

MASTERARBEIT / MASTER'S THESIS

Titel der Masterarbeit / Title of the Master's Thesis

„Eine Microwear-Untersuchung an Dimylidenzähnen
(*Chainodus* und *Plesiodimylus*) aus Petersbuch 28
(Miozän, Süddeutschland) mittels Konfokalmikroskop“

verfasst von / submitted by

Clemens Winter BEd

angestrebter akademischer Grad / in partial fulfilment of the requirements for the degree of
Master of Education (MEd)

Wien, 2021 / Vienna 2021

Studienkennzahl lt. Studienblatt /
degree programme code as it appears on
the student record sheet:

Studienrichtung lt. Studienblatt /
degree programme as it appears on
the student record sheet:

Betreut von / Supervisor:

UA 199 502 507 02

Masterstudium Lehramt Sek (AB) Lehrverbund
Unterrichtsfach Biologie und Umweltkunde
Unterrichtsfach Englisch

ao. Univ.-Prof. Mag. Dr. Doris Nagel

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich ein großes Dankeschön an alle Personen aussprechen, die mich direkt oder auch indirekt bei meinem Studium und vor allem bei der Verfassung dieser Masterarbeit unterstützten.

Dazu gehören in erster Linie meine Frau und meine Familie, die mich die letzten Jahre auf vielfältige Weise unterstützt haben und im Endeffekt mein Studium ermöglichten.

Ich möchte mich zudem bei Mag. Dr. Johannes Kletmann für seine tatkräftige Unterstützung während des gesamten Entstehungsprozesses dieser Arbeit bedanken. Er stand sowohl bei fachlichen als auch bei allgemeinen Fragen immer zur Verfügung und lieferte wichtige Ratschläge und Anregungen, die diese Masterarbeit maßgeblich beeinflussten. Darüber hinaus bin ich ihm sehr dankbar, dass er die Arbeit weitgehend Korrektur las und mir zu den einzelnen Kapiteln hilfreiche Kommentare hinterließ.

Natürlich möchte ich mich auch bei ao. Univ.-Prof. Mag. Dr. Doris Nagel bedanken, die mich sowohl bei meiner Bachelorarbeit als auch bei dieser Masterarbeit betreut hat und mir in beiden Fällen das praktische Arbeiten zu einem spannenden Thema ermöglichte und jederzeit für Fragen bereitstand.

Außerdem gilt mein Dank der paläontologischen Präparationsabteilung der Universität Wien, vor allem Herrn Valentin Perlinger, welcher mir bei allen Fragen rund um das Thema Präparation, insbesondere bei Abgüssen, weiterhelfen konnte. Zudem unterstützte er mich handwerklich, in dem er in einigen Fällen Abgüsse im Nachhinein bearbeitete beziehungsweise neue Abgüsse erstellte, um die Auswertung der Objekte in dieser Arbeit zu ermöglichen.

Inhaltsverzeichnis

1.	Abstract.....	1
2.	Einleitung	3
3.	Toothwear	4
3.2.	Hypsodontie-Index.....	7
3.3.	Mesowear.....	8
3.4.	Microwear	10
4.	Dimylidae (Eulipotyphla).....	19
5.	Gebissbeschreibung.....	24
5.1	Allgemeine Gebissbeschreibung.....	24
5.2	Spezielle Gebissbeschreibung (Dimylidae).....	28
6.	Material.....	30
7.	Methoden.....	32
8.	Ergebnisse	36
9.	Diskussion	54
10.	Conclusio.....	60
11.	Literaturverzeichnis.....	61
12.	Abbildungsverzeichnis.....	67
13.	Tabellenverzeichnis.....	70
14.	Appendix.....	71
14.1.	Material & Ergebnisse von Nimmervoll (2020)	71
14.2.	Microwear-Spuren an Zähnen von Streifentenreks (<i>Hemicentetes</i>).....	72
15.	Eigenständigkeitserklärung	74

1. Abstract

Zähne stellen in der Paläontologie eine wichtige Quelle zur Erlangung von Informationen über die Lebensweise fossiler Lebewesen dar, da sie aufgrund ihrer Härte häufig erhalten bleiben. Eine Möglichkeit mehr über die Ernährungsweise fossiler Lebewesen herauszufinden, stellen Microwear-Untersuchungen dar, bei denen Abnutzungsspuren im Zahnschmelz systematisch untersucht werden. Je nach Art und Häufigkeit bestimmter Abnutzungsmuster können vorsichtige Rückschlüsse über mögliche Nahrungsgewohnheiten fossiler Organismen gezogen werden.

Ziel dieser Arbeit ist es zum einen anhand einer Microwear-Untersuchung mittels Konfokalmikroskop mögliche Unterschiede in der Ernährungsweise von *Chainodus intercedens* und *Plesiodimylus* sp. festzustellen. Andererseits soll untersucht werden, ob die gewonnen Ergebnisse mit den Daten einer früheren Microwear-Untersuchung von Nimmervoll (2020) vergleichbar sind. Nimmervoll verwendete in seiner Forschung zwar im Prinzip das gleiche fossile Material, untersuchte dieses jedoch mit einem Rasterelektronenmikroskop.

Im Gegensatz zu den Ergebnissen von Nimmervoll (2020) war es mir anhand der gewonnenen Daten nicht möglich, die beiden Gattungen anhand ihrer Microwear-Spuren zu unterscheiden. Ich konnte lediglich feststellen, dass auf den Zähnen der Gattung *Chainodus* scheinbar deutlich weniger horizontal verlaufende Scratches (Cross-Scratches) auftraten als bei *Plesiodimylus*.

Da die beiden Arbeiten zu deutlich unterschiedlichen Ergebnissen kommen, scheint eine Vergleichbarkeit nicht gegeben zu sein. Jedoch konnten im Zuge dieser Arbeit einige Faktoren identifiziert werden, die als mögliche Ursachen für die Unterschiede in Frage kommen. Sie können drei Kategorien zugeordnet werden: dem verwendeten Material, dem Auswertungsbereich und der Auswertung selbst. Unter Berücksichtigung der identifizierten Unterschiede konnte ich ausgewählte Ergebnisse beider Arbeiten gegenüberstellen und sehr wohl eine mögliche Vergleichbarkeit feststellen. Da die Probenanzahl zu gering ist, um eine definitive Antwort auf die Frage zu geben, ob die Ergebnisse einer Microwear-Untersuchung eines Konfokalmikroskops mit denen eines Rasterelektronenmikroskops vergleichbar sind, formulierte ich abschließend einige Kriterien, um einen besseren Vergleich zwischen künftigen Arbeiten zu ermöglichen und dadurch hoffentlich die Beantwortung der Frage zu erleichtern.

Abstract

Teeth are considered as an important source of information about the lives of fossil animals since they are often preserved because of their sturdiness. One possibility to find out more about eating habits of fossil animals is to analyse microscopic wear features on the teeth's enamel surface, which is called microwear-analysis. Depending on the frequency and shape of microwear features on a tooth, it is possible to make careful inferences about eating habits of the examined animal.

The aims of this paper are twofold: On the one hand, it strives to identify differences in eating habits of *Chainodus intercedens* and *Plesiodimylus* sp. On the other hand, it tries to answer the question whether the results of a microwear-feature analysis using a confocal microscope are comparable to another research conducted by Nimmervoll in 2020, who used a scanning electron microscope. The analysed material was the same in both investigations.

In contrast to Nimmervoll's (2020) findings, the results I gained from the microwear-analysis did not enable me to differentiate between the eating habits of *Chainodus* and *Plesiodimylus*. The only difference that might hint at differences in their diet is the decreased frequency of horizontally running scratches (Cross-Scratches) on analysed teeth of *Chainodus* in comparison to *Plesiodimylus*.

Given the striking differences between Nimmervoll's and my research findings, it seems that a comparison is not possible. However, several factors could be identified in this paper, which could explain the differences between the two datasets. They can be assigned to three major categories: the used material, the analysed area and the conducted analysis itself. Under consideration of these identified factors, I was able to compare selected aspects of both datasets and found that the results might actually be comparable. From the relatively small sample I analysed, I was not able to give a definite answer to the question whether microwear-analyses conducted with a confocal and a scanning electron microscope are truly comparable. Therefore, I formulated criteria which might facilitate future comparisons and hopefully help in answering the question of comparability.

2. Einleitung

Zähne gehören aufgrund ihrer Härte und ihrer vergleichsweise geringen Größe zu den häufigsten fossilen Funden und sind daher ganz besonders interessant für die Paläontologie. Sie werden daher schon seit vielen Jahrhunderten benutzt, um fossile Funde zu kategorisieren und mögliche Rückschlüsse über die Lebensweise und das Alter der jeweiligen Tiere zu ziehen. Das Aufkommen von Mikroskopen erleichterte vor allem die Untersuchung kleinerer Zahnfragmente und ermöglichte das Erkennen feinsten Spuren im Zahnschmelz, sogenannter Microwear-Spuren. Diese können zum Beispiel in Form von Scratches (Kratzern) oder Pits (kleinen Löchern/Gruben) auftreten und lassen vorsichtige Rückschlüsse über die Nahrungspräferenzen von Tieren zu. Bei der Untersuchung von Microwear-Spuren können bereits mit einzelnen Zähnen Resultate erzielt werden.

Diese Arbeit ist in einen theoretischen und einen praktischen Teil gegliedert: Im theoretischen Teil wird auf Abnutzungsspuren von Zähnen, die fossile Gruppe der Dimyliden und auf die Terminologie des Gebisses, speziell auch bei Dimyliden, eingegangen. Der theoretische Teil soll dazu dienen, dem Leser/ der Leserin einen Überblick über die weitreichende Thematik dieser Arbeit zu geben. In der abschließenden Diskussion wird daher nicht jeder Aspekt der Theorie erneut aufgegriffen und behandelt.

Der praktische Teil dieser Arbeit beschäftigt sich mit der Microwear-Analyse von Dimyliden Zähnen, genauer gesagt denen von *Plesiodimylus* sp. und *Chainodus intercedens*, stammend aus dem Miozän aus Deutschland (Petersbuch 28 – Bayern). Zur Untersuchung wurde ein Konfokalmikroskop verwendet. Die daraus resultierenden Ergebnisse wurden anschließend mit den Daten aus einer früheren Forschungsarbeit von Florian Nimmervoll (2020) verglichen, bei der die gleichen fossilen Zahnfragmente mithilfe eines Rasterelektronenmikroskops auf Microwear-Spuren untersucht wurden. Ziel dieser Arbeit ist es herauszufinden, inwieweit fossile Microwear-Spuren in Abgüssen von Dimylidenzähnen mittels eines Konfokalmikroskops und dem bloßen Auge identifiziert werden können und ob die aus dieser Forschung resultierenden Ergebnisse mit denen aus Nimmervolls' Arbeit vergleichbar sind. Zudem können durch diese Arbeit eventuell die bestehenden Ansichten zu Nahrungspräferenzen von *Plesiodimylus* sp. und *Chainodus intercedens* bestärkt werden.

Sollten die Ergebnisse dieser Arbeit tatsächlich vergleichbar mit denen aus der Forschungsarbeit von Nimmervoll sein, würde dies bedeuten, dass für die Untersuchung von Microwear-Spuren selbst vergleichsweise kleiner fossiler Zähne ein Konfokalmikroskop und eine Auswertung mit bloßem Auge ausreichen könnten. Durch die deutlich einfachere Handhabung eines Konfokalmikroskops im Gegensatz zu einem Rasterelektronenmikroskop könnten künftige Microwear-Analysen gegebenenfalls deutlich schneller und einfacher durchgeführt werden.

3. Toothwear

Toothwear beschreibt die Abnützung von Zähnen, also sowohl die des Zahnschmelzes als auch des Dentins. Die dabei entstehenden Abnutzungsmuster sind in der Paläontologie von großer Bedeutung, da daraus Rückschlüsse über die Lebensweise und das Alter von bereits ausgestorbenen Tierarten gezogen werden können. Zusätzlich können die Abnutzungsmuster fossiler Lebewesen mit denen von rezenten verglichen werden, um Aussagen über die Nahrung bestimmter Tiere treffen zu können (Maas 1988: 24). Die Ernährungsweise fossiler Lebewesen lässt wiederum Aussagen über deren Lebensraum zu: Grazer ernähren sich zum Beispiel hauptsächlich von monokotylen Pflanzen, wie sie für offene Graslandschaften typisch sind. Browser ernähren sich bevorzugt von dikotylen Pflanzen, die auf Flächen mit Sträuchern und oder Bäumen hindeuten. Für die Analyse von Toothwear und einer korrekten Deutung der Spuren ist es aber wichtig, die Vorgänge beim Kauen zu verstehen.

3.1. Funktion der Zähne

Grundsätzlich besteht die Nahrungsaufnahme bei Tetrapoden aus drei Schritten: der Nahrungseinnahme, der optionalen Zerkleinerung der Nahrung, dem Kauen, und der Weiterleitung in die Speiseröhre, dem Schlucken (Hiemae & Crompton 2013: 262). Die Hauptfunktion der Zähne liegt bei den Säugetieren in der Regel bei der Zerkleinerung der Nahrung. In aktuelleren Arbeiten, wie zum Beispiel bei Fortelius und Solounias (2000: 3), wird Zahnabrieb grob in Attrition und Abrasion unterschieden, wobei Ersteres Abnutzung durch das Aufeinandertreffen von Zähnen beschreibt, während bei Letzterem der Abrieb durch den Kontakt von Nahrung mit Zähnen im Zuge des Kauvorgangs geschieht (Merceron et al. 2007: 332). Beide Kontaktmöglichkeiten sind potenzielle Quellen für Abrieb beziehungsweise Spuren im Zahnschmelz (Maas 1988:5). Während dominante Attrition zu einem höheren Zahnkronenrelief und deutlichen Zahnhöckern führt, wird bei überwiegender Abrasion das Zahnkronenrelief abgeschliffen, wodurch es niedriger wird und die Zahnhöcker abgerundet werden (Merceron et al. 2007: 332). Jegliche beobachtbaren Spuren am Zahnschmelz liefern wertvolle Informationen über die Nahrung des untersuchten Tieres, zum Beispiel durch die Anwendung von Mesowear-Analysen (siehe Kapitel 4.3. Mesowear).

Normalerweise läuft der Kauvorgang bei allen Tieren in einem relativ ähnlichen, sich wiederholenden Zyklus ab, wobei natürlich durchaus Unterschiede zwischen verschiedenen Taxa beobachtbar sind (Maas 1988:5). Beim Kauen können grob drei verschiedene Phasen unterschieden werden: der sogenannten preparatory stroke, wobei der Kiefer als Vorbereitung für das Kauen gesenkt wird, den power stroke, bei dem während des Zubeißens Kraft auf die Nahrung ausgeübt wird, und dem recovery stroke, bei dem der Kiefer nach dem Zubeißen wieder geöffnet wird (Ungar 2015: 28). Eines der Ziele beim Kauvorgang ist natürlich die Zerkleinerung der Nahrung. Die Zähne dienen dabei zum einen gewissermaßen als Leitschienen beim Kauen, andererseits ermöglichen sie die Zerkleinerung durch horizontale

und oder vertikale Bewegungen, um zum Beispiel Samen zu knacken oder Pflanzenteile zu zerreiben (Ungar 2015: 26). Die Unterschiede beim Kauen hängen daher unter anderem mit der aufgenommenen Nahrung eines Tieres zusammen. So kann man davon ausgehen, dass die Form und Anordnung der Zähne bis zu einem gewissen Grad auch die eingenommene Nahrung reflektieren (Ungar 2015: 26).

Simpson (1933: 129) identifizierte auf Basis seiner frühen Forschung zur Funktion von Zähnen vier Arten der Okklusion, also der Schließung des Gebisses: Alternation, Shearing, Opposition, und Grinding (vgl. Ungar 2015: 27). Bei der Alternation werden die Zähne beim Zubeißen in die gegenüberliegenden Zahnzwischenräume gepresst. Beim Shearing (Scheren) wandern die entgegengesetzten Zähne in einer vertikalen Bewegung aneinander vorbei. Bei Opposition (heutzutage Crushing genannt, also auf Deutsch etwa Zerschmettern oder Zerschlagen) werden die entgegengesetzten Zahnflächen aufeinander gepresst. Vorhandene Zahnhöcker werden dabei in das entgegengesetzte Zahnrelief gedrückt. Beim Grinding (Schleifen) wird die Nahrung durch sich wiederholende, horizontale Bewegungen zwischen den Zähnen des Ober- und Unterkiefers zerrieben (Simpson 1933: 128ff.; vgl. Ungar 2015: 27).

Alternation stellt dabei die primitivste der vier Okklusionsarten dar und dient vor allem dazu die Nahrung festzuhalten und oder zu durchbohren, sekundär auch um Nahrung zu brechen beziehungsweise aufzubrechen (Simpson 1933: 130). Alternation findet sich unter anderem bei Reptilien und Zahnwalen, da diese (Teile ihrer) Nahrung oft als Ganzes verschlingen (Zahradnicek et al. 2014: 1; vgl. Thenius 1989: 4, 20; Simpson 1933: 129). Das heterodonte Gebiss der Säugetiere entwickelte sich aus alternierenden Zähnen und dient in erster Linie zur Nahrungszerkleinerung (Simpson 1933: 130; Ungar 2015: 26f.). Im heterodonten Säugetiergebiss können die einzelnen Zähne im Gebiss verschiedene Funktionen an verschiedenen Stellen übernehmen: Während zum Beispiel die Incisivi (Schneidezähne) beim Menschen unter anderem die Funktion des Shearing übernehmen, haben Molaren (Backenzähne) eine rein crushende Funktion (Simpson 1933: 130).

Viele Taxa weisen auch eine Kombination mehrerer Okklusionsarten an einem Zahn auf, zum Beispiel die Molaren der Opossums (*Didelphis*), welche die Funktion des Shearing, Crushing und Grinding übernehmen können (Ungar 2015: 27). Dies wird durch ihre tribosphenischen Molaren (siehe Abb. 1) ermöglicht (Ungar 2015: 27; vgl. Ziegler 2008: 162), die als Vorgänger der spezialisierten Säugetiermolaren gelten (Simpson 1933: 130). Durch das Aufeinandertreffen der Höcker des oberen und unteren Molaren kann die Nahrung gebrochen werden (=Crushing) (vgl. Ziegler 2009: 162). Zudem scheren die Zähne des Ober- und Unterkiefers beim Zubeißen aneinander, während das Trigonid in das entgegengesetzte Talonidbecken (engl. talonid basin) (siehe Abb. 1) rutscht (= Shearing) (Ziegler 2009: 162). Schließlich kann die Nahrung im Talonidbecken zerrieben werden (=Grinding) (Ziegler 2009: 162). Tribosphenische Molaren kommen bei einigen Insectivoren und Marsupialia vor (Evans 2003: 24). Simpson (1933: 129f.) stellt außerdem fest, dass Opposition (beziehungsweise Crushing) in der Regel auf omnivore Ernährung, Shearing auf carnivore und Grinding auf

herbivore Ernährung hindeutet. Die Art der Nahrungszerkleinerung hat unter anderem starke Auswirkungen auf die Abnutzungsspuren im Zahnschmelz, die bei Microwear-Analysen mikroskopisch untersucht werden (siehe Kapitel 3.4. Microwear). Während zum Beispiel durch Grinding und Shearing eher Scratches (Kratzer) auf der Zahnschmelzoberfläche entstehen, verursacht die Kaubewegung des Crushings auf harte Nahrungsteile, wie zum Beispiel Samen, vermehrt Pits (kleine Gruben).

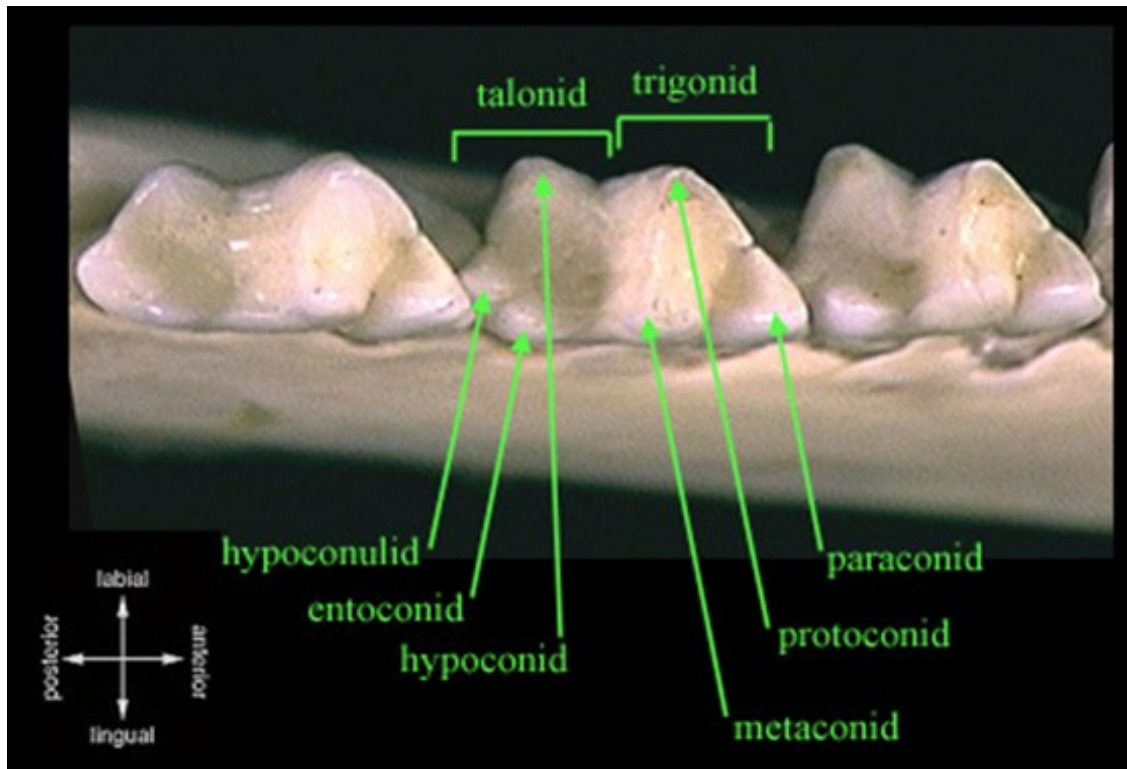


Abbildung 1: Beschrifteter tribosphenischer Molar im Unterkiefer eines Opossums (*Didelphis virginiana*). Das Talonidbecken ist Teil des Talonid. (Myers 2021, modifiziert)

Neben diversen Abnutzungsspuren auf der Oberfläche des Zahns gibt auch die Form und Größe eines Zahns selbst Informationen über die damit bevorzugt verzehrte Nahrung. Im Gegensatz zu anderen Tiergruppen, wie zum Beispiel Reptilien, haben die meisten Säugetiere in der Regel nur einen Zahnwechsel (Diphyodontie) und daher nur zwei Sets an Zähnen (Whitlock & Richman 2013: 66). Es ist daher überlebenswichtig, die Zähne nach dem Zahnwechsel möglichst funktional zu halten, da kaputte Zähne die Nahrungsaufnahme unmöglich gestalten und somit den Tod für ein Tier bedeuten können. Eine wichtige Vorkehrung, um vermehrtem Zahnabrieb entgegenzuwirken, ist der Zahnschmelz, welcher zu 97% aus dem Mineral Hydroxylapatit besteht und den Zahn sowohl mechanisch als auch chemisch effektiv schützt (Ungar 2015: 29). Ein dickerer Zahnschmelz kann daher darauf hindeuten, dass sich ein Tier vermehrt von harter Nahrung ernährt (vgl. Kay 1981). Die Vermessung der Dicke der Zahnschmelzschicht ist aber als Indikator für Nahrungspräferenzen meist unzureichend, da dieser von vielen anderen Faktoren mitbeeinflusst werden kann (Ungar 2015: 30).

3.2. Hypsodontie-Index

Eine scheinbar aussagekräftigere Herangehensweise als die Vermessung der Dicke des Zahnschmelzes, zumindest bei hypsodonten Tieren, ist der Hypsodontie-Index. Hypsodonte Zähne zeichnen durch eine hohe Zahnkrone aus, im Gegensatz zu brachydonten Zähnen, welche niedrige Kronen besitzen (siehe Abb. 2) (Janis 1988 368). Die Zahnkrone wird dabei als der Teil des über dem Zahnfleisch liegenden Zahns definiert, welcher mit Zahnschmelz bedeckt ist (Peyer 1968: 13). Hypsodonte Zähne sind typisch für herbivore Tiere und gewannen in der nördlichen Hemisphäre erst ab dem Miozän immer mehr an

Bedeutung, im Gegensatz zur Südhemisphäre, in der Hypsodontie bereits seit dem frühen Eozän in einigen Taxa ausgeprägt war (Janis & Fortelius 1988: 204). Der Hypsodontie-Index (engl. hypsodonty index) wird errechnet, indem die Höhe der Zahnkrone eines Molars durch die Länge des vermessenen Zahns dividiert wird (Strömberg 2006: 245). Ein hoher Hypsodontie-Index zeigt einen hohen Zahn an. Hypsodontie hat sich als Anpassung gegen Zahnabnutzung durch bestimmte Nahrung beziehungsweise durch Abrieb begünstigende Umstände (z. B.: hohe Mengen an Quarzsand) in bestimmten Lebensräumen entwickelt (vgl. Janis 1988; Kubo & Yamada 2014: 1). Speziell Tiere, die sich überwiegend von monokotylen Pflanzen ernähren, wie zum Beispiel Huftiere, aber auch andere Tiere in ariden Lebensräumen, weisen hohe Hypsodontie-Indices auf (vgl. Janis 2008: 28). Der Zahnabrieb ist dabei unter anderem auf den verstärkten Verzehr von Phytolithen (siehe Kapitel 3.4 Microwear) und Schmutz, unter anderem in Form von Quarzsand in ariden Gebieten, zurückzuführen. Da Hypsodontie eine evolutionäre Anpassung gegen verstärkten Zahnabrieb darstellt, eignet sich der Hypsodontie Index auch als Signal um ökologische Veränderungen (z. B.: Aridisierung) über geologische Zeiträume zu verfolgen (Fortelius et al. 2002) und wird auch zur Rekonstruktion der Nahrung fossiler Taxa verwendet. Jordana et al. (2012) stellen fest, dass Hypsodontie in bestimmten Situationen, zum Beispiel durch das Wegfallen von Prädatoren, auch eine Anpassung an eine höhere Lebenserwartung darstellen kann.

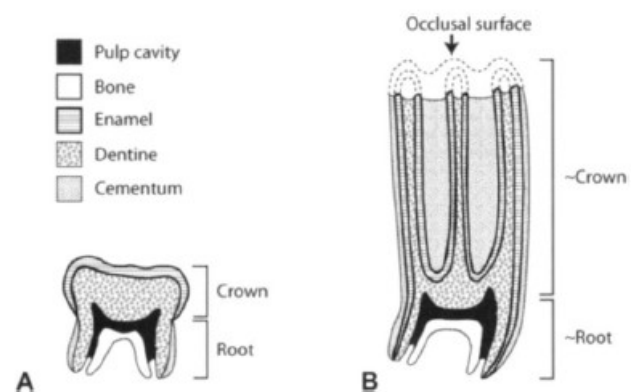


Abbildung 2: Brachydonten und hypsodonte Zahn im Vergleich. Links (A) sieht man einen menschlichen Zahn (=brachydont). Rechts (B) ist ein Pferdezahn (=hypsodont) abgebildet. Die Abnutzung des Pferdezahns wird durch gepunktete Linien angedeutet. (Strömberg 2006: 238; überarbeitet nach Janis & Fortelius 1988: 209)

Solounias und Semprebon (2002: 4) geben Beispiele, in denen die Höhe der Zahnkrone und somit auch der Hypsodontie-Index nicht gut mit der eingenommenen Nahrung der jeweiligen Taxa korrelieren. Die Ergebnisse einer Studie von Kaiser et al. (2013) widersprechen Solounias und Semprebon (2002: 4), indem signifikante Korrelationen zwischen der Nahrung eines Tieres und dessen Lebensraum mit dem Hypsodontie-Index gefunden wurden. Sie zeigen dadurch auch, dass der Hypsodontie-Index sowohl mit der eingenommenen Nahrung eines

Tieres als auch mit dessen Lebensraum zusammenhängt und Aussagen darüber zulässt (Kaiser et al. 2013; vgl. Kubo & Yamada 2014: 2). Janis (1988: 367) und Kaiser et al. (2013) meinen darüber hinaus, dass die Entwicklung von hypsodonten Zähnen stärker vom Lebensraum als von der eingenommenen Nahrung abhängt: Janis (1988: 367) stellt fest, dass Huftiere in offenen Landschaften hypsodontere Zähne besitzen als welche, die in geschlossenen Lebensräumen leben und sich von dikotylen Pflanzen ernähren. Laut ihr (Janis 1988: 367) könnte der Staub und Schmutz, der vermehrt an Nahrung in offenen Landschaften haftet, dafür verantwortlich sein. Die Ergebnisse einer Studie von Kaiser et al. (2013) deuten zudem darauf hin, dass Staub und Schmutz den Zahn abreiben, ohne das okklusale Relief makroskopisch zu verändern. Sie (Kaiser et al. 2013) schließen aus ihrer Forschung, dass Schmutz und Staub aus einem Lebensraum einen größeren Faktor bei der Entstehung von Hypsodontie spielen könnte als die Menge und Art der verzehrten Nahrung. Die Veränderung des okklusalen Reliefs (zum Beispiel die Entstehung von spitzen und stumpfen Zahnhöckern), welches in Mesowear-Analysen untersucht wird, hängt laut Kaiser et al. (2013) vor allem mit abreibenden Eigenschaften der verzehrten Nahrung zusammen und lässt daher keine Rückschlüsse über den Lebensraum einer Spezies zu.

3.3. Mesowear

Fortelius und Solounias (2000) entwickelten die Methode der Mesowear-Analyse (Faith & Lyman 2019: 169). Sie beschreiben mesowear als die Zwischenstufe zwischen der makroskopischen beziehungsweise morphologischen Beschreibung von Gebissen (z.B. hypsodont, mesodont und brachydont) und der sogenannten Microwear (siehe Kapitel 3.4. Microwear), welche sich auf feinste Spuren im Zahnschmelz bezieht und daher nur Rückschlüsse auf die letzte(n) Nahrungsaufnahme(n) eines Tieres vor dessen Ableben zulassen (Grine 1986, zit. nach Semprebon et al. 2011: 35). Fortelius und Solounias (2000: 2) argumentieren, dass morphologische Gebissbeschreibungen zwar sehr nützlich sind, um Tiergruppen zu kategorisieren, jedoch zu allgemein sind, um homogene Tiergruppen anhand des Gebisses in ihren Nahrungspräferenzen voneinander zu unterscheiden. Die beobachtbare Morphologie eines Gebisses ist das vorläufige Endprodukt einer langen Entwicklung und stellt daher lediglich den Rahmen für Tiere, welche Nahrung potentiell aufgenommen werden kann, aber

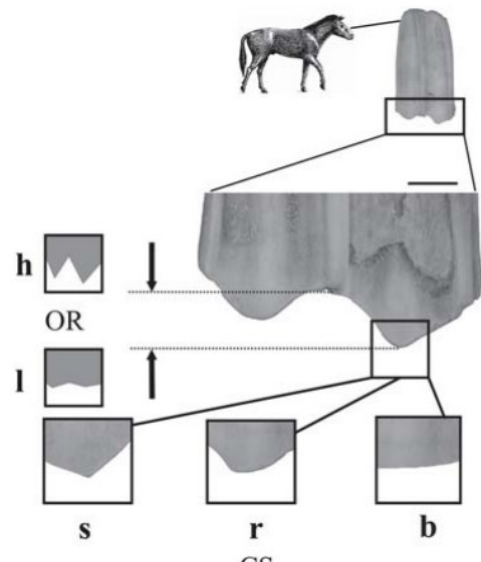


Abbildung 3: Die mesowear Variablen eines Molaren bei einem hypsodonten Huftier nach Fortelius und Solounias (2000). Das okklusale Relief (OR) kann hoch (h) oder niedrig (l) sein. Die Spitzen des Molaren (CS) können entweder spitz (s), gerundet (r) oder stumpf (b) sein. (Kaiser & Schulz 2006:190)

nicht zwangsläufig, welche Nahrung tatsächlich gefressen wird beziehungsweise wurde (Fortelius & Solounias 2000: 2; Scott 2012: 158). Falls eine Spezies aus irgendwelchen Gründen auf andere Nahrung umsteigt, wird sich die Morphologie des Gebisses im Laufe der Zeit an die neue Nahrung anpassen, um eine möglichst effiziente Nahrungsaufnahme zu ermöglichen, jedoch mit einer gewissen Zeitversetzung (Solounias & Moelleken 1999, zit. nach Scott 2012: 158).

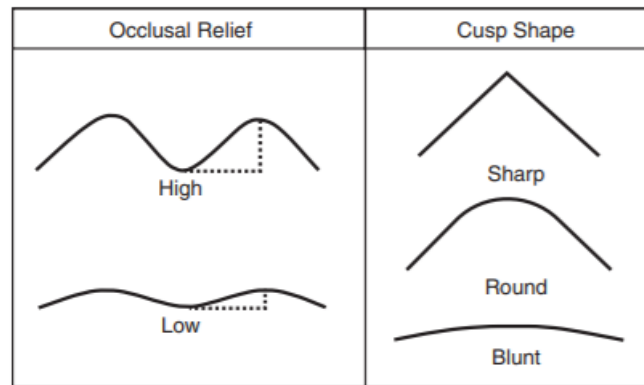


Abbildung 4: Schematische Darstellung zur Kategorisierung des okklusalen Reliefs beziehungsweise, der Form der Zahnhöcker (Cusp shape) bei einer mesowear Analyse. (Faith & Lyman 2019: 170)

Mesowear bezieht sich auf die Abnutzung, sowohl Abrasion als auch Attrition, die einem Individuum im Laufe seines Lebens widerfährt. Dabei wird das okklusale Relief der Zähne genauer betrachtet und nach bestimmten Kriterien analysiert. Fortelius und Solounias (2000: 8f.) haben zum Beispiel in ihrer Arbeit ausschließlich den zweiten Molaren im Oberkiefer (M2) von Huftieren betrachtet. Dabei wurden die bukkalen Zahnhöcker Paraconus und Metaconus in spitz, gerundet und stumpf, beziehungsweise die Furchen (valleys) zwischen den Höckern in hoch und niedrig eingeteilt (vgl. Fortelius und Solounias 2000) (siehe Abb. 3 & 4).

