-554.
- Kermack, K.A., F. Mussett & H.W. Rigney (1973): The lower jaw of *Morganucodon*. - Zoological Journal of the Linnean Society 53: 87-175.
- Kielan-Jaworowska, Z. (2013): In Pursuit of Early Mammals. Indiana University Press, Bloomington, Indiana, 254 S.
- 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 S.
- von Koenigswald, W. (1970): *Peratherium* (Marsupialia) im Ober-Oligozän und Miozän von Europa. - Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Neue Folge 144: 1-79.
- von Koenigswald, W., U. Anders, S. Engels, J.A. Schultz & O. Kullmer (2012): Jaw movement in fossil mammals: analysis, description and visualization. - Paläontologische Zeitschrift 87: 141-159.
- von Koenigswald, W., 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.
- Körber, K. (1995): Zahnärztliche Prothetik. 3. Auflage, Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York, 493 S.
- Kullmer, O., S. Benazzi, L. Fiorenza, D. Schulz, S. Bacso & O. Winzen (2009): Technical note: occlusal fingerprint analysis: quantification of tooth wear pattern. - American Journal of Physical Anthropology 139: 600-605.
- Kullmer, O., S. Benazzi, D. Schulz, P. Gunz, L. Kordos & D.R. Begun (2013): Dental arch restoration using tooth macrowear patterns with application to *Radapithecus hungaricus*, from the late Miocene of Rudabánya, Hungary. - Journal of Human Evolution 64: 151-160.
- Kullmer, O., M. Huck, K. Engel, F. Schrenk & T. Bromage (2002): Hominid Tooth Pattern Database (HOTPAD) based on optical 3D topometry. XIVth UISPP Congress. Mafart, B. & H. Delingette. Liège, Belgium, BAR International Series 1049. Three –Dimensional Imaging in Paleoanthropology and Prehistoric Archaeology, Acts of the XIVth UISPP Congress, University of Liège, Belgium: 71-82.
- Kurz, C. (2005): Ecomorphology of opossum-like marsupials from the Tertiary of Europe and a comparison with selected taxa. - Kaupia 14: 21-26.
- Kurz, C. & J. Habersetzer (2004): Untersuchung der Zahnmorphologie von Beutelratten aus Messel mit der Mikroröntgenmethode CORR. - Courier Forschungsinstitut Senckenberg 252: 13-21.
- Langham, N.P.E. (1982): The ecology of the common tree shrew, *Tupaia glis* in peninsular Malaysia. - Journal of Zoology 197: 323-344.
- Lechner, I., P. Barboza, W. Collins, J. Fritz, D. Gunther, B. Hattendorf, J. Hummel, K.H. Sudekum & M. Clauss (2010): Differential passage of fluids and different-sized particles in fistulated oxen (*Bos primigenius f. taurus*), muskoxen (*Ovibos moschatus*), reindeer (*Rangifer tarandus*) and moose (*Alces alces*): rumen particle size discrimination is independent from contents stratification. - Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology 155: 211-22.

- Leite, Y.L.R., L.P. Costa & J.R. Stallings (1996): Diet and vertical space use of three sympatric opossums in a Brazilian Atlantic forest reserve. - *Journal of Tropical Ecology* 12: 435-440.
- Lew, D., B. Patterson, C. Delgado & S. Solari (2008a): *Didelphis pernigra*. - IUCN Red List of Threatened Species, <http://www.iucnredlist.org>, IUCN 2012, 03 April 2013.
- Lew, D., P. Soriano, A.D. Cuarón, L. Emmons, F. Reid & K. Helgen (2008b): *Caluromys derbianus*. - IUCN Red List of Threatened Species, <http://www.iucnredlist.org>, 26 March 2014.
- Lew, D., R. Pérez-Hernandez & J. Ventura (2011): *Didelphis imperfecta*. - IUCN Red List of Threatened Species, <http://www.iucnredlist.org>, 03 April 2013.
- Lewin, R.A. (2001): More on merde. - *Perspectives in Biology and Medicine* 44: 594-607.
- Li, C.K., T. Setoguchi, Y.Q. Wang, Y.M. Hu & Z.L. Chang (2005): The first record of "eupantotherian" (Theria, Mammalia) from the late Early Cretaceous of western Liaoning, China. - *Vertebrata Palasiatica* 43: 245-255.
- Lillegraven, J.A. (1969): Latest Cretaceous mammals of upper part of Edmonton Formation of Alberta, Canada, and review of marsupial-placental dichotomy in mammalian evolution. - *University of Kansas Paleontological Contributions* 50: 1-122.
- 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 Land-Mammal "Ages". - *American Museum Novitates* 2840: 1-68.
- Linnaeus, C. (1758): *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymiis, locis*. 10., Vol. 1, Laurentii Salvii, Stockholm, 824 S.
- Lopatin, A.V. & A.O. Averianov (2006a): An aegialodontid upper molar and the evolution of mammal dentition. - *Science* 313: 1092.
- Lopatin, A.V. & A.O. Averianov (2006b): Revision of a pretribosphenic mammal *Arguimus* from the Early Cretaceous of Mongolia. - *Acta Palaeontologica Polonica* 51: 339-349.
- Lopatin, A.V. & A.O. Averianov (2007a): The earliest asiatic pretribosphenic mammal (Cladotheria, Amphitheriidae) from the Middle Jurassic of Siberia. - *Doklady Biological Sciences* 417: 432-434.
- Lopatin, A.V. & A.O. Averianov (2007b): *Kielantherium*, a basal tribosphenic mammal from the Early Cretaceous of Mongolia, with new data on the aegialodontian dentition. - *Acta Palaeontologica Polonica* 52: 441-446.
- Lumsden, A.G.S. & J.W. Osborn (1977): The evolution of chewing: a dentist's view of palaeontology. - *Journal of Dentistry* 5: 269-287.
- Luo, Z.-X., R.L. Cifelli & Z. Kielan-Jaworowska (2001): Dual origin of tribosphenic mammals. - *Nature* 409: 53-57.
- Luo, Z.-X., Z. Kielan-Jaworowska & R.L. Cifelli (2002): In quest for a phylogeny of Mesozoic mammals. - *Acta Palaeontologica Polonica* 47: 1-78.
- Luo, Z.-X. & T. Martin (2007): Analysis of molar structure and phylogeny of docodont genera. - *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* 39: 27-47.
- Luo, Z.-X., C.-X. Yuan, Q.-J. Meng & Q. Ji (2011): A Jurassic eutherian mammal and divergence of marsupials and placentals. - *Nature* 476: 442-445.
- M'Kirera & P. Ungar (2003): Occlusal relief changes with molar wear in *Pan troglodytes troglodytes* and *Gorilla gorilla gorilla*. - *American Journal of Primatology* 60: 31-41.

- MacPhee, R.D.E. (1987): The shrew tenrecs of Madagascar: systematic revision and Holocene distribution of *Microgale* (Tenrecidae, Insectivora). - American Museum Novitates 2889: 1-45.
- Macrini, T.E. (2004): *Monodelphis domestica*. - Mammalian Species 760: 1-8.
- Maier, W. (1977a): Die bilophodonten Molaren der Indriidae (Primates) - ein evolutionsmorphologischer Modellfall. - Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie 68: 307-344.
- Maier, W. (1977b): Die Evolution der bilophodonten Molaren der Cercopithecoidea. Eine funktionsmorphologische Untersuchung. - Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie 68: 26-56.
- Maier, W. (1978a): Die Evolution der tribosphenischen Säugetiermolaren. - Sonderbände des Naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg 3: 41-60.
- Maier, W. (1978b): Zur Evolution des Säugetiergebisses - Typologische und konstruktionsmorphologische Erklärungen. - Natur und Museum 108: 288-300.
- Maier, W. (1980): Konstruktionsmorphologische Untersuchungen am Gebiß der rezenten Prosimiae (Primates). - Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft 538: 1-158.
- Maier, W. & G. Schneck (1981): Konstruktionsmorphologische Untersuchungen am Gebiß der hominoiden Primaten. - Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie 72: 127-169.
- Major, C.I.F. (1896): Diagnoses of new mammals from Madagascar. - Annals and Magazine of Natural History, ser. 6 18: 319-325.
- Marsh, O.C. (1880): Notice on Jurassic mammals representing two new orders. - American Journal of Science 21: 511-513.
- Marsh, O.C. (1887): American jurassic mammals. - American Journal of Science 33: 326-348.
- Martin, T. (1999): Dryolestidae (Dryolestoidea, Mammalia) aus dem Oberen Jura von Portugal. - Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft 550: 1-119.
- Martin, T. (2002): New stem-lineage representatives of Zatheria (Mammalia) from the Late Jurassic of Portugal. - Journal of Vertebrate Paleontology 22: 332-348.
- Martin, T., A.O. Averianov & H.-U. Pfretzschner (2010): Mammals from the Late Jurassic Qigu Formation in the southern Junggar Basin, Xinjiang, Northwest China. - Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments 90: 295-319.
- Martin, W. (1838): *Echinops*. - Proceedings of the Zoological Society of London: 17-22.
- McKenna, M.C. (1975): Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. In: Lockett, W. P. & F. S. Szalay: Phylogeny of the Primates, Plenum Press, New York: 21-46.
- McManus, J.J. (1974): *Didelphis virginiana*. - Mammalian Species 40: 1-6.
- Mills, J.R.E. (1955): Ideal dental occlusion in the primates. - Dental practitioner 6: 47-61.
- Mills, J.R.E. (1964): The dentitions of *Peramus* and *Amphitherium*. - Proceedings of the Linnean Society of London 175: 117-133.
- Mills, J.R.E. (1966): The functional occlusion of the teeth of the Insectivora. - Zoological Journal of the Linnean Society 47: 1-25.
- Mills, J.R.E. (1967a): A comparison of lateral jaw movements in some mammals from wear facets on the teeth. - Archives of Oral Biology 12: 645-661.

- Mills, J.R.E. (1967b): Development of the protocone during the Mesozoic. - *Journal of Dental Research* 46: 787-791.
- Mivart, S.G. (1871): On *Hemicentetes*, a new genus of Insectivora, with some additional remarks on the osteology of that order. - *Proceedings of the Zoological Society of London* 1871: 58-72.
- Molins de la Serna, M. & J. Lorenzo Prieto (1982): Alimentación del rabipelado (*Didelphis marsupialis*) de la Sierra de Perijá. - *Acta Científica Venezolana* 33: 410.
- Moore, S.J. & G.D. Sanson (1995): A comparison of the molar efficiency of two insect-eating mammals. - *Journal of Zoology* 235: 175-192.
- Morris, P. (1978): The use of teeth for estimating the age of wild mammals. In: Butler, P. M. & K. A. Joysey: *Development, Function and Evolution of Teeth*, Vol. 26, Academic Press, London, New York, San Francisco: 483-494.
- Mouchaty, S.K., A. Gullberg, A. Janke & U. Arnason (2000): Phylogenetic position of the Tenrecs (Mammalia: Tenrecidae) of Madagascar based on analysis of the complete mitochondrial genome sequence of *Echinops telfairi*. - *Zoologica Scripta* 29: 307-317.
- Nørgaard, P. (2004): Use of image analysis for measuring particle size in feed, digesta and faeces: 579-584.
- Nørgaard, P. & B. Bendixen (2002): Particle size distribution in silage, boli, rumen content and faeces from cows fed grass silage with different theoretical chopping length. 53th Annual EAAP Meeting. Kairo: 1-5.
- Nørgaard, P., S. Husted & H. Ranvig (2004): Effect of supplementation with whole wheat or whole oat grains on the dimensions of faeces particles from lambs. - *Journal of Animal and Feed Sciences* 13: 175-178.
- Nørgaard, P. & A. Sehic (2003): Particle size distribution in silage, boluses, rumen content and faeces from cows fed grass silage with different theoretical chopping length. - *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 3: 457-460.
- Olfers, I.v. (1818): Bemerkungen zu Illigers Ueberblick der Säugethiere nach ihrer Vertheilung über die Welttheile, rücksichtlich der Südamerikanischen Arten (Species). In: Eschwege, W. L. v.: *Journal von Brasilien*, Vol. 2, Verlag des Groß-Herzoglich-Sächsischen privilegierten Landes-Industrie-Comptoirs, Weimar: 192-237.
- Oron, U. & A.W. Crompton (1985): A cineradiographic and electromyographic study of mastication in *Tenrec ecaudatus*. - *Journal of Morphology* 185: 155-182.
- Osborn, H.F. (1888): The evolution of mammalian molars to and from the Tritubercular type. - *The American Naturalist* 22: 1067-1079.
- Osborn, H.F. (1897): Trituberculy: A Review Dedicated to the Late Professor Cope. - *The American Naturalist* 31: 993-1016.
- Osborn, H.F. (1907): *Evolution of the mammalian molar teeth*. MacMillan, New York, 250 S.
- Owen, R. (1871): *Monography of the fossil Mammalia of the Mesozoic Formations*. J. E. Adlard, Bartholomew Close, London, 115 S.
- Patterson, B. (1956): Early cretaceous mammals and the evolution of mammalian molar teeth. - *Fieldiana Geology* 13: 1-105.
- Payne, C.L.R., T.H. Webster & K.D. Hunt (2008): Coprophagy by the semi-habituated chimpanzees of Semliki, Uganda. - *Pan African News* 15: 29-32.

- Pinotti, B.T., L. Naxara & R. Pardini (2011): Diet and food selection by small mammals in an old-growth Atlantic forest of South-Eastern Brazil. - *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 46: 1-9.
- Poux, C., O. Madsen, J. Glos, W.W. de Jong & M. Vences (2008): Molecular phylogeny and divergence times of Malagasy tenrecs: influence of data partitioning and taxon sampling on dating analyses. - *BMC Evolutionary Biology* 8: 102.
- Prates, H.M. & J.C. Bicca-Marques (2005): Coprophagy in captive brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). - *Neotropical Primates* 13: 18-21.
- Prinz, J.F., C.J.L. Silwood, A.W.D. Claxson & M. Grootveld (2003): Simulated digestion status of intact and exoskeletally-punctured insects and insect larvae: a spectroscopic investigation. - *Folia Primatologica* 74: 126-140.
- 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.
- Raffles, T.S. (1821): Descriptive catalogue of a zoological collection, made on account of the honorable East Indian Company, in the island of Sumatra and its vicinity, under the direction of Sir Thomas Stamford Raffles, Lieutenant-Governor of Fort Marlborough, with additional notices illustrative of the natural history. - *Transactions of the Linnean Society of London* 13: 239-274.
- Redford, K.H. & J.F. Eisenberg (1992): Marsupials. In: Redford, K. H. & J. F. Eisenberg: *Mammals of the neotropics - the southern cone: Chile, Argentina, Uruguay* Vol. 2, University of Chicago Press, Chicago: 460.
- Reynolds, H.C. (1945): Some aspects of the life history and ecology of the opossum in central Missouri. - *Journal of Mammalogy* 26: 361-379.
- Rougier, G.W., A.G. Martinelli, A.M. Forasiepi & M. Novacek (2007): New Jurassic mammals from Patagonia, Argentina: a reappraisal of Australosphenidan morphology and interrelationship. - *American Museum Novitates* 3566: 1-56.
- Sandidge, L.L. (1953): Food and dens of the opossum (*Didelphis virginiana*) in northeastern Kansas. - *Transactions of the Kansas Academy of Science* 56: 97-106.
- Santana, S.E., S. Strait & E.R. Dumont (2011): The better to eat you with: functional correlates of tooth structure in bats. - *Functional Ecology* 25: 839-847.
- Santori, R., D. Astúa de Moraes & R. Cerqueira (1995): Diet composition of *Metachirus nudicaudatus* and *Didelphis aurita* (Marsupialia, Didelphoidea) in Southern Brazil. - *Mammalia* 59: 511-516.
- Schellenberg, A. (2012): Dokumentation und Analyse der Entwicklung der Schliffacetten auf den Molaren von *Talpa europaea*. unveröffentlichte Diplomarbeit, Rheinische Friedrichs-Wilhelms-Universität Bonn, Bonn.
- Schreber, J.C.D. (1777): *Die Säugethiere in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen* 1776-1778. Wolfgang Walther, Erlangen, 440 S.
- Schultz, J.A. (2012): Funktionelle Morphologie und Abnutzungsmuster prätribosphenischer Molaren am Beispiel der Dryolestida (Mammalia, Cladotheria). Dissertation, Rheinische-Wilhelms-Universität Bonn, Bonn.
- Schultz, J.A. & T. Martin (2011): Wear pattern and functional morphology of dryolestoid molars (Mammalia, Cladotheria). - *Paläontologische Zeitschrift* 85: 269-285.

- Schultz, J.A. & T. Martin (2014): Function of pretribosphenic and tribosphenic mammalian molars inferred from 3D animation. - *Naturwissenschaften*: 1-11.
- Schulz, E. & T.M. Kaiser (2010): Applying tribology to teeth of hoofed mammals. - *Scanning* 32: 162-182.
- 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.
- Sigogneau-Russell, D. (1999): Réévaluation des Peramura (Mammalia, Theria) sur la base de nouveaux spécimens du Crétacé inférieur d'Angleterre et du Maroc. - *Geodiversitas* 21: 93-127.
- Sigogneau-Russell, D. (2003): Holotherian mammals from the Forest Marble (Middle Jurassic of England). - *Geodiversitas* 25: 501-537.
- Sigogneau-Russell, D., J.J. Hooker & P.C. Ensom (2001): The oldest tribosphenic mammal from Laurasia (Purbeck limestone Group, Berriasian, Cretaceous, UK) and its bearing on the 'dual Origin' of Tribosphenida. - *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la Terres et des planetes* 333: 141-147.
- Simpson, G.G. (1925): Mesozoic Mammalia, III; Preliminary comparison of Jurassic mammals except multituberculates. - *American Journal of Science Series 5, Vol. 10*: 559-569.
- Simpson, G.G. (1928): A catalogue of the Mesozoic Mammalia in the geological department of the British Museum. Trustees of the British Museum, London, 215 S.
- Simpson, G.G. (1936): Studies of the earliest mammalian dentitions. - *Dental cosmos* 78: 791-800 & 940-953.
- Slaughter, B.H. (1968a): Earliest known eutherian mammals and the evolution of premolarocclusion. - *The Texas Journal of Science* 20: 3-12.
- Slaughter, B.H. (1968b): Earliest known marsupials. - *Science* 162: 254-255.
- Smith, P. (2008): Grey short-tailed opossum *Monodelphis domestica* (Wagner, 1842). In: FAUNA Paraguay handbook of the mammals of Paraguay Number 10, 1-15.
- Smith, P. (2009): Handbook of the mammals of Paraguay. Fauna Paraguay, Vol. 1: Marsupials, 1-132.
- Špoutil, F., V. Vlček & I. Horáček (2010): Enamel microarchitecture of a tribosphenic molar. - *Journal of Morphology* 271: 1204-1218.
- Steuer, P., M. Clauss, K.-H. Südekum, J.-M. Hatt, S. Silinski, S. Klomburg, W. Zimmermann, J. Fickel, W.J. Streich & J. Hummel (2010): Comparative investigations on digestion in grazing (*Ceratotherium simum*) and browsing (*Diceros bicornis*) rhinoceroses. - *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 156: 380-388.
- Stones, H.H. (1948): Oral & Dental Diseases. The Williams & Wilkins Company, Baltimore, 896 S.
- Strait, S.G. (1993): Molar morphology and food texture among small-bodied insectivorous mammals. - *Journal of Mammalogy* 74: 391-402.
- Strait, S.G. (1998): Tooth use and the physical properties of food. - *Evolutionary Anthropology* 5: 199-211.
- Streilein, K.E. (1982a): Behavior, ecology, and distribution of South American marsupials. In: Mares, M. A. & H. H. Genoways: Mammalian biology in South America, Special Publication Series 6, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Linesville, Pennsylvania: 231-250.

- Streilein, K.E. (1982b): Ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. I. Climate and faunal composition. - *Annals of Carnegie Museum* 51: 79-107.
- Strobel, S., A. Roswag, N.I. Becker, T.E. Trenczek & J.A. Encarnacao (2013): Insectivorous bats digest chitin in the stomach using acidic mammalian chitinase. - *Plos one* 8: e72770.
- Tabuce, R., R.J. Asher & T. Lehmann (2008): Afrotherian mammals: a review of current data. - *Mammalia* 72: 2-14.
- Taube, C.M. (1947): Food habits of Michigan opossums. - *Journal of Wildlife Management* 11: 97-103.
- Thenius, E. (1989): Zähne und Gebiss der Säugetiere. *Handbuch der Zoologie*, Vol. 8, de Gruyter, Berlin, 524.
- Thomas, O. (1883): Description of a new genus and two new species of Insectivora from Madagascar. - *Journal of the Linnean Society of London, Zoology* 16: 319-322.
- Tribe, C.J. (1990): Dental age classes in *Marmosa incana* and other didelphoids. - *Journal of Mammalogy* 71: 566-569.
- Tyndale-Biscoe, C.H. & R.B. McKenzie (1976): Reproduction in *Didelphis marsupialis* and *D. albiventris* in Colombia. - *Journal of Mammalogy* 57: 249-265.
- Ulhaas, L. (2006): Vergleichende computergestützte funktionsmorphologische Analyse an Molaren cercopithecoider Primaten. Dissertation, Johannes Gutenberg-Universität Mainz, Mainz.
- Ulhaas, L., O. Kullmer & F. Schrenk (2007): Tooth wear diversity in early hominid molars – a case study. In: Bailey, S. & J. J. Hublin: *Dental perspectives on human evolution: state of the art research in dental anthropology*, Springer, Dordrecht, Netherlands: 369-390.
- Ulhaas, L., O. Kullmer, F. Schrenk & W. Henke (2004): A new 3-d approach to determine functional morphology of cercopithecooid molars. - *Annals of Anatomy* 186: 487-493.
- Ungar, P. (2010): *Mammal Teeth*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 304 S.
- Ungar, P.S. & F. M'Kirera (2003): A solution to the worn tooth conundrum in primate functional anatomy. - *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 3874-7.
- VandeBerg, J.L. (1983): The gray short-tailed opossum. A new laboratory animal. - *Institute for Laboratory Animal Research News* 26: 9-12.
- VandeBerg, J.L. (1990): The gray short-tailed opossum (*Monodelphis domestica*) as a model didelphid species for genetic research. - *Australian Journal of Zoology* 37: 235-247.
- VandeBerg, J.L. & E.S. Robinson (1997): The laboratory opossum *Monodelphis domestica* in laboratory research. - *Institute of Laboratory Animal Resources Journal* 38: 4-12.
- Vieira, E.M. & D. Astúa de Moraes (2003): Carnivory and insectivory in neotropical marsupials. In: Jones, M. E., C. R. Dickman & M. Archer: *Predators with pouches: the biology of carnivorous Marsupials*, Csiro Publishing, Melbourne: 267-284.
- Vogel, P. (2008): *Potamogale velox*. - IUCN Red List of Threatened Species, <http://www.iucnredlist.org>, IUCN 2012, 27 November 2014.
- Wagner, J.A. (1841): Schreber's Die Säugethiere in Abbildungen nach der Natur, Supplement 2. 42 S.
- Wagner, J.A. (1842): Diagnosen neuer Arten Brasilianischer Säugethiere. - *Archiv für Naturgeschichte* 8: 356-362.
- Wall, C.E., C.J. Vinyard, K.R. Johnson, S.H. Willimas & W.L. Hylander (2006): Phase II jaw movements and masseter muscle activity during chewing in *Papio anubis*. - *American Journal of Physical Anthropology* 129: 215-224.

- Waterhouse, G.R. (1841): The naturalist's library conducted by Sir William Jardine. Mammalia vol. Xi. Marsupialia of pouched animals. W. H. Lizars, Edinburgh, 323 S.
- Wild, W. (1950): Funktionale Prothetik. Schwabe & Co, Basel, 200
- Wilson, D.E. & D.M. Reeder (2005): Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2142 S.
- Witte, G.R. (1997): Der Maulwurf. Die neue Brehmbücherei, Vol. 637, Westarp Wissenschaften, Magdeburg, 219 S.

10. Anhang

10.1. Materialliste

10.2. Farbcodes

10.3. Korrekturwinkel zur Konstruktion der Referenzebenen

10.4. Messwerte für den Relief-Index

10.5. Rekonstruktionen von Zahnmodellen für RI-Messungen

10.6. Messwerte für den Okklusalen Kompass

10.7. Proben und statistische Daten aus den Fütterungsversuchen

10.8. Gemittelte Größenverteilungen der Fütterungsversuche

CD Patrikelgrößen aus den Kotproben der Fütterungsversuche

Videosequenzen zu den OFA-Rekonstruktionen

10.1 Materialliste

Standorte des untersuchten Materials und verwendete Abkürzungen:

Museum für Naturkunde, Berlin	ZMB MAM
Steinmann-Institut für Geologie, Mineralogie und Paläontologie, Bonn	StIPB
Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig, Bonn	ZFMK
Senckenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum, Frankfurt a.M.	SMF
British Museum of Natural History, London	BMNH
American Museum of Natural History, New York	AMNH
Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History, Norman	OMNH
Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh	CMNH
National Museum of Natural History, Washington DC	NMNH

Untersuchtes Material:

höhere Systematik	Taxon	Sammlungsnummer	geol. Alter	Bemerkung
Chiroptera	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	ZFMK (Hielscher 195)	rezent	Scan vom Original
Chiroptera	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	ZFMK (Hielscher 225)	rezent	Scan vom Original
Chiroptera	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	ZFMK (Hielscher 276)	rezent	Scan vom Original
Chiroptera	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	ZFMK (Hielscher 357)	rezent	Scan vom Original
Chiroptera	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	ZFMK (Hielscher 437)	rezent	Scan vom Original
Chiroptera	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	ZFMK (Hielscher 477)	rezent	Scan vom Original
Chiroptera	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	ZFMK (Hielscher 492)	rezent	Scan vom Original
Chiroptera	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	ZFMK (Hielscher 546)	rezent	Scan vom Original
Chiroptera	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	ZFMK (Hielscher 557)	rezent	Scan vom Original
Didelphidae	<i>Alphadon halleyi</i>	OMNH 25165	Aguja Fm./Oberkreide	Abguss; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Alphadon halleyi</i>	OMNH 25173	Aguja Fm./Oberkreide	Abguss; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Alphadon halleyi</i>	OMNH 25191	Aguja Fm./Oberkreide	Abguss; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Alphadon wilsoni</i>	OMNH 63236	Scollard Fm./Oberkreide-Paleozän	Abguss; Scan vom Abguss

höhere Systematik	Taxon	Sammlungsnummer	geol. Alter	Bemerkung
Didelphidae	<i>Alphadon wilsoni</i>	OMNH 63237	Scollard Fm./Oberkreide-Paleozän	Abguss; Scan vom Abguss
Didelphidae	<i>Alphadon wilsoni</i>	OMNH 63238	Scollard Fm./Oberkreide-Paleozän	Abguss; Scan vom Abguss
Didelphidae	<i>Caluromys laniger</i>	SMF 5125	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus</i>	SMF 37883	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus derbianus</i>	USNM 179923	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus derbianus</i>	USNM 257328	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus derbianus</i>	USNM 266873	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus derbianus</i>	USNM 266874	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus derbianus</i>	USNM 266875	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus derbianus</i>	USNM 291972	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus derbianus</i>	USNM 296188	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus derbianus</i>	USNM 296189	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus derbianus</i>	USNM 297876	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus derbianus</i>	USNM 298699	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus derbianus</i>	USNM 301132	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus derbianus</i>	USNM 301134	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus derbianus</i>	USNM 301547	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus derbianus</i>	USNM 302329	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus derbianus</i>	USNM 303233	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus derbianus</i>	USNM 309256	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus derbianus</i>	USNM 309257	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus derbianus</i>	USNM 309258	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus derbianus</i>	USNM 309262	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 314551	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 322945	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 322945	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 335021	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 335022	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 335023	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 335024	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 335025	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 335026	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 335027	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 337951	rezent	Original

höhere Systematik	Taxon	Sammlungsnummer	geol. Alter	Bemerkung
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 337952	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 362315	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 396414	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus derbianus</i>	USNM 456809	rezent	Original
Didelphidae	<i>Caluromys derbianus derbianus</i>	USNM 503420	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	SMF 358	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Didelphis virginiana</i>	SMF 373	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	SMF 5127	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	SMF 70968	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis virginiana</i>	SMF 77266	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Didelphis virginiana/marsupialis</i>	SMF 13376	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Didelphis virginiana pigra</i>	SMF 89815	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis/aurita/albiventris</i>	ZMB MAM 2320	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 2321	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Didelphis ?marsupialis</i>	ZMB MAM 2322	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis/aurita/albiventris</i>	ZMB MAM 2323	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis virginiana/marsupialis</i>	ZMB MAM 2603	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 5168	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 10422	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 10423	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 26551	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis virginiana/marsupialis</i>	ZMB MAM 29485	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis virginiana/marsupialis</i>	ZMB MAM 29486	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis virginiana/marsupialis</i>	ZMB MAM 29489	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis virginiana/marsupialis</i>	ZMB MAM 29490	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis virginiana/marsupialis</i>	ZMB MAM 29495	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis virginiana/marsupialis</i>	ZMB MAM 29496	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis/aurita/albiventris</i>	ZMB MAM 31569	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37562	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37565	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37567	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37568	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37571	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37572	rezent	Original

höhere Systematik	Taxon	Sammlungsnummer	geol. Alter	Bemerkung
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37574	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37575	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37577	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37578	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37579	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37580	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37581	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37582	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37583	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37584	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37587	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37588	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37591	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37598	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37599	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita/albiventris</i>	ZMB MAM 37600	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37601	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37605	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37606	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37607	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37608	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37609	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37610	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37611	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita/albiventris</i>	ZMB MAM 37612	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37613	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37614	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37615	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita</i>	ZMB MAM 37616	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita</i>	ZMB MAM 37617	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita</i>	ZMB MAM 37618	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita</i>	ZMB MAM 37619	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37620	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37621	rezent	Original

