

Vergleichende computergestützte
funktionsmorphologische Analyse an Molaren
cercopithecoider Primaten.

Inauguraldissertation
zur Erlangung des Akademischen Grades
eines Dr. phil.,
vorgelegt dem Fachbereich 02 - Sozialwissenschaften, Medien und Sport
der Johannes Gutenberg-Universität
Mainz

von
Lilian Ulhaas
aus Osnabrück

Mainz
2006

Tag des Prüfungskolloquiums: 11. Mai 2007

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
1.1	Fragestellung	3
2	Grundlagen I: Cercopithecoidea	5
2.1	Cercopithecinae	5
2.2	Colobinae	6
2.3	Evolution der Cercopithecoidea	7
2.4	Anpassungen der Cercopithecoidea	8
2.4.1	Körpergröße	9
2.4.2	Verdauungsapparat	10
3	Grundlagen II: Zähne und Mastikation	12
3.1	Evolution und Bau des Primatengebisses	12
3.2	Funktionelle Zahnmorphologie	15
3.2.1	Dreidimensionale Analysetechniken	18
3.3	Zahnabrasion	20
3.3.1	Dentale Mikroabrasion	21
3.3.2	Facetten	22
3.4	Mastikation	26
3.4.1	Okklusaler Kompass	28
4	Material	31
4.1	Untersuchte Arten	31
4.1.1	Cercopithecinae	31
4.1.2	Colobinae	36
4.2	Ausgewählte Individuen	41
4.3	Untersuchte Zähne	43
5	Methodik	45
5.1	Computerbasierte Datengewinnung	45
5.1.1	Scanningverfahren	46
5.1.2	Ausgewähltes System	48
5.2	Datenaufnahme	49
5.2.1	Qualitative Dokumentation	50
5.2.2	Datenverarbeitung	50
5.2.3	Messungen	55
5.2.4	Protokoll der Datenaufnahme	61
5.2.5	Statistische Verfahren	64
6	Ergebnisse	66
6.1	Qualitative Analyse	66
6.2	Statistische Analyse	73
6.3	Analyse der Stereoplots	98

7	Diskussion	107
7.1	Interpretation der qualitativen und statistischen Analyse	107
7.2	Rekonstruktion der Mastikation	117
7.3	Zahnschmelzdicke und Zahnabrasion	125
7.4	Rekonstruktion der Ernährungsweise fossiler Arten	127
7.5	Möglichkeiten und Grenzen der dreidimensionalen Analyse	130
8	Fazit und Ausblick	132
9	Literatur	137
A	Ergebnisse der statistischen Berechnungen	I
A.1	Deskriptive Statistik	I
A.2	Test auf Normalverteilung	XXV
A.3	t-Test: Mittelwertvergleich zwischen den Unterfamilien	XXXV
A.4	ANOVA	XXXIX
A.5	Faktorenanalyse	XLIX
A.5.1	Tabellen	XLIX
A.5.2	Diagramme	LIV
A.6	Diskriminanzanalyse	LVIII
A.7	t-Test: Mittelwertvergleich zwischen lingualem und bukkalem Maßen .	LXVII
A.8	Streudiagramme	LXXII
B	Stereonet-Diagramme	LXXVIII

Abbildungsverzeichnis

1	Facetten nach Maier (1977a)	24
2	Facetten nach Kay (1978)	25
3	Facetten nach Janis (1984)	26
4	Okklusaler Kompass	29
5	Verbreitung von <i>C. aethiops</i>	33
6	Verbreitung von <i>C. nictitans</i>	34
7	Verbreitung von <i>C. l'hoesti</i>	35
8	Verbreitung von <i>P. badius</i>	37
9	Verbreitung von <i>P. verus</i>	39
10	Techniken zur dreidimensionalen Digitalisierung von Objekten	46
11	Verwendetes Scanningsystem	49
12	Bearbeiten des Scans	51
13	Schließen der Seiten im Zahnmodell	52
14	Referenzebene und Okklusalbereich	52
15	Facettenmarkierung am Computer	54
16	Zusammengefasste Facettenareale	54
17	Die Maße <i>strike</i> und <i>dip</i>	58
18	Prinzip des Stereonet-Diagramms	60
19	Falschfarbenbilder	67
20	Streudiagramme der Hauptkomponenten, M^1	83
21	Streudiagramme der Hauptkomponenten, M^2	84
22	Streudiagramme der Hauptkomponenten, M_2	85
23	Streudiagramme der Reliefindices der Okklusalflächen	94
24	Streudiagramme der Höckerwinkel	96
25	Stereoplots der Durchschnittswerte von <i>Strike</i> und <i>Dip</i> , <i>C. aethiops</i>	102
26	Stereoplots der Durchschnittswerte von <i>Strike</i> und <i>Dip</i> , <i>C. nictitans</i>	103
27	Stereoplots der Durchschnittswerte von <i>Strike</i> und <i>Dip</i> , <i>C. l'hoesti</i>	104
28	Stereoplots der Durchschnittswerte von <i>Strike</i> und <i>Dip</i> , <i>P. badius</i>	105
29	Stereoplots der Durchschnittswerte von <i>Strike</i> und <i>Dip</i> , <i>P. verus</i>	106
30	Schematische Molarenmodelle	116
31	Striationen auf Facetten	123
32	Okklusaler Kompass bei Cercopithecinen und Colobinen	125
33	Molaren von <i>C. williamsi</i>	128
34	PCA Streudiagramme, M^1	LV
35	PCA Streudiagramme, M^2	LVI
36	PCA Streudiagramme, M_2	LVII
37	Streudiagramme der Reliefindices der Einzelhöcker, M^1	LXXII
38	Streudiagramme der Reliefindices der Einzelhöcker, M^2	LXXIII
39	Streudiagramme der Reliefindices der Einzelhöcker, M_2	LXXIV
40	Streudiagramme der relativen Höckerhöhen, M^1	LXXV
41	Streudiagramme der relativen Höckerhöhen, M^2	LXXVI
42	Streudiagramme der relativen Höckerhöhen, M_2	LXXVII

Tabellenverzeichnis

1	Ausgewählte Arten	32
2	Ernährung der Arten im Jahresdurchschnitt	42
3	Untersuchte Zähne	44
4	Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M^1	76
5	Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M^2	79
6	Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M_2	80
7	Forts. Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M_2	81
8	Deskriptive Statistik gesamte Stichprobe, M^1	I
9	Deskriptive Statistik Cercopithecinae, M^1	II
10	Deskriptive Statistik Colobinae, M^1	III
11	Deskriptive Statistik <i>C. aethiops</i> , M^1	IV
12	Deskriptive Statistik <i>C. nictitans</i> , M^1	V
13	Deskriptive Statistik <i>C. l'hoesti</i> , M^1	VI
14	Deskriptive Statistik <i>P. badius</i> , M^1	VII
15	Deskriptive Statistik <i>P. verus</i> , M^1	VIII
16	Deskriptive Statistik gesamte Stichprobe, M^2	IX
17	Deskriptive Statistik Cercopithecinae, M^2	X
18	Deskriptive Statistik Colobinae, M^2	XI
19	Deskriptive Statistik <i>C. aethiops</i> , M^2	XII
20	Deskriptive Statistik <i>C. nictitans</i> , M^2	XIII
21	Deskriptive Statistik <i>C. l'hoesti</i> , M^2	XIV
22	Deskriptive Statistik <i>P. badius</i> , M^2	XV
23	Deskriptive Statistik <i>P. verus</i> , M^2	XVI
24	Deskriptive Statistik gesamte Stichprobe, M_2	XVII
25	Deskriptive Statistik Cercopithecinae, M_2	XVIII
26	Deskriptive Statistik Colobinae, M_2	XIX
27	Deskriptive Statistik <i>C. aethiops</i> , M_2	XX
28	Deskriptive Statistik <i>C. nictitans</i> , M_2	XXI
29	Deskriptive Statistik <i>C. l'hoesti</i> , M_2	XXII
30	Deskriptive Statistik <i>P. badius</i> , M_2	XXIII
31	Deskriptive Statistik <i>P. verus</i> , M_2	XXIV
32	Normalverteilung gesamte Stichprobe, M^1	XXVI
33	Normalverteilung gesamte Stichprobe, M^2	XXVII
34	Normalverteilung gesamte Stichprobe, M_2	XXVIII
35	Normalverteilung Unterfamilien, M^1	XXIX
36	Forts. Normalverteilung Unterfamilien, M^1	XXX
37	Normalverteilung Unterfamilien, M^2	XXXI
38	Forts. Normalverteilung Unterfamilien, M^2	XXXII
39	Normalverteilung Unterfamilien, M_2	XXXIII
40	Forts. Normalverteilung Unterfamilien, M_2	XXXIV
41	t-Test: Vergleich zwischen Cercopithecinen und Colobinen, M^1	XXXVI
42	t-Test: Vergleich zwischen Cercopithecinen und Colobinen, M^2	XXXVII
43	t-Test: Vergleich zwischen Cercopithecinen und Colobinen, M_2	XXXVIII

44	Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M^1	XL
45	Forts. Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M^1	XLI
46	Forts. 2 Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M^1	XLII
47	Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M^2	XLIII
48	Forts. Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M^2	XLIV
49	Forts. 2 Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M^2	XLV
50	Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M_2	XLVI
51	Forts. Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M_2	XLVII
52	Forts. 2 Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M_2	XLVIII
53	Erklärte Gesamtvarianz, M^1	XLIX
54	Erklärte Gesamtvarianz, M^2	XLIX
55	Erklärte Gesamtvarianz, M_2	L
56	Rotierte Komponentenmatrix, M^1	LI
57	Rotierte Komponentenmatrix M^2	LII
58	Rotierte Komponentenmatrix, M_2	LIII
59	Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Unterfamilien - M^1 Rohdaten	LVIII
60	Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Unterfamilien - M^1 Rohdaten ohne Einfluss der Zahngröße	LVIII
61	Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Unterfamilien - M^1 Reliefindices	LIX
62	Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Unterfamilien - M^1 Faktorladungen	LIX
63	Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Arten - M^1 Rohdaten	LIX
64	Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Arten - M^1 Rohdaten ohne Einfluss der Zahngröße	LX
65	Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Arten - M^1 Reliefindices	LX
66	Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Arten - M^1 Faktoren	LX
67	Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Unterfamilien - M^2 Rohdaten	LXI
68	Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Unterfamilien - M^2 Rohdaten ohne Einfluss der Zahngröße	LXI
69	Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Unterfamilien - M^2 Reliefindices	LXI
70	Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Unterfamilien - M^2 Faktorladungen	LXII
71	Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Arten - M^2 Rohdaten	LXII
72	Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Arten - M^2 Rohdaten ohne Einfluss der Zahngröße	LXII

73	Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Arten - M^2 Reliefindices	LXIII
74	Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Arten - M^2 Faktorladungen	LXIII
75	Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Unterfamilien - M_2 Rohdaten	LXIII
76	Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Unterfamilien - M_2 Rohdaten ohne Einfluss der Zahngröße	LXIV
77	Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Unterfamilien - M_2 Reliefindices	LXIV
78	Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Unterfamilien - M_2 Faktorladungen	LXIV
79	Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Arten - M_2 Rohdaten	LXV
80	Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Arten - M_2 Rohdaten ohne Einfluss der Zahngröße	LXVI
81	Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Arten - M_2 Reliefindices	LXVI
82	Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Arten - M_2 Faktorladungen	LXVI
83	t-Test: Vergleich zwischen lingualen und bukkalen Maßen, M^1 gesamte Stichprobe	LXVII
84	t-Test: Vergleich zwischen lingualen und bukkalen Maßen, M^1 Cerco- pithecinae	LXVIII
85	t-Test: Vergleich zwischen lingualen und bukkalen Maßen, M^1 Colobinae	LXVIII
86	t-Test: Vergleich zwischen lingualen und bukkalen Maßen, M^2 gesamte Stichprobe	LXIX
87	t-Test: Vergleich zwischen lingualen und bukkalen Maßen, M^2 Cerco- pithecinae	LXIX
88	t-Test: Vergleich zwischen lingualen und bukkalen Maßen, M^2 Colobinae	LXX
89	t-Test: Vergleich zwischen lingualen und bukkalen Maßen, M_2 gesamte Stichprobe	LXX
90	t-Test: Vergleich zwischen lingualen und bukkalen Maßen, M_2 Cerco- pithecinae	LXXI
91	t-Test: Vergleich zwischen lingualen und bukkalen Maßen, M_2 Colobinae	LXXI

Dank

Ich möchte allen Personen sehr herzlich danken, die in irgendeiner Form ihren Beitrag zum Entstehen dieser Dissertation geleistet haben und mir während der letzten Jahre hilfreich zur Seite standen.

1 Einleitung

Die Analyse funktioneller Zusammenhänge zwischen Ernährung und Zahnmorphologie ist ein wichtiger Aspekt anthropologischer, primatologischer und paläontologischer Forschung. Zähne als härteste Struktur des Körpers menschlicher und nicht-menschlicher Primaten sind die häufigsten und am besten erhaltenen Überreste, die für anthropologische und primatologische Analysen zur Verfügung stehen. Einige fossile Arten sind sogar allein anhand ihrer Dentition bekannt.

Als überdauernder Teil des Verdauungssystems geben Zähne die bestmöglichen Hinweise auf die Ernährungsstrategien ausgestorbener Arten. Die Rekonstruktion der Ernährungsweise fossiler Primaten anhand ihrer Zahnmorphologie ist häufig eine zentrale Fragestellung paläoanthropologischer und paläoprimatologischer Untersuchungen:

„The best-documented morphological adaptations to diet are those found in primate teeth, the organs primarily responsible for initial processing of food once it has been located. Fortunately, since teeth are the parts most commonly preserved in the fossil record, they also provide us with an opportunity for reconstructing the diets of extinct species.” (Fleagle 1999, S. 292)

Ernährung wird als Schlüsselparameter angesehen, der neben den Organen des Verdauungsapparates vor allem auch das Verhalten von Primaten grundlegend beeinflusst (Fleagle 1999, Wrangham et al. 1998). Außerdem bindet die Ernährung eine Art an bestimmte Habitate, die notwendige ökologische Voraussetzungen bieten müssen (Walker 1981). Eine spezialisierte frugivore oder folivore Ernährung beispielsweise setzt eine pflanzen- und vor allem baumreiche Umwelt und das ganzjährige Vorkommen von essbaren Früchten bzw. Blättern voraus. Eine arboricole oder semi-arboricole Lebensweise kann bei diesen Subsistenzweisen zudem angenommen werden. Blätter sind in einer bewaldeten Umwelt eine leicht zu erschließende und in großer Menge vorkommende Nahrung, was sich bei spezialisierten folivoren Arten z.B. in einer stärkeren Gruppengröße, kleineren Streifgebieten der Gruppen sowie auch einer geringeren Gehirndifferenzierung widerspiegelt (Martin 1984).

Aufgrund dieser Fülle an Information, die die Zahnmorphologie über eine Spezies geben kann, ist es für die weitere wissenschaftliche Arbeit und Interpretation von größter Bedeutung, die Zähne so detailliert und exakt wie möglich in ihrer gesamten Struktur zu erfassen. Im Repertoire von Paläoanthropologen und Primatologen existieren vielfältige Ansätze zur funktionsmorphologischen Analyse von Zähnen. Bisher wurden zumeist zweidimensionale (2D) Parameter verwendet, um die komplexe Kronenmorphologie von Primatenmolaren vergleichend zu untersuchen. Da Zähne jedoch multidimensionale Objekte darstellen, resultiert diese dimensionale Beschränkung zwangsläufig in einem unerwünschten Informationsverlust. Seit den 90er Jahren wird daher mit verschiedenen Techniken (z.B. Jernvall & Selänne 1999, Reed 1997, Strait 1993, Ungar & Williamson 2000, Ungar et al. 2002, Zucotti et al. 1998) konsequent versucht, Zähne auch in der dritten Dimension zu erfassen und

das Oberflächenrelief von Molaren zu quantifizieren (s. Abschnitt 3.2.1). Einheitliche Parameter oder standardisierte Messverfahren konnten jedoch für die dreidimensionale (3D) Analyse von Zähnen noch nicht etabliert werden.

Die makromorphologische Veränderung der Zähne durch Abnutzung ist ein teilweise kontrovers diskutiertes Phänomen. Zahnabnutzung tritt auf, sobald Zähne in Okklusion kommen und mit antagonisierenden Zähnen und Speisepartikeln Kontakt haben. Zähne, die keine Abnutzung aufweisen, sind dementsprechend selten in Sammlungen, die Zahnmaterial von rezenten oder fossilen Primaten enthalten.

Bis in jüngste Zeit haben sich die meisten funktionsmorphologischen Untersuchungsmethoden des Zahnreliefs dennoch auf unabgenutztes Zahnmaterial beschränkt, wie z.B. die Messung der Scherkantenlänge von Primatenmolaren (Kay 1975, Kay 1978, Kay & Hylander 1978, Kay & Covert 1984). Dies liegt vor allem in dem methodischen Problem begründet, dass die Höckerspitzen die einzigen standardisierbaren Messpunkte im Okklusionsbereich der Zähne darstellen. Problematisch ist dies nicht nur aufgrund der daraus resultierenden geringen Menge des überhaupt für funktionelle Analysen geeigneten Materials (Hillson et al. 2005), sondern vor allem auch wegen der Vernachlässigung der funktionellen Bedeutung der Veränderung des Oberflächenreliefs während der Lebenszeit eines Individuums.

Zahnabkauung ist in allen Säugetiergruppen zu beobachten. Da ein Individuum nicht nur zu Beginn des Lebens seine Nahrung mit dem ihm zur Verfügung stehenden Werkzeug, den Zähnen, zerkleinern muss, sondern bis zu seinem Tode, und jeglicher Zahn-Zahn- und Zahn-Nahrung-Kontakt Abnutzungsspuren im Gebiss hinterlässt, muss die Funktionalität auch in allen Phasen der Abkauung gewährleistet bleiben (Janis & Fortelius 1988). Vielmehr kann sogar vermutet werden, dass durch die Abkauung die Funktionalität der Zähne zunächst einmal noch zunimmt (s. Abschnitt 3.3).

Die meisten Arbeiten, die sich mit der Analyse von Abkauungsmustern beschäftigen (Janis 1984, 1990, Kay & Grine 1988, Maier 1977a, b, Maier 1984, Maier & Schneck 1981, 1982), beschränken sich dabei auf ein eng definiertes, frühes Abkauungsstadium, während sich andere Autoren auf die nur mikroskopisch sichtbaren Abrasionsspuren, *dental microwear*, konzentrieren (Gügel 2003, Gügel et al. 2001, Teaford 1985, 1988, 1991, 1994, Teaford & Walker 1982, 1984, Ungar 1998, Walker 1979, Walker et al. 1978). Erst in den letzten Jahren wurde es mit Hilfe computerbasierter Messverfahren möglich, auch Molaren mit fortgeschrittener Abrasion funktionsmorphologisch zu untersuchen (Kullmer et al. 2002a, b, 2004, M'Kirera & Ungar 2003, Ulhaas et al. 2004, 2006, Ungar & M'Kirera 2003, Ungar & Williamson 2000, Ungar et al. 2002).

Alle rezenten Primaten besitzen ein heterodontes Gebiss, das sich aus dem der ursprünglichen Mammalia entwickelt hat (s. Abschnitt 3.1). Die Zähne von Primaten, vor allem aber die Molaren, sind dabei in ihrer Anzahl und ihrem Bau viel konservativer als die anderer Säugetiere (Henke & Rothe 1997). Dennoch existieren zwischen den Primatenfamilien, auch innerhalb der Catarrhini, deutliche Unterschiede hin-

sichtlich der Struktur ihrer Backenzähne. Während die Cercopithecoidea durch ihre bilophodonten Zähne charakterisiert werden, besitzen die Hominoidea Molaren mit dem sogenannten Y5- bzw. +4-Muster. Diese Unterschiede stellen bei den rezenten Arten keine direkte Anpassung an bestimmte Ernährungsweisen dar, sondern spiegeln vielmehr die stammesgeschichtlich divergente Entwicklung der Familien wider, in der jedoch auch unterschiedliche Ernährungsstrategien der Gruppen eine grundlegende Rolle gespielt haben müssen.

Aufgrund dieser Unterschiede in der Molarenmorphologie ist es sinnvoll, für die Formulierung funktionsmorphologischer Modelle und den Vergleich verschiedener Taxa nur Arten einer Primatenfamilie zu untersuchen. Der Vergleich von Gruppen hinsichtlich der Anpassung an bestimmte Subsistenzweisen bringt um so genauere Ergebnisse, je geringer die morphologischen Unterschiede des verglichenen Organsystems *per se* sind. Nur bei grundsätzlich ähnlichen Strukturen können Unterschiede eindeutig funktionell interpretiert und phylogenetische Aspekte weitgehend ausgeschlossen werden.

Die Cercopithecoidea sind für diese Art der vergleichenden Untersuchung besonders gut geeignet, da einerseits alle Vertreter dieser Primatenfamilie denselben Grundaufbau der Molaren, die Bilophodontie, aufweisen, und so die notwendige Ähnlichkeit gewährleistet ist. Andererseits jedoch bestehen zwischen den Unterfamilien Cercopithecinae und Colobinae deutliche Unterschiede hinsichtlich der bevorzugten Ernährungsweise. Während die meisten Arten der Cercopithecini sich mehr oder weniger frugivor ernähren, besitzen die Colobini im Allgemeinen eine folivor dominierte Alimentation (s. Abschnitt 2). Eine Analyse der Funktionsmorphologie der Molaren verschiedener Cercopithecoidea lässt daher sowohl eindeutige Formunterschiede erwarten, die sich als Anpassungen an bestimmte Ernährungsmuster interpretieren lassen, als auch grundlegende Gemeinsamkeiten, die die Bilophodontie als synapomorphe Grundform der Molaren widerspiegelt.

1.1 Fragestellung

Diese Arbeit ist eine funktionsmorphologische Untersuchung des Molarenreliefs von cercopithecoiden Primaten mit dem Ziel der Evaluation innovativer heuristischer Analysemethoden.

Mit Hilfe hochauflösender digitaler 3D-Datenaufnahme durch ein Oberflächenscanning-System und anschließender Bildanalyse soll ein dreidimensionales Modell zur Funktions- und Konstruktionsmorphologie von Molaren rezenter Cercopithecoidea erstellt werden. Dieses Modell soll ein besseres Verständnis der Anpassung der Zahnmorphologie an spezielle mechanische Belastungen ermöglichen, die während des Kauvorgangs auftreten. Besonderes Interesse gilt hierbei der Quantifizierung morphologischer Parameter, die dadurch objektiv vergleichbar werden.

An Hand der Analyse von Molaren mit unterschiedlicher Abkautung soll die selektive Abwandlung des Molarenreliefs von frühen bis zu fortgeschrittenen Abkautungsstadien aufgezeigt werden.

Dementsprechend gilt es, folgende aufeinander aufbauende Aufgabenstellungen zu bearbeiten:

1. Facettenmuster rezenter Cercopithecoidea unterschiedlicher Abkautungsstadien, von der initialen Einschleifphase bis zur finalen Dentinexposition, werden qualitativ und quantitativ beschrieben. Hierzu müssen geeignete räumliche Strukturparameter zunächst neu definiert werden. Eine möglichst exakte Vermessung des Kronenreliefs sowie dessen Veränderung mit zunehmender Abkautung stehen dabei im Vordergrund.
2. Die Facettenmuster werden dann mit den Ernährungsweisen der untersuchten Taxa in Zusammenhang gebracht. Anhand des Vergleichs zwischen hauptsächlich folivoren Colobinen und einigen überwiegend frugivoren Cercopithecinen wird die Entstehung der Facetten für verschiedene Subsistenzgruppen nachvollzogen. Aufgrund der Beobachtungen können Funktionsmodelle für verschiedene Ernährungstypen erstellt werden. Soweit möglich, soll nicht nur zwischen ernährungsspezialisierten Gruppen unterschieden werden; vielmehr wird eine Differenzierung auch innerhalb der Unterfamilien und Genera zwischen Arten, die hinsichtlich ihrer Ernährung nur graduelle Unterschiede aufweisen, angestrebt.
3. Bekannte Daten zur Schmelzdicke und anderen Makro- und Mikrostrukturen werden in die funktionelle Interpretation der Facettenmuster mit einbezogen.

Daraus ergeben sich folgende Fragen:

1. Wie verändert sich die Okklusalmorphologie der Molaren cercopithecoider Primaten mit fortschreitender Abkautung?
2. Unterscheiden sich Colobinae und Cercopithecinae hinsichtlich der Abkautung ihrer Molaren?
3. Können diese Unterschiede ggf. mit einer differentiellen Ernährung der Unterfamilien erklärt werden?
4. Existieren auch Unterschiede innerhalb der Unterfamilien und Genera zwischen Arten mit unterschiedlicher Ernährung?
5. Können anhand der Abkautungsmuster Rückschlüsse auf den Vorgang der Mastikation getroffen werden?
6. Lassen sich die makromorphologischen Beobachtungen mit bekannten Daten zur Zahnschmelzdicke der Molaren in Zusammenhang bringen?
7. Lassen sich die gewonnenen Erkenntnisse, unter Annahme des Aktualismusprinzips, zur Rekonstruktion der Ernährung fossiler Arten nutzen?

2 Grundlagen I: Cercopithecoidea

Die Cercopithecoidea, die Hundsaffen oder geschwänzten Affen, sind in der gesamten Alten Welt verbreitet und leben in klimatisch ganz verschiedenen Gebieten mit unterschiedlicher Vegetation (Fleagle 1999). Von der anderen großen Gruppe der Altweltaffen, den Hominoidea, unterscheiden sich die Cercopithecoidea neben schmaleren Nasenöffnungen, schmaleren Kiefern, kleineren Gehirnen, längeren Körpern und einem vorhandenen Schwanz vor allem durch das bilophodonte Höckermuster der Molaren (s. Abschnitt 3.1) (Fleagle 1999). Die Überfamilie Cercopithecoidea wird nur durch eine Familie, die Cercopithecidae, gebildet. Diese wiederum teilt sich auf in die zwei rezenten Unterfamilien Cercopithecinae, die Meerkatzenartigen, und Colobinae, die Schlank- und Stummelaffen.

2.1 Cercopithecinae

Die Unterfamilie Cercopithecinae wird von den Genera *Macaca*, *Lophocebus*, *Papio*, *Mandrillus*, *Theropithecus*, *Cercocebus*, *Erythrocebus*, *Cercopithecus*, *Chlorocebus*, *Miopithecus* und *Allenopithecus* gebildet (Fleagle 1999, Groves 2001, Grzimeks Enzyklopädie 1988). Die drei Letztgenannten wurden und werden auch heute teilweise zu dem Genus *Cercopithecus* gezählt und enthalten in ihren Trivialnamen die Bezeichnung „Meerkatze“ (Rowe 1996). Die rezenten Cercopithecinen sind mit Ausnahme der Makaken und einiger Cercopithecinen nur in Afrika verbreitet. Sie bilden eine heterogene Gruppe, die bereits in Größe und Gewicht der verschiedenen Arten stark variiert, von nur einem Kilo bei *Miopithecus talapoin*, der damit der kleinste rezente echte Altweltaffe ist, bis über 30kg bei *Papio ursinus* (Fleagle 1999, Martin 1990). Diese Variabilität ist begründet durch die Anpassung an verschiedene Lebensräume, die sie im Laufe ihrer Entwicklung erschlossen haben.

Die Arten des Genus *Cercopithecus* (*sensu lato*), die Meerkatzen, sollen näher behandelt werden. Meerkatzen leben in Waldgebieten Afrikas südlich der Sahara. Sie sind von ihrem Fell und ihrer Farbgebung her teilweise sehr unterschiedlich, ähneln sich aber in ihrer Größe und ihren Proportionen. Sie sind relativ klein bis mittelgroß und haben einen rundlichen Schädel und eine kurze Schnauze (Fiedler 1956). Sie sind arboricole Lebewesen und bewegen sich meist quadruped plantigrad auf den Ästen, springen allerdings auch häufig, wobei der lange Schwanz als Balancierorgan und ihre relativ langen Hinterbeine beim Absprung hilfreich sind (van Hooff 1988). Hinsichtlich des beschriebenen Körperbaus unterscheidet sich *Cercopithecus* von den anderen Angehörigen der Cercopithecinae, für die eine verlängerte Schnauze, etwa gleich lange Extremitäten und ein kurzer Schwanz charakteristisch sind (Fleagle 1999), und ähnelt hierin eher den Colobinen. Eine anatomische Besonderheit der Cercopithecinen, die sie von den Colobinen trennt, stellen ihre Backentaschen dar (Fleagle 1999, Strasser & Delson 1987).

Die meisten Arten des Genus *Cercopithecus* sind überwiegend frugivor, oft mit einem unterschiedlich hohen Anteil an Insekten. Die Zusammensetzung der Nahrung variiert jedoch stark unter den Arten.

2.2 Colobinae

Die Unterfamilie Colobinae, die Schlank- und Stummelaffen, wird von den Gattungen *Colobus*, *Procolobus*, *Piliocolobus*, *Semnopithecus*, *Trachypithecus Presbytis*, *Pygathrix*, *Rhinopithecus*, *Nasalis* und *Simias* gebildet (Fleagle 1999, Groves 2001, Nowak 1999, Struhsaker & Leland 1987). Die Lebensräume von Colobinen und Cercopithecinen innerhalb Afrikas überschneiden sich, wobei die Cercopithecinen heute weiter verbreitet sind (Oates & Davies 1994). Die Genera *Colobus*, *Piliocolobus* und *Procolobus* leben in Afrika, die übrigen Gattungen sind dagegen im ostasiatischen Raum verbreitet (Oates & Davies 1994a, Vogel & Winkler 1988). Der kleinste aller rezenten Colobinen ist *Procolobus verus* mit etwa 4kg Körpergewicht, der größte *Nasalis larvatus* mit 20kg (Martin 1990, Oates & Davies 1994a). Die asiatischen Genera und Spezies sind in ihrem Verhalten und ihrer Morphologie weniger einheitlich als die afrikanischen, auf die hier näher eingegangen werden soll (Delson 1994a).

Geschlechtsunterschiede, vor allem in der Größe, sind bei afrikanischen Colobinen unauffällig (Martin 1990). Diese „typischen“ Colobinen sind stärker arboricol als die Cercopithecinen und leben in den Baumkronen feuchter Tropenwälder (Martin 1990). Die Bezeichnung „Colobinae“ stammt von dem griechischen Wort „Kolobos“ = der Verstümmelte ab und bezieht sich auf den für diese Gruppe charakteristischen verkleinerten Daumen (Bshary 1995, Strasser & Delson 1987, Vogel & Winkler 1988). Dies wird als Anpassung an die oft zu beobachtende hangelnde Fortbewegung der afrikanischen und teilweise asiatischen Colobinen gedeutet (Martin 1990, Oates & Davies 1994a). In der Regel bewegen sie sich jedoch quadruped planigrad im Geäst fort.

In ihrer Cranialmorphologie erscheinen die Colobinen mit ihren runden Schädeln relativ „primitiv“ innerhalb der Cercopithecidae, haben aber ein breites Gesicht und eine ebensolche Interorbitalregion, eine ausgeprägte Gonion-Region und eine unterhalb der Molaren verstärkte Mandibula (Fleagle 1999, Oates & Davies 1994a, Schwartz 1986). Einige anatomische Besonderheiten wie der komplexe Magen, die als Anpassungen an die Ernährungsgewohnheiten der Colobinen gedeutet werden (s. Abschnitt 2.4), grenzen die Schlank- und Stummelaffen deutlich von den Meerkatzenartigen ab. Daneben sind auch Unterschiede in der Dentition zu beobachten. Die Incisiven sind bei den Colobinen schmaler und haben eine differente Schmelzverteilung (Shellis & Hiiemae 1986, Strasser & Delson 1987). Die Molaren der Colobinen weisen deutlich höhere und schärfere Höcker auf als die der Cercopithecinen (Fleagle 1999, Oates & Davies 1994a, Schwartz 1986), und ihre M₃ besitzen im Gegensatz zu denen der Cercopithecini ein Hypoconulid (Strasser & Delson 1987) (s. auch Abschnitt 3.1).

In ihrer Ernährung werden Colobinen als überwiegend folivor beschrieben, wobei jedoch nur wenige Arten als spezialisierte Blattfresser angesprochen werden können (Martin 1990). Die Nahrung der Colobinen ist aber überwiegend pflanzlich; nur selten werden Insekten gefressen (Martin 1990).

2.3 Evolution der Cercopithecoidea

Anhand von Fossilfunden kann belegt werden, dass die Differenzierung der Cercopithecoidea und Hominoidea innerhalb der Catarrhini im Oligozän begann und zu Beginn des Miozäns abgeschlossen war (Henke & Rothe 1997, Jablonski 2002). Cercopithecoidea und Hominoidea können eindeutig anhand ihrer Dentition voneinander unterschieden werden. Die ältesten Cercopithecidae gehören der Unterfamilie Victoriapithecinae an, die die Genera *Prohylobates* und *Victoriapithecus* umfasst (Benefit & McCrossin 2002, Fleagle 1999). Die unteren Molaren von *Victoriapithecus* weisen bereits ein bilophodontes Höckermuster auf, und auch *Prohylobates* zeigt deutliche Ansätze zur Bilophodontie (Benefit 2000, Benefit & McCrossin 2002, Fleagle 1999, Henke & Rothe 1997). Die frühesten Hominoidea dagegen, wie beispielsweise *Proconsul*, besitzen Molaren mit Dryopithecus-Muster (Henke & Rothe 1997).

Die Entwicklung der Überfamilien hängt mit der Erschließung unterschiedlicher Nahrungsquellen und Habitats zusammen. Die meisten Autoren nehmen für die ersten Anthropeoidea generalisierte Frugivorie als Ernährungsstrategie an, die demnach als Grundlage für spätere Spezialisierungen der Hominoidea und Cercopithecoidea angesehen werden kann (Andrews 1981, Andrews & Aiello 1987, Cachel 1975, 1979a, b, Kay 1977). Als Lebensraum dieser Primaten wird tropisches Waldgebiet angenommen (Andrews & Aiello 1987), als Lokomotionsform arboricole Quadrupedie (Delson 1977).

Die ursprüngliche Adaptation der ersten Cercopithecoidea stellt wahrscheinlich die Zunahme von Blättern an ihrer Ernährung dar. Die Möglichkeit, auch andere Nahrungsquellen als reife Früchte zu erschließen, stellt besonders in saisonalen und marginalen Gebieten einen Selektionsvorteil dar (Andrews 1981, Andrews & Aiello 1987, Delson 1975a). Tatsächlich treten miozäne Cercopithecoidea weniger in dichten Waldgebieten als in offeneren Habitats auf (Delson 1994b, Fleagle 1999, Leakey 1988). Postcraniale Funde, vor allem die Anatomie des Fußes (Oates & Davies 1994b), belegen ein quadrupedes, wahrscheinlich semiterrestrisches Leben dieser Primaten (Andrews & Aiello 1987, Delson 1977, 1994b, Leakey 1988, Strasser & Delson 1987, Szalay & Delson 1979), was ebenfalls mit einem nicht sehr dicht bewaldeten Lebensraum in Verbindung gebracht werden kann.

Funde von Cercopithecoidea des frühen Miozäns sind relativ selten und repräsentieren nur wenige Arten, insbesondere im Vergleich zu den Hominoidea. Im Verlauf dieser Epoche kehrt sich das Verhältnis jedoch um, und vor allem seit dem späten Miozän und frühen Pliozän treten Cercopitheciden vermehrt und auch außerhalb Afrikas in Europa und Asien auf (Andrews 1981, Delson 1975b, Fleagle 1999).

Der Beginn der Differenzierung der Cercopithecoidea in Cercopithecinae und Colobinae erfolgte wahrscheinlich im späten Miozän (Delson 1994b, Leakey 1988). Ebenfalls in dieser Zeit verließen frühe Colobinae Afrika in Richtung Eurasien. In Europa sind die Genera *Mesopithecus* und *Dolichopithecus* vertreten, die in den meisten Merkmalen rezenten Colobinen ähneln und wahrscheinlich eine deutlich folivore Nahrung zu sich nahmen, jedoch nach ihren Postcrania eine semi- bzw. überwiegend terrestrische Lebensweise vermuten lassen (Delson 1977, Delson & Andrews 1975, Fleagle 1999).