Um ein breiteres Anwendungsfeld für Mesowear bei Huftieren zu ermöglichen, untersuchten Kaiser und Solounias (2003), ob neben dem M2 auch andere Zähne für eine verlässliche Mesowear-Untersuchung in Frage kommen: Sie kamen zu dem Schluss, dass auch der dritte Prämolare (P3) sowie der erste und dritte Molar (M1 und M3) für eine Analyse geeignet sind. Diese Erkenntnis ist besonders hilfreich bei der Forschung an fossilen Taxa, da bei denen oft nur eine (stark) limitierte Anzahl an intakten Zähnen vorhanden ist.

Die Ergebnisse einer Mesowear-Analyse lassen somit Aussagen über die Nahrungspräferenzen eines Individuums (und dadurch einer Art) über den Zeitraum seines gesamten Lebens zu. Dadurch lassen sich deutlich genauere Aussagen zur Unterscheidung von Gruppen bezüglich ihrer Nahrungspräferenzen treffen als mit rein morphologischen Gebissbeschreibungen. Mesowear hat gegenüber Microwear den Vorteil, dass auch saisonale und regionale Unterschiede bei der Ernährung einzelner Tiere in den Ergebnissen sichtbar werden können. Die Ergebnisse der Forschungsarbeit von Fortelius und Solounias (2000) zeigen, dass mithilfe der Mesowear-Analyse ein Großteil der untersuchten Objekte in vier Hauptnahrungsklassen (Grazer, graze-dominated mixed feeders, browse-dominated mixed feeders und Browsers) eingeteilt werden konnten. Tiere, die in die Kategorie *Browser* fallen, weisen tendenziell ein höheres okklusales Relief und spitzere Zahnhöcker auf, während *Grazer* ein sehr niedriges

Relief zeigen (Fortelius und Solounias 2000; Merceron et al. :332). Die Ergebnisse der Individuen aus den Kategorien graze-dominated mixed feeders und browse-dominated mixed feeders liegen zwischen denen von *Browser* und *Grazer*. Die Arbeit zeigt außerdem, dass eine Mesowear-Untersuchung vergleichsweise einfach, billig und schnell ist, da die insgesamt 2200 untersuchten Objekte nur mit freiem Auge oder einer Handlupe untersucht werden mussten (Fortelius und Solounias 2000; vgl. Solounias & Semprebon 2002: 3).

3.4. Microwear

Eine weitere Methode der Analyse von Zahnabnutzung ist das Betrachten von microwear, also mikroskopischen Spuren im Zahnschmelz, die aufgrund ihrer Form grob in Scratches (Kratzer oder auch Striationen genannt) und Pits (Gruben) eingeteilt, analysiert und ausgewertet werden können. Es kann davon ausgegangen werden, dass die eingenommene Nahrung charakteristische Abnutzungsspuren hinterlässt, die beschrieben und schließlich als Referenz zur Bestimmung von Nahrungsgewohnheiten fossiler und rezenter Taxa herangezogen werden können. Microwear Spuren sind jedoch sehr kurzlebig und lassen nur Rückschlüsse über die Nahrungsaufnahme wenige Tage oder höchstens wenige Wochen vor dem Tod eines Tieres zu (Solounias & Semprebon 2002: 3; Merceron et al. 2010: 1). Grine (1986, zit. nach Faith & Lyman 2019: 167) nannte dies daher den Last Supper-Effekt, also den Letztes Abendmahl-Effekt. Microwear Analysen wurden bereits an einer Vielzahl an verschiedenen Tiergruppen durchgeführt, unter anderem an Primaten, Artiodactyla, Perissodactyla, Proboscideans, Rodentia, Soricidae, Carnivora und Xenarthra (vgl. Faith & Lyman 2019: 167).

Die vermutlich erste Arbeit zum Thema Microwear stammt aus den 1930er Jahren und beschäftigte sich mit mikroskopischen Spuren an Säugetierzähnen (Simpson 1933; vgl. Ungar 2015: 33). Erst in den 1950er Jahren folgten weitere Untersuchungen: Sie wurden mittels binokularen Lichtmikroskopen durchgeführt und die dabei identifizierten Abnutzungsspuren wurden qualitativ beschrieben (z.B.: Baker et al. 1959; vgl. Faith & Lyman 2019: 167). In den 1970er Jahren wurden erstmals Microwear-Analysen mithilfe eines Rasterelektronenmikroskops (REM) durchgeführt (z.B.: Walker et al. 1978; vgl. Faith & Lyman 2019: 167; vgl. Solounias & Semprebon 2002: 2). Durch die höhere Auflösung der REMs konnten deutlich genauere Aussagen über die Beschaffenheit der Abnutzungsspuren getroffen werden. Die Methode wurde in den folgenden Jahren weiter verfeinert, indem begonnen wurde, die Anzahl und Orientierung der Scratches und Pits zu erheben, beziehungsweise ihre Länge und Breite quantitativ zu erfassen (Faith & Lyman 2019: 167). Diese Methode ist jedoch sehr zeit- und kostenintensiv, schwer replizierbar und zudem sehr anfällig für Beobachtungsfehler (Grine et al. 2002). Grine et al. (2002) schlugen als weniger fehleranfällige, neue Analysemethode die Anwendung von Computerprogrammen vor. Strani et al. (2018) schlugen für moderne Microwear-Analysen das kostenlos anwendbare Programm *MicroWeaR* vor, welches zahlreiche Möglichkeiten zur Vermessung und Analyse von Zähnen

bietet und somit Beobachtungsfehler verhindert. *MicroWear* kann sowohl in Kombination mit Rasterelektronenmikroskopen als auch mit diversen Lichtmikroskopen verwendet werden. Aktuell werden Microwear-Analysen in der Regel nicht mehr mit Rasterelektronenmikroskopen durchgeführt, sondern mit Konfokalmikroskopen, wobei ein kleiner Ausschnitt des Zahnschmelzes eines ausgewählten Zahns (zum Beispiel 100x100 Mikrometer) gescannt und als dreidimensionale Punktwolke dargestellt wird. Mithilfe von Scale-Sensitive Fractal Analysis (SSFA), können verschiedene Parameter der Punktwolke mathematisch ermittelt werden (Ungar et al. 2003: 186). Dafür werden bestimmten Computerprogramme (zum Beispiel Toothfrax und Sfrax von Surfract Corporation (vgl. Brown et al.; vgl. Scott 2012) genutzt, um die dreidimensionale Darstellung der Zahnschmelzoberfläche in quantitative Ergebnisse umzuwandeln, welche als Vergleichs- und Referenzmaterial für weitere Forschungen herangezogen werden können, um neue Erkenntnisse zu Nahrungspräferenzen verschiedener Taxa zu generieren (Faith & Lyman 2019: 168). SSFA basiert auf der Erkenntnis, dass die Textur von Oberflächen nicht absolut ist, sondern sich mit dem zur Betrachtung verwendeten Maßstab ändert (Scott 2012: 160). So kann zum Beispiel eine makroskopisch betrachtete Oberfläche sehr glatt wirken, obwohl sie bei höherer Vergrößerung eine sehr raue Oberflächenstruktur aufweist. Die aus SSFA resultierenden Ergebnisse beziehen sich somit nicht mehr auf einzelne Scratches oder Pits, sondern auf die Gesamtheit der Charakteristika einer untersuchten Oberfläche, also zum Beispiel einem 100x100 Micrometer großen Zahnschmelzausschnitt. Diese Herangehensweise nennt sich *dental microwear texture analysis* (DMTA) und wurde von Ungar et al. (2003) und Scott et al. (2006) entwickelt.

Ein Faktor, der mithilfe von SSFA ermittelt werden kann, ist die Anisotropie (anisotropy oder auch surface texture directionality) (altgriech.: an = „un-“ (Präfix für Gegenteil), iso = gleich, tropos = Richtung). Dabei wird die Orientierung von Microwear-Spuren erfasst und rechnerisch erhoben. Das Ergebnis (epLsar = exact proportion length-scale anisotropy of relief) ist eine Zahl zwischen 0 und 1. Je höher das Ergebnis, desto mehr Anisotropie herrscht auf einer Oberfläche. So würde eine Fläche mit vielen parallel-laufenden Scratches einen höheren epLsar-Wert aufweisen als eine Fläche mit vielen Pits beziehungsweise mit Scratches, die keiner gemeinsamen Orientierung folgen (Ungar 2015: 35) (siehe Abb. 5).

Neben der Anisotropie kann auch die Komplexität (Asfc= Area-scale fractal complexity) erhoben werden, welche die Unterschiede in der Oberflächenstruktur verschiedener Vergrößerungen angibt (Scott 2012: 160f.). Dabei wird die Oberfläche (mit allen ihren Erhebungen und Senkungen = surface area) eines gewissen Ausschnitts in einer bestimmten Vergrößerung durch ihre Fläche (= planimetric area) dividiert. Oberflächenstrukturen mit einem hohen Asfc-Wert weisen Abnutzungsspuren in einer größeren Bandbreite von Ebenen auf, also zum Beispiel mehr Scratches und Pits, die unterschiedlich tief sind (Scott et al. 2006:

341). Eine weniger komplexe Oberfläche ist hingegen von uniformen Scratches und seichten Pits charakterisiert (siehe Abb. 5) (Ungar 2015: 35; Scott 2012: 160f.).

Heterogene Oberflächen, wie sie zum Beispiel schematisch in Abbildung 5 dargestellt werden, sind durch verschiedene Oberflächentexturen an unterschiedlichen Orten einer Oberfläche charakterisiert (Scott et al. 2006: 341). Die Heterogenität einer Oberfläche kann durch die Variation im Asfc-Wert zweier oder mehrerer (Teil-) Flächen innerhalb einer Gesamtfläche errechnet werden (Ungar 2015: 35).

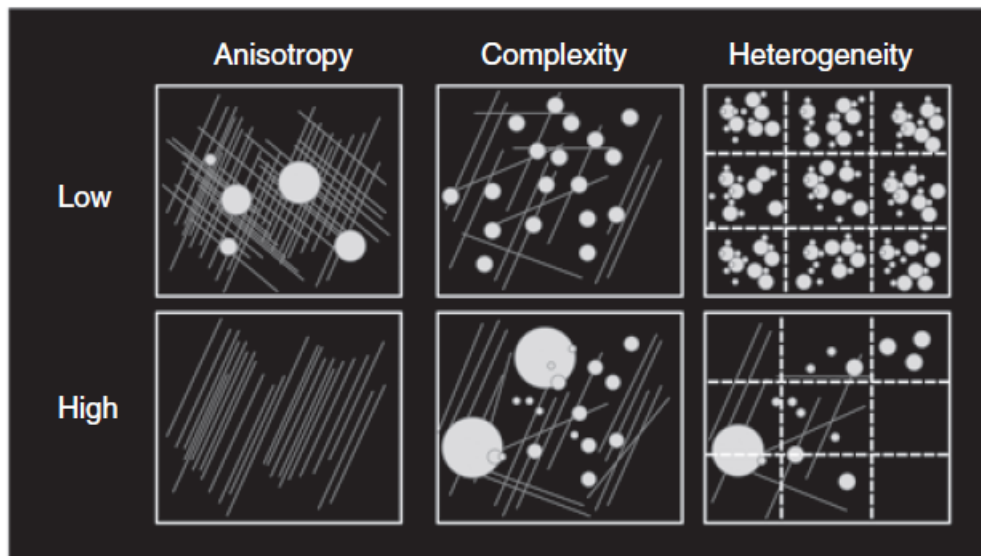


Abbildung 5: Schematische Darstellung von den Microwear- Faktoren Anisotropie, Komplexität und Heterogenität. (Souron et al. 2015, modifiziert nach Scott et al. 2006)

Der Faktor textural fill volume ergibt sich aus dem Volumen, das gebraucht wird, um die Unebenheiten einer Oberfläche mit unterschiedlich großen Quadern (zum Beispiel zwei und zehn Micrometer Seitenlänge auf der Deckfläche) auszufüllen (Scott 2012: 161). Das textural fill volume ergibt sich aus der Differenz der beiden errechneten Volumina (Scott et al. 2006: 342; Ungar 2015: 35). Das Volumen der größeren Quader (z.B.: zehn Micrometer) ergibt das structural fill volume (Sfv), während das Volumen der kleineren Quader (z.B.: zwei Micrometer) das total fill volume (Tfv) ergibt (Scott 2006: 342). In Abbildung 6 wird das „Ausfüllen“ einer Oberfläche mit unterschiedlich großen Quadern zur leichteren Vorstellung schematisch dargestellt.

Während das structural fill volume lediglich die grobe Struktur einer Oberfläche abbildet, erfassen die kleineren Quader auch feine Strukturen (zum Beispiel Scratches und Pits), also die Textur der Oberfläche. Um also Informationen über microwear Spuren zu erhalten, subtrahiert man das structural fill volume vom total fill volume (Scott 2006:342). Diese Vorgehensweise ist insbesondere wichtig bei konkaven und konvexen Objekten beziehungsweise Oberflächen, da das total fill volume bei derartigen Oberflächen selbst bei gleicher Oberflächentextur höher als bei planaren Oberflächen ist (siehe Abb. 7) (Scott 2006: 342). Eine Fläche mit tiefen, weiten und vermehrt symmetrischen Abnutzungsbereichen (zum

Beispiel Oberflächen mit einer hohen Anzahl an pits) weisen ein höheres textural fill volume auf, da vergleichsweise große Microwear-Spuren mehr Volumen bieten (Scott et al. 2006: 346). Textural fill volume kann daher als Maß für die Größe von Oberflächenabnutzungsspuren (z.B.: Scratches und Pits) genutzt werden.

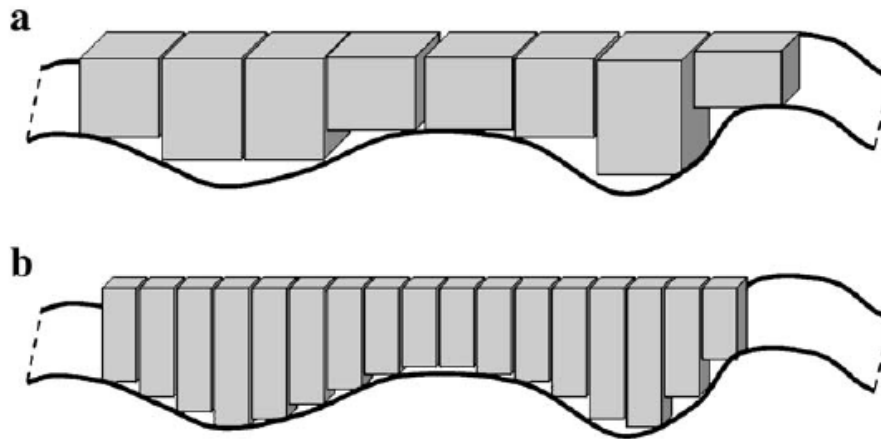


Abbildung 6: Schematische Darstellung von Quadern verschiedenen Volumens, die ein Relief auffüllen, wie es beim textural fill volume angewendet wird. In (a) wird die Oberfläche grob ausgefüllt, während durch die geringere Größe der Quader die Oberfläche in (b) deutlich genauer ausgefüllt wird. (Scott et al. 2006: 343)

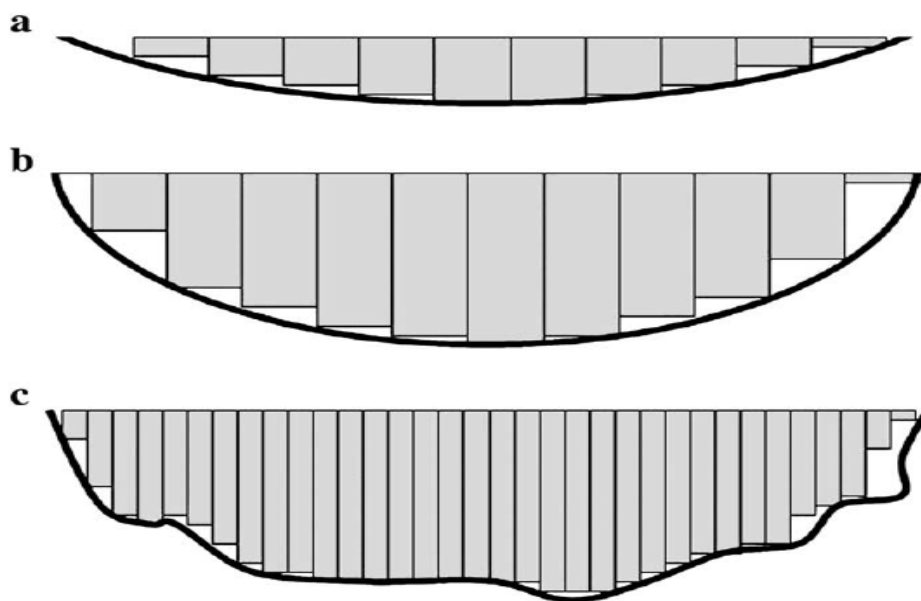


Abbildung 7: Schematische Darstellung verschiedener fill volumes. Der Vergleich zwischen a und b zeigt, dass beinahe ebene Flächen ein kleineres fill volume besitzen als (stark) konkave Flächen. Beispielsweise könnte man durch das Abziehen des structural fill volumes (b) vom total fill volume (c) das textural fill volume dieser Fläche errechnen. (Scott et al 2006: 344).

Mithilfe von microwear Analysen konnten bereits einige wichtige Erkenntnisse gewonnen werden: Zum Beispiel zeigen die Ergebnisse von Scott (2012) bei Bovidae, dass Grazer vermehrt Scratches auf der Zahnoberfläche besitzen, während der Zahnschmelz von Browsern ein vielschichtigeres Bild aufweist, in dem Kratzer verschiedener Größen teilweise übereinander liegen und vermehrt kleine Pits zu erkennen sind (siehe Abb. 8 & 9).

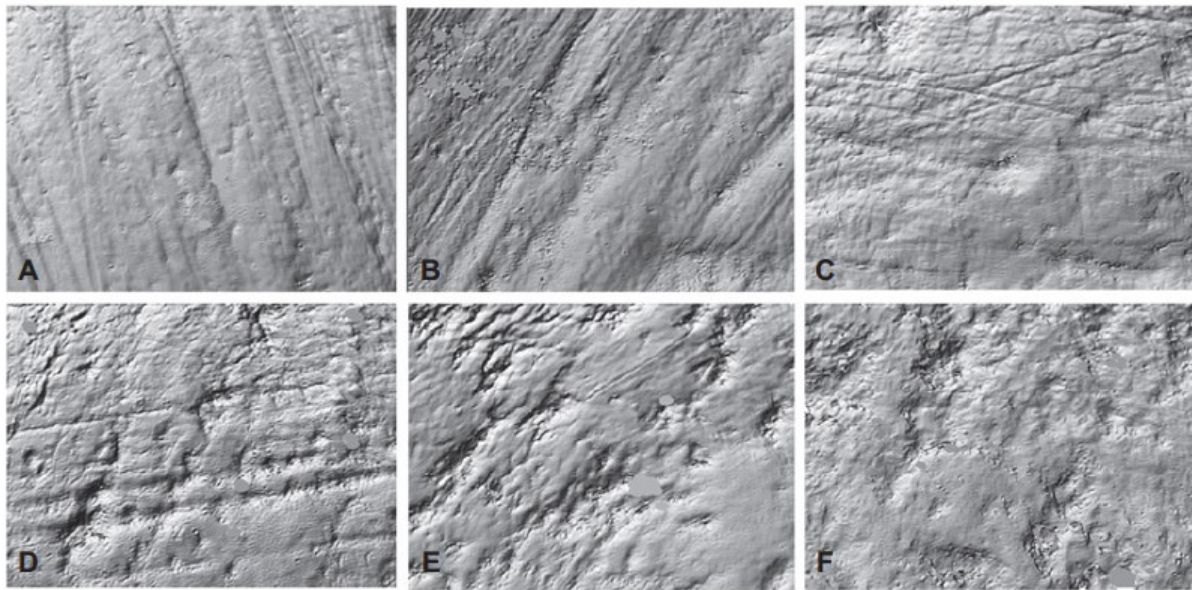


Abbildung 8: Beispiele von microwear auf der Zahnoberfläche von rezenten Bovidae aus verschiedenen Ernährungskategorien. Die gezeigten Abbildungen sind Fotosimulationen, die auf Basis der gesammelten Daten des confocal imaging profiler basieren. Die Bildauschnitte sind 276x204 Mikrometer groß. Die gezeigten Ernährungskategorien sind: Reiner Grazer (A), variabler Grazer (B), Browser-grazer Mischung (C), Generalist (D), Browser (E) und frugivore Ernährung (F). (Scott 2012: 162)

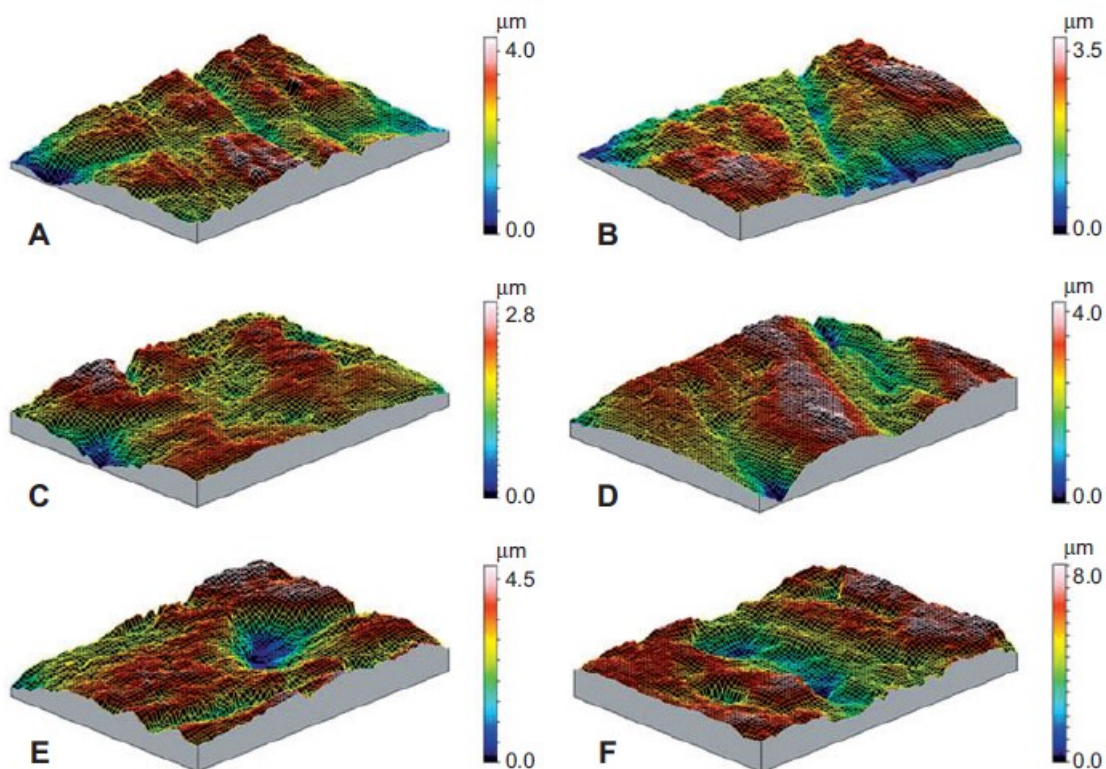


Abbildung 9: Beispiele von Microwear auf der Zahnoberfläche von rezenten Bovidae aus verschiedenen Ernährungskategorien. Diese Abbildungen sind three-dimensional meshed axonometrics basierend auf den gesammelten Daten des confocal imaging profiler. Die Bildauschnitte sind 138x104 Mikrometer groß. Die gezeigten Ernährungskategorien sind: Reiner Grazer (A), variabler Grazer (B), Browser-grazer Mischung (C), Generalist (D), Browser (E) und frugivore Ernährung (F). (Scott 2012: 162)

Obwohl das Zusammenspiel zwischen der Nahrung, dem Zahnschmelz und dem Kauverhalten von Tieren sehr komplex ist und noch nicht vollständig verstanden wird, so ist bereits seit längerem bekannt, dass die charakteristischen Scratches im Zahnschmelz von Grazern zu einem großen Teil von sogenannten Phytolithen verursacht werden. Wie der Name bereits erahnen lässt (griech. Phyton = Pflanze und lithos = Stein), handelt es sich bei Phytolithen um Silikate, die aus von Pflanzen aus der Erde aufgenommener Silikatsäure gebildet und im Lumen ihrer Epidermalzellen gelagert werden (Ungar 2015: 34). Phytolithen machen etwa 1-5% des Trockengewichts von Gräsern aus und hinterlassen bei Verzehr aufgrund ihrer Härte sichtbare Spuren, also Scratches, auf der weicheren Zahnschmelzoberfläche von Grazern (Ungar 2015: 34). Da sich die Form der Phytolithen unter den Pflanzen unterscheidet (Ungar 2015: 34) wäre es theoretisch sogar möglich, anhand von Microwear-Spuren die verzehrte Pflanze zu identifizieren. Neben Phytolithen sorgt auch anderweitiger Schmutz (zum Beispiel Quarzsand und kleine Steine), der auf den Pflanzen haftet, für Kratzer auf dem Zahnschmelz (Ungar 2015: 34; Baker et al. 1959). Die Ergebnisse von dental microwear texture analyses haben zudem gezeigt, dass die Anisotropie mit vermehrtem Verzehr von monokotylen Pflanzen bei Boviden zunimmt, die Komplexität jedoch abnimmt (DeSantis 2016: 5; Scott et al. 2012).

Im Gegensatz zu Grazern ernähren sich Browser hauptsächlich von dikotylen Pflanzen, welche weniger Phytolithen besitzen. Dadurch entstehen tendenziell weniger Kratzer, insbesondere weniger breite Kratzer, am Zahnschmelz (Merceron et al. 2007: 333). Durch den Verzehr von vermehrt harter, teilweise auch holziger Nahrung (zum Beispiel Samen) weist der Zahnschmelz von Browsern eine vergleichsweise hohe Anzahl an Pits auf (Merceron et al. 2007: 333; Solounias & Semperebon 2002). Mixed-feeder sind an einer Mischung der charakteristischen microwear Spuren von Browsern und Grazern erkennbar (Scott 2012: 158). Generell lässt sich aufgrund der Ergebnisse verschiedener Studien feststellen, dass Arten, die sich von härterer Nahrung ernähren, tendenziell mehr Pits als Scratches in ihrem Zahnschmelz aufweisen (Ungar 2015: 35).

Microwear Analysen haben sich bisher aber nicht nur bei Pflanzenfressern als hilfreich herausgestellt, sondern auch bei Insectivoren. In einer 2013 erschienenen Arbeit beschäftigten sich Purnell et al. mit dreidimensionalen Microwear-Analysen an ausgewählten Fledermausarten und lieferten vielversprechende Ergebnisse: In ihrer Forschungsarbeit konnten sie trotz teils geringer Probenanzahl die untersuchten Fledermäuse, darunter sogar kryptische Arten, anhand von Microwear-Mustern unterscheiden. Darüber hinaus konnten durch die Microwear-Analyse selbst unterschiedliche Anteile in der Nahrungszusammensetzung einzelner Tiere zwischen „harter“ (zum Beispiel Käfer) und „weicher“ (zum Beispiel Motten) Beute festgestellt werden (Purnell et al. 2013). Im Gegensatz zu Pflanzenfressern, bei denen die Abnutzungsspuren am Zahnschmelz hauptsächlich durch Phytolithen, Schmutz und harten Pflanzenteilen entstehen, wird Microwear bei Insectivoren maßgeblich durch das Chitin der gefressenen Insekten verursacht (vgl. Purnell et al. 2013: 254).

Auch die Zähne von carnivoren Säugetieren wurden bereits mithilfe von dental microwear texture analysis untersucht und es konnten Unterschiede zwischen verschiedenen Taxa festgestellt werden. Zum Beispiel konnten Schubert et al. (2010) zeigen, dass Geparden (*Acinonyx jubatus*), die sich hauptsächlich von Fleisch ernähren, eine höhere Anisotropie und eine niedrigere Oberflächenkomplexität aufweisen als Afrikanische Löwen (*Panthera leo*) und Tüpfelhyänen (*Crocota crocuta*), welche zusätzlich unter anderem auch Aas und Knochen fressen (siehe Abb. 10). Generell lässt sich beobachten, dass die Anzahl an Pits im Zahnschmelz mit dem vermehrten Kauen von Knochen zunimmt. Taxa, die sehr häufig Knochen mit den Zähnen bearbeiten (zum Beispiel Aasfresser), weisen jedoch größere Pits auf, wodurch ab einem gewissen Grad die Anzahl der Pits abnimmt, dafür aber die Größe der einzelnen Pits zunimmt (DeSantis 2016: 6). Ergebnisse aus DMTA Untersuchungen an Bären (Ursidae) zeigen zudem, dass ein vertieftes Verständnis über die Funktion einzelner Zähne bei der Nahrungsaufnahme entscheidend ist, um die Ergebnisse richtig zu deuten: Während es für Donohue et al. (2013) zum Beispiel nicht möglich war, anhand des unteren ersten Molaren (m1) von Bären Unterschiede in der Ernährung festzustellen, war es anhand des unteren zweiten Molaren (m2) möglich zwischen Bambusspezialisten, eher herbi- beziehungsweise frugivoren und eher omni- beziehungsweise carnivoren Ernährungsweisen zu unterscheiden.

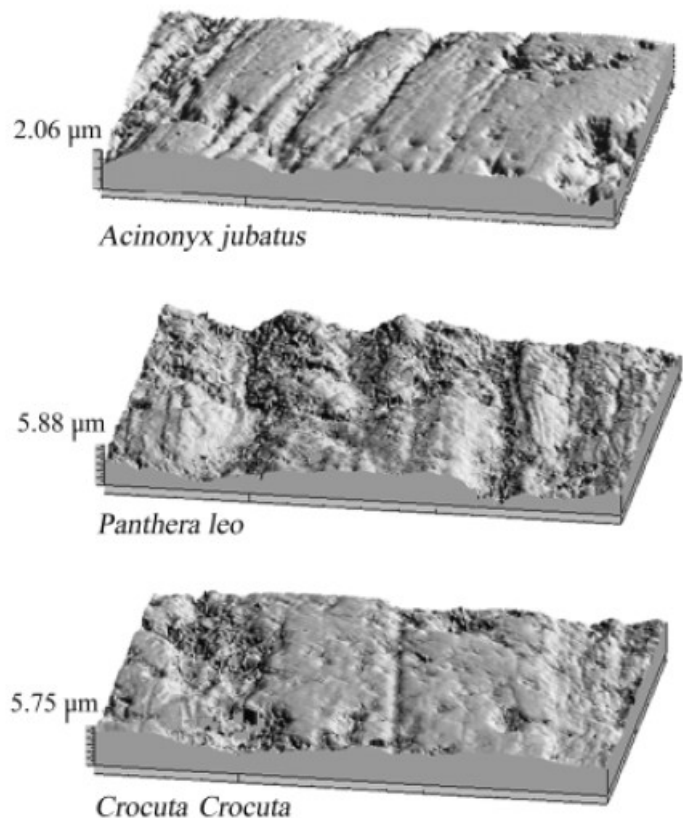


Abbildung 10: Repräsentative, dreidimensionale Darstellung der microwear Oberfläche von *Acinonyx jubatus*, *Panthera leo* und *Crocota crocuta*. Die Ausschnitte sind jeweils 102x139 Micrometer groß und die absolute Höhe des vertikalen Reliefs ist seitlich abzulesen. (Schubert et al. 2010: 261).

Microwear-Analysen können sowohl an originalem Zahnmaterial (fossil oder rezent), als auch an Abgüssen erfolgreich durchgeführt werden. Mihlbacher et al. (2016) zeigen dies beispielsweise mit der Untersuchung von microwear an Abgüssen der Zähne von diversen Ungulaten. Die Abgüsse wurden aus durchsichtigem Epoxidharz hergestellt, mithilfe eines Lichtmikroskops bei 100x-facher Vergrößerung betrachtet und mit nacktem Auge ausgewertet (Mihlbacher et al. 2016). Um Beobachterfehler zu vermeiden, wählten sie für ihre Untersuchung Taxa mit vergleichsweise großen Zähnen, zählten nur große beziehungsweise relativ deutlich sichtbare Microwear-Spuren, genauer gesagt Scratches mit einer Weite von mindestens 5 Mikrometern beziehungsweise Pits mit einem Durchmesser von mindestens 20

Mikrometern, und ließen einen einzelnen Beobachter jedes Foto insgesamt drei Mal analysieren (Mihlbacher et al. 2016). In Abbildung 11 können einige Microwear-Spuren auf der Epoxidoberfläche der Abgüsse betrachtet werden.