höhere Systematik	Taxon	Sammlungsnummer	geol. Alter	Bemerkung
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37622	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37623	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37624	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37626	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37627	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37628	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37629	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37630	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita</i>	ZMB MAM 37632	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita</i>	ZMB MAM 37633	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 37634	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 37635	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 37636	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 37637	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 37638	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 37639	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 37640	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 37641	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 37642	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 37643	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 37644	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 37645	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita</i>	ZMB MAM 37646	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita</i>	ZMB MAM 37647	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita</i>	ZMB MAM 37648	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita</i>	ZMB MAM 37649	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita</i>	ZMB MAM 37650	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita</i>	ZMB MAM 37651	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita</i>	ZMB MAM 37652	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita</i>	ZMB MAM 37653	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37655	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37657	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37660	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37663	rezent	Original

höhere Systematik	Taxon	Sammlungsnummer	geol. Alter	Bemerkung
Didelphidae	<i>Didelphis aurita/albiventris</i>	ZMB MAM 37669	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita/albiventris</i>	ZMB MAM 38210	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Didelphis ?marsupialis</i>	ZMB MAM 38260	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 38261	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 38262	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 38267	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis/pernigra</i>	ZMB MAM 38273	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis/pernigra</i>	ZMB MAM 38274	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis virginiana/marsupialis</i>	ZMB MAM 38279	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis virginiana/marsupialis</i>	ZMB MAM 38281	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 38283	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis virginiana/marsupialis</i>	ZMB MAM 38287	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis virginiana/marsupialis</i>	ZMB MAM 38288	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 38292	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis virginiana/marsupialis</i>	ZMB MAM 38294	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis virginiana/marsupialis</i>	ZMB MAM 38298	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis virginiana/marsupialis</i>	ZMB MAM 38299	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis virginiana/marsupialis</i>	ZMB MAM 38300	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis virginiana/marsupialis</i>	ZMB MAM 38304	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita/albiventris</i>	ZMB MAM 38305	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita/albiventris</i>	ZMB MAM 38306	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita/albiventris</i>	ZMB MAM 38307	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita/albiventris</i>	ZMB MAM 38311	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita/albiventris</i>	ZMB MAM 38312	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita/albiventris</i>	ZMB MAM 38313	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 38383	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 38385	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 38386	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis/pernigra/albiventris</i>	ZMB MAM 40839	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis virginiana/marsupialis</i>	ZMB MAM 41021	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis/imperfecta</i>	ZMB MAM 41150	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis virginiana/marsupialis</i>	ZMB MAM 41585	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis/aurita/albiventris</i>	ZMB MAM 47962	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 47963	rezent	Original; Scan vom Original

höhere Systematik	Taxon	Sammlungsnummer	geol. Alter	Bemerkung
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis/aurita/albiventris</i>	ZMB MAM 47964	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita/albiventris</i>	ZMB MAM 60546	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis virginiana/marsupialis</i>	ZMB MAM 60547	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis aurita/albiventris</i>	ZMB MAM 60548	rezent	Original
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 90815	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis americana</i>	ZMB MAM 3382	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis americana</i>	ZMB MAM 3707	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis americana</i>	ZMB MAM 14165	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis americana</i>	ZMB MAM 35492	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis americana</i>	ZMB MAM 35495	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis americana</i>	ZMB MAM 46403	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 259431	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 290898	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 293130	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 293131	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 304585	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 364714	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 364715	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 390016	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 390017	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 390566	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 390567	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 390568	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 460728	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 460730	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 460731	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 461347	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 528401	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 528403	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 528404	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 528405	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 554540	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 555659	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica</i>	ZFMK 99.569	rezent	Original; Scan vom Original

höhere Systematik	Taxon	Sammlungsnummer	geol. Alter	Bemerkung
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica?</i>	ZMB MAM 35521	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica?</i>	ZMB MAM 35522	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis domestica?</i>	ZMB MAM 35523	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 217997	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 461666	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 461667	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 461668	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 461669	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 461670	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 519727	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 521429	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 521430	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 521431	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 521501	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 521502	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 521503	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 521504	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 521505	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 521506	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 521507	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 521508	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 521509	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 521510	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 543299	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 543301	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 543302	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 544478	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 544480	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 544481	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 544482	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 544483	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 544484	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 544485	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 544486	rezent	Original

höhere Systematik	Taxon	Sammlungsnummer	geol. Alter	Bemerkung
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 544487	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 544488	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 544489	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 544490	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 544491	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 544492	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 544493	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 544494	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 545552	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 545553	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 545554	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 545555	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 545556	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 545557	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 545558	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 545559	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 545560	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 545561	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 545562	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 545563	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 545564	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 545565	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 545566	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 545567	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 545568	rezent	Original
Didelphidae	<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 545569	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis sorex</i>	ZMB MAM 4304	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis sorex</i>	ZMB MAM 4305	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis sorex</i>	ZMB MAM 6325	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis sorex</i>	ZMB MAM 35496	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis sorex</i>	ZMB MAM 35500	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis sorex</i>	ZMB MAM 35501	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis sorex</i>	ZMB MAM 35514	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis sorex</i>	ZMB MAM 35515	rezent	Original; Scan vom Original











höhere Systematik	Taxon	Sammlungsnummer	geol. Alter	Bemerkung
Didelphidae	<i>Monodelphis sorex</i>	ZMB MAM 35516	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Monodelphis sorex</i>	ZMB MAM 44970	rezent	Original; Scan vom Original
Didelphidae	<i>Pediomys hatcheri</i>	OMNH 63538	Lance Fm./Oberkreide	Abguss; Scan vom Abguss
Didelphidae	<i>Pediomys hatcheri</i>	OMNH 63541	Lance Fm./Oberkreide	Abguss; Scan vom Abguss
Didelphidae	<i>Pediomys hatcheri</i>	OMNH 63552	Lance Fm./Oberkreide	Abguss; Scan vom Abguss
Didelphidae	<i>Pediomys hatcheri</i>	OMNH 63583	Lance Fm./Oberkreide	Abguss; Scan vom Abguss
Hyaenidae	<i>Hyaena brunnea</i>	ZFMK 63.610	rezent	Fotographie vom Original
Lipotyphla	<i>Talpa europaea</i>	ZFMK 93.72	rezent	Scan vom Original
Lipotyphla	<i>Talpa europaea</i>	ZFMK 93.76	rezent	Scan vom Original
Lipotyphla	<i>Talpa europaea</i>	ZFMK 93.77	rezent	Scan vom Original
Lipotyphla	<i>Talpa europaea</i>	ZFMK 93.78	rezent	Scan vom Original
Lipotyphla	<i>Talpa europaea</i>	StIPB M 7003	rezent	Scan vom Original
Lipotyphla	<i>Talpa europaea</i>	StIPB M 7090	rezent	Scan vom Original
Scandentia	<i>Tupaia belangeri</i>	ZMB MAM 41074	rezent	Abguss; Scan vom Abguss
Scandentia	<i>Tupaia belangeri</i>	ZMB MAM 41076	rezent	Abguss; Scan vom Abguss
Scandentia	<i>Tupaia belangeri</i>	ZMB MAM 41081	rezent	Abguss; Scan vom Abguss
Scandentia	<i>Tupaia belangeri</i>	ZMB MAM 90767	rezent	Abguss; Scan vom Abguss
Scandentia	<i>Tupaia belangeri</i>	ZMB MAM 90773	rezent	Abguss; Scan vom Abguss
Scandentia	<i>Tupaia belangeri</i>	ZMB MAM 90781	rezent	Abguss; Scan vom Abguss
Scandentia	<i>Tupaia belangeri</i>	ZMB MAM 90820	rezent	Abguss; Scan vom Abguss
Tenrecidae	<i>Echinops telfairi</i>	ZMB MAM 44592	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Echinops telfairi</i>	ZMB MAM 71612	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Hemicentetes semispinosus</i>	ZMB MAM 5006	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Hemicentetes semispinosus</i>	ZMB MAM 44294	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Limnogale mergulus</i>	ZMB MAM ohne Nr.	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Microgale cowani</i>	ZMB MAM 42623	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Microgale longicaudata</i>	ZMB MAM 73255	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Oryzorictes</i> sp.	ZMB MAM 71609	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Potamogale velox</i>	ZMB MAM 71587	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Potamogale velox</i>	ZMB MAM 71588	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Potamogale velox</i>	ZMB MAM 71589	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Potamogale velox</i>	ZMB MAM 71593	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Potamogale velox</i>	ZMB MAM 71594	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Potamogale velox</i>	ZMB MAM ohne Nr.	rezent	Abguss vom Original

höhere Systematik	Taxon	Sammlungsnummer	geol. Alter	Bemerkung
Tenrecidae	<i>Setifer setosus</i>	SMF 55332	rezent	Scan vom Original
Tenrecidae	<i>Setifer setosus</i>	SMF 55333	rezent	Scan vom Original
Tenrecidae	<i>Setifer setosus</i>	SMF 81977	rezent	Original; Scan vom Original
Tenrecidae	<i>Setifer setosus</i>	SMF 81978	rezent	Original; Scan vom Original
Tenrecidae	<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 4835	rezent	Scan vom Original
Tenrecidae	<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 40169	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 44291	rezent	Original; Scan vom Original
Tenrecidae	<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 44292	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 44293	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 44586	rezent	Original; Scan vom Original
Tenrecidae	<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 44587	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 44588	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 44590	rezent	Original; Scan vom Original
Tenrecidae	<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 44591	rezent	Original; Scan vom Original
Tenrecidae	<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 44594	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 71583	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 71584	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 71607	rezent	Original; Scan vom Original
Tenrecidae	<i>Tenrec ecaudatus</i>	SMF 317	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Tenrec ecaudatus</i>	SMF 15357	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Tenrec ecaudatus</i>	SMF 15358	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Tenrec ecaudatus</i>	SMF 19420	rezent	Scan vom Original
Tenrecidae	<i>Tenrec ecaudatus</i>	SMF 34731	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Tenrec ecaudatus</i>	SMF 81973	rezent	Scan vom Original
Tenrecidae	<i>Tenrec ecaudatus</i>	SMF 81974	rezent	Scan vom Original
Tenrecidae	<i>Tenrec ecaudatus</i>	ZFMK 2004.001	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Tenrec ecaudatus</i>	ZFMK 99.814	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Tenrec ecaudatus</i>	ZMB MAM 8189	rezent	Scan vom Original
Tenrecidae	<i>Tenrec ecaudatus</i>	ZMB MAM 43123	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Tenrec ecaudatus</i>	ZMB MAM 44578	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Tenrec ecaudatus</i>	ZMB MAM 71600	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Tenrec ecaudatus</i>	ZMB MAM 71605	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Tenrec ecaudatus</i>	ZMB MAM 76987	rezent	Abguss vom Original
Tenrecidae	<i>Tenrec ecaudatus</i>	ZMB MAM 90377	rezent	Abguss vom Original

höhere Systematik	Taxon	Sammlungsnummer	geol. Alter	Bemerkung
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1000	Kimmeridgium/Oberjura	Original; Scan vom Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1001	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1002	Kimmeridgium/Oberjura	Original; Scan vom Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1003	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1004	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1006	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1008	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1009	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1010	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1011	Kimmeridgium/Oberjura	Original; Scan vom Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1012	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1014	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1015/1	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1015/2	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1016	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1017	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1018	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1020	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1021	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1022	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1023/1	Kimmeridgium/Oberjura	Original; Scan vom Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1023/2	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1023/3	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1024	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1025	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1026	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1029	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1030	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1031	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1032	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1033	Kimmeridgium/Oberjura	Original; Scan vom Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1035	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1036	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1037	Kimmeridgium/Oberjura	Original

höhere Systematik	Taxon	Sammlungsnummer	geol. Alter	Bemerkung
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1038	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1040	Kimmeridgium/Oberjura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Amphibetuliums krasnolutzkii</i>	PIN 5087/34	Bathonium/Mitteljura	Original
Zatheria-Stammlinie	<i>Amphitherium rixonii</i>	BMNH 36822	Bathonium/Mitteljura	Abguss; Scan vom Abguss
Zatheria	<i>Peramus dubius</i>	BMNH 21887	Berriasium/Unterkreide	Abguss; Scan vom Abguss
Zatheria	<i>Peramus tenuirostris</i>	BMNH 47739	Berriasium/Unterkreide	Abguss; Scan vom Abguss

10.2. Farbcodierung der Facetten

	Farbe	Fabton	Sättigung	Helligkeit	R	G	B	Bsp.
Schmelz	Grau	0	0	200	200	200	200	
Dentin	Dunkelgrau	0	0	94	94	94	94	
Fac 1	Blau	160	174	138	58	95	217	
Fac 2	Gelb	40	224	147	242	235	54	
Fac 3	Grün	72	142	111	87	172	49	
Fac 4	Rot	0	255	127	255	0	0	
Fac 5	Orange	25	255	127	255	153	0	
Fac 6	Violett	212	255	51	102	0	102	
Fac 9	Hellblau	136	255	127	0	204	255	
zusätzliche Facetten	Lila	200	83	129	145	87	170	

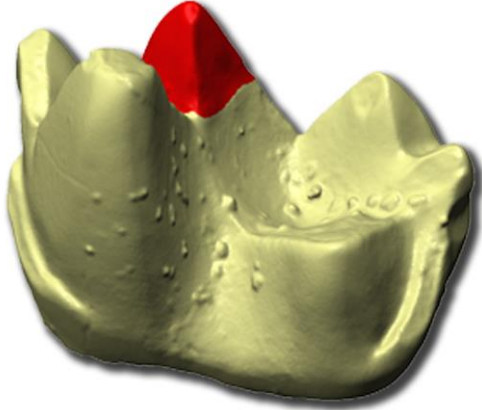
10.3. Korrekturwinkel zur Konstruktion der Referenzebene

Die Methode zur Ausrichtung von Einzelzähnen, wie sie in Kapitel 4.4.1 beschrieben ist, musste bei einigen Taxa um einen Korrekturwinkel α ergänzt werden. Die verwendeten Winkel werden für die entsprechenden Taxa in folgender Tabelle angegeben.

Taxon	Objekt	verwendeter Korrekturwinkel α
<i>Alphadon halleyi</i>	OMNH 25165, m2, sin	0°
<i>Alphadon halleyi</i>	OMNH 25173, m2, dex	4°
<i>Alphadon halleyi</i>	OMNH 25191, m2, sin	6°
<i>Alphadon wilsoni</i>	OMNH 63236, m2, sin	9°
<i>Alphadon wilsoni</i>	OMNH 63237, m2, sin	8°
<i>Alphadon wilsoni</i>	OMNH 63238, m2, sin	5°
<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1000	12°
<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1002	20°
<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1011	5°
<i>Setifer setosus</i>	SMF 81977, m2	9°
<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 4835, m2	5°
<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 71607, m2	7°

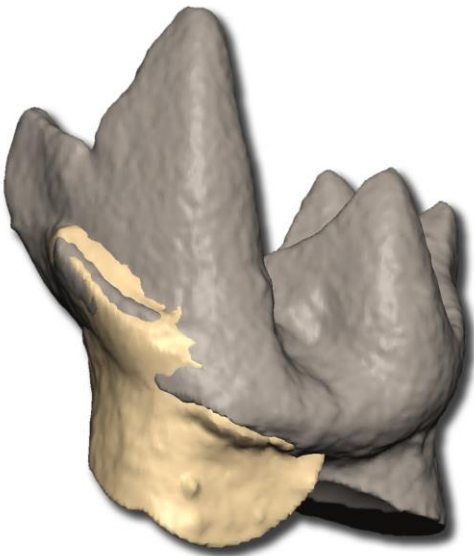
10.4. Korrekturen an 3D-Modellen

Alphadon halleyi OMNH 25191



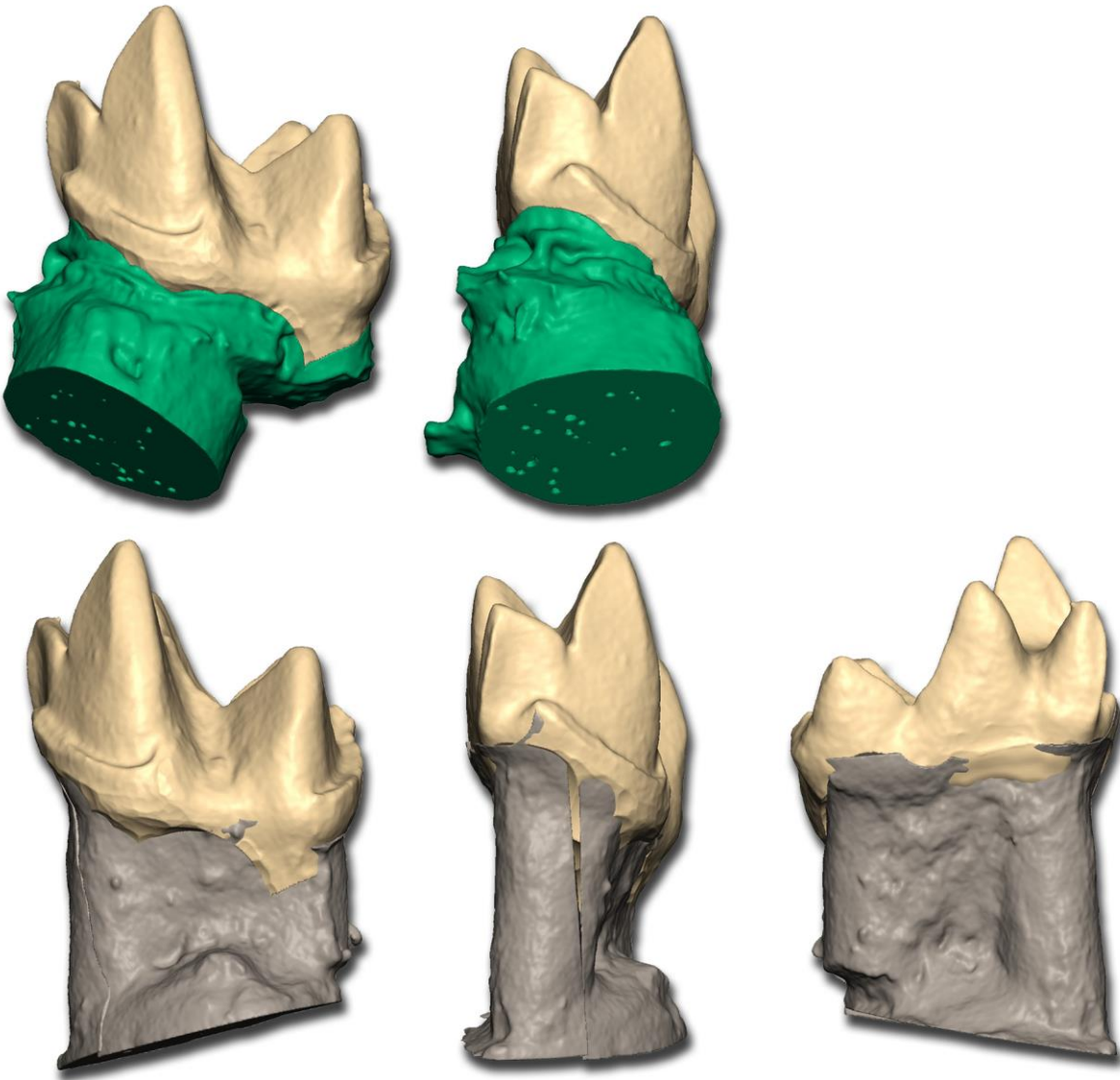
Das Metaconid ist bei OMNH 25191 abgeborchen. Es wurde durch den entsprechenden Höcker von OMNH 25165 ergänzt (rot).

Alphadon wilsoni OMNH 63238



Bei OMNH 63238 (grau) ist der mesiale Bereich des Kornewurzelübergangs beschädigt. Das Modell wurde zunächst anhand von OMNH 63237 (gelb) ausgerichtet. Der beschädigte Teil von OMNH 63238 wurde dann durch die Entsprechung von OMNH 63237 ergänzt. Außerdem wurde eine Blase im Talonid entfernt.

Alphadon wilsoni OMNH 63236



Bei dem ursprünglichen 3D-Modell von OMNH 63236 (gelb) ist der Krone-Wurzelübergang zum Teil durch Kleber (obere Reihe, grün markiert) verdeckt, zum Teil ist der bukkale Bereich nicht überliefert. Das Modell von wurde gespiegelt und dann über das bereits ausgerichtete Modell von OMNH 63237 gelegt. Auch wurde es so skaliert, dass eine maximale Deckung mit OMNH 63237 erreicht wurde. Bis auf den distalen Teil wurde die gesamte Kronenbasis von OMNH 63237 übernommen (untere Reihe, grau markiert) und an das Modell von OMNH 63236 angeglichen.

10.5. Messwerte: Relief-Index

Aufgrund eines Fehlers, der bislang nicht identifiziert werden konnte, sind die digitalen Modelle der unteren Molaren von *Alphadon halleyi* etwa um den Faktor 1,25 zu groß. Die korrigierten Flächeninhalte werden für den Größenvergleich mit anderen Arten angegeben. Der RI-Wert ändert sich nicht durch diese Korrektur.

Taxon	Objekt	Grundfläche [mm]	Kronenoberfläche [mm]					RI (gerundet)
			1	2	3	4	5	
<i>Alphadon halleyi</i>	OMNH 25165, m2, sin, II-III	3,505	12,111	12,163	12,146	12,175	12,217	3,5
<i>Alphadon halleyi</i>	OMNH 25173, m2, dex, III-IV	3,985	13,508	13,640	13,628	13,514	13,851	3,4
<i>Alphadon halleyi</i>	OMNH 25191, m2, sin, III	3,912	12,856	12,688	12,757	12,782	12,898	3,3
Korrektur <i>A. halleyi</i>			durchschnittliche, korrigierte Kronenoberfläche					
<i>Alphadon halleyi</i>	OMNH 25165, m2, sin, II-III	2,243	7,784					
<i>Alphadon halleyi</i>	OMNH 25173, m2, dex, III-IV	2,550	8,722					
<i>Alphadon halleyi</i>	OMNH 25191, m2, sin, III	2,504	8,190					
<i>Alphadon wilsoni</i>	OMNH 63236, m2, sin, II	2,733	10,181	10,192	10,121	10,340	10,208	3,7
<i>Alphadon wilsoni</i>	OMNH 63237, m2, sin, III	2,602	10,287	10,369	10,328	10,404	10,430	4,0
<i>Alphadon wilsoni</i>	OMNH 63238, m2, sin, II	2,334	9,789	9,928	9,991	9,807	9,786	4,2
<i>Caluromys derbianus</i>	SMF 37883, m2, sin, III	4,513	14,168	13,986	14,107	13,908	13,771	3,1
<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 266874, m2, dex, II	4,629	15,702	15,672	15,445	15,382	15,494	3,4
<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 266875, m2, sin, I	4,249	14,445	14,442	14,416	14,087	14,314	3,4
<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 291972, m2, sin, II	4,368	14,686	14,576	14,648	14,611	14,623	3,3
<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 301547, m2, dex, I	4,708	16,292	16,394	16,330	16,362	16,285	3,5
<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 309262, m2, dex, I	4,413	15,470	15,445	15,668	15,488	15,484	3,5
<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 314551, m2, sin, II	4,867	16,146	16,161	16,018	16,091	15,938	3,3
<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 337952, m2, sin, III	4,658	14,496	14,472	14,520	14,465	14,467	3,1

<i>D. marsupialis/aurita/albiventris</i>	ZMB MAM 2320, m2, III	13,617	42,241	41,773	41,411	42,518	42,237	3,1
<i>Didelphis virginiana</i>	SMF 77266, m2, II	17,320	64,825	64,797	64,687	65,502	65,447	3,8
<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37575, m2, dex, I	13,731	44,928	44,909	44,840	45,163	45,217	3,3
<i>D. marsupialis/aurita/albiventris</i>	ZMB MAM 37612, m2, sin, I	14,143	49,789	49,787	49,939	50,533	50,194	3,5
<i>Didelphis aurita/albiventris</i>	ZMB MAM 37600, m2, dex, II	16,047	58,067	58,515	58,644	58,646	58,274	3,6
<i>Didelphis aurtia/albiventris</i>	ZMB MAM 37657, m2, dex, II	13,305	46,802	46,902	46,906	46,578	46,978	3,5
<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 217997, m2, sin, II	3,022	12,837	12,852	12,861	12,810	12,907	4,3
<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 521503, m2, sin, III	3,244	13,554	13,478	13,605	13,651	13,547	4,2
<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 543302, m2, sin, III	2,966	12,837	12,804	12,853	12,730	12,789	4,3
<i>Monodelphis domestica</i>	ZFMK 99.569, m2, sin, II	2,598	10,990	10,968	11,006	11,145	11,083	4,2
<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 290898, m2, sin, III	3,085	14,205	14,133	14,154	14,119	14,099	4,6
<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 364714, m2, sin, III	2,884	12,418	12,354	12,347	12,432	12,431	4,3
<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 364715, m2, sin, III	2,940	12,631	12,570	12,509	12,547	12,451	4,3
<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 460729, m2, dex, II	2,828	12,732	12,770	12,751	12,709	12,702	4,5
<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 460730, m2, dex, II	2,829	12,563	12,713	12,564	12,748	12,791	4,5
<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 528401, m2, sin, II	3,068	13,079	13,154	13,113	13,160	13,321	4,3
<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 528403, m2, dex, II	3,035	13,456	13,409	13,416	13,391	13,348	4,4
<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 528404, m2, sin, III	2,859	11,320	11,164	11,199	11,235	11,179	3,9
<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 528405, m2, dex, III	2,961	11,992	11,987	11,981	12,067	12,018	4,1
<i>Protolambda hatcheri</i>	OMNH 63538, mx, dex, II	19,144	66,550	66,123	66,275	65,840	66,676	3,5
<i>Protolambda hatcheri</i>	OMNH 63541, mx, dex, II	14,495	51,164	51,458	51,318	51,435	51,429	3,5
<i>Protolambda hatcheri</i>	OMNH 63552, mx, sin, II	11,109	43,512	43,528	43,286	43,517	43,402	3,9
<i>Protolambda hatcheri</i>	OMNH 63583, m1?, dex, II	8,154	30,332	30,532	30,403	30,449	30,479	3,7
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	ZMFK Hielscher 195, m2, sin, I	0,546	2,356	2,332	2,338	2,306	2,305	4,3
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	ZMFK Hielscher 225, m2, sin, I	0,604	2,451	2,488	2,308	2,319	2,450	4,0
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	ZMFK Hielscher 276, m2, sin, I	0,605	2,384	2,412	2,277	2,405	2,407	3,9
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	ZMFK Hielscher 357, m2, sin, I	0,606	2,384	2,432	2,346	2,282	2,273	3,9
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	ZMFK Hielscher 437, m2, sin, I	0,580	2,268	2,219	2,259	2,344	2,342	3,9
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	ZMFK Hielscher 477, m2, sin, I	0,598	2,468	2,385	2,447	2,448	2,453	4,1
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	ZMFK Hielscher 492, m2, sin, I	0,611	2,417	2,442	2,323	2,308	2,388	3,9
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	ZMFK Hielscher 546, m2, sin, I	0,635	2,558	2,468	2,483	2,541	2,565	4,0
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	ZMFK Hielscher 557, m2, dex, I	0,597	2,400	2,357	2,379	2,346	2,389	4,0

<i>Setifer setosus</i>	SMF 81977, m2, lva	5,741	23,585	23,978	23,786	23,606	23,773	4,1
<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 4835, m2	6,289	26,125	26,364	26,404	26,445	26,451	4,2
<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 71607, m2	6,905	27,544	27,733	28,044	28,039	27,882	4,0
<i>Talpa europaea</i>	ZFMK 93.76, m2, sin, I-II	2,931	13,247	13,140	13,209	13,234	13,222	4,5
<i>Talpa europaea</i>	ZFMK 93.77, m2, sin, III-IVa	2,706	11,839	11,726	11,665	11,779	11,798	4,3
<i>Talpa europaea</i>	StIPB M 7003, m2, dex, I	2,656	12,383	12,402	12,347	12,384	12,348	4,7
<i>Talpa europaea</i>	StIPB M 7090, m2, sin, III	2,590	11,709	11,835	11,751	11,881	11,775	4,6
<i>Tupaia belangeri</i>	ZMB MAM 41074, m2, sin	6,046	23,938	24,209	24,490	24,395	24,412	4,0
<i>Tupaia belangeri</i>	ZMB MAM 41076, m2, dex	5,957	23,627	23,868	22,676	23,756	23,086	3,9
<i>Tupaia belangeri</i>	ZMB MAM 41081, m2, sin	6,462	28,348	28,337	28,259	27,517	27,688	4,3
<i>Tupaia belangeri</i>	ZMB MAM 90767, m2, dex	5,469	21,647	21,741	21,899	22,024	21,851	4,0
<i>Tupaia belangeri</i>	ZMB MAM 90773, m2, sin	6,185	23,748	24,609	24,622	24,483	24,387	3,9
<i>Tupaia belangeri</i>	ZMB MAM 90781, m2, sin, lva	5,578	22,216	21,761	21,306	21,659	21,335	3,9
<i>Tupaia belangeri</i>	ZMB MAM 90820, m2, sin, III	5,377	21,533	21,941	21,801	22,028	21,658	4,1

10.6. Messwerte: Okklusaler Kompass

Wenn an einzelne Facettenpositionen der folgenden Individuen keine Facettierungen vorhanden sind, wurden die betreffenden Areale trotzdem vermessen, da sie sich in ihrer Orientierung und im Einfallwert nicht signifikant von facettierten Positionen unterscheiden. Die so entstandenen Werte sind mit * gekennzeichnet. In Ausnahmefällen wurden auch Dentinfacetten vermessen, wenn sie an den typischen Facettenpositionen ausgebildet sind. Diese Werte sind durch ° kenntlich gemacht.