Einige frühe asiatische Formen des späten Miozäns lassen sich grob dem Genus *Presbytis* zuweisen, andere rezente Genera treten seit dem Pleistozän in Asien auf. Ihre Verbindung zu afrikanischen oder europäischen Formen ist jedoch unklar (Delson & Andrews 1975, Fleagle 1999, Strasser & Delson 1987). Aus Afrika liegt eine Fülle von Formen früher Colobinae vor, die auf eine extensive Radiation dieser Unterfamilie seit dem Pliozän schließen lassen (Delson 1994b, Fleagle 1999). Der älteste afrikanische Colobine ist *Microcolobus*, der aufgrund seiner geringen Größe und einem nicht stark erhöhten Höckermuster einen geringeren Grad an Folivorie vermuten lässt, als für die typischen Colobinen angenommen wird (Fleagle 1999). Die späteren Colobinen *Cercopithecoidea*, *Paracolobus* und *Rhinocolobus* unterscheiden sich von rezenten Formen vor allem in ihrer Größe. *Paracolobus* stellt mit einem Gewicht von über 30 kg den größten bekannten Colobinen dar (Fleagle 1999). *Cercopithecoidea* unterscheidet sich von den anderen fossilen Arten, für die eine überwiegend folivore Ernährung und eine arboricole Lebensweise angenommen wird, indem seine Dentition und sein Postcranium auf ein terrestrisches Dasein hinweisen (Delson 1994b, Fleagle 1999, Szalay & Delson 1979). Das arboricole Leben der Colobinae ist also nicht bei allen Formen zu beobachten und stellt daher wahrscheinlich kein ursprüngliches Charakteristikum dieser Unterfamilie dar, sondern entwickelte sich in Verbindung mit der Folivorie erst innerhalb der Colobinenlinie.

Die fossilen Cercopithecinae lassen sich zum Großteil mit den rezenten Genera *Macaca*, *Papio*, *Theropithecus*, *Cercocebus* und *Cercopithecus* parallelisieren (Delson 1994b, Fleagle 1999). Die Differenzierung der Gattungen erfolgte wahrscheinlich im späten Miozän (Delson 1975b, 1977). Von den Cercopithecinae waren Makaken und Geladas außerhalb Afrikas verbreitet. Die Makaken hatten eine noch größere Verbreitung als die rezenten Arten des Genus, vor allem in Europa und Nordafrika. *Theropithecus*, der heute nur noch in Afrika zu finden ist, konnte im Pliozän und Pleistozän seinen Lebensraum bis nach Indien ausweiten (Fleagle 1999). Paviane und Mangaben bilden die größte Gruppe fossiler Cercopithecinae seit dem späten Miozän, sind jedoch auf Afrika beschränkt. Die fossile Art *Parapapio* des späten Miozäns steht wahrscheinlich an der Basis der beiden Genera (Fleagle 1999). Die heute über das subsaharische Afrika verbreitete artenreiche Gattung *Cercopithecus* ist kaum durch Fossilien überliefert (Fleagle 1999, Martin 1990). Aufgrund ihrer rezenten Form wird davon ausgegangen, dass die ersten Vertreter dieses Genus im späten Miozän das semiterrestrische Leben aufgaben und erneut den arboricolen Lebensraum besetzten, wobei offensichtlich auch die Frugivorie an Bedeutung zunahm (Delson 1994b, Strasser & Delson 1987, Szalay & Delson 1979).

2.4 Anpassungen der Cercopithecoidea

Die beschriebenen anatomischen und ethologischen Merkmale der verschiedenen Primatengenera sind also als Adaptationen an unterschiedliche ökologische Parameter zu verstehen. Im Kontext der vorliegenden Arbeit ist der wichtigste dieser Parameter die Ernährung. Die biochemischen und mechanischen Eigenschaften der Nahrung stellen bestimmte Anforderungen an einen Organismus. Zähne als Teil dieses Organismus und als wichtiger Teil des Verdauungsapparates stehen im Zentrum dieser

Untersuchung. Dies kann aber nur sinnvoll sein, wenn bereits andere eindeutige Anpassungen des Organismus an bestimmte Ernährungsweisen beobachtet werden können. Neben den Zähnen sind hierbei die Körpergröße und der übrige Verdauungsapparat von großer Relevanz (Gautier-Hion 1988).

2.4.1 Körpergröße

Die Körpergröße von Primaten spielt eine grundlegende Rolle in der ernährungsphysiologischen adaptiven Strategie. Die Stoffwechselrate (Engl.: *basal metabolic rate*, BSR) eines Primaten-Organismus nimmt entsprechend *Kleiber's law* negativ allometrisch um den Faktor 0,75 mit dem Körpergewicht zu. Dasselbe gilt für das Gewicht der aufgenommenen Nahrung (Martin 1984, Martin et al. 1985). Kleinere Tiere verbrauchen dementsprechend also relativ mehr Energie als größere Tiere (Fleagle 1999, Kay 1984, Martin 1990, Sailer et al. 1985, Temerin et al. 1984). Primaten mit einer geringen Körpergröße sind daher auf Nahrung mit einem hohen und schnell zu erschließenden Energiegehalt angewiesen, während größere dagegen in der Regel eine schwerere und langsamer verdauliche Kost zu sich nehmen (Kay & Davies 1994, Martin 1990, Sailer et al. 1985, Temerin et al. 1984). Tatsächlich kann man feststellen, dass Primaten mit einem geringen Körpergewicht von 60g – 1,5kg sich hauptsächlich insektivor ernähren, während die mit einem hohen Körpergewicht von 6kg und mehr eine folivore Kost zu sich nehmen. Primaten mit einem mittleren Körpergewicht ernähren sich vorwiegend von Früchten, wobei auch bei diesen primär frugivoren Arten mittlerer Größe die kleineren ihre Nahrung vorwiegend mit Insekten, die größeren dagegen mit Blättern anreichern (Fleagle 1999, Kay & Hylander 1978, Martin 1990). Eine Kombination von folivorer und insektivorer Ernährung schließt sich dagegen aus (Martin 1990). Das Allometriegesetz reduziert somit die Anzahl möglicher Ernährungsstrategien für eine Art, abhängig von ihrer Körpergröße (Kay 1984, Hladik 1990). Große Primaten können ihren Energiebedarf nicht durch Insekten decken, da größere Tiere nicht entsprechend mehr Insekten fangen können als kleinere. Schimpansen beispielsweise verbringen einen großen Teil des Tages damit, Insekten zu sammeln und zu verzehren, während der Energieanteil, den diese Kost an ihrer Ernährung einnimmt, gering ist (Goodall 1986). Nur Tierarten, die sich auf Kolonien bildende Insekten spezialisiert haben, können ihren Energiebedarf durch diese Nahrungsquelle decken (z.B. Ameisenbären) (Kay 1984, Kay & Covert 1984, Leigh 1994, Martin 1990). Da Blätter einen niedrigen, schnell zu erschließenden Energieanteil besitzen, müssen sie in größeren Mengen verzehrt werden, um den Nährstoffbedarf eines Tieres zu decken (Kay & Covert 1984, Leigh 1994). Dies schließt die Ernährung kleiner Tiere durch Blätter aus. Zudem wird die Verdauung dieser zellulosehaltigen Nahrung durch einen vergrößerten Magen-Darm-Trakt und eine entsprechend längere Verdauungszeit bei größeren Primaten unterstützt (s. Abschnitt 2.4.2).

Diese Beobachtungen gelten auch innerhalb der Cercopithecoidea. Cercopithecinae haben eine mittlere Körpergröße und ein mittleres Gewicht. Dementsprechend sind die Arten der Cercopithecinae überwiegend frugivor und nehmen zudem in unter-

schiedlichen Anteilen Insekten, Knospen, Blüten und Blätter zu sich. Die Colobinae dagegen sind in der Regel größer und besitzen auch ein größeres Körpergewicht. Ihre Ernährung wird durch Blätter dominiert, obwohl sie nicht ausschließlich diese Nahrung zu sich nehmen, wie es noch Booth (1956) vermutete. Die Blätter werden in der Regel unreif bevorzugt, da diese einen maximalen Nährstoff- und Energiegehalt bei einem minimalen Zellulose- und Giftstoffanteil aufweisen. Dennoch sind Colobinen in der Lage, auch reife Blätter zu verdauen. In Zeiten, in denen der Anteil reifer Blätter an ihrer Ernährung besonders hoch ist, senken sie ihren Energiebedarf, indem sie ihre Bewegungen reduzieren und sonnenbaden (Kay & Davies 1994, Oates 1977). Der Anteil reifer Früchte an ihrer Ernährung ist dagegen sehr gering. Dies wird mit dem relativ geringen Energiegehalt reifer Früchte und der in ihnen enthaltenen Fruchtsäure begründet, die den speziellen pH-Wert der Magensäure der Colobinen verändern würde (Kay und Davies 1994, Ungar 1995b) (s. Abschnitt 2.4.2). Insekten spielen in der Ernährung von Colobinen tatsächlich keine Rolle, da bei ihnen kein Bedarf an mikrobiellem Protein besteht (Kay und Davies 1994) und ihre spezielle Handanatomie mit dem verkürzten Daumen das Sammeln oder Fangen von Insekten erschwert.

2.4.2 Verdauungsapparat

Auch hinsichtlich des Verdauungsapparates unterscheiden sich Cercopithecinen und Colobinen deutlich. Die rezent beobachtbaren Unterschiede des Verdauungsapparates der Subfamilien haben sich wahrscheinlich nach der Differenzierung der Cercopithecidae parallel zu der Spezialisierung auf bestimmte Ernährungsweisen entwickelt (Delson & Andrews 1975)¹. Vor allem der Magen der Colobinen scheint in seiner komplexen Form an eine besonders anspruchsvolle Ernährung angepasst zu sein. Während die Cercopithecinen einen einfach gekammerten Magen besitzen, ist bei den Colobinen ein drei- bis vierfach gekammerter Magen zu finden. Der Colobinen-Magen ist dabei im Vergleich zum Magen der Cercopithecinen signifikant länger und breiter (Jones 1970) und weist auch eine deutlich vergrößerte Oberfläche im Verhältnis zum Körpergewicht auf (Chivers 1994, Martin 1990). Dabei ist die Größe und Komplexität des Magens abhängig vom Grad der Folivorie (Chivers 1994, Chivers & Hladik 1980, MacLarnon et al. 1986).

Eine von Blättern dominierte Ernährung wie die der Colobinen bringt besondere Probleme für den Verdauungsapparat mit sich. Vor allem reife Blätter enthalten einen hohen Anteil an Zellulose, die schwer verdaulich ist, sowie chemische Inhaltsstoffe, die als Abwehrmechanismen gegen Fressfeinde gebildet werden (Hladik 1990, Mowry et al. 1996, Waterman 1984, Waterman & Kool 1994). Zellulose kann durch Cellulase gespalten werden, die in den ersten zwei Kammern des Colobinen-Magens in einem neutralen bis basischen Milieu gebildet wird (Kuhn 1964, Mowry et al. 1996, Stuhsaker & Leland 1987, Waterman 1984). Außerdem ermöglicht eine verlängerte Verdauungszeit (engl.: *gut passage rate*, GPR) bei den Colobinen, dass die Zellulose optimal aufgeschlossen wird (Kay & Hylander 1978). Auch bei Cercopithecinen

¹Im Folgenden wird auf den Bau des Magen-Darm-Traktes eingegangen. Anpassungen innerhalb der Dentition als Teil des Verdauungsapparates werden in Abschnitten 3.1 und 3.2 beschrieben.

kann eine Zunahme der GPR beobachtet werden, wenn der Anteil der Blätter an der Ernährung erhöht wird (Maisels 1993)².

Als die in der pflanzlichen Nahrung enthaltenen toxischen Stoffe sind vor allem Tannine und Alkaloide zu nennen. Allgemein werden die bei Colobinen zu beobachtenden verlängerten Ruhezeiten als ein Mittel zur Neutralisierung der aufgenommenen Giftstoffe, insbesondere der Alkaloide, angesehen (Fleagle 1999, Marsh 1981b, Oates 1977, Ungar 1995b). Außerdem besitzen die Colobinen vergrößerte Speicheldrüsen, wobei der Speichel prolinreiche Proteine enthält, die Tannine spalten können, und dazu beiträgt, das durch die folivore Ernährung saure Milieu im Magen der Colobinen zu neutralisieren bzw. ein basisches Milieu zu erzeugen (Oates & Davies 1994b). Auch proteinreiche Nahrung hilft bei der Detoxifikation, da Proteine Tannine binden und unschädlich machen können (McKey 1978).

Die Colobinen bevorzugen trotz der Anpassungen ihres Verdauungssystems solche Nahrung, die möglichst gut verdaulich ist und einen niedrigen Faseranteil (also Zellulose) sowie einen hohen Proteingehalt aufweist (Chapman & Chapman 2002, Kar-Gupta & Kumar 1994, Mowry et al. 1996, Waterman 1984). Dabei bevorzugen sie junge Blätter gegenüber reifen, die mehr Zellulose enthalten, und sind generell sehr selektiv hinsichtlich der gefressenen Pflanzenteile, wobei sie ebenfalls die weniger zellulosehaltigen Stücke auswählen (Waterman 1984).

Innerhalb der Colobinen existieren zudem Unterschiede im Aufbau des Magens, der bei *Colobus* eine große Vorkammer, bei *Procolobus* dagegen zwei Vorkammern besitzt. Es wird vermutet, dass die eine Vorkammer bei *Colobus* die Verdauung einer relativ uniformen faserreichen Ernährung unterstützt, während bei *Procolobus* die verschiedenen verdaulichen Komponenten einer variierenden Diät adäquat aufgeschlossen werden können (Chivers 1994, Oates & Davies 1994b).

²Dieselben Unterschiede in der GPR können im Vergleich von *Alouatta palliata* mit einem hohen Blätteranteil in der Ernährung und *Ateles geoffroyi*, einem spezialisiertem Frugivoren, beobachtet werden (Milton 1984).

3 Grundlagen II: Zähne und Mastikation

3.1 Evolution und Bau des Primatengebisses

Alle rezenten Primaten mit Ausnahme der Daubentoniidae besitzen ein diphyodontes heterodontes Gebiss mit zwei Incisivi, einem Caninus, zwei (bei Platyrrhini drei) Prämolaren und drei Molaren in jeder Kieferhälfte. Dies entwickelte sich im Verlauf der Primatenevolution aus dem Gebiss der ursprünglichen Mammalia mit der Zahnformel 3.1.4.3.. Dabei blieben die Zähne der Primaten in ihrer Anzahl und ihrem Bau viel konservativer als die anderer Säugetiere (Henke & Rothe 1997). Die Anzahl der Zähne der Primaten nahm im Laufe dieser Entwicklung ab, während die Komplexität der verbliebenen Zähne zunahm (Martin 1990).

Ein wichtiges Merkmal des Säugetiergebisses ist das Zusammenwirken antagonistischer Zähne in funktionellen Einheiten, was beispielsweise bei Reptilien nur in Ausnahmen zu beobachten ist. Eine Dentition, die geeignet ist, die Nahrung durch Kauen zu zerkleinern, womit die Verdauung bereits im Mund beginnt, was die Effizienz erhöht, wurde innerhalb der Mammalia aufgrund eines erhöhten Metabolismus zusammen mit einer ursprünglich sehr geringen Körpergröße der ersten Säugetiere notwendig (Mills 1973).

Die ersten Mammalia des Mesozoikums besitzen dreihöckrige (trituberkuläre) Molaren, die so angeordnet sind, dass beim Kauen ein dreieckiger Unterkiefermolar zwischen zwei gegensätzlich ausgerichteten Oberkiefermolaren entlangschert (und *vice versa*). Bei einer dominierenden Vertikalbewegung mit einer nur geringen lateralen Komponente resultiert ein solches Arrangement in rein schneidenden Kaubewegungen (Martin 1990, Mills 1973). Die Molarenmorphologie sowie die Anatomie des gesamten Kauapparates änderte sich im Verlauf der Entwicklung der Mammalia bis zu den Primaten derart, dass zu einer rein zerschneidenden Kaufunktion eine deutliche horizontale Komponente hinzukam und somit auch ein Zermahlen der Nahrung möglich wurde. Dabei wurden die Scherkanten verringert und die Höcker wurden stumpfer und abgerundeter. Typisch für spätere Primaten ist eine Mörser-Pistill-Funktion zwischen maxillaren und mandibularen Molaren. Die veränderte Funktionalität wird mit einer differentiellen Ernährung begründet, die, anders als bei den wahrscheinlich insektivoren Vorläufern, mehr generalisiert gewesen sein muss und auch Früchte, Samen und Blätter enthielt (Mills 1973).

Die Morphologie der ursprünglichen trituberkulären maxillaren Molaren mit den drei Haupthöckern Paraconus, Metaconus und Protoconus änderte sich im Verlaufe der Entwicklung zunächst durch die Herausbildung zweier Nebenhöcker, dem Metaconulus und Protoconulus. Zudem entwickelte sich aus dem distalen Basalband als vierter Haupthöcker der Hypoconus, so dass eine mehr rechteckige Zahnform entstand. Die mandibularen Molaren besaßen bereits früh in der Entwicklung der Mammalia neben dem Trigonid aus Protoconid, Paraconid und Metaconid das distal daran anschließende Talonid mit den Höckern Entoconid, Hypoconid und Hypoconulid. Während auf den maxillaren Molaren neue Höcker hinzukamen, verloren die mandibularen Molaren im Verlauf ihrer Entwicklung das Paraconid, so dass sie schließlich ebenfalls eine mehr rechteckige Form aufwiesen. Weiterhin wurden alle

Höcker der Molaren auf eine Ebene gebracht, so dass die vorher deutlich tiefer liegenden Höcker des Talonids und Talons (Hypoconus) nun mit den anderen Höckern auf einem Niveau lagen (Martin 1990).

Alle rezenten simischen Primaten der Alten Welt besitzen rechteckige maxillare Molaren mit den vier Höckern Paraconus, Protoconus, Metaconus und Hypoconus sowie ebenfalls rechteckige mandibulare Molaren mit Protoconid, Metaconid, Entoconid und Hypoconid. Die rezenten Menschenaffen weisen zudem als fünften Höcker der M_{inf} ein Hypoconulid auf, das bei rezenten Cercopithecoidea lediglich bei den M_3 zu beobachten ist. Das Hypoconulid war also offenbar bei der Ursprungsgruppe der Catarrhini vorhanden (Henke & Rothe 1997).

Trotz dieses grundsätzlich einheitlichen Aufbaus existieren innerhalb der Catarrhini deutliche Unterschiede hinsichtlich der Struktur ihrer Backenzähne. Die Hominoidea besitzen Molaren mit dem sogenannten Y5- bzw. +4-Muster. Die maxillaren Molaren weisen vier Höcker auf, wobei die bukkalen und lingualen Höcker leicht versetzt liegen, was zu einer Y-förmigen Furche führt. Die Höcker sind nicht durch transversale Leisten miteinander verbunden. Dagegen kann auf den maxillaren Molaren der Hominoidea eine Crista obliqua beobachtet werden, die bei allen Menschenaffen zumeist vom Metaconus zum Hypoconus führt, während sie bei modernen *Homo sapiens* etwas modifiziert ist (Martin 1990). Bei den fünfhöckrigen mandibularen Molaren liegen sich Metaconid und Protoconid in bukko-lingualer Richtung gegenüber und werden durch eine Furche voneinander abgegrenzt. Das Hypoconulid ist nach bukkal verlagert, wobei das diagnostische Y-Muster oder Dryopithecus-Muster durch die Furchen gebildet wird. Im Verlauf der Hominiden-Evolution wird das Hypoconulid zunehmend reduziert, was zu einer Veränderung des Furchenmusters zum sogenannten invertierten Dryopithecus-Muster oder +4-Muster führt (Henke & Rothe 1997). Im Vergleich zu den Molaren der Cercopithecoidea wirken die der Hominoidea eher unspezialisiert (Martin 1990). Mit ihren relativ niedrigen Höckern scheinen diese Molaren ursprünglich an eine eher frugivore Ernährung angepasst gewesen zu sein, sind jedoch auch für eine blattreiche Ernährung, z.B. bei *Gorilla*, geeignet.

Charakteristisch für die Cercopithecoidea ist das bilophodonte Höckermuster. Ein solches Muster tritt auch bei anderen Säugetierstämmen und innerhalb der Primaten bei den Indriidae und einigen Platyrrhini auf, wobei es jedoch lediglich innerhalb der Cercopithecoidea als diagnostisches Merkmal bezeichnet werden kann (Martin 1990). Das bilophodonte Höckermuster kann innerhalb dieser Gruppe seit den Victoriapithecidae beobachtet werden. Bei diesen fossilen Formen ist die Bilophodontie, vor allem der mandibularen Molaren, noch nicht voll ausgeprägt, aber bereits deutlich erkennbar. Die maxillaren Molaren der Victoriapithecidae besitzen häufig eine Crista obliqua, die mandibularen Molaren ein kleines Hypoconulid. Die bilophodonten Molaren der Cercopithecidae dagegen bestehen in der Regel aus vier Höckern (nur die M_3 einiger Colobinae weisen als fünften Höcker ein Hypoconulid auf), wobei die bukkalen und lingualen Höcker einander gegenüberstehen und jeweils ein mesiales und distales Höckerpaar bilden. Bei den maxillaren Molaren werden das mesia-

le Höckerpaar aus Protoconus (palatinal) und Paraconus (bukkal) und das distale Paar aus Hypoconus (palatinal) und Metaconus (bukkal) gebildet. Bei den mandibularen Molaren bilden Protoconid (lingual) und Metaconid (bukkal) das mesiale und Hypoconid (lingual) und Entoconid (bukkal) das distale Höckerpaar. Die zwei Höcker jedes dieser Paare sind durch transversale Leisten miteinander verbunden, wobei die Ausprägung dieser Leisten innerhalb der Cercopithecoidea unterschiedlich ist. Während die Colobinen deutlich entwickelte hohe bukko-linguale Schmelzjoche (griech.: *lophos*) besitzen, weisen viele Cercopithecinae sehr viel niedrigere und in der Mitte unterbrochene Schmelzleisten auf.

Die Entstehung der Bilophodontie innerhalb der Cercopithecoidea ist noch nicht sicher geklärt. Die meisten Autoren deuten dieses Höckermuster als Anpassung an eine folivore Ernährung (Andrews 1981, Delson 1975, Fleagle 1999, Kay & Hylander 1978, Maier 1978, Morlo 1997, Walker & Murray 1975). Dies wird unter anderem damit begründet, dass sich lophodonte Molaren in anderen Säugetiergruppen als Anpassung an eine herbivore Ernährung gebildet haben. Auch innerhalb der Cercopithecoidea ist die Bilophodontie bei den folivoren Colobinae deutlich ausgeprägter als bei den frugivoren bis omnivoren Cercopithecinae. Andere Autoren dagegen postulieren einen hohen Anteil an Samen³ bei der Ernährung als grundlegend für die Ausbildung der Bilophodontie (Happel 1988, Lucas & Teaford 1994). Olejniczak et al. (2004) stellten fest, dass die Cercopithecoidea im Unterschied zu anderen Primatengruppen eng zusammenstehende Dentinhöcker besitzen und postulieren:

„If the relative amount of occlusal enamel on a basic anthropoid molar (...) stays constant while the cusp tips move closer together and become taller, then the enamel will “fill in” the inter-cuspal furrow, creating a ridge (i.e., a loph) connecting the two cusp tips” (Olejniczak et al. 2004, 483).

Eng beieinander stehende (Schmelz-)Höcker werden jedoch als Anpassung an Frugivorie interpretiert (s. Abschnitt 3.2) (Kay 1978, Kay & Covert 1984). Da auch andere apomorphe Merkmale der Cercopithecoidea als Anpassungen an hohe Okklusalkräfte beim Kauen von harten Früchten oder Samen gedeutet werden (Benefit 1999), kann davon ausgegangen werden, dass sich die Bilophodontie innerhalb der Cercopithecoidea tatsächlich zunächst als Anpassung an eine harte, samenreiche Ernährung ausbildete, wobei die Molaren der Cercopithecinae das ursprüngliche bilophodonte Muster mit niedrigen Höckern beibehielten (Strasser & Delson 1987) und so auch für eine grundsätzlich gemischte Ernährung mit Blättern und Samen, aber auch Insekten geeignet waren. Die deutliche Ausprägung des bilophodonten Musters bei den Colobinae, verstärkt durch weiter auseinander stehende und höhere Höcker, wodurch die Scherleisten noch verlängert werden, muss dagegen als Weiterentwicklung dieses ursprünglichen Typs angesehen werden.

³damit sind vor allem Fruchtkerne und unreife Früchte gemeint

3.2 Funktionelle Zahnmorphologie

Nahrung wird durch den Kauapparat mechanisch bearbeitet und für die chemische Verarbeitung im Verdauungstrakt vorbereitet (Fleagle 1999). Zähne können somit als die primär für die Aufnahme und Zerkleinerung der Nahrung verantwortlichen Organe bezeichnet werden und sind in ihrer komplexen Struktur hauptsächlich an die mechanischen Anforderungen der Nahrung angepasst. Hinsichtlich unterschiedlicher Parameter kann die Morphologie des Gebisses daher Hinweise auf die Ernährung der betreffenden Arten geben (Fleagle 1999, Martin 1990, Morlo 1997). Das heterodonte Gebiss, das auch die Primaten aufweisen, spiegelt die „funktionelle Arbeitsteilung der einzelnen Gebißabschnitte wider“ (Maier 1978, S. 288). Der Frontzahnbereich (Incisivi und teilweise auch die Canini) ist primär für die Nahrungsaufnahme zuständig. Die Prämolaren und Molaren dienen der weiteren Bearbeitung der Nahrung (Fleagle 1999, Happel 1988, Kay 1984, Kay & Covert 1984, Kay & Hylander 1978, Martin 1990).

Bisherige funktionelle Untersuchungen der Zahnmorphologie konzentrierten sich zu meist auf die Größe der Incisiven (Hylander 1975a, b) und der Molaren (Corruccini & Henderson 1978, Strait 1993, Ungar 1998) sowie auf verschiedene Parameter der Oberflächenmorphologie von Molaren, wie Höckerhöhen (Kay & Hylander 1978) und Länge der Scherleisten (Kay 1975, 1978, Kay & Hylander 1978, Kay & Covert 1984). Interspezifische Vergleiche dieser makromorphologischen Merkmale gaben erste Aufschlüsse über Ernährungsstrategien.

Bei der Untersuchung der Schneidezähne von Cercopitheciden fand Hylander (1978a, b) eine deutliche Trennung von Cercopithecinen und Colobinen hinsichtlich der Incisivenbreite im Verhältnis zum Körpergewicht. Die Colobinen weisen im Vergleich deutlich schmalere Incisivi auf, was mit der geringen Bedeutung der Frontzähne bei einer blattreichen Ernährung, die geringe incisivale Präparation benötigt, erklärt wird (Jolly 1970). Cercopithecinen, die überwiegend Nahrung zu sich nehmen, die kaum durch die Frontzähne bearbeitet werden muss, wie Blätter, Samen, Gras, Beeren, Knospen oder Blüten, weisen ebenfalls schmalere Incisiven als ihre fruchtfressenden Verwandten auf (Kay & Covert 1984). Analog dazu konnte bei dem in der vorliegenden Arbeit untersuchten Material beobachtet werden, dass die Colobinen eine deutlich höhere Variabilität der Zahnstellung der Frontzähne aufweisen, was auch bereits durch Colyer beschrieben wurde (Colyer 1947 a, b, Miles & Grigson 1990). Diese Beobachtung lässt sich ebenfalls mit einer geringen Bedeutung der Frontzähne für die Mastikation interpretieren.

Die Backenzähne, die die Aufgabe haben, die Nahrung in möglichst kleine Partikel zu zerkauen, geben noch detaillierter als die Frontzähne Hinweise auf die mechanischen Eigenschaften der Alimentation und damit die Zusammensetzung der Ernährung (Kay 1984). Dabei stellt die Molarenmorphologie immer einen Kompromiss dar zwischen phylogenetischen Faktoren und funktioneller Beanspruchung (Kay 1975, Maier 1984, Maier & Schneck 1981, 1982).

Die Molaren wirken in funktionellen Einheiten von Ober- und Unterkieferzähnen,

die während des Kauvorgangs in Kontakt miteinander treten und die Nahrung dabei mechanisch zerkleinern. Die Form der Zahnoberflächen und der in Kontakt tretenden Elemente bestimmt dabei hauptsächlich die mechanische Wirkung. Spröde Nahrung beispielsweise kann effizient zwischen flachen Oberflächen zermahlen werden, während zähe Nahrung dagegen mit scharfen Scherkanten zerschnitten werden kann (Ungar 2006). Die Verdaulichkeit der Kost stellt außerdem unterschiedliche Ansprüche an die Effizienz des Gebisses beim Zerkleinern der verschiedenen Nahrungsmittel. Während leichter verdauliche Nahrungsmittel wie reife Früchte je nach Größe gar nicht oder nur grob zerkleinert werden müssen, um verdaut werden zu können, muss schwerer verdauliche Nahrung, die reich an „structural carbohydrate“ ist, wie beispielsweise reife Blätter oder Insekten mit Chitinpanzern, mit Hilfe der Zähne in viel kleinere Partikel zerteilt werden (Kay & Sheine 1979, Sheine & Kay 1977).

Vergleichende Untersuchungen der Scherkantenlänge bei folivoren und frugivoren Primaten zeigten, dass folivore Arten deutlich längere Scherkanten aufweisen als die meisten frugivoren (Kay 1975, 1978, 1984, Kay & Hylander 1978, Kay & Covert 1984). Der von Kay und Kollegen (Kay 1984, Kay & Covert 1984) entwickelte *Shearing Quotient* (SQ) gilt als Maß des Scherpotentials von Molaren. Um den SQ zu erhalten, wird zunächst die Länge der einzelnen Scherkanten auf einem Molaren aufsummiert sowie die mesio-distale Länge des Molaren gemessen. Der SQ entspricht dann dem Residuum (der Abweichung) von der Regressionsgeraden, die sich aus dem Verhältnis zwischen den aufsummierten Scherkantenlängen zu den Zahnlängen errechnet. Längere Scherkanten resultieren oft aus einer Okklusalmorphologie, die durch höhere sowie weiter auseinander stehende Höcker charakterisiert ist (Kay 1984, Kay & Covert 1984, Kay & Hylander 1978).

Auch Walker und Murray (1975) erkannten, dass funktionsmorphologische Unterschiede von Cercopithecoidea-Molaren nicht anhand der Längen- und Breitenmaße erfasst werden können und schlugen zwei Maße zur Erfassung der Effizienz der funktionellen Molarenmorphologie für die Mastikation vor: Zum einen einen Index aus der Höhe der bukkalen maxillaren bzw. lingualen mandibularen Höcker, relativ zum Abstand der betreffenden Höckerspitzen, der die Fähigkeit zum „Aufspießen“ und vertikalen Zerschneiden der Nahrung reflektieren soll. Zum anderen den Winkel zwischen den nach lingual weisenden Höckerflanken der bukkalen maxillaren Höcker, bzw. zwischen den nach bukkal weisenden Flächen der lingualen mandibularen Höcker. Dieses Winkelmaß zeigt an, wie scharf die Scherkante dieser Höcker ist (s. auch Lucas & Teaford 1994) und beschreibt damit die Effizienz beim Zerschneiden der Nahrung bei lateralen Kaubewegungen. Leider wurde dieser recht innovative Ansatz durch die Autoren nicht weiter verfolgt (Walker pers. Komm.).

Lucas und Kollegen (Lucas 1982, Lucas & Luke 1984, Lucas & Teaford 1994, Luke & Lucas 1983) stellten als erste Autoren die direkte Verbindung zwischen der mechanischen Beanspruchung der Zähne durch die Nahrung und der Zahnform her.

Diesen Zusammenhang drückt Yamashita (1998) wie folgt aus:

„In other words, the primary relationship between teeth and foods is a physical one. In order to break down foods, teeth must stress the food to the point of fracture (...). The mode of failure will depend on the material properties and shape of the food, as well as the way in which stresses (loads) are applied” (Yamashita 1998, S. 170).

Dadurch konnten die beobachtbaren Zusammenhänge zwischen spezifischen Zahnformen und einer bestimmten Ernährungsweise nicht nur festgestellt, sondern auch erklärt werden. Die Okklusalmorphologie eines Zahnes bzw. der antagonisierenden Zähne muss gewährleisten, dass ein Nahrungsmittel - ganz generell - zerkleinert werden kann, wobei zum einen die geringst mögliche Energie aufgewendet werden soll, als auch gewährleistet sein muss, dass die Zahnschubstanz erhalten bleibt, es also zu keinen Beschädigungen am Zahn kommt. Je nach Materialeigenschaften der Nahrung, wie Sprödigkeit, Elastizität, Plastizität, Steifheit etc. (wobei unterschiedliche Autoren immer noch unterschiedliche Begrifflichkeiten verwenden, s. Strait 1997) muss die Form der Zahnhöcker oder Scherleisten und die Bewegung der antagonisierenden Elemente zum einen die Entstehung, zum anderen auch die Ausbreitung eines Risses im Material der Nahrung bewirken können. Da die meisten Nahrungsmittel mehrere Materialeigenschaften miteinander vereinen, muss die Zahnmorphologie einen idealen Kompromiss darstellen. Eine kleine Spitze beispielsweise ermöglicht am leichtesten das Zerbrechen eines harten, steifen Festkörpers wie beispielsweise des Chitinpanzers eines Insektes. Das weiche Innere dieses Insektes dagegen verlangt ein gewisses Maß an Zerschneiden, so dass kurze Scherleisten hier einen guten Kompromiss ergeben. Insektivoren, die dagegen z.B. Larven oder Würmer bevorzugen, werden eher lange Scherleisten aufweisen, da hier keine Spitzen zur Initiierung eines Risses notwendig sind (Strait 1997). Lucas und Teaford (1994) unterscheiden bei scharfen Scherkanten zwischen keil- und klingenförmigen Kanten, wobei sie eine asymmetrische Schneidekante als Klinge definieren und eine symmetrische Kante als Keil. Beide zerschneiden die Nahrung im weitesten Sinne, wobei die Schneidemechanik unterschiedlich ist. Dementsprechend können mit Hilfe keilförmiger Kanten harte Objekte wie Samen zerkleinert werden, während klingenförmige Kanten gut geeignet sind, beispielsweise Blätter zu zerschneiden (Lucas & Teaford 1994). Keine Spitzen oder Schneidekanten, sondern eher stumpfe Höcker sind dagegen zum Zerdrücken weicher, nicht elastischer Nahrung von Vorteil (Strait 1997).

Dieser Ansatz der Interpretation der Funktionsmorphologie der Zähne hat zum einen den Nachteil, dass die tatsächlichen Materialeigenschaften der von Primaten konsumierten Nahrungsmittel zum Großteil noch unbekannt sind (Spears & Crompton 1996, Strait 1997). Zum anderen wird zwar von den Autoren erkannt, dass das Zerkleinern der Nahrung ein dynamischer Prozess ist, bei dem die Zahnelemente aneinander vorbei bewegt werden. Der Ablauf dieses Prozesses wird jedoch nur sehr schematisch und vereinfachend betrachtet und Veränderungen der Belastung während des Kauvorgangs werden nicht erörtert.