Die vorgestellten Beispiele von verschiedenen Methoden zur Analyse von Microwear zeigen, welchen wertvollen Beitrag diese Herangehensweise für die Klassifizierung der Nahrungspräferenzen vor allem bereits ausgestorbener, aber auch rezenter Taxa, leistet. Speziell DMTA bietet eine vergleichsweise schnelle und kostengünstige Methode für die Rekonstruktion von Nahrungsgewohnheiten fossiler Taxa und ist dabei nicht-invasiv (Purnell et al. 2013: 249). Außerdem kann fossiles Originalmaterial geschont werden, indem Abgüsse untersucht werden. Microwear-Analysen bieten zudem den Vorteil, dass potentiell die Spuren jeglicher Nahrung eines bestimmten Zeitraums (einige Tage) im Zahnschmelz sichtbar werden, im Gegensatz zu Untersuchungen des Mageninhalts von Tieren, bei denen praktisch nur die Nahrung der letzten paar Stunden zum Vorschein kommt (Merceron et al. 2010: 6). Merceron et al. (2010: 1) stellen zudem die Hypothese auf, dass sich Microwear-Analysen theoretisch als ideale Methode zur Identifizierung von sogenannten fallback foods von

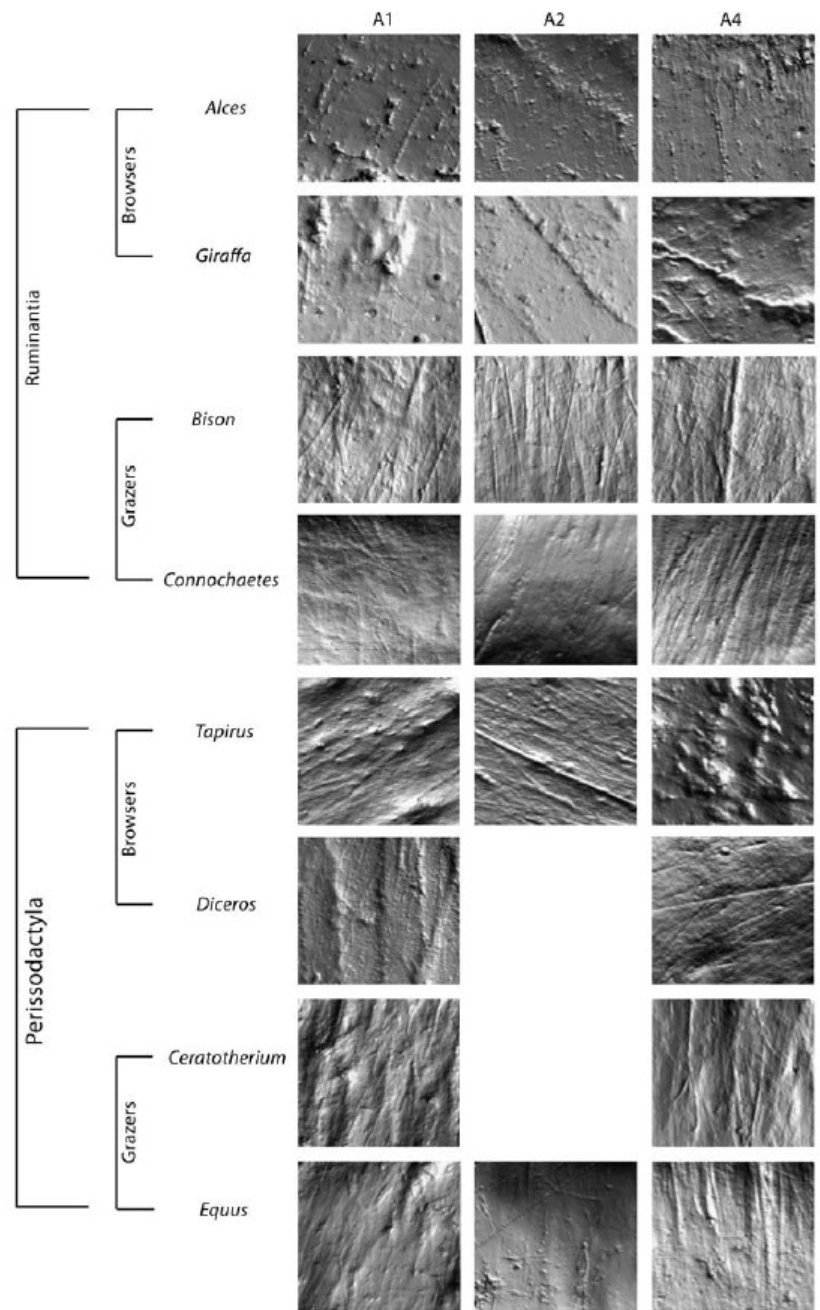


Abbildung 11: Fotoaufnahmen von Microwear auf der Oberfläche von klaren Epoxidharz Abgüssen. Jedes Foto zeigt einen Ausschnitt von 150x150 Mikrometer. Die Flächen zeigen Molaren des Oberkiefers (meist den dextralen M2) der Tiere. A1, A2 und A4 steht für die genaue Position auf jedem Zahn, wobei A1 für den labialen Streifen des Paraconus, A2 für den lingualen Streifen des Paraconus und A4 für die linguale Kante des Protoconus steht (die Position A3 beschrieb ursprünglich die labiale Kante des Protoconus wurde aber aufgrund der Beschaffenheit der Objekte im Verlauf der Forschung verworfen). (Mihlbacher et al. 2016: 103)

Taxa, die sich kurz vor dem Aussterben befinden, eignen. Lambert und Rothman (2015: 494) beschreiben fallback foods als die notwendige Umstellung eines Tieres auf eine andere Futterquelle, ausgelöst durch die Knappheit der ursprünglich präferierten Nahrungsquelle.

Trotz allem sind viele Zusammenhänge, die letztendlich Microwear-Spuren verursachen, nicht vollständig geklärt. Zum Beispiel ist nach wie vor unklar, welchen Einfluss (harte) Partikel, die an gefressener Nahrung haften können (wie etwa Quarzsand), tatsächlich auf die Entstehung von Microwear haben. Teaford et al. (2020: 451) stellen zudem fest, dass Zahnschmelz und Nahrung in den meisten Studien als unveränderliche, homogene Feststoffe behandelt werden, obwohl sie in Wirklichkeit selbst meist aus verschiedensten Substanzen bestehen und die Nahrung beim Kauen in immer kleinere Teile zerfällt, die alle ihre eigenen Eigenschaften besitzen. Somit ist die Entstehung von Microwear von einer Vielzahl an Faktoren abhängig, die bisher nur unzureichend erforscht werden konnten.

Außerdem werden Microwear-Analysen oft als taxon-freie Methode oder Technik bezeichnet (vgl. Andrews & Hixson 2014; vgl. Faith & Lyman 2019), da man davon ausgeht, dass Microwear in erster Linie durch die Eigenschaften der Nahrung verursacht wird und vererbte Merkmale aufgrund von verschiedenen Verwandtschaftsbeziehungen weniger relevant sind. Eine Studie von Christensen (2014) scheint diese Ansicht zu stützen, da ihre Ergebnisse keine statistischen Unterschiede zwischen den auf Microwear untersuchten Marsupialia und Placentalia zeigte. Die darin angewendeten Methoden wurden jedoch aufgrund ihrer schlechten Wiederholbarkeit und der fehlenden Objektivität kritisiert, und infolgedessen die Ergebnisse angezweifelt (vgl. Mhlbacher et al. 2016: 109). Tatsächlich ist Microwear vom Kauverhalten der jeweiligen Taxa abhängig, da für die Entstehung von Scratches eher harte Partikel (zum Beispiel Phytolithen) horizontal oder vertikal am Zahn schleifen müssen, während Pits durch den auf einen Stoff (zum Beispiel einen Samen) herrschenden vertikalen Druck auf eine Zahnoberfläche entstehen können (Mhlbacher et al. 2016: 98f.). Daher sind die Spuren von Microwear nicht allein auf die Nahrung und ihre Eigenschaften zurückzuführen, sondern auch stark vom Kautvorgang selbst beziehungsweise der Funktion, der Form und den Eigenschaften der Zähne (zum Beispiel Härte und Brüchigkeit), der Morphologie des Kiefers und der Ausprägung der (Kau-)Muskulatur abhängig (Mhlbacher et al. 2016: 99, Maas 1988: 34). Zudem kann auch das Verhalten einer Spezies zu Spuren im Zahnschmelz führen, wie zum Beispiel durch das Schärfen von Zähnen an geeigneten Oberflächen. Es ist daher wahrscheinlich, dass Microwear-Analysen keine rein taxon-freie Methode darstellen. Zu diesem Ergebnis kommen auch Mhlbacher et al. (2016), deren Ergebnisse darauf hindeuten, dass es durchaus taxon-spezifische Unterschiede bei Microwear Analysen gibt, wenn auch vergleichsweise geringe.

4. Dimylidae (Eulipotyphla)

Die bereits ausgestorbene Gruppe der Dimylidae, zu der auch die in dieser Arbeit untersuchten Vertreter *Chainodus intercedens* und *Plesiodimylus* sp. zählen, gehören zur Ordnung der Eulipotyphla, welche derzeit unter anderem die Erinaceidae (Igel), die Soricidae (Spitzmäuse) und die Talpidae (Maulwürfe) umfasst (Klietmann et al. 2015: 278). Dimylidae zeichnen sich durch die Reduktion der im Säugetiergebiss ursprünglich vorhandenen drei Molaren auf zwei Molaren aus, welchen sie auch ihren wissenschaftlichen Namen verdanken (dimyli heißt soviel wie „zwei Molaren“) (Schmidt-Kittler 1973: 136; Gaillard 1899: 2; Schlosser 1886: 103). Ursprünglich zählten die Dimyiden zur Ordnung der Insectivora, welche eine paraphyletische Gruppe darstellte und gewissermaßen als „Auffangbecken“ für schwer zuordenbare Taxa fungierte.

Die Gattung *Chainodus*, zu der *Ch. intercedens*, *Ch. sulcatus*, *Ch. eggingensis* und *Ch. ulmensis* gehören (Ziegler 1999: 68), wurde 1990 von Ziegler eingeführt, da die bisherige Gattungsbezeichnung *Cordylodon* aufgrund einer vermeintlichen Ähnlichkeit mit *Cordylodon haslachensis* entstand, welche sich als falsch herausstellte (Ziegler 1990: 46). Dieser Fehler ist darauf zurückzuführen, dass der Holotypus von *C. haslachensis* verloren ging und erst Jahrzehnte später wieder gefunden und von Ziegler (1990) neu beschrieben wurde (Van den Hoek Ostende 1995: 22). Demnach ist *C. haslachensis* zurzeit die einzige Spezies der Gattung *Cordylodon*.

Die Dimyiden umfassen derzeit 16 Arten aus acht Gattungen (Rzebik-Kowalska 2009: 54; Van den Hoek Ostende 1995: 23;27) und wurden aufgrund ihrer Zahnmorphologie in verschiedene Unterfamilien aufgespalten, unter anderem den Dimylinae und den Cordylodontinae (siehe Abb. 12) (vgl. Van den Hoek Ostende 1995; vgl. Thenius 1969: 129; vgl. Müller 1967: 85; vgl. Hürzeler 1944; vgl. Wegner 1913). Der letzte bekannte gemeinsame Vorfahre der beiden Unterfamilien ist *Exoedaenodus* (siehe Abb. 13), welcher noch drei Molaren besitzt (Müller 1967: 85f.).

A) Wegner, 1913	B) Hürzeler, 1944	C) Müller, 1967	D) Classification proposed in this paper
Dimylidae	Dimylidae	Dimylidae	Dimylidae
Dimylinae	Plesiodimylinae	Dimylinae	
<i>Dimylus</i>	<i>Plesiodimylus</i>	<i>Dimylus</i>	<i>Dimylus</i>
<i>D.paradoxus</i>	<i>P. chantrei</i>	<i>D.paradoxus</i>	<i>D.paradoxus</i>
<i>Plesiodimylus</i>		<i>Plesiodimylus</i>	<i>Plesiodimylus</i>
<i>P. chantrei</i>	Dimylinae	<i>P. chantrei</i>	<i>P. chantrei</i>
	<i>Dimylus</i>	<i>P. huerzeleri</i>	<i>P. huerzeleri</i>
	<i>D.paradoxus</i>		<i>P. crassidens</i>
	<i>Dimyloloides</i>	<i>Dimyloloides</i>	<i>Dimyloloides</i>
	<i>D. stehlini</i>	<i>D. stehlini</i>	<i>D. stehlini</i>
			<i>D. vireti</i>
			<i>D. rigassii</i>
	<i>Exoedaenodus</i>	<i>Exoedaenodus</i>	<i>Exoedaenodus</i>
	<i>E. schaubi</i>	<i>E. schaubi</i>	<i>E. schaubi</i>
Cordylodontinae		Cordylodontinae	
<i>Cordylodon</i>	<i>Cordylodon</i>	<i>Cordylodon</i>	<i>Cordylodon</i>
<i>C. haslachensis</i>	<i>C. haslachensis</i>	<i>C. haslachensis</i>	<i>C. haslachensis</i>
		<i>C. intercedens</i>	
<i>Metacordylodon</i>	<i>Metacordylodon</i>	<i>Metacordylodon</i>	<i>Metacordylodon</i>
<i>M. schlosseri</i>	<i>M. schlosseri</i>	<i>M. schlosseri</i>	<i>M. schlosseri</i>
	<i>Pseudocordylodon</i>	<i>Pseudocordylodon</i>	<i>Chainodus</i>
	<i>P. vireti</i>	<i>P. vireti</i>	<i>C. intercedens</i>
			<i>C. sulcatus</i>
			<i>C. eggingensis</i>
			<i>C. ulmensis</i>
			<i>Turkodimylus</i> n.g.
			<i>T. hartogi</i> n.g. n.sp.
			<i>T. sondaari</i> n.g. n.sp.

Abbildung 12: Verschiedene Arten der Klassifizierung von Dimylidae. A) Wegner (1913), B) Hürzeler (1944), C) Müller (1967), D) Van den Hoek Ostende (1995). (Van den Hoek Ostende 1995: 23)

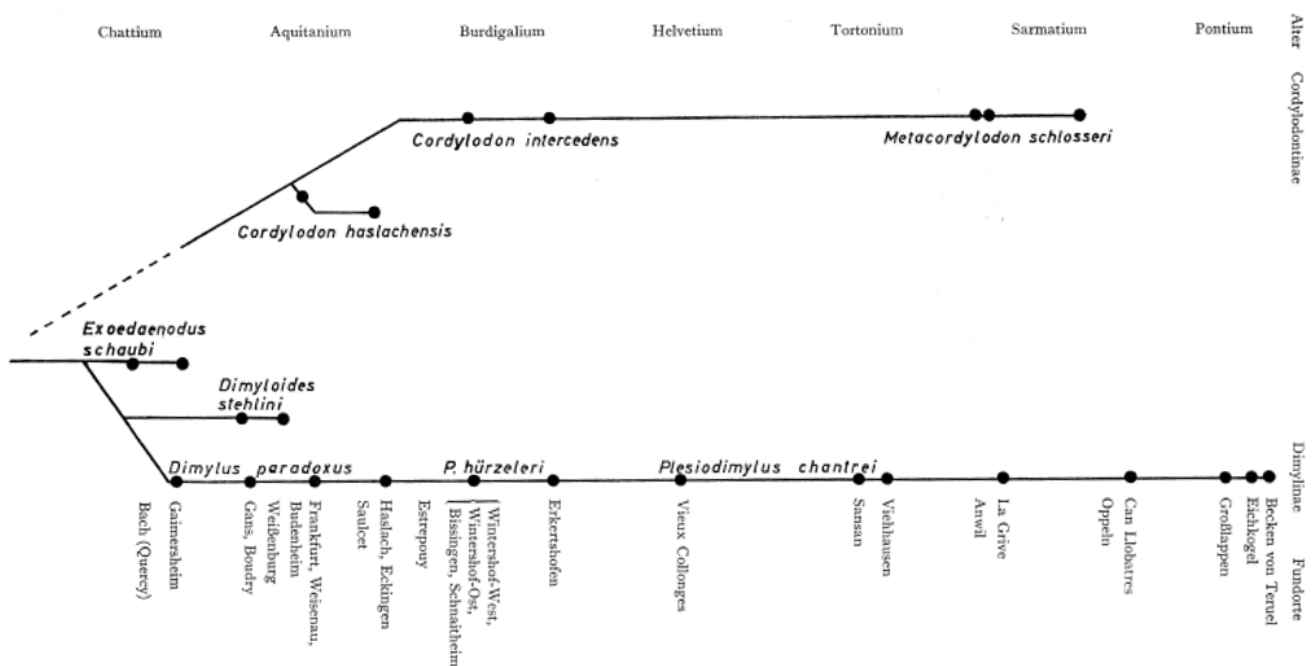


Abbildung 13: Die stratigraphische Verbreitung der Dimylidae vom Oberoligozän/ Chattium (28Ma Jahre) bis zum Ende des Miozän (5,3 Ma Jahre) und ihre Fundstellen, sowie die systematischen Beziehungen einiger Arten. (Müller 1967: 88)

Abgesehen vom fehlenden dritten Molaren sind Dimyliden gut an ihren exoedaenodonten (über den Kiefferrand herausragenden) und amblyodonten (aufgequollenen/plumpen) Zähnen erkennbar (siehe Abb. 14 & 15) (Schlosser 1886: 103; Thenius 1969: 128, Ziegler 1999: 64). Neben den charakteristischen Zähnen besitzen Dimyliden eine relativ kurze und massige Schnauze, welche ein sehr kräftiges Gebiss nahelegt (Schmidt-Kittler 1973: 126). Diese Charakteristika lassen auf eine harte Nahrung schließen. Es ist von einigen Reptilien, zum Beispiel Nilwaranen (*Varanus niloticus*), aber auch von Fischen und Säugetieren, zum Beispiel Seeottern (*Enhydra lutris*), bekannt, dass sie ihre exoedaenodonten und amblyodonten Zähne zum Knacken von hartschaligen Wirbellosen nutzen (Rzebik-Kowalska 2009: 54; Peyer 1968: 138; Müller 1967: 89). Daher geht man davon aus, dass sich auch Dimyliden malacophag, also von Mollusken, vor allem von Gastropoda (Schnecken), ernährten (vgl. Furió et al. 2011: 226; Rzebik-Kowalska 2009: 54; Müller 1967: 89).

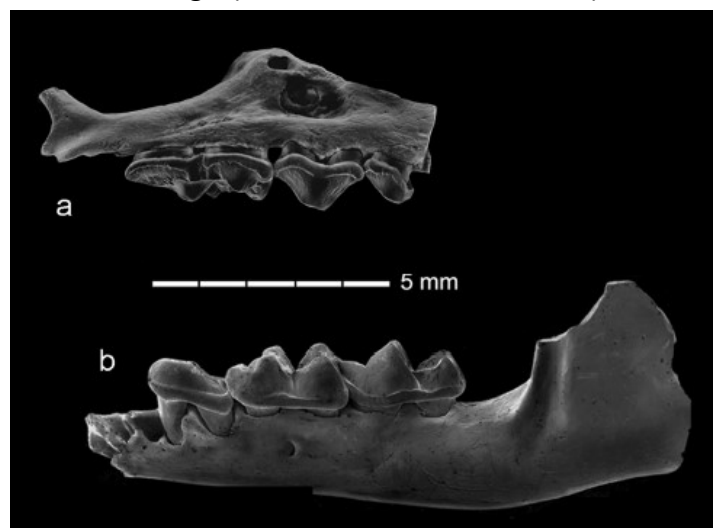


Abbildung 14: Seitenansicht auf die exoedaenodonten und amblyodonten Zähne von Dimyliden. Zur Erklärung:
a: *Dimylus aff. paradoxus* Oberkiefer mit P3, P4 und M1 dex., labiale Ansicht
b: *Dimylus aff. paradoxus* Unterkiefer mit p4, m1 und m2 sin., labiale Ansicht (Van den Hoek Ostende & Fejfar 2015: 456, modifiziert)

Die schlankere und schmalere Zahnmorphologie von *Plesiodimylus hürzeleri* und *Plesiodimylus chantrei* (siehe Abb. 15) aus der Unterfamilie der Dimylinae deutet hingegen auf eine weniger spezialisierte Ernährungsweise hin (Müller 1967: 89; Ziegler 1999: 67; vgl. Ziegler 2008: 162). Vermutlich bestand ein Großteil der Nahrung von *Plesiodimylus* sp. aus Insekten und ähnelte der von rezenten Talpiden und Erinaceiden (Rzebik-Kowalska 2009: 54; Ziegler 1999: 68). Aufgrund der zahnmorphologischen Besonderheit stellt Hürzeler (1944 zit. nach Ziegler 1999: 67 & Müller 1967: 85) *Plesiodimylus* in eine eigene Unterfamilie, die Plesiodimylinae (vgl. Abb. 12). Diese Zuordnung erwies sich aber später als falsch, da *Plesiodimylus* morphologisch von *Dimylus* abgeleitet werden kann (Müller 1967: 85).

Da sich die Dimyliden, abgesehen von *Plesiodimylus*, wahrscheinlich vorwiegend von Schnecken ernährt haben, ist es anzunehmen, dass die Umweltbedingungen vergleichsweise feucht waren. (Van den Hoek Ostende 2001: 105; Müller 1967: 89). Manche Dimyliden könnten sogar eine semi-aquatische Lebensweise eingeschlagen haben (Van den Hoek Ostende 2001: 105). Einige Forschungsarbeiten belegen, dass Zentraleuropa im Miozän subtropische bis warme Temperaturen mit feuchten Bedingungen lieferte (vgl. Furió et al. 2011: 225). Große Teile Europas waren zudem von Wäldern und seichten Gewässern bedeckt (Antón & Agustí 2002: 93). Die vorherrschenden klimatischen Bedingungen im Miozän passen demnach gut zur wahrscheinlich malacophagen Lebensweise der meisten Dimyliden. Im Gegensatz zu Zentraleuropa

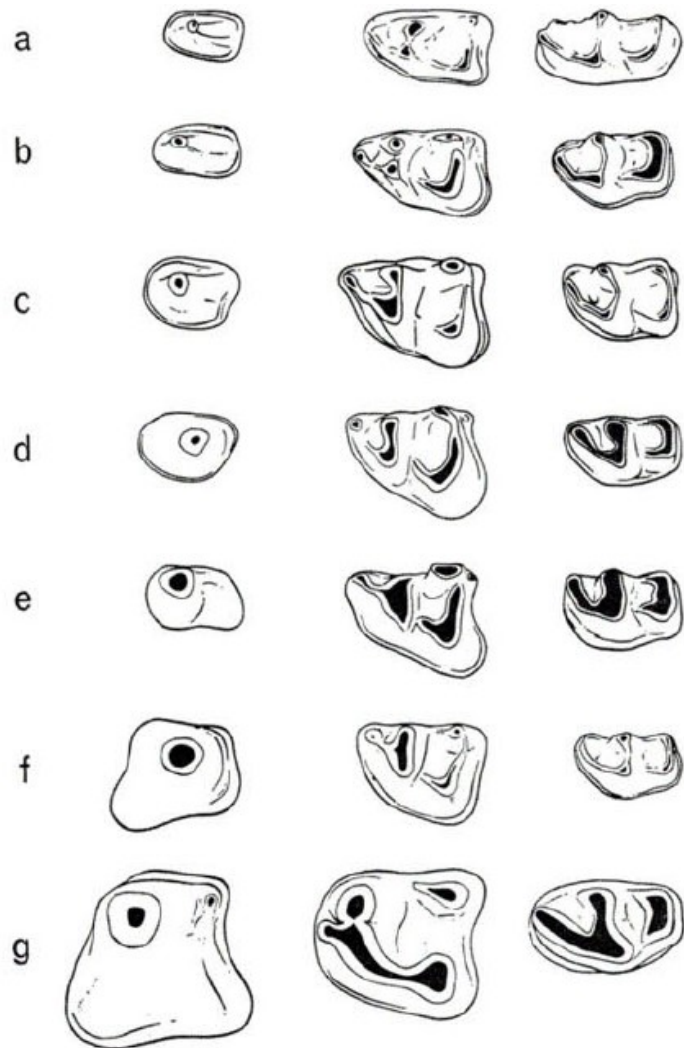


Abbildung 15: Darstellungen des vierten Prämolaren (P4) (links), sowie des ersten (mittig) und zweiten Molaren (rechts) (M1 & M2) verschiedener Dimyliden im Vergleich: a) *Plesiodimylus*, b) *Dimylus*, c) *Exoedaenodus*, d) *Dimyloides*, e) *Pseudocordylodon*, f) *Cordylodon*, g) *Metacordylodon*. (Thenius 1969: 130)

wurden die Bedingungen in Richtung Süden (Mittelmeerraum) immer trockener mit vermehrter Niederschlags-Saisonalität (vgl. Furió et al. 2011: 225). Passend dazu nehmen auch die Fossilienfunde von Dimyliden nach Süden zunehmend ab (vgl. Furió et al. 2011). Für eine

kompakte Zusammenfassung des Klimas im Oligozän und Miozän siehe Nimmervoll (2020). Agusti und Anton (2002) geben eine ausführliche Beschreibung der klimatischen Verhältnisse zu dieser Zeit.

Generell sind die meisten Insectivoren gute Indikatoren für ein feuchtes Klima, da sie sich Großteils von kleinen Invertebraten ernähren, die zahlreich in den obersten Erdschichten von Wäldern vorkommen (Van den Hoek Ostende 2001: 105). Ein derartiges Umfeld wäre durchaus denkbar für Dimyliden und würde auch Schnecken einen geeigneten Lebensraum bieten. Der Vollständigkeit halber muss aber erwähnt werden, dass es sowohl Insectivoren, zum Beispiel *Hemiechinus auritus* und *Paraechinus aethiopicus*, als auch Schnecken gibt, die gut mit einem vergleichsweise trockenen Klima zurechtkommen (Klietmann et al. 2015: 278).

Geographisch waren Dimylidae vor allem in Europa verbreitet, speziell im heute deutschsprachigen Raum (Österreich, Deutschland und Schweiz), aber es sind auch Fossilien aus Spanien, Portugal, Griechenland, Frankreich, Polen, Serbien, Ungarn, Slowakei, Ukraine und der Tschechischen Republik bekannt (Klietmann et al. 2014; Rzebik-Kowalska 2009: 54; Ziegler 2005: 132; Ziegler 1999: 64ff.; Müller 1967). Die relative Häufung der Dimyliden in Zentraleuropa hängt vermutlich mit den zuvor beschriebenen klimatischen Bedingungen im Miozän zusammen. Die bisher erste Beschreibung eines Dimyliden aus einem Land außerhalb Europas fand 1980 mit *Plesiodimylus crassidens* in der Türkei statt (Ziegler 1999: 68). Seither wurden weitere Funde in der Türkei gemacht und die Gattung *Turkodimylus* mit den Arten *T. hartogi* und *T. sondaari* beschrieben (vgl. Ziegler 1999: 68; Van den Hoek Ostende 1995: 20).

Die am weitesten verbreitete Gattung stellt nach derzeitigem Wissen *Plesiodimylus* dar, welcher abgesehen von Portugal in allen oben genannten Ländern in insgesamt über 70 Fundstellen identifiziert werden konnte (Rzebik-Kowalska 2009: 54). Untersuchungen aller Dimyliden Funde zeigen, dass diese vermutlich vom späten Oligozän bis zum Ende des Miozäns lebten (Crespo et al. 2018: 360, Ziegler 1999: 64). Die Blütezeit der Dimyliden dürfte das Agenium (23,8–20Ma Jahre) am Beginn des Miozäns dargestellt haben, in dem die Fossilien von sieben verschiedenen Spezies festgestellt werden konnten (Ziegler 1999: 64). Nach dem frühen Miozän nahm die Diversität der Dimyliden drastisch ab und alle weiteren Funde beschränkten sich auf die Gattungen *Plesiodimylus* und *Metacordylodon*, sowie auf die Spezies *Chainodus intercedens* (Van den Hoek Ostende & Fejfar 2015: 453).

Bisher wurden von Dimyliden einzig Schädel- und Zahnfragmente gefunden, aber noch kein vollständiges Exemplar (Ziegler 1999: 64). Gaillard (1899: 78) beschreibt zwar den Fund eines dimyliden Humerus, doch dieser stellte sich im Nachhinein als falsch heraus (Müller 1967: 84f.; vgl. Thenius 1969: 129). Dennoch geht man davon aus, dass ihr Körperbau dem von Erinaceiden, Soriciden und Talpiden ähnelt (vgl. Schlosser 1886: 103). Die systematische Stellung der Dimyliden war lange Zeit unklar, da ihre Merkmale nicht eindeutig einer einzelnen Verwandtschaftsgruppe zugeordnet werden konnten (Schlosser 1886: 104; Schmidt-Kittler 1973: 136). Dimylie, also das Vorhandensein von nur zwei Molaren, ist sowohl bei Soriciden als auch bei Erinaceiden bekannt (Thenius 1969: 128). Exoedaenodonte Zähne sind hingegen nur bei Erinaceiden bekannt. Aufgrund der Tatsache, dass Erinaceiden und Dimyliden ein

funktionales Milchgebiss besitzen, sah Thenius eine nahe Verwandtschaft der beiden Gruppen als wahrscheinlich an (Schlosser 1886: 105; Thenius 1969: 129). Fehlende Jochbögen könnten jedoch als soricide Eigenschaft gedeutet werden (Schmidt-Kittler 1973: 136). Nach heutigem Wissensstand werden die Dimyliden systematisch am nächsten zu den Talpiden gestellt, selbst wenn diese bereits stark zurückgebildete Milchzähne aufweisen (Klietmann et al. 2015: 278, Schmidt-Kittler 1973: 130, 136; Engesser 1976: 801f.).

5. Gebissbeschreibung

5.1 Allgemeine Gebissbeschreibung

Das Gebiss der Säugetiere zeigt viele Anpassungen und Spezialisierungen. Es unterscheidet sich zu dem von anderen Vertebraten unter anderem durch das Auftreten von meist nur einem Zahnwechsel, der das Milchgebiss mit dem Dauergebiss ersetzt, und die Spezialisierung der einzelnen Zähne, die Heterodontie (Ziegler 2009: 162; vgl. Peyer 1968: 10ff.). Außerdem sind die Zähne von Säugetieren durch eine oder mehrere Wurzeln in Alveolen im Kieferknochen verankert, wodurch man sie in Zahnkrone, Zahnhals und Zahnwurzel einteilen kann (siehe Abb. 16) (Ziegler 2008: 162; Peyer 1968: 13). Normalerweise ist die Anzahl der Zähne bei Säugetieren auf maximal elf pro Kieferhälfte beschränkt, also auf 44 Zähne insgesamt (Ziegler 2008: 162). Zu den Ausnahmen zählen zum Beispiel die Delfine (*Delphinus* sp.), welche über 250 (sekundär homodonte) Zähne aufweisen (Peyer 1968: 272).

Aufgrund der Form, Position und anderen Faktoren kann man vier verschiedene Grundzahnarten identifizieren: die Dentes Incisivi (Schneidezähne), die Dentes Canini (Eckzähne), die Dentes Premolares (Vorbackenzähne) und die Dentes Molares (Backenzähne) (Ziegler 2009: 162; Peyer 1968: 12), wobei die Bezeichnung Dentes meist nicht explizit genannt wird und auch in dieser Arbeit aus pragmatischen Gründen weggelassen wird. Die Incisivi sind meist relativ spitz oder weisen eine meißelähnliche Form auf (Ziegler 2009: 162; Peyer 1968: 12). Canini haben oft eine einfache Kegelform, wie etwa beim Menschen, und sind oft vergleichsweise lang (Myers et al. 2021; Peyer 1968: 12). Die Prämolaren unterscheiden sich von

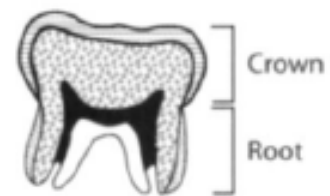


Abbildung 16: Darstellung eines Molaren. Der obere Teil wird als Zahnkrone (Crown), der untere Teil als Zahnwurzel (Root) bezeichnet. Der schmale Bereich zwischen den beiden wird Zahnhals genannt. (Strömberg 2006: 238; überarbeitet nach Janis & Fortelius 1988: 209)

den Molaren in erster Linie dadurch, dass sie bereits im Milchgebiss vorkommen, während die Molaren erst im Dauergebiss hervortreten und keinen Zahnwechsel mehr vollziehen (Myers et al. 2021). Üblicherweise sind sie ein wenig kleiner als die Molaren (Myers et al. 2021). Ein typisches Säugetiergebiss beinhaltet bis zu drei Incisivi, einen Caninus, bis zu vier Prämolaren und bis zu vier Molaren (Peyer 2008: 162). Beuteltiere (Marsupialia) weisen in der Regel drei Prämolaren und vier Molaren auf, während höhere Säugetiere (Placentalia), mit der Ausnahme des Löffelhundes (*Otocyon megalotis*), maximal drei Molaren ausbilden.

Sowohl Prämolaren als auch Molaren können verschiedenste Formen annehmen und übernehmen je nach Gestalt unterschiedliche Aufgaben (siehe Kapitel 3.1. Funktion der Zähne) (Myers et al. 2021). Sie können aufgrund ihrer Form und der Anzahl der Spitzen und Höcker unterschieden und benannt werden und sind daher auch taxonomisch von besonderer Bedeutung (Thenius 1989: 11). So kann man Molaren auch nach ihrer Höhe in hypso-, meso- und brachydont einteilen (Janis 1988: 368), wobei es viele verschiedene Interpretationen und

Auslegungen für diese drei Begriffe gibt (vgl. Janis 1988; vgl. Mones 1982). Es herrscht jedoch Einigkeit darüber, dass hypsodonte Zähne unter anderem durch ihre Höhe definiert sind, die höher sein muss als die Zahnlänge (von anterior bis posterior) (Janis 1988: 368; vgl. Mones 1982). Hypsodontie beschreibt zudem das limitierte Wachstum der Zähne, im Gegensatz zu Hypselodontie, womit es häufig verwechselt wird (Mones 1982: 107). Hypselodonte Zähne sind neben ihrer Höhe durch unlimitiertes Zahnwachstum definiert (Mones 1982: 107). Mones (1982) schlägt daher vor, Hypsodontie mit dem Begriff Protohypsodontie zu ersetzen und anstatt Hypselodontie den Begriff Euhypsodontie zu benutzen, um Missverständnissen vorzubeugen. Brachydonte Zähne weisen hingegen eine niedrige Zahnkrone auf (Janis 1988: 368). Der Begriff mesodont beschreibt „ein Zwischenstadium zwischen niedrig- (brachyodontem) und hochkronigem (hypselodontem/hypsodontem) Zahnwuchs“ (Lehmann 1964: 179) und kann daher nur in Relation zu den anderen beiden Begriffen verwendet werden (Mones 1982: 110).

Neben der Zahnhöhe kann auch die Kaufläche der Molaren benannt werden. Abbildung 17 bietet einen Überblick über verschiedene Molarenmuster. Die verschiedenen Molarenmuster sind in verschiedenen evolutionären Linien teilweise mehrfach parallel entstanden, können aber alle auf einen Grundtyp zurückgeführt werden, nämlich den tribosphenischen Molaren (auch genannt tritubercularer, trituberculosectorialer oder trigonaler Molar) (siehe Kapitel 3.1. Funktion der Zähne) (Thenius 1989: 13, Simpson 1933: 130). Bunodonte Molaren (griech. bounos = Hügel/hügelig) zeichnen sich durch ihre primär vier Zahnhöcker (= quadritubercular) aus, die sich im Laufe der Evolution aber teilweise vermehrt haben (= polybunodont) (Spektrum 1999a; Thenius 1989: 13; Janis & Fortelius 1988: 199). Sie kommen typischerweise bei Allesfressern, zum Beispiel bei Schweinen, Flusspferden und bei Menschen, vor (Spektrum 1999a; Thenius 1989: 13). Wenn die Außen- und Innenhöcker der Molaren infolge von Kantenbildung ein sichel- oder halbmondförmiges Muster bilden, dann spricht man von selenodonten Zähnen (Thenius 1989: 13). Dieses Molarenmuster ist speziell für Paarhufer charakteristisch, es kommt aber unter anderem auch bei einigen Nagetieren vor. Dilambdodonte Zähne kommen unter anderem bei einigen Insectivoren vor und sind durch ein W-förmiges Muster charakterisiert, welches durch die Außenhöcker des Molaren gebildet werden (Thenius 1989: 13). Bei zalambdodonten Zähnen, wie sie zum Beispiel Tenreciden haben, bilden die Außenhöcker der Molaren ein V-förmiges Muster (Thenius 1989: 13). Bei lophodonten Zähnen sind die Höcker durch sogenannte Joche (Schmelzleisten) quer oder längs verbunden, wobei eine Vielzahl verschiedener Verbindungsmöglichkeiten besteht (Thenius 1989: 13). Sie kommen zum Beispiel bei Tapiren vor (Thenius 1989: 13). Oft findet auch eine Mischung dieser Molarenmuster statt (siehe Abb. 17). So weisen Tapiroidea eine Kombination aus Lophodontie und Bunodontie, sogenannte Bunolophodontie auf (Thenius 1989: 13). Der Lamellenzahn von Proboscidea ist eine weiterentwickelte Form der Polylophodontie, die durch Hypsodontie ermöglicht wird (Thenius 1989: 13f.).