Taxon	Objekt	Facette 1	Facette 2	Facette 3	Facette 4	Facette 5	Facette 6	Facette 9
<i>Didelphis virginiana</i>	SMF 77266, m2, dex II	177/76	49/80	51/58	165/80*	180/70*	76/58*	281/48*
<i>D. marsupialis/aurita/albiventris</i>	ZMB MAM 2320, m2, dex, IVa	182/71	48/78	47/53*	170/71*	177/66	58/52	296/53*
<i>D. marsupialis/aurita/albiventris</i>	ZMB MAM 31569, m2, dex, IVa	179/64*	50/77	46/58*	172/70*	176/65*	72/45	299/39*
<i>Didelphis aurita/albiventris</i>	ZMB MAM 37612, m2, sin, I	177/73	46/85	47/60*	173/61*	174/65*	70/60*	303/49
<i>Didelphis ?marsupialis</i>	ZMB MAM 2322, m2, IVb	180/72	46/74		173/67	172/70	66/49	
<i>Didelphis marsupialis</i>	ZMB MAM 47963, m2	180/70	50/74	54/70	158/79	175/75		301/41
<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 545566, m2, dex, IV	175/76	37/86	38/83	171/76	171/71		311/48°
<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 217997, m2, sin, II	176/79	42/86	50/79*	171/81*	172/78*		
<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 521503, m2, sin, III	173/76	36/84	42/81	175/76	174/73		294/45°
<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 543302, m2, sin, III	173/78	41/88	49/80	172/79	171/77		
<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 545553, m2, sin, IV	176/76	38/83	42/79	175/79	176/76		296/32°
<i>Monodelphis glirina</i>	USNM 545569, m2, dex, IV	178/77	41/83	50/78	173/71	175/72		312/49°
<i>Monodelphis domestica</i>	ZFMK 99.569, m2, sin, II	175/73	42/82	51/83	170/77*	179/71*		
<i>Monodelphis domestica</i>	ZMB MAM 35521, m2, dex, IVb	171/77	34/88	40/90	169/78	170/72		299/22°
<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 290898, m2, sin, III	178/76	38/86	38/82	173/79*	179/73		
<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 364714, m2, sin, III	176/79	38/84	43/79	171/79	177/75		
<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 364715, m2, sin, III	179/78	41/87	50/77	172/83	176/74		
<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 460729, m2, dex, II	177/80	39/84	36/80	173/83	175/76*		
<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 460730, m2, dex, II	180/80	40/85	45/80*	176/82*	178/77*		
<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 528401, m2, sin, II	178/74	38/84	45/79	172/73*	176/71*		308/52°
<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 528403, m2, dex, II	178/76	43/86*	44/82*	174/72*	177/72*		
<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 528404, m2, sin, III	172/72	39/86	42/82	174/76	178/72		
<i>Monodelphis domestica</i>	USNM 528405, m2, dex, III	180/74	38/87	40/83	174/72	172/69*		

<i>Talpa europaea</i>	ZFMK 93.76, m2, sin, I-II	176/73	52/85	55/85	176/72	173/67		
<i>Talpa europaea</i>	ZFMK 93.77, m2, sin, III-IVa	171/67	53/87	58/86	176/79	169/67	70/61	
<i>Talpa europaea</i>	ZFMK 93.72, m2, sin, IVb	172/70	53/87	57/88	175/77	169/64	66/54	
<i>Talpa europaea</i>	ZFMK 93.78, m2, sin, Ivb	175/69	52/87	55/89	173/81	172/61	72/64	
<i>Talpa europaea</i>	StIPB M 7003, m2, dex, I	175/71	47/82	53/88	176/65	175/60	40/71	
<i>Talpa europaea</i>	StIPB M 7090, m2, sin, III	172/74	49/88	52/88	180/67	165/68	45/62	
Caluromys derbianus								
<i>Caluromys derbianus</i>	SMF 37883, m2, sin, III	167/74	40/73	47/63	153/67	169/72*	68/55	280/21
<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 266874, m2, dex, II	169/74	43/80	48/78	154/76	162/72	63/65	299/31*
<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 266875, m2, sin, I	163/75	42/78*	57/76	160/77	166/73	61/61*	294/32*
<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 291972, m2, sin, II	164/79	37/76	50/76	152/76	167/73	65/59*	273/58*
<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 301547, m2, dex, I	172/76*	40/78*	54/77*	156/77*	174/71*	69/65*	296/35*
<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 309262, m2, dex, I	167/74*	44/79*	46/86*	155/82*	168/72*	62/66*	283/39*
<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 314551, m2, sin, II	167/72	43/80	53/72	160/64	168/70	62/64	263/44
<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 335024, m2, dex, IV	170/68	43/76	52/69	158/63	159/58	64/63	308/18*
<i>Caluromys derbianus</i>	USNM 337952, m2, sin, III	170/70	41/74	57/68	163/75	166/69	63/58	278/36
Hypoflexidachse								
<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1000	162/77	24/77	90/54				
<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1002	167/87	39/77	74/46				
<i>Nanolestes drescherae</i>	Gui Mam 1011	162/84	36/78	92/52				
Setifer setosus								
<i>Setifer setosus</i>	SMF 81977, m1, IV	185/83	30/78	83/12				
<i>Setifer setosus</i>	SMF 81977, m2, IV	185/83	30/76	83/13				
<i>Setifer setosus</i>	SMF 81978, m1, IV	184/75	26/71	92/12				
<i>Setifer setosus</i>	SMF 81978, m2, IV	182/78	26/74*	86/13				
<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 4835, m1, III	183/77	35/78*	89/16				
<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 4835, m2, II	186/82	34/78	82/17				
<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 71607, m1, II	184/69	36/88	90/11				
<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 71607, m2, II	176/82	28/81	84/8				
<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 44291, m1	185/78	34/78					
<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 44291, m2	187/79	33/85	92/19				
<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 44586, m1, IV	190/77	37/82	92/19				
<i>Setifer setosus</i>	ZMB MAM 44586, m2, IV	184/79	32/85	87/16				

10.7. Proben und Statistische Daten aus Fütterungsversuchen

Am Deutschen Primatenzentrum in Göttingen wurden *Tupaia belangeri* für die Fütterungsversuche eingesetzt. Die Proben von *Monodelphis domestica* stammen aus dem Sears Lab, University of Illinois in Urbana, Illinois. *Setifer setosus* wurde zum einen in der Wilhelma in Stuttgart, zum anderen in dem Laboratory of Artificial & Natural Evolution, Université de Genève, Genf beprobt.

Die Proben wurden fortlaufend nummeriert (001 bis 278). Im Idealfall lag eine Probe pro Tier und Untersuchungstag vor, bei einem Beprobungszeitraum von fünf bis sechs Tagen. Wenn die Probengröße dies nötig machte erfolgten Unterteilungen, die Proben sind in diesen Fällen mit Kleinbuchstaben nummeriert (z.B. 001a, 001b, usw.). Unterteilte Proben wurden nach der Analyse mit Image Pro Analyzer wieder zu einer Probe zusammengefügt.

Folgend werden die analysierten Proben mit Hilfe von individuenbezogenen Datenblättern wiedergegeben. Dabei kann ein Individuum bis zu sechs Proben umfassen.

Die Daten der Partikelanalyse werden in Größengruppierungen, statistischen Kennzahlen und einer graphischen Darstellung der Größenverteilung dargestellt.

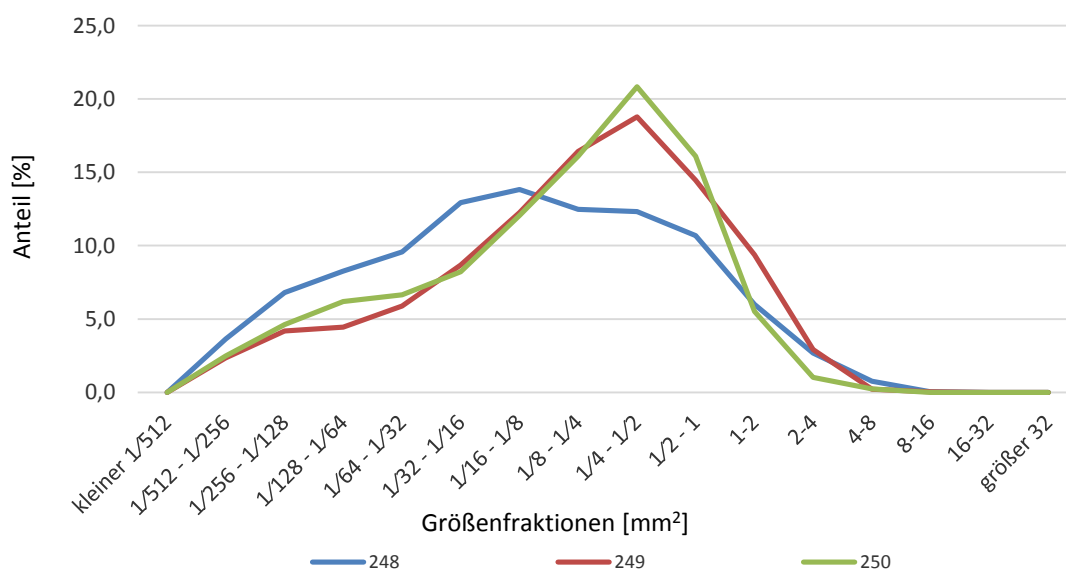
Monodelphis domestica, Sears Lab, Urbana/Illinois 544, juvenil (*04.06.2012), männlich

Fütterungsversuch vom 09.10.-14.10.2012

	248	249	250	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	3,63	2,35	2,48	2,82
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	6,81	4,18	4,62	5,20
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	8,27	4,44	6,19	6,30
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	9,58	5,88	6,64	7,37
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	12,94	8,67	8,22	9,94
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	13,82	12,24	12,05	12,70
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	12,47	16,43	16,10	15,00
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	12,32	18,78	20,83	17,31
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	10,68	14,47	16,10	13,75
1-2 mm ² [%]	6,00	9,37	5,52	6,96
2-4 mm ² [%]	2,68	2,92	1,01	2,21
4-8 mm ² [%]	0,77	0,22	0,23	0,40
8-16 mm ² [%]	0,04	0,04	0,00	0,03
16-32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

# vermessene Partikel	5479	2295	888	
Anteil vermessener P. [%]	99,78	99,48	99,55	
Minimalwert [mm ²]	0,0028	0,0028	0,0028	0,0028
Maximalwert [mm ²]	9,0239	8,3380	4,6674	7,3431
Summe [mm ²]	1988,3	1007,1	307,8	
Mittelwert [mm ²]	0,3629	0,4388	0,3466	0,3828
Standardabweichung	0,7153	0,6344	0,4577	
Varianz	0,5116	0,4024	0,2095	



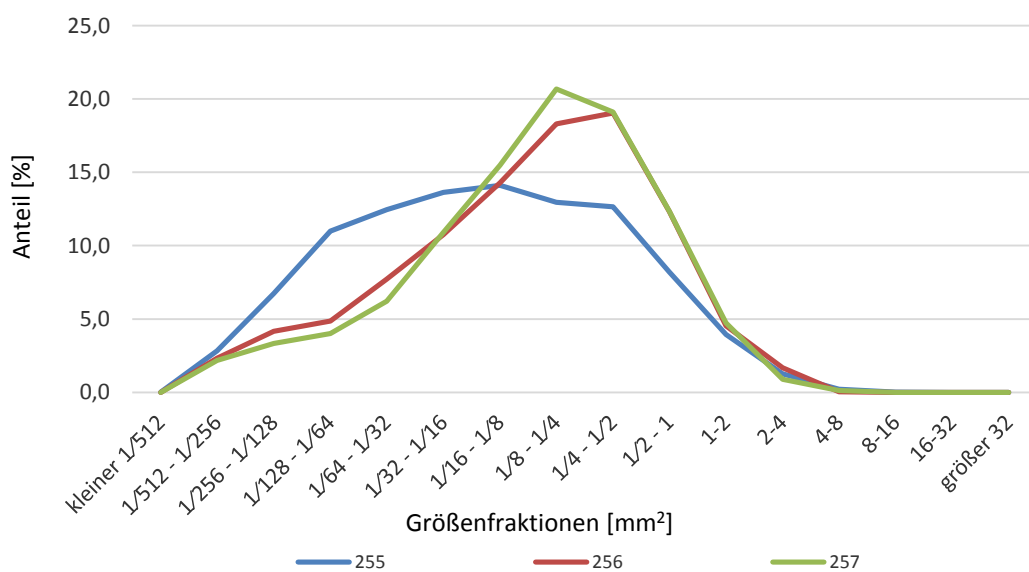
Monodelphis domestica, Sears Lab, Urbana/Illinois 558, juvenil (*04.06.2012), weiblich

Fütterungsversuch vom 09.10.-13.10.2012

	255	256	257	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,02	0,00	0,00	0,01
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	2,83	2,33	2,17	2,45
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	6,74	4,17	3,34	4,75
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	10,99	4,86	4,02	6,62
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	12,45	7,72	6,22	8,80
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	13,64	10,74	10,91	11,76
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	14,10	14,29	15,49	14,63
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	12,94	18,29	20,68	17,30
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	12,64	19,05	19,10	16,93
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	8,20	12,32	12,35	10,96
1-2 mm ² [%]	3,95	4,53	4,72	4,40
2-4 mm ² [%]	1,25	1,67	0,88	1,27
4-8 mm ² [%]	0,21	0,03	0,12	0,12
8-16 mm ² [%]	0,02	0,00	0,00	0,01
16-32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

# vermessene Partikel	4304	3045	3409	
Anteil vermessener P. [%]	99,84	99,87	99,71	
Minimalwert [mm ²]	0,0018	0,0028	0,0028	0,0025
Maximalwert [mm ²]	9,4487	4,1374	5,2524	6,2795
Summe [mm ²]	1069,0	943,9	1037,8	
Mittelwert [mm ²]	0,2484	0,3100	0,3044	0,2876
Standardabweichung	0,4912	0,4446	0,4323	
Varianz	0,2413	0,1977	0,1869	



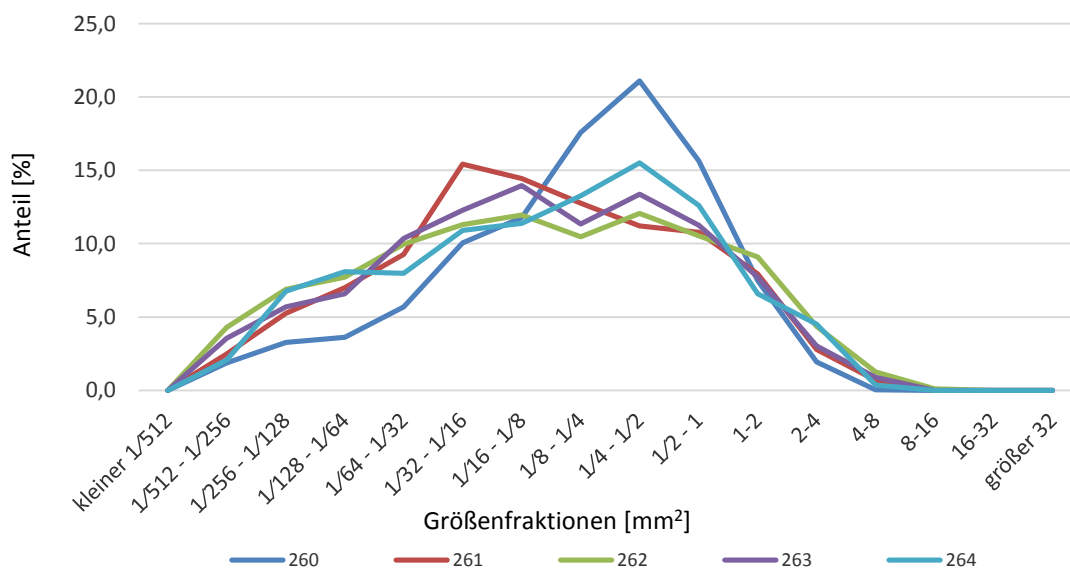
Monodelphis domestica, Sears Lab, Urbana/Illinois 559, juvenil (*04.06.2012), weiblich

Fütterungsversuch vom 09.10.-14.10.2012

	260	261	262	263	264	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	1,88	2,48	4,30	3,54	2,07	2,85
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	3,27	5,26	6,89	5,69	6,77	5,57
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	3,61	6,99	7,71	6,58	8,08	6,60
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	5,69	9,28	9,97	10,36	7,99	8,66
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	10,04	15,43	11,29	12,27	10,90	11,99
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	11,78	14,43	11,96	13,95	11,37	12,70
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	17,57	12,75	10,47	11,34	13,25	13,07
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	21,08	11,21	12,07	13,36	15,51	14,64
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	15,64	10,76	10,52	11,26	12,59	12,16
1-2 mm ² [%]	7,47	7,94	9,09	7,71	6,58	7,76
2-4 mm ² [%]	1,93	2,78	4,35	3,04	4,51	3,32
4-8 mm ² [%]	0,05	0,69	1,27	0,90	0,38	0,66
8-16 mm ² [%]	0,00	0,00	0,11	0,00	0,00	0,02
16-32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

# vermessene Partikel	2021	2016	1815	2567	1064	
Anteil vermessener P. [%]	99,51	99,80	99,18	99,19	99,91	
Minimalwert [mm ²]	0,0028	0,0028	0,0028	0,0028	0,0028	0,0028
Maximalwert [mm ²]	4,0317	6,7027	11,7843	6,6718	7,4027	7,3187
Summe [mm ²]	784,0	766,1	886,9	1031,9	447,1	
Mittelwert [mm ²]	0,3879	0,3800	0,4887	0,4020	0,4202	0,4158
Standardabweichung	0,4973	0,6818	0,9416	0,7175	0,7185	
Varianz	0,2473	0,4648	0,8867	0,5147	0,5162	



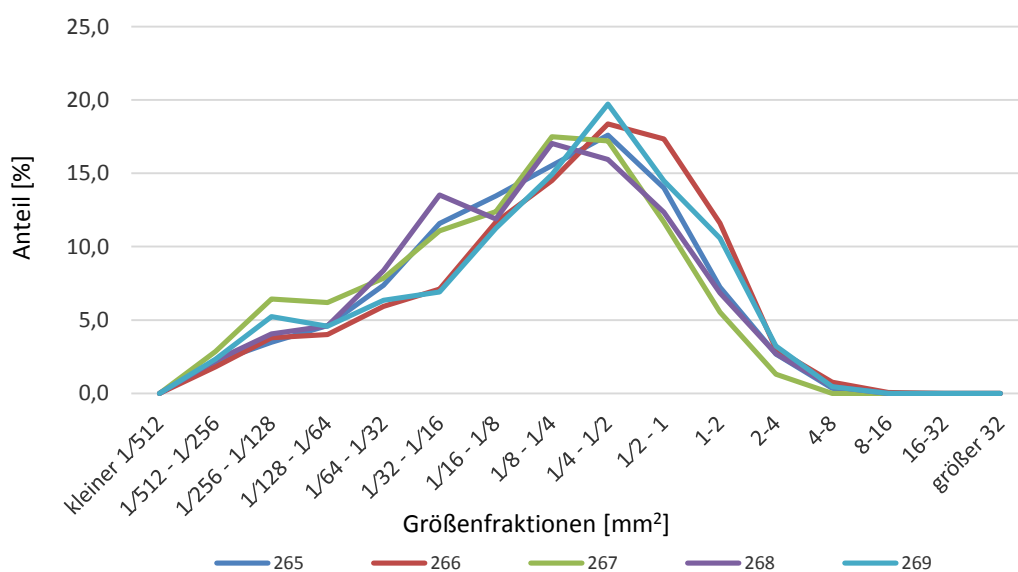
Monodelphis domestica, Sears Lab, Urbana/Illinois 560, juvenil (*04.06.2012), weiblich

Fütterungsversuch vom 09.10.-14.10.2012

	265	266	267	268	269	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	2,14	1,80	2,86	2,25	2,34	2,28
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	3,48	3,80	6,43	4,05	5,23	4,60
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	4,62	4,01	6,19	4,59	4,57	4,79
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	7,36	5,94	7,86	8,38	6,35	7,18
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	11,58	7,11	11,07	13,51	6,90	10,04
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	13,45	11,67	12,38	11,89	11,25	12,13
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	15,53	14,50	17,50	17,03	14,92	15,90
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	17,60	18,37	17,20	15,95	19,71	17,77
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	13,99	17,33	11,67	12,34	14,48	13,96
1-2 mm ² [%]	7,23	11,60	5,54	6,85	10,58	8,36
2-4 mm ² [%]	2,68	3,04	1,31	2,70	3,23	2,59
4-8 mm ² [%]	0,33	0,76	0,00	0,45	0,45	0,40
8-16 mm ² [%]	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	0,01
16-32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

# vermessene Partikel	1494	1448	1680	1110	898	
Anteil vermessener P. [%]	99,40	98,97	98,77	99,82	99,34	
Minimalwert [mm ²]	0,0028	0,0028	0,0028	0,0028	0,0028	0,0028
Maximalwert [mm ²]	4,6908	8,1876	3,9342	5,9619	6,1052	5,7760
Summe [mm ²]	596,5	743,5	506,6	421,1	422,6	
Mittelwert [mm ²]	0,3993	0,5134	0,3016	0,3794	0,4706	0,4128
Standardabweichung	0,6081	0,7258	0,4438	0,6208	0,6708	
Varianz	0,3697	0,5268	0,1970	0,3854	0,4500	



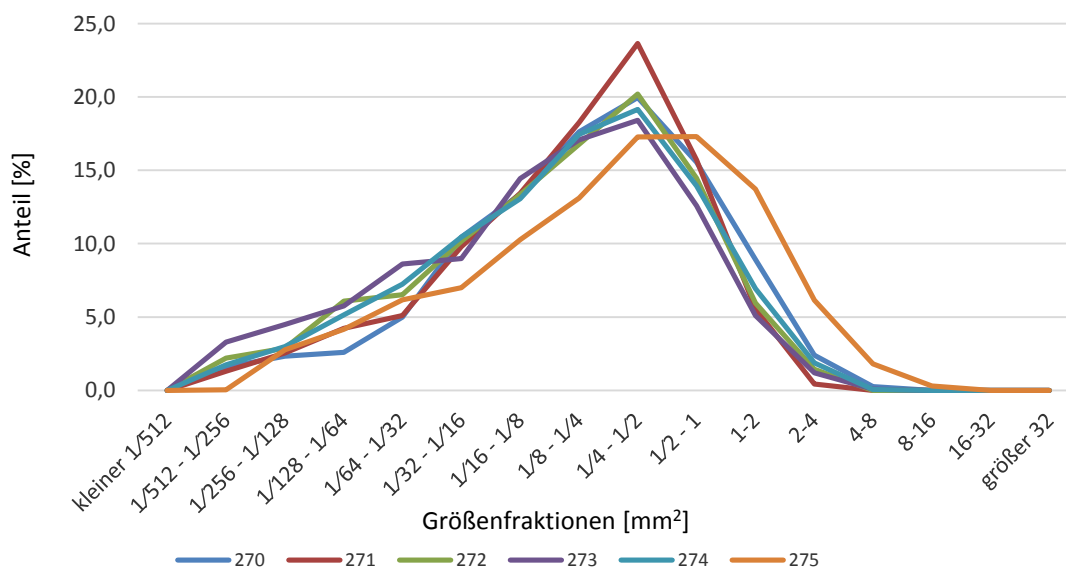
Monodelphis domestica, Sears Lab, Urbana/Illinois 561, juvenil (*04.06.2012), weiblich

Fütterungsversuch vom 09.10.-14.10.2012

	270	271	272	273	274	275	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	1,60	1,31	2,21	3,29	1,75	0,03	2,03
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	2,33	2,55	2,87	4,49	2,98	2,76	3,04
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	2,59	4,23	6,07	5,76	5,13	4,17	4,76
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	4,99	5,11	6,51	8,61	7,23	6,17	6,49
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	10,44	9,78	10,15	8,98	10,44	6,99	9,96
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	13,36	13,43	13,36	14,45	13,07	10,27	13,53
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	17,62	18,25	16,78	17,07	17,44	13,09	17,43
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	19,95	23,65	20,20	18,41	19,14	17,26	20,27
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	15,56	15,69	14,46	12,57	13,94	17,30	14,45
1-2 mm ² [%]	8,91	5,55	5,96	5,09	6,94	13,72	6,49
2-4 mm ² [%]	2,39	0,44	1,43	1,20	1,87	6,14	1,47
4-8 mm ² [%]	0,27	0,00	0,00	0,07	0,06	1,81	0,08
8-16 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,30	0,00
16-32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

# vermessene Partikel	1504	1370	906	1336	1714	3047	
Anteil vermessener P. [%]	99,34	98,85	99,23	99,78	99,65	99,45	
Minimalwert [mm ²]	0,0028	0,0028	0,0028	0,0028	0,0028	0,0006	0,0028
Maximalwert [mm ²]	4,3666	2,9813	3,5865	4,6485	4,2858	6,3148	3,9737
Summe [mm ²]	638,9	450,5	305,6	409,0	622,5	1077,2	
Mittelwert [mm ²]	0,4248	0,3288	0,3373	0,3061	0,3632	0,3535	0,3521
Standardabweichung	0,5646	0,3640	0,4367	0,4373	0,4896	0,5294	
Varianz	0,3188	0,1325	0,1907	0,1912	0,2397	0,2802	



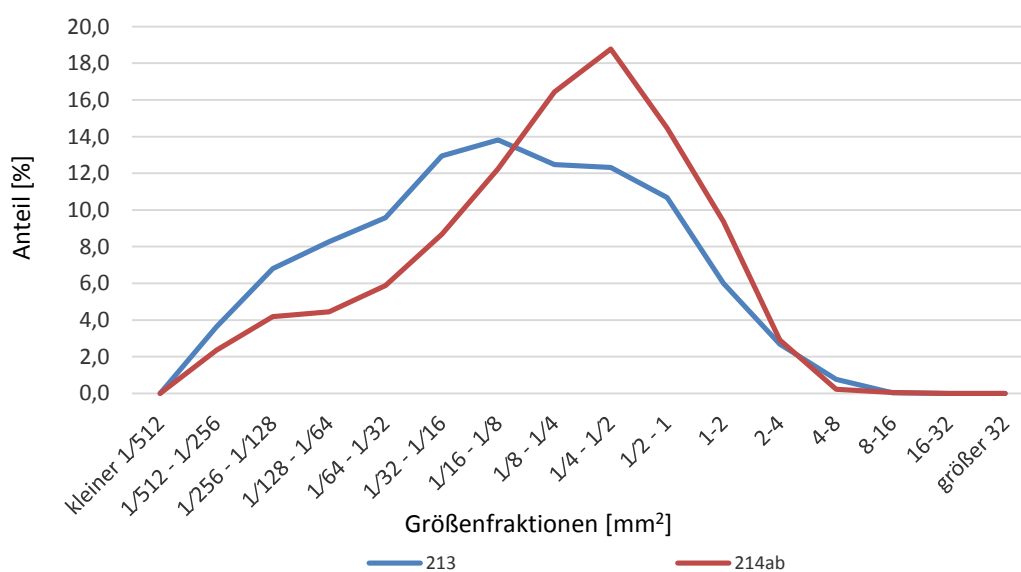
Monodelphis domestica, Sears Lab, Urbana/Illinois 429, adult (*02.01.2011), männlich

Fütterungsversuch vom 09.10.-14.10.2012

	213	214ab	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,00	0,00
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	3,63	2,35	2,99
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	6,81	4,18	5,50
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	8,27	4,44	6,36
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	9,58	5,88	7,73
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	12,94	8,67	10,81
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	13,82	12,24	13,03
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	12,47	16,43	14,45
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	12,32	18,78	15,55
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	10,68	14,47	12,57
1-2 mm ² [%]	6,00	9,37	7,69
2-4 mm ² [%]	2,68	2,92	2,80
4-8 mm ² [%]	0,77	0,22	0,49
8-16 mm ² [%]	0,04	0,04	0,04
16-32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

# vermessene Partikel	2098	4274	
Anteil vermessener P. [%]	98,96	98,82	
Minimalwert [mm ²]	0,0028	0,0005	0,0017
Maximalwert [mm ²]	5,6279	8,5392	7,0836
Summe [mm ²]	765,6	1730,8	
Mittelwert [mm ²]	0,3649	0,4050	0,3849
Standardabweichung	0,5500	0,6328	
Varianz	0,3025	0,4004	