Spears und Kollegen (Spears & Crompton 1996, Spears & Macho 1998) versuchten,

mit Hilfe der Finite Elemente Stress Analyse (FESA) Unterschiede in der Belastung der Okklusionsfläche beim Kauen in Abhängigkeit von der Okklusionsgeometrie zu erfassen. Spears und Crompton (1996) erfassten dabei an bukkolingualen Zahnquerschnitten durch die mesialen Höcker von Hominoidea-Molaren die Steilheit der nach okklusal weisenden Höckerseiten, gemessen als der Winkel zwischen einer Tangente, die an die Höckerseite angelegt wurde, und einer Ebene durch den Cervixrand, dargestellt im Querschnitt als Gerade durch die am weitesten apikal liegenden Punkte der Zahnkrone. Um die Kaubewegung zu simulieren, nahmen sie dabei eine rein vertikal gerichtete Bewegung an, was jedoch nur in der Phase des „Puncture Crushing“ nach Crompton & Hiiemae (1971), nicht aber beim eigentlichen Kauen *sensu stricto* auftritt. Die Ergebnisse der Analyse zeigten, dass die recht flachen Höcker bei *Pongo* die Nahrung eher zerdrücken können („crushing“ *sensu* Kay & Hiiemae 1974 und Kay 1975) und die deutlich steileren Höcker von *Gorilla* zum Zerkleinern der Nahrung durch Zerschneiden („shear“ *sensu* Kay & Hiiemae 1974 und Kay 1975) geeignet sind, während *Pan* und *Homo* kein eindeutigen Bild vermitteln. Bei den Schimpansen sind bukkale und linguale Höcker unterschiedlich steil, so dass in unterschiedlichen Kauphasen wohl unterschiedliche Kräfte wirken können, während beim Menschen die Höcker so sehr abgerundet sind, dass sich die Steilheit nicht eindeutig feststellen lässt und unterschiedlich große Nahrungspartikel mit einer unterschiedlichen Mechanik zerkleinert werden (Spears & Crompton 1994).

Spears und Macho (1998) untersuchten auch die Belastung der Okklusalfäche von menschlichen Molaren durch Druck aus verschiedenen Richtungen. Dabei stellten sie Unterschiede innerhalb der Molarenreihe (M1 - M3) und zwischen maxillaren und mandibularen Molaren fest, was die Autoren vor allem mit der von anterior nach posterior zunehmenden Kaukraft, der unterschiedlichen Neigung der Molaren und einer unterschiedlichen Funktionalität (Macho & Berner 1994) in Zusammenhang setzen.

Einschränkend muss erwähnt werden, dass die beschriebenen FESA-Analysen an einem Zahnquerschnitt durchgeführt wurden, so dass die Ergebnisse im engeren Sinn nur für diesen untersuchten Zahnbereich gültig sind, da die Morphologie des Zahnquerschnitts an einer anderen Stelle deutlich unterschiedlich sein kann (Martin 1983).

3.2.1 Dreidimensionale Analysetechniken

Die beschriebenen Verfahren gehen alle weit über den „klassischen“ Ansatz hinaus, der eine morphologische Beschreibung von Molaren auf die Angabe der Längen- und Breitenmaße beschränkt (Hlusko et al. 2002, Swindler 2002). Vielmehr wird versucht, tatsächlich jene Strukturen der Zähne zu quantifizieren, die eine funktionelle Bedeutung für die Mastikation besitzen. Dennoch ist die Aussagekraft dieser Verfahren deutlich eingeschränkt durch die Tatsache, dass die verwendeten Maße immer zweidimensional sind. Zähne, vor allem aber die Molaren, sind in ihrer Oberflächenstruktur sehr komplex, so dass diese dimensionale Beschränkung zwangsläufig in einem unerwünschten Informationsverlust resultiert. Ansätze, die bereits eine Erfassung der tatsächlichen (dreidimensionalen) Oberflächenparameter anstrebten, wie

das Messen von Scherkantenlängen (Kay 1975, 1978, 1984, Kay & Hylander 1978, Kay & Covert 1984) oder bestimmter Okklusalbereiche (Kay 1978) erbrachten aufgrund ungenauer Messungen von beispielsweise in sich gekrümmten Kanten mittels Messzirkel und anderer methodischer Probleme wie einer ungenauen Ausrichtung oder projektivischer Verzeichnung keine optimalen Ergebnisse.

Mit dem Auftauchen des entsprechenden methodischen Inventars wurde daher bereits früh begonnen, Zähne dreidimensional zu erfassen, um das Oberflächenrelief von Molaren zu quantifizieren. So konnte Teaford (1983) anhand stereophotogrammetrischer Aufnahmen die linguale Kerbe zwischen Metaconid und Entoconid von Makaken und Languren vergleichend untersuchen und feststellen, dass in beiden Genera das Entoconid steiler ist als das Metaconid. Mit der fortschreitenden technischen Entwicklung nahm schließlich in den 90er Jahren die Menge der dreidimensionalen Untersuchungen an Zahnmaterial deutlich zu. Mit Hilfe eines Reflexmikroskops gelang es Strait (1993), Reed (1997) und Yamashita (1998), sowohl die Längen der Scherkanten genau zu messen als auch andere Strukturen des Okklusalbereichs wie Höcker und Bassins als Flächen- und Volumenmaße zu erfassen. Jernvall und Selänne (1999) verwendeten ein Konfokales Mikroskop das mit Lasertechnik arbeitet, um die komplexe Oberfläche von Molaren zu analysieren. Mit dieser Technik können jedoch nur Zähne von einer Größe unter 10mm aufgenommen werden.

Inzwischen sind verschiedene Verfahren des Oberflächenscannings verfügbar (s. Abschnitt 5.1.1), die sich dazu eignen, Zähne dreidimensional zu erfassen (Kullmer et al. 2002a, b, 2004, M'Kirera & Ungar 2003, Ulhaas et al. 2004, in press, Ungar & M'Kirera 2003, Ungar & Williamson 2000, Ungar et al. 2002). Dieser technische Fortschritt ermöglicht die Definition neuer Messparameter, um morphologische Strukturen zu quantifizieren, die bisher lediglich qualitativ beschrieben werden konnten. Zuccotti et al. (1998), Jernvall und Selänne (1999) und Ungar und Williamson (2000) führten die Verwendung von GIS (Geographic Information Systems)-Software zur Charakterisierung und Messung von Zahnoberflächen ein. In der vorliegenden Arbeit wird dagegen eine Software aus der Materialprüfung verwendet, die es erlaubt, einzelne Strukturen auf der Molarenoberfläche auch unabhängig voneinander zu untersuchen (s. auch Kullmer et al. 2002a, b, 2004, Ulhaas et al. 2004, in press). Die Okklusalfächen von Molaren werden in beiden beschriebenen Ansätzen in Bezug auf die Oberflächen der Krone und der Höcker, das Relief sowie die Steilheit und Form der Höckerflanken gemessen und verglichen. Einheitliche Parameter oder standardisierte Messverfahren konnten jedoch für die dreidimensionale Analyse von Zähnen noch nicht etabliert werden.

Als wichtigster Vorteil der dreidimensionalen Technik muss neben der genaueren Erfassung morphologischer Strukturen vor allem auch die Möglichkeit genannt werden, abgekaute Zähne mit in funktionelle Untersuchungen einzubeziehen und Abkautung zu quantifizieren (Dennis et al. 2004, Kullmer et al. 2004, M'Kirera & Ungar 2003, Teaford 1982, 1983, Ulhaas et al. 2004, in press, Ungar in press, Ungar & M'Kirera 2003, Ungar & Williamson 2000, Ungar et al. 2002). Auf diesen Aspekt wird im Folgenden genauer eingegangen.

3.3 Zahnabrasion

Zahnabrasion ist ein natürliches Phänomen, das einsetzt, sobald die Zähne in Okklusion kommen. Der Verlust der Zahnschmelz geschieht zum einen durch den Kontakt der Zähne mit der Nahrung (Demastikation), zum anderen führt der Kontakt zwischen antagonistischen Zähnen zu Abkautungsspuren (Attrition) (Lotzmann 1998, Schumacher et al. 1990)⁴.

Aufgrund methodischer Probleme konnten die meisten bisherigen Untersuchungen zur funktionellen Zahnmorphologie lediglich an nicht oder nur gering abgekauten Zähnen durchgeführt werden (s. Abschnitt 3.2). Dies liegt darin begründet, dass die Höckerspitzen unabgekauter Zähne die einzigen standardisierbaren Messpunkte im Okklusionsbereich der Zähne darstellen. Diese Problematik schränkt die Menge des für funktionelle Analysen geeigneten Untersuchungsmaterials erheblich ein (Hillson et al. 2005), was vor allem bei Untersuchungen von fossilem Material einen großen Nachteil darstellt (M'Kirera & Ungar 2003). Außerdem und vor allem wird die funktionelle Bedeutung der Veränderung des Okklusurreliefs vernachlässigt. Während nicht abgekauter Zähne lediglich das Potential besitzen, aufgrund ihrer Morphologie bestimmte Nahrung besonders gut zu zerkleinern, unterliegen erst solche Zähne, die bereits Abkautungsspuren aufweisen, einer tatsächlichen mechanischen und chemischen Beanspruchung durch die aufgenommenen Nahrungsmittel. Somit können im engeren Sinne erst „funktionierende“ Zähne einen Aufschluss über die tatsächliche Belastung während der Mastikation geben, indem die Abkautungsspuren auf diesen Zähnen analysiert werden. Dabei kann davon ausgegangen werden, dass die Formveränderung, die während der Abkautung geschieht, zunächst die Effizienz steigert (Butler 1983, Kaifu et al. 2003) und die mechanischen Abläufe während des Kauens erleichtert. Das stellen auch M'Kirera und Ungar (2003, S. 33) fest:

„Selection should favor teeth that wear in a manner that keeps them mechanically efficient for fracturing food.”

Inwieweit der Verlust des gesamten Reliefs, wie er bei einigen Primaten zu beobachten ist, eine Effizienzsteigerung oder doch eher einen Nachteil darstellt, wird in Abschnitt 7 diskutiert.

Im Verlauf fortschreitender Zahnabrasion wird zunächst der Zahnschmelz, schließlich auch das Dentin abgetragen. Aus dem primären, unabgekauten Zahnrelief entsteht durch Abrasion das Sekundärrelief (Kullmer et al. 2004, Ulhaas et al. in press). Verschiedene Autoren definierten Schemata, die die makroskopisch erkennbaren Veränderungen in unterschiedliche Abkautungsstufen unterteilten. Das früheste bekannte Schema stammt von Broca (1879, zit. nach Rose & Ungar 1998), der fünf Stufen der Abrasion unterscheidet. Hrdlička (1939) verwendete dieses Stufensystem

⁴In der anthropologischen Literatur, begründet durch die Begrifflichkeiten aus dem englischen Sprachraum (Stones 1948), wird mit Abrasion *sensu stricto* der Verlust von Zahnschmelz durch Zahn-Nahrung-Kontakt bezeichnet. In der vorliegenden Arbeit wird aus Gründen der Klarheit jedoch in Anlehnung an die Terminologie der Zahnheilkunde der Begriff der Abrasion als Überbegriff verwendet, der die Abkautungsarten Demastikation und Attrition umfasst.

zur Altersbestimmung bei menschlichen Skeletten. Brothwell (1963) entwickelte ein anderes Schema mit 12 Stufen zur Altersbestimmung, das bis heute zur Altersbestimmung anthropologischer Skelettserien verwendet wird (Bass 1995). Dies ist jedoch problematisch, da diese rein deskriptiven Schemata eng durch äußere Faktoren wie die Ernährung der dem Schema zugrunde liegenden Population beeinflusst werden und somit eigentlich nur für entsprechende Populationen mit gleichen Umweltbedingungen anwendbar sind (Phillips-Conroy et al. 2000). Daher entwickelten andere Autoren Schemata zur Altersbestimmung anhand der Zahnabrasion, die errechnete Abrasionsraten verwenden und unabhängig von äußeren Einflüssen sind (z.B. Miles 1963, 1978, Lovejoy 1985).

Neben der Altersbestimmung wurden solche ordinal skalierten Abkauungsschemata auch zur Rekonstruktion bestimmter Ernährungsweisen prähistorischer menschlicher Skelettpopulationen herangezogen (z.B. Molnar 1971, Murphy 1959, Gügel 2003, Smith 1972, 1975). Dafür ist es notwendig, für die untersuchte Gruppe einen Abkauungsgradienten zu berechnen, der unabhängig vom Alter der Individuen die Stärke der Zahnabkauung innerhalb dieser Population angibt und dadurch Rückschlüsse auf die zugrunde liegende Ernährungsweise zulässt. Inzwischen werden auch feinere Schemata verwendet, die einzelne Bereiche der Zahnoberflächen separat bewerten und somit ein genaueres Bild der vorhandenen Abkauung geben (v.a. Scott 1979). Molnar (1971) erkannte, dass neben der Bewertung des Verlustes der Zahnschubstanz auch die Form der Abkauung Hinweise auf die Ernährungsweise geben kann. Das von ihm entwickelte Bewertungsschema wird zwar als informativ anerkannt (Scott 1979), konnte sich jedoch aufgrund seiner Komplexität nicht als Standard durchsetzen (Rose & Ungar 1998). B.H. Smith (1984) entwickelte ein einfaches Winkelmessinstrument, mit dem die Steilheit abgekauter Okklusalfächen gemessen werden kann, und fand einen Zusammenhang zwischen diesem Winkel und bestimmten Subsistenzweisen. Auch andere Autoren verwendeten diesen Parameter zur Ernährungsrekonstruktion, der als Ergänzung der etablierten Abkauungsschemata einen deutlichen Erkenntnisgewinn verspricht (z.B. Gügel 2003).

Ausserdem wurde versucht, den Bereich freigelegten Dentins nicht nur mithilfe ordinal skalierten Schemata zu erfassen, sondern direkt zu quantifizieren. Dazu wurde die Fläche des Dentins anhand digitaler Bilder gemessen und mit der Basisfläche des Zahn in Relation gesetzt (Phillips-Conroy et al. 2000). Auch diese Untersuchung zeigte, dass es innerhalb von Populationen bis zu einem bestimmten Alter enge Korrelationen zwischen exponiertem Dentin und Individualalter gibt. Im Interpopulationsvergleich jedoch zeigen sich deutliche Unterschiede, die mit Ernährungsunterschieden erklärt werden können.

3.3.1 Dentale Mikroabrasion

Neben den beschriebenen Abkauungsspuren, die die Form des Zahnes beeinflussen und direkt sichtbar sind, existieren auf der Zahnoberfläche auch solche Abrasionspuren, die nur mikroskopisch erkannt werden können: die dentale Mikroabrasion oder *dental microwear*.

Microwear entsteht durch Zahn-Nahrung-Kontakt (Teaford & Walker 1984) und

gibt somit Hinweise auf die mit den Zähnen bearbeitete Nahrung. Diese Spuren in Form von *Pits* und *Scratches* können hinsichtlich der Größe, Tiefe, Dichte etc. analysiert werden. Der Vergleich mit Spuren bekannter Herkunft (z.B. Gügel et al. 2001) erlaubt die Rekonstruktion der Ernährung anhand von *microwear* (Grine 1981, 1986, Teaford 1985, 1988, 1991, 1994, Teaford & Walker 1982, 1984, Ungar 1996, A. Walker 1981, A. Walker et al. 1978, P. Walker 1976). Dabei sind jedoch noch nicht alle Faktoren bekannt, von denen die Ausprägung dieser Abrasionsspuren abhängt, und es ist möglich, dass dieselbe Nahrung verschiedene *microwear*-Spuren hinterlässt, wenn sie vom Gebiss unterschiedlich bearbeitet wird. Aufgrund einer hohen *turn-over*-Rate, also einer kurzen Lebensdauer dieser Abrasionsspuren, können außerdem lediglich Informationen über die Ernährung innerhalb einer kurzen Zeit vor dem Untersuchungszeitpunkt gewonnen werden (Teaford & Oyen 1989), was von Grine (1986) als Last supper-Phänomen bezeichnet wurde.

Um eine Vergleichbarkeit der *microwear* zu gewährleisten, werden nur bestimmte Areale der Okklusionsflächen untersucht. Zudem erfolgt die Analyse inzwischen mit semiautomatischen Verfahren, wodurch der Intra- und Inter-Observer-Error minimiert werden (Ungar 1995a, Ungar et al. 1991). Auch voll automatische Systeme stehen zur Verfügung, erbringen aber keine zufriedenstellenden Ergebnisse (Estebanz & Pérez-Pérez in press). Obwohl oder vielleicht auch weil die Analyse der dentalen Mikroabrasion inzwischen ein Standardverfahren darstellt und gute Ergebnisse und Einsichten zur Ernährungsrekonstruktion von Arten liefert, warnen viele Autoren vor den methodischen Fallstricken, die mit dem komplizierten und zeitaufwändigen Verfahren verhaftet sind (z.B. Teaford in press).

Ursprünglich wurden die mikroskopisch sichtbaren Abrasionsspuren auf bestimmten Arealen der Okklusionsflächen als Hinweise auf die Kieferbewegung während des Kauvorgangs angesehen (s. Abschnitt 3.4). Butler und Mills (Butler 1952, 1971, Butler & Mills 1959, Mills 1955, 1963, 1967, 1988) sowie später auch Kay und Hiimae (1974) konzentrierten sich bei der Untersuchung der *microwear*-Spuren ausschließlich auf diese Fragestellung. Die heute übliche *microwear*-Analyse zur Ernährungsrekonstruktion löste jedoch schließlich diese Fragestellung ab, so dass bis in jüngste Zeit die Rekonstruktion der Kaubewegung anhand mikroskopischer Striationen in Vergessenheit geriet. Es konnte jedoch gezeigt werden, dass die relative Kauichtung, die anhand der Abrasionsspuren erkannt werden kann, hilfreich bei der Interpretation von Abkauungsfacetten ist (Kullmer et al. 2004, Ulhaas et al. 2004, in press).

3.3.2 Facetten

Auf der Oberfläche von Zähnen lassen sich abgeschliffene Areale feststellen, die aufgrund des Kontaktes der antagonisierenden Zähne während des Kauvorgangs entstehen. Diese Areale werden als Attritionsfacetten (im Folgenden: Facetten) bezeichnet. Facetten sind flache oder konkav gewölbte, glatt polierte Areale, die gegen die nicht abgeschliffenen Zahnbereiche oder solche mit reinen Demastikationsspuren klar abgegrenzt erscheinen (Butler 1973, 1983, Kay 1977, Stones 1948). Da sie durch den

Kontakt antagonistischer Zähne entstehen, korrespondieren die Facetten zwischen maxillaren und mandibularen Zähnen.

Zeitweilig war es umstritten, ob Facetten tatsächlich durch Zahn-Zahn-Kontakt während des Kauens entstehen. Every (1974) hypothetisierte, dass Schliffacetten durch „Thegosis“, das Schärfen der Zähne durch Aneinanderreiben, zumeist innerhalb bestimmter sozialer Kontexte, gebildet würden, und er behauptete, dass es während der Mastikation zu keinem Kontakt zwischen Zähnen komme. Auch Brennan (1974) postulierte, dass es während des Kauens zu keinem Molarenkontakt komme, da ein solcher Kontakt durch Rezeptoren des Periodontiums reflektorisch gestoppt würde. Das Entstehen der Facetten sei vielmehr eine Folge von parafunktionellen Leerbewegungen (Bauer & Gutkowski 1975). Adams und Zander (1964), Griffin und Malor (1974), Kay und Hiimae (1974) sowie Møller (1974) konnten jedoch eindeutig während experimenteller Studien diese Zahnkontakte nachweisen.

Butler (1952) beschrieb als erster systematisch diese Attritionsfacetten für verschiedene Mammalia und stellte das Vorhandensein homologer Facetten fest. Attritionsfacetten von Primaten wurden durch Butler (1973), Butler und Mills (1959), Gingrich (1972, 1974), Janis (1984), Kay und Hiimae (1973), Maier (1977, 1978, 1980), Maier und Schneck (1981), Mills (1955, 1963, 1978) und Welsch (1966) untersucht. Kay (1977, 1978), Maier (1977a, b) und Maier und Schneck (1981) entwickelten ein numerisches System zur systematischen Erfassung der Facetten. Diese numerische Nomenklatur impliziert Homologie zwischen den Facetten und Höckern. Aufgrund etwas differenter Ansichten über die phylogenetischen Grundlagen bestimmter Facetten unterscheidet sich die Terminologie leicht zwischen den Autoren. Kay (1977) differenziert bei Cercopithecoidea Facetten 1-10n und x, sieht jedoch später eine Kontinuität zwischen Facette 9 und x und fasst sie zu Facette 9 zusammen, so dass er schließlich auf der Okklusionsfläche von cercopithecoiden Molaren 10 verschiedene Facettenpaare definiert (Kay 1978). Maier (1977a) dagegen unterscheidet Facettenpaare 1-12. Generell wird von diesen Autoren auf jeweils einer der in Richtung der Foveae weisenden Höckerflanken der vierhöckerigen bilophodonten Molaren eine Facette beschrieben sowie auf den nach palatinal gerichteten Außenflanken von Protoconus und Hypoconus und den nach bukkal weisenden Seiten von Protoconid und Hypoconid (Abb. 1 und 2). Die Facettenpaare 1-8 haben dabei auf den maxillaren Molaren eine palatinale und auf den mandibularen Molaren eine bukkale Ausrichtung, während Facettenpaare 9 und 10 (nach Kay 1978) bzw. 9-12 (nach Maier 1977a) auf den Oberkiefermolaren nach bukkal und auf den Unterkiefermolaren nach lingual weisen. Aufgrund der recht einheitlichen Ausrichtung postulieren die Autoren die gleichzeitige Entstehung der Facetten 1-8 während Phase I und der Facetten 9 und 10 bzw. 9-12 während Phase II des Kauzyklus (s. Abschnitt 3.4). Im Unterschied zu den genannten Autoren unterscheidet Janis (1984) auf der Okklusalfäche colobiner Molaren mehrere nebeneinander liegende Facetten auf den einzelnen Höckerflanken und in den Foveae, bezeichnet dann jedoch mehrere Facetten zusammen, je nach ihrer Lage, als Facetten 1-10n und x entsprechend der Terminologie von Kay (1977) (Abb. 3).

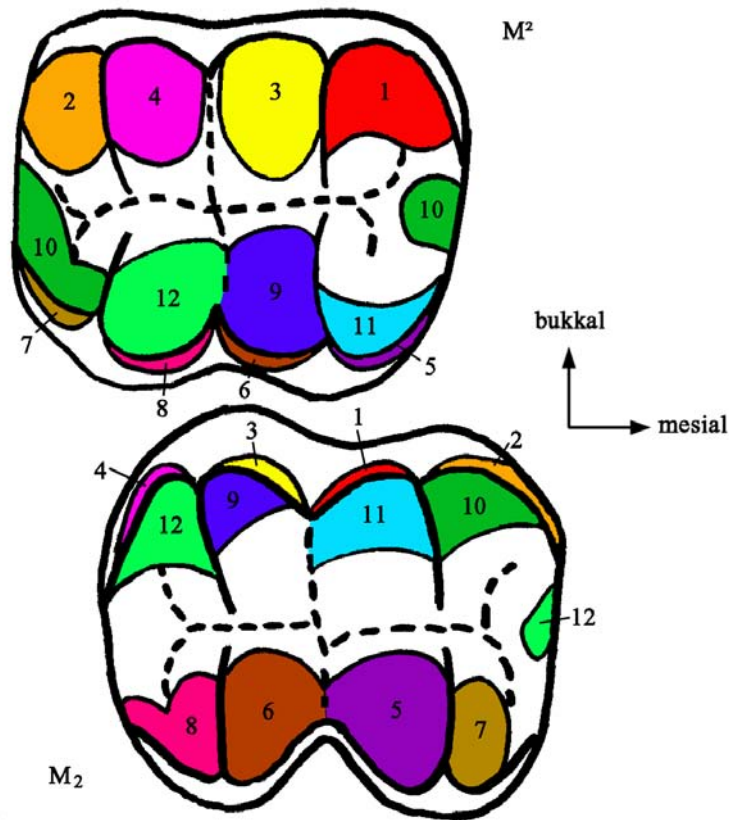


Abbildung 1: Facettenterminologie nach Maier (1977a, umgezeichnet)

Zunächst wurden Facetten dazu verwendet, um anhand der auf ihnen zu beobachtenden parallel verlaufenden Striationen zugrunde liegende relative Kaubewegungen zu rekonstruieren (Butler 1952, 1971, 1973, 1983, Butler & Mills 1959, Mills 1955, 1963, 1967, 1988, Kay & Hiiemae 1974). Aufgrund der Beobachtung, dass Facetten verschiedener Primatentaxa homologisiert werden können, wurden sie später hauptsächlich innerhalb phylogenetischer Fragestellungen verglichen (Kay 1977, Maier 1977a, b, 1978, Maier & Schneck 1981).

Der Zusammenhang zwischen Konstruktions- und Funktionsmorphologie wurde ebenfalls bereits früh erkannt. Facetten wurden dabei den unterschiedlichen Phasen des Kauzyklus zugeordnet (s.o.) und unter Berücksichtigung der Form der Zahnstrukturen, auf der sie sich befinden, entsprechend in scherende und mahlende Facetten unterteilt (s. Abschnitt 3.4) (Butler 1972, Janis 1984, 1990, Kay 1978, Mills 1955). Anhand der Anzahl und Verteilung der unterschiedlichen Facetten konnten typische Attritionsmuster für einige Colobinen mit unterschiedlichen Ernährungsweisen festgestellt werden (Janis 1984, 1990).

Hohe inter- und vor allem auch intraspezifische Variabilitäten in der Zahnkronenmorphologie führen zu vielfältigen Variationen der auf den Okklusalfächen der Molaren beobachtbaren Abrasionsmuster (engl.: *wear pattern*). Kullmer et al. (2004) definier-

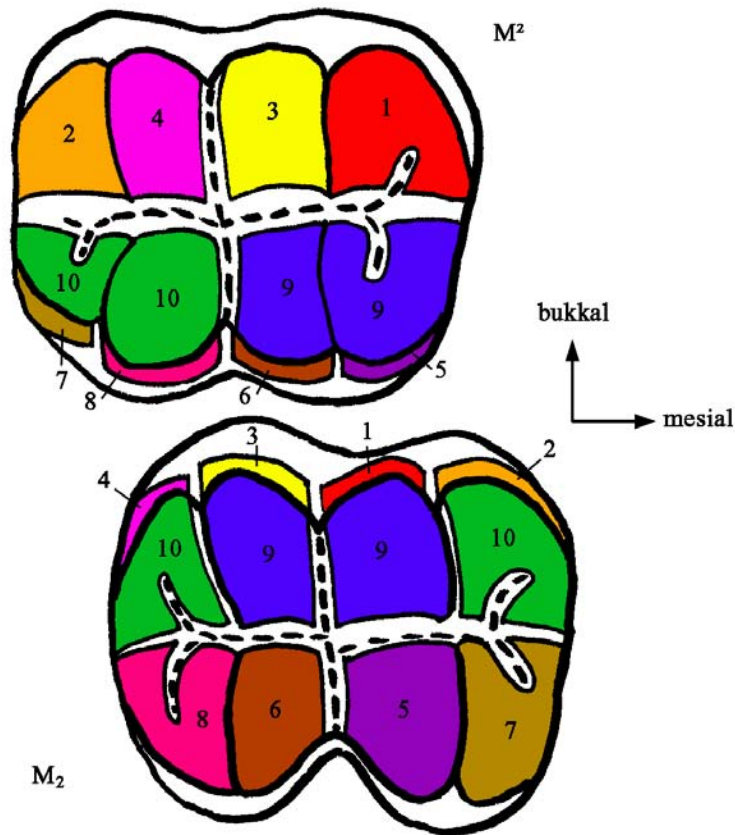


Abbildung 2: Facettenterminologie nach Kay (1978, umgezeichnet)

ten daher das Abrasionsmuster, was aufgrund der artspezifischen Kronenmorphologie durch die relative Position von Höckern und Bassins zueinander während der Okklusion bedingt ist, als *background pattern* sowie als *foreground pattern* das Muster, was das individuell Kauverhalten reflektiert. Die Kombination von *background* und *foreground pattern* ergibt ein so Individuen-spezifisches Abrasionsmuster, dass es von den Autoren als *occlusal fingerprint* bezeichnet wird.

Die von früheren Autoren erstellten Schemata, anhand derer die Facetten beschrieben und analysiert wurden, stellen entweder ein zusammengesetztes Bild kumulierter Facetten dar, die in der Realität so nicht gemeinsam zu beobachten sind (Mills 1955), oder es wird ein Abrasionsgrad als „Momentaufnahme“ des Abrasionsverlaufs als „typisch“ klassifiziert (Butler 1973, Janis 1984, Kay & Hiiemae 1974, Kay 1977, Maier 1980, Maier & Schneck 1981). Dabei wird in der Regel ein sehr frühes Stadium des Abrasionsverlaufs gewählt. Dies liegt darin begründet, dass es bei fortgeschrittener Abkautung mit freigelegtem Dentin schwierig ist, Demastikations- und Attritionsspuren voneinander zu unterscheiden. Dadurch verschwinden die Facetten *sensu stricto* (Mills 1955). Obwohl also gerade in diesem Ansatz Abkautung mit Ernährung in Zusammenhang gebracht wird, teilt er mit anderen Verfahren das Defizit, dennoch den Prozess der Abkautung bis zur finalen Dentinexposition nicht erfassen zu können.

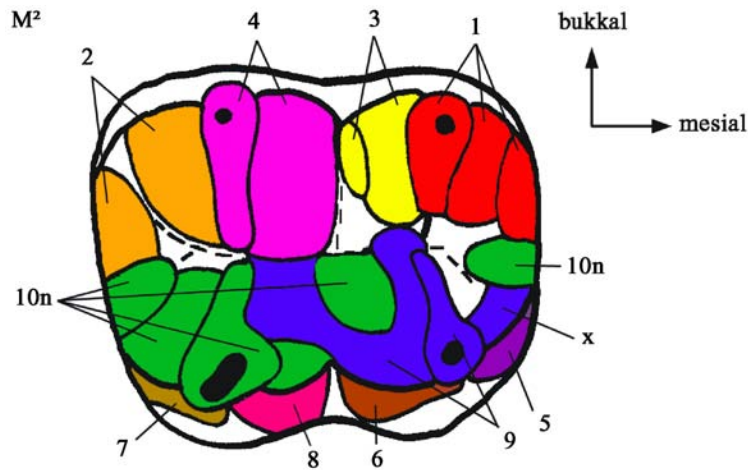


Abbildung 3: Facetten nach Janis (1984, umgezeichnet)

Ebenfalls blieb die Erfassung der Attritionsfacetten auf die 2D-Analyse limitiert. Die daraus resultierende projektivische Verzeichnung und Schematisierung der Facetten verfälscht zum Teil die Ergebnisse der Quantifizierung (Maier 1980, Janis 1990).

3.4 Mastikation

Überlegungen zur Mastikation innerhalb funktionsmorphologischer Studien wurden früh anhand der Morphologie von Primatengebissen angestellt. Keith (1913, zit. nach Mills 1955) nahm beispielsweise an, dass die großen Canini bei *Gorilla* horizontale Kaubewegungen verhindern und somit rein vertikale Kaubewegungen bei dieser Gattung bedingen. Schließlich bewies Mills (1955) anhand von Attritionsfacetten, wie vorher bereits Gregory (1920) für fossile Lemuren und Butler (1952) für Perisodactyla, ein Vorliegen der Lateralbewegung bei *Gorilla*.

Kaubewegung wurde also zunächst anhand von Striationen auf den Facetten rekonstruiert (Butler 1952, 1971, Butler & Mills 1959, Mills 1955, 1963, 1967, 1988, Kay & Hiiemae 1974). Bestimmte Arten der Kaubewegung wie z.B. eine dominierende Vertikalbewegung können auch anhand der Präsenz oder auch Abwesenheit bestimmter Facetten erkannt werden (Kim et al. 2001). Facetten oder Striationen auf Facetten zeigen jedoch lediglich die relative Richtung an, in der die antagonisierenden Zähne aneinander vorbei geführt werden. Außerdem enthalten diese Spuren keine Informationen über die Häufigkeit und das Ausmaß der zugrunde liegenden Bewegungen (Kay & Hiiemae 1974). Diese können lediglich anhand von Verhaltensstudien erlangt werden.

Eine wichtige Voraussetzung für das Verständnis von Mastikation und der Entstehung von Attritionsfacetten lieferten die kinematographischen Untersuchungen von Kaubewegungen bei primitiven Säugern und Primaten von Crompton und Hiiemae (1970), Hiiemae und Crompton (1971), Hiiemae und Kay (1973) und Kay und Hiiemae (1974). Diese bewiesen, dass der Vorgang der Mastikation zwischen unterschiedlichen Taxa sehr einheitlich ist und auf einem allgemeingültigen Mus-

ter der Kauzyklik basiert (Hiimae 1984). Zwar existieren Unterschiede innerhalb der Zyklen in Abhängigkeit der Eigenschaften der gekauten Nahrung, dennoch sind die kompletten Sequenzen der oralen Nahrungsbearbeitung miteinander vergleichbar (Hiimae 1984). Unterschiede im Abkauungsmuster sind also nicht mit verschiedenartigem Kauverhalten erklärbar:

„Although the effect on the food during the power stroke of a chewing cycle differs as a function of tooth form, the direction and duration of the masticatory cycle does not” (Kay & Hiimae 1974, S. 252).

Das Zerkleinern der Nahrung im Mund geschieht mit zwei unterschiedlichen aufeinander folgenden Bewegungsmustern: dem *puncture crushing*, bei dem zunächst durch überwiegend vertikale Bewegungen ohne Zahn-Zahn-Kontakt die Nahrung in kleine Partikel zerteilt wird, gefolgt von dem eigentlichen Kauen, bei dem die schließlich genügend zerkleinerte Nahrung zwischen den antagonistierenden Zähnen zermahlen, zerquetscht und zerschnitten wird. Da sich hierbei nur eine geringe Menge an Speisepartikeln zwischen den Zähnen befindet, kommt es während des Kauens zu Kontakten zwischen den Zähnen, was zu Attritionsfacetten führt. Die eingeschlossene Menge an Nahrung bewirkt dabei die *microwear*-Spuren, die sich auf den Facetten finden.

Der Kauvorgang bei Primaten besteht nach Hiimae und Kay (1973) und Kay und Hiimae (1974) aus sich wiederholenden Kauzyklen, die jeweils in drei Zügen (engl.: *strokes*) ablaufen: Beginnend an dem Punkt der maximalen Kieferöffnung kann zunächst eine vorbereitende Aufwärtsbewegung der Mandibel beobachtet werden (*preparatory stroke*), dann erfolgt die eigentliche Kaubewegung (*power stroke*) und schließlich wieder die Kieferöffnung (*recovery stroke*). Der *power stroke* unterteilt sich dabei nochmals in zwei Phasen, wobei in Phase I die Zähne in die zentrische Okklusion gleiten und in Phase II wieder aus dieser herausgleiten. Diese zwei Phasen entsprechen der bukkalen und lingualen Phase nach Mills (1955, 1967, 1988), wobei im Unterschied zu diesem Autor festgestellt werden konnte, dass die Phasen ineinander übergehen und nicht getrennt voneinander gesehen werden dürfen (Kay 1975, Kay & Hiimae 1974, Maier 1977). Elektromyographische Untersuchungen zeigten, dass die größte Kraft während des Kauens unmittelbar vor der zentrischen Okklusion am Ende der Phase I stattfindet (Hylander et al. 1987, Ross & Wolf 2004, Wall et al. 2002), während in Phase II anscheinend kaum Kaukraft ausgeübt wird (Hiimae 1984, Ross & Wolf 2004). In wieweit daher Facetten, die durch Bewegungen der Phase II entstehen, funktionell interpretiert werden können, wird daher diskutiert (Hiimae 1984, Ross *pers. Komm.*)

Generell wird die Kaubewegung während des *power stroke* durch die Okklusionsmorphologie der Molaren geleitet, indem die Höcker- und Beckenstruktur der Ober- und Unterkieferzähne die Bahn vorgibt, in welcher die Zähne während der Okklusionsphase des Kauens aneinander vorbei geführt werden (Hiimae & Kay 1973). Aufbauend auf Beobachtungen zur funktionellen Zahnanatomie von Mammalia un-

terschied Simpson (1933, zit. nach Kay 1975) drei verschiedene Arten möglicher Kieferbewegungen: vertikal, vertikal mit horizontaler Komponente und horizontal. Diese Bewegungen setzte er mit vier generellen Okklusionsprinzipien und Wirkungen in Zusammenhang: Das Abwechseln von oberen und unteren Zahnelementen (anscheinend ohne Mastikationswirkung), das Aufeinandertreffen der Zähne mit Zerstoßen der Nahrung, das Zerschneiden der Nahrung zwischen zwei Graten oder einem Grat und einer Fläche und schließlich das Zermahlen der Nahrung durch Zahnhöcker in Zahngruben.