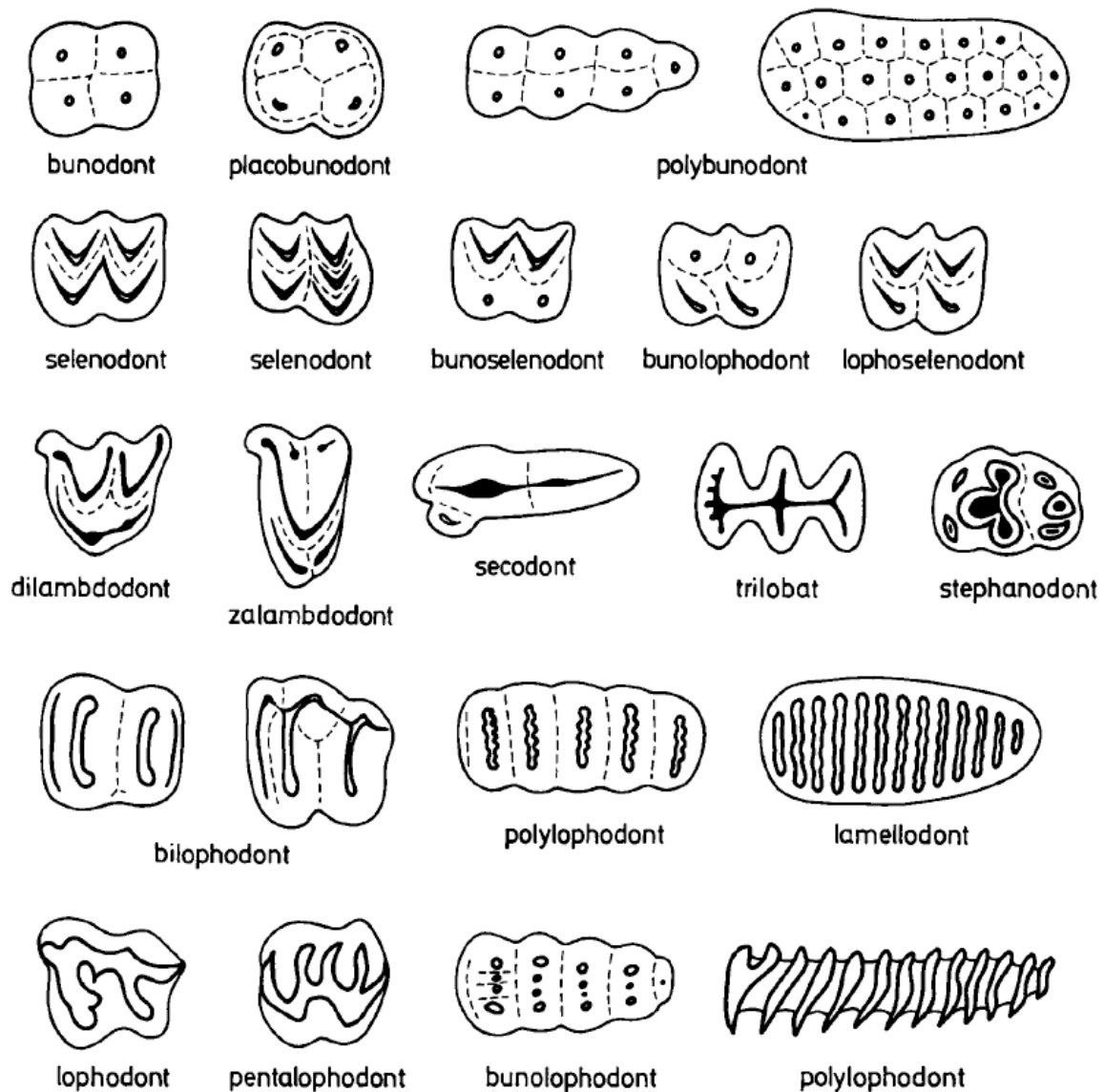


Abbildung 17: Schematische Darstellung verschiedener Molarenmuster bei Mammalia. Die Zähne sind so abgebildet, dass mesial links und bukkal oben ist. (Thenius 1989: 12)

Die gängige Benennung der Molarenhöcker bei Säugetieren geht ursprünglich auf die nach wie vor umstrittene Trituberkulartheorie (vgl. Cope 1884; vgl. Osborn 1888) zurück, welche die phylogenetische Entstehung von vielhöckriger Molaren zu erklären versucht (Lehmann 1964: 312f.; Spektrum 1999b). Dabei werden die Molarenhöcker im Oberkiefer allgemein Konen genannt (Myers et al. 2021). Die verschiedenen Konen werden durch das Anhängen eines Präfixes unterschieden. Die wichtigsten Konen im Oberkiefer sind dabei der Proto-, Para-, Meta-, Hypo- und Entoconus (Myers et al. 2021). Die Konen des Oberkiefers tragen dabei den Suffix -us während die des Unterkiefers mit -id benannt werden (Lehmann 1964: 312; Myers et al. 2021). So befindet sich zum Beispiel der Paraconus im Oberkiefer im Gegensatz zum Paraconid, welches im Unterkiefer zu finden ist. Als Cingulum beziehungsweise Cingulid bezeichnet man einen Grat oder Wulst, welcher die Basis einer Zahnkrone im Ober- beziehungsweise Unterkiefer umgibt (Lehmann 1964: 62; Myers et al. 2021). Dieser kann unter Umständen weitere kleine Höcker ausbilden, welche je nach Lage den Namen Styl

beziehungsweise Stylid mit entsprechendem Präfix tragen, zum Beispiel Mesostyl und Parastyl (vgl. Abb. 21) (Myers et al. 2021). Eine Crista beziehungsweise ein Cristid ist ein Grat auf einem Zahn, wobei oft ein Präfix zur genaueren Lokalisierung angegeben wird (zum Beispiel Prähypocrista: vgl. Abb. 21) (Myers et al. 2021).

Um Verwechslungen zu vermeiden ist es üblich, die Zähne des Oberkiefers mit Großbuchstaben und die des Unterkiefers mit Kleinbuchstaben zu bezeichnen (siehe Abb. 18). Außerdem werden die Zähne der beiden Kieferhälften anhand einer zentralen Spiegelachse in vier Quadranten eingeteilt (jeweils zwei pro Kieferhälfte) und beginnend bei der Spiegelachse aufsteigend nummeriert (siehe Abb. 18). Die linke Kieferhälfte wird dabei als sinistral (sin.), die rechte als dextral (dex.) angesprochen (siehe Abb. 18). Bei Zahnformeln wird üblicherweise nur die Anzahl der Zähne für einen Quadranten des Ober- und Unterkiefers angegeben. Die Zahnformel des Menschen würde demnach so aussehen: $\frac{I2-C1-P2-M3}{I2-C1-P2-M3}$. Es sind also acht Zähne pro Quadranten einer Kieferhälfte, daher 32 Zähne insgesamt.

Richtungsbezeichnungen helfen zudem, Zähne präzise anzusprechen (vgl. Abb. 18): Als lingual (ling.) (lat. Lingua = Zunge) bezeichnet man die Seite des Zahns, die nach innen gewandt ist. Als labial (lab.) (lat. Labium = Lippe) beziehungsweise bukkal (buc.) (lat. Bucca = Backe, Wange) spricht man die nach außen gewandte Seite an. Mesial (mes.) (griech. = mittelseitig) wird die zur Spiegelachse gewandte Seite eines Zahnes genannt, während distal (dist.) (lat. distare =

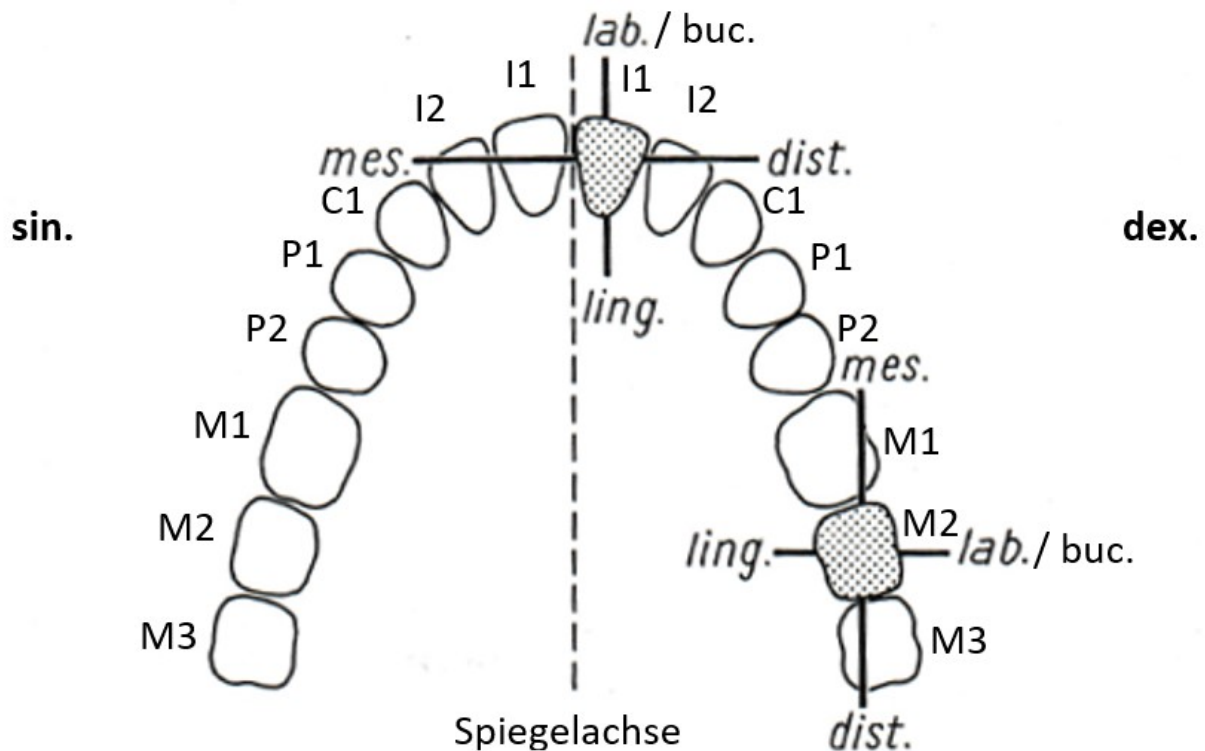


Abbildung 18: Terminologie zur Beschreibung von Zähnen anhand einer schematischen Darstellung eines menschlichen Oberkiefers. Erklärung der Begriffe: lab. = labial; buc. = bukkal; mes. = mesial; dist. = distal; sin. = sinistral; dex. = dextral; I = Incisivus; C = Caninus; P = Praemolarus; M = Molarus. (Peyer 1968: 16, modifiziert)

sich entfernen) die von der Spiegelachse abgewandte Seite bezeichnet. Okklusal (occ.) beschreibt die Fläche des Zahns, die der gegenüberliegenden Kieferhälfte zugewandt ist, also die Kaufläche.

5.2. Spezielle Gebissbeschreibung (Dimylidae)

Die Familie der Dimylidae unterscheidet sich durch ihre exoedaenodonten und amblyodonten Zähne stark von den meisten anderen Säugetierfamilien. Die massive Vergrößerung einzelner Zähne im Gebiss der Dimylen hat zur Folge, dass sich die Zahnreihen des Ober- und Unterkiefers gegeneinander verschieben mussten (Schlosser 1887: 103). Zudem wurden als Ausgleich einzelne Zähne im Vergleich zu anderen deutlich kleiner beziehungsweise verschwanden vollständig (vgl. Abb. 19 und 20) (Schlosser 1887: 103). Speziell das Gebiss einiger Vertreter der Unterfamilie der Cordylodontinae zeigt die für die Vergrößerung der Molaren notwendigen Veränderungen deutlich (siehe Abb. 19). Aber auch bei der Unterfamilie der Dimylinae, die ein etwas weniger spezialisiertes Gebiss aufweist, werden die unterschiedlichen Zahngrößen sichtbar (siehe Abb. 20). Die Zahnformeln der beiden Unterfamilien spiegeln die Veränderungen wider: Zahnformel der Cordylodontinae:

$\frac{I3-2 \ C1 \ P3 \ M2}{I2-1 \ C1 \ P3-2 \ M2}$, Zahnformel der Dimylinae: $\frac{I3 \ C1 \ P4 \ M2}{I2 \ C1 \ P4 \ M3-2}$ (Schmidt-Kittler 1973: 134).

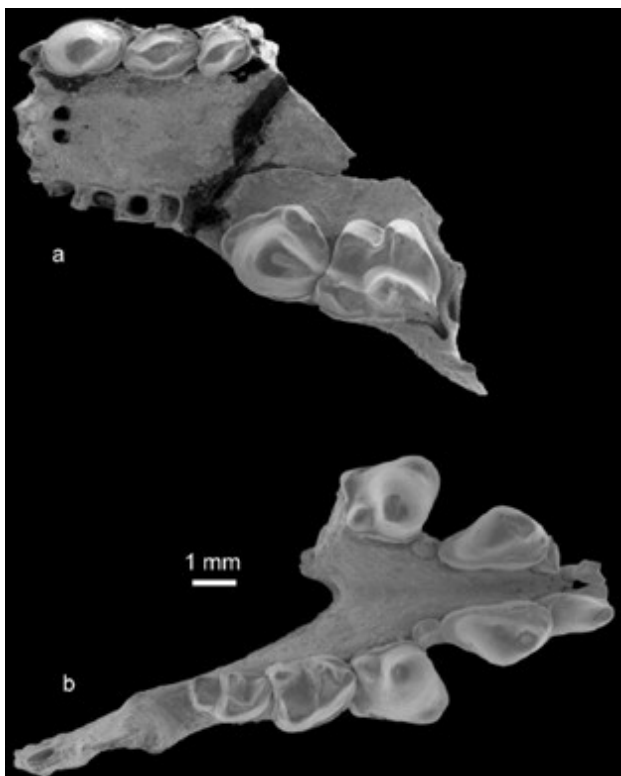


Abbildung 19: Abbildung von Gebissfragmenten von *Chainodus intercedens* aus Deutschland (Petersbuch 28). Zur Erklärung:
a: Oberkiefer mit C, P1, P2 sin. und P4, M1 dex.
b: Unterkiefer mit i1-p1, p4 sin. und i1-m2 dex.
(Klietmann et al. 2014: 467, modifiziert)

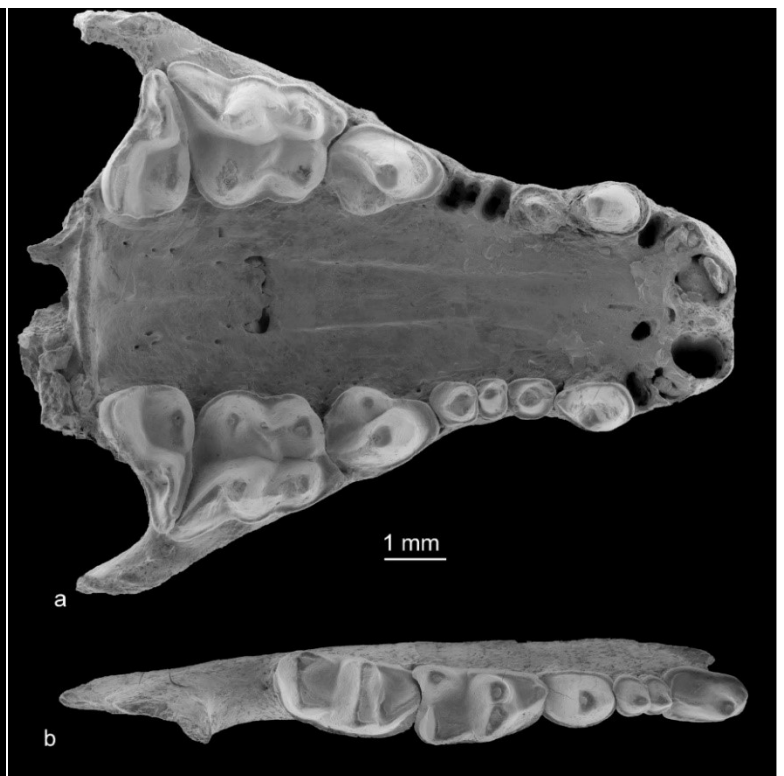


Abbildung 20: Abbildung von Gebissfragmenten von *Plesiodimylus aff. chantrei* aus Deutschland (Petersbuch 28). Zur Erklärung:
a: Oberkiefer mit C1-M2 sin. und C1, P1, P4-M2 dex.
b: Unterkiefer mit c1-m2 dex.
(Klietmann et al. 2014: 470, modifiziert)

In dieser Arbeit folge ich der von Klietmann et al. (2014) verwendeten Benennung der Molaren von Dimyliden (siehe Abb. 21). Diese basiert auf der Zahnbenennung von Müller (1967), welche letztendlich aus der Trituberkulartheorie (vgl. Cope 1884; vgl. Osborne 1888) abgeleitet wurde. Entgegen den Meinungen früherer Arbeiten, welche von dem Verlust des P1 (vgl. Klietmann et al. 2014: 468; Ziegler 1990, Schmidt-Kittler 1973) beziehungsweise des P3 (Klietmann et al. 2014: 468) bei der Gattung *Chainodus* ausgehen, halte ich es für wahrscheinlich, dass der P2 im Laufe der Entwicklung verloren ging. Demnach würde es sich bei den verbleibenden Prämolaren um P1, P3 und P4 handeln.

Betrachtet man den Unterkiefer von *Chainodus intercedens* (siehe Abb. 19), so fällt auf, dass zwischen dem ersten und dem letzten Prämolaren (also meiner Benennung nach p1 und p4) bereits ein Prämolare verloren ging und der verbleibende stark reduziert ist und unter Umständen im Laufe der Entwicklung noch verschwunden wäre. Ein Vergleich mit dem Oberkiefer der nahe verwandten Gattung *Plesiodimylus* (siehe Abb. 20) zeigt, dass P1-P4 noch vorhanden sind, P2 jedoch deutlich kleiner ist als P3. Diesem Vergleich nach wäre das Verschwinden des P2 bei *Chainodus* naheliegender als des P3.

Diese Interpretation deckt sich auch mit Beobachtungen bei Talpidae, die zur Ordnung der Eulipotyphla zählen und eng mit den Dimyliden verwandt sind: Bei den meisten Talpidae ist P1 (wenn auch oft reduziert) und P4 erhalten, während der P2 häufig reduziert oder verloren ist und der P3 häufig reduziert, aber seltener verloren gegangen ist (vgl. Ziegler 1971). Ausgehend von den Talpidae wirkt das Verschwinden des P2 oder des P3 bei *Chainodus* durchaus plausibel, wobei der Verlust des P2 etwas wahrscheinlicher erscheint, da dieser bei den Talpidae häufiger verloren ging als der P3. Hinzu kommt, dass bei plazentalen Säugetieren der Verlust von Zähnen häufig von anterior nach posterior verläuft (Ziegler 1971: 54). Nachdem der P1 bei *Chainodus* meiner Ansicht nach mit großer Wahrscheinlichkeit noch erhalten ist, wäre demnach der darauffolgende Zahn, also P2, der voraussichtlich nächste Zahn, der verloren geht.

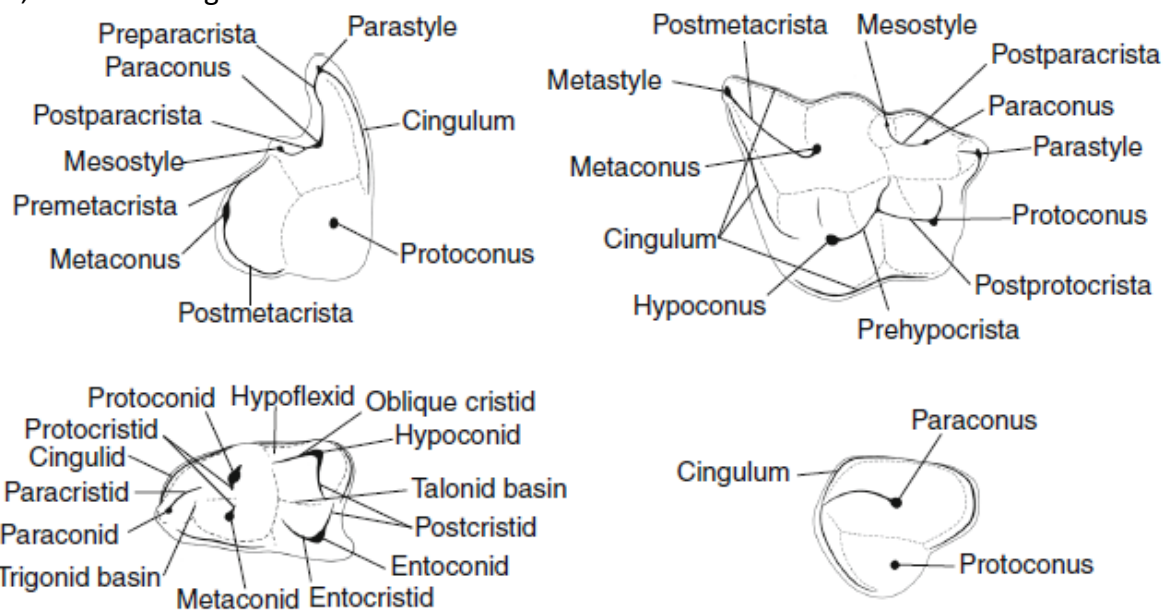


Abbildung 21: Schematische Darstellung der Molaren von Dimyliden mit den jeweiligen Bezeichnungen. (Klietmann et al. 2014: 465)

6. Material

Bei den in dieser Arbeit untersuchten Objekten handelt es sich um Abgüsse von Kieferfragmenten von Dimyliden, genauer gesagt von *Chainodus intercedens* und *Plesiodimylus* sp. Die Objekte wurden vom Naturmuseum der Stadt Augsburg zur Verfügung gestellt und von der paläontologischen Präparationsabteilung der Universität Wien mittels zwei-Komponenten Araldit Kunstharz abgegossen. Ursprünglich stammen die insgesamt 18 Kieferfragmente, wobei acht der Gattung *Chainodus* und zehn der Gattung *Plesiodimylus* zugeordnet werden können, aus der Fundstelle Petersbuch 28 in Bayern (Süddeutschland).

Die genaue Bezeichnung der untersuchten Kieferfragmente inklusive einer kurzen Beschreibung kann aus Tabelle 1 abgelesen werden. Generell lässt sich sagen, dass sich das Material sowohl aus Ober- als auch Unterkieferfragmenten zusammensetzt und bis auf ein Objekt (NMA /2058-008) zumindest einen Prämolaren und oder Molaren aufweist. Die Zähne befinden sich in unterschiedlich guten Erhaltungszuständen. Daher konnten im Zuge dieser Arbeit nicht alle Objekte auf Microwear untersucht werden, da die Beschädigungen teilweise zu gravierend waren und eine eindeutige Bestimmung unmöglich machten.

Tabelle 1: Genaue Bezeichnung der in dieser Arbeit untersuchten Kieferfragmente von Dimyliden.

Gattung/ Art	Beschreibung der Objekte	Inventar-Nummer des Naturmuseum Augsburg
<i>Chainodus intercedens</i>	Dex. UK mit m1, m2	NMA /1362-001
<i>Chainodus intercedens</i>	Dex. OK mit M1, P4, P3	NMA /2058-002
<i>Chainodus intercedens</i>	Sin. UK mit m2, m1	NMA /2058-003
<i>Chainodus intercedens</i>	Dex. UK mit m2, m1, p4	NMA /2058-004
<i>Chainodus intercedens</i>	Dex. UK mit m2, m1	NMA /2058-005
<i>Chainodus intercedens</i>	Dex UK mit m2, m1	NMA /2058-006
<i>Chainodus intercedens</i>	Kieferhälfte unbekannt; vermutlich m2	NMA /2058-007
<i>Chainodus intercedens</i>	Kieferhälfte unbekannt; nur Alveolen von m1 & m2 sichtbar	NMA /2058-008
<i>Plesiodimylus</i> sp.	Dex. OK mit M2, M1, P4	NMA /2058-009
<i>Plesiodimylus</i> sp.	Sin. UK m2, m1, p4	NMA /2058-010
<i>Plesiodimylus</i> sp.	Sin. UK m2, m1, p4, p3	NMA /2058-011
<i>Plesiodimylus</i> sp.	Dex. UK mit m2 (nicht vollständig), m1, p4	NMA /2058-012
<i>Plesiodimylus</i> sp.	Dex. OK mit M2, M1, P4, P3	NMA /2058-013
<i>Plesiodimylus</i> sp.	Sin. UK mit m2, p4	NMA /2058-014
<i>Plesiodimylus</i> sp.	Dex OK mit M2, M1, P4	NMA /2058-015
<i>Plesiodimylus</i> sp.	Dex OK mit M1, P4	NMA /2058-016

<i>Plesiodimylus</i> sp.	Dex. UK mit m2	NMA /2058-017
<i>Plesiodimylus</i> sp.	Dex. OK mit M1, P4	NMA /2058-018

Die Fundstelle Petersbuch ist ein aktiver Steinbruch aus dem vor allem Kalkstein aus dem Ober-Jura abgebaut wird (vgl. VeroStone GmbH 2021; Klietmann et al. 2015: 281). Der Jura Kalkstein wird von zahlreichen Karstspalten durchzogen, welche sich sekundär mit Sedimenten aus dem Oligozän bis zum Pleistozän füllten (Bolliger & Rummel 1994: 239). Die Spalten wurden nummeriert, jedoch gibt die Nummerierung keinerlei Aufschluss über die Lage der einzelnen Spalten zueinander oder den Zeitpunkt der Sedimentverfüllung (Nimmervoll 2020: 45).

Die Spalte Petersbuch 28, welche mit rötlich bis bräunlicher Lehmerde gefüllt ist, reicht bis zu einer Tiefe von etwa vier Metern und erstreckt sich über eine Länge von etwa 15 Metern (Klietmann et al. 2015: 281; Rosina & Rummel 2012: 463). In Petersbuch 28 wurden bisher mehrere hundert Kieferfragmente und einzelne Zähne von Dimyliden gefunden, wovon sich viele in gutem bis sehr gutem Zustand befinden (Klietmann et al. 2015: 281; Klietmann et al. 2014: 463f.; Rosina & Rummel 2012: 363). Dies deutet auf eine sehr rasche Ablagerung der Sedimente hin (Rosina & Rummel 2012: 463). Eine nachträgliche Umlagerung der Sedimente kann aufgrund des guten Erhaltungszustandes der fragilen Kleinsäugerknochen praktisch ausgeschlossen werden (Rosina & Rummel 2012: 463). Eine plausible Erklärung für den guten Erhaltungszustand der Kleintierfragmente wäre, dass die Knochen durch Eulen in Form von Eulengewöllen zusammengetragen wurden (Klietmann et al. 2014: 464; Rosina & Rummel 2012: 463). Teilweise sind sogar noch Überreste von Eulengewöllen in Petersbuch 28 erkennbar (Klietmann et al. 2014: 464).

7. Methoden

Diese Arbeit verfolgt zwei Ziele: Zum einen geht es darum festzustellen, ob mithilfe eines Konfokalmikroskops und einer Auswertung der erstellten Abbildungen mit bloßem Auge aussagekräftige Ergebnisse zu Microwear-Spuren an Abgüssen von Dimylidenzähnen erzielt werden können. Andererseits soll versucht werden, die generierten Ergebnisse mit denen von einer früheren Arbeit von Nimmervoll (2020) zu vergleichen, welcher die gleichen Objekte (siehe Tab. 1) von Dimyliden mithilfe eines Rasterelektronenmikroskops auf Microwear-Spuren untersuchte. Der Vergleich soll Aufschluss darüber geben, inwiefern die Ergebnisse der beiden Methoden übereinstimmen und gegebenenfalls dabei helfen, künftige Microwear-Untersuchungen einfacher und effizienter zu gestalten.

Nimmervoll (2020) ging in seiner Arbeit so vor, dass er die Objekte unbeschichtet auf Aluminiumträgern unter einem Rasterelektronenmikroskop (Typ: Fei Inspect S50) bei 50 bis 100-facher Vergrößerung auf geeignete Stellen untersuchte. An vielversprechenden Stellen wurden Abbildungen mit einer 3000-fachen Vergrößerung erstellt und diese zur Auswertung der Microwear-Spuren hochauflösend ausgedruckt (vgl. Nimmervoll 2020).

In dieser Arbeit wurde zur Untersuchung ein Konfokalmikroskop der Marke Nikon (Eclipse LV150N) mit einem Confovis Aufsatz verwendet. Generell wurde bei der Untersuchung der Kieferfragmente so vorgegangen, dass das Objekt zuallererst oberflächlich auf Abnutzungsspuren abgesucht wurde. Scheinbar unbeschädigte oder für eine Analyse vielversprechende Stellen wurden dann genauer betrachtet und gegebenenfalls Aufnahmen von vermeintlichen Microwear-Spuren aufgenommen. Anschließend wurde ein 100x100 Mikrometer großer Abschnitt markiert und am Computerbildschirm mit bloßem Auge untersucht. Um Auswertungsfehler möglichst gering zu halten, betrachtete ich jeden potenziell auswertbaren Abschnitt insgesamt drei Mal unabhängig voneinander, um ein finales Ergebnis zu erhalten. Eine ähnliche Herangehensweise wurde auch von Mihlbacher et al. (2016) zur Auswertung von Microwear an Zahnabgüssen angewendet. Gelegentlich kam es vor, dass ein Bildausschnitt mehrere potenziell auswertbare 100x100 Mikrometer Ausschnitte zuließ. In diesem Fall entschied ich mich bei der Auswertung für den Ausschnitt, der die wenigsten Veränderungen beziehungsweise Beschädigungen aufwies und in dem die Microwear-Spuren meiner Ansicht nach am eindeutigsten identifizierbar waren.

Bei modernen Microwear Untersuchungen wird oft darauf geachtet, dass immer die gleiche Stelle eines Zahns (zum Beispiel M2 bukkal) zur Untersuchung von Microwear-Spuren herangezogen wird, da die Art und Ausprägung von Abnutzungsspuren selbst innerhalb der Zahnoberfläche eines Zahns stark variieren kann. Da es sich bei den in dieser Arbeit untersuchten Fundstücken um fossile Kieferfragmente handelt, sind nicht in jedem Objekt die gleichen Zähne erhalten. Hinzu kommt, dass die vorhandenen Zähne oft, zumindest stellenweise, stark beschädigt oder verschmutzt sind und daher eine aussagekräftige Auswertung unmöglich ist. Daher wurde, speziell auch in Hinblick auf die vergleichsweise

geringe Probengröße, von dieser Herangehensweise abgesehen und stattdessen jede geeignete Stelle tatsächlich ausgewertet. Dadurch kommt es vor, dass bis zu zwei verschiedene Zähne eines einzelnen Kieferfragments ausgewertet wurden.

Bei der anschließenden Präsentation der Ergebnisse folge ich immer dem gleichen Schema, welches an Nimmervolls' Arbeit (2020) angelehnt ist, um einen leichteren Vergleich zu ermöglichen: Zuerst wird die Objektbezeichnung genannt, gefolgt von einer kurzen Beschreibung des Ausschnitts und der identifizierten Microwear-Spuren. Abschließend sind immer vier Abbildungen zu sehen: Die erste zeigt einen Überblick über den ausgewerteten Zahn. Die zweite zeigt den Rahmen des 100x100 Mikrometer großen Auswertungsbereichs. Abbildungen drei und vier zeigen den vergrößerten Auswertungsbereich, wobei die Microwear-Spuren zur leichteren Nachvollziehbarkeit im letzten Bild rot markiert sind. Die Abbildungen 22 und 23 zeigen exemplarisch den vergrößerten Auswertungsbereich eines untersuchten Objekts. Die Ausrichtung der Bilder ist dabei immer so, dass die vertikale Achse der Abbildungen immer von Zahnspitze zu Zahnwurzel oder umgekehrt ausgerichtet ist. Quantitativ erfasst werden bei der Analyse alle Pits und Scratches, die innerhalb des markierten Bereichs klar identifiziert werden können. Im Zweifelsfall wurde davon abgesehen, etwaige Spuren auszuwerten. Zudem werden, ähnlich wie bei Nimmervoll (2020), die Scratches weiters in (vertikale) Scratches und Cross Scratches unterschieden. Während (vertikale) Scratches eine überwiegend vertikale Ausrichtung aufweisen, charakterisieren sich Cross-Scratches durch eine überwiegend waagrechte Lage (vgl. Abb. 24) (vgl. Solounias & Semprebon 2002: 18). Im Zweifelsfall, zum Beispiel bei einer Ausrichtung von exakt 45°, wurden Microwear-Spuren als vertikale Scratches gewertet. In den Abbildungen 22 und 23 konnte ich beispielsweise vier Pits und 14 Scratches (davon sechs Cross-Scratches) eindeutig identifizieren.

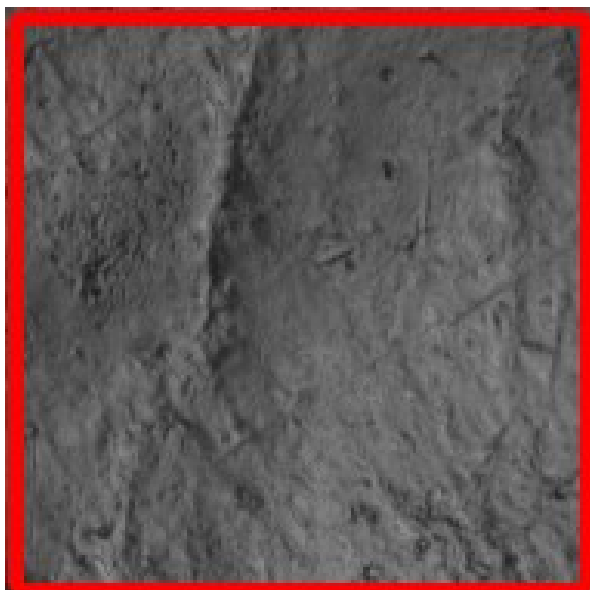


Abbildung 22: 100x100 Mikrometer großer Auswertungsbereich von Objekt NMA 2058-004 (2) (*Chainodus intercedens* m1). Die Microwear Spuren wurden nicht markiert.