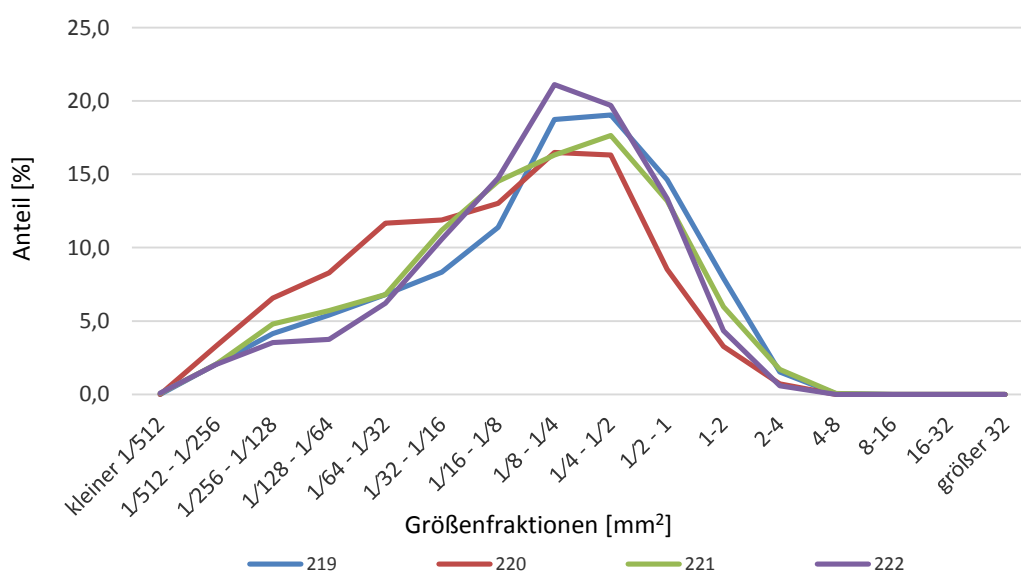
Monodelphis domestica, Sears Lab, Urbana/Illinois 456, adult (*22.03.2011), weiblich

Fütterungsversuch vom 09.10.-14.10.2012

	219	220	221	222	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,00	0,05	0,07	0,03
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	2,06	3,30	2,06	2,06	2,37
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	4,13	6,57	4,80	3,52	4,76
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	5,41	8,28	5,70	3,74	5,78
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	6,80	11,67	6,81	6,22	7,87
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	8,33	11,88	11,19	10,57	10,49
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	11,39	13,01	14,52	14,73	13,41
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	18,73	16,48	16,31	21,12	18,16
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	19,05	16,31	17,63	19,70	18,17
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	14,63	8,53	13,20	13,34	12,43
1-2 mm ² [%]	7,90	3,26	5,97	4,33	5,37
2-4 mm ² [%]	1,53	0,71	1,69	0,59	1,13
4-8 mm ² [%]	0,04	0,00	0,05	0,00	0,02
8-16 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
16-32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

# vermessene Partikel	2809	2391	1894	4086	
Anteil vermessener P. [%]	99,82	99,92	98,59	97,53	
Minimalwert [mm ²]	0,0028	0,0028	0,0006	0,0005	0,0017
Maximalwert [mm ²]	4,1967	3,3452	7,1578	3,9126	4,6531
Summe [mm ²]	1043,8	557,1	632,3	1193,8	
Mittelwert [mm ²]	0,3716	0,2330	0,3338	0,2922	0,3076
Standardabweichung	0,4923	0,3632	0,4922	0,3592	
Varianz	0,2423	0,1319	0,2423	0,1291	



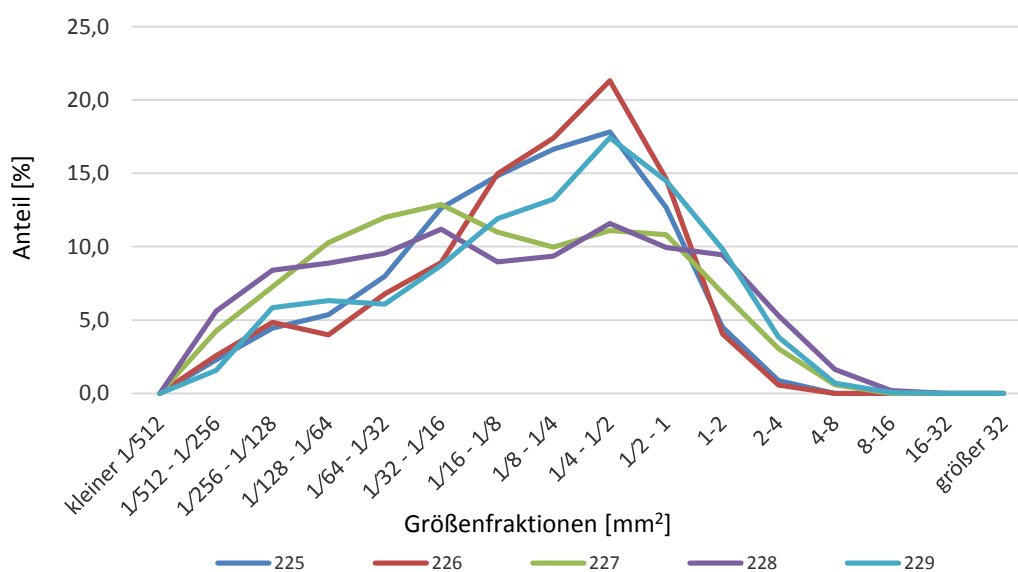
Monodelphis domestica, Sears Lab, Urbana/Illinois 464, adult (*15.06.2011), männlich

Fütterungsversuch vom 09.10.-14.10.2012

	225	226	227	228	229	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	2,29	2,57	4,25	5,59	1,57	3,25
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	4,44	4,85	7,26	8,39	5,83	6,15
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	5,36	3,99	10,26	8,87	6,33	6,96
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	7,99	6,77	11,99	9,55	6,08	8,47
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	12,63	8,91	12,87	11,19	8,71	10,86
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	14,82	14,97	11,00	8,97	11,91	12,33
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	16,63	17,39	9,97	9,35	13,23	13,32
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	17,81	21,31	11,11	11,57	17,43	15,85
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	12,67	14,61	10,81	9,93	14,48	12,50
1-2 mm ² [%]	4,50	4,06	6,85	9,45	9,84	6,94
2-4 mm ² [%]	0,86	0,57	3,04	5,30	3,82	2,72
4-8 mm ² [%]	0,00	0,00	0,59	1,64	0,69	0,58
8-16 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,19	0,06	0,05
16-32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

# vermessene Partikel	4419	1403	2728	1037	1595	
Anteil vermessener P. [%]	99,46	99,29	99,06	99,24	99,75	
Minimalwert [mm ²]	0,0028	0,0028	0,0028	0,0028	0,0028	0,0028
Maximalwert [mm ²]	3,6115	3,1141	7,9598	12,6312	8,5877	7,1809
Summe [mm ²]	1253,8	417,2	987,9	549,2	782,3	
Mittelwert [mm ²]	0,2837	0,2973	0,3621	0,5297	0,4904	0,3927
Standardabweichung	0,3872	0,3632	0,6797	1,0411	0,7548	
Varianz	0,1499	0,1319	0,4620	1,0838	0,5697	



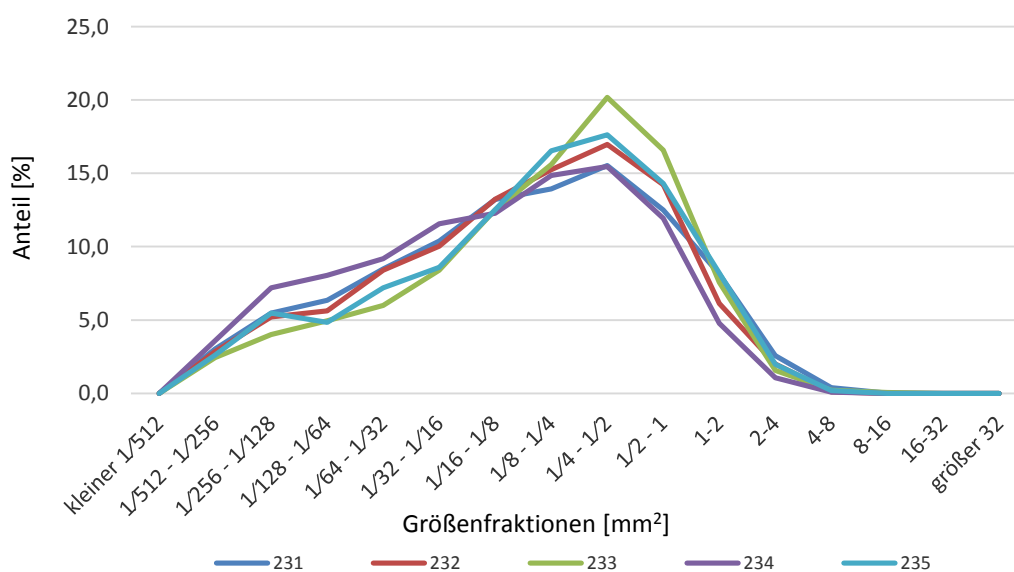
Monodelphis domestica, Sears Lab, Urbana/Illinois 509, adult (*31.10.2011), weiblich

Fütterungsversuch vom 09.10.-14.10.2012

	231	232	233	234	235	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	3,02	2,86	2,45	3,59	2,61	2,91
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	5,48	5,21	4,01	7,18	5,47	5,47
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	6,34	5,62	4,95	8,04	4,83	5,96
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	8,47	8,38	5,99	9,18	7,18	7,84
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	10,39	10,02	8,39	11,55	8,58	9,79
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	13,21	13,24	12,51	12,29	12,52	12,75
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	13,93	15,24	15,58	14,86	16,53	15,23
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	15,54	16,97	20,17	15,47	17,61	17,15
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	12,50	14,21	16,57	11,92	14,30	13,90
1-2 mm ² [%]	8,13	6,13	7,56	4,78	8,20	6,96
2-4 mm ² [%]	2,57	1,99	1,56	1,06	1,97	1,83
4-8 mm ² [%]	0,40	0,10	0,21	0,08	0,19	0,20
8-16 mm ² [%]	0,03	0,00	0,05	0,00	0,00	0,02
16-32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

# vermessene Partikel	7048	1956	1919	2450	1573	
Anteil vermessener P. [%]	99,44	98,79	97,61	99,23	99,24	
Minimalwert [mm ²]	0,0021	0,0028	0,0028	0,0028	0,0028	0,0027
Maximalwert [mm ²]	10,1948	6,8406	12,6330	4,7732	5,5340	7,9951
Summe [mm ²]	2753,0	678,0	746,0	684,6	602,2	
Mittelwert [mm ²]	0,3906	0,3466	0,3887	0,2794	0,3829	0,3576
Standardabweichung	0,6385	0,5107	0,5691	0,4247	0,5483	
Varianz	0,4076	0,2608	0,3239	0,1804	0,3006	



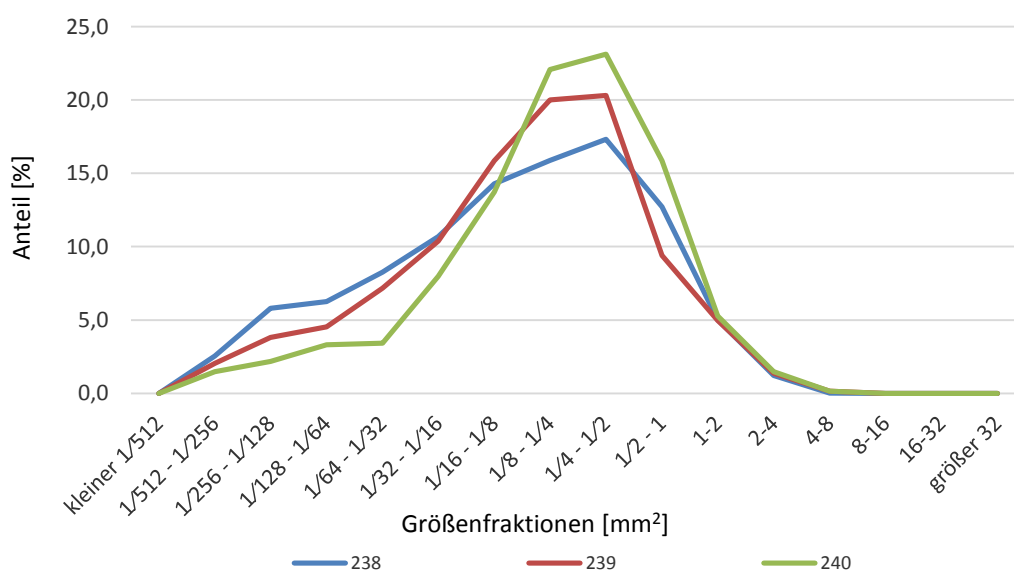
Monodelphis domestica, Sears Lab, Urbana/Illinois 517, adult (*27.02.2012), männlich

Fütterungsversuch vom 09.10.-14.10.2012

	238	239	240	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	2,55	2,05	1,47	2,03
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	5,80	3,82	2,18	3,93
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	6,26	4,53	3,32	4,70
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	8,27	7,18	3,42	6,29
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	10,69	10,39	7,97	9,69
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	14,29	15,85	13,72	14,62
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	15,87	19,99	22,07	19,31
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	17,32	20,30	23,11	20,24
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	12,71	9,41	15,85	12,65
1-2 mm ² [%]	5,02	4,96	5,27	5,08
2-4 mm ² [%]	1,21	1,37	1,47	1,35
4-8 mm ² [%]	0,02	0,14	0,14	0,10
8-16 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00
16-32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

# vermessene Partikel	4620	6053	2107	
Anteil vermessener P. [%]	99,76	99,29	99,48	
Minimalwert [mm ²]	0,0028	0,0028	0,0028	0,0028
Maximalwert [mm ²]	4,2450	6,8883	4,7325	5,2886
Summe [mm ²]	1381,7	2078,7	764,0	
Mittelwert [mm ²]	0,2991	0,3434	0,3626	0,3350
Standardabweichung	0,4234	0,4871	0,4499	
Varianz	0,1793	0,2373	0,2024	



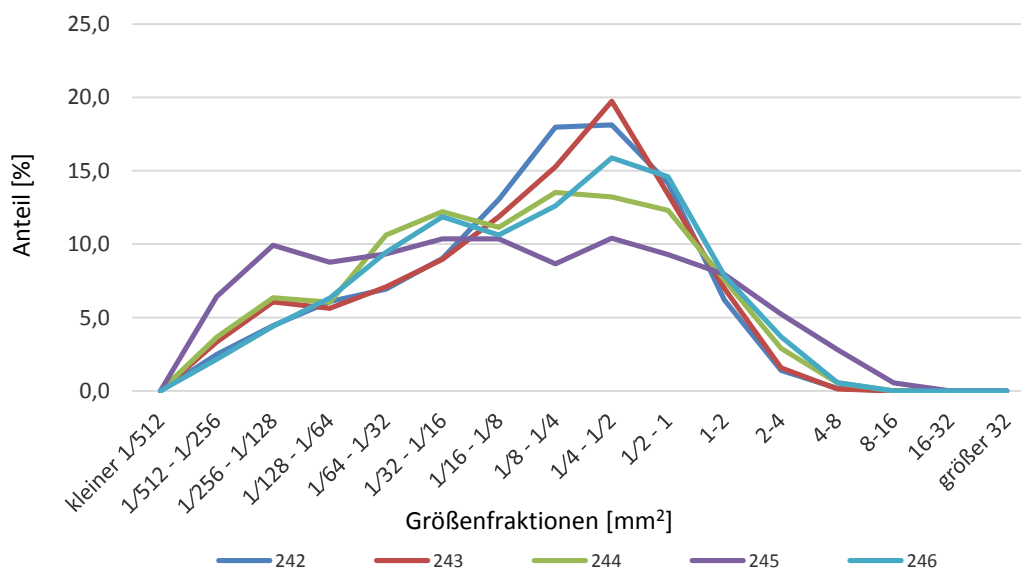
Monodelphis domestica, Sears Lab, Urbana/Illinois 532, adult (*19.12.2011), weiblich

Fütterungsversuch vom 09.10.-14.10.2012

	242	243	244	245	246	247	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	2,48	3,33	3,66	6,43	2,15	2,79	3,61
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	4,44	6,06	6,34	9,92	4,41	3,66	6,23
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	6,08	5,63	6,03	8,76	6,33	5,18	6,57
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	6,92	7,09	10,61	9,34	9,44	5,94	8,68
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	9,02	8,96	12,21	10,35	11,87	9,55	10,48
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	13,04	11,87	11,15	10,35	10,63	12,05	11,41
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	17,97	15,26	13,51	8,66	12,61	16,18	13,60
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	18,11	19,75	13,21	10,40	15,88	17,41	15,47
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	14,16	13,39	12,29	9,29	14,58	14,98	12,74
1-2 mm ² [%]	6,19	6,97	7,56	7,93	7,86	8,47	7,30
2-4 mm ² [%]	1,40	1,57	2,90	5,22	3,67	3,22	2,95
4-8 mm ² [%]	0,17	0,12	0,53	2,81	0,57	0,58	0,84
8-16 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,53	0,00	0,00	0,11
16-32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

# vermessene Partikel	2860	1651	1310	2067	1769	2763	
Anteil vermessener P. [%]	99,27	99,52	99,62	99,81	99,55	99,75	
Minimalwert [mm ²]	0,0028	0,0028	0,0028	0,0028	0,0028	0,0026	0,0028
Maximalwert [mm ²]	6,4948	4,2386	5,8324	15,1974	6,2856	6,3838	7,6097
Summe [mm ²]	989,6	589,8	501,9	1244,2	776,0	1232,7	
Mittelwert [mm ²]	0,3460	0,3572	0,3831	0,6019	0,4387	0,4461	0,4254
Standardabweichung	0,4990	0,4982	0,6386	1,3024	0,7058	0,6697	
Varianz	0,2490	0,2482	0,4079	1,6961	0,4981	0,4485	



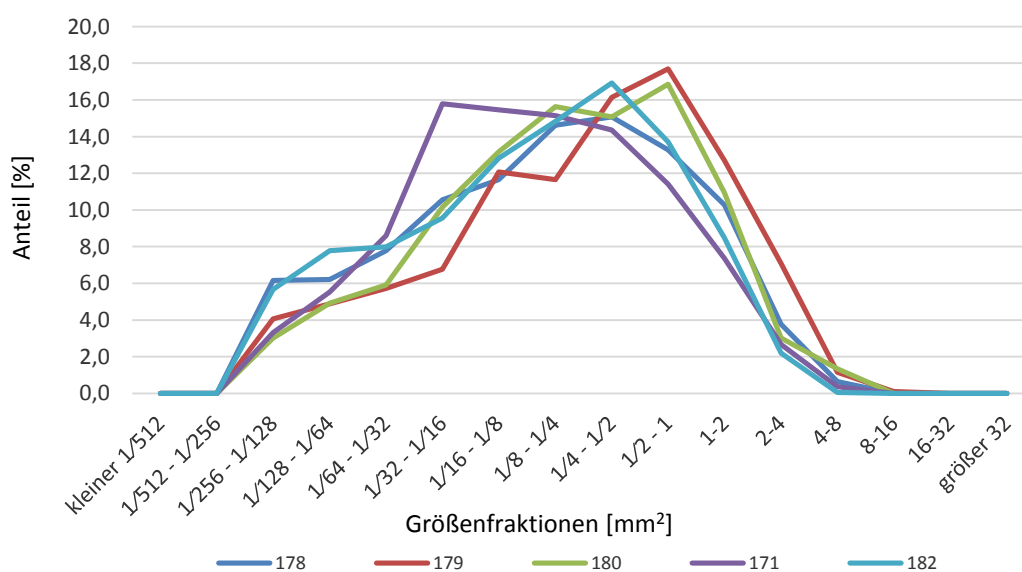
Monodelphis domestica, Sears Lab, Urbana/Illinois 327, senil (*13.03.2010), männlich

Fütterungsversuch vom 09.10.-14.10.2012

	178	179	180	181	182	183	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	6,15	4,06	3,01	3,31	5,67	2,41	4,44
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	6,21	4,89	4,91	5,52	7,77	2,75	5,86
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	7,77	5,72	5,92	8,61	7,99	3,71	7,20
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	10,56	6,76	10,16	15,78	9,56	7,22	10,56
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	11,66	12,07	13,17	15,46	12,82	12,45	13,04
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	14,62	11,65	15,63	15,14	14,83	19,46	14,37
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	15,08	16,13	15,07	14,36	16,93	21,80	15,51
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	13,28	17,69	16,85	11,41	13,71	19,12	14,59
1-2 mm ² [%]	10,27	12,70	10,94	7,36	8,49	8,87	9,95
2-4 mm ² [%]	3,77	7,08	3,01	2,67	2,19	1,99	3,74
4-8 mm ² [%]	0,64	1,14	1,34	0,37	0,04	0,21	0,71
8-16 mm ² [%]	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02
16-32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

# vermessene Partikel	1724	961	896	2173	2239	1454	
Anteil vermessener P. [%]	99,77	98,77	99,78	99,45	99,47	98,84	
Minimalwert [mm ²]	0,0050	0,0050	0,0050	0,0050	0,0050	0,0045	0,0050
Maximalwert [mm ²]	7,6034	9,6970	5,8399	7,6958	4,8647	5,4672	7,1402
Summe [mm ²]	817,2	638,5	463,3	805,7	856,1	652,2	
Mittelwert [mm ²]	0,4740	0,6644	0,5170	0,3708	0,3824	0,4486	0,4817
Standardabweichung	0,7359	0,9547	0,7722	0,6074	0,5399	0,5505	
Varianz	0,5415	0,9115	0,5963	0,3690	0,2915	0,3031	



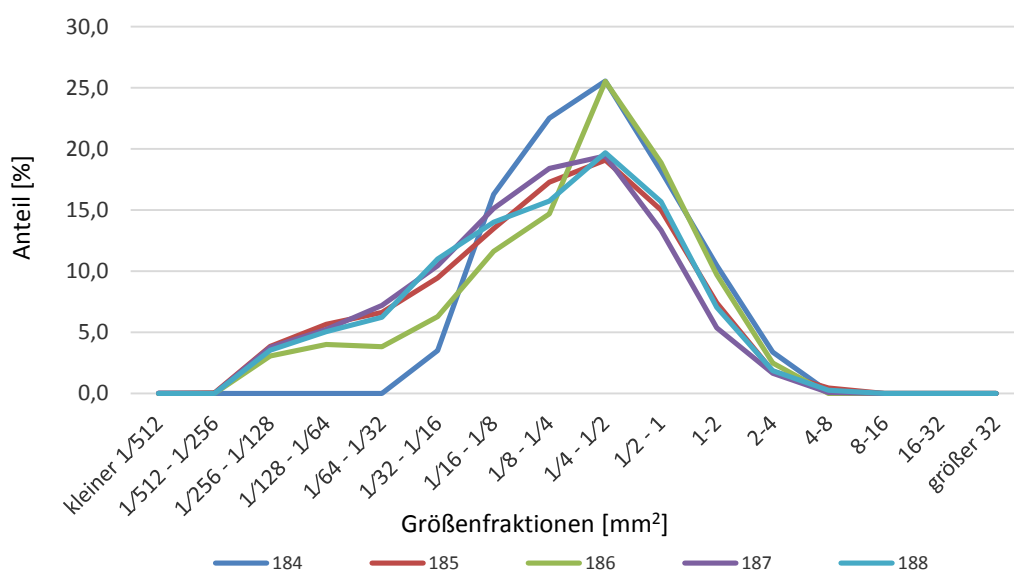
Monodelphis domestica, Sears Lab, Urbana/Illinois 328, senil (*04.04.2010), weiblich

Fütterungsversuch vom 09.10.-14.10.2012

	184	185	186	187	188	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,01
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	0,00	3,84	3,05	3,77	3,52	2,84
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	0,00	5,64	4,00	5,22	5,06	3,98
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	0,00	6,61	3,81	7,20	6,23	4,77
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	3,51	9,44	6,29	10,45	10,98	8,13
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	16,28	13,47	11,62	15,12	14,00	14,10
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	22,50	17,27	14,67	18,41	15,73	17,71
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	25,54	19,07	25,52	19,42	19,68	21,85
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	18,18	14,98	18,86	13,33	15,67	16,20
1-2 mm ² [%]	10,47	7,39	9,71	5,35	7,03	7,99
2-4 mm ² [%]	3,38	1,80	2,48	1,64	1,85	2,23
4-8 mm ² [%]	0,14	0,44	0,00	0,06	0,25	0,18
8-16 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
16-32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

# vermessene Partikel	1480	2056	525	4748	1621	
Anteil vermessener P. [%]	98,83	99,32	98,31	99,62	99,63	
Minimalwert [mm ²]	0,0502	0,0029	0,0050	0,0018	0,0050	0,0130
Maximalwert [mm ²]	6,0352	5,8716	3,2915	4,2722	5,3693	4,9680
Summe [mm ²]	771,0	813,2	241,2	1600,9	625,5	
Mittelwert [mm ²]	0,5210	0,3955	0,4594	0,3372	0,3859	0,4198
Standardabweichung	0,6151	0,5765	0,5228	0,4729	0,5338	
Varianz	0,3784	0,3324	0,2733	0,2236	0,2850	



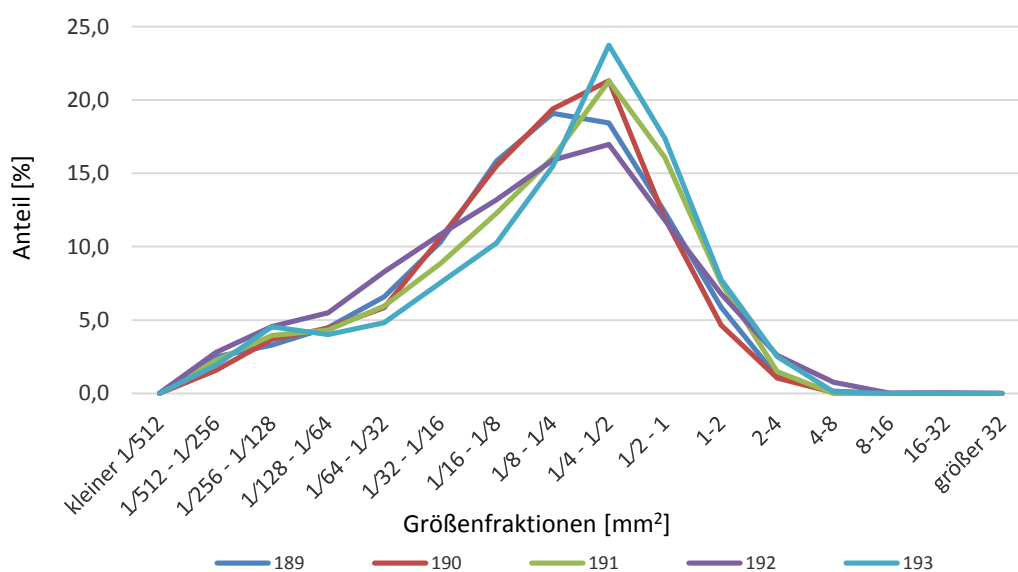
Monodelphis domestica, Sears Lab, Urbana/Illinois 353, senil (*07.05.2010), weiblich

Fütterungsversuch vom 09.10.-14.10.2012

	189	190	191	192	193	194	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,01
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	2,49	1,57	2,23	2,79	1,91	3,22	2,20
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	3,28	3,69	3,94	4,54	4,52	6,50	4,00
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	4,48	4,44	4,32	5,49	4,02	6,64	4,55
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	6,59	5,84	5,95	8,28	4,82	8,23	6,30
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	10,32	10,59	8,85	10,85	7,54	13,28	9,63
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	15,84	15,51	12,28	13,20	10,25	12,80	13,42
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	19,09	19,40	16,07	15,90	15,48	11,12	17,19
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	18,42	21,30	21,28	16,96	23,72	11,16	20,34
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	12,33	11,93	16,07	11,79	17,39	12,42	13,90
1-2 mm ² [%]	5,87	4,64	7,51	6,79	7,74	8,18	6,51
2-4 mm ² [%]	1,14	1,03	1,49	2,60	2,51	5,34	1,75
4-8 mm ² [%]	0,16	0,06	0,00	0,76	0,10	1,11	0,21
8-16 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,01
16-32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,01
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

# vermessene Partikel	3170	3578	1344	3697	995	2078	
Anteil vermessener P. [%]	99,44	99,80	99,19	99,54	98,03	99,43	
Minimalwert [mm ²]	0,0021	0,0028	0,0028	0,0009	0,0028	0,0028	0,0023
Maximalwert [mm ²]	5,1179	4,1878	3,7641	18,1150	4,0730	6,4346	7,0516
Summe [mm ²]	1019,1	1081,8	507,7	1474,8	423,4	1001,6	
Mittelwert [mm ²]	0,3215	0,3024	0,3778	0,3989	0,4256	0,4820	0,3652
Standardabweichung	0,4515	0,3990	0,4828	0,7380	0,5453	0,8381	
Varianz	0,2038	0,1592	0,2331	0,5446	0,2974	0,7024	



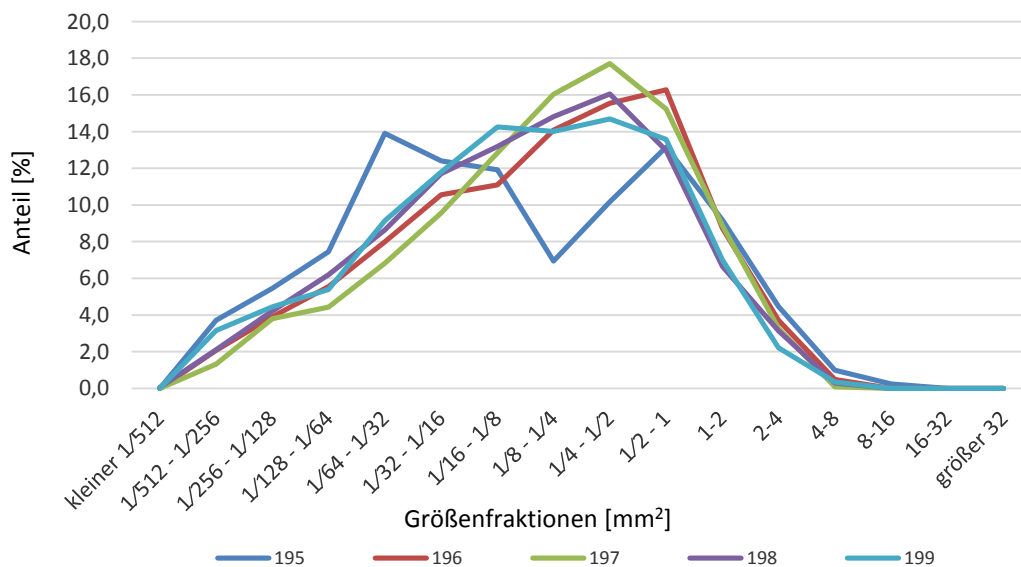
Monodelphis domestica, Sears Lab, Urbana/Illinois 363, senil (*21.08.2010), männlich