Kay und Hiimae (1974) verfeinerten die Definitionen der Mastikationsprinzipien Zerstoßen, Zerschneiden und Zermahlen und identifizierten die anatomischen Strukturen auf der Okklusalfäche der Molaren, die für diese Vorgänge verantwortlich sind. Zerschneiden (engl.: *shear*) geschieht nach diesen Autoren durch Kräfte, die zwei aufeinander treffende Zahnstrukturen parallel zu ihrer Kontaktfläche aneinander entlanggleiten lassen. Die involvierten Strukturen sind hierbei die Führungskanten der postcaninen Zähne. Zerstoßen (engl.: *crush*) dagegen resultiert, wenn Kräfte senkrecht auf die Kontaktfläche der aufeinander treffenden harten Strukturen einwirken. Die Strukturen, die hierbei aufeinander treffen, sind flache Okklusionsareale. Dabei können auch Abrasionsflächen, Höckerspitzen sowie Fossae als *crushing areas* dienen. Die Ausrichtung dieser Areale ist dabei zumeist parallel zur Okklusionsebene des Zahnes, da die Kaubewegung, die Kräfte zum Zerstoßen der Nahrung bewirkt, in der Regel senkrecht auf die Okklusalebene führt. Zermahlen (engl.: *grind*) schließlich wird, ähnlich der Definition von Simpson (1933), durch eine Kombination parallel und senkrecht auf die Kontaktflächen wirkender Kräfte erreicht. Somit sind Strukturen involviert, die Charakteristika beider beteiligter Prinzipien vereinen. Ein klassisches Beispiel einer Kombination zerstoßender und zerschneidender Kräfte sind hier Mörser und Pistill (Kay & Hiimae 1974, Maier 1977).

Das Zerstoßen der Nahrung geschieht hauptsächlich während des *puncture crushing*, wobei die Speisepartikel nach dem Prinzip eines Fleischklopfers weich gemacht werden. Beim Kauen *sensu stricto* dominieren dann das Zerschneiden und Zermahlen der Nahrung, wobei hier die physikalischen Eigenschaften der aufgenommenen Speise zum einen, die Okklusionsmorphologie der Zähne zum anderen die Technik der Nahrungszerkleinerung bewirken.

3.4.1 Okklusaler Kompass

Kaubewegungen des Menschen können nicht nur anhand von Striationen auf Facetten rekonstruiert werden, sondern noch detaillierter durch Anwendung des sogenannten Okklusalen Kompass nach M.H. Polz (Douglass & DeVreugd 1997, Schulz 2003, Schulz & Winzen 2004). Sowohl die Aktivität der Kaumuskulatur als auch die Zahnkronenmorphologie spielen eine wichtige Rolle für die Biomechanik der Okklusion. Das Repertoire möglicher Kaubewegungen ist jedoch beschränkt. Zum einen durch das okklusale Relief der Zähne, das die Bewegungsbahnen limitiert, entlang derer die Zähne aneinander vorbei gleiten können. Zum anderen limitiert das Kiefergelenk ausschweifende Seitwärtsbewegungen der Mandibel. In Abhängigkeit der möglichen Bewegungen des Condylus zeigt der Okklusale Kompass schematisch die

möglichen Bewegungsrichtungen auf, die zu antagonistischen Zahn-Zahn-Kontakten mit resultierenden Facetten führen können (Abb. 4). Das Muster, das die Fissu-

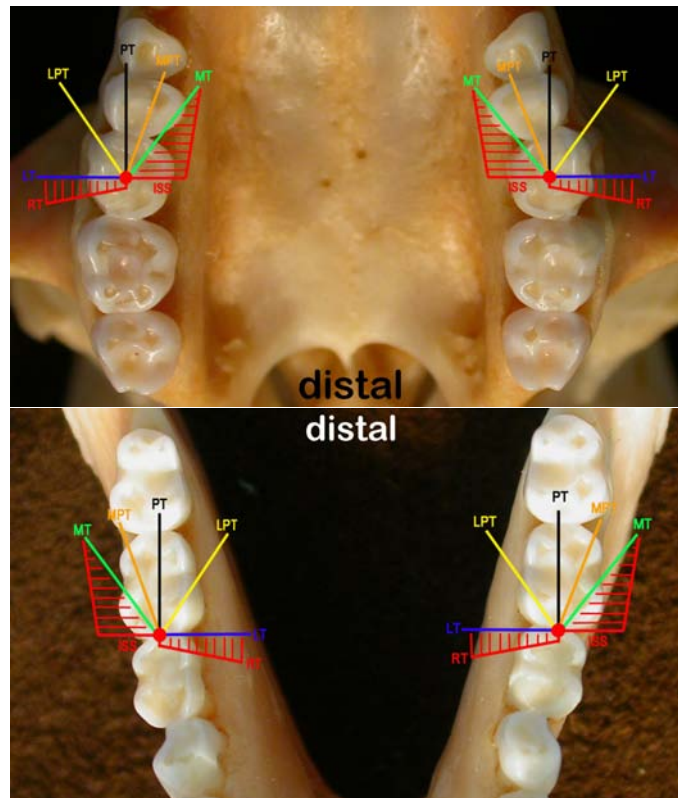


Abbildung 4: Darstellung der möglichen Kaurichtungen anhand des Okklusalen Kompass in Maxilla (oben) und Mandibula (unten). LT = Laterotrusion, LPT = Lateroprotrusion, PT = Protrusion, MPT = Medioproteusion, MT = Mediotrusion, ISS = *Immediate Side Shift*, RT = Retrusion. Der rote Punkt beschreibt die Lage der Höckerspitze in zentraler Okklusion. (*C. aethiops*, Individ.Nr. 69150)

ren auf der Okklusionsfläche zeichnen, beschreibt die Bewegungsrichtungen *Laterotrusion*, *Mediotrusion* und *Protrusion*, während die Bewegungen *Lateroprotrusion* und *Medioproteusion* in Richtung der Höckerflanken gehen. Zudem existieren zwei Übergangsbereiche innerhalb des Kompass: *Retrusion* und *Immediate side shift*. *Retrusion* bezeichnet die Bewegung, bei der beide Condyle nach distal im Artikulationsbereich des Os temporale gleiten. Der *Immediate side shift* zeigt eine transversale Bewegung der nicht aktiven (balancierenden) Seite der Mandibel an, bei der der Condylus nach medial bewegt wird. Analysen der Kieferbewegungen während des Kauens zeigen, dass auch Aufwärts- und Abwärtsbewegungen neben den genannten horizontalen Bewegungsrichtungen eine wichtige Rolle während der Mastikation spielen. Dementsprechend werden noch die Bewegungsrichtungen *Detrusion* (abwärts) und *Surtrusion* (aufwärts) unterschieden (Douglass & DeVreugd 1997). Der Okklusale Kompass vermittelt also Informationen über die möglichen relativen Kaubewegungen, die zu der Entstehung von Attritionsspuren an jeder beliebigen

Stelle der Okklusionsfläche beigetragen haben können, unter Annahme einer engen Beziehung zwischen Attritionsmuster und Kieferbewegung.

4 Material

Um die Mikro- und Makrostruktur von Zähnen funktionsmorphologisch interpretieren zu können, muss das Ernährungsverhalten der untersuchten Arten bekannt sein. Hierfür eignen sich verschiedene Gruppen von Altweltaffen, da bestehende Datensammlungen über die Nahrungszusammensetzung unterschiedlicher Arten genutzt werden können. Wie in Abschnitt 1 bereits erläutert wurde, eignen sich insbesondere die Arten der Familie der Cercopithecoidea - einerseits hinsichtlich ihrer Molarenmorphologie, andererseits aufgrund der Dichotomie der grundlegenden Ernährungsweisen der Unterfamilien - für die vorliegende Fragestellung.

4.1 Untersuchte Arten

Der funktionsmorphologische Schwerpunkt dieser Arbeit setzt voraus, dass eine funktionell möglichst heterogene Stichprobe untersucht wird, so dass interpretierbare Unterschiede zwischen den Taxa erwartet werden können. Es sollen dabei sowohl Arten untersucht werden, die eine für ihre Gattung typische Ernährungsweise besitzen - also Frugivorie bei den Cercopithecinen und Folivorie bei den Colobinen - als auch solche, die eine davon abweichende Alimentation bevorzugen. Dies erlaubt zum einen, phylogenetische Faktoren zu erkennen und von funktionellen Faktoren abzugrenzen. Zum anderen ermöglicht es die Differenzierung nicht nur zwischen Gruppen mit grundsätzlich unterschiedlichem Ernährungsverhalten, sondern auch innerhalb von Ernährungsgruppen. Bereits Yamashita (1998) konnte für einige Lemuren morphologische Unterschiede bei Molaren eng verwandter Arten mit unterschiedlichem Ernährungsverhalten feststellen, so dass auch von der vorliegenden Untersuchung aufschlussreiche Ergebnisse erwartet werden können.

Es wurden entsprechend der vorliegenden Fragestellung fünf verschiedene Arten ausgewählt, wobei neben ihrer Ernährungsweise auch die Verfügbarkeit geeigneter Individuen (s. Abschnitt 4.2) eine Rolle bei der Auswahl der Arten spielte. In Tabelle 1 sind die ausgewählten Arten und ihre Herkunft aufgelistet.

Im folgenden werden die für die Arbeit relevanten Arten näher beschrieben. Die Ernährung der untersuchten Arten wird in Tab. 2 zusammenfassend dargestellt.

4.1.1 Cercopithecinae

Viele Arten der Cercopithecinae sind überwiegend frugivor, unterscheiden sich aber hinsichtlich des Früchteanteils der Kost voneinander und nehmen in sehr unterschiedlichen Mengen neben pflanzlicher Nahrung auch Insekten und andere kleine Tiere zu sich. Für die vorliegende Arbeit wurden dementsprechend Arten ausgewählt, die einen unterschiedlichen Grad der Frugivorie aufweisen.

Chlorocebus aethiops aethiops Die Meerkatzen der *aethiops*-Gruppe unterscheiden sich in ihrer Lebensweise und ihrem Verhalten deutlich von den anderen Angehörigen

Tabelle 1: Ausgewählte Arten

Gattung	Art	Sammlung	Herkunft	n=
<i>Cercopithecus</i>	<i>C. aethiops</i>	Universitätsklinik, Anatomie, Frankfurt	Eritrea	17
	<i>C. nictitans</i>	Mammalogie, FI Senckenberg, Frankfurt	Kamerun	1
			D.R. Kongo	4
<i>C. lhoesti</i>	Mammalogie, FI Senckenberg, Frankfurt	Kamerun(?)	1	
		unbekannt	2	
<i>Colobus</i>	<i>P. badius</i>	Naturhistorisches Museum, Karlsruhe	Liberia	18
	<i>P. verus</i>	Naturhistorisches Museum, Karlsruhe	Liberia	5
				$\Sigma=48$

des Genus *Cercopithecus*, sodass 1998 eine Übereinkunft getroffen wurde, diese Gruppe einem eigenen Genus *Chlorocebus* zuzuweisen (Groves 1989, 2000, 2001, Rowe 1996).

Die Gruppe ist weit über das gesamte subsaharische Afrika verbreitet, was wahrscheinlich in ihrer ausgeprägten Flexibilität und ihrem Opportunismus begründet liegt, den die Grünen Meerkatzen hinsichtlich ihrer Ansprüche an ihren Lebensraum und ihre Ernährung aufweisen (Fedigan & Fedigan 1988, Gautier-Hion 1988a, Zinner et al. 2002). Im Unterschied zu anderen Meerkatzen ist *Chlorocebus* weniger arboricol und kann als semi-terrestrisch angesprochen werden. Diese Affen leben oft in Savannengebieten, sind jedoch auch in sehr feuchten Regionen zu finden (Fedigan & Fedigan 1988, Zinner et al. 2002).

Die untersuchte Unterart *C. aethiops aethiops* ist die am weitesten nördlich verbreitete Gruppe der Grünen Meerkatzen (Lernould 1988, Mowry 2003, Zinner et al. 2002), die vom südöstlichen Sudan über Äthiopien bis nach Eritrea vorkommt (Abb. 5). Trotz der überaus weiten Verbreitung dieser Meerkatzen sind Freilandbeobachtungen dieser nördlichen Unterart sehr selten.

Diese Affen haben ein schwarzes Gesicht, das mit weißem Fell dicht umrandet ist und ein hellgraues bis olivfarbenes Körperfell (Hill 1966, Lernould 1988, Mowry 2003). In Eritrea, dem Herkunftsland der untersuchten Stichprobe, beobachteten *C. aethiops aethiops* leben in Mehrmännchen-Gruppen mit einer durchschnittlichen Größe von 9-10 Individuen (Mowry 2003, Zinner et al. 2002). Sie werden regelmäßig in Assoziation mit Gruppen von *Papio hamadryas* beobachtet (Dunbar & Dunbar 1974, Mowry 2003, Zinner et al. 2001, 2002).

C. aethiops aethiops aus Eritrea ist hier nur in Gebieten mit relativ viel Niederschlag zu finden und bevorzugt, trotz der oft postulierten semiterrestrischen Lebensweise dieser Meerkatzen, dicht bewachsenes Waldgebiet in der Nähe von Flüssen (Mowry 2003, pers. Komm., Zinner et al. 2002). Dabei weist die Art eine hochgradig arbo-

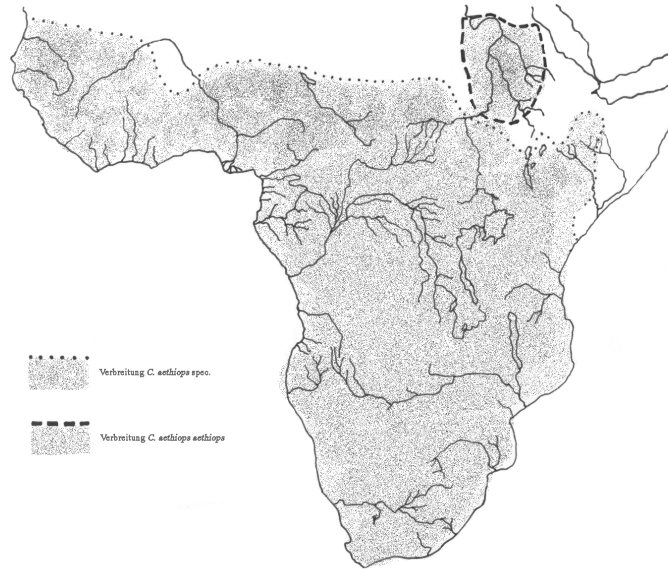


Abbildung 5: Verbreitung von *C. aethiops* (nach Hill 1966, umgezeichnet)

ricole Lebensweise auf. Generell scheinen die Nähe zu Wasser und das Vorkommen von Bäumen die Hauptkriterien für die Habitatwahl von *C. aethiops aethiops* zu sein (Zinner et al. 2002).

Wie alle Mitglieder der *Chlorocebus*-Gruppe weist *C. aethiops aethiops* generalisierte Frugivorie auf. Die beobachteten Grünen Meerkatzen Eritreas bevorzugen reife, fleischige Früchte, vor allem Feigen, als Grundlage ihrer Ernährung (Mowry 2003, pers. Komm.). Neben diesen nehmen sie auch junge Pflanzenschoten zu sich (Zinner et al. 2002). Ihre Nahrung dient auch gleichzeitig als wichtige Wasserquelle. Dunbar und Dunbar (1974) konnten detaillierter die Ernährung des äthiopischen *C. aethiops aethiops* beobachten, die wahrscheinlich eine sehr ähnliche Zusammensetzung wie die der eritreischen Gruppen aufweist. Auch sie stellten einen Anteil von über 50% an Früchten fest. Wie auch *Cercopithecus l'hoesti* (s.u.) nimmt *C. aethiops* die Blätter am Boden wachsender Kräuter zu sich, was Dunbar und Dunbar (1974) jedoch zur Nahrungskategorie „Blätter“ zählen (s.Tab 2).

Cercopithecus nictitans nictitans (Große Weißnasenmeerkatze) *C. nictitans* gehört in die Gruppe der Superspezies *C. mitis* und teilt sich in drei Unterarten, *C. n. nictitans*, *C. n. martini* und *C. n. stampflii* (Hill 1966, Rowe 1996). Die Art ist in zwei voneinander getrennten Gebieten Afrikas verbreitet: einem kleinen westlichen, das Liberia und die Elfenbeinküste umfasst, und einem weiter südlichen, das von Nigeria bis Zaire im Osten und Angola im Süden reicht. Die westliche Gruppe bildet ausschließlich die Unterart *C. n. stampflii*. *C. n. martini* ist vor allem in Nigeria verbreitet, während *C. n. nictitans* im übrigen Verbreitungsgebiet zu finden ist (Abb. 6) (Hill 1966, van Hooff 1988). Angehörige der Art *Cercopithecus nictit-*

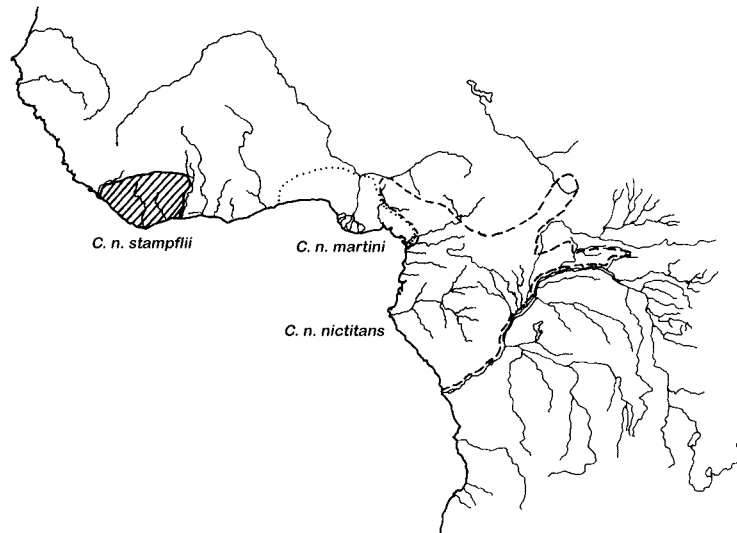


Abbildung 6: Verbreitung von *C. nictitans* (nach Hill 1966, umgezeichnet)

ans haben ein dunkel-olivgrünes Deckfell und sind im übrigen überwiegend schwarz gefärbt, mit Ausnahme einer oft weißlich gefärbten Brust- und Halsregion und dem weißen namensgebenden tropfenförmigen Fellbüschel auf der Nase. Sie sind im Vergleich zu anderen *Cercopithecus*-Arten relativ groß und sind in ihrer Körpergröße stark geschlechtsdimorph. Die Weibchen sind mit 432mm Körpergröße und 4150g Körpergewicht deutlich kleiner als die Männchen, die durchschnittlich 660mm groß sind und 6300g wiegen (Gautier-Hion & Gautier 1974, Rowe 1996).

Die Art lebt in Einmanngruppen mit etwa 10-20 Individuen (Rowe 1996, Struhsaker 1969). Gartlan und Struhsaker (1972) beschreiben für verschiedene *Nictitans*-Gruppen Assoziationen mit anderen Arten, vor allem mit *C. erythrotis*, aber auch mit *C. pogonias* und *C. mona*. Auch Gautier-Hion und Gautier (1974, 1988b) haben häufige Gruppenbildungen mit anderen Arten durch *C. nictitans* beobachtet, hier vor allem mit *C. pogonias* und *C. cephus*.

Angehörige der *C. nictitans*-Gruppe sind vor allem im dichten hohen Urwald zu finden. Sie bevorzugen Primär- und ältere Sekundärwälder, bewohnen aber auch Sumpf- und jüngere Wälder (Bourliere et al. 1970, Gartlan & Struhsaker 1972, Hill 1966, Rowe 1996, Struhsaker 1969, Tappen 1960, van Hooff 1988). Gartlan und Struhsaker (1972) beobachteten verschiedene *C. nictitans*-Gruppen, die in den höchsten Gipfelschichten fraßen und sich auch hier oder in niedrigeren Straten fortbewegten, wenn die Schicht unterbrochen war. Die Männchen bewegen sich in der Regel in höherem Geäst als die anderen Gruppenmitglieder, wobei Struhsaker (1969) allerdings vermutet, dass das α -Männchen nicht die Aufgabe hat, die Gruppe vor Gefahr zu warnen, da Warnrufe nur von adulten weiblichen oder juvenilen Tieren beobachtet wurden. Alle *Nictitans* vermeiden es, auf den Boden herabzusteigen, auch beim Wechsel von einem Waldstück in ein anderes. Jedoch nähern sie sich menschlichen Siedlungen auch auf dem Boden, um Pflanzen oder Küken zu „stehlen“, die sie dann aber auf den Bäumen verzehren (Hill 1966, Tappen 1960, van Hooff 1988).

C. nictitans sind vor allem Fruchtfresser. Der Anteil von Früchten an ihrer Nahrung beträgt in einigen Monaten bis über 90% (Gautier-Hion 1988a, Gautier-Hion & Gautier 1974, Rowe 1996). Sie haben aber auch - saisonal abhängig - einen hohen folivoren Nahrungsanteil, der mehr als 75% betragen kann, wenn Früchte rar sind. Die Blätter, die sie zu sich nehmen, sind dabei zumeist jung (Bourliere et al. 1970) und vor allem von Leguminosen (Gautier-Hion & Gautier 1974). Tierliche Nahrung mit einem Anteil von durchschnittlich 2,6% ist für diese Gruppe eher unwichtig. Vor allem handelt es sich dabei um Raupen, Larven, Ameisen und, wie bereits erwähnt, Küken. Die Erstgenannten können auch eher zufällig mit den Blättern gegessen werden (Gautier-Hion & Gautier 1974). Gartlan und Struhsaker (1972) berichten außerdem, dass *C. nictitans* von einigen Pflanzen die Blüten frisst, teilweise aber nicht die Früchte, wenn diese zu hart seien. Die Männchen unterscheiden sich in ihrem Essverhalten teilweise von den anderen Gruppenmitgliedern (Gautier-Hion 1988a, Rowe 1996). Dies liegt wahrscheinlich in ihrer unterschiedlichen Körpergröße begründet, die andere metabolische Ansprüche an den Organismus dieser Tiere stellt (Gautier-Hion 1988a). Die einen Autoren sehen die Art insgesamt als spezialisierte Frugivore an (Gautier-Hion 1988a, Gautier-Hion & Gautier 1974), während andere sie als die am meisten folivor lebenden Cercopithecinae bezeichnen (Fleagle 1999).

Cercopithecus l'hoesti Die Art *Cercopithecus l'hoesti* ist auf die Regionen Uganda, Rwanda, Burundi und den östlichen Kongo beschränkt und lebt dort im Gebiet tropischen Gebirgsregenwaldes (Kaplin & Moermond 1998) sowie im Regenwaldgebiet des Flachlands im östlichen Kongo (Lernould 1988) (Abb. 7).



Abbildung 7: Verbreitung von *C. l'hoesti* (nach Hill 1966, umgezeichnet)

Obwohl die Art dichte Waldgebiete bevorzugt, kommt sie auch in Waldrandgebieten und gestörten Wäldern vor. Diese Wälder sowie auch der Gebirgswald zeichnen sich durch baumfreie Zonen aus (Kaplin & Moermond 2000).

Individuen von *C. l'hoesti* besitzen ein schwarzes Fell mit einem weißen dichten „Voll-

bart", der bis an die Backen reicht und in einen Streifen bis zur Brust zieht. Darauf beruht auch der deutsche Trivialname „Vollbartmeerkatze". Auch vom Nacken zieht ein graumeliertes Streifen nach kaudal, wobei das Grau durch orange-rote Flecken ersetzt wird. Der Schwanz ist wieder grau und wird in Richtung der Schwanzspitze schwarz. Juvenile Individuen sind einheitlich braun gefärbt (Hill 1966).

Die Art lebt zumeist in sehr kleinen Gruppen mit einer Größe von zwei bis sieben Individuen (Struhsaker 1981), obwohl Kaplin und Moermond (1998) auch eine Gruppe von 29 Individuen beobachten konnten. Diese kleine Gruppengröße und das spezielle unauffällige Verhalten dieser Art stellen offensichtlich ihre Strategie zur Abwehr von Fressfeinden dar. Damit scheint auch die für Cercopithecinae eher untypische Vermeidung der Assoziation mit anderen Arten einherzugehen (Gautier-Hion 1988b, Struhsaker 1981). Dies erschwert auch das Finden und Beobachten von *C. lhoesti*, so dass es nur wenige Freilandbeobachtungen dieser Art gibt und sie auch sehr selten in Sammlungen zu finden sind.

C. lhoesti halten sich die meiste Zeit des Tages am Boden auf und sind somit semi-terrestrisch, wobei manche Autoren sie sogar als terrestrisch bezeichnen (Gautier-Hion 1988b, Kaplin & Moermond 2000). Die häufigsten Aktivitäten auf dem Boden sind die Nahrungsaufnahme (s.u.) und die Fortbewegung. In den Bäumen besetzen sie meist untere Strata unter 5m (Struhsaker 1981).

Es wurde aufgrund fehlender Freilandbeobachtungen anhand der Dentition von *C. lhoesti* vermutet, dass die Art entsprechend ihrer Zugehörigkeit zu der Gruppe der Cercopithecinae generalisierte Frugivorie mit einer deutlichen folivoren Komponente aufweist (Kay 1978). Kaplin und Moermond (1998, 2000) konnten jedoch beobachten, dass entgegen aller Vermutungen die bevorzugte Nahrung der untersuchten Gruppe von *C. lhoesti* Kräuter (engl.: *terrestrial herbaceous vegetation*) sind. Das begründet die Beobachtung, dass die Nahrungssuche dieser Art zumeist auf terrestrischem Niveau stattfindet. Diese Kräuter stellen für *C. lhoesti* anscheinend eine wichtige Proteinquelle dar, die im Unterschied zu ebenfalls proteinreichen Blättern jedoch weniger Tannine und Zellulose aufweist (Kaplin & Moermond 2000). Neben den Kräutern stellen reife Früchte das nächst wichtige Nahrungsmittel dieser Art dar, was wichtige Energie in Form von Kohlehydraten bereithält. In Zeiten, in denen reife Früchte rar sind, frisst *C. lhoesti* die Samen der Früchte oder auch unreife Früchte (Kaplin & Moermond 1998, 2000).

4.1.2 Colobinae

Die Colobinae galten lange Zeit als spezialisierte Blattfresser. Ethologische Freilanduntersuchungen ergaben dagegen auch für dieses Genus ein differenzierteres Bild. Zum einen ist der Anteil an Samen (d.h. unreifen Früchten) an der Nahrung vieler Colobinen teilweise nicht unerheblich. Außerdem muss innerhalb der Folivorie zwischen jungen und reifen Blättern unterschieden werden, die ganz unterschiedliche Anforderungen an das Verdauungssystem stellen. Auch in diesem Aspekt unterscheidet sich die Ernährung verschiedener Colobinenarten.

Piliocolobus badius Die generische Zuordnung des Roten Stummelaffen ist umstritten. Vogel (1962) lehnt aufgrund cranialer Untersuchungen die Teilung der Gattung *Colobus* generell, auch auf subgenerischer Ebene, ab. Napier und Napier (1967) und Rodgers (1981) weisen die Spezies *badius* dem Subgenus *Piliocolobus* unter dem Genus *Colobus* zu, während Tappen (1960) ihn als Angehörigen der Gattung *Procolobus* ansieht. Inzwischen wird die Gattung *Piliocolobus* innerhalb der Colobinae anerkannt (Fleagle 1999, Rowe 1996).

Der Rote Stummelaffe ist über das gesamte äquatoriale Regenwaldgebiet Afrikas verbreitet (Abb. 8) (Bshary 1995). Vor allem im östlichen Verbreitungsgebiet ist die

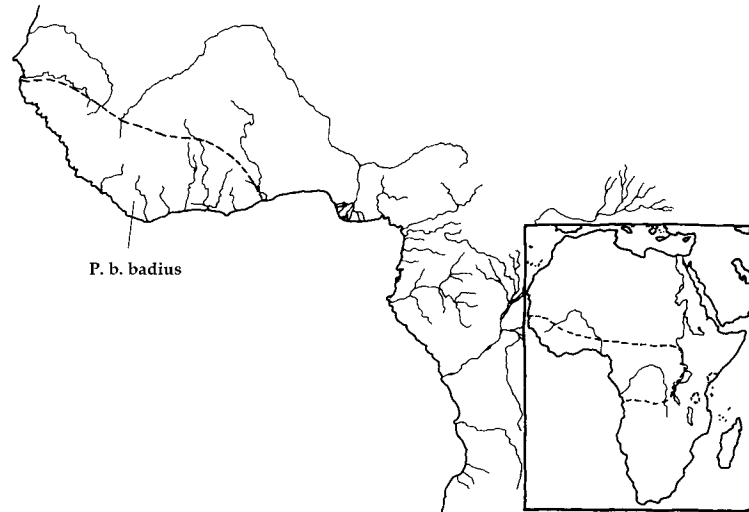


Abbildung 8: Verbreitung von *P. badius* (tw. nach Vogel & Winkler 1988)

Verteilung nicht kontinuierlich (Rodgers 1981, Tappen 1960); vielmehr existieren einige isolierte Populationen. So konnten sich 14 differente Formen entwickeln, die heute als Unterarten von *P. badius* gelten (Bshary 1995, Delson 1994a). Die Unterart *P. b. badius* ist in Westafrika verbreitet und hier auf das westliche Gebiet von „Upper Guinea“ beschränkt (Abb. 8) (IUCN 1996).

Wie der Trivialname vermuten lässt, ist sein Fell rötlich gefärbt, Kopf, Rücken und Schwanz dagegen sind schwarz-grau (Rowe 1996). Anders als bei schwarz-weißen Stummelaffen weisen die Neonaten keine differente Fellfärbung auf (Kuhn 1972). Mit einem Gewicht von durchschnittlich 8200g bei den Weibchen und 8300g bei den Männchen und einer Körpergröße von 528mm bzw. 569mm sind diese Primaten nicht stark geschlechtsdimorph, stellen aber die größte arboricole Primatenart dar. Unter den afrikanischen Colobinen haben sie den höchsten Intermembralindex (Fleagle 1999) und weisen am häufigsten hangelnde Bewegungen auf (McGraw 1998).

P. badius lebt in großen Mehrmännchengruppen von acht bis mehr als 80 Individuen, in der Regel aber mit 25 bis 40 Tieren (Bshary 1995, Davies et al. 1999, Galat & Galat-Luong 1985, Oates 1994, Vogel & Winkler 1988). In saisonalen und marginalen Habitaten ist die Gruppengröße geringer, bis zu Gruppen mit nur einem Männchen, liegt jedoch in dicht bewaldeten Gegenden regelmäßig bei mehr als 50 Tieren (Struhsaker & Leland 1987). Das Geschlechterverhältnis männlich : weiblich

beträgt etwa 1 : 2 (Oates 1994).

Assoziationen für *P. badius* sind vor allem mit *Cercopithecus diana* beschrieben worden (Bshary 1995, Wachter et al. 1997). Auch mit *Colobus polykomos* geht *P. badius* regelmäßig Verbindungen ein (Bshary 1995, Davies et al. 1999). Einzelne männliche Individuen schließen sich zuweilen *Polykomos*-Gruppen fest an (Harding 1984). Außerdem assoziiert *P. badius* auch mit *Cercopithecus campbelli*, *C. nictitans*, *C. mona*, *Procolobus verus* und Mangaben (Bshary 1995, Davies et al. 1999, Galat & Galat-Luong 1985).

P. badius bevorzugt primären und sekundären Regenwald. Auch in Savannenwaldungen und Galeriewäldern ist er verbreitet. Der Aufenthalt in nicht so dicht bewachsenen und relativ trocken gelegenen Waldstücken ist für *P. badius* eher untypisch. Diese Waldform dient daher nur dann als Lebensraum, wenn der Baumbestand dort und vor allem die oberen Straten dicht und die Bäume selbst sehr hoch sind und sich das ganze Jahr über reproduzieren (Gatinot 1976). Die Populationsdichte von *P. badius* ist im Primärwald höher als im Galeriewald, da sie mit der Dichte von Nahrungsbäumen und dichtem Geäst korreliert ist (Davies 1994).

Rote Stummelaffen leben in fast allen Straten der Wälder, steigen jedoch nur sehr selten unter 10m herab (Clutton-Brock 1975, McGraw 1996, 1998, Struhsaker 1974). Bevorzugt hält sich *P. badius* in der geschlossenen Kronenschicht auf, vor allem von hochkronigen Bäumen. In besonders heißen Tages- oder Jahreszeiten wählt *P. badius* jedoch eher niedrigere Straten (Clutton-Brock 1974, 1977). Recht häufig steigt er in die höchsten Wipfel, sehr selten dagegen auf den Boden hinab (McGraw 1996, 1998, Napier & Napier 1967). Hier überwindet er Lücken zwischen bevorzugten Bäumen oder Baumgruppen (Oates 1994) oder frisst Erde, um seinen Mineralienbedarf zu decken (Bshary 1995, Clutton-Brock 1973).

P. badius zeigt wie andere Colobinae eine fast ausschließlich herbivore Ernährungsweise mit einem hohen Anteil an Blättern. Im Unterschied zu anderen Arten ist sein Nahrungsspektrum zu allen Jahreszeiten mehr oder weniger diversifiziert (Maisels et al. 1994). *P. badius* kann dennoch als spezialisierter Folivorer bezeichnet werden. Am häufigsten frisst der Rote Stummelaffe im Jahresdurchschnitt Blätter, davon mindestens 70% junge. Reife Blätter nimmt *P. badius* nicht ganz zu sich, sondern frisst meist den Stängel oder die Spitze, aber nicht das Blatt an sich (Clutton-Brock 1975, 1977, Rowe 1996, Struhsaker & Oates 1975). Insgesamt werden also junge, unreife Pflanzenteile bevorzugt (Gatinot 1977). Die Präferenz von jungen Pflanzenteilen bedingt wahrscheinlich seine Abhängigkeit von Habitaten, in denen Bäume regelmäßig frisch austreiben können (Struhsaker & Oates 1975). Er bevorzugt die Blätter von Bäumen (Oates 1994) und Pflanzenteile von Leguminosen (Maisels et al. 1994, Mowry et al. 1996, Napier & Napier 1967). Die bevorzugte, anteilmäßig jedoch nicht die wichtigste Nahrung sind Blüten, Knospen und unreife Früchte bzw. Samen (Bshary 1995, Clutton-Brock 1975, Maisels et al. 1994, Oates 1994, Wachter et al. 1997). Dies sind Pflanzenteile, die nicht das ganze Jahr über zu finden sind. Reife Früchte gehören nur zu einem geringen Anteil in das Nahrungsspektrum von *P. badius* (Bshary 1995, Marsh 1981a, Wachter et al. 1997). Zusätzlich wird berichtet,

dass er Erde von Termitenhügeln frisst und Blätter nach Insekten absucht (Bshary 1995, Struhsaker 1978a).

Männchen fressen in der Regel weniger und kürzer, Weibchen dagegen länger und qualitativ schlechtere Nahrung wie reife Blätter (Clutton-Brock 1974, Marsh 1981b). Beim Fressen befinden sich die männlichen Individuen durchschnittlich in tieferen Straten der Bäume als die Weibchen und Jungtiere (Clutton-Brock 1977).

Bezüglich der Nahrung von *P. badius* kann festgestellt werden, dass vor allem leicht bekömmliche und nahrhafte Pflanzenbestandteile bevorzugt werden, die außerdem einen relativ hohen Wassergehalt haben (Clutton-Brock 1973, Gatinot 1976). Reife Blätter werden nur in Zeiten von Nahrungsknappheit gewählt, wobei dann der leichter verdauliche Anteil gegessen wird. Diese leichtere und energiereichere Ernährung erklärt den zu beobachtenden geringen Bedarf an Ruhezeiten.