Abbildung 23: 100x100 Mikrometer großer Auswertungsbereich von Objekt NMA 2058-004 (2) (*Chainodus intercedens* m1). Die Microwear Spuren wurden zum leichteren Vergleich rot markiert.

Die folgenden Abbildungen (25-28) geben Beispiele für nicht auswertbare Ausschnitte auf den untersuchten Kieferfragmenten. Das Objekt NMA/2058-008 (siehe Abb. 25) weist keine Zähne auf, sondern, wie es scheint, nur Alveolen. Daher konnte auch keine Auswertung erfolgen. Die Abbildungen 26 und 27 zeigen einen stark verschmutzten beziehungsweise veränderten m2, auf dem keinerlei Microwear-Spuren identifizierbar sind. In Abbildung 28 finden sich augenscheinlich keine starken Verschmutzungen oder Beschädigungen. Dennoch habe ich diese Stelle nicht ausgewertet, da die Oberfläche im Vergleich zu den anderen Objekten relativ rau und untypisch aussieht. Die Spuren wirken nicht wie Abnutzungsspuren, sondern viel eher wie Kratzer und Beschädigungen, die nach Ableben des Tieres entstanden sind. Außerdem wäre die eindeutige Identifikation von Microwear-Spuren aus diesem Ausschnitt äußerst schwierig bis unmöglich.

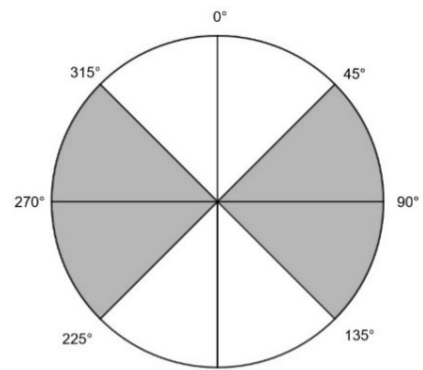


Abbildung 24: Kreis zur Veranschaulichung der Ausrichtung von vertikalen Scratches und Cross-Scratches. Scratches, die von ihrem Anfangs- beziehungsweise Endpunkt in einem 315° - 45° oder einem 135°-225° Winkel weggehen (im Kreis weiß eingefärbt) werden in den Ergebnissen als vertikale Scratches bezeichnet. Alle anderen (im Kreis grau eingezeichnet) werden Cross-Scratches genannt.

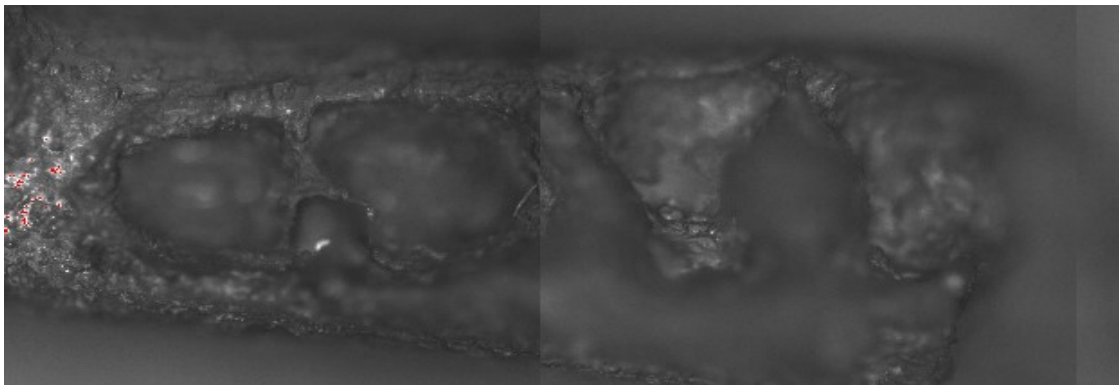


Abbildung 25: Objekt NMA/2058-008: *Chainodus intercedens* Unterkiefer mit Alveolen von m1 und m2.

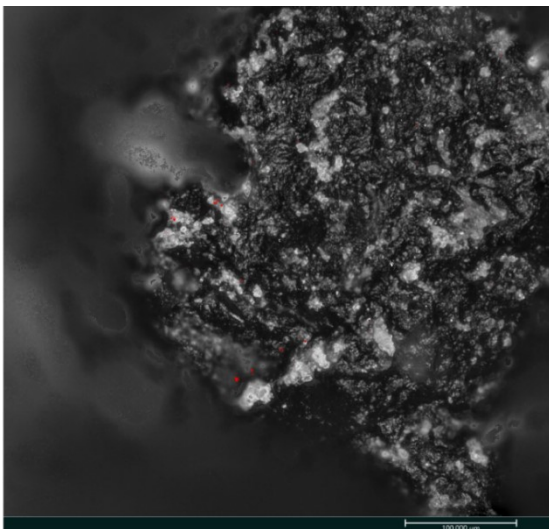


Abbildung 26: Objekt NMA/2058-010: *Plesiodimylus* sp. m2 occ.

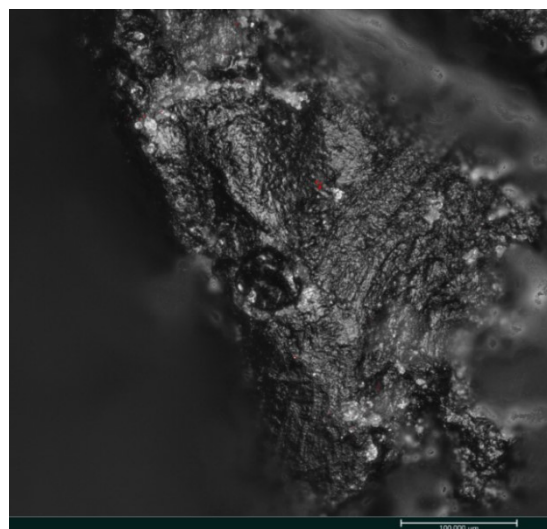


Abbildung 27: Objekt NMA/2058-010: *Plesiodimylus* sp. m2 ling.



Abbildung 28: Objekt NMA/1362-001: *Chainodus intercedens* m2 buc.

8. Ergebnisse

Im folgenden Kapitel folgt eine detaillierte Beschreibung aller ausgewerteten Stellen. Tabelle 2 soll als Überblick über alle identifizierten Microwear-Spuren dienen. Die darauffolgenden Tabellen 3 und 4 zeigen die durchschnittlichen Ergebnisse aller Objekte beziehungsweise die Resultate pro Zahntyp. Insgesamt konnten 15 Stellen an zehn verschiedenen Objekten ausgewertet werden. Bei fünf der untersuchten Objekte konnte ich an zwei Zähnen auswertbare Microwear-Spuren finden. Bei mehr als zwei Dritteln aller ausgewerteten Stellen handelt es sich um Zähne des Unterkiefers. Die vier an Oberkieferzähnen ausgewerteten Stellen stammten allesamt von *Plesiodimylus* sp. Anschließend an eine Beschreibung der Ergebnisse aus den Tabellen 2-4 folgt die Auswertung für jede untersuchte Stelle separat.

Tabelle 2: Übersicht der Ergebnisse aller im Zuge dieser Arbeit ausgewerteten Objekte.

Art/ Gattung	Objekt-bezeichnung	Zahn	Position	Scratches gesamt (Scratches/Cross-Scratches)	Pits	Microwear-Spuren gesamt
<i>Chainodus intercedens</i>	NMA /1362-001 (1)	m1	Buc. Hypoconid	3 (2/1)	?	3
	NMA /1362-001 (2)	m2	Lin. Entoconid	12 (12/0)	5	17
	NMA /2058-003	m1	Buc. Hypoconid	5 (2/3)	?	5
	NMA /2058-004 (1)	p4	Buc.	18 (11/7)	?	18
	NMA /2058-004 (2)	m1	Lin. Entoconid	14 (8/6)	4	18
	NMA /2058-005	m1	Buc. Protoconid	10 (7/3)	?	10
	NMA /2058-006 (1)	m1	Buc. Hypoconid	21 (16/5)	5	26
	NMA /2058-006 (2)	m2	Lin. Metaconid	14 (12/2)	6	20
<i>Plesiodimylus</i> sp.	NMA /2058-011	p4	Buc.	4 (3/1)	0	4
	NMA /2058-012 (1)	m1	Buc. Protoconid	20 (12/8)	6	26
	NMA /2058-012 (2)	m2	Buc. Hypoconid	9 (4/5)	11	20
	NMA /2058-015 (1)	P4	Buc. Paraconus	17 (11/6)	7	24
	NMA /2058-015 (2)	M1	Lin. Entoconus	17 (9/8)	2	19
	NMA /2058-016	P4	Lin. Protoconus	16 (7/9)	6	22
	NMA /2058-018	P4	Buc. Paraconus	9 (2/7)	3	12

Table 3: Übersicht der durchschnittlichen Ergebnisse der Auswertungen für *Chainodus intercedens* und *Plesiodimylus* sp., basierend auf den Ergebnissen aus Tabelle 2.

Art/Gattung	Anzahl Auswertungen	Objekte mehrfach an verschiedenen Stellen ausgewertet	Durchschnitt Scratches (Scratches/Cross-Scratches)	Durchschnitt Pits	Durchschnitt Microwear-Spuren gesamt
<i>Chainodus intercedens</i>	8	3	12,125 (8,75/3,375)	5 (n=4)	17,125 (für ? wurden 5 Pits angenommen)
<i>Plesiodimylus</i> sp.	7	2	13,14 (6,86/6,29)	5	18,14
<i>Ch. intercedens</i> & <i>Plesiodimylus</i> sp.	15	5	12,6 (7,87/4,73)	5	17,6 (für ? wurden 5 Pits angenommen)

Tabelle 4: Übersicht der Ergebnisse, unterteilt in die Zahntypen M2/m2, M1/m1 und P4/p4 für die jeweilige Gattung/Art, basierend auf den Ergebnissen aus Tabelle 2.

Art/Gattung	Anzahl Auswertungen	Zahntyp	Durchschnitt Scratches (Scratches/Cross-Scratches)	Durchschnitt Pits	Durchschnitt Microwear-Spuren gesamt
<i>Chainodus intercedens</i>	2	M2/m2	13 (12/1)	5,5	18,5
<i>Plesiodimylus</i> sp.	1	M2/m2	9 (4/5)	11	20
<i>Chainodus intercedens</i>	5	M1/m1	10,6 (7/3,6)	4,5 (n=2)	15,1 (für ? wurden 4,5 Pits angenommen)
<i>Plesiodimylus</i> sp.	2	M1/m1	18,5 (10,5/8)	4	22,5
<i>Chainodus intercedens</i>	1	P4/p4	18 (11/7)	?	18
<i>Plesiodimylus</i> sp.	4	P4/p4	11,5 (5,75/5,75)	4	15,5

Wenn man sich die Ergebnisse aus den Tabellen 2-4 ansieht, fällt auf, dass die Frequenz der Microwear-Spuren an den untersuchten Kieferfragmenten stark variiert. Die Anzahl der Scratches (inklusive Cross-Scratches) reicht von drei bei Objekt NMA /1362-001 (1) bis 21 in Objekt NMA /2058-006 (1). Bei den Pits zeigt sich ein ähnliches Bild: Während bei Objekt NMA /2058-011 kein einziger Pit identifiziert werden konnte, so sind es bei Objekt NMA /2058-012 (2) gleich elf. Hier muss vollständiger Weise dazu gesagt werden, dass ich bei vier der 15 untersuchten Auswertungsbereiche keine Pit-Anzahl erheben konnten. Die Gesamtanzahl der

Microwear-Spuren variiert dementsprechend von drei Spuren insgesamt in Objekt NMA /1362-001 bis zu einer Anzahl von 26 in den Objekten NMA /2058-006 (1) und NMA /2058-012 (1).

Die Ergebnisse aus Tabelle 3 legen zudem nahe, dass es auch zwischen den beiden untersuchten Gattungen *Chainodus* und *Plesiodimylus* kaum Unterschiede in der durchschnittlichen Frequenz der Microwear-Spuren gibt. Während sich die durchschnittliche Gesamtanzahl der Scratches zwischen den beiden Gattungen lediglich um einen Scratch unterscheidet, ist die Anzahl der durchschnittlichen Pits sogar ident. Der interessanteste Unterschied der beiden Gattungen ist die Relation der Scratches zu den Cross-Scratches. Diese liegt bei *Plesiodimylus* bei nahezu eins (genau: 1,09) und bei *Chainodus* bei 2,6.

Im direkten Vergleich einzelner Zahntypen der beiden Gattungen in Tabelle 4 zeigen sich deutlichere Unterschiede. Während die Pits bis auf den m2 eines *Plesiodimylus* im Durchschnitt für alle Zahntypen bei etwa 4,5 liegen, unterscheidet sich die Anzahl der Scratches deutlich. Die M2/m2 der beiden Gattungen liegen mit neun und 13 Spuren noch vergleichsweise eng beieinander. Hier ist besonders die Relation der Scratches in Bezug auf Cross-Scratches bei *Chainodus* hervorzuheben, da diese bei 12:1 liegt.

Bei den ausgewerteten M1/m1 weisen die untersuchten Stellen von *Plesiodimylus* beinahe doppelt so viele Scratches auf wie *Chainodus*. Interessanterweise ist es bei P4/p4 genau andersherum: Hier konnten bei *Chainodus* 18 Scratches identifiziert werden, während es bei *Plesiodimylus* nur 11,5 sind. Generell, aber auch speziell für die Ergebnisse aus Tabelle 4, muss ich dazu sagen, dass die Ergebnisse teilweise auf der Auswertung eines einzelnen Zahns beruhen und ihre Aussagekraft daher entsprechend gering ist.

Objekt NMA /1362-001 (1) – *Chainodus intercedens*

In den Abbildungen 29-32 ist die Auswertung des m1 (bukkal, Hypoconid) eines *Ch. intercedens* zu sehen. Insgesamt konnte ich auf diesem Objekt drei Microwear-Spuren identifizieren. Es handelt sich dabei ausschließlich um Scratches, aufgeteilt in zwei vertikale Scratches, welche ein X bilden und einem Cross-Scratch oberhalb davon. Aus diesem Bildausschnitt war es mir leider nicht möglich, Pits mit einigermaßen Sicherheit zu identifizieren. Es können mehrere dutzend grubenartige Strukturen erkannt werden, jedoch ist es unwahrscheinlich, dass sich in diesem Abschnitt eine derart hohe Anzahl an durch die Nahrungsaufnahme verursachte Pits befindet. Deswegen habe ich mich in diesem Fall dazu entschieden, keine Pits zu zählen, da das Ergebnis vermutlich irreführend wäre.



Abbildung 29: Objekt NMA /1362-001 (1): Übersichtsbild von m1 (buk., Hypoconid).

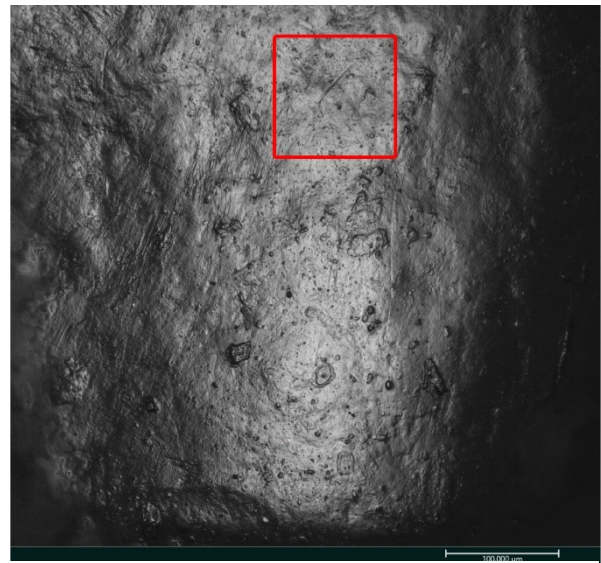


Abbildung 30: Objekt NMA /1362-001 (1): Übersichtsbild von m1 (buk., Hypoconid) mit eingezeichnetem 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich.

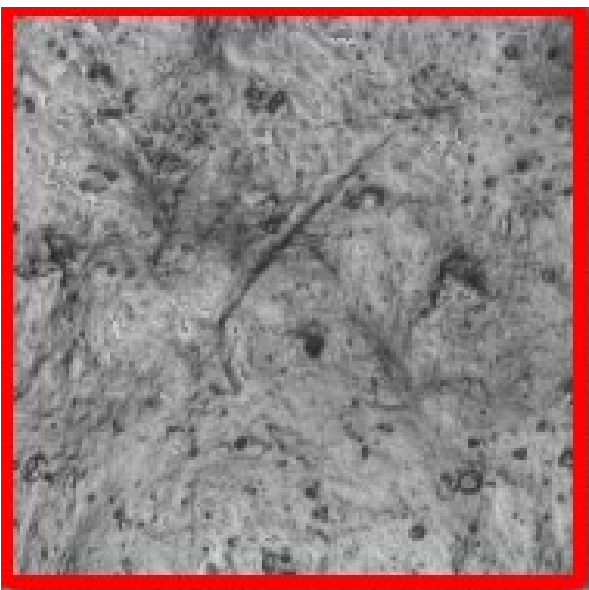


Abbildung 31: Objekt NMA /1362-001 (1): 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich mit Microwear-Spuren.

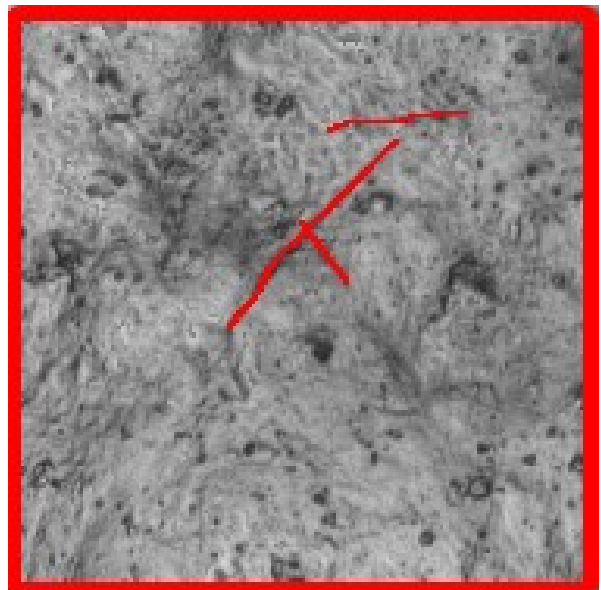


Abbildung 32: Objekt NMA /1362-001 (1): 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich mit markierten Microwear-Spuren. Ausgewertete Scratches wurden nachgezogen, ausgewertete Pits eingekreist.

Objekt NMA /1362-001 (2) – *Chainodus intercedens*

In den Abbildungen 33-36 ist die Auswertung des m2 (lingual, Entoconid) eines *Ch. intercedens* zu sehen. Insgesamt konnte ich auf diesem Objekt 17 Microwear-Spuren identifizieren. Die zwölf gezählten Scratches weisen alle eine annähernd 45° Ausrichtung auf und wurden daher als Scratches (und nicht als Cross-Scratches) gewertet. Sie haben alle eine ähnliche Länge und sind relativ fein. Die Hälfte von Ihnen überkreuzen sich so, dass sie den Buchstaben X bilden. Weiters konnten fünf Pits identifiziert werden. Es finden sich zwar noch weitere grubenartige Strukturen im ausgewerteten Ausschnitt, jedoch sind diese vergleichsweise groß und wirken auf mich eher wie Bläschen, die beim Abguss entstanden sind. Daher wurden diese nicht gewertet.



Abbildung 33: Objekt NMA /1362-001 (2):
Übersichtsbild von m2 (lin., Entoconid).

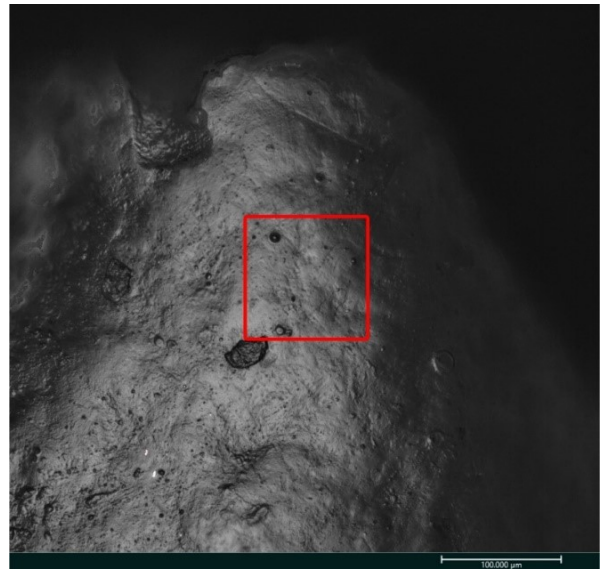


Abbildung 34: Objekt NMA /1362-001 (2):
Übersichtsbild von m2 (lin., Entoconid) mit
eingezeichnetem 100x100 Mikrometer
Auswertungsbereich.



Abbildung 35: Objekt NMA /1362-001 (2): 100x100
Mikrometer Auswertungsbereich mit Microwear-
Spuren.

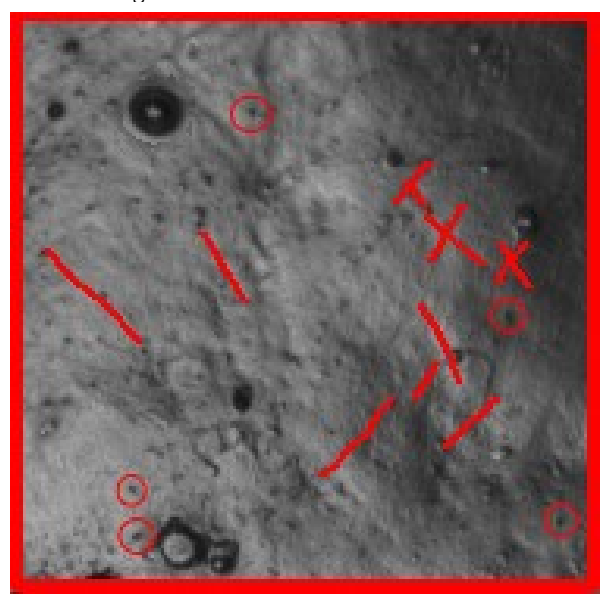


Abbildung 36: Objekt NMA /1362-001 (2): 100x100
Mikrometer Auswertungsbereich mit markierten
Microwear-Spuren. Ausgewertete Scratches
nachgezogen, ausgewertete Pits eingekreist.

Objekt NMA /2058-003 – *Chainodus intercedens*

In den Abbildungen 37-40 ist die Auswertung des m1 (bukkal, Hypoconid) eines *Ch. intercedens* zu sehen. Insgesamt konnte ich auf diesem Objekt fünf Scratches erkennen, wobei drei davon als Cross-Scratches gewertet wurden. Es fällt auf, dass zwei der Scratches deutlich länger sind als die anderen. Ähnlich wie bei Objekt NMA /1362-001 (1) war es mir auch hier nicht möglich eine konkrete Anzahl an Pits festzulegen, da eine Vielzahl an Strukturen für eine Wertung in Frage kommen würden, aber eine verlässliche Unterscheidung zwischen tatsächlichen Pits und anderweitigen Spuren nicht möglich war.

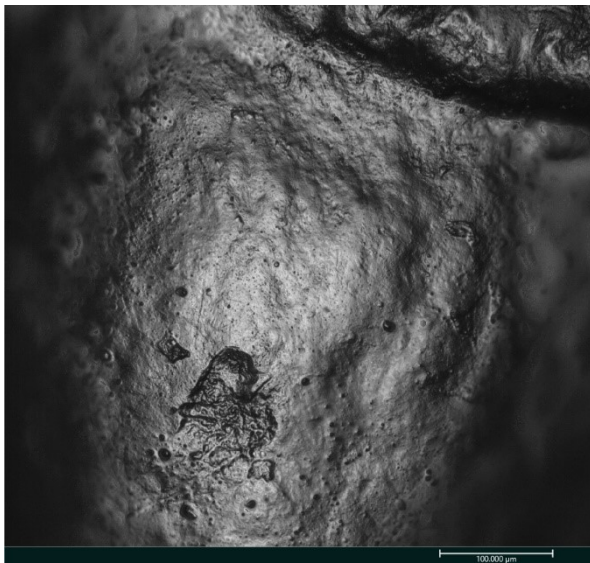


Abbildung 37: Objekt NMA /2058-003: Übersichtsbild von m1 (buk., Hypoconid).

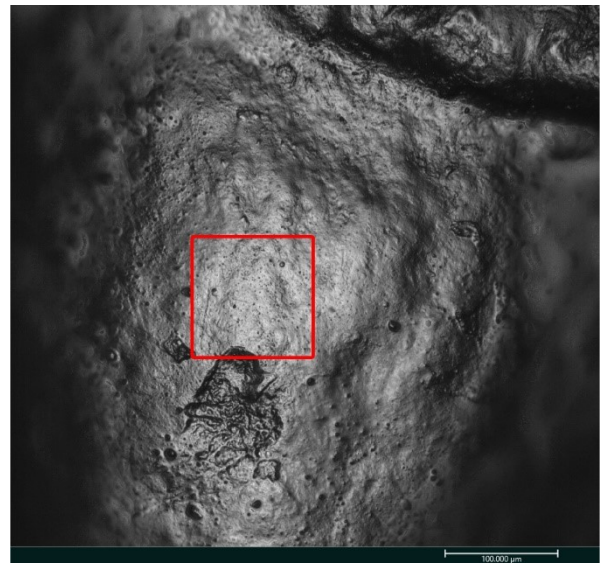


Abbildung 38: Objekt NMA /2058-003: Übersichtsbild von m1 (buk., Hypoconid) mit eingezeichnetem 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich.



Abbildung 39: Objekt NMA /2058-003: 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich mit Microwear-Spuren.



Abbildung 40: Objekt NMA /2058-003: 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich mit markierten Microwear-Spuren. Ausgewertete Scratches wurden nachgezogen, ausgewertete Pits eingekreist.

Objekt NMA /2058-004 (1) – *Chainodus intercedens*

In den Abbildungen 41-44 ist die Auswertung des p4 (bukkal) eines *Ch. intercedens* zu sehen. Insgesamt konnte ich auf diesem Objekt 18 Scratches identifizieren, wobei elf davon als vertikale und sieben als Cross-Scratches gewertet wurden. Auffällig ist, dass sich mehr als die Hälfte aller Scratches mit anderen kreuzt. Die Länge der Scratches ist, abgesehen von zwei besonders langen Exemplaren, sehr homogen. Wie bereits bei zwei anderen Objekten erwähnt, war es mir auch hier nicht möglich, eine konkrete Anzahl an Pits zu nennen.



Abbildung 41: Objekt NMA /2058-004 (1):
Übersichtsbild von p4 (buk.).



Abbildung 42: Objekt NMA /2058-004 (1):
Übersichtsbild von p4 (buk.) mit eingekreistem
100x100 Mikrometer Auswertungsbereich.

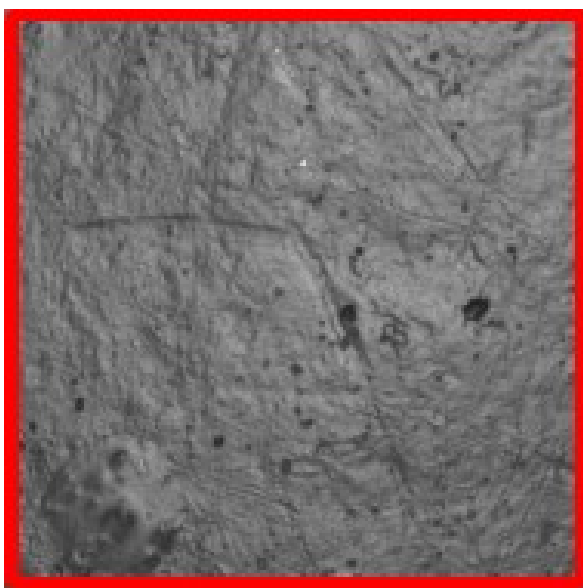


Abbildung 43: Objekt NMA /2058-004 (1): 100x100
Mikrometer Auswertungsbereich mit Microwear-
Spuren.



Abbildung 44: Objekt NMA /2058-004 (1): 100x100
Mikrometer Auswertungsbereich mit markierten
Microwear-Spuren. Ausgewertete Scratches wurden
nachgezogen, ausgewertete Pits eingekreist.

Objekt NMA /2058-004 (2) – *Chainodus intercedens*

In den Abbildungen 45-48 ist die Auswertung des m1 (lingual, Entoconid) eines *Ch. intercedens* zu sehen. Trotz der im Überblicksbild (Abb. 45) deutlich zu erkennenden Sprünge im Zahn war die Oberfläche weitgehend intakt und auswertbar. Insgesamt konnte ich auf diesem Objekt 18 Microwear-Spuren identifizieren. Diese setzen sich aus 14 Scratches, davon sechs Cross-Scratches, und vier Pits zusammen. Fünf der Scratches sind besonders kurz. Die restlichen weisen ungefähr dieselbe Länge auf. Der tiefe Kratzer etwa in der Mitte von Abbildung 48 wurde von mir nicht gewertet, da er mir im Vergleich zu den anderen identifizierten Scratches zu grob erschien.

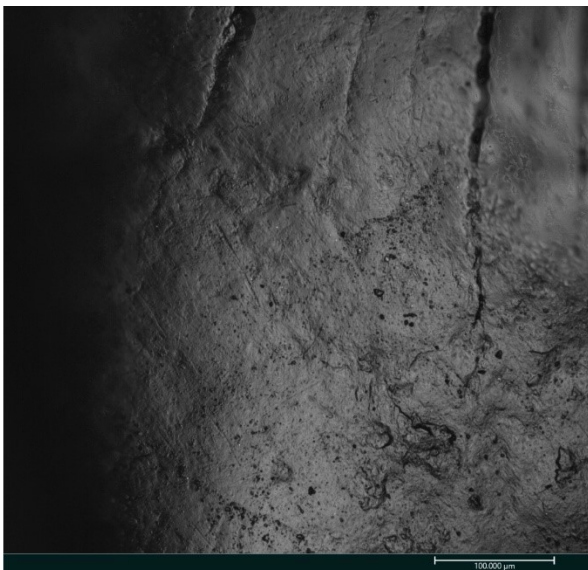


Abbildung 45: Objekt NMA /2058-004 (2): Übersichtsbild von m1 (lin., Entoconid).



Abbildung 46: Objekt NMA /2058-004 (2): Übersichtsbild von m1 (lin., Entoconid) mit eingezeichnetem 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich.



Abbildung 47: Objekt NMA /2058-004 (2): 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich mit Microwear-Spuren.



Abbildung 48: Objekt NMA /2058-004 (2): 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich mit markierten Microwear-Spuren. Ausgewertete Scratches wurden nachgezogen, ausgewertete Pits eingekreist.

Objekt NMA /2058-005 – *Chainodus intercedens*

In den Abbildungen 49-52 ist die Auswertung des m1 (bukkal, Protoconid) eines *Ch. intercedens* zu sehen. Insgesamt konnte auf diesem Objekt zehn Scratches, darunter drei Cross-Scratches, identifizieren. Aufgrund der deutlichen Oberflächenveränderungen, die sowohl in der Übersichtsabbildung (Abb. 49) als auch in den Auswertungsbereichen (Abb. 51 und 52) gut zu sehen sind, konnten keine Pits eindeutig identifiziert werden. Auffällig an diesem Objekt ist die Mischung von vergleichsweise groben und sehr feinen Scratches.

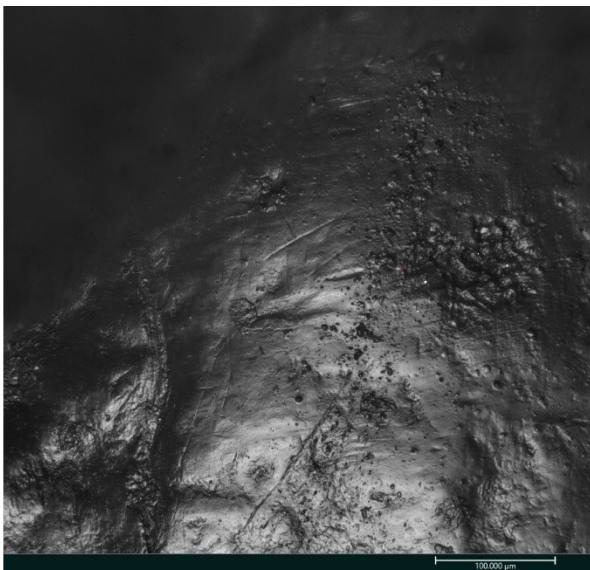


Abbildung 49: Objekt NMA /2058-005: Übersichtsbild von m1 (buk., Protoconid).

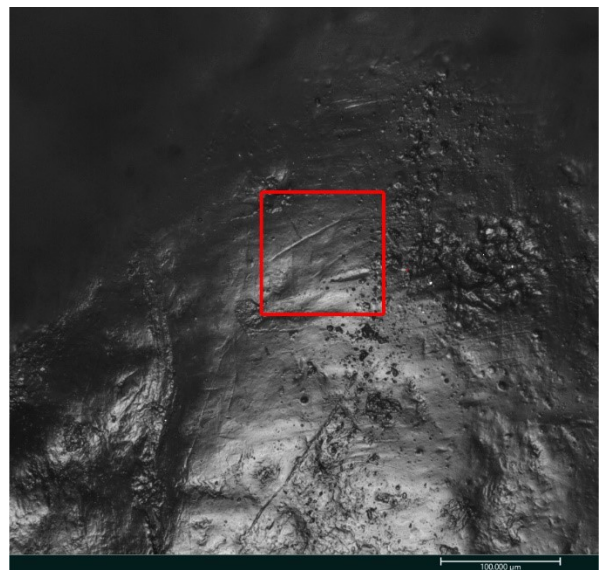


Abbildung 50: Objekt NMA /2058-005: Übersichtsbild von m1 (buk., Protoconid) mit eingezeichnetem 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich.



Abbildung 51: Objekt NMA /2058-005: 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich mit Microwear-Spuren.



Abbildung 52: Objekt NMA /2058-005: 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich mit markierten Microwear-Spuren. Ausgewertete Scratches wurden nachgezogen, ausgewertete Pits eingekreist.

Objekt NMA /2058-006 (1) – *Chainodus intercedens*

In den Abbildungen 53-56 ist die Auswertung des m1 (bukkal, Hypoconid) eines *Ch. intercedens* zu sehen. Insgesamt konnte ich auf diesem Objekt 26 Microwear-Spuren identifizieren. Das ist, gemeinsam mit Objekt NMA /2058-012, die höchste Anzahl aller untersuchten Kieferfragmente. Mit 21 Scratches, darunter fünf Cross-Scratches ist es zudem das Objekt mit den meisten Scratches. Außerdem konnte ich fünf Pits erkennen. Interessant an diesem Objekt ist neben der hohen Anzahl an Microwear-Spuren auch deren Heterogenität. Sowohl bei den Scratches als auch bei den Pits können sowohl lange und kurze beziehungsweise seichte und tiefe Strukturen erkannt werden. Speziell der vergleichsweise tiefe Scratch mittig im Auswertungsbereich ist besonders lang und geht noch weit über den Rahmen hinaus.