Fütterungsversuch vom 09.10.-14.10.2012

	195	196	197	198	199	200	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,06	0,01
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	3,72	2,07	1,33	2,11	3,16	3,49	2,48
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	5,46	3,90	3,81	4,22	4,44	6,22	4,37
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	7,44	5,55	4,43	6,19	5,38	8,37	5,80
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	13,90	7,99	6,82	8,64	9,14	10,30	9,30
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	12,41	10,55	9,57	11,70	11,78	11,04	11,20
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	11,91	11,10	12,84	13,18	14,26	13,33	12,66
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	6,95	14,09	16,03	14,81	14,01	14,64	13,18
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	10,17	15,55	17,71	16,05	14,69	14,98	14,83
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	13,15	16,28	15,23	12,96	13,58	10,58	14,24
1-2 mm ² [%]	9,18	8,72	8,86	6,65	7,00	5,34	8,08
2-4 mm ² [%]	4,47	3,72	3,28	3,13	2,22	1,49	3,36
4-8 mm ² [%]	0,99	0,49	0,09	0,29	0,34	0,16	0,44
8-16 mm ² [%]	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05
16-32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

# vermessene Partikel	403	1640	1129	4119	1171	4981	
Anteil vermessener P. [%]	98,53	98,85	99,30	98,35	97,83	90,07	
Minimalwert [mm ²]	0,0028	0,0028	0,0028	0,0006	0,0028	0,0007	0,0024
Maximalwert [mm ²]	9,0032	5,1969	4,0835	7,5521	6,5141	6,1852	6,4699
Summe [mm ²]	196,0	747,9	484,3	1588,6	423,8	1455,4	
Mittelwert [mm ²]	0,4862	0,4560	0,4289	0,3857	0,3619	0,2922	0,4237
Standardabweichung	0,9415	0,6717	0,5869	0,6175	0,5866	0,4912	
Varianz	0,8864	0,4512	0,3444	0,3814	0,3441	0,2413	



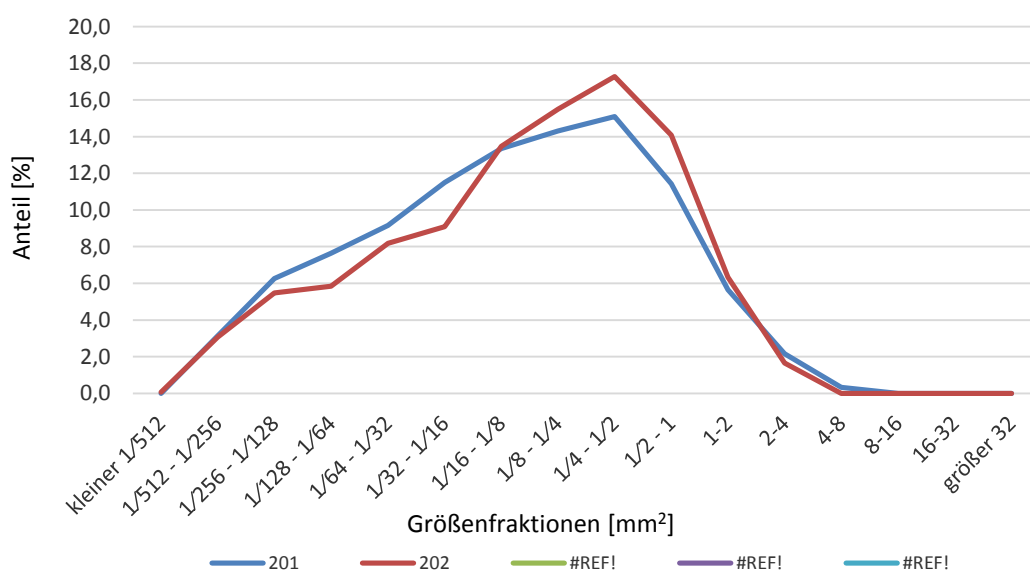
Monodelphis domestica, Sears Lab, Urbana/Illinois 365, senil (*22.08.2010), männlich

Fütterungsversuch vom 09.10.-14.10.2012

	201	202	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,06	0,03
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	3,13	3,07	3,10
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	6,27	5,47	5,87
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	7,64	5,84	6,74
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	9,15	8,17	8,66
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	11,50	9,10	10,30
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	13,34	13,46	13,40
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	14,31	15,49	14,90
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	15,10	17,27	16,18
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	11,42	14,07	12,75
1-2 mm ² [%]	5,64	6,33	5,99
2-4 mm ² [%]	2,16	1,66	1,91
4-8 mm ² [%]	0,32	0,00	0,16
8-16 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00
16-32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

	3703	1627	
# vermessene Partikel	3703	1627	
Anteil vermessener P. [%]	98,51	98,49	
Minimalwert [mm ²]	0,0028	0,0006	0,0017
Maximalwert [mm ²]	7,7511	3,8486	5,7999
Summe [mm ²]	1225,2	546,9	
Mittelwert [mm ²]	0,3309	0,3362	0,3335
Standardabweichung	0,5780	0,4689	
Varianz	0,3341	0,2198	



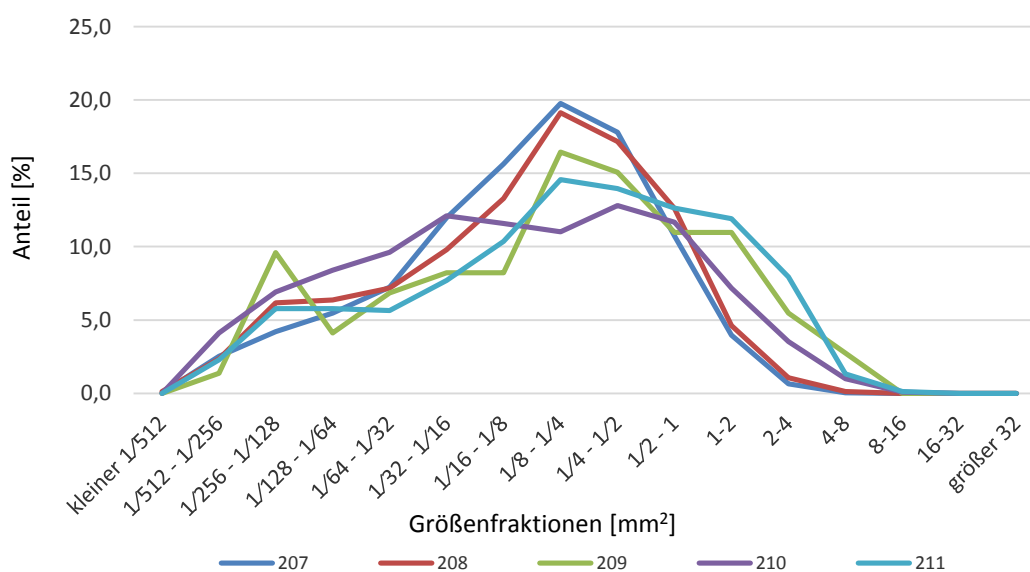
Monodelphis domestica, Sears Lab, Urbana/Illinois 374, senil (*07.09.2010), männlich

Fütterungsversuch vom 09.10.-14.10.2012

	207	208	209	210	211	212	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,04	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	2,52	2,35	1,37	4,13	2,29	4,13	2,53
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	4,20	6,17	9,59	6,92	5,78	7,99	6,53
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	5,48	6,37	4,11	8,39	5,78	9,17	6,03
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	7,24	7,18	6,85	9,62	5,66	8,25	7,31
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	11,96	9,79	8,22	12,10	7,70	10,82	9,95
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	15,64	13,28	8,22	11,57	10,35	12,16	11,81
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	19,76	19,11	16,44	11,02	14,56	14,25	16,18
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	17,80	17,17	15,07	12,81	13,96	13,29	15,36
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	10,72	12,61	10,96	11,67	12,64	11,47	11,72
1-2 mm ² [%]	3,96	4,63	10,96	7,18	11,91	6,13	7,73
2-4 mm ² [%]	0,64	1,07	5,48	3,52	7,94	2,13	3,73
4-8 mm ² [%]	0,04	0,13	2,74	1,00	1,32	0,17	1,05
8-16 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,08	0,12	0,04	0,04
16-32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

# vermessene Partikel	2500	1491	73	3803	831	2302	
Anteil vermessener P. [%]	99,44	97,83	96,05	99,69	99,76	99,10	
Minimalwert [mm ²]	0,0018	0,0007	0,0028	0,0028	0,0028	0,0028	0,0022
Maximalwert [mm ²]	4,2739	7,9630	7,4929	9,3806	9,0635	8,8799	7,6348
Summe [mm ²]	659,1	454,8	47,0	1599,9	540,7	758,1	
Mittelwert [mm ²]	0,2636	0,3050	0,6434	0,4207	0,6507	0,3293	0,4567
Standardabweichung	0,3641	0,4785	1,1745	0,7934	1,0234	0,5823	
Varianz	0,1326	0,2290	1,3795	0,6295	1,0473	0,3390	



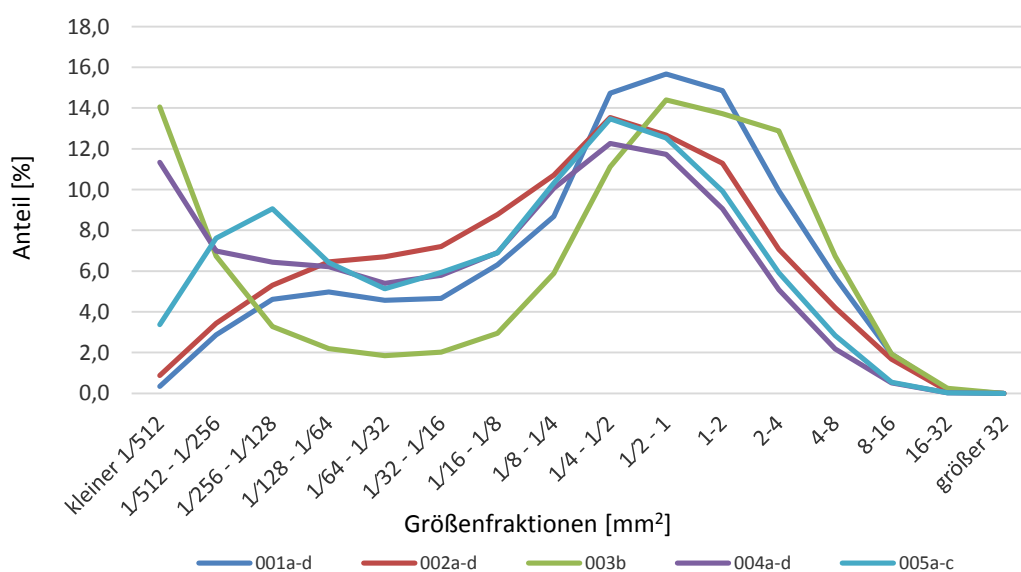
Tupaia belangeri, Primatenzentrum Göttingen 16073, juvenil (*21.01.2012), weiblich

Fütterungsversuch vom 07.05.-23.05.2012

	001a-d	002a-d	003b	004a-d	005a-c	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,34	0,87	14,06	11,34	3,37	6,00
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	2,88	3,44	6,73	6,99	7,62	5,53
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	4,61	5,30	3,28	6,43	9,06	5,74
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	4,97	6,45	2,19	6,21	6,42	5,25
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	4,56	6,70	1,85	5,40	5,13	4,73
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	4,66	7,20	2,02	5,78	5,94	5,12
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	6,32	8,77	2,95	6,91	6,89	6,37
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	8,68	10,70	5,89	10,06	10,32	9,13
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	14,72	13,53	11,11	12,27	13,48	13,02
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	15,68	12,68	14,39	11,73	12,53	13,40
1-2 mm ² [%]	14,85	11,29	13,72	9,06	9,92	11,77
2-4 mm ² [%]	9,94	7,06	12,88	5,08	5,91	8,17
4-8 mm ² [%]	5,70	4,21	6,73	2,18	2,84	4,33
8-16 mm ² [%]	1,93	1,68	1,94	0,52	0,55	1,32
16-32 mm ² [%]	0,17	0,11	0,25	0,03	0,03	0,12
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

# vermessene Partikel	9421	12187	1188	18048	11471	
Anteil vermessener P. [%]	96,07	88,72	48,00	68,61	99,78	
Minimalwert [mm ²]	0,0007	0,0007	0,0005	0,0005	0,0008	0,0006
Maximalwert [mm ²]	24,0702	21,8466	24,6357	19,8757	24,8545	23,0565
Summe [mm ²]	11650,4	11830,4	1596,1	10932,1	7920,7	
Mittelwert [mm ²]	1,2366	0,9707	1,3435	0,6057	0,6905	0,9694
Standardabweichung	2,1032	1,9327	2,2738	1,2847	1,3663	
Varianz	4,4236	3,7353	5,1701	1,6506	1,8667	



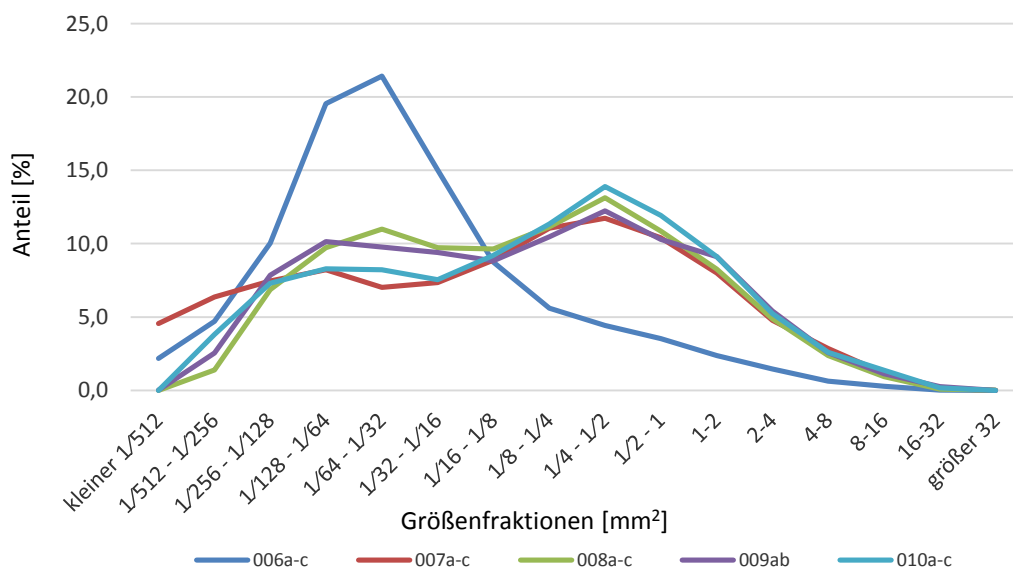
Tupaia belangeri, Primatenzentrum Göttingen 16074, juvenil (*21.01.2012), männlich

Fütterungsversuch vom 07.05.-23.05.2012

	006a-c	007a-c	008a-c	009ab	010a-c	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	2,17	4,55	0,00	0,01	0,00	1,35
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	4,71	6,37	1,40	2,54	3,82	3,77
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	10,04	7,46	6,87	7,84	7,30	7,90
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	19,55	8,22	9,73	10,14	8,28	11,18
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	21,42	7,01	10,98	9,76	8,22	11,48
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	15,03	7,35	9,71	9,40	7,54	9,81
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	8,75	8,87	9,64	8,83	9,21	9,06
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	5,61	11,06	11,14	10,46	11,35	9,92
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	4,42	11,74	13,13	12,24	13,88	11,08
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	3,54	10,41	10,85	10,29	11,94	9,40
1-2 mm ² [%]	2,37	8,00	8,26	9,12	9,10	7,37
2-4 mm ² [%]	1,46	4,78	4,88	5,40	5,23	4,35
4-8 mm ² [%]	0,63	2,85	2,37	2,56	2,60	2,20
8-16 mm ² [%]	0,29	1,18	0,94	1,13	1,38	0,98
16-32 mm ² [%]	0,02	0,14	0,09	0,25	0,17	0,13
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

# vermessene Partikel	49382	14721	14001	7957	10656	
Anteil vermessener P. [%]	99,67	98,35	99,69	99,29	98,68	
Minimalwert [mm ²]	0,0008	0,0008	0,0028	0,0019	0,0024	0,0017
Maximalwert [mm ²]	22,4521	28,5646	32,6537	29,0059	27,3157	27,9984
Summe [mm ²]	10627,2	10534,3	9221,0	5958,8	8166,3	
Mittelwert [mm ²]	0,2152	0,7156	0,6586	0,7489	0,7664	0,6209
Standardabweichung	0,8670	1,7579	1,5324	1,8328	1,7700	
Varianz	0,7517	3,0902	2,3483	3,3591	3,1327	



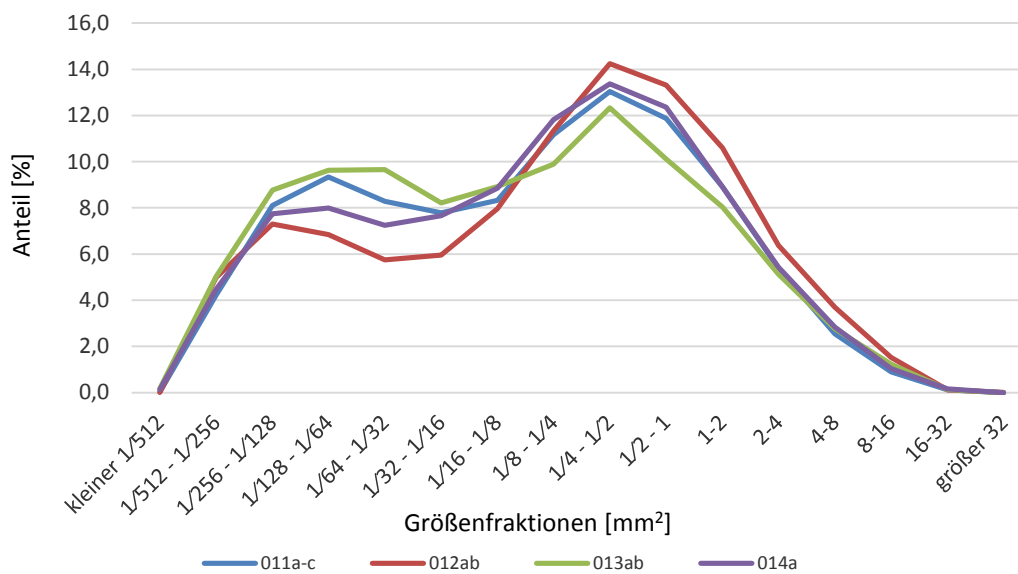
Tupaia belangeri, Primatenzentrum Göttingen 16090, juvenil (*06.02.2012), weiblich

Fütterungsversuch vom 07.05.-23.05.2012

	011a-c	012ab	013ab	014a	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,02	0,01	0,17	0,13	0,08
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	4,22	4,98	5,02	4,47	4,67
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	8,10	7,29	8,77	7,74	7,98
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	9,34	6,85	9,63	8,00	8,45
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	8,28	5,74	9,66	7,24	7,73
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	7,79	5,95	8,21	7,66	7,40
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	8,33	7,96	8,92	8,85	8,51
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	11,17	11,33	9,90	11,81	11,05
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	13,04	14,25	12,33	13,37	13,25
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	11,87	13,31	10,12	12,36	11,91
1-2 mm ² [%]	8,91	10,60	8,04	8,90	9,11
2-4 mm ² [%]	5,37	6,37	5,13	5,43	5,57
4-8 mm ² [%]	2,55	3,69	2,77	2,83	2,96
8-16 mm ² [%]	0,89	1,52	1,22	1,04	1,17
16-32 mm ² [%]	0,11	0,12	0,13	0,16	0,13
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

# vermessene Partikel	20230	9610	11843	3852	
Anteil vermessener P. [%]	99,65	98,74	98,36	99,13	
Minimalwert [mm ²]	0,0005	0,0008	0,0006	0,0007	0,0007
Maximalwert [mm ²]	27,5738	60,5322	18,6768	35,2224	35,5013
Summe [mm ²]	14194,1	8679,2	8462,0	2891,2	
Mittelwert [mm ²]	0,7016	0,9031	0,7145	0,7506	0,7675
Standardabweichung	1,5946	1,9592	1,6951	1,7614	
Varianz	2,5428	3,8383	2,8735	3,1025	



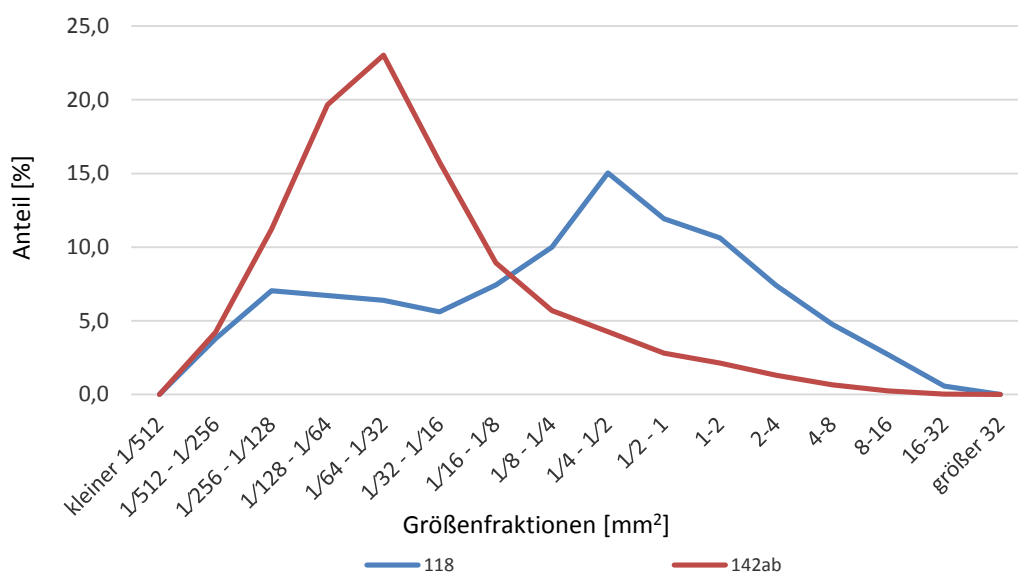
Tupaia belangeri, Primatenzentrum Göttingen 14535, adult (*18.01.2008), weiblich

Fütterungsversuch vom 19.09.-15.10.2012

	118	142ab	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,01	0,01
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	3,78	4,23	4,00
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	7,04	11,21	9,13
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	6,71	19,66	13,18
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	6,40	23,03	14,71
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	5,62	15,78	10,70
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	7,43	8,94	8,18
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	9,99	5,70	7,85
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	15,04	4,27	9,66
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	11,94	2,81	7,37
1-2 mm ² [%]	10,62	2,14	6,38
2-4 mm ² [%]	7,41	1,31	4,36
4-8 mm ² [%]	4,76	0,66	2,71
8-16 mm ² [%]	2,69	0,25	1,47
16-32 mm ² [%]	0,57	0,03	0,30
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

	118	142ab	
# vermessene Partikel	3862	30669	
Anteil vermessener P. [%]	96,07	88,72	
Minimalwert [mm ²]	0,0028	0,0015	0,0022
Maximalwert [mm ²]	26,1495	19,7019	22,9257
Summe [mm ²]	4653,5	6171,9	
Mittelwert [mm ²]	1,2049	0,2012	0,7031
Standardabweichung	2,5784	0,8358	
Varianz	6,6482	0,6985	



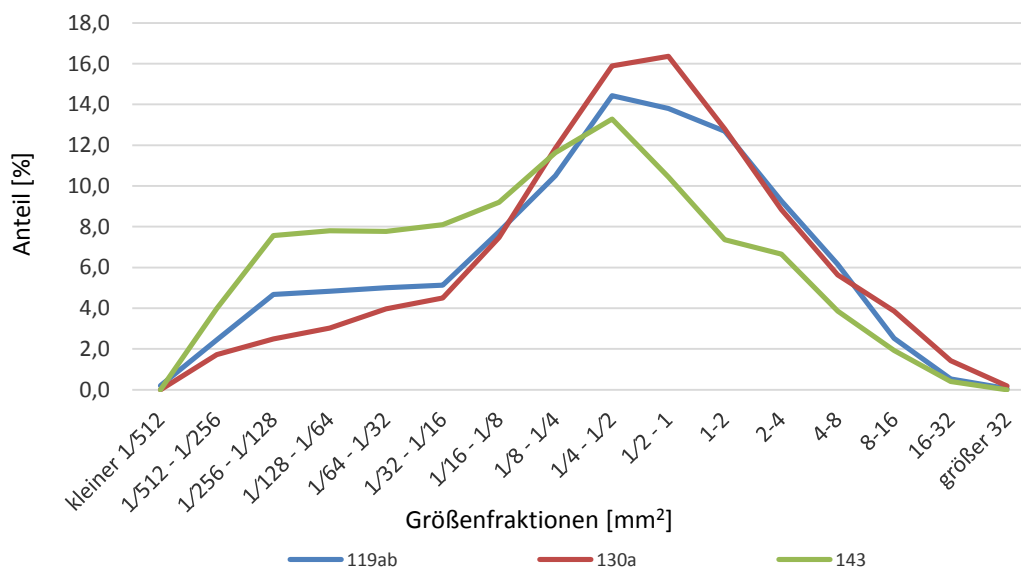
Tupaia belangeri, Primatenzentrum Göttingen 14544, adult (*10.08.2008), männlich

Fütterungsversuch vom 19.09.-15.10.2012

	119ab	130a	143	Mittelw.
kleiner $1/512$ mm ² [%]	0,20	0,00	0,00	0,07
$1/512 - 1/256$ mm ² [%]	2,45	1,72	3,99	2,72
$1/256 - 1/128$ mm ² [%]	4,68	2,49	7,56	4,91
$1/128 - 1/64$ mm ² [%]	4,84	3,02	7,81	5,22
$1/64 - 1/32$ mm ² [%]	5,00	3,97	7,77	5,58
$1/32 - 1/16$ mm ² [%]	5,14	4,51	8,10	5,91
$1/16 - 1/8$ mm ² [%]	7,75	7,47	9,21	8,14
$1/8 - 1/4$ mm ² [%]	10,50	11,86	11,63	11,33
$1/4 - 1/2$ mm ² [%]	14,43	15,89	13,28	14,53
$1/2 - 1$ mm ² [%]	13,80	16,36	10,44	13,53
1-2 mm ² [%]	12,69	12,80	7,36	10,95
2-4 mm ² [%]	9,26	8,83	6,66	8,25
4-8 mm ² [%]	6,15	5,63	3,86	5,21
8-16 mm ² [%]	2,52	3,85	1,93	2,77
16-32 mm ² [%]	0,52	1,42	0,41	0,79
größer 32 mm ² [%]	0,07	0,18	0,00	0,08

Kennzahlen

# vermessene Partikel	3057	1687	2433	
Anteil vermessener P. [%]	96,77	99,00	98,46	
Minimalwert [mm ²]	0,0006	0,0020	0,0028	0,0018
Maximalwert [mm ²]	33,8323	37,3413	22,9027	31,3588
Summe [mm ²]	4223,8	2951,0	2314,5	
Mittelwert [mm ²]	1,3817	1,7493	0,9513	1,3607
Standardabweichung	2,7277	3,6240	2,2262	
Varianz	7,4405	13,1335	4,9559	



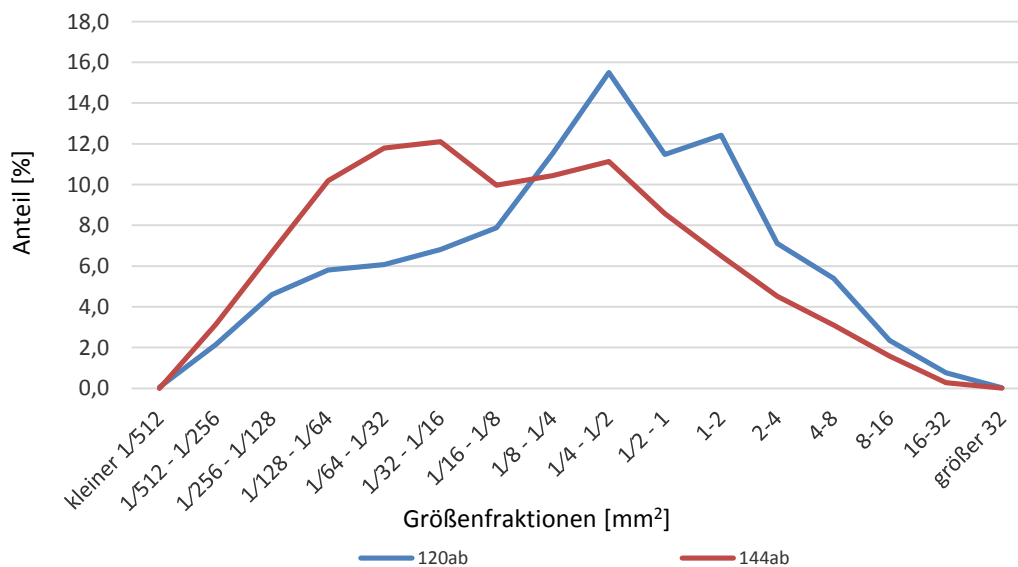
Tupaia belangeri, Primatenzentrum Göttingen 14545, adult (*10.08.2008), männlich