Procolobus verus Der Schopfstummelaffe oder auch Grüne Stummelaffe unterscheidet sich von den anderen afrikanischen Colobinen deutlich, sowohl hinsichtlich seiner viel geringeren Größe als auch seiner Lebensweise. Daher wurde er bereits von Rochebrune (1886/1887) und Elliot (1913) einem eigenständigen Genus *Procolobus* zugeordnet. Hill (1952) trennte die Spezies *verus* ebenfalls von den anderen Colobinen, aber wusste nicht, ob auf generischer oder subgenerischer Ebene (nach: Vogel 1962). Fiedler (1956) schließlich nahm eine subgenerische Abtrennung als *Procolobus verus* vor. Heute wird wieder auf generischer Ebene zwischen *Colobus* und *Procolobus* unterschieden (Delson 1994a).

Das Verbreitungsgebiet von *P. verus* beschränkt sich auf die Küstenwälder Westafrikas und reicht von Sierra Leone bis Togo und Ostnigeria, wo eine vereinzelte Population lebt (Abb. 9) (Oates 1994, Rowe 1996, Tappen 1960, Vogel & Winkler 1988). Nördlich des achten Breitengrades kommen diese Primaten nicht vor (Vogel & Winkler 1988).

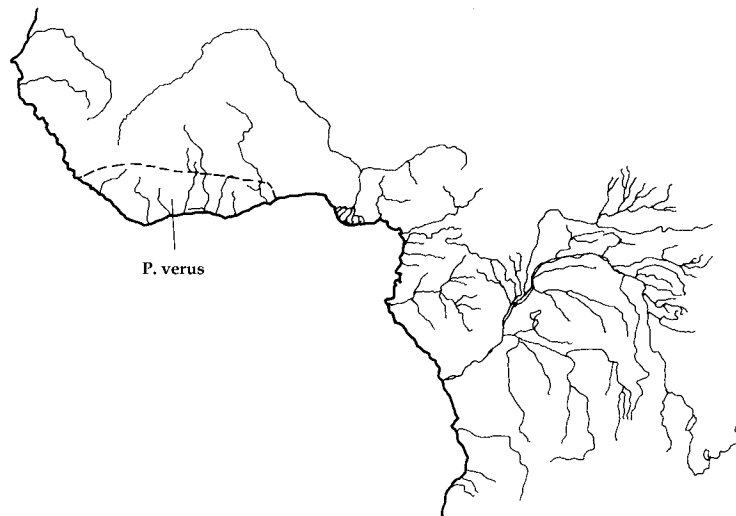


Abbildung 9: Verbreitung von *P. verus*

Individuen von *P. verus* sind, wie ihr Trivialname andeutet, auf dem Rücken

oliv bis grau-braun gefärbt. Diese unauffällige Färbung geht mit einer ebensolchen Lebensweise (s.u.) und einer geringen Körpergröße einher. Der Grüne Stummelaffe ist der kleinste der lebenden Colobinen. Die Weibchen haben eine durchschnittliche Körpergröße von 466mm und ein Gewicht von 4200g. Die männlichen Individuen sind mit 480mm Kopf-Rumpf-Länge und 4700g Durchschnittsgewicht etwas größer, aber nicht deutlich unterschiedlich (Davies 1994, Davies et al. 1999, Oates & Whitesides 1990, Rowe 1996). Ein Geschlechtsdimorphismus besteht jedoch hinsichtlich der Größe der Canini, die bei den Männchen signifikant größer sind. Dies stellt unter den afrikanischen Colobinen eine Besonderheit dar, da andere Arten keinen deutlichen Geschlechtsunterschied in den Eckzähnen aufweisen (Vogel & Winkler 1988). Die Neonaten besitzen keine deutlich abweichende Fellfärbung und werden von ihren Müttern teilweise mit dem Maul getragen. Dieses Verhalten ist bei keinen anderen echten Affen zu beobachten (Fleagle 1999, Vogel & Winkler 1988). Von allen afrikanischen Stummelaffen hat *P. verus* den kleinsten Daumen und die größten Füße (Fleagle 1999, Galat & Galat-Luong 1985, Oates & Whitesides 1990). Das könnte in der Tatsache begründet liegen, dass sie sich am häufigsten von diesen Arten quadruped fortbewegen (McGraw 1998). Wie *P. badius* weisen die Männchen ein Perinealorgan auf, während bei den Weibchen durch den Ovarialzyklus gesteuerte Genitalschwellungen zu beobachten sind (Fleagle 1999, Kuhn 1972, Vogel & Winkler 1988). *P. verus* weist auch ein ähnliches Geschlechterverhältnis von etwa 1 : 2 wie *P. badius* auf, lebt aber in sehr kleinen Gruppen von drei bis 14 Individuen mit ein bis zwei adulten Männchen (Davies 1994, Davies et al. 1999, Galat & Galat-Luong 1985, Oates 1994, Rowe 1996).

P. verus wird immer in der Nähe von anderen Primatengruppen angetroffen, insbesondere von Meerkatzen (Oates 1994, Oates & Whitesides 1990). Die häufigsten berichteten Assoziationen geht der Grüne Stummelaffe mit *C. campbelli*, *C. diana* und *C. petaurista* ein (Galat & Galat-Luong 1985, Oates & Whitesides 1990), aber es werden auch Verbindungen mit *C. mona* und *C. nictitans* beschrieben (Oates & Whitesides 1990). Diese Assoziationen dauern von einigen Stunden bis zu mehreren Jahren (Oates 1994, Oates & Whitesides 1990). Die Initiative zu einer Verbindung geht dabei immer von *P. verus* aus, während die Cercopithecinen diese anderen Affen ignorieren (Oates 1994, Oates & Whitesides 1990). Das Zusammenleben mit Meerkatzen beeinflusst auch den Tagesrhythmus der Grünen Stummelaffen, die 27% des Tages in Assoziation mit *C. diana* umherziehen, während für andere Colobinen sehr viel geringere Werte angegeben werden (Oates 1994).

P. verus lebt in dichten Sumpf- und Regenwäldern (Fleagle 1999, Vogel & Winkler 1988). Hier bevorzugt er die dichten unteren und mittleren Straten, aber bewegt sich auch im Unterholz und auf dem Boden (McGraw 1996, 1998, Napier & Napier 1967, Vogel & Winkler 1988). Galat & Galat-Luong (1985) berichten, dass neben seinem Tagesrhythmus auch die Höhe, in der er sich bewegt, von der Art abhängt, mit der er assoziiert ist. Mit Mangaben beispielsweise soll *P. verus* auch längere Strecken auf dem Boden zurücklegen. Aber auch alleine steigt er viel häufiger als andere afrikanische Colobinen auf den Boden hinab (McGraw 1996, 1998). Die Individuen der Gruppe bleiben nicht sehr dicht beieinander. Vogel & Winkler (1988) erklären dies

mit einem verstreuten Nahrungsvorkommen. Es kann aber auch ein Schutzmechanismus sein, da einzelne Individuen weniger auffällig sind als eine Gruppe; denn das Verhalten von *P. verus* zeigt im allgemeinen deutlich, dass der Schutz vor Fressfeinden für diese Art besonders wichtig ist. Das wird sowohl in der Fellfärbung, in der Wahl der dichtesten Straten und der häufigen Assoziation mit anderen Arten als auch vor allem in seinem als sehr ruhig und unauffällig beschriebenen Wesen deutlich (Fleagle 1999, Galat & Galat-Luong 1985, Vogel & Winkler 1988). Statt akustischer scheint in der Art olfaktorische Kommunikation eine Rolle zu spielen (Fleagle 1999, Galat & Galat-Luong 1985). Es wurde lange angenommen, dass *P. verus* sehr selten sei; aber aufgrund seiner Tarnfarbe und des Fehlens von Distanzrufen war es offenbar lediglich schwierig, ihn im dichten Geäst zu entdecken (Galat & Galat-Luong 1985). Über *P. verus* ist von den afrikanischen Colobinen daher am wenigsten bekannt (Fleagle 1999, Struhsaker & Leland 1987).

Hinsichtlich ihrer Ernährung sind Grüne Stummelaffen sehr selektiv. Ihre Nahrung zeichnet sich vor allem durch eine gute Verdaulichkeit aber auch einen hohen Energiegehalt aus (Oates 1994). Dies wird mit der geringen Körpergröße von *P. verus* erklärt, da kleine Tiere weniger Nahrung zu sich nehmen können, die dafür aber energiereicher sein muss (s. Abschnitt 2.4.1) (Kay & Davies 1994).

Den größten Anteil an der Ernährung von *P. verus* nehmen junge Blätter mit mehr als 60% ein. Etwa 20% der Nahrung bilden Früchte oder Teile von Früchten, davon lediglich ein Viertel Fruchtfleisch und drei Viertel Samen und Kerne. Fast 10% des Nahrungsspektrums sind reife Blätter; von ihnen werden aber fast nur die leichter verdaulichen Stängel gefressen. Einen geringeren Teil machen Knospen und Blüten bei der Ernährung von *P. verus* aus (Davies et al. 1999, Hayes et al. 1996, Oates & Whitesides 1990, Oates 1994, Vogel & Winkler 1988).

4.2 Ausgewählte Individuen

Die Stichprobengröße wird generell dadurch begrenzt, dass ein weiterer Schwerpunkt dieser Arbeit neben der funktionsmorphologischen Untersuchung in der Evaluation innovativer heuristischer Analysemethoden liegt (s. Abschnitt 5). So muss die Größe der Stichprobe einen Kompromiss darstellen zwischen einer hinreichenden Menge untersuchter Individuen, die nicht nur den oben beschriebenen Kriterien, sondern für Funktionsanalysen und statistische Tests außerdem das Kriterium der Repräsentativität erfüllen, und einer Begrenzung der Datenmenge, die im Rahmen dieser Arbeit in der geplanten Form gewonnen und bearbeitet werden kann.

Es wurden für die vorliegende Untersuchung aus allen Arten nur solche Individuen ausgewählt, die nicht in Gefangenschaft gelebt und somit in ihrer Lebenszeit ausschließlich eine natürliche Ernährung zu sich genommen hatten. Die Kiefer der Individuen mussten im Molarenbereich eine normale Okklusion aufweisen, d.h. dass die M_2 mit M^1 und M^2 okkludieren. Gebisse mit prämortalem Zahnverlust, Pathologien oder Zahnfehlstellungen, die ein vom hypothetisch angenommenen normalen

Tabelle 2: Ernährung der Arten im Jahresdurchschnitt

Art	BB	JB	RF	UF	BL	KR	IN	etc. ^a
<i>C. aethiops</i>	18,7	-	50,6	-	17,6	-	7,4	5,7 ^b
<i>C. nictitans</i>	40,7	-	56,6	-	-	-	2,7	- ^c
<i>C. lhoesti</i>	3,2	-	24,5	17,7	4,0	35,2	8,8	6,6 ^d
<i>P. badius</i>	59,9	44,6	15,5	12,4	8,4	-	0,0	3,9 ^e
	73,3	41,7	3,1	2,5	15,9	0,0	0,0	5,2 ^f
<i>P. verus</i>	70,0	59,0	5,0	14,0	7,0	-	0,0	4,0 ^g

^aBB= Blätter insgesamt; JB=junge Blätter; RF= reife Früchte; UF= unreife Früchte und Samen; BL= Blüten und Knospen; KR=Kräuter; IN=Insekten u.a.; etc.= anderes (alle Angaben in %; -=keine Angabe)

^bDunbar & Dunbar 1974

^cGautier-Hion & Gautier 1974

^dKaplin & Moermond 1998, 2000

^eMittelwerte der Angaben aus Oates 1994

^fStruhsaker 1978b

^gOates 1988

Kaumodus abweichendes Kauverhalten zur Folge gehabt haben können, wurden aus der Untersuchung ausgeschlossen. Außerdem wurde darauf geachtet, dass die Molaren nicht postmortal beschädigt waren und jede Art schließlich durch mindestens ein Individuum mit der geringsten als auch eines mit der stärksten zu beobachtenden Abkautung vertreten war sowie durch weitere Individuen, die eine intermediäre, fortschreitende Abkautung aufwiesen.

Entsprechend dieser Prämissen wurden die zu untersuchenden Individuen ausgewählt (s. Tab. 1). Dabei wurde für beide Gruppen (Colobinae und Cercopithecinae) jeweils eine größere Stichprobe einer Art ausgewählt (*Piliocolobus badius* und *Chlorocebus aethiops*), anhand derer die für die Gattungen typischen Abkautungsmuster erfasst und verglichen werden sollten. Eine bzw. zwei weitere Arten beider Unterfamilien sollten dann anhand kleinerer Stichproben hinsichtlich der Varianten der gattungstypischen Abkautungsmuster aufgrund von Ernährungsunterschieden untersucht werden.

Eine Pilotstudie an fünf ausgewählten Individuen von *C. aethiops* und *P. badius* zeigte, dass bereits anhand dieser Individuenanzahl ein charakteristisches Bild des Abkautungsverlaufs erkannt werden kann (Ulhaas et al. 2004). Daher wurde eine Stichprobengröße von fünf Individuen als hinreichend für die vorliegende Fragestellung erachtet und die kleineren Stichproben von *Cercopithecus nictitans* und *Procolobus verus* dementsprechend gewählt. Für *C. lhoesti* konnte nur eine Stichprobe von drei Individuen erfasst werden, da diese Art nicht nur selten im Freiland untersucht wird, sondern auch in Sammlungen sehr selten zu finden ist und diese drei Individuen als einzige den Auswahlkriterien entsprachen. Aufgrund der interessanten

Lebensweise dieser Art wurde diese sehr kleine Stichprobe dennoch untersucht.

4.3 Untersuchte Zähne

Wie bereits in Abschnitt 3.2 dargestellt wurde, sind insbesondere die Molaren für die Zerkleinerung der Nahrung zuständig und an deren physikalische Eigenschaften angepasst. Daher gelten sie für die Nahrungsrekonstruktion als besonders geeignet (Pan et al. 1992).

Nach einer Untersuchung von Gingerich und Schoeninger (1979) an 48 Arten nicht menschlicher Primaten weist die Morphologie der Zahnkrone des ersten und zweiten Molaren eine geringe innerartliche Variabilität auf, was mit ihrer komplexen Struktur und der zentralen Lage innerhalb der funktionellen Einheit der postcaninen Zähne erklärt wird. Somit eignen sich diese Zähne insbesondere für artvergleichende Untersuchungen. Tatsächlich ist zu beobachten, dass inzwischen fast ausschließlich der zweite Molar für funktionelle Untersuchungen herangezogen wird.

Dementsprechend wurde entschieden, den Schwerpunkt der Arbeit auf die Untersuchung des unteren zweiten Molaren zu legen. Um die Entstehung und Veränderung der Abkauungsmuster bewerten zu können (s. Abschnitt 3.3), wurde für eine Auswahl dieser mandibularen Molaren die entsprechenden maxillaren Antagonisten M^1 und M^2 ebenfalls in die Analyse eingeschlossen. Die Auswahl weniger Individuen für die Untersuchung der maxillaren Molaren war notwendig, um die Datenmenge zu limitieren. Die Individuen wurden anhand der in Abschnitt 4.2 beschriebenen Bedingungen hinsichtlich ihrer Abkauung gewählt.

Um die komplexen dreidimensionalen Messwerte (s. Abschnitt 5.2.3) direkt vergleichen zu können, ist es vorteilhaft, die Stichprobe auf Molaren einer Kieferhälfte zu beschränken. Es konnte festgestellt werden, dass in den meisten Cercopithecoidea-Gebissen die Zähne der rechten Kieferseite stärker abradiert sind als auf der linken Seite. Insgesamt weisen die Molaren der Cercopithecoidea sehr früh deutliche Abkauungsspuren auf, so dass sich keine unabgekauten Zähne finden lassen, die sich in Okklusion befinden. Um dennoch in der Stichprobe einige möglichst gering abgekauten Molaren zu haben, wurden aufgrund der generell geringeren Abkauung ausschließlich die Molaren der linken Kieferhälfte in die Analyse miteinbezogen.

Der Vergleich einer Auswahl rechter und linker Molaren zeigte außerdem, dass die Abkauungsmuster der Molaren auf beiden Seiten innerhalb der Individuen gleich sind, so dass die Beschränkung auf eine Kieferhälfte innerhalb der Untersuchung vertretbar ist.

Es konnte leider nicht darauf geachtet werden, entweder nur Individuen eines Geschlechts oder eine gleiche Anzahl an Individuen beider Geschlechter zu untersuchen, da die meisten Individuen aus den Sammlungen nicht geschlechtsbestimmt waren. Es wird zwar festgestellt, dass weibliche Individuen bei gleicher Körpergröße größere Molaren besitzen als männliche, was mit einem während Gravidität erhöhten Grundumsatz, also einem vermehrten Nahrungsbedarf mit einhergehender verstärkter me-

chanischer Belastung begründet wird (Kay 1978). Auch konnte beobachtet werden, dass es in Abhängigkeit von Geschlecht und Rang Unterschiede hinsichtlich des Zugangs zu bestimmten Ressourcen gibt, die sich vor allem auf den Grad der Zahnabration auswirken (Phillips-Conroy et al. 2000). Generell kann aber davon ausgegangen werden, dass sich die Zusammensetzung der allgemein bevorzugten Nahrung und vor allem auch die Kaumechanik nicht zwischen den Geschlechtern unterscheidet und dass die erwarteten Abkautungsmuster unabhängig von der Zahngröße sind.

Die Stichprobe der schließlich untersuchten Molaren umfasst die mandibularen M2 aller erfassten Individuen sowie die antagonisierenden maxillaren M1 und M2 von jeweils fünf, bei *Cercopithecus lhoesti* aller drei, Individuen (s. Tab. 3).

Tabelle 3: Untersuchte Zähne

Art	liM ₂	liM ¹	liM ²	
<i>C. aethiops</i>	17	6	6	
<i>C. nictitans</i>	5	5	5	
<i>C. lhoesti</i>	3	3	3	
<i>P. badius</i>	18	5	5	
<i>P. verus</i>	5	5	5	
	48	24	24	Σ 96

5 Methodik

5.1 Computerbasierte Datengewinnung

Die Messung und Beschreibung anatomischer Strukturen hat eine lange Tradition in der Anthropologie (Knussmann 1988). Die vor allem im letzten Jahrzehnt erfolgte Adaptation computerbasierter Methoden in das anthropologische und primatologische Repertoire hat vielfältige neue Möglichkeiten der morphognostischen und morphometrischen Analyse mit verschiedenen Vorteilen eröffnet.

Die Datenaufnahme erfolgt mit den meisten Techniken in der Regel (fast) berührungslos und somit zerstörungsfrei, was insbesondere bei fossilem Material eine große Rolle spielt. Die Vermessung digitalisierter Objekte ist zudem immer wieder nachvollziehbar, da Messpunkte gespeichert werden können. Somit können der *Intra*- sowie der *Inter-Observer-Error* minimiert werden. Außerdem ist die Möglichkeit der dreidimensionalen Datenaufnahme mit Hilfe verschiedener Techniken ein maßgeblicher Gewinn gegenüber herkömmlichen Ansätzen (s. Abschnitt 3.2.1).

Die Computertomografie (CT) ist in der Anthropologie aktuell die am häufigsten verwendete Technik im Bereich der digitalen Datenerfassung. Neben den erwähnten generellen Vorteilen computerbasierter Verfahren bietet CT außerdem die Möglichkeit, ansonsten nicht sichtbare innere Strukturen und Hohlräume zu betrachten und zu messen. Neben dem großen Informationsgewinn, den diese Technik mit sich bringt, besitzt sie jedoch auch deutliche Nachteile. Zunächst sind Geräte, die für Anwendungen der Anthropologie und Primatologie geeignet sind, selten und die Benutzung zu meist extrem teuer. Die Datenaufnahme kann zudem, je nach Materialeigenschaften, sehr langwierig und schwierig sein. Das Datenvolumen, das gespeichert werden muss, ist in der Regel sehr groß, so dass oft die Grenzen der technischen Möglichkeiten erreicht werden (Olejniczak & Martin 2006).

Alternativ dazu existieren Techniken, mit denen lediglich die Oberfläche von Objekten erfasst und messbar gemacht wird und die hinsichtlich der Qualität der digitalen Oberflächenrekonstruktion dem CT überlegen sind (Beraldin et al. 2000, Dean 1996, Petrov et al. 1998). Die für anthropologische und primatologische Anwendungen verwendeten Verfahren sind zum einen das *3D digitizing*, mit dem lediglich 3D-Koordinaten einzelner Punkte der Objektoberfläche erfasst werden, die dann mit Hilfe der Computergrafik zu — je nach Punktdichte eher ungenauen — Oberflächen verbunden werden. Zum anderen gewinnt das Oberflächenscanning von anatomischen Objekten in neuester Zeit immer mehr an Bedeutung (Aiello et al. 1998, Harcourt-Smith et al. 2004, Wood et al. 1998; s. auch Abschnitt 3.2.1).

Dieses sogenannte Oberflächenscanning fand erst in den letzten Jahren in Bereich der (Paläo-)Anthropologie Anwendung. Aiello et al. (1998), Harcourt-Smith et al. (2004) und Wood et al. 1998 setzten Laserscanning zur Untersuchung der Gelenkoberflächen bei Extremitätenknochen ein. Ziel dieser Arbeiten war, anhand der Form und Passgenauigkeit zu bestimmen, ob isolierte Knochen einem Individuum bzw. zumindest einer Art zuzurechnen seien. Auch kleinere Objekte wie Zähne können mit Hilfe von Oberflächenscanning digitalisiert werden, wie auch in der vorliegenden Ar-

beit (s. auch Kullmer et al. 2002a, b, 2004, M’Kirera & Ungar 2003, Ulhaas et al. 2004, 2006, Ungar 2006, Ungar & M’Kirera 2003, Ungar & Williamson 2000, Ungar et al. 2002).

5.1.1 Scanningverfahren

Es existieren verschiedene Techniken, um Oberflächen von realen Objekten dreidimensional zu digitalisieren. Diese unterteilen sich in optische und nicht-optische Methoden, Techniken mit und ohne Kontakt zum Objekt und aktive und passive Verfahren (Abb. 10) (Beraldin et al. 2000, Breuckmann 1993, Godin et al. 2002, Petrov et al. 1998, Zhang et al. 2002). Optische kontaktfreie Verfahren gewährleisten eine ab-

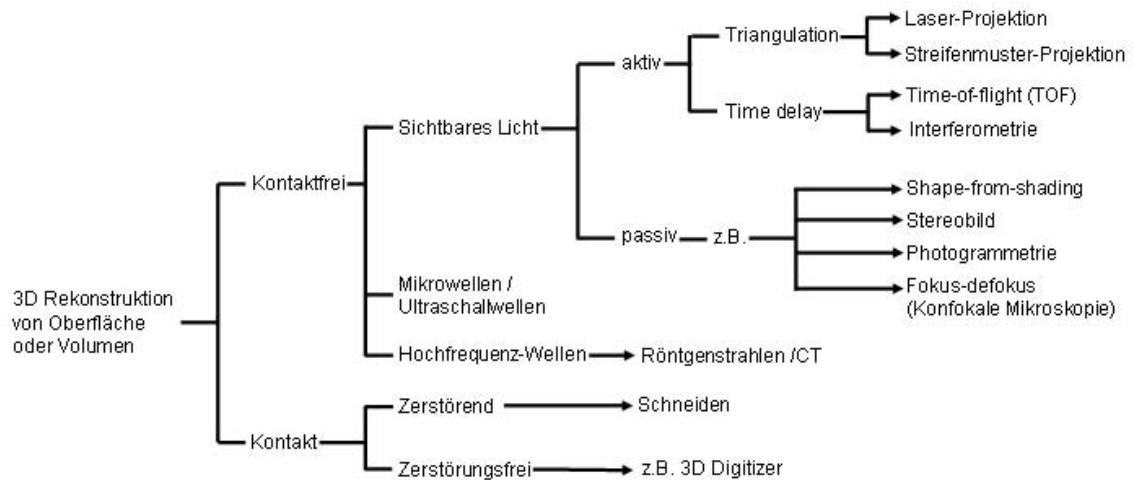


Abbildung 10: Techniken zur dreidimensionalen Digitalisierung von Objekten

solut zerstörungsfreie Datenaufnahme. Während passive Techniken mit dem Umgebungslicht arbeiten und die 3D-Rekonstruktion des Objektes anhand der natürlichen Oberflächeneigenschaften durchführen, verwenden aktive Systeme zu diesem Zweck kontrollierte Lichtprojektion auf die Objektoberfläche. Aufgrund dessen stellen aktive Systeme weniger strenge Anforderungen an die Oberflächeneigenschaften des Objektes und die Umgebungsbeleuchtung und können daher in einer größeren Bandbreite von Anwendungen eingesetzt werden.

Um kleine und mittelgroße Objekte in einem Messbereich von wenigen Metern zu erfassen, wie es in den meisten anthropologischen und primatologischen Anwendungen der Fall ist, sind aktive optische Triangulationssysteme am besten geeignet. Optische Triangulationssysteme verwenden entweder Laser- oder Streifenmuster-Projektion. Allgemein bestehen Triangulations-Scanner aus einem Projektor, der entweder einen Laserstrahl oder ein Streifenmuster auf das zu scannende Objekt projiziert, und einer oder mehreren Digital-Videokameras. Das Licht wird von einer bekannten Position in eine ebenfalls bekannte Richtung projiziert. In Systemen, die mit Laserlicht arbeiten, wird die Richtung des zurückgeworfenen Lichtes mit Winkelsensoren gemessen. Bei einer festen Entfernung zwischen Projektor und Winkelsensor, dem bekannten

Projektionswinkel und dem gemessenen Winkel des zurückkehrenden Lichtes kann dann die Position des beleuchteten Objektpunktes relativ zum System berechnet werden, indem die Gesetze der Triangulation angewendet werden.

Bei Systemen, die mit strukturiertem Licht arbeiten, sind Videokamera und Streifenlichtprojektor in einer festen Entfernung und einem bekannten Winkel zueinander fixiert. Die Kamera nimmt die Streifenmuster auf, wie sie auf der Zieloberfläche erscheinen. Viele Muster sind als „Codes“ bekannt, wie beispielsweise der „Gray code“ und sollen eindeutig die Richtung, aus der das Licht kommt, ausdrücken. Wenn die Oberfläche flach ist, erscheinen die Linien des Streifenmusters gerade und nicht verformt. Jede Oberflächenveränderung resultiert in einer Veränderung dieses Streifenmusters. Die Linien erscheinen dann gebogen, gewinkelt oder anderweitig verformt. Da der Projektionswinkel des Streifenmusters bekannt ist, kann ebenfalls mit Triangulationsformeln sowie weiteren mathematischen Verfahren das 3D-Oberflächenprofil berechnet werden (Beraldin et al. 2000, Godin et al. 2002, Zhang et al. 2002).

Um die Oberflächendaten des gesamten Objektes zu erhalten, muss es aus verschiedenen Blickrichtungen gescannt werden. Dazu besitzt das System entweder einen rotierenden Objektsteller, auf dem das Objekt befestigt ist, oder die Lichtquelle rotiert um das Objekt. In einigen mobilen Systemen muss die Scaneinheit manuell um das Objekt herum bewegt werden.

Jeder Scan aus jedem Blickwinkel resultiert in einer 3D-Punktwolke. Um die Oberfläche zu visualisieren, müssen die unterschiedlichen Punktwolken „gematched“, d.h. zusammengefügt, und „gemerged“, miteinander verbunden, werden. Daraus ergibt sich eine Punktwolke der gesamten Objekt Oberfläche. Mittels Techniken der Computergrafik kann schließlich eine glatte Oberfläche des digitalen Objektes erzeugt werden.

Eine Texturierung des digitalen Modells kann mit unterschiedlichen Techniken erreicht werden. Es können Farbaufnahmen des realen Objektes mittels perspektivischer Projektion auf die Oberfläche des digitalen Objektes „gemapped“ werden. Die Qualität des Ergebnisses hängt dann von der Qualität der Farbaufnahmen und der Abgleichung der Bilder ab, die in der Regel leichte Unterschiede in Farbe und Beleuchtung haben, wenn sie aus unterschiedlichen Blickwinkeln aufgenommen wurden. Bei Laserscanning-Verfahren ist eine weitere Technik die Verwendung eines Polychromatischen Lasers, der direkt die Farbgebung des aufgenommenen Objektpunktes misst. Dieser Ansatz setzt allerdings eine sehr hohe Auflösung voraus und ist daher nicht geeignet bei Aufnahmen von sehr großen Objekten (Blais et al. 2003).

Optische Scanningverfahren haben jedoch auch bestimmte Beschränkungen. Da die Kamera das auf das Objekt projizierte Licht erkennen können muss, darf die Oberfläche nicht sehr dunkel, reflektierend oder sogar transparent sein, um gute Scanergebnisse zu erhalten. Tiefe Einbuchtungen des Objektes oder Strukturen, die von anderen überdeckt werden, resultieren in fehlenden Informationen, da das projizierte Licht diese Objektbereiche nicht erreichen kann. Um dennoch die gesamte Objekt Oberfläche erfassen zu können, kann es hilfreich sein, das Objekt mit einem matten

und hellen Material zu überpudern, unterschiedliche Beleuchtungsbedingungen zu verwenden und das Objekt aus ganz unterschiedlichen Winkeln zu scannen. Ein großer Vorteil von Laserscanning-Systemen ist, dass das Laserlicht vom natürlichen Umgebungslicht herausgefiltert werden kann, so dass diese Scanner auch bei hellem Tageslicht funktionieren. Streifenlichtprojektionssysteme benötigen eine abgedunkelte Umgebung, damit das Streifenmuster eindeutig und fehlerfrei von der Kamera erfasst werden kann, was in zu heller Umgebung nicht immer der Fall ist.

Genauigkeit und Auflösung, sowohl von Lasersystemen als auch von Systemen mit strukturiertem Licht, sind für die meisten Anwendungen hinreichend. Der hauptsächliche Nachteil bei der Verwendung von Laserlicht ist *Speckle noise*. Diese Art des Rauschens entsteht, wenn eine raue Oberfläche mit einem kohärenten Laserstrahl beleuchtet wird, und erscheint als körnige Auflagerungen, was Messfehler verursacht. Mit Hilfe von Filtern kann jedoch dieses Rauschen behoben werden, so dass solche Systeme eine Genauigkeit von bis zu 0,01mm aufweisen. Die Auflösung von Laserscannern mit optischer Triangulation ist durch die Diffraktion des Laserlichtes limitiert. Üblicherweise kann eine Auflösung von 0,05 bis 0,01mm erreicht werden. Die Verwendung von nur einem Code-Streifenmuster bei Streifenlichtprojektionsverfahren limitiert die Messauflösung stark. Wird dieser Streifencode jedoch mit einem Phasenshiftmuster gekoppelt, resultiert eine theoretisch unendlich hohe Auflösung. In der Praxis wird die Auflösung durch elektronische Störungen (engl.: *electronic noise*) und Fehler, die aufgrund der Berechnung der Grauwerte des Bildes entstehen, beschränkt (Beraldin et al. 2000) und ist mit der Auflösung von Laserscanning-Systemen vergleichbar. Für alle Systeme gilt jedoch, dass in der Praxis letztendlich die Auflösung und Genauigkeit des digitalen Objektes von der Beschaffenheit und Textur der realen Objektoberfläche abhängt.

5.1.2 Ausgewähltes System

Für die vorliegende Arbeit wurde das optische Topometrie-System optoTOP der Firma Breuckmann GmbH gewählt, was in der Abteilung Paläoanthropologie des Forschungsinstituts Senckenberg vorhanden ist. Dieses System ist ein optischer Triangulationsscanner, der mit strukturiertem Licht arbeitet und dabei eine Kombination aus Graycode und Phasenshift-Verfahren verwendet (Abb. 11).

Die Sensorik des verwendeten Systems trägt den Namen OT78 und besteht aus einem Streifenlichtprojektor mit 128er Sinus-Gitter Projektion und Halogenbeleuchtung und einer hochauflösenden 1/2"-Kamera vom Typ XCD-SX900. Der Sensor wird über eine Steuereinheit (optoLINK) durch den Computer gesteuert, so dass Projektor und Kamera synchron arbeiten. Die Kamera ist über Firewire-Interface mit dem Computer verbunden. Die Auflösung der Digitalisierung besitzt 1280 x 960 Pixel mit 128 x 16 bit Phasenwerten (Breuckmann GmbH 2001).

Das System besitzt drei verschieden große Messbereiche, wobei für die vorliegende Arbeit nur der kleinste Messbereich von 82 x 60 / 50 (Breite x Höhe / Tiefe [mm]) verwendet wurde. Die Steuerung der Messungen geschieht durch die Software OPTOCAD (Version 2.61 FW), mit der die Streifenprojektion und Kameraaufnahme

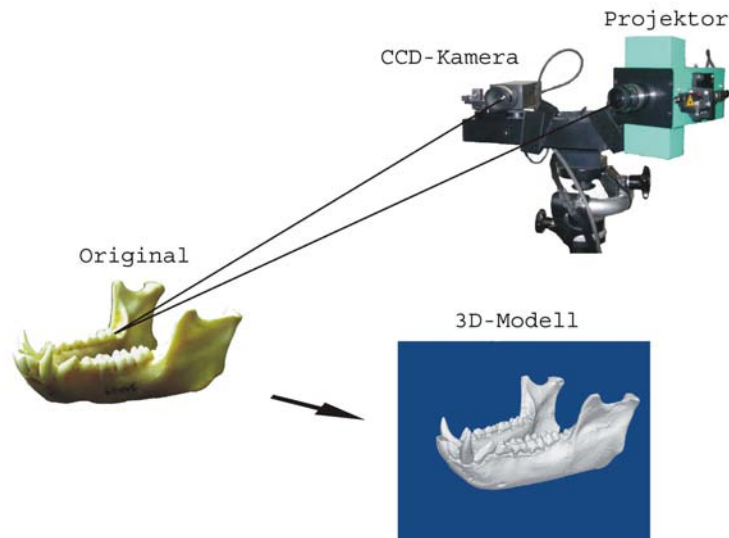


Abbildung 11: Verwendetes Scanningsystem

gesteuert werden. Das zu messende Objekt befindet sich innerhalb des Messbereiches, wobei anhand von Laserpunkten verifiziert werden kann, an welcher Stelle der Fokus des Systems liegt. Um die Oberfläche des gesamten Objekts zu digitalisieren, wird es aus verschiedenen Perspektiven aufgenommen. Dazu können sowohl das Objekt, als auch die Sensoreinheit (Projektor und Kamera) manuell bewegt werden.

5.2 Datenaufnahme

Im Fall der Cercopithecoidea wurden die Kiefer und Zähne zunächst vorbereitend mit Ammoniumchlorid (NH_4Cl) bedampft, um möglichen Messfehlern aufgrund von starken Farbunterschieden und vor allem durch Reflektionen des Zahnschmelzes vorzubeugen. Durch das Bedampfen legt sich das Ammoniumchlorid gleichmäßig als dünner weißer und opaker Film auf die Objektoberfläche, wobei selbst mikroskopisch feine Oberflächenstrukturen erkennbar bleiben.

Anschließend wurden Maxilla und Mandibula der einzelnen Individuen getrennt voneinander gescannt. Aufgrund der geringen Größe und der Morphologie der Mandibula, die oft ein Überdecken oder Überschatten eines großen Bereiches des Knochens und der Zahnreihen durch die kontralaterale Mandibelseite bewirken, wurden für eine komplette digitale Rekonstruktion des Unterkiefers deutlich mehr Aufnahmen benötigt als für die Digitalisierung des Oberkiefers. Durchschnittlich wurden von der Maxilla 12-15 Aufnahmen genommen, von der Mandibula etwa 15-20 Aufnahmen. Jede Aufnahme ergibt eine 3D-Punktwolke des fokussierten Kieferbereichs. Außerdem nimmt das System für jede Scanperspektive ein Kamerabild des Objektes auf, das zur Texturierung des finalen 3D-Objektes herangezogen werden kann.