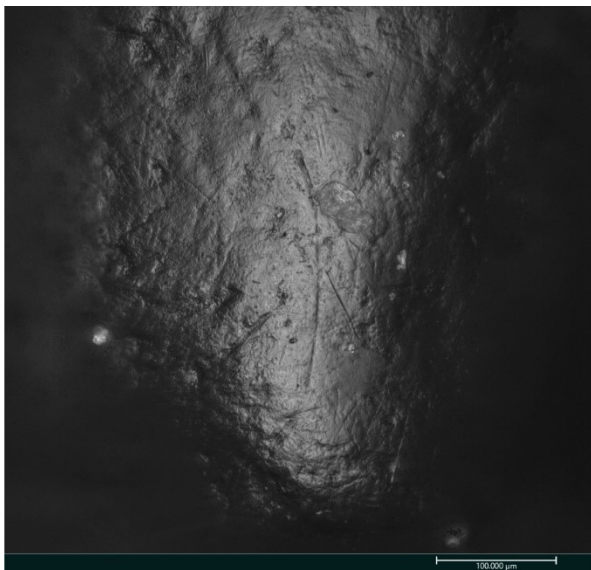


Abbildung 53: Objekt NMA /2058-006 (1): Übersichtsbild von m1 (buk., Hypoconid).

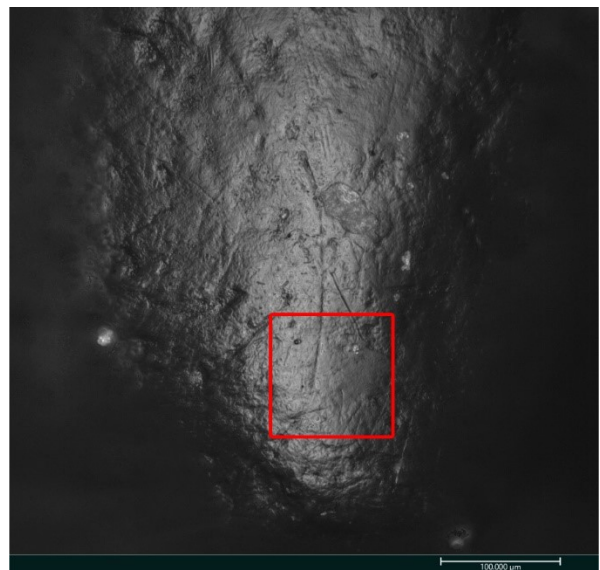


Abbildung 54: Objekt NMA /2058-006 (1): Übersichtsbild von m1 (buk., Hypoconid) mit eingekreistem 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich.

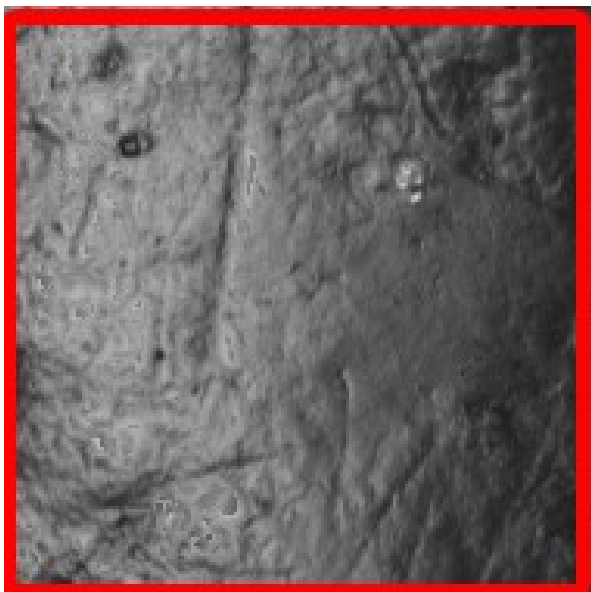


Abbildung 55: Objekt NMA /2058-006 (1): 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich mit Microwear-Spuren.

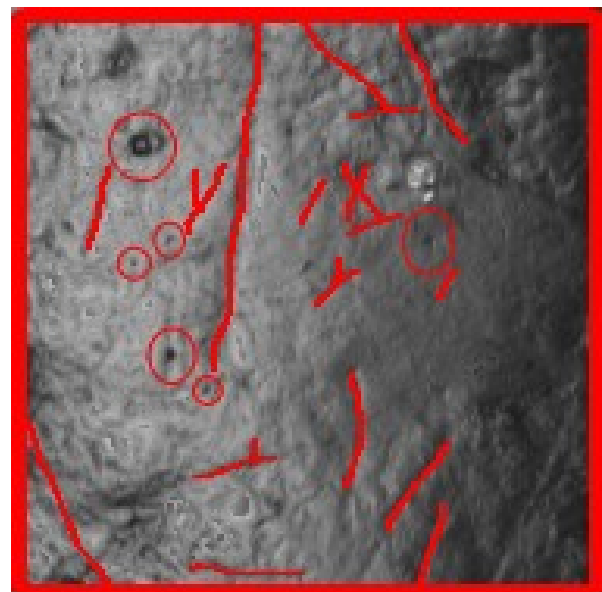


Abbildung 56: Objekt NMA /2058-006 (1): 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich mit markierten Microwear-Spuren. Ausgewertete Scratches wurden nachgezogen, ausgewertete Pits eingekreist.

Objekt NMA /2058-006 (2) – *Chainodus intercedens*

In den Abbildungen 57-60 ist die Auswertung des m2 (lingual, Metaconid) eines *Ch. intercedens* zu sehen. Insgesamt konnte ich auf diesem Objekt 20 Microwear Spuren identifizieren. Bei zwölf davon handelt es sich um vertikale Scratches. Zudem konnten zwei Cross-Scratch und sechs Pits festgestellt werden. Die vertikale Spur, die sich relativ mittig quer durch den gesamten Auswertungsbereich zieht, wurde nicht gewertet (siehe Abb. 59 & 60). Sie ist ungewöhnlich lang und macht den Eindruck, als würde sie sich von der Zahnoberfläche abheben.

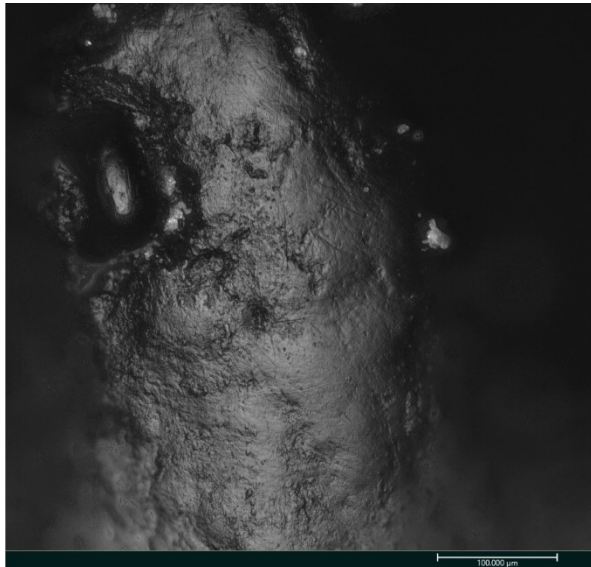


Abbildung 57: Objekt NMA /2058-006 (2):
Übersichtsbild von m2 (lin., Metaconid).



Abbildung 58: Objekt NMA /2058-006 (2):
Übersichtsbild von m2 (lin., Metaconid) mit
eingezeichnetem 100x100 Mikrometer
Auswertungsbereich.

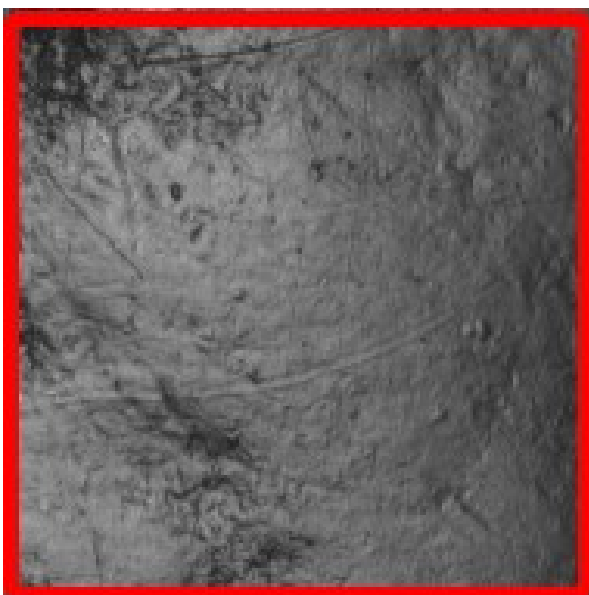


Abbildung 59: Objekt NMA /2058-006 (2): 100x100
Mikrometer Auswertungsbereich mit Microwear-
Spuren.

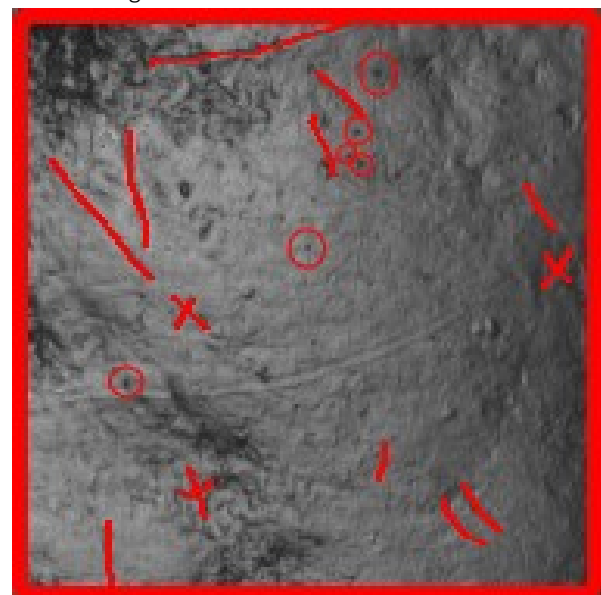


Abbildung 60: Objekt NMA /2058-006 (2): 100x100
Mikrometer Auswertungsbereich mit markierten
Microwear-Spuren. Ausgewertete Scratches
nachgezogen, ausgewertete Pits eingekreist.

Objekt NMA /2058-011 – *Plesiodimylus* sp.

In den Abbildungen 61-64 ist die Auswertung des p4 (bukkal) eines *Plesiodimylus* sp. zu sehen. Insgesamt konnte ich auf diesem Objekt vier Scratches, darunter einen Cross-Scratch, identifizieren. Aufgrund der rauen Oberflächenbeschaffenheit des p4 konnte ich keine Pits eindeutig erkennen. Die Scratches sind allesamt unterschiedlich lang und jeweils zwei verlaufen mehr oder weniger parallel zueinander. Interessant ist, dass der lange Scratch in der unteren rechten Hälfte des Auswertungsrahmens (siehe Abb. 63) vergleichsweise tief beginnt und auch endet, jedoch dazwischen deutlich seichter wird.

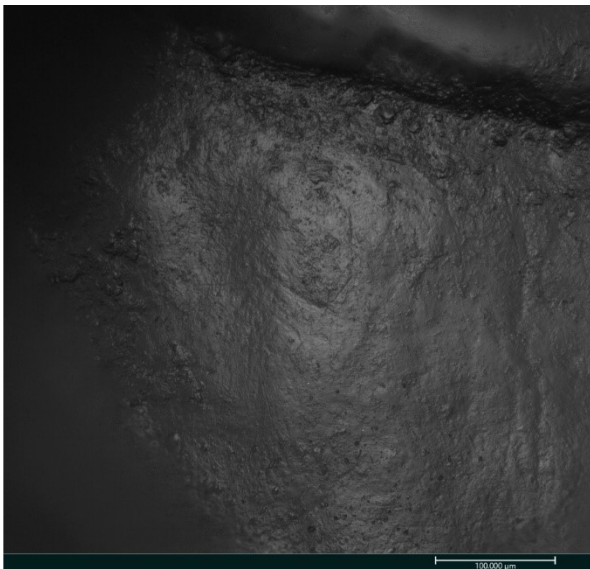


Abbildung 61: Objekt NMA /2058-011: Übersichtsbild von p4 (buk.).

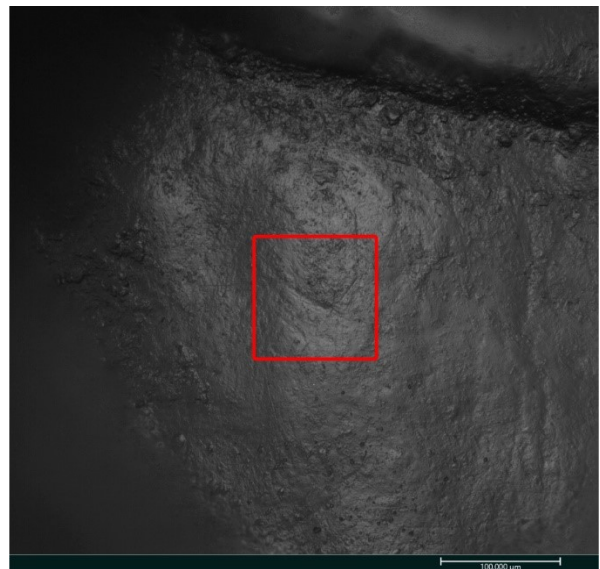


Abbildung 62: Objekt NMA /2058-011: Übersichtsbild von p4 (buk.) mit eingezeichnetem 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich.

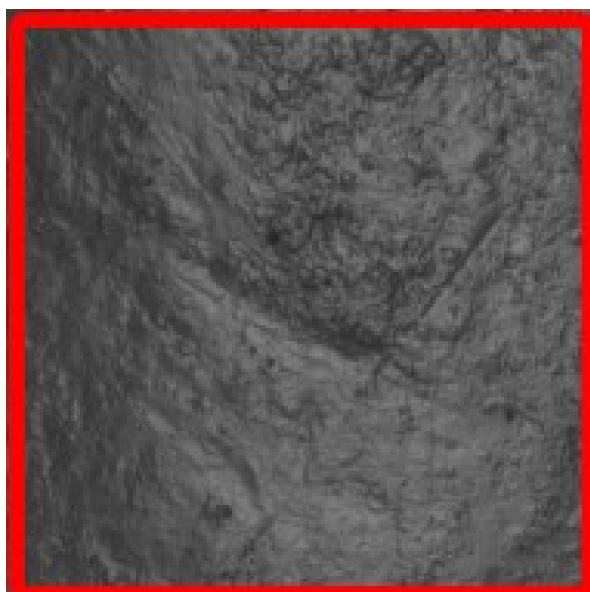


Abbildung 63: Objekt NMA /2058-011: 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich mit Microwear-Spuren.

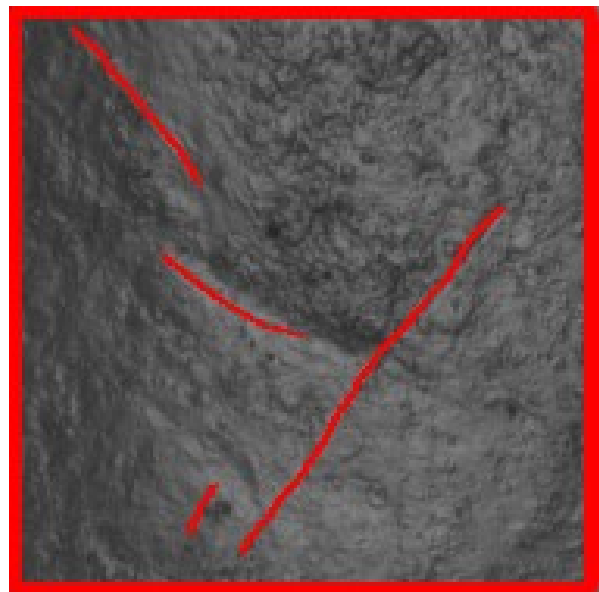


Abbildung 64: Objekt NMA /2058-011: 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich mit markierten Microwear-Spuren. Ausgewertete Scratches wurden nachgezogen, ausgewertete Pits eingekreist.

Objekt NMA /2058-012 (1) – *Plesiodimylus* sp.

In den Abbildungen 65-68 ist die Auswertung des m1 (bukkal, Protoconid) eines *Plesiodimylus* sp. zu sehen. Insgesamt konnte ich auf diesem Objekt 26 Microwear-Spuren identifizieren. Darunter 20 Scratches, aufgeteilt in zwölf vertikale und acht Cross-Scratches, und sechs Pits. Die Scratches weisen verschiedenste Längen auf, die meisten sind aber vergleichsweise kurz. Ein Großteil der Scratches kreuzt zumindest einen anderen Scratch. Nur drei der zwanzig Scratches liegen solitär. Die Pits scheinen sich in der unteren Hälfte des Auswertungsbereichs zu häufen. Neben den eingezeichneten Pits finden sich noch weitere grubenähnliche Strukturen im Auswertungsbereich, die ich nicht eindeutig als Pits zuordnen konnte und daher nicht gewertet habe.



Abbildung 65: Objekt NMA /2058-012 (1): Übersichtsbild von m1 (buk., Protoconid).



Abbildung 66: Objekt NMA /2058-012 (1): Übersichtsbild von m1 (buk., Protoconid) mit eingezeichnetem 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich.

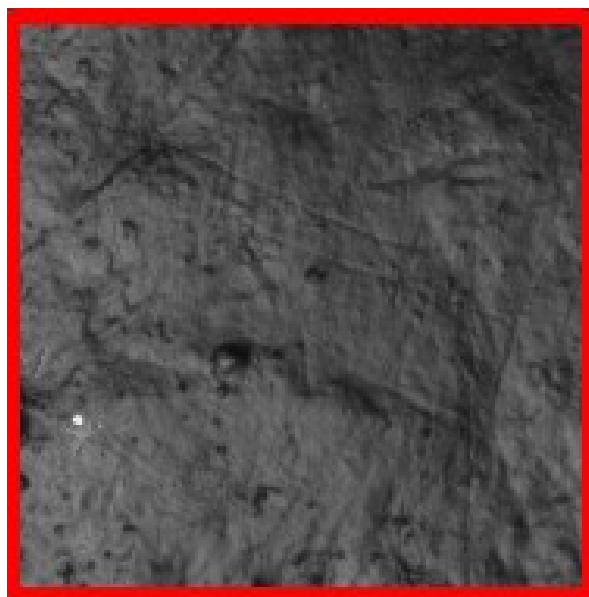


Abbildung 67: Objekt NMA /2058-012 (1): 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich mit Microwear-Spuren.



Abbildung 68: Objekt NMA /2058-012 (1): 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich mit markierten Microwear-Spuren. Ausgewertete Scratches wurden nachgezogen, ausgewertete Pits eingekreist.

Objekt NMA /2058-012 (2) – *Plesiodimylus* sp.

In den Abbildungen 69-72 ist die Auswertung des m2 (bukkal, Hypoconid) eines *Plesiodimylus* sp. zu sehen. Trotz der augenscheinlich starken Beschädigungen des Zahns konnte ich eine weitgehend intakte Stelle zur Auswertung von Microwear-Spuren finden. Insgesamt konnte ich auf diesem Objekt 20 Microwear-Spuren identifizieren. Bei neun davon handelt es sich um Scratches, aufgeteilt in vier vertikale und fünf Cross-Scratches. Abgesehen von den beschädigten Bereichen im Auswertungsbereich sind die Scratches gleichmäßig über die ganze Fläche verteilt und haben bis auf eine Ausnahme eine vergleichbare Länge. Mit insgesamt elf identifizierten Pits weist dieses Objekt die größte Anzahl aller untersuchten Objekte auf. Die Mehrheit der Pits liegt nahezu angeordnet mittig im Auswertungsbereich.



Abbildung 69: Objekt NMA /2058-012 (2): Übersichtsbild von m2 (buk., Hypoconid).



Abbildung 70: Objekt NMA /2058-012 (2): Übersichtsbild von m2 (buk., Hypoconid) mit eingezeichnetem 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich.

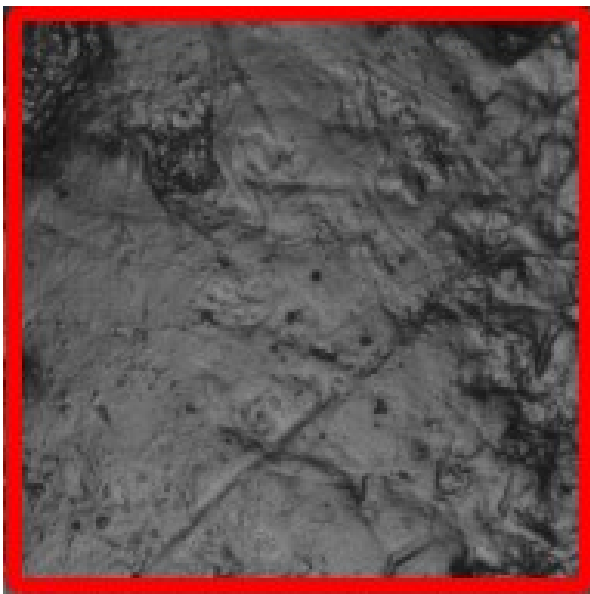


Abbildung 71: Objekt NMA /2058-012 (2): 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich mit Microwear-Spuren.



Abbildung 72: Objekt NMA /2058-012 (2): 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich mit markierten Microwear-Spuren. Ausgewertete Scratches wurden nachgezogen, ausgewertete Pits eingekreist.

Objekt NMA /2058-015 (1) – *Plesiodimylus* sp.

In den Abbildungen 73-76 ist die Auswertung des P4 (bukkal, Paraconus) eines *Plesiodimylus* sp. zu sehen. Insgesamt konnte ich auf diesem Objekt 24 Microwear-Spuren identifizieren. Davon sind 17 Scratches, aufgeteilt in elf vertikale und sechs Cross-Scratches, und sieben Pits. Der Großteil der Scratches ist vergleichsweise lang und sie scheinen fast alle der linken unteren Ecke zugerichtet zu sein. Es gibt nur wenige Scratches, die diesem Trend nicht folgen. Die Pits hingegen finden sich ausschließlich in den verbleibenden drei Ecken.

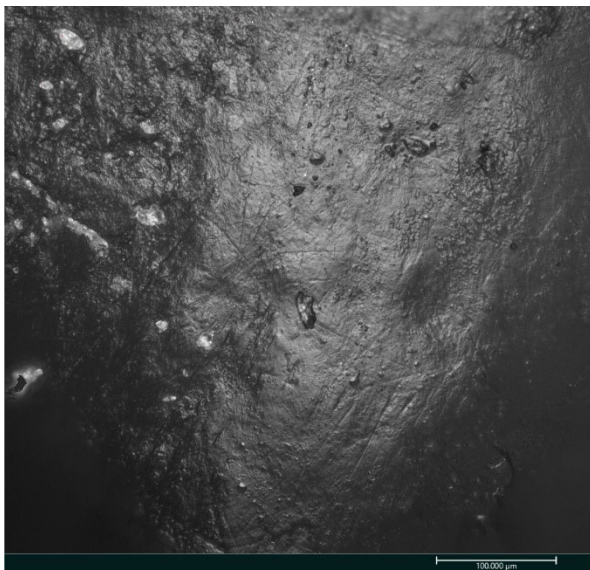


Abbildung 73: Objekt NMA /2058-015 (1): Übersichtsbild von P4 (buk., Paraconus).

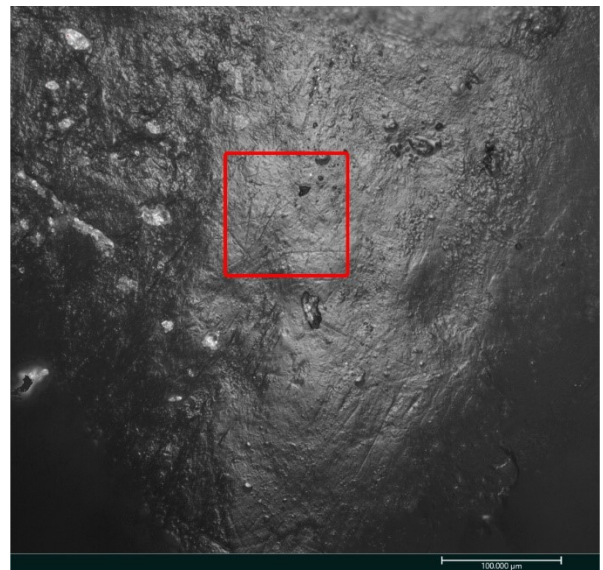


Abbildung 74: Objekt NMA /2058-015 (1): Übersichtsbild von P4 (buk., Paraconus) mit eingezeichnetem 100x100 Mikrometer



Abbildung 75: Objekt NMA /2058-015 (1): 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich mit Microwear-Spuren.

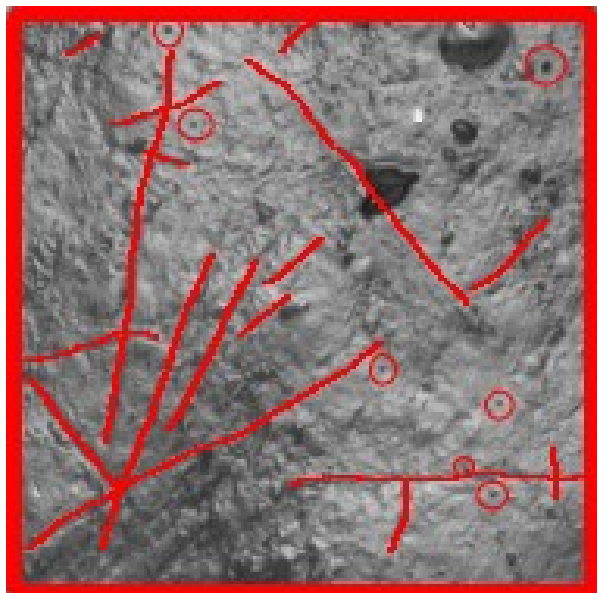


Abbildung 76: Objekt NMA /2058-015 (1): 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich mit markierten Microwear-Spuren. Ausgewertete Scratches wurden nachgezogen, ausgewertete Pits eingekreist.

Objekt NMA /2058-015 (2) – *Plesiodimylus* sp.

In den Abbildungen 77-80 ist die Auswertung des M1 (lingual, Entoconid) eines *Plesiodimylus* sp. zu sehen. Insgesamt konnte ich auf diesem Objekt 19 Microwear-Spuren identifizieren. Diese setzen sich aus 17 Scratches, darunter sechs Cross-Scratches, und zwei Pits zusammen. Interessant hierbei ist die hohe Anzahl der Scratches im Vergleich zur geringen Anzahl der Pits. Die Scratches scheinen kreuz und quer zu verlaufen und keiner bevorzugten Richtung zu folgen. In der oberen Hälfte des Auswertungsbereichs (siehe Abb. 80) findet sich zudem der Längste ausgewertete (Cross-) Scratch, welcher sich über die gesamten 100 Mikrometer erstreckt.

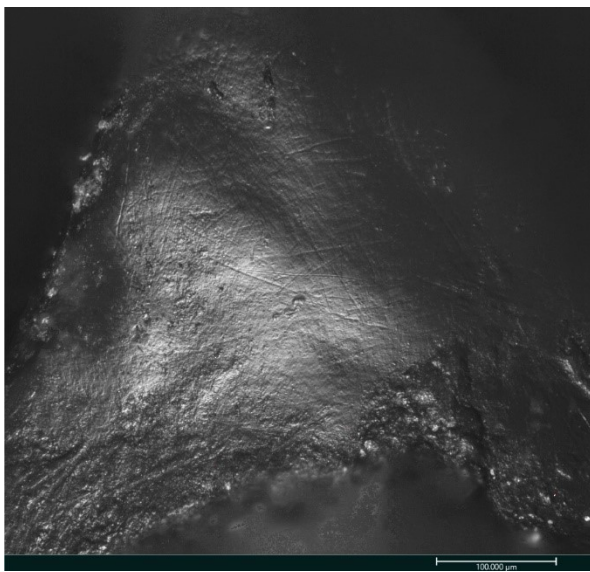


Abbildung 77: Objekt NMA /2058-015 (2): Übersichtsbild von M1 (lin., Entoconus).

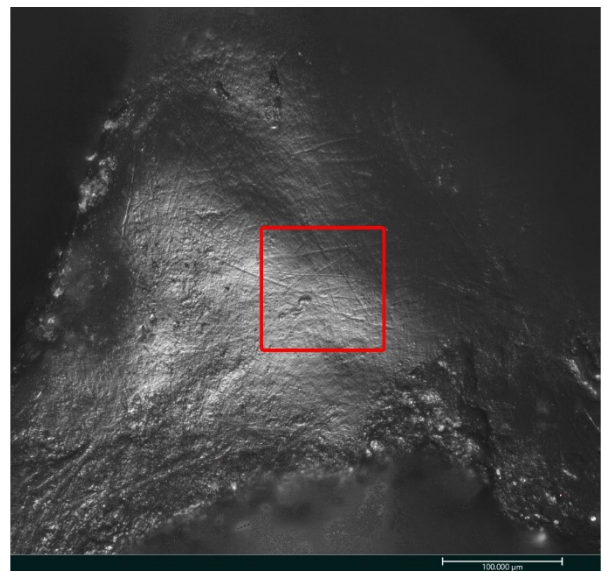


Abbildung 78: Objekt NMA /2058-015 (2): Übersichtsbild von M1 (lin., Entoconus) mit eingezeichnetem 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich.

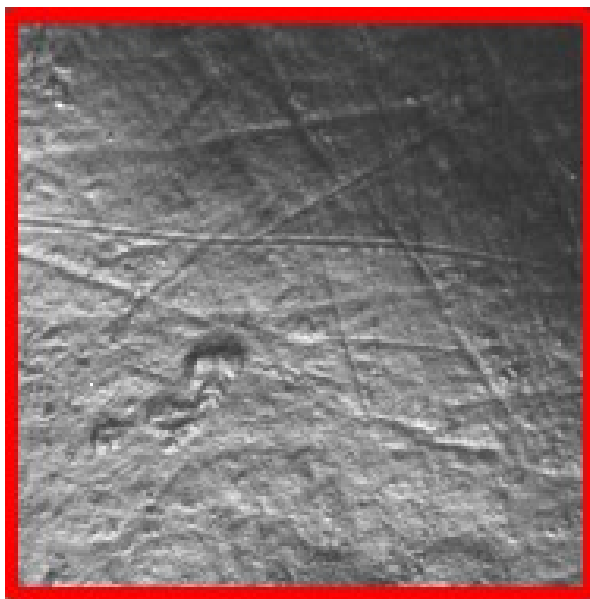


Abbildung 79: Objekt NMA /2058-015 (2): 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich mit Microwear-Spuren.



Abbildung 80: Objekt NMA /2058-015 (2): 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich mit markierten Microwear-Spuren. Ausgewertete Scratches wurden nachgezogen, ausgewertete Pits eingekreist.

Objekt NMA /2058-016 – *Plesiodimylus* sp.

In den Abbildungen 81-84 ist die Auswertung des P4 (lingual, Protoconus) eines *Plesiodimylus* sp. zu sehen. Insgesamt konnte ich auf diesem Objekt 22 Microwear-Spuren identifizieren. Davon sind 16 Scratches, aufgeteilt in sieben vertikale Scratches und neun Cross-Scratches, und sechs Pits. Aufgrund der relativ rauen Oberfläche und den damit einhergehenden Licht- und Schattenverhältnisse gestaltete sich eine Auswertung auf diesem Zahn schwierig. Es können vermutlich noch zahlreiche weitere Strukturen erkannt werden, die als Microwear-Spuren gewertet werden könnten. In meiner Auswertung habe ich nur Spuren gezählt, die ich den Umständen entsprechend sicher als tatsächliche Spuren identifizieren konnte. Daher sind auch in der linken Hälfte des Auswertungsbereichs deutlich weniger Spuren markiert, da der Zahn hier zunehmend rauer wurde.

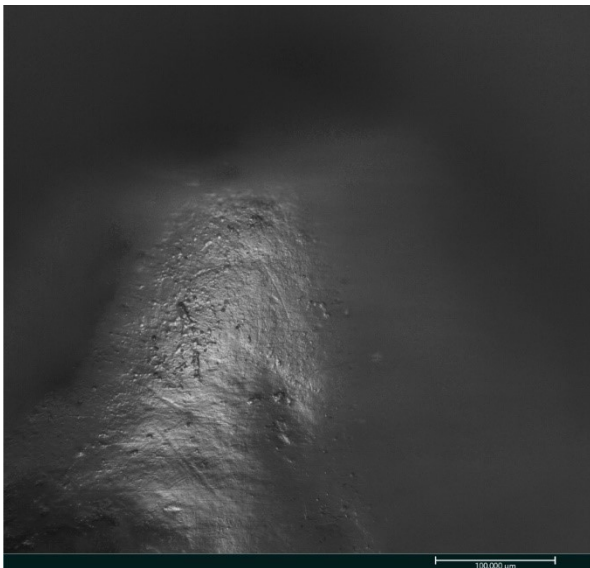


Abbildung 81: Objekt NMA /2058-016: Übersichtsbild von P4 (lin., Protoconus).

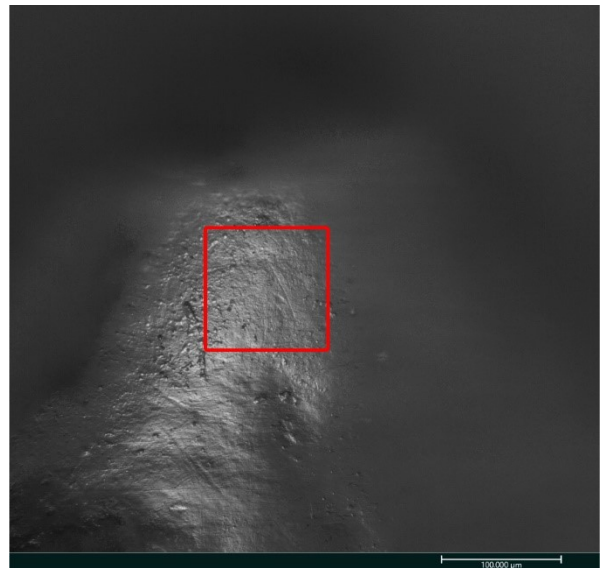


Abbildung 82: Objekt NMA /2058-016: Übersichtsbild von P4 (lin., Protoconus) mit eingezeichnetem 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich.