Fütterungsversuch vom 19.09.-15.10.2012

	120ab	144ab	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,07	0,00	0,03
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	2,15	3,13	2,64
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	4,60	6,67	5,63
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	5,81	10,20	8,00
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	6,07	11,80	8,94
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	6,81	12,11	9,46
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	7,89	9,97	8,93
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	11,54	10,44	10,99
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	15,50	11,13	13,31
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	11,48	8,58	10,03
1-2 mm ² [%]	12,42	6,49	9,45
2-4 mm ² [%]	7,11	4,51	5,81
4-8 mm ² [%]	5,40	3,10	4,25
8-16 mm ² [%]	2,35	1,58	1,97
16-32 mm ² [%]	0,77	0,28	0,52
größer 32 mm ² [%]	0,03	0,02	0,03

Kennzahlen

	120ab	144ab	Mittelw.
# vermessene Partikel	2980	5806	
Anteil vermessener P. [%]	98,77	99,55	
Minimalwert [mm ²]	0,0006	0,0028	0,0017
Maximalwert [mm ²]	39,7084	48,2245	43,9664
Summe [mm ²]	3806,5	4455,6	
Mittelwert [mm ²]	1,2774	0,7674	1,0224
Standardabweichung	2,7988	2,1282	
Varianz	7,8331	4,5294	



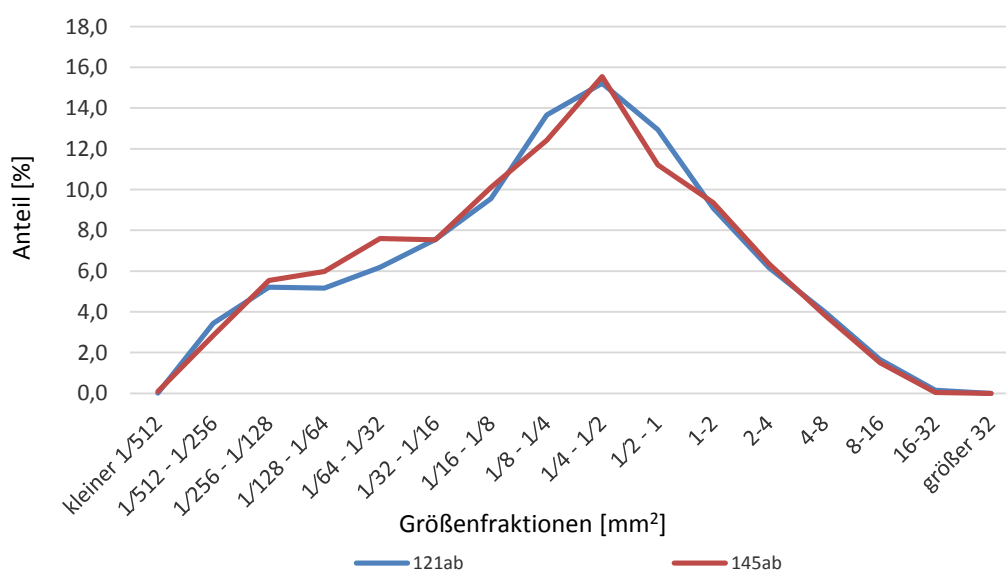
Tupaia belangeri, Primatenzentrum Göttingen 14654, adult (*21.11.2008), männlich

Fütterungsversuch vom 19.09.-15.10.2012

	121ab	145ab	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,01	0,08	0,05
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	3,44	2,83	3,14
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	5,21	5,55	5,38
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	5,16	5,99	5,57
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	6,19	7,60	6,89
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	7,54	7,53	7,54
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	9,56	10,11	9,84
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	13,65	12,41	13,03
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	15,22	15,55	15,38
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	12,94	11,21	12,07
1-2 mm ² [%]	9,08	9,36	9,22
2-4 mm ² [%]	6,17	6,36	6,26
4-8 mm ² [%]	4,02	3,87	3,94
8-16 mm ² [%]	1,66	1,51	1,58
16-32 mm ² [%]	0,15	0,05	0,10
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

	8511	5897	
# vermessene Partikel	8511	5897	
Anteil vermessener P. [%]	98,98	99,08	
Minimalwert [mm ²]	0,0015	0,0007	0,0011
Maximalwert [mm ²]	25,0958	19,2472	22,1715
Summe [mm ²]	7886,9	5086,9	
Mittelwert [mm ²]	0,9267	0,8626	0,8946
Standardabweichung	1,9705	1,7781	
Varianz	3,8830	3,1616	



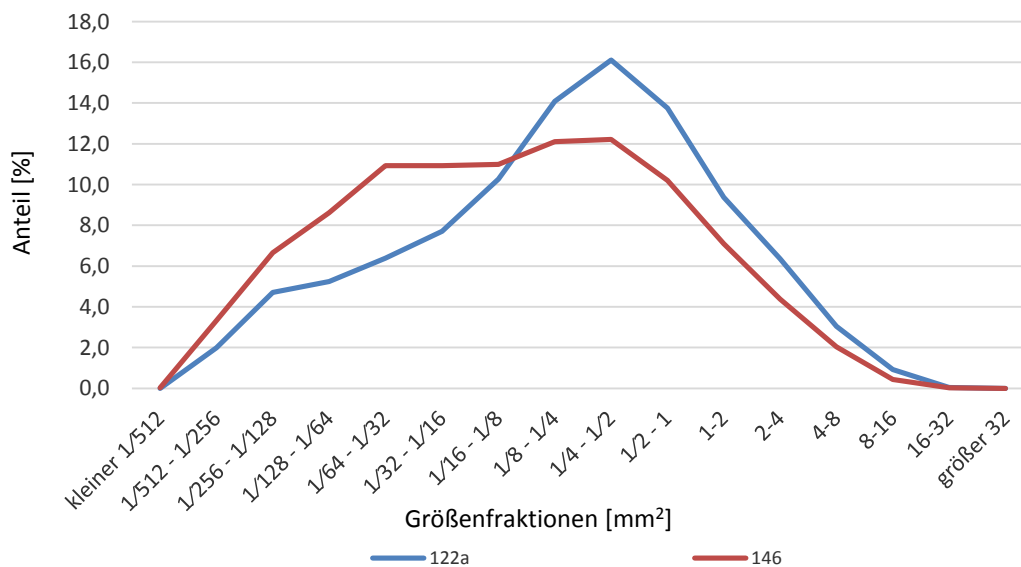
Tupaia belangeri, Primatenzentrum Göttingen 14667, adult (*05.12.2008), weiblich

Fütterungsversuch vom 19.09.-15.10.2012

	122a	146	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,03	0,01
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	2,00	3,33	2,66
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	4,71	6,66	5,69
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	5,24	8,62	6,93
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	6,38	10,93	8,66
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	7,71	10,93	9,32
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	10,26	10,98	10,62
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	14,08	12,11	13,10
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	16,11	12,22	14,17
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	13,76	10,21	11,98
1-2 mm ² [%]	9,37	7,10	8,23
2-4 mm ² [%]	6,37	4,38	5,37
4-8 mm ² [%]	3,04	2,04	2,54
8-16 mm ² [%]	0,93	0,44	0,69
16-32 mm ² [%]	0,04	0,03	0,03
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

	5263	3633	
# vermessene Partikel	5263	3633	
Anteil vermessener P. [%]	99,75	99,34	
Minimalwert [mm ²]	0,0027	0,0018	0,0022
Maximalwert [mm ²]	21,1678	21,3414	21,2546
Summe [mm ²]	4078,8	1951,8	
Mittelwert [mm ²]	0,7750	0,5372	0,6561
Standardabweichung	1,5187	1,2054	
Varianz	2,3063	1,4531	



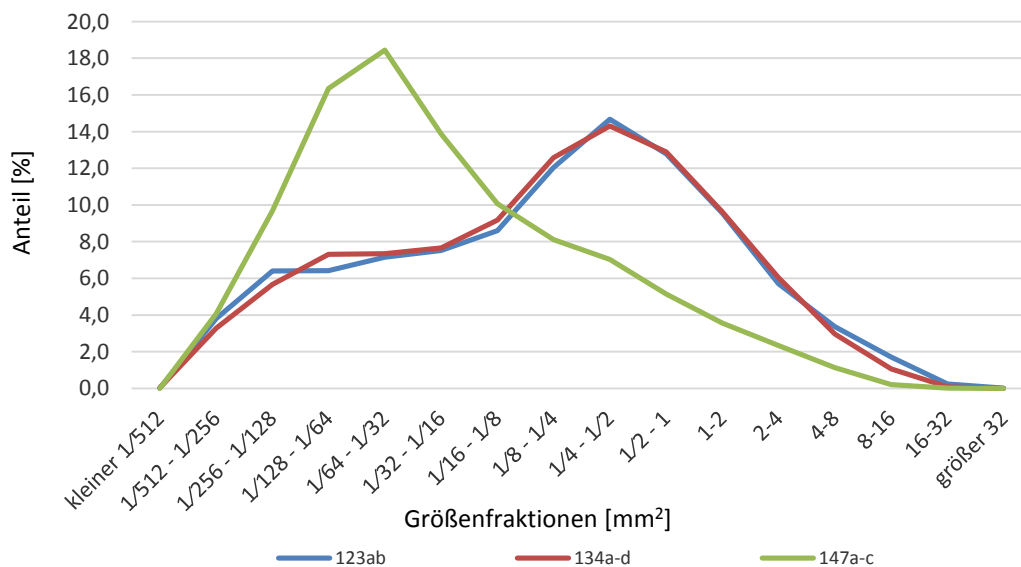
Tupaia belangeri, Primatenzentrum Göttingen 14676, adult (*05.01.2009), weiblich

Fütterungsversuch vom 19.09.-15.10.2012

	123ab	134a-d	147a-c	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,01	0,03	0,00	0,02
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	3,81	3,28	4,06	3,71
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	6,40	5,66	9,67	7,24
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	6,42	7,32	16,34	10,03
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	7,15	7,34	18,44	10,98
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	7,51	7,66	13,87	9,68
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	8,61	9,17	10,07	9,28
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	12,04	12,57	8,12	10,91
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	14,67	14,31	7,03	12,00
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	12,80	12,89	5,14	10,28
1-2 mm ² [%]	9,55	9,62	3,56	7,57
2-4 mm ² [%]	5,70	6,04	2,34	4,69
4-8 mm ² [%]	3,37	2,97	1,12	2,49
8-16 mm ² [%]	1,70	1,06	0,21	0,99
16-32 mm ² [%]	0,25	0,08	0,01	0,11
größer 32 mm ² [%]	0,01	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

	8065	14379	18668	
# vermessene Partikel	8065	14379	18668	
Anteil vermessener P. [%]	99,13	97,09	99,78	
Minimalwert [mm ²]	0,0013	0,0009	0,0020	0,0014
Maximalwert [mm ²]	46,3979	21,5313	18,3601	28,7631
Summe [mm ²]	7198,7	11163,3	5562,3	
Mittelwert [mm ²]	0,8926	0,7764	0,2980	0,6556
Standardabweichung	2,0636	1,6326	0,9095	
Varianz	4,2583	2,6654	0,8272	



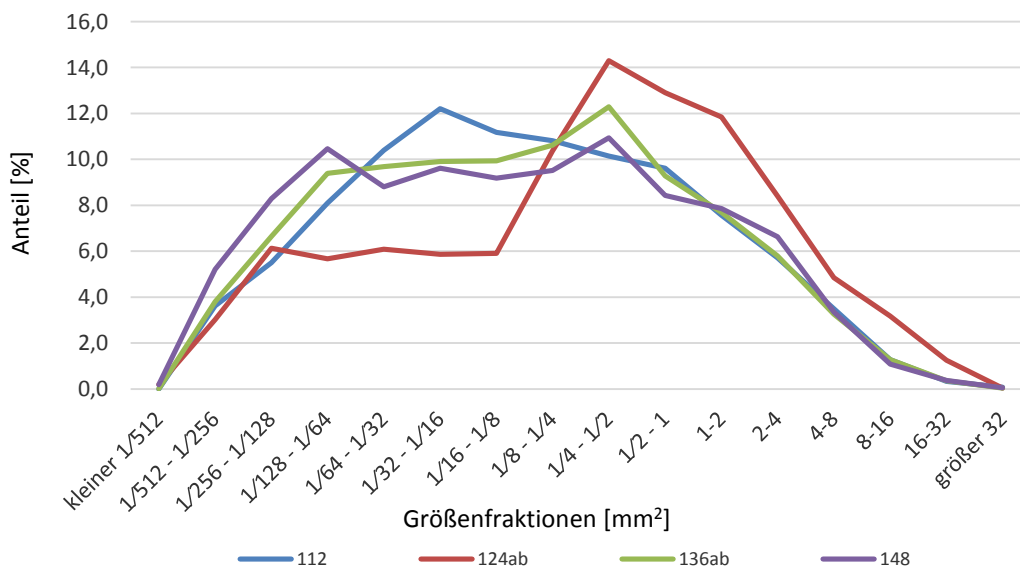
Tupaia belangeri, Primatenzentrum Göttingen 12505, senil (*23.04.2004), weiblich

Fütterungsversuch vom 19.09.-15.10.2012

	112	124ab	136ab	148	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,19	0,02	0,19	0,10
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	3,62	3,03	3,80	5,21	3,91
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	5,51	6,13	6,65	8,29	6,64
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	8,09	5,68	9,39	10,46	8,41
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	10,39	6,09	9,69	8,81	8,75
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	12,20	5,86	9,91	9,61	9,40
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	11,18	5,90	9,93	9,19	9,05
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	10,81	10,37	10,62	9,52	10,33
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	10,15	14,30	12,29	10,94	11,92
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	9,61	12,90	9,28	8,43	10,06
1-2 mm ² [%]	7,56	11,84	7,69	7,86	8,74
2-4 mm ² [%]	5,71	8,40	5,79	6,63	6,63
4-8 mm ² [%]	3,49	4,84	3,26	3,36	3,74
8-16 mm ² [%]	1,27	3,18	1,28	1,09	1,71
16-32 mm ² [%]	0,33	1,25	0,36	0,38	0,58
größer 32 mm ² [%]	0,08	0,04	0,03	0,05	0,05

Kennzahlen

# vermessene Partikel	2434	2643	6316	2112	
Anteil vermessener P. [%]	99,10	98,07	99,36	95,65	
Minimalwert [mm ²]	0,0028	0,0006	0,0010	0,0005	0,0012
Maximalwert [mm ²]	45,7695	35,3126	42,6763	40,3758	41,0336
Summe [mm ²]	2080,0	3910,0	5201,1	1752,2	
Mittelwert [mm ²]	0,8546	1,4794	0,8235	0,8297	0,9968
Standardabweichung	2,3757	3,2734	2,1501	2,1520	
Varianz	5,6439	10,7153	4,6230	4,6313	



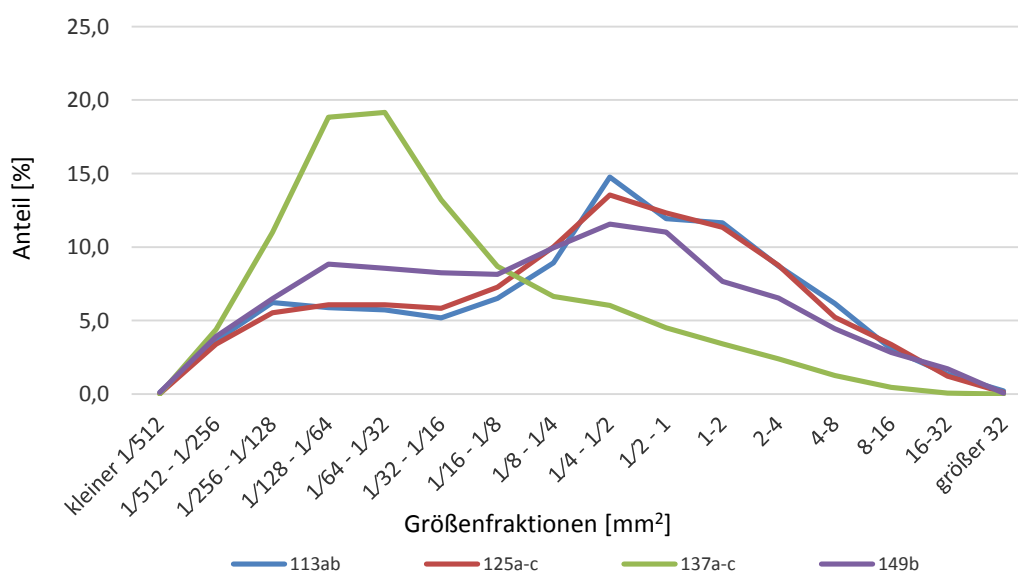
Tupaia belangeri, Primatenzentrum Göttingen 12564, senil (*05.04.2004), weiblich

Fütterungsversuch vom 19.09.-15.10.2012

	113ab	125a-c	137a-c	149b	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,10	0,02	0,00	0,11	0,06
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	3,64	3,39	4,38	3,91	3,83
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	6,21	5,52	11,00	6,47	7,30
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	5,87	6,06	18,83	8,83	9,90
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	5,73	6,06	19,16	8,56	9,88
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	5,19	5,84	13,22	8,24	8,12
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	6,52	7,27	8,67	8,13	7,65
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	8,93	10,01	6,64	9,95	8,88
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	14,76	13,54	6,02	11,56	11,47
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	11,92	12,32	4,50	11,02	9,94
1-2 mm ² [%]	11,64	11,34	3,42	7,65	8,51
2-4 mm ² [%]	8,71	8,74	2,38	6,53	6,59
4-8 mm ² [%]	6,15	5,21	1,25	4,44	4,27
8-16 mm ² [%]	3,06	3,36	0,46	2,84	2,43
16-32 mm ² [%]	1,35	1,20	0,06	1,71	1,08
größer 32 mm ² [%]	0,22	0,10	0,00	0,05	0,09

Kennzahlen

# vermessene Partikel	4973	4815	25937	1869	
Anteil vermessener P. [%]	99,08	97,43	99,64	99,52	
Minimalwert [mm ²]	0,0005	0,0010	0,0015	0,0006	0,0009
Maximalwert [mm ²]	88,9350	40,6412	28,2071	33,2303	47,7534
Summe [mm ²]	8279,2	7496,6	8579,7	2603,2	
Mittelwert [mm ²]	1,6648	1,5569	0,3308	1,3928	1,2363
Standardabweichung	3,9731	3,5078	1,1592	3,5200	
Varianz	15,7855	12,3048	1,3438	12,3903	



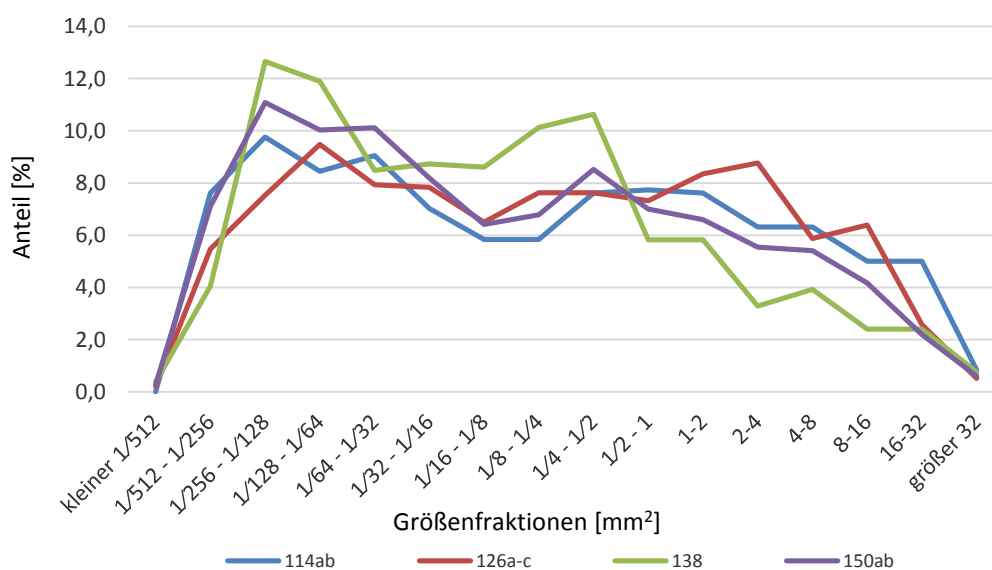
Tupaia belangeri, Primatenzentrum Göttingen 12570, senil (*29.04.2004), weiblich

Fütterungsversuch vom 19.09.-15.10.2012

	114ab	126ab	138	150ab	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,21	0,38	0,27	0,22
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	7,62	5,46	4,05	7,10	6,06
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	9,76	7,53	12,66	11,08	10,26
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	8,45	9,48	11,90	10,03	9,97
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	9,05	7,94	8,48	10,12	8,90
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	7,02	7,84	8,73	8,20	7,95
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	5,83	6,49	8,61	6,41	6,84
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	5,83	7,63	10,13	6,78	7,59
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	7,62	7,63	10,63	8,52	8,60
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	7,74	7,32	5,82	7,01	6,97
1-2 mm ² [%]	7,62	8,35	5,82	6,59	7,10
2-4 mm ² [%]	6,31	8,76	3,29	5,54	5,98
4-8 mm ² [%]	6,31	5,88	3,92	5,40	5,38
8-16 mm ² [%]	5,00	6,39	2,41	4,17	4,49
16-32 mm ² [%]	5,00	2,58	2,41	2,20	3,05
größer 32 mm ² [%]	0,83	0,52	0,76	0,60	0,68

Kennzahlen

# vermessene Partikel	840	970	790	2184	
Anteil vermessener P. [%]	97,33	96,81	91,86	96,38	
Minimalwert [mm ²]	0,0028	0,0011	0,0008	0,0007	0,0013
Maximalwert [mm ²]	59,4990	62,4952	73,3881	84,4544	69,9592
Summe [mm ²]	2402,1	2289,2	1355,9	4120,7	
Mittelwert [mm ²]	2,8596	2,3601	1,7163	1,8867	2,2057
Standardabweichung	6,6838	5,4185	5,7781	5,4698	
Varianz	44,6735	29,3605	33,3867	29,9184	



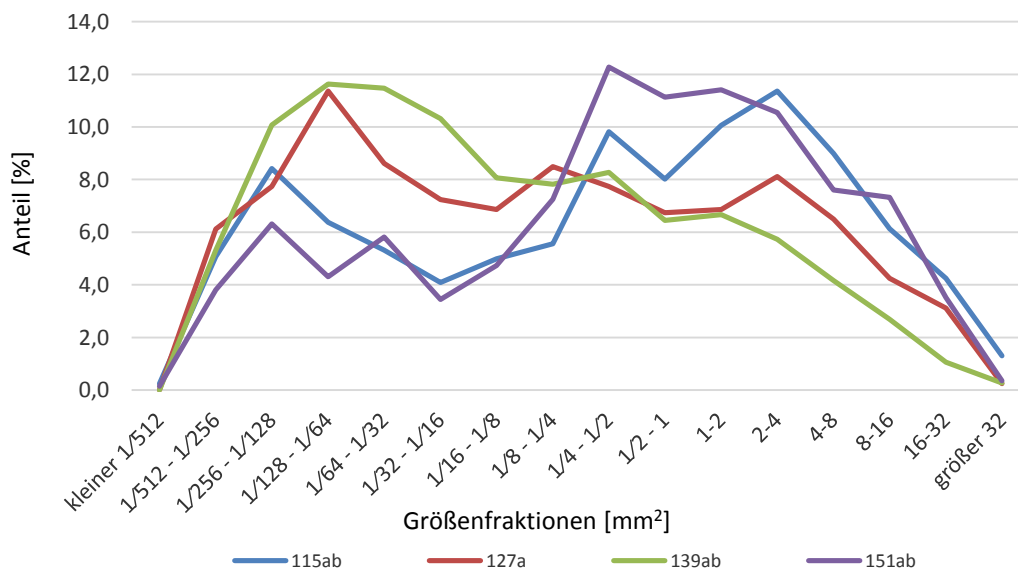
Tupaia belangeri, Primatenzentrum Göttingen 12711, senil (*29.06.2004), weiblich

Fütterungsversuch vom 19.09.-15.10.2012

	115ab	127a	139ab	151ab	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,25	0,00	0,00	0,14	0,10
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	5,07	6,12	5,31	3,80	5,08
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	8,42	7,74	10,07	6,32	8,14
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	6,38	11,36	11,63	4,31	8,42
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	5,31	8,61	11,47	5,81	7,80
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	4,09	7,24	10,32	3,45	6,27
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	4,99	6,87	8,07	4,74	6,17
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	5,56	8,49	7,83	7,25	7,28
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	9,81	7,74	8,27	12,28	9,52
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	8,01	6,74	6,45	11,13	8,08
1-2 mm ² [%]	10,06	6,87	6,67	11,41	8,75
2-4 mm ² [%]	11,37	8,11	5,74	10,55	8,94
4-8 mm ² [%]	8,99	6,49	4,16	7,61	6,81
8-16 mm ² [%]	6,13	4,24	2,69	7,32	5,10
16-32 mm ² [%]	4,25	3,12	1,07	3,52	2,99
größer 32 mm ² [%]	1,31	0,25	0,27	0,36	0,55

Kennzahlen

# vermessene Partikel	1223	801	4498	1393	
Anteil vermessener P. [%]	97,68	88,72	98,30	97,34	
Minimalwert [mm ²]	0,0006	0,0028	0,0024	0,0008	0,0016
Maximalwert [mm ²]	80,5440	37,4359	46,3876	55,3149	54,9206
Summe [mm ²]	4006,3	1666,6	5579,7	3912,1	
Mittelwert [mm ²]	3,2758	2,0806	1,2405	2,8084	2,3513
Standardabweichung	7,0422	4,9647	3,6749	5,4531	
Varianz	49,5924	24,6478	13,5047	29,7366	



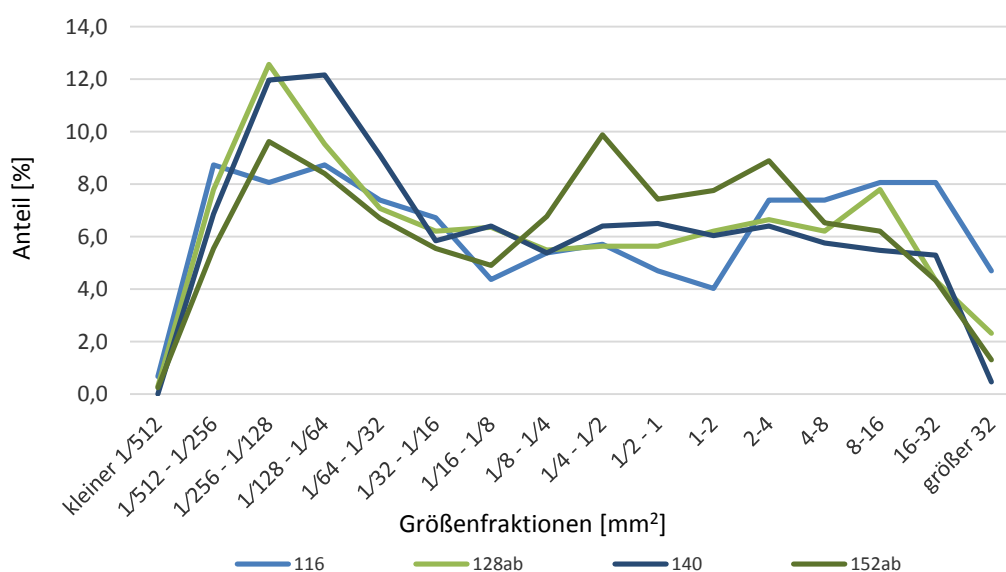
Tupaia belangeri, Primatenzentrum Göttingen 12838, senil (*28.04.2004), männlich

Fütterungsversuch vom 19.09.-15.10.2012

	116	128ab	140	152ab	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,67	0,29	0,00	0,24	0,30
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	8,72	7,79	6,86	5,55	7,23
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	8,05	12,55	11,97	9,62	10,55
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	8,72	9,52	12,15	8,40	9,70
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	7,38	7,07	9,09	6,69	7,56
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	6,71	6,20	5,84	5,55	6,08
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	4,36	6,35	6,40	4,89	5,50
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	5,37	5,48	5,38	6,77	5,75
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	5,70	5,63	6,40	9,87	6,90
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	4,70	5,63	6,49	7,42	6,06
1-2 mm ² [%]	4,03	6,20	6,03	7,75	6,00
2-4 mm ² [%]	7,38	6,64	6,40	8,89	7,33
4-8 mm ² [%]	7,38	6,20	5,75	6,53	6,47
8-16 mm ² [%]	8,05	7,79	5,47	6,20	6,88
16-32 mm ² [%]	8,05	4,33	5,29	4,32	5,50
größer 32 mm ² [%]	4,70	2,31	0,46	1,31	2,19

Kennzahlen

# vermessene Partikel	298	693	1078	1226	
Anteil vermessener P. [%]	79,47	96,12	94,48	95,19	
Minimalwert [mm ²]	0,0008	0,0009	0,0028	0,0006	0,0013
Maximalwert [mm ²]	67,8127	78,9339	48,9361	86,3363	70,5047
Summe [mm ²]	1630,3	2577,1	2966,2	3897,1	
Mittelwert [mm ²]	5,4708	3,7188	2,7516	3,1787	3,7800
Standardabweichung	10,7662	8,7800	6,3145	7,6701	
Varianz	115,9109	77,0887	39,8729	58,8301	