Zur digitalen Rekonstruktion der dreidimensionalen Objektoberfläche wurden diese Daten mit der multimodalen Software PolyworksTM (InnovMetric, Inc.) weiter-

verarbeitet. Im Modul IMAlign wurden die Punktwolken der einzelnen Aufnahmen nacheinander miteinander verbunden. Die Aufnahmen werden hier als Oberflächenaufnahmen dargestellt, was es erlaubt, einzelne Punkte auf der Oberfläche zu markieren, die sich in den verschiedenen Aufnahmen entsprechen. Indem auf zwei Aufnahmen aus verschiedenen Perspektiven jeweils zwei sich entsprechende Punkte markiert werden, berechnet das System, wie diese Aufnahmen am besten aneinander passen. So wird immer eine weitere Aufnahme mit dem bereits berechneten Datensatz verbunden, bis schließlich das gesamte Objekt in Form einer Punktwolke vorliegt. Aus der Punktwolke wird dann mit Hilfe des Moduls IMMerge ein Oberflächenmodell berechnet. Hierzu werden mittels statistischer Verfahren aus allen Punkten die „wahrscheinlichsten“ Punkte der Punktwolke ausgewählt, die die Oberfläche repräsentieren, da mit der Anzahl der Aufnahmen auch die Varianz zwischen den Aufnahmen zunimmt. Aus dieser Punkteoberfläche wird dann durch Flächentriangulation mit Bildverarbeitungsalgorithmen eine geschlossene Oberfläche berechnet. Je nach Vorgabe des Benutzers ist die Vermaschung der Dreiecke, die die Oberfläche bilden, feiner oder enger. In der vorliegenden Untersuchung wurde für alle gescannten Kiefer und Zähne die bestmögliche Vermaschung gewählt, wobei die Seitenlänge der Dreiecke bei durchschnittlich $65\mu\text{m}$ lag.

5.2.1 Qualitative Dokumentation

Bevor die digitalen Kiefer- und Zahnmodelle weiterverarbeitet und gemessen werden konnten, mussten sie zunächst dokumentiert werden. Dazu wurden sie unter einem Binokular mit angeschlossener Digitalkamera (Leica MZ12 mit Leica DC 300) betrachtet und fotografiert. Von allen Individuen wurden Fotos des gesamten Schädels mit den Kiefern in Okklusion von lateral (rechts und links) und frontal aufgenommen, um den Zusammenschluss der antagonistischen Zähne zu dokumentieren. Außerdem wurden die Molaren (M1-M3, rechts und links) von okklusal, bukkal und lingual fotografiert sowie zusätzliche Aufnahmen erstellt, um den exakten Verlauf des Zervikalrandes der Zähne zu erfassen.

Schließlich wurden die Okklusalfächen der Molaren unter dem Binokular betrachtet, wobei die Zahnoberfläche mit einer Ringleuchte beleuchtet wurde, um die einzelnen Facetten deutlich erkennbar zu machen. Die sichtbaren Oberflächenstrukturen (Facetten sowie freigelegtes Dentin, Schmelzabsplitterungen und andere Abrasionsspuren) wurden sowohl fotografiert als auch schematisch in ein Zahnmodell eingezeichnet. Diese Dokumentation der Okklusalfäche wurde anschließend benötigt, um die Facetten, Dentinareale etc. auf das digitale Zahnmodell zu übertragen (s. Abschnitt 5.2.2).

5.2.2 Datenverarbeitung

Im Anschluss an das Scannen des Kiefers und das Berechnen des Oberflächenmodells liegt der gesamte Kiefer als digitales Objekt vor. Dieses computergenerierte Modell kann nun mit dem PolyworksTM-Modul IMEdit bearbeitet werden.

Isolierung und Oberflächenbearbeitung Für die weiteren Analysen sind nur einzelne Molaren relevant (s. Abschnitt 4.3). Diese mussten daher aus dem Kiefermodell isoliert und als einzelne Objekte abgespeichert werden. Interaktiv, also benutzergesteuert, wurden dazu alle nicht relevanten Teile des Kiefermodells gelöscht und lediglich der benötigte Bereich des Modells, also der gewünschte Molar, bestehen gelassen.

Das anhand der Scandaten berechnete Oberflächenmodell enthält — zumeist aufgrund von Rechenfehlern bei der Berechnung des Modells und im vorliegenden Fall insbesondere auch aufgrund der geringen Größe der gescannten Objekte — Fehler, die es vor der Weiterverarbeitung zu beseitigen gilt. Sichtbar sind diese Fehler vor allem als Oberflächenrauigkeit oder als Löcher in der Objektoberfläche (Abb. 12a). Die Rauigkeiten können mit einem Befehl zum Glätten des Objektes beseitigt

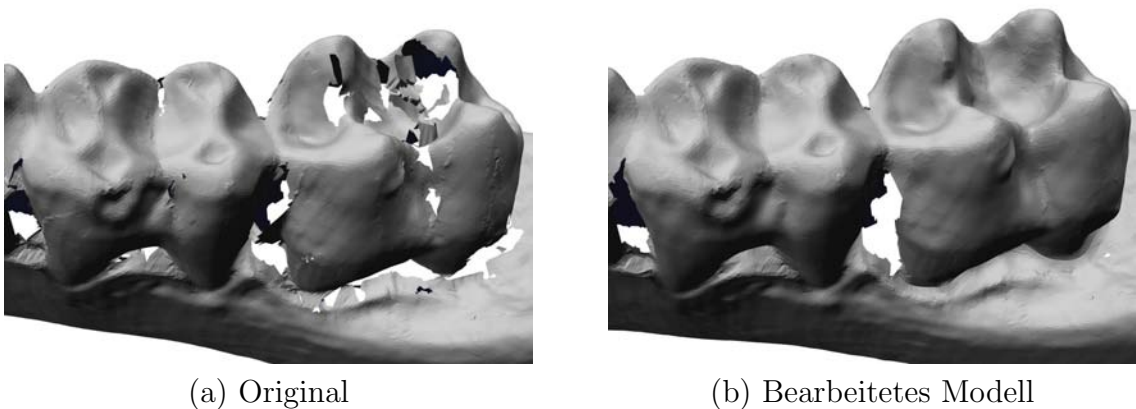
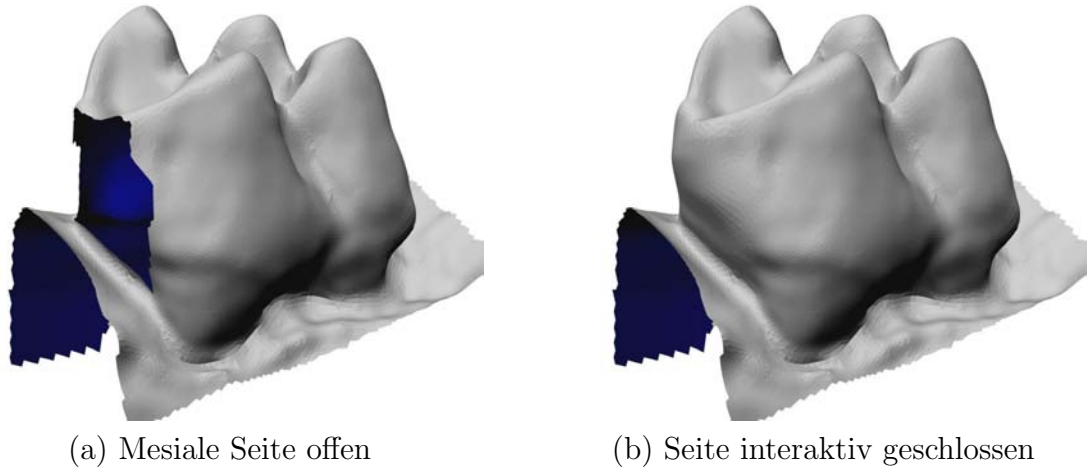


Abbildung 12: Glätten, Entfernen fehlerhafter Bereiche und Füllen von Löchern im Originalscan. (*C. aethiops*, Individ.Nr. 69141)

werden. In 20 Iterationen läuft ein Algorithmus über den Datensatz und bereinigt ihn derart, dass im Anschluss ein glattes Modell resultiert. Kleine Löcher in der Oberfläche können einfach mit dem Befehl „fill holes“ beseitigt werden. Wenn diese Löcher zu groß sind und eine fehlerhaft geschlossene Oberfläche resultiert, können diese Löcher auch interaktiv geschlossen werden. Dazu legt der Benutzer ein Netz über die zu schließende Stelle, das — mit einiger Übung — in Abhängigkeit von der Gestalt der das Loch begrenzenden Kanten so geformt werden kann, dass es der realen Oberfläche entspricht. Im Anschluss wird dann das Loch entsprechend durch einen Softwarealgorithmus geschlossen (Abb. 12b).

Das letztgenannte Verfahren wird auch dazu verwendet, um die mesiale und distale Seite der isolierten Molaren zu schließen. Da die kompletten Zahnreihen gescannt wurden, sind keine Oberflächeninformationen über die Form der nicht sichtbaren Kontaktbereiche zwischen den Zähnen bekannt. Die verwendeten Softwarealgorithmen des Moduls IMEdit liefern aber realistische und akzeptable Ergebnisse (Abb. 13). Das so erhaltene Einzelzahnmodell kann im Anschluss für die Messungen vorbereitet werden.

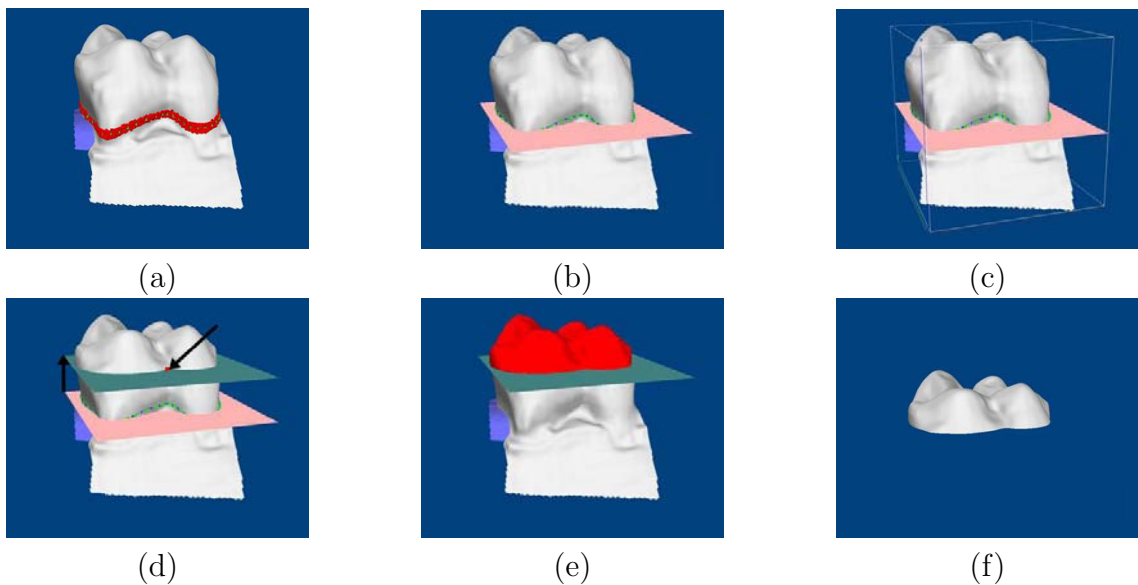


(a) Mesiale Seite offen

(b) Seite interaktiv geschlossen

Abbildung 13: Schließen der Seiten des digitalen Zahnmodells (*C. aethiops*, Individ.Nr. 69141)

Die Referenzebene Bei Messungen ist es wichtig, dass die Messwerte miteinander vergleichbar sind. Voraussetzung dafür ist, dass alle Zähne eine einheitliche Ausrichtung aufweisen. Dazu werden die Koordinatensysteme der einzelnen Modelle vereinheitlicht, indem eine Referenzebene eines Zahnmodells als XY-Ebene des Koordinatensystems dieses Modells definiert wird. Entsprechend Wood (1993),



(a)

(b)

(c)

(d)

(e)

(f)

Abbildung 14: Erstellen der Referenzebene (a)-(c) und Isolierung des Okklusalbereichs (d)-(f). Beschreibung s. Text

Wood und Abbott (1983) und Ungar et al. (2002) wurde als Referenzebene eine Ebene durch den Zervikalrand der Molaren gewählt, da diese Ebene auch bei abgekauten Zähnen definiert werden kann. Dazu wurde zunächst, unterstützt durch die Fotos der Zähne, in das Molarenmodell interaktiv eine Polylinie (eine Linie mit

mehreren Knotenpunkten) entlang des Zervikalrandes eingezeichnet. Im Anschluss wurden alle Vertices (Dreiecksknotenpunkte) des Modells ausgewählt, die sich in einer Entfernung von 0,2mm zum Zervikalrand befanden (Abb. 14a). Dies sollte mögliche Unebenheiten auf der Modelloberfläche ausgleichen, die zu Fehlern bei der Berechnung der Ebene führen könnten. Schließlich wurde mit Hilfe der Software eine *best-fit*-Ebene durch diese markierten Modellpunkte berechnet (Abb. 14b). In einem anschließenden Schritt konnte dann das Koordinatensystem des Zahnmodells so verändert werden, dass die berechnete Zervikalebene der XY-Ebene des neuen Koordinatensystems entsprach (Abb. 14c).

Weiterhin sollte in die Untersuchung lediglich der Okklusionsbereich des Zahnes eingehen. Für die Messungen wurde daher dieser Bereich der Molaren isoliert. Bei der Untersuchung der Originalzähne fiel auf, dass alle Abkauungsspuren immer okklusal von einem Punkt zu finden waren. Dieser Punkt befindet sich auf der Außenseite des Zahnes, am unteren Rande der Grube zwischen den bukkalen Höckern der unteren Molaren und den lingualen Höckern der oberen Molaren (s. Pfeil Abb. 14d). Der Okklusalbereich der Molaren wurde daher als der Bereich des Zahnes definiert, der okklusal von diesem Punkt liegt. Zur Isolierung dieses Bereichs wurde die Referenzebene parallel verschoben, dass sie durch diesen beschriebenen Punkt führt. Das Zahnmodell wurde anschließend mit dieser Ebene geschnitten und der Okklusalbereich getrennt abgespeichert (Abb. 14d-f). Die verschobene Referenzebene, die damit die Basis des Okklusalbereichs bildet, wird im Folgenden als Okklusalebene bezeichnet.

Markierung der Abkauungsspuren Da nicht nur die gesamte Okklusalmorphologie, sondern auch die Lage der Abkauungsspuren quantifiziert werden sollten, mussten diese zunächst in das Computermodell eingezeichnet werden. Zwar sind viele dieser Spuren bereits im Modell gut zu erkennen, wie glatte Areale an Stellen von Facetten oder kleine Einbuchtungen bei freiliegendem Dentin, aber aufgrund der geringen Größe der Cercopithecoidea-Molaren sind die meisten Abkauungsspuren auf dem Modell nicht direkt sichtbar.

Beim Eintragen der Facetten und anderen Abrasionsspuren wurden die Fotos, die mittels Binokular und Kamera angefertigt worden waren, zu Hilfe genommen. Das Zahnmodell wurde dazu in dieselbe Perspektive gedreht, aus der das entsprechende Foto aufgenommen worden war, was auf einem zweiten Bildschirm dargestellt wurde (Abb. 15). Dies ermöglichte eine exakte Übertragung der Abkauungsspuren auf das digitale Modell.

Dentinareale, Facetten und andere Spuren wurden mit Hilfe von Polylinien auf der Objekttoberfläche eingezeichnet. Auf die Charakterisierung und Quantifizierung dieser Spuren wird in Abschnitt 5.2.3 näher eingegangen. Es zeigte sich, dass bereits in frühen Abkauungsstadien bei allen untersuchten Cercopithecoidea auf der gesamten Okklusalfäche Abkauungsspuren erkennbar sind. Entgegen der Arbeiten von Maier (1977a) und Kay (1977, 1978) (Abb. 1 und 2) konnten dabei nicht nur je eine klar abgegrenzte Attritionsfacette auf jeder Höckerflanke beobachtet werden.



Abbildung 15: Facettenmarkierung am Computer

Das Bild, das sich zeigte, entsprach eher den von Janis (1984, 1990) beobachteten Attritionsarealen, bei denen auf jeder Höckerflanke mehrere Facetten ausgebildet werden (Abb. 3). Eine Vielzahl von Facetten, in der Regel mehr als 30 auf jedem Zahn, die teilweise auch ineinander übergingen, waren auf den Okklusalfächen der Cercopithecoidea-Molaren zu sehen. Die Messung jeder einzelnen Facette schien für die vorliegende Arbeit nicht sinnvoll. Vielmehr bestand die Gefahr, dass aufgrund der sehr geringen Objektgröße Messfehler die Aussagekraft einer zu detaillierten Messung reduzieren würden. Daher wurde entschieden, Facetten nach ihrer Lage zu Funktionsarealen zusammenzufassen. Es wurden 19 solcher Areale definiert (Abb. 16): jeweils die mesiale (rot) und distale (gelb) Höckerflanke sowie die Spitze (grün) von Protoconid, Metaconid, Hypoconid und Entoconid bei M_2 bzw. Paraconus, Protoconus, Hypoconus und Metaconus bei M^1 und M^2 , Fovea anterior und posterior (violett), Zentralfossa (violett) sowie die Facetten auf dem bukkalen bzw. lingualen Aspekt von Protoconid bzw. Protoconus (orange) und Hypoconid bzw. Hypoconus (blau).

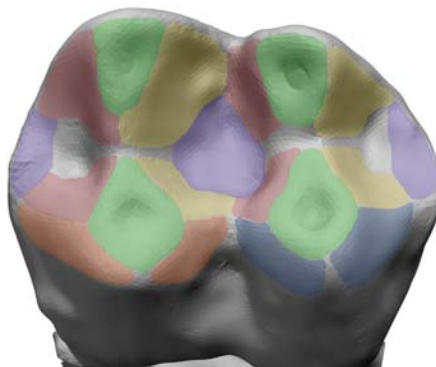


Abbildung 16: Okklusalansicht eines Molarenmodells (li. M_2 von *C. aethiops*, Individ.Nr. 69145) mit zusammengefassten Facettenrealen (Farbcodierung s. Text)

5.2.3 Messungen

Zur Quantifizierung der Molarenmorphologie mussten neue Parameter gefunden werden, die geeignet sind, funktionsmorphologisch relevante dreidimensionale Strukturen zu charakterisieren. Außerdem wurde ein nicht ordinalskaliertes Schema zur Bewertung der Abkautung angestrebt. Dadurch sollte ein Vergleich von Molaren in fortschreitender Abkautung ermöglicht werden, ohne die Zähne in „Abkautungsgruppen“ zusammenfassen zu müssen, was zu weniger differenzierten Ergebnissen führen würde.

Die erfassten Maße können in folgende vier Kategorien unterteilt werden:

I. Längenmaße Obwohl neue Techniken die Erfassung neuer Maße ermöglichen, ist es sinnvoll, auch etablierte Maße mit in die Analyse aufzunehmen. Zum einen enthalten auch zweidimensionale Längenmaße wichtige Informationen über die Zahnmorphologie. Zum anderen können nur anhand dieser Maße Ergebnisse neuer Untersuchungen mit alten verglichen werden.

Etablierte Längenmaße⁵ sind:

- größte mesio-distale Länge der Zahnkrone (MD);
- größte bukkolinguale Breite der Zahnkrone am mesialen und am distalen Höckerpaar, gemessen senkrecht auf die mesio-distale Länge (BL ant/ BL post);
- Höckerhöhe von Protoconid (PCH), Metaconid (MCH), Hypoconid (HCH) und Entoconid (ECH) bzw. Paraconus (PaCH), Protoconus (PrCH), Hypoconus (HCH) und Metaconus (MCH).

Um die Länge und Breite der Zahnkrone zu messen, wurde zunächst um die Basis des isolierten Okklusalbereichs auf dem Zahnmodell eine Polylinie gelegt und diese im Format *.igs als *Zahnumfang.igs* exportiert. Dann wurde diese Datei in das CAD-Programm Rhinoceros 1.1 importiert und in 2D projiziert. Dies war notwendig, da durch das interaktive Einzeichnen die Polylinie an manchen Punkten nicht exakt an der Unterkante des Okklusalbereichs verläuft. Die so erhaltene Kurve besitzt dadurch eine dritte Dimension, so dass die durch die Kurve umschlossene Fläche nicht exakt dem Querschnitt des Zahnes an der Basis des Okklusalbereichs entspricht. Um Messfehlern vorzubeugen, muss daher zunächst diese Polylinie — so wie auch jede andere interaktiv in das Zahnmodell eingefügte Linie, die ein zweidimensionales Maß darstellen soll — auf eine Ebene projiziert werden, um diese Zweidimensionalität zu gewährleisten.

In Anlehnung an Kullmer et al. (2002) sollte die mesio-distale Längsachse des Zahnes gefunden werden, indem jeweils an die bukkale und linguale Seite des Zahnumrisses eine Tangente angelegt werden sollte und die Winkelhalbierende dieser zwei Tangenten die Ausrichtung der Längsachse anzeigen sollte. Bei den Molaren der Colobinen musste jedoch festgestellt werden, dass die im natürlichen Gebiss erkennbare Längsachse der so errechneten nie entsprach. Es wurde jedoch weiter beobachtet,

⁵in Klammern angegeben sind die in der Arbeit verwendeten Abkürzungen

dass die Längsachse in der Regel der mesio-distal verlaufenden Fissur der Molaren folgt. Daher wurden außerdem die Umrisse der Einzelhöcker (s.u.) in das Programm importiert, ebenfalls in 2D projiziert und anhand des so erkennbaren Fissurverlaufs die Längsachse eingezeichnet. Parallel dazu konnten dann die größte mesio-distale Länge und senkrecht darauf die größte bucco-linguale Breite in Höhe des mesialen sowie des distalen Höckerpaares eingezeichnet und ausgemessen werden.

Die Höckerhöhen wurden mit dem PolyworksTM Modul IMInspect gemessen. Dazu wurde das dreidimensionale Modell des Okklusalebereichs in das Programm eingeladen und die Okklusalebene rekonstruiert, da sie nicht aus dem Modul IMEdit übernommen werden konnte. Dazu wurde eine Ebene durch drei beliebige Punkte an der Unterkante des Okklusalebereichs gelegt. Anschließend wurden die höchsten Punkte der vier Höcker bestimmt und jeweils die Entfernung dieser Punkte von der Okklusalebene gemessen.

Das Modul IMInspect bietet außerdem die Funktion, anhand der Messung des Abstandes jedes Oberflächenpunktes von der Okklusalebene ein „Falschfarbenbild“ des Zahnmodells zu erstellen. Dieses Bild wurde zwar nicht quantitativ ausgewertet; die farbliche grafische Darstellung dieser Messungen erlaubt jedoch eine detaillierte qualitative Analyse der Zähne, da anhand der Farbverteilung bereits beispielsweise die Ausdehnung der Foveae, die Steilheit der Höcker oder die Schärfe der Grate erkannt werden können.

II. Flächenmaße Die Erfassung der Oberfläche eines dreidimensionalen Objektes ist die „klassische“ Anwendung dreidimensionaler Messtechniken (Strait 1993, Reed 1997). Außerdem ist es sinnvoll, auch die Basisfläche verschiedener Elemente der Zahnkrone (in 2D) zu erfassen. Die 2D-Basisfläche der Zahnkrone wurde in früheren Untersuchungen bereits als Maß der Zahngröße statt des bis dahin (und heute immer noch, z.B. Swindler 2002) verwendeten Produktes aus Zahnlänge und Zahnbreite erfasst (z.B. Hlusko et al. 2002). Folgende Flächen wurden gemessen:

- gesamte 3D-Oberfläche des Okklusalebereichs (CA 3D);
- 2D-Basisfläche des Okklusalebereichs (CA 2D);
- 3D-Oberfläche der einzelnen Höcker (PaCA 3D, PrCA 3D, PCA 3D, MCA 3D, HCA 3D, ECA 3D);
- 2D-Basisfläche der einzelnen Höcker (PaCA 2D, PrCA 2D, PCA 2D, MCA 2D, HCA 2D, ECA 2D);
- Fläche des freigelegten Dentins (dentin 3D).

Die 3D-Oberflächen können direkt mit PolyworksTM im Modul IMEdit gemessen werden. Zunächst wird die zu messende Fläche markiert und dann gemessen. Zur Erfassung der exakten Oberfläche der Einzelhöcker wurden zunächst die Höckergrenzen,

definiert durch den Fissurenverlauf, mit Polylinien markiert, dann die Dreiecke der Modelloberfläche in den Bereichen der Höckergrenzen so ausgerichtet, dass sie gerade verlaufende Grenzen ergeben, und schließlich die Oberflächen der vier Einzelhöcker als einzelne Gruppen innerhalb des Objektes voneinander getrennt. Ebenso wurde mit den bereits markierten Dentinarealen verfahren. Jede Gruppe, in diesem Fall also der Dentinbereich sowie die Einzelhöcker, kann dann separat markiert und gemessen werden.

Die 2D-Basisflächen wurden mit dem Programm Rhinoceros 1.1 erfasst. Dazu wurden zunächst, wie bereits beschrieben, die Polylinien, die die Zahnkrone sowie die Höcker umrandeten, im Format *.igs exportiert, in Rhinoceros importiert und in 2D projiziert. Mit Hilfe des Programms kann dann die so entstandene 2D-Fläche gemessen werden.

Entsprechend der oben erwähnten Tradition wurde neben den genannten Messungen die Zahnfläche mit $CA = MD \cdot BL(\text{maximal})$ berechnet.

Außerdem wurden der prozentuale Anteil der jeweiligen Höckeroberflächen an der gesamten Oberfläche des Okklusalsbereichs berechnet (%PaCA, %PrCA, %PCA, %MCA, %HCA, %ECA)

Um ein metrisch skaliertes Maß zur Bestimmung der Abkauung zu erhalten und damit eine bessere Vergleichbarkeit der Molaren zu gewährleisten, wurde schließlich der prozentuale Anteil der gemessenen Dentinfläche an der Gesamtoberfläche des Okklusionsbereiches gemessen (% dentin).

III. Indices Indices werden berechnet, um den Einfluss absoluter Größenunterschiede zu eliminieren und die Vergleichsanalysen anhand relativer Maße durchzuführen. Zwei verschiedene Arten von Indices wurden für die vorliegende Untersuchung berechnet:

- relative Höckerhöhen, berechnet aus der Höhe der jeweiligen Höcker im Verhältnis zur bucco-lingualen Breite des Zahnes, mesial oder distal, in Abhängigkeit vom betreffenden Höcker (z.B. PaCH/BL ant, ECH/BL post) (indexPaCH, indexPrCH, indexPCH, indexMCH, indexHCH, indexECH)
- Reliefindex: Der Reliefindex drückt die Stärke des Reliefs aus, d.h., dass in der Regel ein hoher Indexwert eine Okklusalfäche mit hohen Höcken und tiefen Bassins repräsentiert. Aber auch tiefe Dentinbassins können hohe Indexwerte verursachen (M'Kirera & Ungar 2003, Ungar & M'Kirera 2003, s. auch Abschnitt 7). Dieser Index kann sowohl für den gesamten Okklusalsbereich berechnet werden (index CA) sowie für die einzelnen Höcker individuell(index PaCA, index PrCA, index PCA, index MCA, index HCA, index ECA). Der Reliefindex wird berechnet mit $\text{index CA} = CA\ 3D/CA\ 2D$, $\text{index PaCA} = PaCA\ 3D/PaCA\ 2D$ etc.

IV. Winkelmaße Kay und Hiimae (1974) versuchten als erste, die komplexe Okklusalmorphologie von Molarenoberflächen anhand von Winkelmaßen auszudrücken:

„A molar tooth surface is a set of planes and features oriented at various angles to each other in space” (Kay & Hiimae 1974, S. 240).

Aufgrund des fehlenden methodischen Inventars wurde dieser Ansatz jedoch bald wieder aufgegeben (Kay, pers. Komm.). Die Idee der Autoren war es, die Zahnoberfläche mittels einer Technik aus der Geologie (Lahee 1957) wie eine Landschaftsoberfläche zu erfassen und zu beschreiben. Die Lage von Hängen wird damit in zwei Winkelmaßen erfasst: dem Fallwinkel *dip*, der die Steilheit des Hanges reflektiert, und dem Streichwinkel *strike*, der die Fallrichtung in Bezug auf die Himmelsrichtung beschreibt.

Kullmer und Kollegen (Kullmer et al. 2002a, b, 2004, Ulhaas et al. 2004, in press) konnten diesen Ansatz in die dreidimensionale Analyse der Zahntopografie integrieren. Mit Hilfe der Winkelmaße *strike* und *dip* kann die Lage von Facetten auf der Okklusalfäche ausgedrückt werden. Zum Erfassen dieser Maße müssen Referenzen gegeben sein, zu denen die Lage der Facetten in Bezug gesetzt werden kann. Der Fallwinkel *dip* wird zwischen der Facette und der Referenz- bzw. Okklusalebene gemessen, der Streichwinkel *strike* drückt die Ausrichtung der Facette in Relation zur Längsachse des Zahnes (s.o.) aus (Abb. 17). Da eine Facette in der Regel keine Ebe-

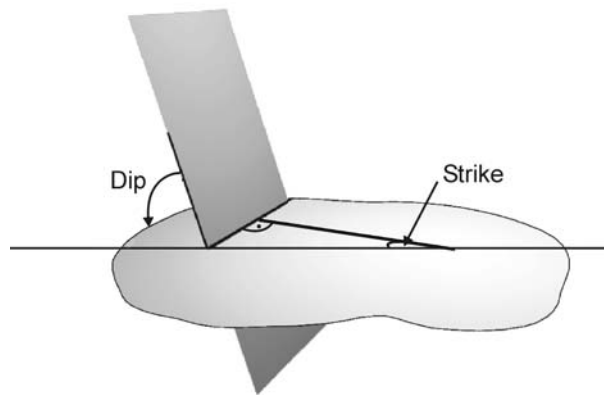


Abbildung 17: Schematische Darstellung der Maße *strike* und *dip*

ne darstellt, sondern vielmehr eine mehr oder weniger gewölbte Oberfläche besitzt, kann außerdem nicht die Ausrichtung der Facette selbst erfasst werden, sondern es muss eine Ebene durch diese Facette gelegt werden, die diese in ihrer Ausrichtung repräsentiert. Die Winkel werden dann zwischen dieser Ebene und den Referenzen gemessen. In der vorliegenden Arbeit wurde ebenso vorgegangen. Hier wurde jedoch nicht die Lage der einzelnen Facetten gemessen, sondern vielmehr die der Facettenreale auf den Höckerflanken (s. Abschnitt 5.2.2).

- Dementsprechend wurden die Maße *strike* und *dip* für jede nach mesial und distal weisende Höckerflanke sowie den Bereich der Höckerspitze gemessen

(strikePaCaussen, dipPaCaussen, strikePaCflat, dipPaCflat, strike PaCinnen, dipPaCinnen, strikePrCaussen, dipPrCaussen, strikePrCflat, dipPrCflat, strikePrCinnen, dipPrCinnen, strikePCaussen, dipPCaussen, strikePCflat, dipPCflat, strikePCinnen, dipPCinnen, strikeMcaussen, dipMcaussen, strikeMCflat, dipMCflat, strikeMCinnen, dipMCinnen, strikeHcaussen, dipHcaussen, strikeHCflat, dipHCflat, strikeHCinnen, dipHCinnen, strikeEcaussen, dipEcaussen, strikeECflat, dipECflat, strikeECinnen, dipECinnen).

- Des Weiteren wurden, in Anlehnung an die Arbeit von Walker und Murray (1975) (s. Abschnitt 3.2), die Winkel zwischen den mesialen und distalen Höckerflanken jedes Höckers gemessen, um die Schärfe der Scherkante der Höcker festzustellen (WinkelPaC, Winkel PrC, WinkelPC, WinkelMC, WinkelHC, WinkelEC).

Die Ebenen, die die Ausrichtung der Facettenareale repräsentieren, wurden mit PolyworksTM, Modul IMEdit in die Facettenareale hineingelegt, indem diese Areale zunächst markiert wurden und dann die Software eine *best-fit*-Ebene in diese Fläche berechnete.

Der Fallwinkel *dip* konnte ebenfalls im Modul IMEdit berechnet werden, indem die *best-fit*-Ebene eines Facettenbereiches und die Okklusalebene markiert wurden und der Winkel zwischen den Normalenvektoren dieser Ebenen zu berechnet wurde. Entsprechend geschah die Winkelmessung zwischen den *best-fit*-Ebenen der mesialen und distalen Höckerflanken.

Für die Messung des Streichwinkels *strike* musste zunächst die Schnittgerade zwischen der *best-fit*-Ebene und der Okklusalebene mit einer Linie markiert werden. Diese Linie wurde dann im Format *.igs in den entsprechenden Zahnuriss mit eingezeichneter Längsachse im Programm Rhinoceros 1.1 importiert und in 2D projiziert, so dass schließlich in diesem Programm der Winkel zwischen der Längsachse und der Schnittgeraden gemessen werden konnte.

Trotz der eindeutigen Information, die die gemessenen Winkel transportieren, sind die Messungen aufgrund der Datenfülle und der Tatsache, dass für jedes Areal zwei getrennte Maße existieren, nicht sehr übersichtlich. Zur Vereinfachung der Analyse können die Maße jedoch in einem speziellen Diagrammtyp dargestellt werden, dem Stereonet-Diagramm, auch Stereoplot genannt.

Der Stereoplot stellt eine in 2D projizierte Halbkugel dar, in der die Lage der gemessenen Flächen in Form von Kurven, den sogenannten Großkreisen, abgebildet wird (Abb. 18). Die Kurven stellen dabei die Schnittlinien zwischen den Flächen mit der Halbkugel dar. Dabei bestimmt der Wert des Fallwinkels *dip*, wie weit die Kurve vom Rand des Kreises entfernt liegt, wobei eine steile Fläche näher zum Zentrum des Kreises liegt, eine flache Fläche dagegen eher am Rand des Kreises. Der Wert des Streichwinkels *strike* dagegen definiert die Lage der Endpunkte des Großkreises. Liegt der Großkreis mit den Endpunkten gegen 0 zeigt das ein Einfallen der

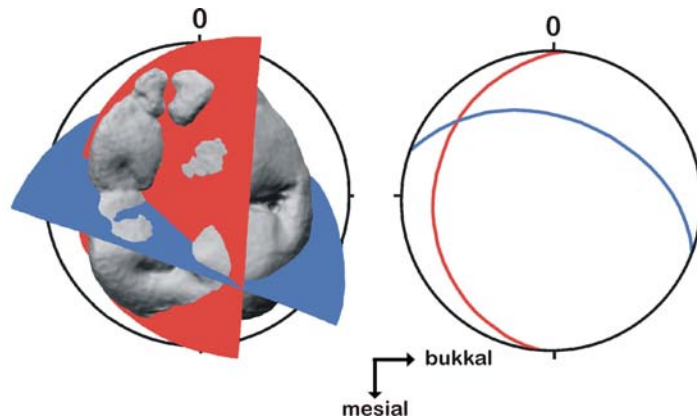


Abbildung 18: Darstellung des Prinzips des Stereonet-Diagramms, dargestellt am Beispiel eines hominiden Molaren: links Molarenmodell (li. M₂ von SKW 5) mit eingezeichneten *best-fit*-Ebenen in Facette 5 (Metaconid) (blau) und Facette 9 (Hypoconid) (rot), platziert oberhalb einer Halbkugel; rechts der entsprechende Stereoplot mit eingezeichneten Großkreisen, die die Lage Facetten abbilden. (nach: Ulhaas et al. in press, verändert)

gemessenen Ebene nach bukkal oder lingual (je nachdem, ob der Großkreis rechts oder links der 0-Achse des Stereonet-Diagramms liegt). Liegt der Großkreis dagegen eher senkrecht zu dieser 0-Achse weist das auf eine nach mesial bzw. distal fallende Ebene hin.

In einen Stereoplot können die Messwerte eines Zahnes eingetragen werden, so dass auf einen Blick die Architektur des Okklusalbereiches erkennbar ist. Es können aber auch bspw. die Werte eines bestimmten Facettenbereiches von verschiedenen Zähnen mit unterschiedlicher Abkautung eingetragen werden, so dass deutlich wird, wie sich die Lage dieses Bereiches mit zunehmender Abkautung verändert.