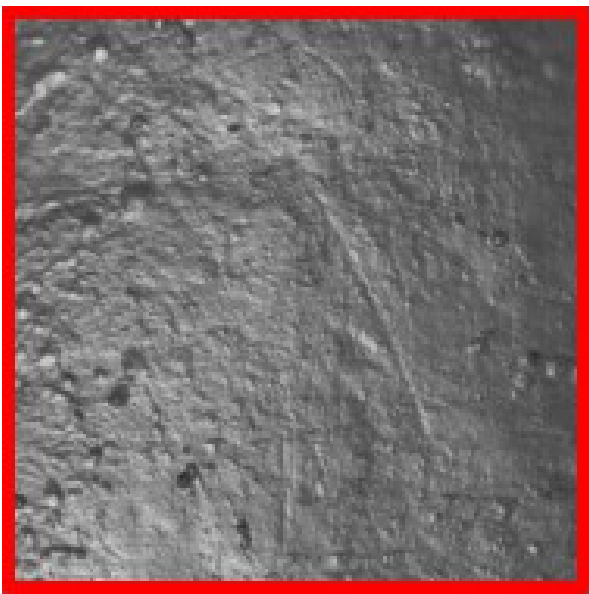


Abbildung 83: Objekt NMA /2058-016: 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich mit Microwear-Spuren.

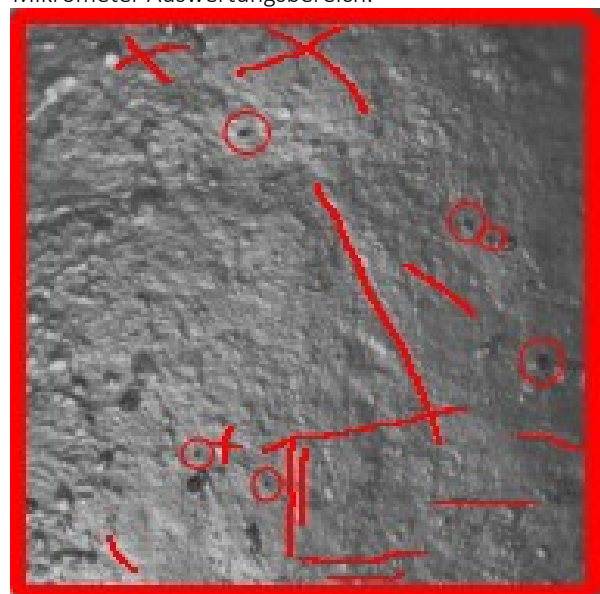


Abbildung 84: Objekt NMA /2058-016: 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich mit markierten Microwear-Spuren. Ausgewertete Scratches wurden nachgezogen, ausgewertete Pits eingekreist.

Objekt NMA /2058-018 – *Plesiodimylus* sp.

In den Abbildungen 85-88 ist die Auswertung des P4 (bukkal, Paraconus) eines *Plesiodimylus* sp. zu sehen. Insgesamt konnte ich auf diesem Objekt zwölf Microwear-Spuren identifizieren. Die Anzahl setzt sich zusammen aus neun Scratches, darunter zwei vertikale und sieben Cross-Scratches, und drei Pits. Es ist somit das Objekt mit der größten Cross-Scratches zu vertikalen Scratches Ratio. Im Auswertungsbereich finden sich noch weitere vermeintliche Microwear-Spuren. Aufgrund der unebenen Oberflächenverhältnisse konnte ich diese jedoch nicht eindeutig auswerten und habe sie daher nicht markiert.

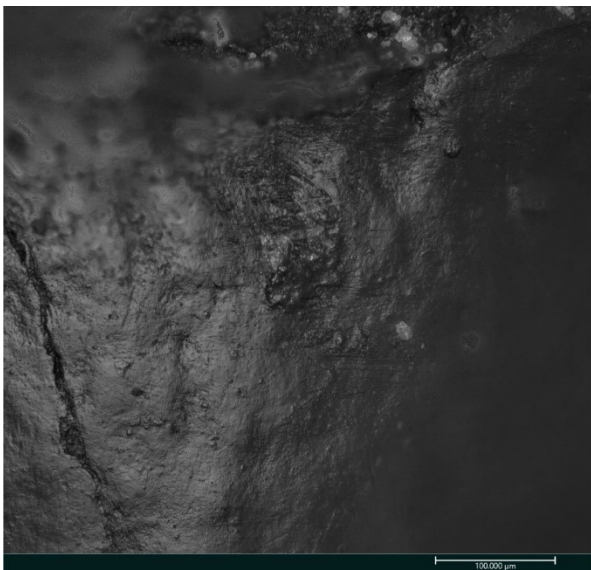


Abbildung 85: Objekt NMA /2058-018: Übersichtsbild von P4 (buk., Paraconus).

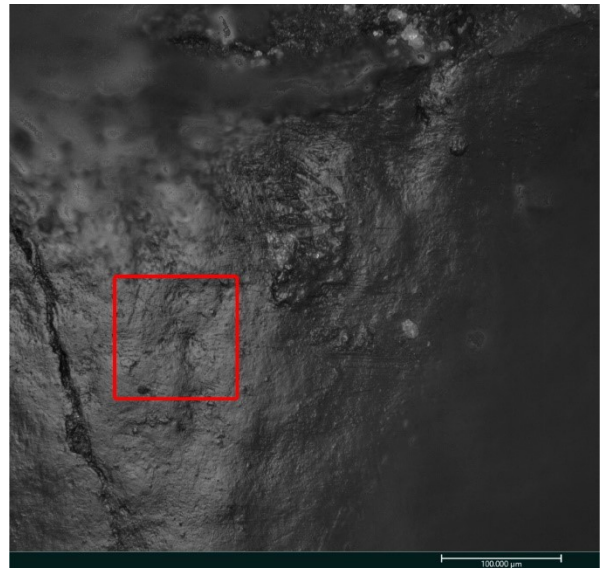


Abbildung 86: Objekt NMA /2058-018: Übersichtsbild von P4 (buk., Paraconus) mit eingezeichnetem 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich.

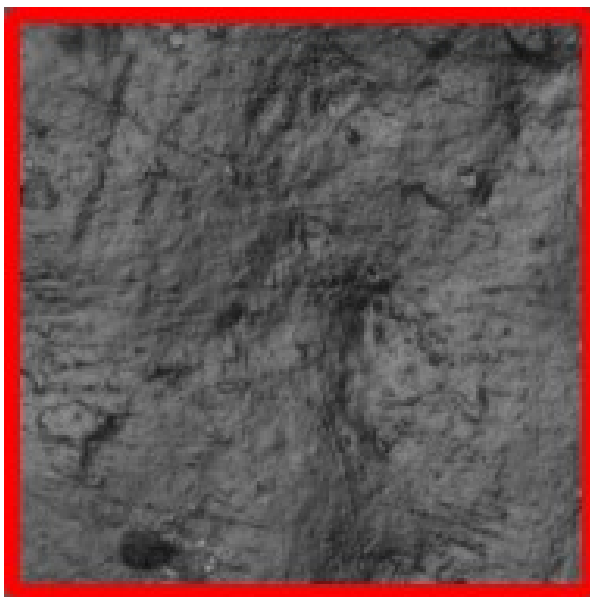


Abbildung 87: Objekt NMA /2058-018: 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich mit Microwear-Spuren.

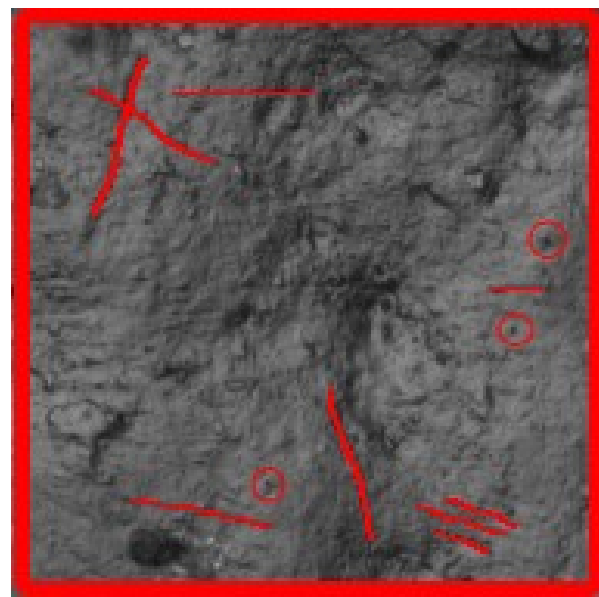


Abbildung 88: Objekt NMA /2058-018: 100x100 Mikrometer Auswertungsbereich mit markierten Microwear-Spuren. Ausgewertete Scratches wurden nachgezogen, ausgewertete Pits eingekreist.

9. Diskussion

Die im vorherigen Kapitel beschriebenen Ergebnisse lassen keine eindeutige Differenzierung der beiden Gattungen *Chainodus* und *Plesiodimylus* zu. Die Anzahl der Scratches und Pits liegt in vergleichbaren Bereichen und auch die minimal bzw. maximal Anzahl an identifizierten Spuren deckt sich annähernd. Leider konnte ich in der Hälfte aller untersuchten Exemplare von *Chainodus intercedens* keine Pit Anzahl auswerten. Es bestünde nämlich die Möglichkeit, dass eine hohe Anzahl an Pits bei *Chainodus* auf dessen malacophage Ernährung hindeuten und eine Differenzierung der beiden Arten ermöglichen könnte. Die Anzahl der Pits bei den ausgewerteten *Chainodus* Exemplaren deutet jedoch nicht auf eine signifikant höhere Anzahl im Vergleich zu *Plesiodimylus* hin.

Auch in Hinblick auf eine qualitative Auswertung der Ergebnisse konnte ich keine nennenswerten Unterschiede feststellen. Weder in der Länge, noch in der Lage oder Tiefe der Spuren unterscheiden sich die beiden Gattungen wesentlich voneinander. Lediglich die vergleichsweise niedrige Anzahl an Cross-Scratches bei *Chainodus* scheint ein Trend zu sein, der sich durch alle untersuchten Objekte zieht. Die vertikale Scratches zu Cross-Scratches Ratio wäre somit die einzige Möglichkeit, die beiden Gattungen im Zuge dieser Arbeit anhand der Microwear-Spuren zu unterscheiden. Aufgrund der geringen Stichprobe dieser Arbeit müsste jedoch zuerst in weiteren Untersuchungen festgestellt werden, ob es sich hierbei um einen Zufall handelt oder ob dieser Unterschied tatsächlich zwischen den beiden Gattungen besteht.

Die vorgestellten Resultate stehen in Widerspruch zu den Ergebnissen der Arbeit von Nimmervoll (2020), welche scheinbar eine Unterscheidung der Ernährungsweisen von *Chainodus intercedens* und *Plesiodimylus* sp. ermöglichen. Nimmervoll kam dabei zu dem Ergebnis, dass die untersuchten Zähne von *Plesiodimylus* mehr und tendenziell feinere und längere Scratches aufweisen als jene von *Chainodus* (vgl. Nimmervoll 2020). Zum Vergleich habe ich die Tabelle mit Nimmervolls' Ergebnissen in den Appendix (siehe Tab. 6) kopiert. Diesen Fund kann ich mit meinen Ergebnissen jedoch nicht bestärken. Die Anzahl der Pits und die Relation zwischen vertikalen Scratches und Cross-Scratches ergab bei Nimmervoll jedoch keine nennenswerten Unterschiede.

Da für die Untersuchung der Kieferfragmenten in beiden Arbeiten das gleiche Material verwendet und eine ähnliche Methodik angewendet wurde, liegt der Schluss nahe, dass die Ergebnisse einer Microwear-Untersuchung zwischen einem Rasterelektronenmikroskop und einem Konfokalmikroskop nicht vergleichbar sind. Diese Aussage wäre jedoch zu undifferenziert, da sehr wohl einige (Mit-) Ursachen für die unterschiedlichen Ergebnisse gefunden werden können. Sie können grob drei Kategorien zugeordnet werden: dem verwendeten Material, dem Auswertungsbereich und der Auswertung selbst.

Grundsätzlich ist es zwar richtig, dass in beiden Arbeiten dasselbe Material verwendet wurde, doch bei genauerer Betrachtung finden sich teils große Unterschiede. Nimmervoll (2020) verwendete für seine Arbeit das originale fossile Kiefermaterial aus dem Naturmuseum Augsburg. Im Gegensatz dazu verwendete ich zwei-Komponenten Araldit Kunstharz Abgüsse. Es ist in meinen Augen gut möglich, dass eine Untersuchung der originalen fossilen Fragmente mit dem Konfokalmikroskop andere Ergebnisse gebracht hätte als dies bei den Abgüssen der Fall ist. Da es sich teilweise um sehr feine Microwear-Spuren handelt, spielt das Licht und vor allem der Schatten eine wesentliche Rolle bei der Identifikation von auswertbaren Strukturen. Ich nehme an, dass ein fossiles Objekt Licht anders reflektiert als ein transparenter Abguss. Somit kann das Material die Ergebnisse potenziell beeinflussen. Hinzu kommt, dass bei der Herstellung von Abgüssen (kleine) Bläschen entstehen können, die leicht mit Pits verwechselt werden können und das Risiko bergen, die Ergebnisse zu verfälschen. Das ist auch ein Grund, warum ich bei der Auswertung von Pits vorsichtig war und sie im Zweifelsfall nicht gewertet habe.

Abgesehen von der Beschaffenheit des Materials gibt es aber noch weitere gravierende Unterschiede, die eine Auswertung direkt beeinflussen: So dürfte das Material der beiden Arbeiten nicht ident sein, da Nimmervoll (2020) in seiner Materialliste angibt (siehe Appendix Tab. 6), dass das Objekt NMA /2058-008 einen m2 aufweist, während ich lediglich Alveolen feststellen konnte (vgl. Abb. 25). Da Nimmervoll auf besagtem m2 auch tatsächlich Microwear-Spuren finden konnte, schließe ich einen Fehler aus und gehe davon aus, dass der Zahn bis zur Herstellung der von mir verwendeten Abgüsse ausgefallen beziehungsweise verloren gegangen sein muss.

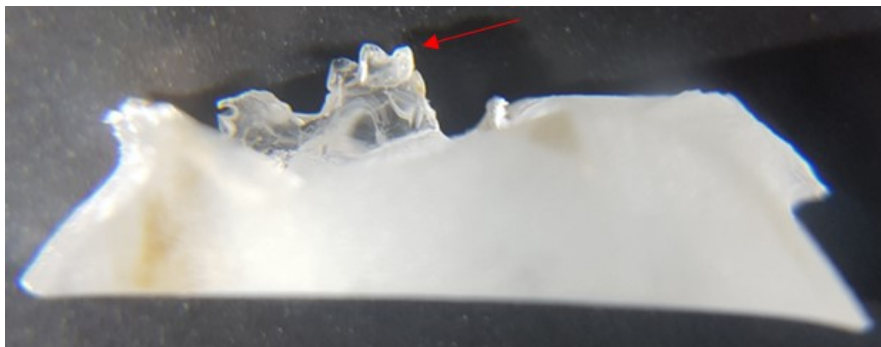


Abbildung 89: Übersichtsbild von Objekt NMA /2058-017. Der rote Pfeil deutet auf den m2. Bei dem Fragment links des m2 kann es sich nur um Überreste des m1 handeln.

Auch bei Objekt NMA /2058-017 stimmen die beiden Materiallisten nicht überein. Während Nimmervoll (2020) einen dex. UK mit m2 und p4 beschreibt, konnte ich nur einen m2 feststellen, jedoch keinen p4. In Abbildung 89 ist der Abguss von Objekt NMA/ 2058-017 zu sehen. Bei dem vollständig erkennbaren Zahn auf der rechten Seite handelt es sich um den m2. Selbst wenn ich das unvollständige Fragment links neben dem m2 als Zahn annehmen würde, so würde es sich dabei um den m1 und nicht den p4 handeln. Daher sehe ich auch hier einen Fehler seitens Nimmervoll als unwahrscheinlich an und gehe von einer nachträglichen Veränderung des Materials aus. In diesem Fall geht es vor allem um das Prinzip, da weder Nimmervoll noch ich dieses Objekt tatsächlich auswerten konnten. Nichtsdestotrotz zeigen die beiden Beispiele, dass das Material offensichtlich nicht ident ist und weitere Unterschiede

können von mir nicht ausgeschlossen werden. Abgesehen von den beiden genannten Unterschieden und davon, dass es sich meiner Meinung nach bei Objekt NMA/ 2058-015 um einen dextralen Oberkiefer mit M2-P4 (im Gegensatz zu einem sinistralen OK mit M2-P4) handelt, sind die beiden Materiallisten gleich.

Abgesehen vom Material selbst könnte die Auswahl der Auswertungsstelle einen beträchtlichen Einfluss auf die Ergebnisse haben. Großteils konnten Nimmervoll (2020) und ich Microwear-Spuren auf denselben Objekten finden (vgl. Tab. 2 und Appendix Tab. 7). Nimmervoll wertete drei Objekte aus, an denen ich keine Spuren finden konnte, darunter auch Objekt NMA /2058-008, bei dem ich nur Alveolen feststellen konnte. Ich hingegen wertete zwei Objekte aus, an denen Nimmervoll keinen geeigneten Auswertungsbereich ausfindig machen konnte. Es finden sich also bereits hier Unterschiede, die die Ergebnisse beeinflussen. Hinzu kommt, dass Nimmervoll vor allem M1/m1 (insgesamt elf) und einige M2/m2 (insgesamt drei) auswerten konnte, während sich in meinen Ergebnissen vermehrt M1/m1 (insgesamt 7) und P4/p4 (insgesamt 5) sowie einige wenige M2/m2 (insgesamt 3) finden (vgl. Tab. 4). Dadurch werden Vergleiche der Durchschnittsergebnisse stark verfälscht. Ein Vergleich der einzelnen Zahntypen hingegen ist wenig aussagekräftiger, da die Probenanzahl dafür meist zu gering ist und für valide Ergebnisse idealerweise weiter in Ober- und Unterkiefer unterschieden werden müsste. Ein einigermaßen aussagekräftiger Vergleich der Ergebnisse der beiden Arbeiten ist somit nur mit M1/m1 möglich, da hier in beiden Arbeiten die Anzahl der Auswertungen am höchsten ist. In Tabelle 5 habe ich die durchschnittlichen Ergebnisse von Nimmervoll für M1/m1 für die beiden Gattungen *Chainodus* und *Plesiodimylus* zusammengefasst und meinen eigenen zum Vergleich gegenübergestellt.

Tabelle 5: Übersicht der Durchschnittsergebnisse des Zahntyps M1/m1 von Nimmervoll (2020) und Winter für die Gattungen *Chainodus* und *Plesiodimylus*.

Auswerter	Gattung	Anzahl Auswertungen	Durchschnitt Scratches (Scratches/ Cross-Scratches)	Durchschnitt Pits	Durchschnitt Microwear-Spuren gesamt
Nimmervoll (2020)	<i>Chainodus</i>	7	4,14 (3,86/0,2)	1,29	5,43
Winter	<i>Chainodus</i>	5	10,6 (7/3,6)	4,5 (n=2)	15.1
Nimmervoll (2020)	<i>Plesiodimylus</i>	4	10,25 (8,75/1,5)	0,75	11
Winter	<i>Plesiodimylus</i>	2	18,5 (10,5/8)	4	22,5

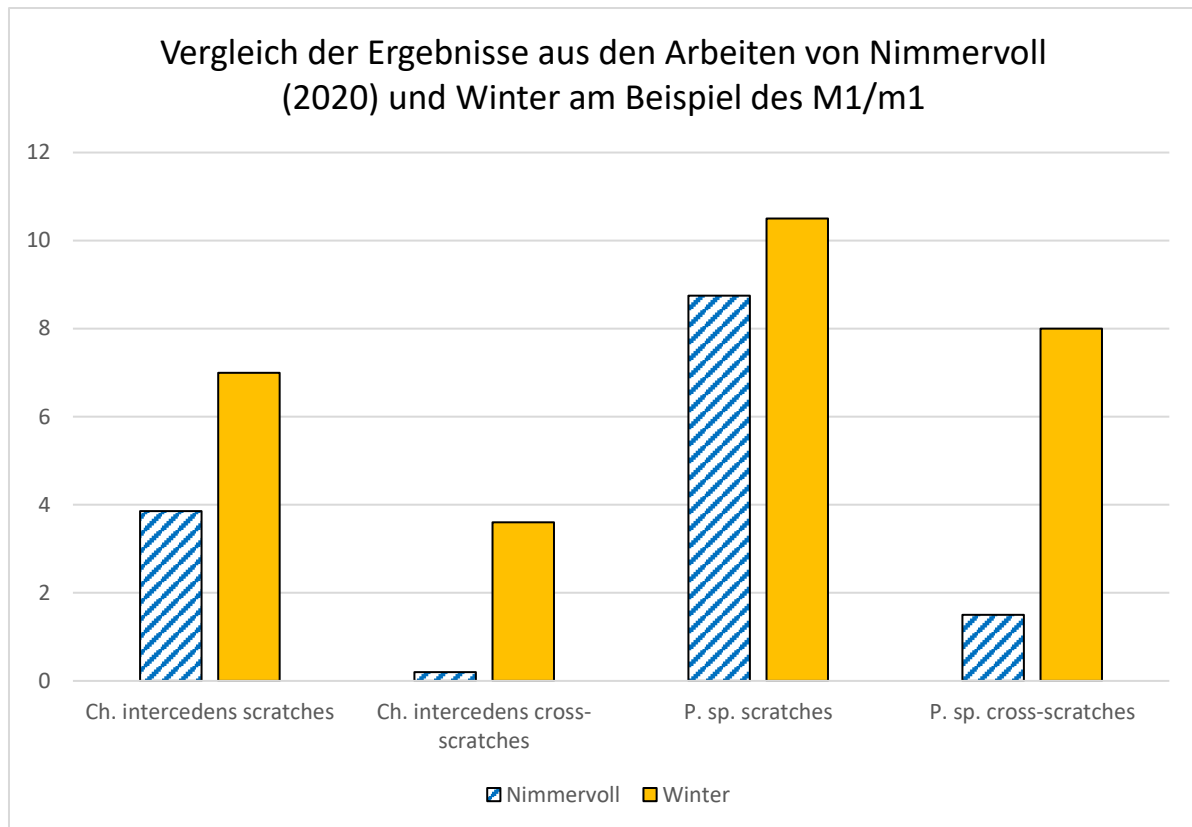


Abbildung 90: Grafische Gegenüberstellung der Ergebnisse von Microwear-Untersuchungen an den Gattungen *Chainodus intercedens* und *Plesiodimylus* sp., durchgeführt von Nimmervoll (2020) und Winter. Die Grafik zeigt die durchschnittlich ausgewertete Anzahl der Scratches beziehungsweise Cross-Scratches am M1/m1 für die jeweilige Gattung und basiert auf Tabelle 5.

Selbst wenn die einzelnen Werte weit auseinander liegen, so zeigt sich dennoch ein klarer Trend in beiden Ergebnissen. So weisen die untersuchten Objekte von *Plesiodimylus* in beiden Arbeiten deutlich mehr Scratches auf als jene von *Chainodus* (siehe Abb. 90). Tatsächlich weist die Gattung *Plesiodimylus* in beiden Resultaten durchschnittlich etwa doppelt so viele Scratches (inklusive Cross-Scratches) auf wie *Chainodus*. Die Anzahl der Pits ist sowohl bei Nimmervoll als auch bei mir annähernd gleichbleibend für beide Gattungen. Jedoch muss dazu gesagt werden, dass die Anzahl der Pits in meinen Ergebnissen für beide Gattungen nur auf jeweils zwei Auswertungen basiert und dementsprechend aussageschwach ist.

Dieser Vergleich zeigt, dass trotz einiger Unterschiede dennoch die potenzielle Möglichkeit eines sinnvollen Vergleichs von Untersuchungen zwischen Rasterelektronenmikroskop und Konfokalmikroskop besteht, solange man einige Parameter beachtet. Trotz allem ist dieser Vergleich sehr vage, da er auf einer Gesamtprobenanzahl von nur wenigen Objekten beruht. Die Vergleichbarkeit wird zudem von dem Umstand erschwert, dass aus Nimmervolls' Arbeit nicht herausgeht, welche Stelle des jeweiligen Zahns ausgewertet wurde. Eine konkrete Positionsbeschreibung der Auswertungsstelle, wie sie in dieser Arbeit versucht wurde anzugeben, wäre demnach hilfreich für einen Vergleich von Ergebnissen.

Die Auswertung selbst ist der dritte große Punkt, der den Vergleich von Ergebnissen stark beeinflussen kann. Wie bereits aus Tabelle 5 exemplarisch herausgelesen werden kann, konnte ich deutlich mehr Microwear-Spuren feststellen als Nimmervoll. Das liegt nicht zwangsweise daran, dass es bei mir mehr Spuren zu erkennen gab, sondern vielmehr an der auswertenden Person und welche Spuren er oder sie tatsächlich wertet. Bei Durchsicht von Nimmervolls' Arbeit fielen mir bei den Ergebnissen viele weitere Microwear-Spuren auf, die ich vermutlich gewertet hätte. Nimmervoll hat sich vermutlich aus mir unbekannten Gründen gegen die Wertung dieser vermeintlichen Spuren entschieden. Das ist keine Kritik an Nimmervolls' Auswertungsmethode. Es geht vielmehr darum aufzuzeigen, dass es Unterschiede bei der Auswahl von Microwear-Spuren gibt und daher ein Vergleich von Ergebnissen vor allem dann stattfinden kann, wenn alle Resultate von derselben Person stammen. Dieses Problem wurde bereits mehrfach in der Literatur behandelt (zum Beispiel: Muhlbacher et al. 2016; Ungar 2015). Der Einsatz von Auswertungsprogrammen, wie etwa dem im Kapitel 3.4 (Microwear) beschriebenen Programm *MicroWeaR* könnte eine objektive Alternative zur Auswertung von Abnutzungsspuren bieten. Der Umstand, dass es sich bei den Objekten um vergleichsweise kleine und zudem durch Fossilisationsprozesse teils stark beschädigte Objekte handelt, vereinfacht die Auswertung von Microwear-Spuren nicht.

Ein weiterer, einen Vergleich erschwerender Faktor ist die von Nimmervoll (2020: 81) verwendete Definition von Cross-Scratches:

„Es ist hierbei anzumerken, dass die Einteilung in scratches und cross-scratches nicht nach einer absoluten Laufrichtung erfolgte, sondern in jeder der Abbildung[en] variiert. Es wurden ganz einfach jene Abnutzungen als scratches bezeichnet, welche zahlreicher auftraten und jene Laufrichtung die seltener vorkam wurde als cross-scratch definiert“.

Cross-Scratches sind demnach in Relation zur Anzahl und Lage der anderen im Auswertungsbereich befindlichen Scratches definiert. Somit ist auch keine Aussage über die absolute Ausrichtung möglich, also ob er waagrecht oder senkrecht am Zahn liegt. Um künftige Vergleiche zu vereinfachen, definierte ich in dieser Arbeit Cross-Scratches als überwiegend waagrecht verlaufend und fixierte die Lage der Zähne insofern, dass die vertikale Achse der Abbildungen immer von Zahnspitze zu Zahnwurzel oder umgekehrt ausgerichtet wurde.

Im Appendix finden sich noch zwei Abbildungen (siehe Appendix Abb. 91 & 92) von Microwear-Spuren an Molaren von Streifenmäulern (*Hemicentetes*), einer Gattung, die rezent vertreten ist und vermutlich nahe mit Dimyliden verwandt ist. Diese sind nicht ausgewertet, jedoch sollen sie als Vergleich zu den ausgewerteten Dimylidenfragmenten dienen. Bereits ein erster Blick reicht aus um festzustellen, dass die Anzahl der Scratches in einem 100x100 Mikrometer Bereich sehr hoch sein dürfte, vermutlich höher als die aller ausgewerteten Objekte. Die Ausrichtung der Scratches ist dabei überwiegend vertikal und die Tiefe und Länge

der Strukturen sehr heterogen. Eine Microwear-Analyse von Silcox und Teaford (2002), bei der unter anderem die unteren Molaren von *Hemicentetes nigriceps* (Schwarzkopftenrek) untersucht wurden, zeigt ein ähnliches Abnutzungsmuster (siehe Appendix Abb. 93).

Streifentenreks ernähren sich überwiegend, wenn nicht ausschließlich von Anneliden, vor allem von Regenwürmern (Eisenberg & Gould 1970). Die deutlichen Abnutzungsspuren an den Molaren von *Hemicentetes* stammen daher zu einem überwiegenden Teil von der mit ihrer Nahrung eingenommenen Erde (Silcox & Teaford 2002). *Plesiodimylus* ernährt sich als Generalist vermutlich nicht ausschließlich von Regenwürmern, jedoch ist anzunehmen, dass das Nahrungsspektrum neben diversen Anneliden auch Wurzeln, Knollen und Insektenlarven beinhaltete, wodurch *Plesiodimylus* zwangsweise auch Erde zu sich nahm. Während bei *Chainodus* die identifizierten Abnutzungsspuren vermutlich auf eine malacophage Ernährungsweise zurückzuführen sind, so könnte bei *Plesiodimylus* die Einnahme von Erde für die hohe Anzahl an Microwear-Spuren, vor allem der Scratches, verantwortlich sein. Der Vergleich der Abbildungen von Microwear-Spuren von *Plesiodimylus* (siehe Abb. 61-88) und denen der *Hemicentetes* (siehe Abb. 91-93) zeigt, dass letztere deutlich mehr und tiefere Abnutzungsspuren aufweisen. Das könnte darauf hindeuten, dass *Plesiodimylus* weit weniger Erde mit der Nahrung aufnahm als rezente *Hemicentetes*. Daraus ließe sich schließen, dass Regenwürmer, Insektenlarven, Wurzeln, Knollen und Ähnliches nur einen begrenzten Anteil im Nahrungsspektrum von *Plesiodimylus* ausmachten, da die Abnutzungsspuren sonst denen der *Hemicentetes* stärker ähneln würden.

10. Conclusio

Aus den drei großen in der Diskussion identifizierten Punkten, die einen Vergleich der beiden Arbeiten erschweren, nämlich dem verwendeten Material, dem Auswertungsbereich und der Auswertung selbst, lassen sich nun einige Vorschläge formulieren, die bei Einhaltung eine aussagekräftigere Vergleichbarkeit ermöglichen würden. In erster Linie müsste das Material der verglichenen Forschungsprojekte ident sein, also sowohl von den Objekten selbst als auch vom Material her (fossiles Originalmaterial oder Abgüsse). Des Weiteren müssten die ausgewerteten Stellen klar und nachvollziehbar definiert werden und sowohl für die Auswertung mit dem Konfokalmikroskop als auch mit dem Rasterelektronenmikroskop idealerweise dieselben Stellen ausgewählt werden. Zu guter Letzt müsste dafür gesorgt werden, dass die Methodik klar formuliert wurde und die gewerteten Strukturen sinnvoll definiert wurden. Die Auswertung der ausgewählten Stellen sollte im Idealfall durch eine einzelne Person erfolgen, um Beobachtungsunterschiede zu vermeiden. Alternativ wäre es auch überlegenswert, eine computergestützte Auswertungsform zu wählen, um subjektive Entscheidungen weitgehend ausschließen zu können. Unter Einhaltung dieser Punkte könnten künftige Arbeiten die Frage, ob die Ergebnisse von Microwear-Analysen von Konfokalmikroskopen und Rasterelektronenmikroskopen bei Insectivoren, speziell bei Dimyliden, vergleichbar sind, eventuell beantworten.

Generell lässt sich sagen, dass die Ergebnisse dieser Arbeit leider keine einfache und konkrete Antwort auf die gestellten Forschungsfragen liefern, nämlich ob mithilfe einer Microwear-Untersuchung mittels einem Konfokalmikroskop die beiden Gattungen *Chainodus* und *Plesiodimylus* in ihrer Ernährungsweise voneinander unterschieden werden können beziehungsweise ob diese Ergebnisse mit denen einer früheren Arbeit, durchgeführt mit einem Rasterelektronenmikroskop, vergleichbar sind. Nichtsdestotrotz konnten einige interessante Trends hinsichtlich der Ergebnisse identifiziert werden, die eventuell in zukünftigen Forschungen bestärkt oder widerlegt werden können. Ein Vergleich bestimmter Teilaspekte der Ergebnisse von Nimmervolls' Arbeit (2020) und meiner deuten vielversprechender Weise auf vergleichbare Ergebnisse hin, trotz aller identifizierten Unterschiede. Zudem helfen die Erkenntnisse dieser Arbeit hoffentlich bei der Planung und Durchführung künftiger Projekte, sodass diese konkretere Ergebnisse liefern und die aufgeworfenen Fragen beantworten können. Somit kann in Zukunft vielleicht nicht nur neues Wissen zur bisher relativ wenig erforschten Familie der Dimyliden generiert werden, sondern zudem auch eine vergleichsweise neue Methode zur Untersuchung von Insectivorenzähnen etabliert werden.

11. Literaturverzeichnis

- Antón, Mauricio; Agustí, Jordi. 2002. *Mammoths, Sabertooths, and Hominids: 65 Million Years of Mammalian Evolution in Europe*. New York: Columbia University Press.
- Andrews, Peter; Hixson, Sylvia. 2014. "Taxon-free methods of palaeoecology". *Annales Zoologici Fennici* 51, 269-284.
- Baker, George; Jones, L; Wardrop, I. 1959. "Cause of wear in sheeps teeth". *Nature* 184, 1583-1584.
- Bolliger, Thomas; Rummel, Michael. 1994. "Säugetierfunde aus Karstspalten – Die komplexe Genese am Beispiel eines Steinbruches bei Petersbuch, Südliche Frankenalb (Bayern)". *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung Paläontologie historische Geologie* 34, 239-264.
- Brown, Christopher; Bergstrom, Torbjorn; Childs, Benjamin. "Surfract". <http://www.surfract.com/> (31. Juli 2021).
- Christensen, Hilary. 2014. "Similar Associations of Tooth Microwear and Morphology Indicate Similar Diet across Marsupial and Placental Mammals". *PLOS One* 9(8), 1-11.
- Cope, Edward. 1884. *The Vertebrata of the Tertiary formations of West Book 1*. Washington: Government Printing Office.
- Crespo, Vincente; Furió, Marc; Ruiz-Sanchez, Francisco; Montoya, Plini. 2018. "A new species of Plesiodimylus (Dimylidae, Eulipotyphla, Mammalia) from the Early Miocene of Spain". *Historical Biology* 30(3), 360-371.
- DeSantis, Larisa. 2016. "Dental microwear textures: reconstructing diets of fossil mammals". *Surface Topography: Metrology and Properties* 4, 1-12.
- Donohue, Shelly; DeSantis, Larisa; Schubert, Blaine; Ungar, Peter. 2013. "Was the giant short-faced bear a hyper-scavenger? A new approach to dietary study of ursids using dental microwear textures ". *PLOS One* 8(10), 1-7.
- Eisenberg, John; Gould, Edwin. 1970. *The Tenrecs: A Study in Mammalian Behavior and Evolution*. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Engesser, Burkart. 1976. "Zum Milchgebiss der Dimyliden (Insectivora, Mammalia)". *Eclogae geologicae Helvetiae* 69(3), 795-808.
- Evans, Alistair. 2003. "Functional Dental Morphology of Insectivorous Microchiropterans: Spatial Modelling and Functional Analysis of Tooth Form and the Influence of Tooth Wear and Dietary Properties". Dissertation. Monash University Australia.
- Faith, Tyler; Lyman, Lee. 2019. *Paleozoology and Paleoenvironments: Fundamentals, Assumptions, Techniques*. Cambridge: Cambridge University Press.