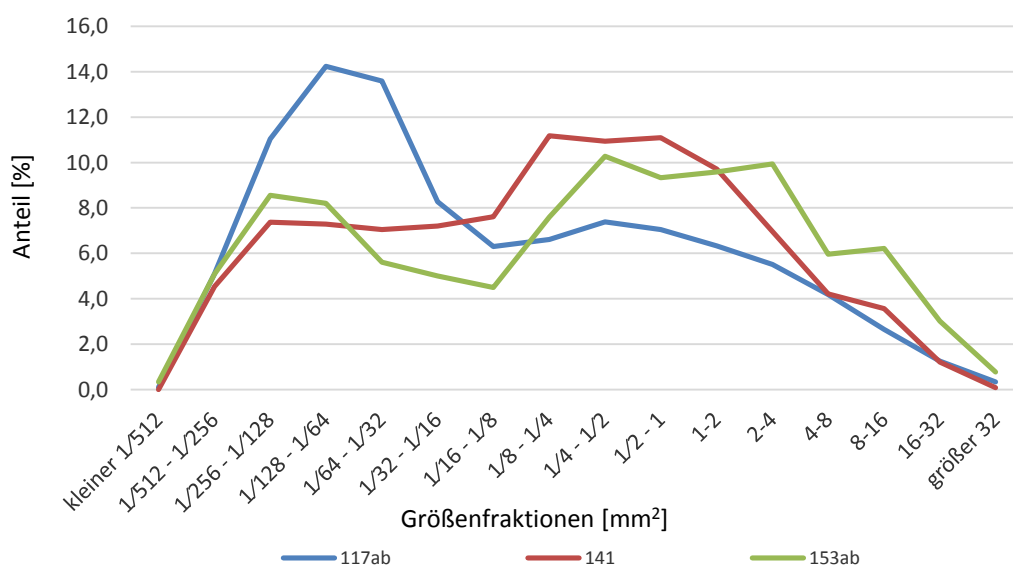
Tupaia belangeri, Primatenzentrum Göttingen 12856, senil (*15.09.2004), weiblich

Fütterungsversuch vom 19.09.-15.10.2012

	117ab	141	153ab	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,10	0,00	0,35	0,15
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	5,11	4,53	5,09	4,91
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	11,04	7,37	8,55	8,98
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	14,24	7,29	8,20	9,91
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	13,59	7,04	5,61	8,75
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	8,28	7,21	5,01	6,83
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	6,30	7,61	4,49	6,13
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	6,61	11,17	7,60	8,46
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	7,39	10,93	10,28	9,53
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	7,05	11,09	9,33	9,16
1-2 mm ² [%]	6,34	9,72	9,59	8,55
2-4 mm ² [%]	5,52	6,96	9,93	7,47
4-8 mm ² [%]	4,19	4,21	5,96	4,79
8-16 mm ² [%]	2,66	3,56	6,22	4,15
16-32 mm ² [%]	1,26	1,21	3,02	1,83
größer 32 mm ² [%]	0,34	0,08	0,78	0,40

Kennzahlen

	2936	1235	1158	
# vermessene Partikel	2936	1235	1158	
Anteil vermessener P. [%]	98,13	99,04	97,07	
Minimalwert [mm ²]	0,0016	0,0026	0,0005	0,0016
Maximalwert [mm ²]	53,6947	32,5370	47,2411	44,4909
Summe [mm ²]	3824,3	1741,4	2976,7	
Mittelwert [mm ²]	1,3025	1,4101	2,5706	1,7611
Standardabweichung	4,0296	3,4106	5,7184	
Varianz	16,2376	11,6320	32,7001	



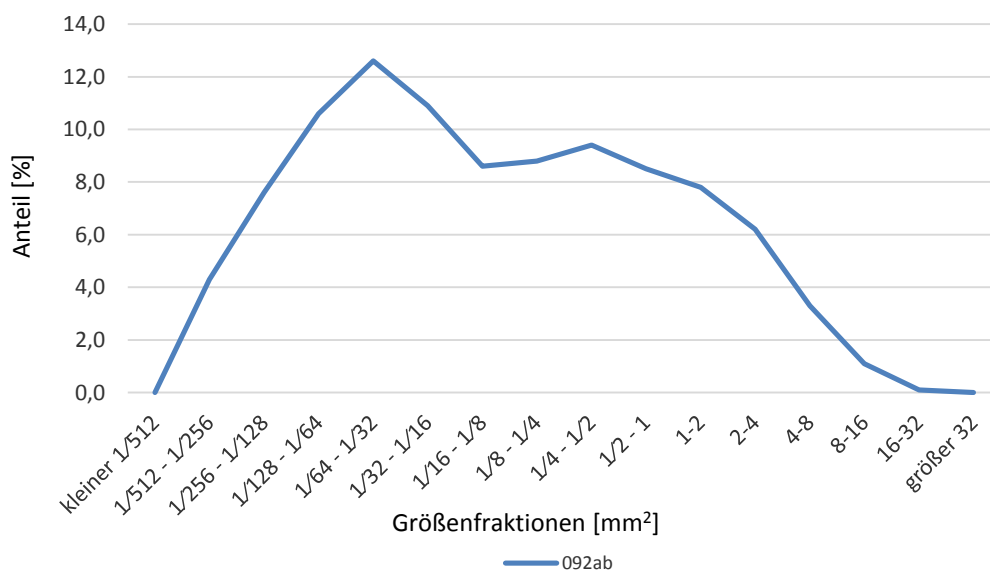
Setifer setosus, 13787, Lab. of Artificial & Natural Evolution, Genf, juvenil (*01.05.2012)

Fütterungsversuch vom 08.10.-12.10.2012

	092ab
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	4,30
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	7,60
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	10,60
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	12,60
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	10,90
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	8,60
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	8,80
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	9,40
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	8,50
1-2 mm ² [%]	7,80
2-4 mm ² [%]	6,20
4-8 mm ² [%]	3,30
8-16 mm ² [%]	1,10
16-32 mm ² [%]	0,10
größer 32 mm ² [%]	0,00

Kennzahlen

# vermessene Partikel	10304
Anteil vermessener P. [%]	98,58
Minimalwert [mm ²]	0,0010
Maximalwert [mm ²]	31,2451
Summe [mm ²]	7517,8
Mittelwert [mm ²]	0,7296
Standardabweichung	1,6701
Varianz	2,7890



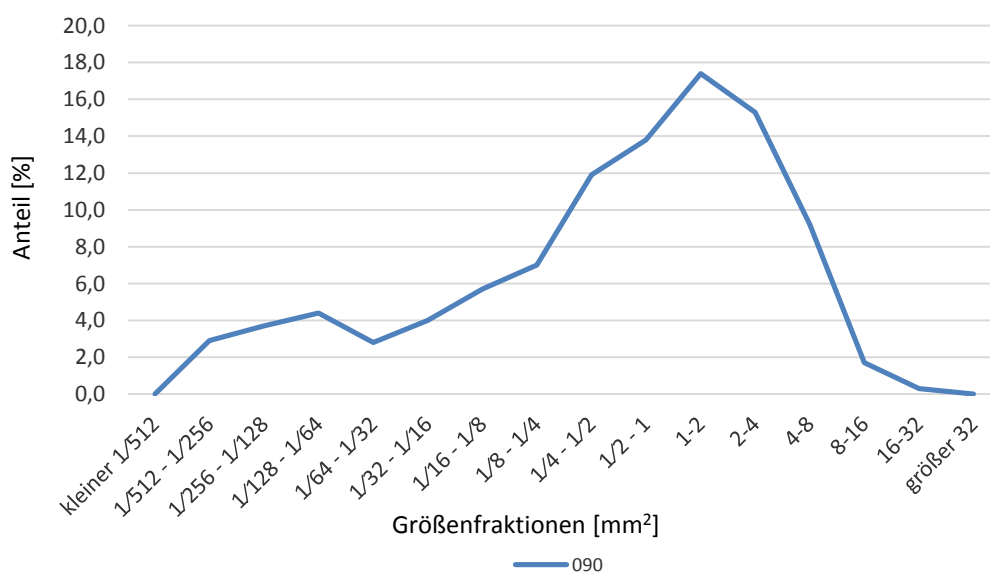
Setifer setosus, 15534, Lab. of Artificial & Natural Evolution, Genf, juvenil (*30.05.2012)

Fütterungsversuch vom 08.10.-12.10.2012

	090
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	2,90
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	3,70
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	4,40
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	2,80
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	4,00
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	5,70
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	7,00
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	11,90
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	13,80
1-2 mm ² [%]	17,40
2-4 mm ² [%]	15,30
4-8 mm ² [%]	9,20
8-16 mm ² [%]	1,70
16-32 mm ² [%]	0,30
größer 32 mm ² [%]	0,00

Kennzahlen

# vermessene Partikel	725
Anteil vermessener P. [%]	94,90
Minimalwert [mm ²]	0,0028
Maximalwert [mm ²]	16,8263
Summe [mm ²]	1121,3
Mittelwert [mm ²]	1,5466
Standardabweichung	2,0824
Varianz	4,3360



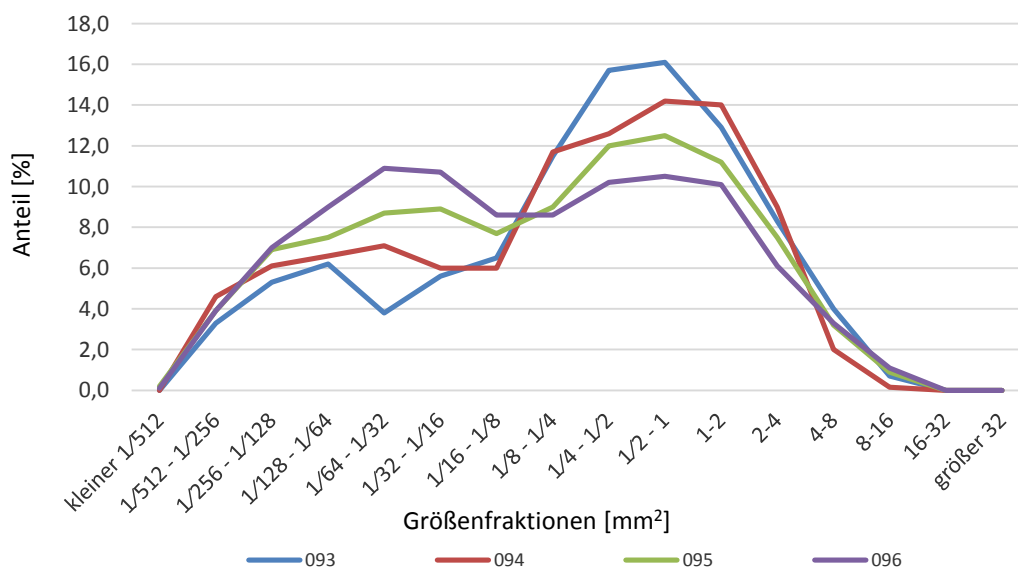
Setifer setosus, 14468, Lab. of Artificial & Natural Evolution, Genf, juvenil (*01.05.2012)

Fütterungsversuch vom 08.10.-12.10.2012

	093	094	095	096	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,00	0,20	0,10	0,08
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	3,30	4,60	3,90	3,90	3,93
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	5,30	6,10	6,90	7,00	6,33
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	6,20	6,60	7,50	9,00	7,33
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	3,80	7,10	8,70	10,90	7,63
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	5,60	6,00	8,90	10,70	7,80
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	6,50	6,00	7,70	8,60	7,20
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	11,50	11,70	9,00	8,60	10,20
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	15,70	12,60	12,00	10,20	12,63
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	16,10	14,20	12,50	10,50	13,33
1-2 mm ² [%]	12,90	14,00	11,20	10,10	12,05
2-4 mm ² [%]	8,30	9,00	7,50	6,10	7,73
4-8 mm ² [%]	4,00	2,00	3,20	3,30	3,13
8-16 mm ² [%]	0,70	0,16	0,90	1,10	0,71
16-32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

# vermessene Partikel	2108	635	2620	3997	
Anteil vermessener P. [%]	95,99	99,22	98,46	98,45	
Minimalwert [mm ²]	0,0006	0,0028	0,0009	0,0009	0,0013
Maximalwert [mm ²]	12,7148	8,0767	17,1467	16,4355	13,5934
Summe [mm ²]	1879,3	472,8	2087,7	2995,0	
Mittelwert [mm ²]	0,8915	0,7445	0,7968	0,7493	0,7955
Standardabweichung	1,4158	1,0990	1,5028	1,5411	
Varianz	2,0050	1,2080	2,2580	2,3750	

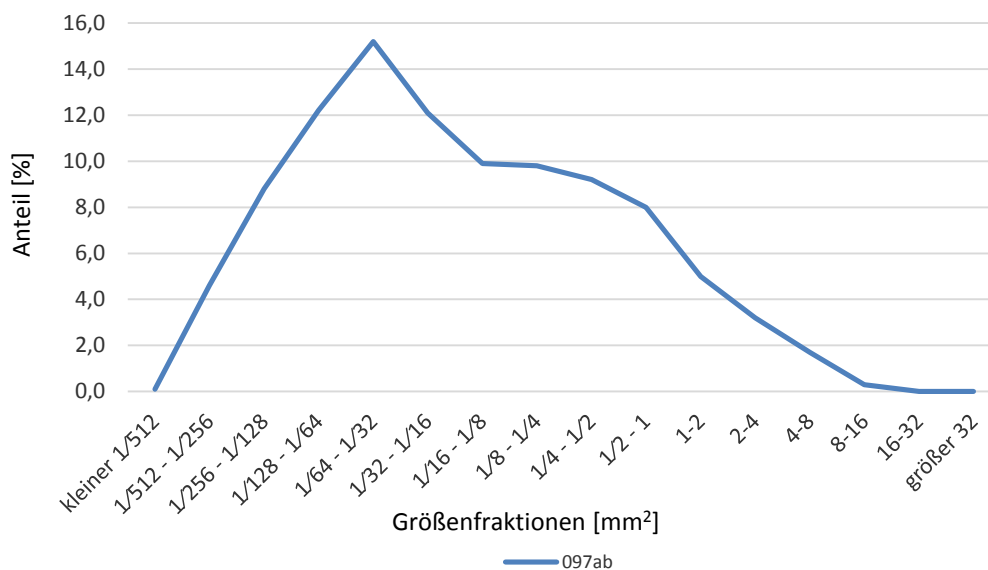


Setifer setosus, 14793, Lab. of Artificial & Natural Evolution, Genf, juvenil (*29.05.2012)

Fütterungsversuch vom 08.10.-12.10.2012

	097ab
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,10
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	4,60
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	8,80
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	12,20
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	15,20
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	12,10
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	9,90
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	9,80
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	9,20
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	8,00
1-2 mm ² [%]	5,00
2-4 mm ² [%]	3,20
4-8 mm ² [%]	1,70
8-16 mm ² [%]	0,30
16-32 mm ² [%]	0,00
größer 32 mm ² [%]	0,00

Kennzahlen	
# vermessene Partikel	13552
Anteil vermessener P. [%]	98,65
Minimalwert [mm ²]	0,0008
Maximalwert [mm ²]	29,5060
Summe [mm ²]	5602,6
Mittelwert [mm ²]	0,4134
Standardabweichung	1,1099
Varianz	1,2320



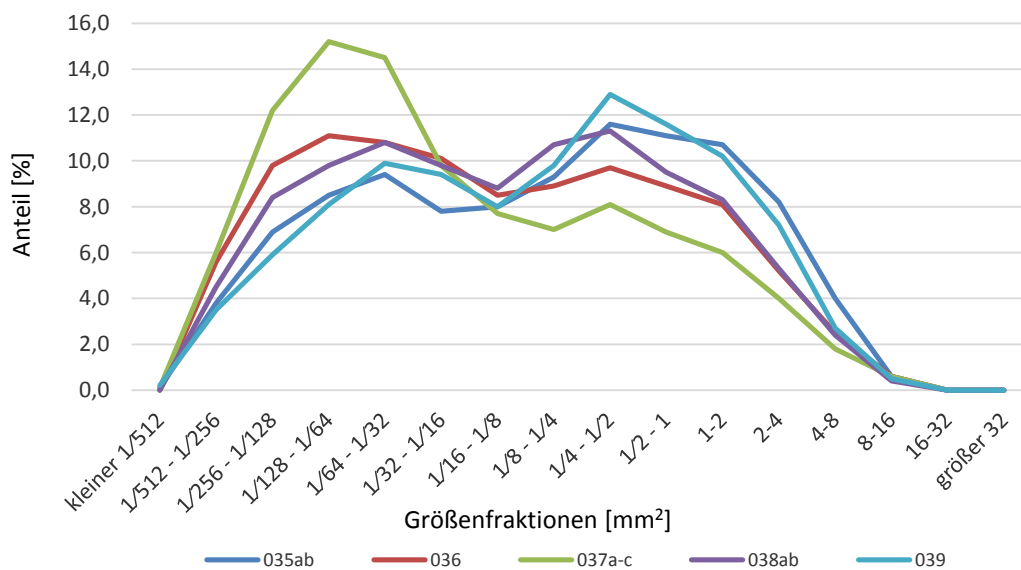
Setifer setosus, 16203, Lab. of Artificial & Natural Evolution, Genf, adult (*Juni 2010)

Fütterungsversuch vom 08.10.-12.10.2012

	035ab	036	037a-c	038ab	039	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,10	0,00	0,10	0,00	0,20	0,08
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	3,80	5,60	6,00	4,50	3,50	4,68
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	6,90	9,80	12,20	8,40	5,90	8,64
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	8,50	11,10	15,20	9,80	8,10	10,54
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	9,40	10,80	14,50	10,80	9,90	11,08
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	7,80	10,10	9,80	9,80	9,40	9,38
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	8,00	8,50	7,70	8,80	8,00	8,20
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	9,30	8,90	7,00	10,70	9,80	9,14
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	11,60	9,70	8,10	11,30	12,90	10,72
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	11,10	8,90	6,90	9,50	11,60	9,60
1-2 mm ² [%]	10,70	8,10	6,00	8,30	10,20	8,66
2-4 mm ² [%]	8,20	5,20	4,00	5,30	7,20	5,98
4-8 mm ² [%]	4,00	2,50	1,80	2,40	2,70	2,68
8-16 mm ² [%]	0,60	0,60	0,60	0,40	0,50	0,54
16-32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

# vermessene Partikel	4817	5547	16428	7820	3281	
Anteil vermessener P. [%]	97,12	98,14	98,73	97,47	93,26	
Minimalwert [mm ²]	0,0006	0,0005	0,0007	0,0025	0,0006	0,0010
Maximalwert [mm ²]	16,1404	25,7778	28,4861	23,0154	14,1502	21,5140
Summe [mm ²]	3871,9	3334,4	7742,6	4611,6	2327,1	
Mittelwert [mm ²]	0,8038	0,6011	0,4713	0,5897	0,7093	0,6350
Standardabweichung	1,4444	1,3972	1,2587	1,2839	1,3286	
Varianz	2,0860	1,9520	1,5840	1,6480	1,7650	



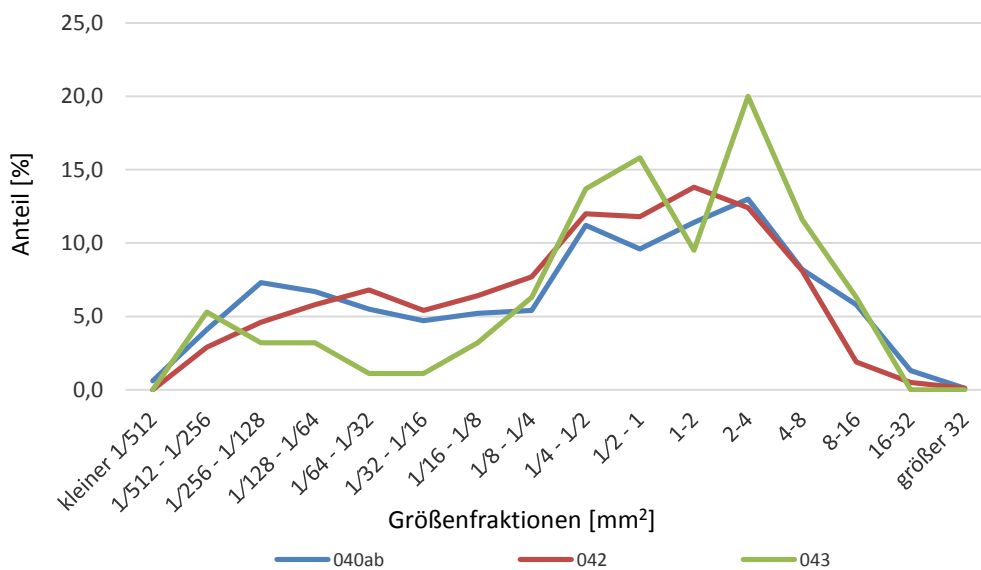
Setifer setosus, 16588, Lab. of Artificial & Natural Evolution, Genf, adult (*Juni 2010)

Fütterungsversuch vom 08.10.-12.10.2012

	040ab	042	043	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,60	0,00	0,00	0,20
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	4,10	2,90	5,30	4,10
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	7,30	4,60	3,20	5,03
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	6,70	5,80	3,20	5,23
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	5,50	6,80	1,10	4,47
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	4,70	5,40	1,10	3,73
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	5,20	6,40	3,20	4,93
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	5,40	7,70	6,30	6,47
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	11,20	12,00	13,70	12,30
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	9,60	11,80	15,80	12,40
1-2 mm ² [%]	11,40	13,80	9,50	11,57
2-4 mm ² [%]	13,00	12,40	20,00	15,13
4-8 mm ² [%]	8,20	8,10	11,60	9,30
8-16 mm ² [%]	5,80	1,90	6,30	4,67
16-32 mm ² [%]	1,30	0,50	0,00	0,60
größer 32 mm ² [%]	0,10	0,10	0,00	0,07

Kennzahlen

# vermessene Partikel	1579	1154	95	
Anteil vermessener P. [%]	95,87	97,22	88,79	
Minimalwert [mm ²]	0,0006	0,0028	0,0028	0,0021
Maximalwert [mm ²]	38,9481	32,7238	14,2992	28,6570
Summe [mm ²]	3261,5	1718,6	201,2	
Mittelwert [mm ²]	2,0656	1,4893	2,1184	1,8911
Standardabweichung	3,8048	2,6164	2,7950	
Varianz	14,4770	6,8450	7,8120	



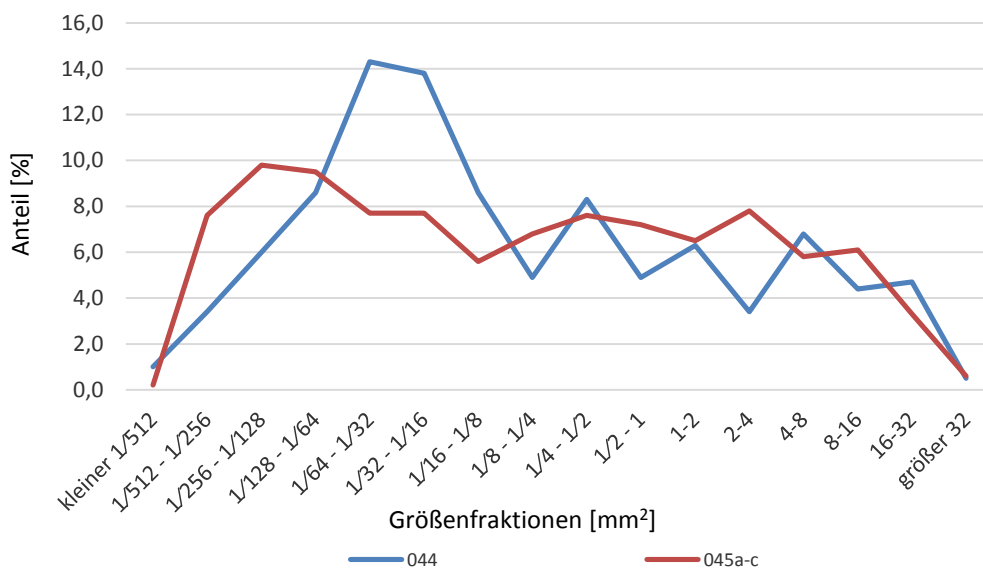
Setifer setosus, 17034, Lab. of Artificial & Natural Evolution, Genf, adult (*Juni 2010)

Fütterungsversuch vom 08.10.-12.10.2012

	044	045a-c	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	1,00	0,20	0,60
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	3,40	7,60	5,50
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	6,00	9,80	7,90
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	8,60	9,50	9,05
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	14,30	7,70	11,00
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	13,80	7,70	10,75
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	8,60	5,60	7,10
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	4,90	6,80	5,85
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	8,30	7,60	7,95
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	4,90	7,20	6,05
1-2 mm ² [%]	6,30	6,50	6,40
2-4 mm ² [%]	3,40	7,80	5,60
4-8 mm ² [%]	6,80	5,80	6,30
8-16 mm ² [%]	4,40	6,10	5,25
16-32 mm ² [%]	4,70	3,30	4,00
größer 32 mm ² [%]	0,50	0,60	0,55

Kennzahlen

# vermessene Partikel	384	1798	
Anteil vermessener P. [%]	82,23	96,94	
Minimalwert [mm ²]	0,0005	0,0006	0,0006
Maximalwert [mm ²]	70,5407	44,3560	57,4484
Summe [mm ²]	919,3	4327,6	
Mittelwert [mm ²]	2,3940	2,4069	2,4005
Standardabweichung	6,3964	5,4808	
Varianz	40,9140	30,0400	



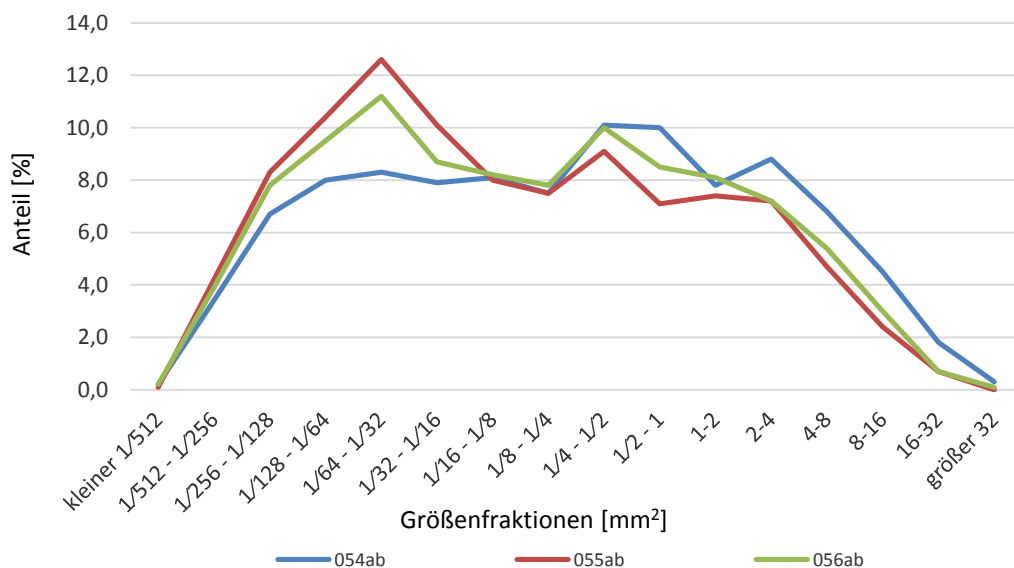
Setifer setosus, 15310, Lab. of Artificial & Natural Evolution, Genf, adult (*22.08.2011)

Fütterungsversuch vom 08.10.-12.10.2012

	054ab	055ab	056ab	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,20	0,10	0,20	0,17
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	3,40	4,20	3,90	3,83
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	6,70	8,30	7,80	7,60
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	8,00	10,40	9,50	9,30
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	8,30	12,60	11,20	10,70
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	7,90	10,10	8,70	8,90
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	8,10	8,00	8,20	8,10
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	7,50	7,50	7,80	7,60
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	10,10	9,10	10,00	9,73
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	10,00	7,10	8,50	8,53
1-2 mm ² [%]	7,80	7,40	8,10	7,77
2-4 mm ² [%]	8,80	7,20	7,20	7,73
4-8 mm ² [%]	6,80	4,70	5,40	5,63
8-16 mm ² [%]	4,50	2,40	3,00	3,30
16-32 mm ² [%]	1,80	0,70	0,70	1,07
größer 32 mm ² [%]	0,30	0,00	0,10	0,13

Kennzahlen

# vermessene Partikel	2532	3002	4904	
Anteil vermessener P. [%]	95,00	96,56	97,11	
Minimalwert [mm ²]	0,0013	0,0009	0,0006	0,0009
Maximalwert [mm ²]	44,2360	29,9045	41,2330	38,4578
Summe [mm ²]	4812,3	3283,5	6186,9	
Mittelwert [mm ²]	1,9006	1,0938	1,2616	1,4187
Standardabweichung	4,4133	2,6522	3,0152	
Varianz	19,4770	7,0340	9,0910	



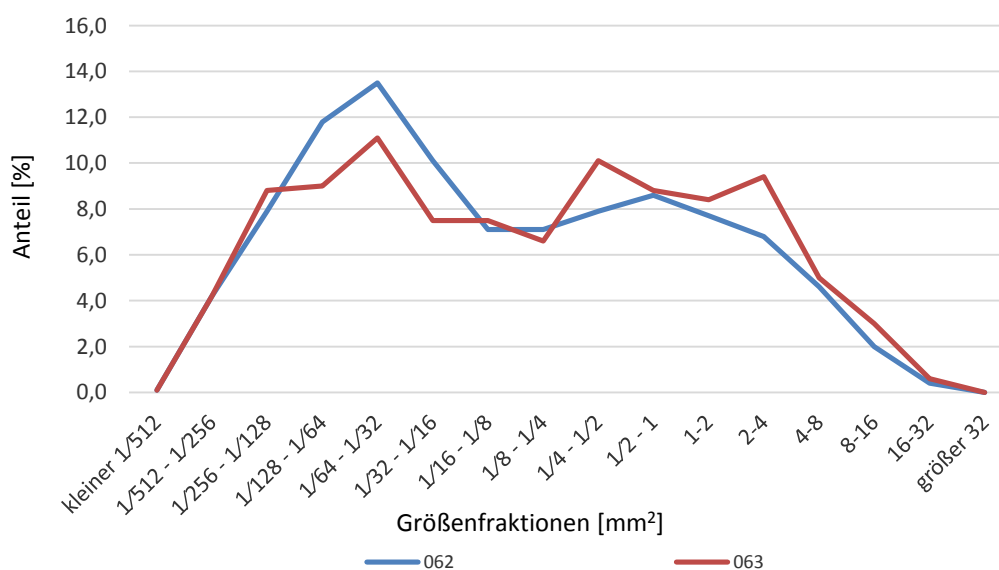
Setifer setosus, 16383, Lab. of Artificial & Natural Evolution, Genf, adult (*17.05.2011)