5.2.4 Protokoll der Datenaufnahme

Arbeitsschritt		Verwendete Hilfsmittel
1	Auswahl der Individuen	
2	Fotodokumentation des Gebisses, der Molaren und der Abkauungsspuren	Leica Binokular MZ12 mit Kamera Leica DC 300
3	Bedampfen der Kiefer	Ammoniumchlorid (NH ₄ Cl) Bunsenbrenner, Glasrohr, Blasebalg
4	Scanning der Kiefer	System OptoTOP, Fa. Breuckmann Kleinsten Messbereich Scanmodus „fast“ vier Beleuchtungsstufen
5 a	Zusammenfügen der Einzelaufnahmen Format *.bre	Polyworks™ Modul IMAlign Modus „1 point pair alignment“ Alignment Parameter: Maximum Distance 0.065 Subsampling 1/4 Convergence 0.000001
b	Auswahl der „best data“, Entfernen aller anderen Datenpunkte mit Ausnahme eines Überlappungsbereichs	Polyworks™ Modul IMAlign select → best data → grow 5 → invert → delete
6	Erstellen des Oberflächenmodells des gesamten Kiefers Format *.pol	Polyworks™ Modul IMMerge Merge Parameter: Gitternetzdicke 0,065 mm Reduktionstoleranz 0,0001
7 a	Isolieren eines Einzelzahnes (Löschen nicht benötigter Bereiche)	Polyworks™ Modul IMEdit
b	Abspeichern als separates Modell *.pol	
8 a	Bearbeiten des Zahnmodells: Glätten	Polyworks™ Modul IMEdit Edit → Vertices → Smooth Edit → Triangles(Advanced) → Fill in Holes oder Creation Toolbar → Create M by N rectangular surface
b	Entfernen der Löcher	
9 a	Erstellen der Referenzebene: Markieren des Zervikalrandes mit einer Polylinie	Polyworks™ Modul IMEdit Creation Toolbar → Anchor Closed Curve Select → Vertices → Both Sides of Curve → 0.2
b	Markieren aller Vertices mit dem Abstand von 0,2 mm	

9	c	Berechnung der <i>best-fit</i> -Ebene	Edit → Plane → Best Fit
10	a	Anpassen des Koordinatensystems: Erstellen der XY-Ebene des Originalkoordinatensystems	Polyworks™ Modul IMEdit Edit → Plane → XY-Plane
	b	Vertauschen der XY-Ebene mit der Referenzebene	Edit → Coordinate System → Plane first-second
11	a	Umranden des Modells mit einer Polylinie (=Zahnumfang)	Polyworks™ Modul IMEdit Creation Toolbar → Anchor Closed Curve
	b	Export der Polylinie als *.igs	File → Export Object → Curves to IGES
12	a	Umranden der Einzelhöcker mit Polylinien	s. 11 a
	b	Export der Polylinien als *.igs	s. 11 b
13	a	Separierung der Oberflächendreiecke der vier Höckerbereiche als getrennte Gruppen	Polyworks™ Modul IMEdit
	b	Ausmessen der Oberflächen der Einzelhöcker	Select → Triangles → From Selected Groups Special → Measure → Area
14		Einzeichnen aller Abrasionsspuren in das Computermodell mit Hilfe von Polylinien	s. 11 a
15	a	Separierung der Oberflächendreiecke des freigelegten Dentins als eigene Gruppe von dem restlichen Modell	s. 13 a
	b	Ausmessen des Dentinbereichs	s. 13 b
16	a	Berechnung von <i>best-fit</i> -Ebenen in die Facettenbereiche	Polyworks™ Modul IMEdit Edit → Plane → Best Fit
	b	Berechnung des Winkels zwischen jeder dieser Ebenen und der Referenzebene (=dip)	Special → Measure → Angle (2 Planes)
17	a	Markieren der Schnittpunkte von jeder <i>best-fit</i> -Ebene mit der Referenzebene am Außenrand der Zahnkrone	Polyworks™ Modul IMEdit
	b	Verbinden dieser Punkte mit einer Linie	Creation Toolbar → Anchor Open Curve
	c	Exportieren dieser Linie als *.igs	s. 11 b

18	a	Vorbereitung der Analyse in IMInspect: Einladen des Modells	Polyworks™ Modul IMInspect File → Import Data → Polygonal File
	b	Rekonstruktion der Referenzebene	Primitive → Plane → From 3 Points
19	a	Messen der Höckerhöhen: Markieren der Höckerspitzen	Polyworks™ Modul IMInspect
	b	Messung der Entfernung zwischen diesen Punkten und der Referenzebene	Compare → Compare Primitive to Primitive
	c	Erstellen eines Falschfarbenmodells	Compare → Compare Data to Primitive
20	a	Vorbereitung der Analyse in Rhinoceros: Import der Kurven „Zahnumfang“.igs und „Höckerumfang“.igs	Rhinoceros 1.1 File → Import File
	b	Projektion dieser Kurven auf eine Ebene	Transform → Project to CPlane
	c	Berechnen der 2D-Flächen (=Grundflächen des Okklusionsbereiches und der Höcker)	Surface → From Planar Curves Analyse → Mass Properties → Area
21	a	Einzeichnen der Längsachse des Zahnes und senkrecht darauf der größten bukko-lingualen Breite im Bereich des mesialen und distalen Höckerpaares	Rhinoceros 1.1 Curve → Line → Polyline Curve → Line → perpendicular From Curve
	b	Messen der Längen dieser Linien	Analyse → Length
22	a	Import der Schnittlinien zwischen Referenz- und <i>best-fit</i> -Ebenen	Rhinoceros 1.1 s. 20 a
	b	Projektion der Kurven auf eine Ebene	s. 20 b
	c	Verbinden der Kurven-Endpunkte zu Geraden	s. 21 a
	d	Messen der Winkel zwischen diesen Schnittgeraden und der Längsachse (= <i>strike</i>)	Analyse → Angle
23	a	Eintragen der Werte von <i>strike</i> und <i>dip</i>	StereoNett 2.46
	b	Erstellen der Stereoplots	
24	a	Eintragen aller Messwerte	MS Excel
	b	Berechnung der Indices und Prozentwerte	

5.2.5 Statistische Verfahren

Daten, die aus wissenschaftlichen Untersuchungen hervorgehen, lassen nur selten die in ihnen erhaltenen Informationen direkt erkennen. Um Erkenntnisse aus den Daten zu gewinnen, die man zu diesem Zweck zusammengetragen hat, bedient man sich der Statistik (Lorenz 1996). Hier können verschiedene Bereiche unterschieden werden. Mit der *deskriptiven Statistik* werden die gewonnenen Daten so dargestellt, dass das Wesentliche erkennbar wird. Die *analytische Statistik* versucht, anhand des vorliegenden Datenmaterials auf Gesamtheiten zu schließen (Köhler et al. 1984).

Die ausgewählten Verfahren, mit denen die vorliegenden Messergebnisse statistisch aufgearbeitet wurden, sollten die Stichprobe vor allem hinsichtlich vorhandener Unterschiede, die zwischen den Unterfamilien bzw. Genera und Arten festgestellt werden können, untersuchen.

Der Fallwinkel *dip* wurde dabei lediglich grafisch analysiert. Der Streichwinkel *strike* dagegen musste aus der statistischen Analyse herausgenommen werden. Aufgrund der komplizierten Messung dieses Winkels anhand einer Skala von 0° bis 360° , innerhalb derer sich die Maße 1° und 359° ähnlicher sind als bspw. die Maße 50° und 100° , können für die statistische Analyse keine sinnvollen Aussagen erwartet werden. Da die Maße auch nicht entsprechend umcodiert werden konnten, wurde diese Variable nicht mit Hilfe statistischer Verfahren, sondern lediglich graphisch anhand der Stereoplots ausgewertet.

Alle anderen Variablen, Längen- und Flächenmaße sowie die Indices, wurden jedoch in die statistische Analyse miteinbezogen. Folgende Berechnungen wurden jeweils für die drei untersuchten Molaren 26, 27 und 37 durchgeführt:

1. Deskriptive Statistik der Längen- und Flächenmaße sowie der Indices zur generellen Beschreibung des Datensatzes, berechnet für die gesamte Stichprobe, getrennt für Cercopithecinae und Colobinae und für alle fünf Arten.
2. Prüfung der Daten der gesamten Stichprobe sowie der Unterfamilien auf Normalverteilung mit dem Kolmogorov-Smirnov-Test.
3. Mittelwertvergleich der Unterfamilien:
 - (a) t-Test für unabhängige Stichproben für normalverteilte Messergebnisse,
 - (b) Mann-Whitney-Test für nicht normalverteilte Messergebnisse.
4. Mittelwertvergleich der Arten:
 - (a) einfaktorielle ANOVA (**A**nalysis of **V**ariance) für normalverteilte Messergebnisse,
 - (b) Kruskal-Wallis-Test für nicht normalverteilte Messergebnisse.
5. Faktorenanalyse mit Hilfe der Hauptkomponentenanalyse zur Reduktion der Daten und des Einflusses der Interkorrelation einzelner Messwerte.

6. Diskriminanzanalyse:

- (a) zur Analyse der Gruppenunterschiede zwischen den Unterfamilien,
- (b) zur Analyse der Gruppenunterschiede zwischen den Arten.

7. t-Test für gepaarte Stichproben zur Evaluierung des Unterschieds zwischen linguale und bukkale Messdaten.

8. Korrelationsanalyse der Messdaten.

Zur grafischen Erfassung der Messergebnisse wurden zudem Streudiagramme erstellt, die die Veränderung folgender Maße mit zunehmender Abkautung (% dentin) darstellen:

1. Reliefindices (index CA, index PaCA, index PrCA, index PCA, index HCA, index MCA, index ECA).
2. Höhenindices (index PaCH, index PrCH, index PCH, index HCH, index MCH, index ECH).
3. Winkel zwischen den mesialen und distalen Höckerflanken.

6 Ergebnisse

6.1 Qualitative Analyse

Beschreibung der Okklusaltopografie Grundsätzlich bestehen wie erwartet große Ähnlichkeiten zwischen den Molaren der untersuchten Cercopithecoidea. Der bilophodonte Grundaufbau dieser Zähne ist bei allen fünf Arten deutlich ausgeprägt. Die analysierten Molaren besitzen dementsprechend vier Höcker, die sich paarweise gegenüberstehen. Die zwei Höcker des anterioren und posterioren Höckerpaars sind jeweils durch Schmelzjoche miteinander verbunden. Die Ausprägung dieser Joche ist innerhalb der Stichprobe jedoch recht unterschiedlich (s.u.). Zwischen den Jochen befindet sich die Zentralfossa, und auch im mesialen und distalen Molarenbereich, anterior des mesialen Jochs und posterior des distalen Jochs, sind kleinere Fossae zu erkennen. Der vierhöckerige Aufbau bewirkt eine eher rechteckige Grundform dieser Molaren, mit einer größeren mesio-distalen und einer kleineren bukkalo-lingualen Ausdehnung.

Anhand der im PolyworksTM Modul IMInspect erstellten Falschfarbenbilder kann die Okklusaltopografie der untersuchten Molaren sehr gut qualitativ zwischen den Arten und Unterfamilien verglichen werden (Abb. 19). Dabei können innerhalb jeder Gruppe bestimmte Charakteristika bezüglich der Okklusalmorphologie festgestellt werden. Im Vergleich von Cercopithecinen und Colobinen wird ein großer Unterschied in der Morphologie der Okklusalfäche erkennbar. Die Höcker der Molaren der Cercopithecinen wirken niedriger und kompakter und sind deutlich breiter und abgerundeter als die der Colobinen. Außerdem liegen bei den Cercopithecinen bukkale und linguale bzw. palatinale Höcker enger beieinander. Die Querjoche zwischen den Höckern der Cercopithecinen sind zudem deutlich weniger ausgeprägt, ebenfalls niedriger und abgerundeter als bei den Colobinen und sind in der Höhe der Längsfissur unterbrochen, was so bei den Colobinenmolaren nicht zu beobachten ist. Bukkale und linguale bzw. palatinale Höcker der Cercopithecinen sind zudem durch ausgeprägte Cristae miteinander verbunden. Bei den Colobinen dagegen besteht eine deutliche Trennung zwischen einem anterioren und einem posterioren Molarenbereich, die jeweils durch das mit einem ausgeprägten Querjoch verbundene Höckerpaar dominiert werden. Dadurch entsteht ein von Kay (1977) bereits erwähntes „Waschbrettmuster“ innerhalb der Molarenreihe, was bei den Cercopithecinen in der Form jedoch nicht ausgebildet ist (*contra* Kay 1977).

Die Form der Fossae unterscheidet sich ebenfalls deutlich zwischen den Unterfamilien. Bei den Cercopithecinen sind vor allem die Zentralfossa, aber auch die anteriore und posteriore Fossa runde tiefe Becken, die von den Höckern bzw. von einer anterioren bzw. posterioren Leiste begrenzt werden. Bei den Colobinen dagegen sind diese Fossae eher lang gestreckte Vertiefungen zwischen den Höckerpaaren, die vor allem im anterioren und posterioren Molarenbereich nicht gegen den anschließenden Zahn abgegrenzt erscheinen. Unterschiede zwischen den Arten werden vor allem anhand der Oberflächenveränderung im Verlauf der Abkautung deutlich:

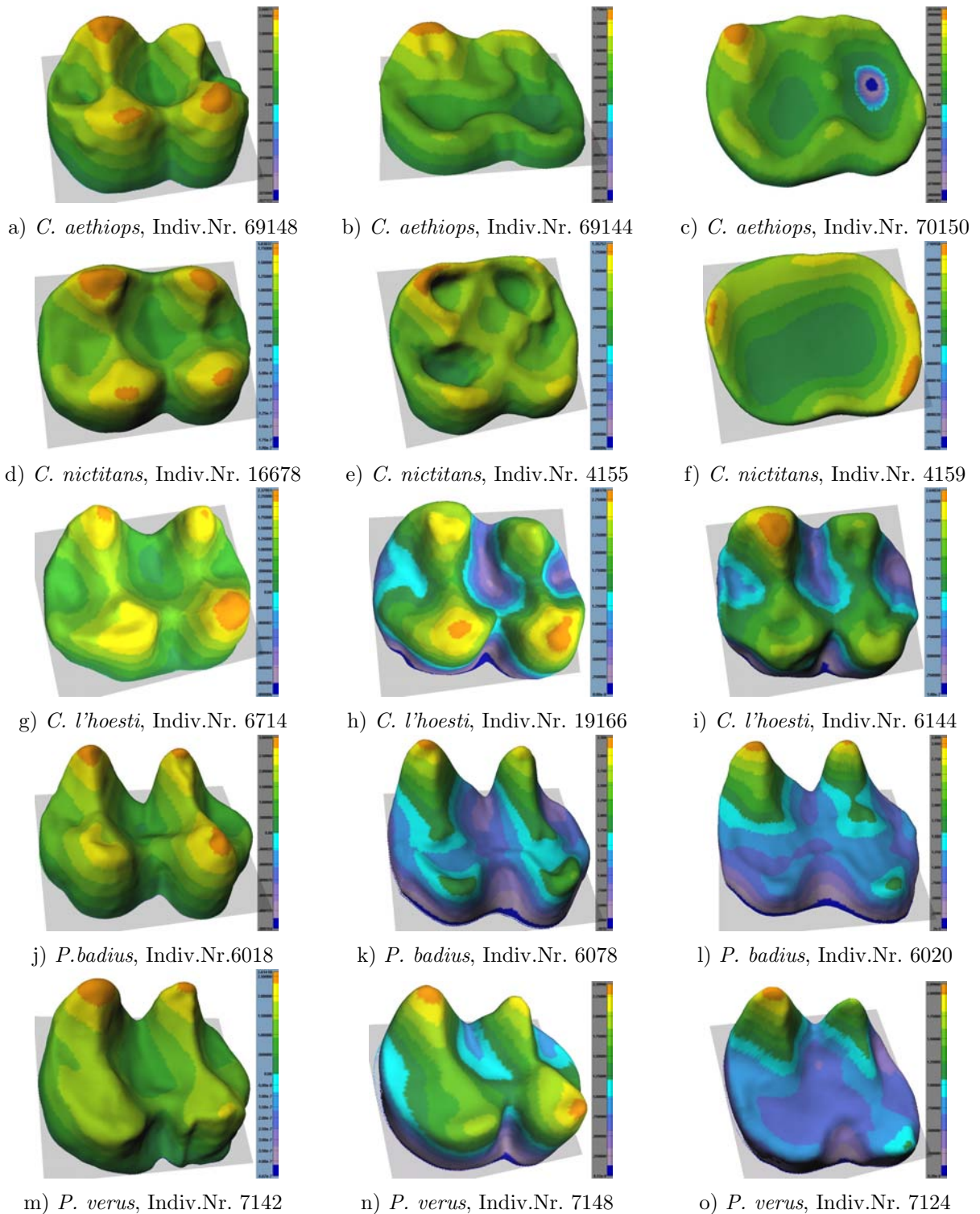


Abbildung 19: Falschfarbenbilder ausgewählter li M₂ in vergleichbaren relativen Abkautungsstadien (außer *C. l'hoesti*) zeigen typische morphologische Charakteristika. (a-c) *C. aethiops*, d-f) *C. nictitans*, g-i) *C. l'hoesti*, j-l) *P. badius*, m-o) *P. verus*)

Bei *C. aethiops* beginnt die Abkautung an den maxillaren palatinalen bzw. mandibularen bukkalen Höckern, wobei erst Protoconus bzw. Protoconid und dann Hypoconus bzw. Hypoconid abflachen. Bei weiter fortgeschrittener Abrasion verlieren dann Metaconus bzw. Entoconid, schließlich auch Paraconus bzw. Metaconid an Substanz. Im Unterschied zu Protoconus/-id und Hypoconus/-id behalten jedoch diese maxillaren bukkalen bzw. mandibularen lingualen Höcker etwas an Relief, vor allem das Metaconid des M₂ bleibt erkennbar prominent. Von diesen jedoch eher kleinen Struktur-„resten“ abgesehen, flacht die Okklusalfäche der Molaren von *C. aethiops* zu einer relativ glatten Fläche ab, die nach palatinal bzw. mandibular nach bukkal geneigt ist.

Die Freilegung des Dentins beginnt nahe der Höckerspitzen, wobei die freigelegten Dentinareale tendenziell in Richtung der Zentralfossa orientiert sind. Die Freilegung schreitet zunächst an den maxillaren palatinalen und mandibularen bukkalen Höckern fort, wo die Dentinbereiche deutlich vergrößert werden. Häufiger kann beobachtet werden, dass zunächst die Dentinareale dieser Höcker miteinander zu einem größeren palatinalen bzw. bukkalen Dentinbecken verschmelzen, bevor auch Verbindungen zu den Dentininseln der maxillaren bukkalen und mandibularen lingualen Höcker entstehen. Im M₂ kommt es aber auch zunächst zu Verbindungen der Dentinareale der anterioren und posterioren Höckerpaare, bevor eine palatinale bzw. mandibular eine bukkale Dentininsel entsteht. Die Zentralfossa wird im Verlauf der Dentinfreilegung immer kleiner und wird wie eine „Schmelzinsel“ maxillar nach bukkal und mandibular nach lingual zwischen die Höcker verschoben, so dass in der Regel immer ein kleiner Schmelzrest zwischen diesen Höckern bestehen bleibt.

Die Abkautung des Okklusionsreliefs der Molaren von *C. nictitans* verläuft nach einem etwas anderen Muster. Hier ist der Unterschied des Substanzverlustes der bukkalen und palatinalen bzw. lingualen Höcker nicht so deutlich wie bei *C. aethiops*. Im maxillaren wie auch im mandibularen M₂ scheinen alle vier Höcker sogar etwa gleich schnell abgekaut zu werden. Dabei wird der gesamte Okklusalbereich zu einer ebenen Fläche abgekaut, die im Unterschied zu *C. aethiops* keine Neigung aufweist. Im Verlauf der Abkautung der Höcker bleibt dabei die Zentralfossa lange als zentrale Schmelzinsel bestehen.

Die Freilegung des Dentins beginnt wie bei *C. aethiops* vor allem auf den palatinalen bzw. bukkalen Höckern, verläuft dann aber etwa gleich schnell auch auf den bukkalen bzw. lingualen Höckern. Zunächst verschmelzen dann die ersteren Dentinbereiche, dann auch die letzteren, und schließlich entsteht um die erwähnte zentrale „Schmelzinsel“ herum ein Dentinband, bevor das Dentin der gesamten Okklusalfäche freigelegt wird.

Die Molaren von *C. lhoesti* sind in ihrem Aufbau typische Cercopithecinenmolaren, weisen jedoch im Gegensatz zu diesen, vor allem im M₂, höhere und schärfere Querjoche auf, und auch die Höcker wirken etwas schmaler und spitzer als die der anderen Cercopithecinen.

Die Abkautung findet bei den untersuchten Molaren vor allem an den maxillaren

palatinalen und mandibularen bukkalen Höckern statt. Während in den unabgekauten Molaren vor allem Hypoconus bzw. -conid dominieren, entsteht im Verlauf der Abkautung ein prominenter Paraconus bzw. Metaconid. Aufgrund des Fehlens stark abradierter Molaren von *C. l'hoesti* kann nicht festgestellt werden, wie sich die Okklusaltopografie dieser Zähne mit fortschreitender Abrasion weiter verändert.

Wie bei den anderen Cercopithecinen beginnt auch bei *C. l'hoesti* die Dentinfreilegung nahe der Höckerspitzen und ist in den maxillaren palatinalen und mandibularen bukkalen Höckern deutlich schneller und stärker als in den anderen Höckern. Im am stärksten abgekauten M¹ von Individuum 61444 kann beobachtet werden, dass auch bei *C. l'hoesti* als erstes die Dentinareale der palatinalen bzw. bukkalen Höcker miteinander verschmelzen. Auch hier kann die weitere Entwicklung im Verlauf der Abrasion nicht festgestellt werden.

Ein deutlich geringerer Substanzverlust im Verlauf der Abrasion kann bei den Molaren von *P. badius* beobachtet werden. In weit fortgeschrittenen Abkautungsstadien weisen jedoch auch in dieser Art die maxillaren palatinalen bzw. mandibularen bukkalen Höcker einen deutlichen Höhenverlust auf. Strukturen dieser Höcker wie bspw. der Umriss können aber auch nach Verlust der eigentlichen Höcker erkannt werden, und die seitlichen Höckerareale, die Facetten aufweisen, bleiben ebenfalls teilweise bestehen. Während also die zwei palatinalen bzw. bukkalen Höcker recht flach abgekaut werden, bleiben die maxillaren bukkalen bzw. mandibularen linguale Höcker bestehen. Trotz eines erkennbaren leichten Substanzverlustes auch dieser Höcker kann im Unterschied zu den Cercopithecinen hier keine Abrundung oder Abflachung durch Abrasion beobachtet werden. Vielmehr bleibt die Form der Höcker mit recht scharfen Jochen auch im Verlauf der Abrasion bestehen.

Die Freilegung von Dentin beginnt an den palatinalen bzw. bukkalen Höckern. Die Dentinareale weisen dabei direkt nach okkusal. Später im Verlauf der Abkautung entstehende Dentinareale an den bukkalen bzw. linguale Höckern befinden sich hier lateral an den Höckerflanken, aber dennoch nahe der Höckerspitzen. Alle Dentinbereiche werden mit zunehmender Abrasion größer. Dabei verbinden sich die Dentinareale der palatinalen bzw. mandibular der bukkalen Höcker als erste durch ein entstehendes mesio-distal verlaufendes Dentinband. Die Dentinflächen der prominenten Höcker verbreitern sich nur kaum, sondern werden zu lang gestreckten Dentinbändern entlang jeweils einer Seite der Querjochs, bis sie sich ebenfalls mit dem palatinalen bzw. bukkalen Dentinbereich verbinden. Zentral zwischen den maxillaren bukkalen und mandibularen linguale Höckern bleibt dabei ein größerer Schmelzbe- reich bestehen.

Die Abkautung der Molaren von *P. verus* ist deutlich geringer als bei denen der Cercopithecinen, jedoch stärker als bei *P. badius*. Der Verlauf der Veränderung der Okklusaltopografie entspricht der der anderen Colobinenart. Bei *P. verus* schreitet der Substanzverlust der maxillaren palatinalen und mandibularen bukkalen Höcker jedoch noch weiter voran, und es kommt zu einer totalen Abflachung, zum Teil ohne differenzierbare Höckerstrukturen. Auch bei den Molaren des kleinen Colobinen blei-

ben die maxillaren bukkalen und mandibularen lingualen Höcker prominent mit gut ausgebildeten Querjochen. Jedoch kommt es auch hier zu einer leichten Abflachung, die etwas stärker ist als es bei *P. badius* zu beobachten ist. Vor allem Metaconus bzw. Entoconid werden stärker abradiert als bei *P. badius*, bei dem beide prominente Höcker, Paraconus und Metaconus bzw. Metaconid und Entoconid, etwa gleich hoch bleiben.

Der Verlauf der Dentinfreilegung entspricht ebenfalls dem der anderen Colobinenart. Zunächst entstehen auf den palatinalen bzw. bukkalen Höckern nach okklusal weisende Dentinareale, dann nach lateral gerichtete Dentinflächen auf den jeweils anderen Höckern. Die Größe der freigelegten Dentininseln nimmt jedoch stärker und schneller zu als bei *P. badius*. Auch hier kommt es zunächst zu einem Verschmelzen des palatinalen bzw. bukkalen Dentins, dann zu einer Verbindung der beiden bukkalen bzw. lingualen Dentininseln mit dieser entstandenen Dentinfläche. Das Schmelzareal zwischen den prominenten Höckern, das auch hier bestehen bleibt, kann dabei deutlich kleiner sein als bei *P. badius*.

Beschreibung der Facetten Bei der Betrachtung der Facettenmuster der einzelnen Molaren fällt zunächst auf, dass hier eine sehr hohe individuelle Variabilität existiert. Herausragende Strukturen der Zahnoberflächen weisen als erste Abschleißspuren auf, und so variabel diese Zahnoberflächen zwischen den Individuen ausgebildet sind, so variabel ist auch das zu beobachtende Facettenmuster.

Es scheint zudem, dass ein kontinuierlicher Wandel der Facetten in Form, Größe und Anzahl vorherrscht. Dabei ein „typisches“ Facettenmuster für eine Art zu finden, wie es die in Abschnitt 3.3.2 erwähnten Autoren postulieren, erscheint daher, zumindest auf den ersten Blick, unmöglich. Bei näherem Hinsehen jedoch stellen sich allgemeine Trends dar, die bei allen oder den meisten Individuen einer Art oder Unterfamilie zu beobachten sind. Diese Trends werden im Folgenden beschrieben.

Bei *C. aethiops* erscheinen die ersten Facetten auf den Höckerspitzen, dann entlang der anterioren und posterioren Randleiste der Molaren und entlang der Joche. Diese Facetten werden größer und breiten sich auf den Höckerflanken aus, bis schließlich die komplette Okklusalfäche mit Facetten bedeckt ist. Die einzelnen Facetten sind relativ groß und verschmelzen miteinander zu noch größeren Abschleißbereichen, in denen keine einzelnen Facetten mehr differenzierbar sind. Auffallend sind zudem die sehr weit nach apikal reichenden Facetten am Außenrand der Molaren, die nach der Systematik von Kay (1978) und Maier (1977a) den Facetten 5-8 entsprechen.

Auch bei *C. nictitans* erscheinen die ersten Facetten auf den Höckerspitzen und breiten sich die Flanken hinunter in Richtung der Foveae aus. Im weiteren Abkautungsverlauf sind dann auch Facetten entlang der Randleisten und Joche zu erkennen, bis schließlich die gesamte Okklusalfäche bedeckt ist. Im Vergleich mit *C. aethiops* sind die Facetten viel kleiner und verschmelzen in einem sehr viel geringeren Grad miteinander wie bei dieser Art. Auch bei sehr starker Abrasion mit nur geringen Schmelzresten auf der Okklusalfäche sind noch einzelne Facetten differenzierbar (s. z.B. M² von Individuum 4159). Facetten 5-8 sind auch bei *C. nictitans* gut erkenn-

bar, reichen aber nicht so tief die Seite der Molaren hinunter wie bei *C. aethiops*. Bei *C. lhoesti* scheint die Ausbreitung der Facetten schneller zu geschehen als bei den anderen Cercopithecinen, und schon zu Beginn der Abkautung sind Facetten sowohl auf den Höckerspitzen als auch entlang der Joche zu erkennen. Die Facetten werden größer und breiten sich die Höckerflanken hinunter aus. Dabei verschmelzen sie teilweise miteinander, jedoch in einem geringeren Grad als bei *C. aethiops*. Anders als bei den anderen Cercopithecinen kann bei diesen Molaren eine Trennung eines anterioren und eines posterioren Facettenbereichs beobachtet werden. Auf den untersuchten Zähnen ist dennoch eine Tendenz zur Ausbreitung und Verschmelzung der Facetten über die gesamte Okklusalfäche erkennbar. Ob dieses in stark abradier-ten Molaren von *C. lhoesti* tatsächlich zu beobachten ist, kann aber anhand dieser Stichprobe nicht endgültig entschieden werden. Facetten 5-8 sind ebenfalls bei *C. lhoesti* gut erkennbar, ohne jedoch die Ausprägung wie bei *C. aethiops* aufzuweisen. Zusammenfassend kann für die Ausbildung und die Veränderung der Facettenmuster der Cercopithecinen folgendes festgestellt werden: Die ersten Facetten erscheinen auf den Höckerspitzen und breiten sich flächig in Richtung der Foveae auf. Eine Ausnahme davon stellt *C. lhoesti* dar, bei dem vor allem auf dem M₂ eine Trennung von anteriorem und posteriorem Facettenbereich beobachtet werden kann. Die Facetten auf den Höckerspitzen bleiben als solche zumeist gut von den Facetten auf den Höckerflanken differenzierbar. In fortgeschrittenen Abkautungsstadien kann eine Ausbreitung der Facetten über den gesamten Okklusalbereich beobachtet werden. Die Facetten 5-8 sind bei allen Cercopithecinen gut erkennbar und sind bei *C. aethiops* besonders stark ausgeprägt.

Die Okklusalfäche der Molaren von *P. badius* weist bereits zu Beginn der Abkautung eine große Anzahl kleiner Facetten auf. Dadurch ist schon sehr früh im Verlauf der Abrasion ein großer Teil der Oberfläche mit Facetten bedeckt. Die Ausbreitung der Facetten bei *P. badius* verläuft nicht in Richtung der Foveae, sondern entlang der Joche. Die Facetten verschmelzen miteinander in bucco-lingualer Richtung, so dass bis in späte Abkautungsstadien ein anteriorer und ein posteriorer Facettenbereich getrennt voneinander zu beobachten sind. Durch das Verschmelzen reduziert sich die anfangs große Anzahl der Facetten deutlich. Facetten 5-8 sind bei *P. badius* zunächst nicht zu beobachten, erscheinen dann aber mit zunehmender Abrasion und fortschreitendem Verlust von Protoconus/-id und Hypoconus/-id und nehmen in ihrer Größe deutlich zu.

Die Anzahl der Facetten auf der Okklusalfäche der Molaren von *P. verus* ist nicht ganz so hoch wie bei *P. badius*, aber sie sind von Anfang an etwas größer. Auch hier sind schon zu Beginn der Abkautung Facetten auf den Höckerspitzen und entlang der Joche zu finden. Die Ausbreitung erfolgt ebenfalls hauptsächlich entlang der Joche, aber auch die Höckerflanken hinunter in mesio-distaler Richtung. Das Verschmelzen der Facetten ist bei *P. verus* in einem stärkeren Maß zu finden als bei *P. badius*, jedoch bleiben auch hier der anteriore und der posteriore Facettenbereich voneinander getrennt (s. z.B. M₂ von Individuum 7124). Eine Verbindung dieser Bereiche erfolgt nur durch das freigelegte Dentin. Facetten 5-8 sind bei den Molaren von *P.*

verus kaum ausgebildet.

Die Colobinen weisen zusammenfassend zu Beginn der Abkauung mehr Facetten auf, die eine deutlich größere Oberfläche bedecken, als es bei den Cercopithecinen zu beobachten ist. Auch im Bereich der Joche sind dabei Facetten zu finden. Die Ausbreitung der Facetten findet in Form voneinander getrennter Facettenkomplexe statt, wobei ein anteriorer und ein posteriorer Komplex unterschieden werden können. Dies betont das anhand der topografischen Betrachtung auffallende Waschbrettmuster der Colobinen. Facetten auf Höckerspitzen sind selten zu beobachten. Allgemein weisen die Facetten der Colobinen eher nach anterior oder nach posterior. Facetten 5-8 sind bei den Colobinen eher gering ausgebildet. Lediglich bei *P. badius* nimmt die Ausprägung dieser Facetten mit fortschreitender Abkauung zu.

6.2 Statistische Analyse

Deskriptive Statistik Deskriptive Statistiken wurden für die gesamte Stichprobe, für Cercopithecinen und Colobinen getrennt sowie für alle fünf Arten gerechnet (Tab. 8 - 31 in Appendix A.1). Folgende Beobachtungen konnten anhand der errechneten Werte getroffen werden:

- Die bucco-linguale Breite der maxillaren Molaren ist in allen untersuchten Gruppen in Höhe des anterioren Höckerpaares größer als in Höhe der posterioren Höcker. Lediglich *C. lhoesti* weist im M^1 eine etwa gleiche Breite auf. Der untersuchte mandibulare zweite Molar dagegen ist im Mittel in der gesamten Stichprobe im posterioren Bereich breiter als im anterioren Bereich. Dies ist in der Analyse der Untergruppen bei beiden Colobinenarten und in der Stichprobe von *C. lhoesti* zu beobachten, während *C. aethiops* und *C. nictitans* auch in diesem Zahn eine größere anteriore Breite aufweisen.
- Die durchschnittliche prozentuale Dentinfreilegung der gesamten Stichprobe sowie aller Untergruppen zeigt das Schema $M^1 > M_2 > M^2$.
- Es besteht ein großer Unterschied zwischen der 2D-Basisfläche des Okklusalbereichs und dessen 3D-Oberfläche, unabhängig von Art, Gattung oder Zahn. Auch die 2D-Grundfläche und die errechnete Grundfläche $CA (MD \times BL_{max})$ unterscheiden sich deutlich voneinander. Diese Beobachtung ist wichtig, wenn die Daten der Zahnoberfläche mit den Ergebnissen anderer Untersuchungen verglichen werden sollen, die eine der beiden zweidimensionalen Maße verwenden.
- Der Reliefindex des Okklusalbereichs $Index CA$ ist bei den Cercopithecinen, wenn die Arten getrennt betrachtet werden bei *C. aethiops* und *C. nictitans* bei allen drei Molaren gleich. Die Colobinen bzw. die Arten *P. badius*, *P. verus* und *C. lhoesti* dagegen weisen einen höheren Wert für den maxillaren und mandibularen zweiten Molaren auf, während der maxillare erste Molar einen geringeren Reliefindex erbringt.
- Generell weisen die Colobinen für alle Reliefindices höhere Werte auf als die Cercopithecinen. Unterteilt nach Arten kann beobachtet werden, dass *C. lhoesti* bei den Reliefindices der Höcker der maxillaren Molaren intermediäre Werte, zwischen denen der anderen Cercopithecinen und den Colobinen, aufweist und bei den Werten des M_2 sogar zwischen denen von *P. badius* und *P. verus* liegt. Von allen Arten hat *P. badius* in allen Reliefindices die höchsten Werte, während *C. nictitans* generell die niedrigsten Werte aufweist.

Test auf Normalverteilung Die Variation kontinuierlich variierender Merkmale innerhalb der Biologie ist in der Regel normalverteilt (Creel 1968, Madrigal 1998, Revenstorf 1978). Das heißt, dass die meisten biologischen Daten mit zunehmendem Stichprobenumfang und wachsendem Mittelwert eine Konvergenz ihrer Wahrscheinlichkeitsverteilung gegen die Dichtefunktion einer Normalverteilung zeigen (Lorenz

1996). Einige statistische Tests setzen die Normalverteilung der Messwerte voraus. Da es jedoch beispielsweise durch eine geringe Stichprobengröße oder systematische Messfehler zu Abweichungen von dieser Verteilung kommen kann, müssen die Messwerte auf Normalverteilung geprüft werden.