- Fortelius, Mikael; Solounias, Nikos. 2000. "Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing palaeodiets". *American Museum Novitates* 3301, 1-36.
- Fortelius, Mikael; Eronen, Jussi; Jernvall, Jukka; Liu, Liping; Pushkina, Diana; Rinne, Juhani; Tesakov, Alexey; Vislobokova, Inesa; Zhang, Zhaoqun; Zhou, Liping. 2002. "Fossil mammals resolve regional patterns of Eurasian climate change over 20 million years". *Evolutionary Ecology Research* 4, 1005-1016.
- Furió, Marc; Casanovas-Vilar, Isaac; Van den Hoek Ostende, Lars. 2011. "Predictable structure of Miocene insectivore (Lipotyphla) faunas in Western Europe along a latitudinal gradient". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 304, 219-229.
- Gaillard, Claude. 1899. "Mammifères Miocènes nouveaux ou peu connus de La Grive St.-Alban". *Archives du Muséum d'histoire naturelle de Lyon* 7(2), 1-79.
- Grine, Frederick. 1986. "Dental evidence for dietary differences in *Australopithecus* and *Paranthropus*: a quantitative analysis of permanent molar microwear". *Journal of Human Evolution* 15, 783-822.
- Grine, Frederick; Ungar, Peter; Teaford, Mark. 2002. "Error Rates in Dental Microwear Quantification Using Scanning Electron Microscopy". *Scanning* 24 (3), 144-153.
- Hiiemae, Karen; Crompton, Alfred. 2013. "Mastication, Food Transport and Swallowing". In Hildebrand, Milton; Bramble, Dennis; Liem, Karel; Wake, David (Hrsg.). *Functional Vertebrate Morphology*. Cambridge, Massachusetts, London: Harvard University Press.
- Hürzeler, Johannes. 1944. "Beiträge zur Kenntnis der Dimylidae". *Schweizer Palaeontologische Abhandlungen* 65, 1-44.
- Janis, Christine. 2008. "An Evolutionary History of Browsing and Grazing Ungulates". In Iain, Gordon; Prins, Herbert (Hrsg.). *The Ecology of Browsing and Grazing*. Berlin; Heidelberg: Springer Verlag.
- Janis, Christine. 1988. "An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals and the correlation of these factors with dietary preferences". In Russell, D.; Santoro, J.-P.; Sigogneau-Russel, D. (Hrsg.). *Teeth Revisited: Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology*. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (Série C) 53, 367-387.
- Janis, Christine; Fortelius, Mikael. 1988. "On the means whereby Mammals achieve increased functional durability of their dentitions with special reference to limiting factors". *Biological Reviews* 63, 197-230.
- Jordana, Xavier; Marín-Moratalla, Nekane; DeMiguel, Daniel; Kaiser, Thomas; Köhler, Meike. 2012. "Evidence of correlated evolution of hypsodonty and exceptional longevity in endemic insular mammals". *Proceedings of the Royal Society* 279(1741), 3339-3346.

- Kaiser, Thomas; Solounias, Nikos. 2003. "Extending the tooth mesowear method to extinct and extant equids". *Geodiversitas* 25(2), 321-345.
- Kay, Richard. 1981. "The nut-crackers – a new theory of the adaptations of the Ramapithecinae". *American Journal of Physical Anthropology* 55(2), 141-151.
- Klietmann, Johannes; Van den Hoek Ostende, Lars; Nagel, Doris; Rummel, Michael. 2015. "Insectivore palaeoecology. A case study of a Miocene fissure filling in Germany". *Paleogeography, Palaeoclimatology, Paleoecology* 418, 278-289.
- Klietmann, Johannes; Nagel, Doris; Rummel, Michael; Van den Hoek Ostende, Lars. 2014. "Enlightening complexity. The Dimylidae of Petersburg 28". *Paleogeography, Palaeoclimatology, Paleoecology* 94, 463-479.
- Kubo, Mugino; Yamada, Eisuke. 2014. "The Inter-Relationship between Dietary and Environmental Properties and Tooth Wear: Comparisons of Mesowear, Molar Wear Rate, and Hypsodonty Index of Extant Sika Deer Populations". *PLOS One* 9(3), 1-12.
- Lambert, Joanna; Rothman, Jessica. 2015. "Fallback Foods, Optimal Diets, and Nutritional Targets: Primate Responses to Varying Food Availability and Quality". *Annual Review of Anthropology* 44, 493-512.
- Lehmann, Ulrich. 1964. *Paläontologisches Wörterbuch*. Stuttgart: Ferdinand Enke Verlag.
- Maas, Mary. 1988. "The Relationship of Enamel Microstructure and Microwear: An experimental study of cause and effect". Dissertation. State University of New York.
- Merceron, Gildas; Escarguel, Gilles; Angibault, Jean-Marc; Verheyden-Tixier, Hélène. 2010. "Can Dental Microwear Textures Record Inter-Individual Dietary Variations?". *PLOS One* 5(3), 1-9.
- Merceron, Gildas; Schulz, Ellen; Kordos, László; Kaiser, Thomas. 2007. "Paleoenvironment of *Dryopithecus brancoi* at Rudabánya, Hungary: evidence from dental meso- and micro-wear analyses of large vegetarian mammals". *Journal of Human Evolution* 53, 331-349.
- Mihlbacher, Matthew; Campbell, Daniel; Ayoub, Michael; Chen, Charlotte; Ghani, Ishrat. 2016. "Comparative dental microwear of ruminant and perissodactyl molars: Implications for paleodietary analysis of rare and extinct ungulate clades". *Paleobiology* 42(1), 98-116.
- Mones, Alvaro. 1982. "An equivocal nomenclature: What means hypsodonty?". *Paläontologische Zeitschrift* 56(1), 107-111.
- Müller, Arndt. 1967. "Die Geschichte der Familie Dimylidae (Insectivora, Mamm.) auf Grund der Funde aus tertiären Spaltenfüllungen Süddeutschlands". Doktorarbeit. München: Verlag der bayerischen Akademie der Wissenschaften.

- Myers, Phil; Espinosa, Roger; Parr, Cyndy; Jones, Tricia; Hammond, George; Dewey, Tanya. 2021. The Animal Diversity Web (online). Accessed at <https://animaldiversity.org> (letzter Zugriff: 15. August 2021).
- Nimmervoll, Florian. 2020. "Microwear an Dimylidenzähnen". Diplomarbeit, Universität Wien.
- Osborn, Henry. 1888. "The Evolution of Mammalian Molars To and From the Tritubercular Type". *The American Naturalist* 22(264), 1067-1079.
- Peyer, Bernhard. 1968. *Comparative Odontology*. Chicago: University of Chicago Press.
- Purnell, Mark; Crumpton, Nick; Gill, Pamela; Jones, Gareth; Rayfield, Emily. 2013. "Within-guild dietary discrimination from 3-D textural analysis of tooth microwear in insectivorous mammals". *Journal of Zoology* 291, 249-257.
- Rosina, Valentina; Rummel, Michael. 2012. "The bats (Chiroptera, Mammalia) from the Early Miocene of Petersbuch (Bavaria, Southern Germany)". *Geobios* 45, 463-478.
- Rzebik-Kowalska, Barbara. 1995. "Insectivora (Mammalia) from the Miocene of Bełchatów, Poland. III. Dimylidae Schlosser, 1887". *Acta zoologica Cracoviensia* 39(1), 447-468.
- Schmidt-Kittler, Norbert. 1973. "Dimyloides-Neufunde aus der oberoligozänen Spaltenfüllung „Ehrenstein 4“ (Süddeutschland) und die systematische Stellung der Dimyliden (Insectivora, Mammalia)". *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung Paläontologie historische Geologie* 13, 115-139.
- Schubert, Blaine; Ungar, Peter; DeSantis, Larisa. 2010. "Carnassial microwear and dietary behaviour in large carnivorans". *Journal of Zoology* 280, 257-263.
- Schlosser, Max. 1886. "Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Creodonten und Carnivoren des Europäischen Tertiärs und deren Beziehungen zu ihren lebenden und fossilen aussereuropäischen Verwandten". München: *Beiträge zur Paläontologie Oesterreich-Ungarns* VI.
- Scott, Jessica. 2012. "Dental microwear Texture Analysis of Extant African Bovidae". *Mammalia* 76(3): 157-174.
- Scott, Robert; Ungar, Peter; Bergstrom, Torbjorn; Brown, Christopher; Childs, Benjamin; Teaford, Mark; Walker, Alan. 2006. "Dental microwear texture analysis: technical considerations". *Journal of Human Evolution* 51, 339-349.
- Semprebon, Gina; Sise, Paul; Coombs, Margery. 2011. "Potential Bark and Fruit Browsing as Revealed by Stereomicrowear Analysis of the Peculiar Clawed Herbivores Known as Chalicotheres (Perissodactyla, Chalicotherioidea)". *Journal of Mammal Evolution* 18, 33-55.
- Silcox, Mary; Teaford, Mark. 2002. "The Diet of Worms: An Analysis of Mole Dental Microwear". *Journal of Mammalogy* 83(3), 804-818.
- Simpson, George. 1933. "Paleobiology of Jurassic mammals". *Paleobiologica* 5, 127-158.

- Solounias, Nikos, Moelleken, Sonja. 1999. "The Miocene gazelle from Greece as a model for detecting Darwinian evolutionary change". *Annales Musei Goulandris* 10: 291-308.
- Solounias, Nikos; Semperebon, Gina. 2002. "Advances in the Reconstruction of Ungulate Ecomorphology with Application to Early Fossil Equids". *American Museum Novitates* 3366, 1-49.
- Spektrum. 1999a. "Lexikon der Biologie: bunodont". Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.
[\(https://www.spektrum.de/lexikon/biologie/bunodont/11215#:~:text=bunodont%20%5Bvon%20*buno%20%E2%80%93%2C,Zahnkronen%20H%C3%B6cker%20aufweisen%20\(H%C3%B6cker%20C%4A%20hne\)](https://www.spektrum.de/lexikon/biologie/bunodont/11215#:~:text=bunodont%20%5Bvon%20*buno%20%E2%80%93%2C,Zahnkronen%20H%C3%B6cker%20aufweisen%20(H%C3%B6cker%20C%4A%20hne)) (letzter Zugriff: 16. August 2021).
- Spektrum. 1999b. "Lexikon der Biologie: Trituberkulartheorie". Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.
[\(https://www.spektrum.de/lexikon/biologie/trituberkulartheorie/67731\)](https://www.spektrum.de/lexikon/biologie/trituberkulartheorie/67731) (letzter Zugriff: 26. August 2021).
- Strani, Flavia; Profico, Antoni; Manzi, Giorgio; Pushkina, Diana; Raia, Pasquale; Sardella, Raffaele; DeMiguel, Daniel. 2018. "MicroWeaR: A new R package for dental microwear analysis". *Ecology and Evolution* 00, 1-9.
- Strömberg, Caroline. 2006. "Evolution of hypsodonty in equids: testing a hypothesis of adaptation". *Paleobiology* 32(2), 236-258.
- Thenius, Erich. 1989. "Handbuch der Zoologie (Band VIII: Mammalia; Teilband 56): Eine Naturgeschichte der Stämme des Tierreichs: Zähne und Gebiss der Säugetiere. Berlin, New York: De Gruyter.
- Thenius, Erich. 1969. *Phylogenie der Mammalia: Stammesgeschichte der Säugetiere (einschließlich der Hominiden)*. Berlin: Walter de Gruyter & Co.
- Ungar, Peter. 2015. "Mammalian dental function and wear: A Review". *Biosurface and Biotribology* 1, 25-41.
- Ungar, Peter; Brown, Christopher; Bergstrom, Torbjorn; Walker, Alan. 2003. "Quantification of dental microwear by tandem scanning confocal microscopy and scale-sensitive fractal analyses". *Scanning* 25, 185-193.
- Van den Hoek Ostende, Lars; Fejfar, Oldrich. 2015. "All time high: Dimylidae (Eulipotyphla, Mammalia) diversity in the early Miocene locality of Ahníkov 1 (Czech Republic, MN3)". *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 95, 453-464.
- Van den Hoek Ostende, Lars. 2001. "Insectivore faunas from the Lower Miocene of Anatolia - Part 8: Stratigraphy, palaeoecology, palaeobiogeography". *Scripta Geologica* 122, 101-122.
- Van den Hoek Ostende, Lars. 1995. "Insectivore faunas from the Lower Miocene of Anatolia: Part 3: Dimylidae". *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 98(1), 19-38.

- VeroStone GmbH. 2021. <https://www.verostone.de/> (letzter Zugriff: 31. August 2021).
- Walker, Alan; Hoeck, Hendrick; Perez, Linda. 1978. "Microwear of Mammalian Teeth as an Indicator of Diet". *Science* 201(4359), 908-910.
- Wegner, Richard. 1913. "Tertiär und umgelagerte Kreide bei Oppeln (Oberschlesien)". *Palaeontographica* 60, 175-274.
- Whitlock, John; Richman, Joy. 2013. "Biology of tooth replacement in amniotes". *International Journal of Oral Science* 5; 66-70.
- Zahradnick, Oldrich; Buchtova, Marcela; Dosedelova, Hana; Tucker, Abigail. 2014. "The development of complex tooth shape in reptiles". *Frontiers in Physiology* 5, 1-7.
- Ziegler, Alan. 1971. "Dental Homologies and Possible Relationships of Recent Talpidae". *Journal of Mammalogy* 52(1), 50-68.
- Ziegler, Bernhard. 2008. *Paläontologie: Vom Leben in der Vorzeit*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.
- Ziegler, Reinhard. 2005. "Erinaceidae and Dimylidae (Lipotyphla) from the Upper Middle Miocene of South Germany". *Senckenbergiana lethaea* 85(1), 131-152.
- Ziegler, Reinhard. 1999. "Order Insectivora". In Rössner, Gertrud; Heissig, Kurt (Hrsg.). *The Miocene: Land Mammals of Europe*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Ziegler, Reinhard. 1990. "Didelphidae, Erinaceidae, Metacodontidae und Dimylidae (Mammalia) aus dem Oberoligozän und Untermiozän Süddeutschlands". *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde (Geologie und Paläontologie)* (Serie B) 158, 1-99.

12. Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Myers, Phil. 2021. Aufgerufen auf: Myers, P., R. Espinosa, C. S. Parr, T. Jones, G. S. Hammond, and T. A. Dewey. 2021. The Animal Diversity Web (online). Accessed at:
https://animaldiversity.org/collections/contributors/anatomical_images/tribosphenic_molar_lower/ (letzter Zugriff: 13. August 2021).

Modifiziert von: Clemens Winter

Abbildung 2: Janis, Christine; Fortelius, Mikael. 1988. "On the means whereby Mammals achieve increased functional durability of their dentitions with special reference to limiting factors". *Biological Reviews* 63, 197-230.

Modifiziert von: Strömberg, Caroline. 2006. "Evolution of hypsodonty in equids: testing a hypothesis of adaptation". *Paleobiology* 32(2), 236-258.

Abbildung 3: Kaiser, Thomas; Schulz-Kornas, Ellen. 2006. "Tooth wear gradients in zebra as an environmental proxy – A pilot study". *Mitteilungen aus dem hamburgischen zoologischen Museum und Institut* 103, 187-210.

Abbildung 4: Faith, Tyler; Lyman, Lee. 2019. *Paleozoology and Paleoenvironments: Fundamentals, Assumptions, Techniques*. Cambridge: Cambridge University Press.

Abbildung 5: Souron, Antoine; Merceron, Gildas; Blondel, Cécile; Brunetière, Noël; Colyn, Marc; Hofman-Kamińska, Emilia; Boisserie, Jean-Renaud. 2015. "Three-dimensional dental microwear texture analysis and diet in extant Suidae (Mammalia: Cetartiodactyla)". *Mammalia* 79(3), 279-291.

Abbildung 6: Scott, Robert; Ungar, Peter; Bergstrom, Torbjorn; Brown, Christopher; Childs, Benjamin; Teaford, Mark; Walker, Alan. 2006. "Dental microwear texture analysis: technical considerations". *Journal of Human Evolution* 51, 339-349.

Abbildung 7: Scott, Robert; Ungar, Peter; Bergstrom, Torbjorn; Brown, Christopher; Childs, Benjamin; Teaford, Mark; Walker, Alan. 2006. "Dental microwear texture analysis: technical considerations". *Journal of Human Evolution* 51, 339-349.

Abbildung 8: Scott, Jessica. 2012. "Dental microwear Texture Analysis of Extant African Bovidae". *Mammalia* 76(3): 157-174.

Abbildung 9: Scott, Jessica. 2012. "Dental microwear Texture Analysis of Extant African Bovidae". *Mammalia* 76(3): 157-174.

Abbildung 10: Schubert, Blaine; Ungar, Peter; DeSantis, Larisa. 2010. "Carnassial microwear and dietary behaviour in large carnivorans". *Journal of Zoology* 280, 257-263.

Abbildung 11: Mihlbacher, Matthew; Campbell, Daniel; Ayoub, Michael; Chen, Charlotte; Ghani, Ishrat. 2016. "Comparative dental microwear of ruminant and perissodactyl

molars: Implications for paleodietary analysis of rare and extinct ungulate clades". *Paleobiology* 42(1), 98-116.

Abbildung 12: Van den Hoek Ostende, Lars. 1995. "Insectivore faunas from the Lower Miocene of Anatolia: Part 3: Dimylidae". *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 98(1), 19-38.

Abbildung 13: Müller, Arndt. 1967. "Die Geschichte der Familie Dimylidae (Insectivora, Mamm.) auf Grund der Funde aus tertiären Spaltenfüllungen Süddeutschlands". Doktorarbeit. München: Verlag der bayerischen Akademie der Wissenschaften.

Abbildung 14: Van den Hoek Ostende, Lars; Fejfar, Oldrich. 2015. "All time high: Dimylidae (Eulipotyphla, Mammalia) diversity in the early Miocene locality of Ahníkov 1 (Czech Republic, MN3)". *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 95, 453-464.

Abbildung 15: Thenius, Erich. 1969. *Phylogenie der Mammalia: Stammesgeschichte der Säugetiere (einschließlich der Hominiden)*. Berlin: Walter de Gruyter & Co.

Abbildung 16: Janis, Christine; Fortelius, Mikael. 1988. "On the means whereby Mammals achieve increased functional durability of their dentitions with special reference to limiting factors". *Biological Reviews* 63, 197-230.

Modifiziert von: Strömberg, Caroline. 2006. "Evolution of hypsodonty in equids: testing a hypothesis of adaptation". *Paleobiology* 32(2), 236-258.

Abbildung 17: Thenius, Erich. 1989. "Handbuch der Zoologie (Band VIII: Mammalia; Teilband 56): Eine Naturgeschichte der Stämme des Tierreichs: Zähne und Gebiss der Säugetiere. Berlin, New York: De Gruyter.

Abbildung 18: Peyer, Bernhard. 1968. *Comparative Odontology*. Chicago: University of Chicago Press.

Modifiziert von: Clemens Winter

Abbildung 19: Klietmann, Johannes; Nagel, Doris; Rummel, Michael; Van den Hoek Ostende, Lars. 2014. "Enlightening complexity. The Dimylidae of Petersbuch 28". *Paleogeography, Palaeoclimatology, Paleoecology* 94, 463-479.

Modifiziert von: Clemens Winter

Abbildung 20: Klietmann, Johannes; Nagel, Doris; Rummel, Michael; Van den Hoek Ostende, Lars. 2014. "Enlightening complexity. The Dimylidae of Petersbuch 28". *Paleogeography, Palaeoclimatology, Paleoecology* 94, 463-479.

Modifiziert von: Clemens Winter

Abbildung 21: Klietmann, Johannes; Nagel, Doris; Rummel, Michael; Van den Hoek Ostende, Lars. 2014. "Enlightening complexity. The Dimylidae of Petersbuch 28". *Paleogeography, Palaeoclimatology, Paleoecology* 94, 463-479.

Abbildung 22 & 23: eigene Aufnahmen

Abbildung 24: Kreis zur Veranschaulichung der Ausrichtung von Scratches und Cross Scratches (erstellt von Clemens Winter)

Abbildungen 25 – 89: eigene Aufnahmen

Abbildung 90: Grafische Gegenüberstellung der Ergebnisse von Microwear-Untersuchungen an den Gattungen *Chainodus intercedens* und *Plesiodimylus* sp., durchgeführt von Nimmervoll (2020) und Winter.

Abbildungen 91 und 92: eigene Aufnahmen

Abbildung 93: Silcox, Mary; Teaford, Mark. 2002. "The Diet of Worms: An Analysis of Mole Dental Microwear". *Journal of Mammalogy* 83(3), 804-818.

13. Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Genaue Bezeichnung der in dieser Arbeit untersuchten Kieferfragmente von Dimyliden.

Tabelle 2: Übersicht der Ergebnisse aller im Zuge dieser Arbeit ausgewerteten Objekte.

Tabelle 3: Übersicht der durchschnittlichen Ergebnisse der Auswertungen für *Chainodus intercedens* und *Plesiodimylus* sp.

Tabelle 4: Übersicht der Ergebnisse, unterteilt in die Zahntypen M2/m2, M1/m1 und P4/p4 für die jeweilige Gattung/Art.

Tabelle 5: Übersicht der Durchschnittsergebnisse des Zahntyps M1/m1 von Nimmervoll (2020) und Winter für die Gattungen *Chainodus* und *Plesiodimylus*.

Tabelle 6: Materialübersicht der untersuchten Objekte von Nimmervoll (2020)

Tabelle 7: Zusammenfassung der Ergebnisse der Microwear-Untersuchung von Dimylidenzähnen mittels eines Rasterelektronenmikroskops, durchgeführt von Nimmervoll (2020). Übernommen von Nimmervoll (2020: 81).

14. Appendix

14.1. Material & Ergebnisse von Nimmervoll (2020)

Tabelle 6: Materialübersicht der untersuchten Objekte von Nimmervoll (2020)

Gattung/Art	Objekt	Inventar-Nummer
<i>Chainodus intercedens</i>	dex. UK mit m1, m2	NMA /1362-001
<i>Chainodus intercedens</i>	dex. OK mit M1, P4, P3	NMA /2058-002
<i>Chainodus intercedens</i>	sin. UK mit m2, m1	NMA /2058-003
<i>Chainodus intercedens</i>	dex. UK mit m2-p4	NMA /2058-004
<i>Chainodus intercedens</i>	dex. UK mit m2, m1	NMA /2058-005
<i>Chainodus intercedens</i>	dex. UK mit m2, m1	NMA /2058-006
<i>Chainodus intercedens</i>	sin. m2	NMA /2058-007
<i>Chainodus intercedens</i>	sin. m2	NMA /2058-008
<i>Plesiodimylus sp.</i>	dex. OK mit M2-P4	NMA /2058-009
<i>Plesiodimylus sp.</i>	sin. UK mit m2-p4	NMA /2058-010
<i>Plesiodimylus sp.</i>	sin. UK mit m2-p3	NMA /2058-011
<i>Plesiodimylus sp.</i>	dex. UK mit m2-p4	NMA /2058-012
<i>Plesiodimylus sp.</i>	dex. OK mit M2-P3	NMA /2058-013
<i>Plesiodimylus sp.</i>	sin. UK mit m2, p4	NMA /2058-014
<i>Plesiodimylus sp.</i>	sin. OK mit M2-P4	NMA /2058-015
<i>Plesiodimylus sp.</i>	dex. OK mit M1-P4	NMA /2058-016
<i>Plesiodimylus sp.</i>	dex. UK mit m2, p4	NMA /2058-017
<i>Plesiodimylus sp.</i>	dex. OK mit M1, P4	NMA /2058-018

Tabelle 7: Zusammenfassung der Ergebnisse der Microwear-Untersuchung von Dimylidenzähnen mittels eines Rasterelektronenmikroskops, durchgeführt von Nimmervoll (2020).

<i>Chainodus intercedens</i>	scratches	cross-scratches	scratches gesamt	pits	Spuren gesamt
001	3	3	6	2	8
002	7	0	7	2	9
002-2	3	0	3	0	3
003	2	0	2	0	2
003-2	3	1	4	0	4
004	3	0	3	2	5
005	6	0	6	3	9
006	3	1	4	2	6
008	6	0	6	3	9
<i>Plesiodimylus sp.</i>					
012	13	0	13	0	13
012-2	10	0	10	2	12
013	11	0	11	3	14
015	4	1	5	1	6
018	8	5	13	0	13

14.2. Microwear-Spuren an Zähnen von Streifentenreks (*Hemicentetes*)

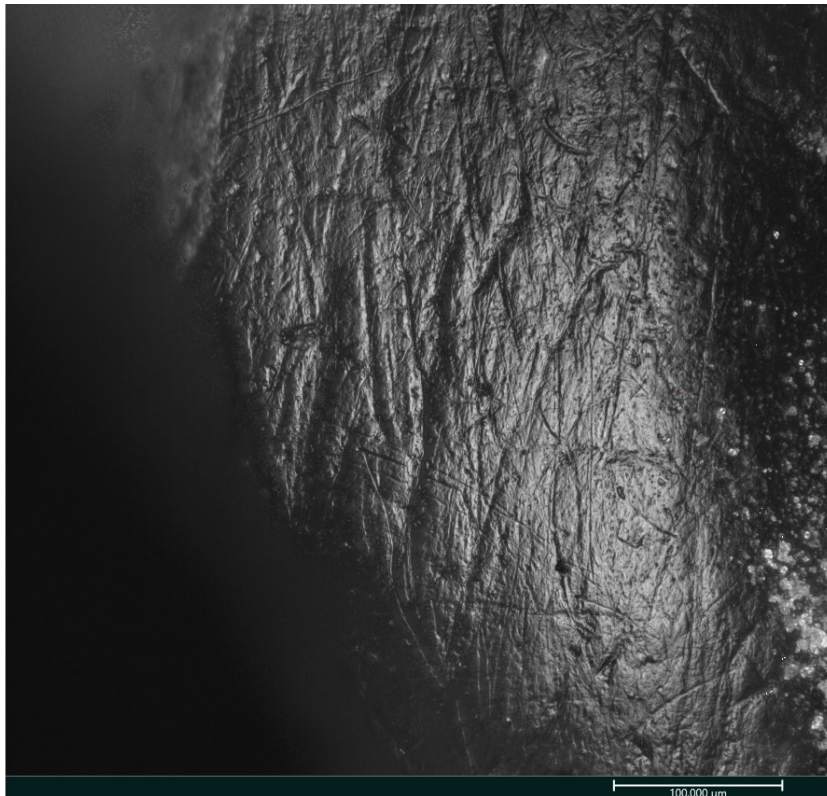


Abbildung 91: Microwear-Spuren an einem Zahn eines Streifentenreks (*Hemicentetes*). Es handelt sich hierbei um einen m1 (bukkal) im Unterkiefer des Tieres.

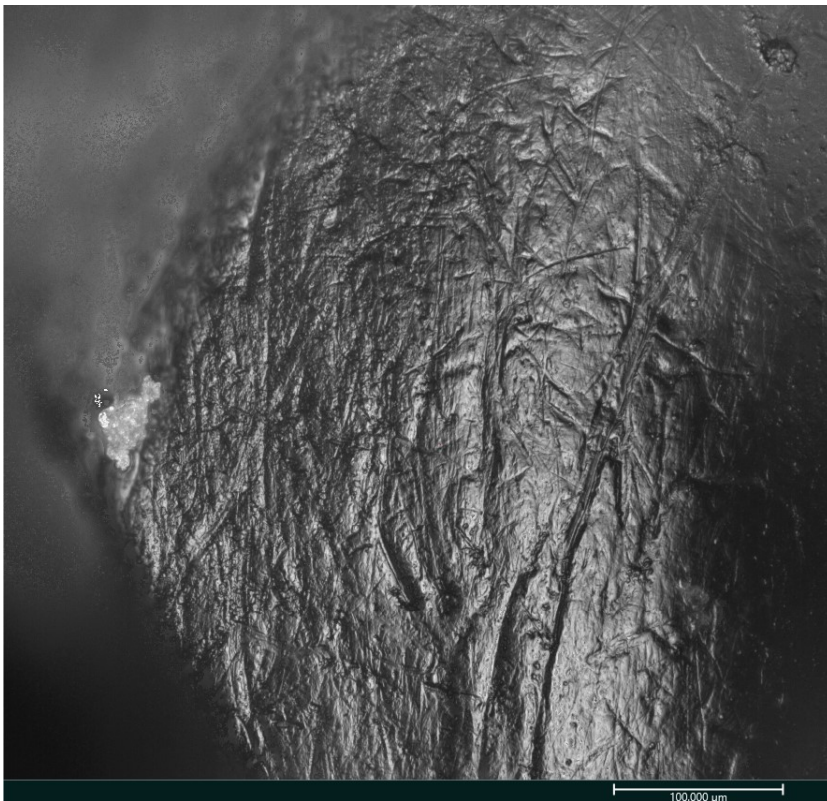


Abbildung 92: Microwear-Spuren an einem Zahn eines Streifentenreks (*Hemicentetes*). Es handelt sich hierbei um einen m2 (bukkal) im Unterkiefer des Tieres.

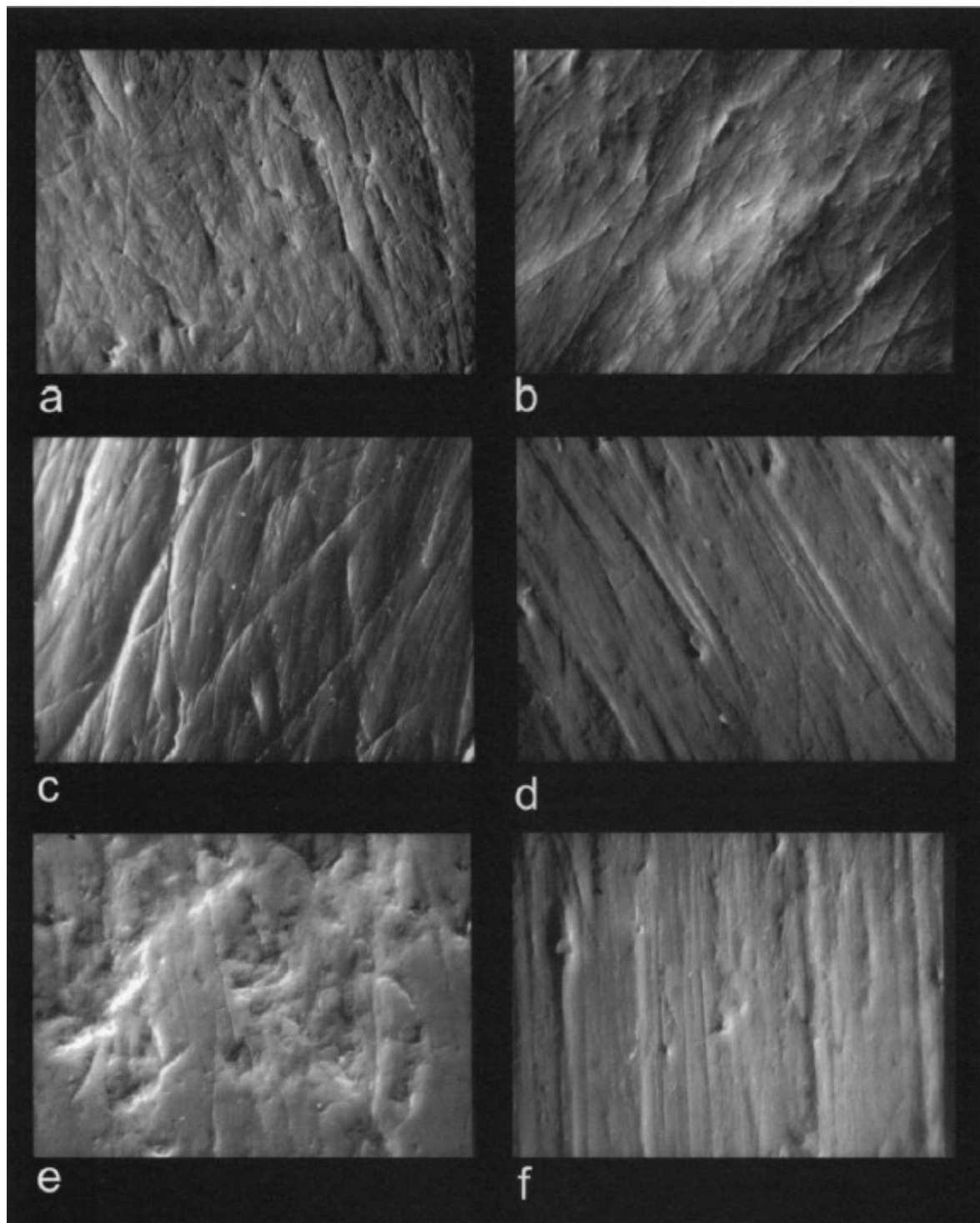


Abbildung 93: Microwear-Spuren an den Molaren des Unterkiefers von: a) *Scapanus orarius* (Pazifischer Maulwurf), b) *Parascalops breweri* (Haarschwanzmaulwurf), c) *Hemicentetes nigriceps* (Schwarzkopftenrek), d) *Myotis blythii* (Kleines Mausohr), e) und f) *Galago alleni*. (Silcox & Teaford 2002: 808)

15. Eigenständigkeitserklärung

Hiermit gebe ich die Versicherung ab, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig und ohne Benutzung anderer als der angegebenen Hilfsmittel angefertigt habe. Alle Stellen, die wörtlich oder sinngemäß aus veröffentlichten und nicht veröffentlichten Publikationen entnommen sind, sind als solche kenntlich gemacht. Die Arbeit wurde in gleicher oder ähnlicher Form weder im In- noch im Ausland (einer Beurteilerin/ einem Beurteiler zur Begutachtung) in irgendeiner Form als Prüfungsarbeit vorgelegt.



Wien, am 10. Oktober 2021