Fütterungsversuch vom 08.10.-12.10.2012

	062	063	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,10	0,10	0,10
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	4,20	4,20	4,20
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	7,90	8,80	8,35
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	11,80	9,00	10,40
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	13,50	11,10	12,30
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	10,10	7,50	8,80
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	7,10	7,50	7,30
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	7,10	6,60	6,85
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	7,90	10,10	9,00
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	8,60	8,80	8,70
1-2 mm ² [%]	7,70	8,40	8,05
2-4 mm ² [%]	6,80	9,40	8,10
4-8 mm ² [%]	4,60	5,00	4,80
8-16 mm ² [%]	2,00	3,00	2,50
16-32 mm ² [%]	0,40	0,60	0,50
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00

Kennzahlen

# vermessene Partikel	2712	2296	
Anteil vermessener P. [%]	98,30	96,92	
Minimalwert [mm ²]	0,0010	0,0008	0,0009
Maximalwert [mm ²]	24,6991	22,2673	23,4832
Summe [mm ²]	2650,4	2825,0	
Mittelwert [mm ²]	0,9773	1,2304	1,1039
Standardabweichung	2,2992	2,6103	
Varianz	5,2860	6,8130	



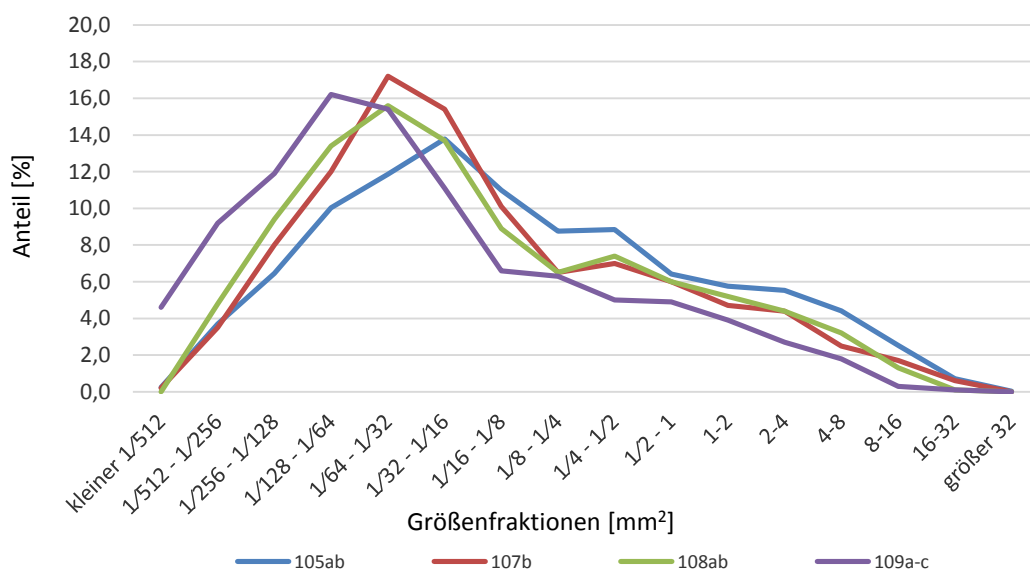
Setifer setosus, zwei Individuen, Wilhelma Stuttgart, senil (*1999 und 2003)

Fütterungsversuch vom 08.10.-12.10.2012

	105ab	107b	108ab	109a-c	Mittelw.
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,24	0,20	0,00	4,60	1,26
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	3,69	3,50	4,80	9,20	5,30
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	6,45	8,00	9,40	11,90	8,94
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	10,03	12,00	13,40	16,20	12,91
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	11,86	17,20	15,60	15,40	15,02
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	13,77	15,40	13,70	11,10	13,49
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	10,99	10,10	8,90	6,60	9,15
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	8,76	6,50	6,50	6,30	7,01
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	8,84	7,00	7,40	5,00	7,06
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	6,42	6,00	6,00	4,90	5,83
1-2 mm ² [%]	5,76	4,70	5,20	3,90	4,89
2-4 mm ² [%]	5,52	4,40	4,40	2,70	4,26
4-8 mm ² [%]	4,41	2,50	3,20	1,80	2,98
8-16 mm ² [%]	2,52	1,70	1,30	0,30	1,46
16-32 mm ² [%]	0,72	0,60	0,10	0,10	0,38
größer 32 mm ² [%]	0,03	0,00	0,00	0,00	0,01

Kennzahlen

# vermessene Partikel	3768	2071	5366	6482	
Anteil vermessener P. [%]	96,74	98,01	99,17	98,33	
Minimalwert [mm ²]	0,0005	0,0005	0,0005	0,0028	0,0011
Maximalwert [mm ²]	36,7769	32,2111	22,3644	44,9145	34,0667
Summe [mm ²]	3937,0	1617,2	3404,3	4559,6	
Mittelwert [mm ²]	1,0449	0,7809	0,6344	0,7034	0,7909
Standardabweichung	2,7859	2,6400	1,7328	2,3043	
Varianz	7,7610	6,9690	3,0020	5,3100	



10.8. Gemittelte Chitinpartikelverteilung je Individuum

	544	558	559	560	561
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00
$\frac{1}{512} - \frac{1}{256}$ mm ² [%]	2,82	2,45	2,85	2,28	1,70
$\frac{1}{256} - \frac{1}{128}$ mm ² [%]	5,20	4,75	5,57	4,60	3,00
$\frac{1}{128} - \frac{1}{64}$ mm ² [%]	6,30	6,62	6,60	4,79	4,66
$\frac{1}{64} - \frac{1}{32}$ mm ² [%]	7,37	8,80	8,66	7,18	6,44
$\frac{1}{32} - \frac{1}{16}$ mm ² [%]	9,94	11,76	11,99	10,04	9,47
$\frac{1}{16} - \frac{1}{8}$ mm ² [%]	12,70	14,63	12,70	12,13	12,99
$\frac{1}{8} - \frac{1}{4}$ mm ² [%]	15,00	17,30	13,07	15,90	16,71
$\frac{1}{4} - \frac{1}{2}$ mm ² [%]	17,31	16,93	14,64	17,77	19,77
$\frac{1}{2} - 1$ mm ² [%]	13,75	10,96	12,16	13,96	14,92
1-2 mm ² [%]	6,96	4,40	7,76	8,36	7,69
2-4 mm ² [%]	2,21	1,27	3,32	2,59	2,24
4-8 mm ² [%]	0,40	0,12	0,66	0,40	0,37
8-16 mm ² [%]	0,03	0,01	0,02	0,01	0,05
16-32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Monodelphis domestica:
juvenile Individuen;
alle Proben gemittelt

	429	456	464	509	517	532
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,05	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00
$\frac{1}{512} - \frac{1}{256}$ mm ² [%]	3,05	2,37	3,25	2,91	2,03	3,47
$\frac{1}{256} - \frac{1}{128}$ mm ² [%]	4,79	4,76	6,15	5,47	3,93	5,80
$\frac{1}{128} - \frac{1}{64}$ mm ² [%]	5,81	5,78	6,96	5,96	4,70	6,34
$\frac{1}{64} - \frac{1}{32}$ mm ² [%]	7,90	7,87	8,47	7,84	6,29	8,22
$\frac{1}{32} - \frac{1}{16}$ mm ² [%]	10,74	10,49	10,86	9,79	9,69	10,33
$\frac{1}{16} - \frac{1}{8}$ mm ² [%]	13,20	13,41	12,33	12,75	14,62	11,52
$\frac{1}{8} - \frac{1}{4}$ mm ² [%]	13,68	18,16	13,32	15,23	19,31	14,03
$\frac{1}{4} - \frac{1}{2}$ mm ² [%]	16,87	18,17	15,85	17,15	20,24	15,79
$\frac{1}{2} - 1$ mm ² [%]	13,61	12,43	12,50	13,90	12,65	13,12
1-2 mm ² [%]	7,46	5,37	6,94	6,96	5,08	7,50
2-4 mm ² [%]	2,58	1,13	2,72	1,83	1,35	3,00
4-8 mm ² [%]	0,24	0,02	0,58	0,20	0,10	0,80
8-16 mm ² [%]	0,02	0,00	0,05	0,02	0,00	0,09
16-32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Monodelphis domestica:
adulte Individuen;
alle Proben gemittelt

	327	328	353	363	365	374
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,02	0,03	0,03
$\frac{1}{512} - \frac{1}{256}$ mm ² [%]	0,00	0,01	2,37	2,65	3,10	2,80
$\frac{1}{256} - \frac{1}{128}$ mm ² [%]	4,10	2,84	4,41	4,68	5,87	6,77
$\frac{1}{128} - \frac{1}{64}$ mm ² [%]	5,34	3,98	4,90	6,23	6,74	6,55
$\frac{1}{64} - \frac{1}{32}$ mm ² [%]	6,62	4,77	6,62	9,46	8,66	7,47
$\frac{1}{32} - \frac{1}{16}$ mm ² [%]	10,01	8,13	10,24	11,18	10,30	10,10
$\frac{1}{16} - \frac{1}{8}$ mm ² [%]	12,94	14,10	13,31	12,77	13,40	11,87
$\frac{1}{8} - \frac{1}{4}$ mm ² [%]	15,22	17,71	16,18	13,42	14,90	15,86
$\frac{1}{4} - \frac{1}{2}$ mm ² [%]	16,56	21,85	18,81	14,86	16,18	15,02
$\frac{1}{2} - 1$ mm ² [%]	15,34	16,20	13,66	13,63	12,75	11,68
1-2 mm ² [%]	9,77	7,99	6,79	7,63	5,99	7,46
2-4 mm ² [%]	3,45	2,23	2,35	3,05	1,91	3,46
4-8 mm ² [%]	0,62	0,18	0,36	0,39	0,16	0,90
8-16 mm ² [%]	0,02	0,00	0,00	0,04	0,00	0,04
16-32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Monodelphis domestica:
senile Individuen;
alle Proben gemittelt

Anhang - Gemittelte Chitinpartikelverteilung je Individuum

	16073	16074	16090
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	6,00	1,35	0,08
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	5,53	3,77	4,67
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	5,74	7,90	7,98
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	5,25	11,18	8,45
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	4,73	11,48	7,73
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	5,12	9,81	7,40
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	6,37	9,06	8,51
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	9,13	9,92	11,05
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	13,02	11,08	13,25
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	13,40	9,40	11,91
1-2 mm ² [%]	11,77	7,37	9,11
2-4 mm ² [%]	8,17	4,35	5,57
4-8 mm ² [%]	4,33	2,20	2,96
8-16 mm ² [%]	1,32	0,98	1,17
16-32 mm ² [%]	0,12	0,13	0,13
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,01

Tupaia belangier:
juvenile Individuen;
alle Proben gemittelt

	14535	14544	14545	14654	14667	14676
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,01	0,07	0,03	0,05	0,01	0,02
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	4,00	2,72	2,64	3,14	2,66	3,71
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	9,13	4,91	5,63	5,38	5,69	7,24
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	13,18	5,22	8,00	5,57	6,93	10,03
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	14,71	5,58	8,94	6,89	8,66	10,98
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	10,70	5,91	9,46	7,54	9,32	9,68
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	8,18	8,14	8,93	9,84	10,62	9,28
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	7,85	11,33	10,99	13,03	13,10	10,91
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	9,66	14,53	13,31	15,38	14,17	12,00
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	7,37	13,53	10,03	12,07	11,98	10,28
1-2 mm ² [%]	6,38	10,95	9,45	9,22	8,23	7,57
2-4 mm ² [%]	4,36	8,25	5,81	6,26	5,37	4,69
4-8 mm ² [%]	2,71	5,21	4,25	3,94	2,54	2,49
8-16 mm ² [%]	1,47	2,77	1,97	1,58	0,69	0,99
16-32 mm ² [%]	0,30	0,79	0,52	0,10	0,03	0,11
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,08	0,03	0,00	0,00	0,00

Tupaia belangier:
adulte Individuen;
alle Proben gemittelt

	12505	12564	12570	12711	12838	12856
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,10	0,06	0,22	0,10	0,30	0,15
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	3,91	3,83	6,06	5,08	7,23	4,91
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	6,64	7,30	10,26	8,14	10,55	8,98
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	8,41	9,90	9,97	8,42	9,70	9,91
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	8,75	9,88	8,90	7,80	7,56	8,75
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	9,40	8,12	7,95	6,27	6,08	6,83
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	9,05	7,65	6,84	6,17	5,50	6,13
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	10,33	8,88	7,59	7,28	5,75	8,46
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	11,92	11,47	8,60	9,52	6,90	9,53
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	10,06	9,94	6,97	8,08	6,06	9,16
1-2 mm ² [%]	8,74	8,51	7,10	8,75	6,00	8,55
2-4 mm ² [%]	6,63	6,59	5,98	8,94	7,33	7,47
4-8 mm ² [%]	3,74	4,27	5,38	6,81	6,47	4,79
8-16 mm ² [%]	1,71	2,43	4,49	5,10	6,88	4,15
16-32 mm ² [%]	0,58	1,08	3,05	2,99	5,50	1,83
größer 32 mm ² [%]	0,05	0,13	0,68	0,55	2,19	0,40

Tupaia belangier:
senile Individuen;
alle Proben gemittelt

Anhang - Gemittelte Chitinpartikelverteilung je Individuum

	16073	16074	16090
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	6,00	1,14	0,08
$\frac{1}{512} - \frac{1}{256}$ mm ² [%]	5,53	3,53	4,67
$\frac{1}{256} - \frac{1}{128}$ mm ² [%]	5,74	7,37	7,98
$\frac{1}{128} - \frac{1}{64}$ mm ² [%]	5,25	9,09	8,45
$\frac{1}{64} - \frac{1}{32}$ mm ² [%]	4,73	9,00	7,73
$\frac{1}{32} - \frac{1}{16}$ mm ² [%]	5,12	8,50	7,40
$\frac{1}{16} - \frac{1}{8}$ mm ² [%]	6,37	9,14	8,51
$\frac{1}{8} - \frac{1}{4}$ mm ² [%]	9,13	11,00	11,05
$\frac{1}{4} - \frac{1}{2}$ mm ² [%]	13,02	12,75	13,25
$\frac{1}{2} - 1$ mm ² [%]	13,40	10,87	11,91
1-2 mm ² [%]	11,77	8,62	9,11
2-4 mm ² [%]	8,17	5,07	5,57
4-8 mm ² [%]	4,33	2,60	2,96
8-16 mm ² [%]	1,32	1,16	1,17
16-32 mm ² [%]	0,12	0,16	0,13
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00	0,01

Tupaia belangier:
juvenile Individuen;
gemittelte Proben mit
Modus 1-Verteilung

	14535	14544	14545	14654	14667	14676
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,07	0,03	0,05	0,01	0,02
$\frac{1}{512} - \frac{1}{256}$ mm ² [%]	3,78	2,72	2,64	3,14	2,66	3,54
$\frac{1}{256} - \frac{1}{128}$ mm ² [%]	7,04	4,91	5,63	5,38	5,69	6,03
$\frac{1}{128} - \frac{1}{64}$ mm ² [%]	6,71	5,22	8,00	5,57	6,93	6,87
$\frac{1}{64} - \frac{1}{32}$ mm ² [%]	6,40	5,58	8,94	6,89	8,66	7,25
$\frac{1}{32} - \frac{1}{16}$ mm ² [%]	5,62	5,91	9,46	7,54	9,32	7,59
$\frac{1}{16} - \frac{1}{8}$ mm ² [%]	7,43	8,14	8,93	9,84	10,62	8,89
$\frac{1}{8} - \frac{1}{4}$ mm ² [%]	9,99	11,33	10,99	13,03	13,10	12,31
$\frac{1}{4} - \frac{1}{2}$ mm ² [%]	15,04	14,53	13,31	15,38	14,17	14,49
$\frac{1}{2} - 1$ mm ² [%]	11,94	13,53	10,03	12,07	11,98	12,84
1-2 mm ² [%]	10,62	10,95	9,45	9,22	8,23	9,58
2-4 mm ² [%]	7,41	8,25	5,81	6,26	5,37	5,87
4-8 mm ² [%]	4,76	5,21	4,25	3,94	2,54	3,17
8-16 mm ² [%]	2,69	2,77	1,97	1,58	0,69	1,38
16-32 mm ² [%]	0,57	0,79	0,52	0,10	0,03	0,17
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,08	0,03	0,00	0,00	0,01

Tupaia belangier:
adulte Individuen;
gemittelte Proben mit
Modus 1-Verteilung

	12505	12564
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,19	0,08
$\frac{1}{512} - \frac{1}{256}$ mm ² [%]	3,03	3,64
$\frac{1}{256} - \frac{1}{128}$ mm ² [%]	6,13	6,07
$\frac{1}{128} - \frac{1}{64}$ mm ² [%]	5,68	6,92
$\frac{1}{64} - \frac{1}{32}$ mm ² [%]	6,09	6,79
$\frac{1}{32} - \frac{1}{16}$ mm ² [%]	5,86	6,42
$\frac{1}{16} - \frac{1}{8}$ mm ² [%]	5,90	7,31
$\frac{1}{8} - \frac{1}{4}$ mm ² [%]	10,37	9,63
$\frac{1}{4} - \frac{1}{2}$ mm ² [%]	14,30	13,29
$\frac{1}{2} - 1$ mm ² [%]	12,90	11,75
1-2 mm ² [%]	11,84	10,21
2-4 mm ² [%]	8,40	7,99
4-8 mm ² [%]	4,84	5,27
8-16 mm ² [%]	3,18	3,09
16-32 mm ² [%]	1,25	1,42
größer 32 mm ² [%]	0,04	0,13

Tupaia belangier:
senile Individuen;
gemittelte Proben mit
Modus 1-Verteilung

16074

kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	2,1749
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	4,7062
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	10,0401
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	19,5476
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	21,4167
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	15,0338
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	8,7461
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	5,6093
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	4,4186
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	3,5357
1-2 mm ² [%]	2,3693
2-4 mm ² [%]	1,4641
4-8 mm ² [%]	0,6318
8-16 mm ² [%]	0,2876
16-32 mm ² [%]	0,0182
größer 32 mm ² [%]	0,0000

Tupaia belangier:
juveniles Individuum;
gemittelte Proben mit
Modus 2-Verteilung

14535 14676

kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,01	0,00
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	4,23	4,06
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	11,21	9,67
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	19,66	16,34
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	23,03	18,44
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	15,78	13,87
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	8,94	10,07
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	5,70	8,12
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	4,27	7,03
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	2,81	5,14
1-2 mm ² [%]	2,14	3,56
2-4 mm ² [%]	1,31	2,34
4-8 mm ² [%]	0,66	1,12
8-16 mm ² [%]	0,25	0,21
16-32 mm ² [%]	0,03	0,01
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00

Tupaia belangier:
adulte Individuen;
gemittelte Proben mit
Modus 2-Verteilung

12564 12856

kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,10
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	4,38	5,11
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	11,00	11,04
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	18,83	14,24
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	19,16	13,59
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	13,22	8,28
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	8,67	6,30
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	6,64	6,61
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	6,02	7,39
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	4,50	7,05
1-2 mm ² [%]	3,42	6,34
2-4 mm ² [%]	2,38	5,52
4-8 mm ² [%]	1,25	4,19
8-16 mm ² [%]	0,46	2,66
16-32 mm ² [%]	0,06	1,26
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,34

Tupaia belangier:
senile Individuen;
gemittelte Proben mit
Modus 2-Verteilung

	14545	14667
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00	0,03
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	3,13	3,33
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	6,67	6,66
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	10,20	8,62
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	11,80	10,93
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	12,11	10,93
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	9,97	10,98
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	10,44	12,11
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	11,13	12,22
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	8,58	10,21
1-2 mm ² [%]	6,49	7,10
2-4 mm ² [%]	4,51	4,38
4-8 mm ² [%]	3,10	2,04
8-16 mm ² [%]	1,58	0,44
16-32 mm ² [%]	0,28	0,03
größer 32 mm ² [%]	0,02	0,00

Tupaia belangier:
adulte Individuen;
gemittelte Proben mit bimodaler
(Modus 1 und Modus 2) Verteilung

	12505	12570
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,19	0,33
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	5,21	5,57
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	8,29	11,87
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	10,46	10,96
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	8,81	9,30
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	9,61	8,47
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	9,19	7,51
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	9,52	8,45
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	10,94	9,57
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	8,43	6,41
1-2 mm ² [%]	7,86	6,21
2-4 mm ² [%]	6,63	4,42
4-8 mm ² [%]	3,36	4,66
8-16 mm ² [%]	1,09	3,29
16-32 mm ² [%]	0,38	2,30
größer 32 mm ² [%]	0,05	0,68

Tupaia belangier:
senile Individuen;
gemittelte Proben mit bimodaler
(Modus 1 und Modus 2) Verteilung

	12505	12570	12711	12838	12856
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,01	0,10	0,10	0,30	0,17
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	3,71	6,54	5,08	7,23	4,81
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	6,08	8,64	8,14	10,55	7,96
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	8,74	8,97	8,42	9,70	7,75
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	10,04	8,49	7,80	7,56	6,33
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	11,06	7,43	6,27	6,08	6,11
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	10,55	6,16	6,17	5,50	6,05
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	10,71	6,73	7,28	5,75	9,39
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	11,22	7,62	9,52	6,90	10,60
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	9,45	7,53	8,08	6,06	10,21
1-2 mm ² [%]	7,63	7,98	8,75	6,00	9,65
2-4 mm ² [%]	5,75	7,54	8,94	7,33	8,45
4-8 mm ² [%]	3,38	6,09	6,81	6,47	5,08
8-16 mm ² [%]	1,28	5,70	5,10	6,88	4,89
16-32 mm ² [%]	0,35	3,79	2,99	5,50	2,12
größer 32 mm ² [%]	0,06	0,67	0,55	2,19	0,43

Tupaia belangier:
senile Individuen;
gemittelte Proben, die keine der
typischen Modie zeigen

Setifer setosus 15534 (juvenil) beinhaltet nur eine Probe mit Modus 1-Verteilung (siehe Anhang 10.7).

14468	
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,02
$\frac{1}{512} - \frac{1}{256}$ mm ² [%]	3,94
$\frac{1}{256} - \frac{1}{128}$ mm ² [%]	5,73
$\frac{1}{128} - \frac{1}{64}$ mm ² [%]	6,41
$\frac{1}{64} - \frac{1}{32}$ mm ² [%]	5,44
$\frac{1}{32} - \frac{1}{16}$ mm ² [%]	5,81
$\frac{1}{16} - \frac{1}{8}$ mm ² [%]	6,27
$\frac{1}{8} - \frac{1}{4}$ mm ² [%]	11,57
$\frac{1}{4} - \frac{1}{2}$ mm ² [%]	14,17
$\frac{1}{2} - 1$ mm ² [%]	15,13
1-2 mm ² [%]	13,46
2-4 mm ² [%]	8,62
4-8 mm ² [%]	3,02
8-16 mm ² [%]	0,41
16-32 mm ² [%]	0,00
größer 32 mm ² [%]	0,00

Setifer setosus:
juveniles Individuum;
gemittelte Proben mit
Modus 1-Verteilung

16588	
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,00
$\frac{1}{512} - \frac{1}{256}$ mm ² [%]	5,26
$\frac{1}{256} - \frac{1}{128}$ mm ² [%]	3,16
$\frac{1}{128} - \frac{1}{64}$ mm ² [%]	3,16
$\frac{1}{64} - \frac{1}{32}$ mm ² [%]	1,05
$\frac{1}{32} - \frac{1}{16}$ mm ² [%]	1,05
$\frac{1}{16} - \frac{1}{8}$ mm ² [%]	3,16
$\frac{1}{8} - \frac{1}{4}$ mm ² [%]	6,32
$\frac{1}{4} - \frac{1}{2}$ mm ² [%]	13,68
$\frac{1}{2} - 1$ mm ² [%]	15,79
1-2 mm ² [%]	9,47
2-4 mm ² [%]	20,00
4-8 mm ² [%]	11,58
8-16 mm ² [%]	6,32
16-32 mm ² [%]	0,00
größer 32 mm ² [%]	0,00

Setifer setosus:
Einziges adultes Individuum mit
einer Modus 1-verteilten Probe

Setifer setosus 14793 (juvenil) beinhaltet nur eine Probe mit Modus 2-Verteilung (siehe Anhang 10.7).

	16203	16383
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,08	0,07
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	5,95	4,24
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	12,24	7,89
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	15,25	11,84
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	14,48	13,53
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	9,81	10,10
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	7,66	7,08
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	7,02	7,12
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	8,13	7,89
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	6,90	8,63
1-2 mm ² [%]	6,03	7,74
2-4 mm ² [%]	4,03	6,82
4-8 mm ² [%]	1,80	4,65
8-16 mm ² [%]	0,60	1,99
16-32 mm ² [%]	0,04	0,41
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,00

Setifer setosus:
adulte Individuen;
Proben mit Modus 2-Verteilung

Die senilen *Setifer setosus* der Wilhelma haben nur Proben mit Modus 2-Verteilung produziert (siehe Anhang 10.7).

Setifer setosus 13787 (juvenil) beinhaltet nur eine Probe mit bimodaler Verteilung (siehe Anhang 10.7).

14468	
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,15
$\frac{1}{512} - \frac{1}{256}$ mm ² [%]	3,89
$\frac{1}{256} - \frac{1}{128}$ mm ² [%]	6,96
$\frac{1}{128} - \frac{1}{64}$ mm ² [%]	8,22
$\frac{1}{64} - \frac{1}{32}$ mm ² [%]	9,81
$\frac{1}{32} - \frac{1}{16}$ mm ² [%]	9,78
$\frac{1}{16} - \frac{1}{8}$ mm ² [%]	8,14
$\frac{1}{8} - \frac{1}{4}$ mm ² [%]	8,79
$\frac{1}{4} - \frac{1}{2}$ mm ² [%]	11,13
$\frac{1}{2} - 1$ mm ² [%]	11,48
1-2 mm ² [%]	10,66
2-4 mm ² [%]	6,79
4-8 mm ² [%]	3,22
8-16 mm ² [%]	0,96
16-32 mm ² [%]	0,03
größer 32 mm ² [%]	0,00

Setifer setosus:
juveniles Individuum;
gemittelte Proben mit bimodaler
(Modus 1 und Modus 2) Verteilung

Setifer setosus 15310 (adult) beinhaltet drei Proben mit bimodaler Verteilung (siehe Anhang 10.7).

	16203	16588
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,10	0,28
$\frac{1}{512} - \frac{1}{256}$ mm ² [%]	4,36	3,46
$\frac{1}{256} - \frac{1}{128}$ mm ² [%]	7,77	5,94
$\frac{1}{128} - \frac{1}{64}$ mm ² [%]	9,39	6,26
$\frac{1}{64} - \frac{1}{32}$ mm ² [%]	10,22	6,13
$\frac{1}{32} - \frac{1}{16}$ mm ² [%]	9,28	5,03
$\frac{1}{16} - \frac{1}{8}$ mm ² [%]	8,30	5,80
$\frac{1}{8} - \frac{1}{4}$ mm ² [%]	9,71	6,55
$\frac{1}{4} - \frac{1}{2}$ mm ² [%]	11,36	11,58
$\frac{1}{2} - 1$ mm ² [%]	10,27	10,67
1-2 mm ² [%]	9,32	12,59
2-4 mm ² [%]	6,44	12,72
4-8 mm ² [%]	2,89	8,11
8-16 mm ² [%]	0,57	3,87
16-32 mm ² [%]	0,02	0,89
größer 32 mm ² [%]	0,00	0,11

Setifer setosus:
adulte Individuen;
gemittelte Proben mit bimodaler
(Modus 1 und Modus 2) Verteilung

Setifer setosus 17034 (adult) beinhaltet zwei Proben mit einer Verteilung, die keine der typischen Modie zeigt (siehe Anhang 10.7).

16383	
kleiner $\frac{1}{512}$ mm ² [%]	0,09
$\frac{1}{512}$ - $\frac{1}{256}$ mm ² [%]	4,18
$\frac{1}{256}$ - $\frac{1}{128}$ mm ² [%]	8,75
$\frac{1}{128}$ - $\frac{1}{64}$ mm ² [%]	8,97
$\frac{1}{64}$ - $\frac{1}{32}$ mm ² [%]	11,15
$\frac{1}{32}$ - $\frac{1}{16}$ mm ² [%]	7,53
$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{8}$ mm ² [%]	7,53
$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{4}$ mm ² [%]	6,62
$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ mm ² [%]	10,06
$\frac{1}{2}$ - 1 mm ² [%]	8,75
1-2 mm ² [%]	8,45
2-4 mm ² [%]	9,41
4-8 mm ² [%]	4,97
8-16 mm ² [%]	2,96
16-32 mm ² [%]	0,57
größer 32 mm ² [%]	0,00

Setifer setosus:
 juveniles Individuum;
 Proben mit mit einer Verteilung, die
 keine der typischen Modie zeigt