Hierzu wurden die Messergebnisse der gesamten Stichprobe sowie der Cercopithecinae und Colobinae getrennt voneinander mit Hilfe des Kolmogorov-Smirnov-Tests mit der Signifikanzschranke von $\alpha = 1\%$ (nach Zöfel 1988) getestet (Tab. 32-40 in Appendix A.2).

Insgesamt wiesen nur sehr wenige Maße keine Normalverteilung auf. In der gesamten Stichprobe waren für den maxillaren und mandibularen linken zweiten Molaren die Werte *dentin 3d* und *% dentin* nicht normalverteilt, für den M^2 außerdem der Wert *% PaCA*, sowie für den M_2 der Wert *indexECH*. Der M^1 wies lediglich für *HCA 3D* keine Normalverteilung auf.

Die getrennte Analyse der Unterfamilien ergab für die Cercopithecinen Normalverteilung für alle Messwerte des M^1 . Nicht normalverteilt dagegen waren die Messwerte des M^2 für die Maße *dentin 3D* und *% dentin* sowie die Werte des M_2 hinsichtlich der Maße *% dentin* und *index MCA*. Die Messungen der Colobinen dagegen wiesen im M^1 bei *%PrCA*, *%HCA* und *index PaCH*, im M^2 bei *dentin 3D* und *% PaCA* und im M_2 bei *MD*, *MCA 3D*, *index ECA* und *MCH* keine Normalverteilung auf.

Da also nur einzelne Werte nicht der Normalverteilung folgen, aber der überwiegende Teil der Maße normalverteilt ist, wurden für die folgenden Berechnungen solche Verfahren verwendet, die Normalverteilung voraussetzen (t-Test, ANOVA). Analog zu diesen Tests wurden dennoch zum Vergleich der Ergebnisse die entsprechenden nichtparametrischen Tests durchgeführt (Mann-Whitney, Kruskal-Wallis).

Mittelwertvergleich der Unterfamilien Um festzustellen, ob sich die Mittelwerte der Cercopithecinae und Colobinae signifikant voneinander unterscheiden, wurde ein t-Test für unabhängige Stichproben durchgeführt. Als Signifikanzniveau wurde die 5%-Schranke angesetzt. Mit dem t-Test wird die Hypothese geprüft, ob die Mittelwerte zweier unabhängiger Stichproben mehr als zufällig zu erwarten von dem Mittelwert einer gemeinsamen Grundgesamtheit abweichen, sie also verschiedenen Grundgesamtheiten entnommen sind (Clauß & Ebner 1982). Die Ergebnisse werden für jeden untersuchten Molaren getrennt dargestellt.

Zahn 26 Die untersuchten M^1 der Cercopithecinae und Colobinae unterschieden sich hinsichtlich der Mittelwerte in folgenden Maßen: *index CA*, *index PrCA*, *MCA 3d*, *index MCA*, *PaCH*, *index PaCH*, *MCH* und *index MCH* (Tab. 41 in Appendix A.3). Signifikante Unterschiede zwischen den Unterfamilien bestehen also hinsichtlich der Reliefindices des gesamten Okklusalbereichs, des Protoconus und des Metaconus, der 3D-Oberfläche des Metaconus sowie der absoluten und relativen Höckerhöhen der bukkalen Höcker.

Zahn 27 Die signifikanten Unterschiede zwischen den Unterfamilien hinsichtlich der untersuchten M^2 bestehen in denselben Maßen wie in den M^1 sowie in einigen

weiteren Maßen (Tab. 42 in Appendix A.3): index CA, % PrCA, index PrCA, MCA 3d, index MCA, PaCH, index PaCH, MCH und index MCH.

Diese Molaren unterscheiden sich also in fast allen Reliefindices, außer dem Relief des Hypoconus, in den absoluten und relativen Höckerhöhen der bukkalen Höcker sowie im prozentualen Anteil der 3D-Oberfläche des Protoconus und der absoluten 3D-Oberfläche des Metaconus signifikant zwischen Cercopithecinen und Colobinen.

Zahn 37 Zur Feststellung signifikanter Unterschiede zwischen den Unterfamilien wurde für den M_2 neben dem t-Test noch der Mann-Whitney-Test angewendet, da der t-Test signifikante Unterschiede auch hinsichtlich einiger in diesem Zahn nicht normalverteilter Maße aufwies. Das Ergebnis des Mann-Whitney-Tests entsprach jedoch dem des t-Tests, so dass hier die Ergebnisse zusammengefasst dargestellt werden.

Die M_2 der Cercopithecinae und Colobinae unterscheiden sich in deutlich mehr Maßen signifikant voneinander als die maxillaren Molaren (Tab. 43 in Appendix A.3). Signifikante Unterschiede bestehen in folgenden Maßen: CA 3d, index CA, % PCA, index PCA, MCA 3d, index MCA, HCA 3D, index HCA, ECA 2d, ECA 3d, % ECA, index ECA, PCH,

index PCH, MCH, index MCH, HCH, index HCH, ECH und index ECH.

Cercopithecinae und Colobinae unterscheiden sich also hinsichtlich ihrer M_2 in allen Reliefindices, allen absoluten und relativen Höckerhöhen, in der 3D-Oberfläche der Okklusalfäche und fast aller Höcker außer dem Protoconid, in allen (2D, 3D, und relativen) Maßen des Entoconids sowie in der prozentualen Oberfläche des Protoconids.

Mittelwertvergleich der Arten Zwischen Cercopithecinen und Colobinen existieren also signifikante Unterschiede hinsichtlich mehrerer Maße, vor allem bei den Reliefindices und den Höckerhöhen. Um zu ermitteln, ob auch die Arten signifikante Differenzen aufweisen, wurde eine einfaktorische Varianzanalyse (ANOVA) gerechnet und Unterschiede unter Verwendung der Signifikanzschranke von $\alpha = 5\%$ bestimmt. Mit der ANOVA wird die Hypothese geprüft, ob sich die Mittelwerte der Arten mehr als zufällig zu erwarten von dem Mittelwert einer gemeinsamen Grundgesamtheit unterscheiden (Überla 1968). Für jene Maße, für die ein signifikanter Unterschied festgestellt werden konnte, wurde im Anschluss in Abhängigkeit von der Varianzhomogenität ein Tukey- bzw. ein Dunnett-T3-Test durchgeführt. Diese Tests überprüfen, zwischen welchen Arten genau die Differenzen zu beobachten sind. Die Ergebnisse der Analysen werden wieder für alle drei Molaren getrennt beschrieben.

Zahn 26 Die Ergebnisse der ANOVA für den M^1 sind in Tabellen 44-46 in Appendix A.4 dargestellt. Es existieren signifikante Unterschiede zwischen den Arten hinsichtlich der meisten Maße. Jedoch betreffen diese Unterschiede vor allem die Maße, die von der Zahngröße beeinflusst werden. Von den relativen Maßen zeigen lediglich index PrCA, index PaCH und index MCH signifikante Werte. Von den nicht-

Tabelle 4: Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M¹

Paar ^a	MD	BL ant	BL post	CA (MD x BLmax)	CA 2D	CA 3D	PrCA 2D
<i>P. badius</i> ≠ <i>P. verus</i>	X	X	X	X	X	X	X
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. aethiops</i>	X			X	X	X	
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. nictitans</i>	X	X	X	X	X	X	X
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. aethiops</i>					X		X
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. l'hoesti</i>				X		X	X
<i>C. l'hoesti</i> ≠ <i>C. nictitans</i>				X		X	
Paar	PrCA 3D	index PrCA	PaCA 2D	PaCA 3D	HCA 2D	HCA 3D	MCA 2D
<i>P. badius</i> ≠ <i>P. verus</i>	X		X	X	X	X	X
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. aethiops</i>	X	X	X	X		X	X
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. nictitans</i>	X		X	X	X	X	X
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. aethiops</i>							
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. l'hoesti</i>	X		X		X	X	
<i>C. l'hoesti</i> ≠ <i>C. nictitans</i>			X			X	
Paar	MCA 3D	PaCH	index PaCH	MCH	index MCH		
<i>P. badius</i> ≠ <i>P. verus</i>							
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. aethiops</i>	X	X	X	X	X		
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. nictitans</i>	X	X		X	X		
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. aethiops</i>							
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. l'hoesti</i>							
<i>C. l'hoesti</i> ≠ <i>C. nictitans</i>							

^aEs werden nur die Paare angegeben, für die mindestens ein signifikanter Mittelwertunterschied ermittelt wurde.

relativen Maßen nicht signifikant sind die Werte des Dentins und die Höckerhöhe des Protoconus.

Tab. 4 zeigt, zwischen welchen Arten die signifikanten Unterschiede festzustellen sind. Diese existieren zwischen den beiden Colobinenarten sowie zwischen den beiden Cercopithecinenarten und jeweils zwei Cercopithecinenarten. Innerhalb der Cercopithecinen können lediglich zwischen *C. l'hoesti* und *C. nictitans* signifikante Unterschiede beobachtet werden. Keine signifikanten Unterschiede gibt es zwischen *P. badius* und *C. l'hoesti*, *P. verus* und *C. nictitans*, *C. aethiops* und *C. l'hoesti* sowie *C. aethiops* und *C. nictitans*.

Die meisten Unterschiede dagegen existieren zwischen *P. badius* und *C. nictitans*, die sich lediglich in den Maßen index PrCA und index PaCH nicht signifikant voneinander unterscheiden. Auch von *C. aethiops* ist *P. badius* in fast allen Maßen außer den bukko-lingualen Breiten und der 2D-Grundfläche von Protoconus und Hypoconus signifikant verschieden. *P. badius* und *P. verus* unterscheiden sich nicht hinsichtlich der Indices und der absoluten und relativen Höckerhöhen, aber in allen

größenabhängigen Maßen.

Während sich *P. verus* und *C. aethiops* nur in der Grundfläche des Okklusalbereichs und des Protoconus signifikant voneinander unterscheiden, sind *P. verus* und *C. nictitans* in den Maßen CA (MD X BLmax), CA 3D, PrCA 2D, PrCA 3D, PaCA 2D, HCA 2D und HCA 3D signifikant verschieden.

Die beiden Cercopithecinen schließlich, *C. lhoesti* und *C. nictitans*, unterscheiden sich hinsichtlich der Maße CA (MD X BLmax), CA 3D, PaCA 2D und HCA 3D signifikant voneinander.

Zahn 27 Der M² weist noch mehr signifikante Differenzen zwischen den Arten auf (Tab. 47-49 in Appendix A.4). Nicht signifikant sind auch hier die Werte des Dentins, außerdem der prozentuale Oberflächenanteil von Paraconus, Hypoconus und Metaconus, der Reliefindex des Hypoconus sowie die absolute und relative Höhe von Protoconus und Hypoconus.

Hinsichtlich dieses Zahnes unterscheiden sich die Colobinen signifikant voneinander sowie von fast allen Cercopithecinen, mit Ausnahme von *P. badius* und *C. lhoesti*, die keine signifikanten Differenzen aufweisen (Tab. 5). Innerhalb der Cercopithecinen sind wieder lediglich *C. lhoesti* und *C. nictitans* signifikant verschieden.

Die meisten Unterschiede existieren auch hier zwischen *P. badius* und *C. nictitans*, die lediglich in den Maßen MD, PrCA 2D, % PrCA, PaCA 2D und HCA 2D nicht signifikant voneinander abweichen. Von *C. aethiops* unterscheidet sich *P. badius* vor allem in 3D-Maßen, Indices und Höckerhöhen (CA 3D, index CA, index PaCA, HCA 3D, MCA 2D, MCA 3D, index MCA, PaCH, index PaCH, MCH, index MCH).

Die beiden Colobinenarten sind in fast allen 2D- und 3D-Maßen signifikant verschieden, außer in MCA 2D, aber wiederum nicht hinsichtlich der Indices und der Höckerhöhen.

Signifikante Differenzen zwischen *P. verus* und *C. aethiops* existieren lediglich hinsichtlich einiger Zahngrößenmaße (MC, BLant, CA (MD X BLmax)), der 2D-Grundflächen des Okklusalbereichs und von Proto- und Paraconus sowie des Reliefindex des Okklusalbereichs. Ähnlich sind auch die Unterschiede zwischen *P. verus* und *C. lhoesti*, die in den Maßen MD, CA (MD X BLmax), CA 2D, PrCA 2D, PrCA 3D und HCA 3D signifikant voneinander differieren. Anders dagegen ist das Bild im Vergleich von *P. verus* und *C. nictitans*. Hier sind die Unterschiede vor allem in den Indices index CA, index PaCA, index MCA und den relativen und absoluten Höckerhöhen zu finden.

Die beiden Cercopithecinen *C. lhoesti* und *C. nictitans* sind nur in wenigen Maßen voneinander verschieden: in der 3D-Oberfläche des Okklusalbereichs sowie von Protoconus und Hypoconus und im Reliefindex des Metaconus.

Zahn 37 Der mandibulare M2 weist schließlich signifikante Unterschiede zwischen den Arten hinsichtlich fast aller Maße auf. Lediglich die Maße des Dentins sowie der prozentuale Oberflächenanteil von Metaconid und Hypoconid zeigen keine Signifikanz in den Artunterschieden (Tab. 50-52 in Appendix A.4).

Alle Arten unterscheiden sich hinsichtlich dieses Zahnes von allen anderen in min-

destens zwei Maßen signifikant voneinander (Tab. 6, 7). Der geringste Unterschied besteht zwischen *C. aethiops* und *C. nictitans*, die lediglich in den Maßen BL ant und PCA 2D signifikante Unterschiede aufweisen. *C. aethiops* und *C. l'hoesti*, die sich in den maxillaren Molaren ebenfalls nicht signifikant voneinander unterscheiden, zeigen hier signifikante Differenzen hinsichtlich der 3D-Maße von Okklusalfäche und Hypoconid, der Reliefindices des Okklusalbereichs, des Protoconids, Metaconids und Hypoconids, der relativen Höhe von Protoconid, Hypoconid und Entoconid sowie der absoluten Höhe der distalen Höcker. Die übrigen Cercopithecinen, *C. nictitans* und *C. l'hoesti*, unterscheiden sich signifikant in den Reliefindices des Okklusalbereichs, des Metaconids und des Hypoconids, der 3D-Oberfläche des Protoconids und des Hypoconids sowie in der absoluten und relativen Höhe des Metaconids voneinander.

P. badius und *C. l'hoesti*, die hinsichtlich der maxillaren Molaren keine Unterschiede zeigten, sind im M₂ im prozentualen Oberflächenanteil von Protoconid und Entoconid sowie der 3D-Oberfläche des Entoconids signifikant verschieden. Von *C. aethiops* dagegen unterscheidet sich *P. badius* signifikant in fast allen Maßen außer BL ant und der 2D-Grundfläche des Okklusalbereichs und der Höcker Protoconid, Metaconid und Hypoconid. Ebenfalls in fast allen Maßen unterschiedlich sind auch *P. badius* und *C. nictitans*. Hier bestehen keine signifikanten Unterschiede in den Maßen MD, BL ant, PCA 2D, MCA 2D, % ECA und index PCH. Von *P. verus* unterscheidet sich *P. badius* auch in diesem Zahn lediglich hinsichtlich der Größenmaße, nicht aber der Indices und der Höckerhöhen.

P. verus und *C. aethiops* sind in den meisten 2D-Maßen und Indices verschieden, außer ECA 2D und index PCH, aber nicht in der 3D-Oberfläche des Okklusalbereichs und aller vier Höcker sowie in der absoluten Höhe von Protoconid, Metaconid und Hypoconid. Deutlich weniger Unterschiede gibt es zwischen *P. verus* und *C. l'hoesti*. Die Arten unterscheiden sich hinsichtlich der Maße BL ant und CA (MD X BLmax), der 2D-Grundfläche des Okklusalbereichs und der bukkalen Höcker und der 3D-Oberfläche des Protoconids. Ebenfalls nicht bei vielen, dabei aber anderen Maßen liegen dagegen die Unterschiede zwischen *P. verus* und *C. nictitans*. Hier sind vor allem die Reliefindices des Okklusalbereichs, des Metaconids und des Hypoconids sowie die absolute und relative Höhe des Metaconids signifikant voneinander verschieden.

Tabelle 5: Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M²

Paar ^a	MD	BL ant	BL post	CA (MD × BLmax)	CA 2D	CA 3D
<i>P. badius</i> ≠ <i>P. verus</i>	X	X	X	X	X	X
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. aethiops</i>						X
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. nictitans</i>		X	X	X	X	X
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. aethiops</i>	X	X		X	X	
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. l'hoesti</i>	X			X	X	
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. nictitans</i>	X					
<i>C. l'hoesti</i> ≠ <i>C. nictitans</i>						X
Paar	index CA	PrCA 2D	PrCA 3D	% PrCA	index PrCA	PaCA 2D
<i>P. badius</i> ≠ <i>P. verus</i>		X	X			X
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. aethiops</i>	X				X	
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. nictitans</i>	X		X		X	
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. aethiops</i>	X	X				X
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. l'hoesti</i>		X	X			
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. nictitans</i>	X			X		
<i>C. l'hoesti</i> ≠ <i>C. nictitans</i>			X			
Paar	PaCA 3D	index PaCA	HCA 2D	HCA 3D	MCA 2D	MCA 3D
<i>P. badius</i> ≠ <i>P. verus</i>	X		X	X		X
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. aethiops</i>				X		X
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. nictitans</i>	X	X		X	X	X
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. aethiops</i>				X		
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. l'hoesti</i>						
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. nictitans</i>		X				
<i>C. l'hoesti</i> ≠ <i>C. nictitans</i>				X		
Paar	MCA 3D	PaCH	index PaCH	MCH	index MCH	
<i>P. badius</i> ≠ <i>P. verus</i>						
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. aethiops</i>	X	X		X		
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. nictitans</i>	X	X	X	X	X	
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. aethiops</i>					X	
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. l'hoesti</i>						
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. nictitans</i>	X	X	X	X	X	
<i>C. l'hoesti</i> ≠ <i>C. nictitans</i>	X					

^aEs werden nur die Paare angegeben, für die mindestens ein signifikanter Mittelwertunterschied ermittelt wurde.

Tabelle 6: Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M₂

Paar ^a	MD	BL ant	BL post	CA (MD × BLmax)	CA 2D	CA 3D
<i>P. badius</i> ≠ <i>P. verus</i>	X	X	X	X	X	X
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. aethiops</i>	X		X	X		X
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. l'hoesti</i>						
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. nictitans</i>			X	X	X	X
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. aethiops</i>	X	X	X	X	X	
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. l'hoesti</i>		X		X	X	
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. nictitans</i>						
<i>C. aethiops</i> ≠ <i>C. l'hoesti</i>						X
<i>C. aethiops</i> ≠ <i>C. nictitans</i>		X				
<i>C. l'hoesti</i> ≠ <i>C. nictitans</i>						
Paar	index CA	PCA 2D	PCA 3D	% PCA	index PCA	MCA 2D
<i>P. badius</i> ≠ <i>P. verus</i>		X	X			X
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. aethiops</i>	X		X	X	X	
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. l'hoesti</i>				X		
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. nictitans</i>	X		X	X	X	
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. aethiops</i>	X	X		X	X	X
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. l'hoesti</i>		X	X			
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. nictitans</i>	X					X
<i>C. aethiops</i> ≠ <i>C. l'hoesti</i>	X				X	
<i>C. aethiops</i> ≠ <i>C. nictitans</i>		X				
<i>C. l'hoesti</i> ≠ <i>C. nictitans</i>	X		X			
Paar	MCA 3D	index MCA	HCA 2D	HCA 3D	index HCA	ECA 2D
<i>P. badius</i> ≠ <i>P. verus</i>	X		X	X		X
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. aethiops</i>	X	X		X	X	X
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. l'hoesti</i>						
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. nictitans</i>	X	X	X	X	X	X
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. aethiops</i>		X	X		X	
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. l'hoesti</i>			X			
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. nictitans</i>		X			X	
<i>C. aethiops</i> ≠ <i>C. l'hoesti</i>		X		X	X	
<i>C. aethiops</i> ≠ <i>C. nictitans</i>						
<i>C. l'hoesti</i> ≠ <i>C. nictitans</i>		X		X	X	

^aEs werden nur die Paare angegeben, für die mindestens ein signifikanter Mittelwertunterschied ermittelt wurde.

Tabelle 7: Forts. Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M₂

Paar	ECA 3D	% ECA	index ECA	PCH	index PHC	MCH
<i>P. badius</i> ≠ <i>P. verus</i>	X					
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. aethiops</i>	X	X	X	X	X	X
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. l'hoesti</i>	X	X				
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. nictitans</i>	X		X	X		X
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. aethiops</i>		X	X			
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. l'hoesti</i>						
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. nictitans</i>						X
<i>C. aethiops</i> ≠ <i>C. l'hoesti</i>					X	
<i>C. aethiops</i> ≠ <i>C. nictitans</i>						
<i>C. l'hoesti</i> ≠ <i>C. nictitans</i>						X
Paar	index MCH	HCH	index HCH	ECH	index ECH	
<i>P. badius</i> ≠ <i>P. verus</i>						
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. aethiops</i>	X	X	X	X	X	
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. l'hoesti</i>	X	X				
<i>P. badius</i> ≠ <i>C. nictitans</i>	X	X	X	X	X	
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. aethiops</i>	X		X	X	X	
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. l'hoesti</i>						
<i>P. verus</i> ≠ <i>C. nictitans</i>	X					
<i>C. aethiops</i> ≠ <i>C. l'hoesti</i>		X	X	X	X	
<i>C. aethiops</i> ≠ <i>C. nictitans</i>						
<i>C. l'hoesti</i> ≠ <i>C. nictitans</i>	X					

Faktorenanalyse / Hauptkomponentenanalyse Das Ziel einer Faktorenanalyse ist „(...) das Aufdecken von Strukturen und Zusammenhängen, die Zurückführung der gefundenen Zusammenhänge auf einfachere Vorstellungen, die als *Merkmalskomplexe* oder *Faktoren* bezeichnet werden, und (...) die Interpretation dieser Faktoren“ (Weber 1974, S. 13). Anhand der durch die Faktorenanalyse gebildeten Variablengruppen kann also erkannt werden, welche Maße zusammenhängen und eine „Funktionseinheit“ bilden. Einer solchen Funktionseinheit liegt eine nicht direkt messbare Einflussgröße zugrunde, die durch Interpretation der Faktoren erkannt werden kann (Überla 1968).

Es konnten für einige Maße enge Korrelationen beobachtet werden (s.u.). Die Ergebnisse mancher Analysen können durch diese Interkorrelationen zum Teil verfälscht werden. Die Maße, die mit Hilfe der Faktorenanalyse zu Einheiten zusammengefasst werden, sind eng miteinander korreliert (Weber 1974), so dass die Verwendung der Faktoren statt einzelner Maße bei diesen Analysen zu genaueren Ergebnissen führen kann.

Als Methode zur Extraktion der Faktoren wurde die Hauptkomponentenanalyse (engl. *Principal Component Analysis* - PCA) gewählt. Die PCA soll in einer m -dimensionalen Korrelationsmatrix ein m -dimensionales orthogonales Koordinaten-

system auffinden. Entlang der Richtung der ersten Hauptachse befindet sich dabei ein Maximum der Gesamtvarianz, ein Maximum der Restvarianz liegt entlang der zweiten Hauptachse etc. (Überla 1968). So können die gefundenen Hauptkomponenten oder Faktoren zusammen den maximalen Anteil der Varianz der Variablen erklären (Revenstorf 1976). Die Ausgangslösung einer PCA bietet in der Regel keine gut interpretierbaren Komponenten. Um diese besser interpretieren zu können, werden sie transformiert (Revenstorf 1976). Als Methode wurde die *Varimax*-Rotation gewählt, durch die die Anzahl der Variablen mit hoher Faktorladung minimiert wird (Brosius 1988) und im günstigsten Fall jede Variable nur durch eine Komponente beschrieben wird (Weber 1974). Die durch die Komponenten erklärte Gesamtvarianz ist in Tab. 53, 54 und 55, die sich ergebenden Faktorladungen in Tab. 56, 57 und 58 (in Appendix A.5.1) dargestellt. Anhand der Höhe der Ladungen der Variablen auf die Komponenten kann die Bedeutung dieser Komponenten für die Maße erkannt werden. Schließlich können die Variablen anhand dieser Beobachtungen gruppiert werden. Die Bedeutung der Komponenten für die Trennung der Unterfamilien und Arten können anhand von Streudiagrammen grafisch dargestellt werden. Die Ergebnisse der PCA und die Diagramme werden für die untersuchten Molaren getrennt dargestellt.

Zahn 26 Aus der Analyse der Werte des M^1 ergaben sich vier Komponenten. Die erste Komponente lädt dabei besonders hoch auf solche Maße, die von der absoluten Zahngröße beeinflusst sind. Dies sind die Längen- und Breitenmaße sowie die 2D-Grundfläche und die 3D-Oberfläche des gesamten Okklusalbereichs und der einzelnen Höcker. Die zweite Komponente weist hohe Ladungen für die absolute und relative Höhe sowie die Reliefindices der bukkalen Höcker, den Reliefindex des Okklusalbereichs sowie den prozentualen Oberflächenanteil aller vier Höcker auf. Diese stellt wahrscheinlich eine funktionale Komponente dar, auf die in Abschnitt 7 näher eingegangen wird. Die dritte Komponente lädt hoch auf solche Maße, die von dem Grad der Abkauung beeinflusst werden, wie die absolute und prozentuale Dentinfläche und die absolute und relative Höhe sowie den Reliefindex von Protoconus und Hypoconus, also der Höcker, die am stärksten von der Abkauung betroffen sind. Die vierte Komponente schließlich weist für kein Maß besonders hohe Ladungen auf. Lediglich der prozentuale Anteil der Dentinfläche hat eine Ladung $\geq 0,500$ für die vierte Komponente, lädt jedoch höher auf die dritte. Somit kann die vierte Komponente hinsichtlich ihrer Bedeutung nicht interpretiert werden. Die Streudiagramme der Komponenten in Abb. 20 zeigen, dass durch Komponente 1 die Colobinen deutlich voneinander getrennt werden und zwei Pole der Gesamtstreuung der Individuen bilden. *C. lhoesti* befindet sich dabei in der Nähe von *P. badius*, während *C. nictitans* nahe bei *P. verus* clustert. *C. aethiops* befindet sich dabei in der Mitte der Streuung.

Komponente 2 trennt die Unterfamilien nicht so deutlich wie von einer „Funktionskomponente“ zu erwarten wäre. In Verbindung mit Komponente 3, der „Abkauungskomponente“ zeigt sich aber, dass die Colobinen sich etwas separat von den Cercopithecinen gruppieren, wobei *C. lhoesti* sich ganz nahe am Rande dieses Co-

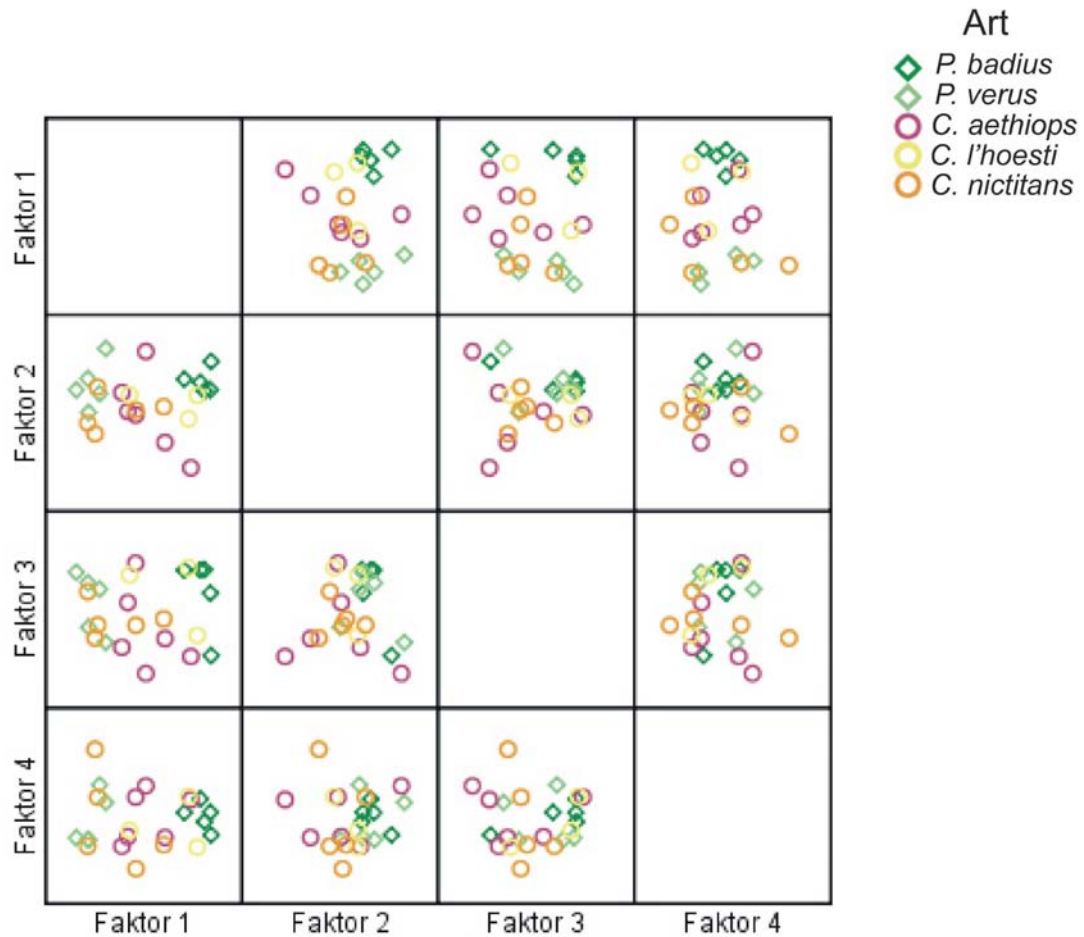


Abbildung 20: Streudiagramme der Hauptkomponenten, M^1

lobinenclusters befindet. Die Individuen von *C. nictitans* gruppieren sich ebenfalls nicht weit voneinander entfernt, während *C. aethiops* breiter gestreut ist.

Zahn27 Auch die Analyse des M^2 ergab vier Hauptkomponenten. Diese Komponenten sind aufgrund der Maße, die jeweils hoch auf sie laden, denen sehr ähnlich, die sich aus der Analyse des M^1 ergeben haben. Auch hier laden die Maße besonders hoch auf die erste Komponente, die durch die absolute Zahngröße beeinflusst werden. Dies sind auch hier die Längen- und Breitenmaße sowie die 2D-Grundfläche und 3D-Oberfläche des Okklusalbereichs und der einzelnen Höcker. Die zweite ermittelte Komponente des M^2 weist hohe Ladungen der Dentinmaße sowie der Reliefindices und der absoluten und relativen Höhen der lingualen, also durch die Abkautung besonders betroffenen Höcker auf und kann damit als „Abkautungskomponente“ be-

zeichnet werden. Die dritte Komponente entspricht in etwa der zweiten Komponente des M^1 . Auf diese Komponente laden die Reliefindices des Okklusalbereichs und aller vier einzelnen Höcker sowie die absoluten und relativen Höhen von Paraconus und Metaconus besonders hoch. Aufgrund dieser Maße kann vermutet werden, dass es sich auch hier um eine Komponente handelt, die die Funktionalität des Zahnes ausdrückt. Auch im M^2 laden nur sehr wenige Maße, hier der prozentuale Oberflächenanteil von Paraconus und Hypoconus, auf die vierte Komponente. Auch anhand dieser Maße kann nicht auf die Bedeutung dieser Komponente geschlossen werden.

Die Streudiagramme der ermittelten Komponenten geben recht deutlich Hinweise auf ihre Bedeutung hinsichtlich der Trennung der Unterfamilien und Arten (Abb. 21). Komponente 1 trennt hier ebenfalls die beiden Colobinenarten voneinander,

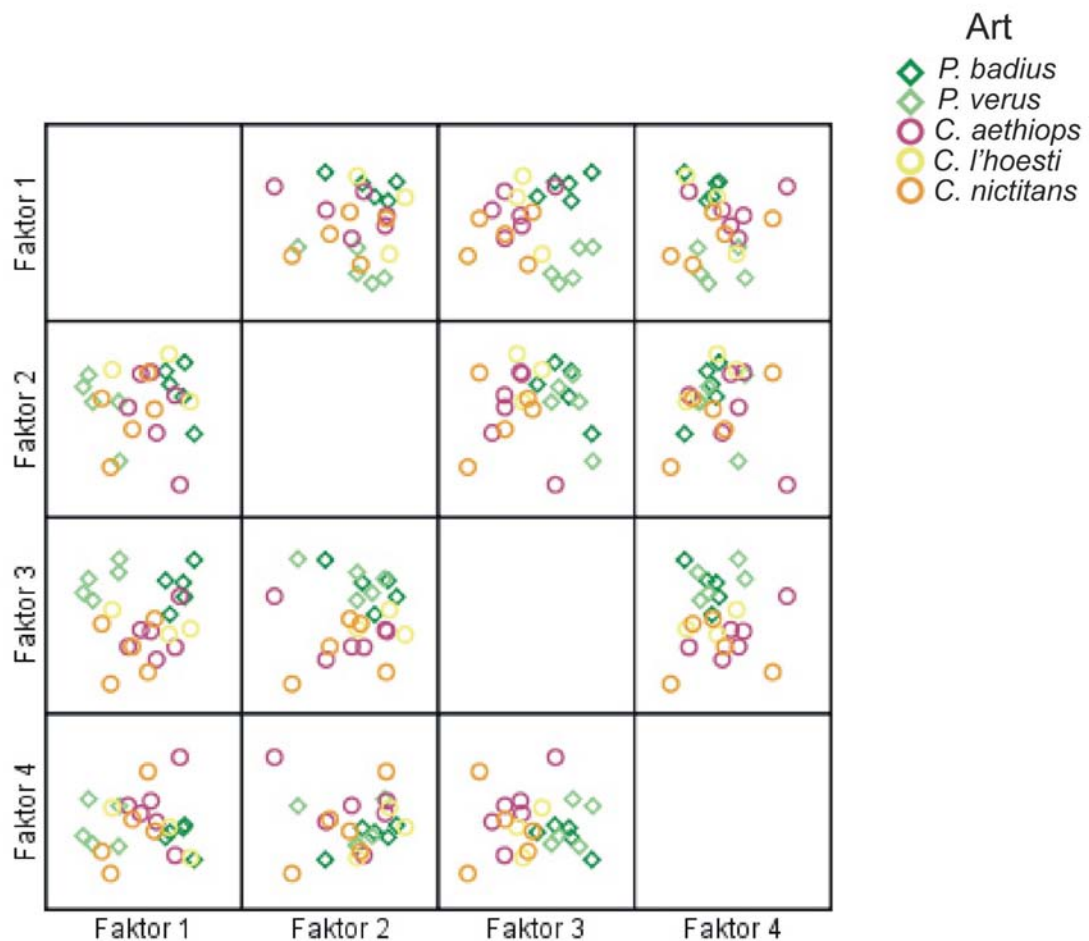


Abbildung 21: Streudiagramme der Hauptkomponenten, M^2

die wiederum die zwei Pole der Gesamtstreuung ausmachen. Die Cercopithecinen sind hinsichtlich dieser Komponente recht heterogen innerhalb der Streuung verteilt. Komponente 2, die „Abkauungskomponente“, gruppiert Colobinen mit *C. lhoesti*, trennt aber nicht die Unterfamilien voneinander. Die dritte Komponente dagegen, die hypothetische „Funktionskomponente“, separiert eindeutig Colobinen und Cercopithecinen. Individuen von *C. lhoesti* clustern dabei immer recht nahe an der Gruppe der Colobinen, und auch ein Individuum von *C. aethiops* befindet sich bei Komponente 3 im Bereich der Colobinen, grenzt sich aber dann durch die Wirkung der anderen Komponenten von ihnen ab.

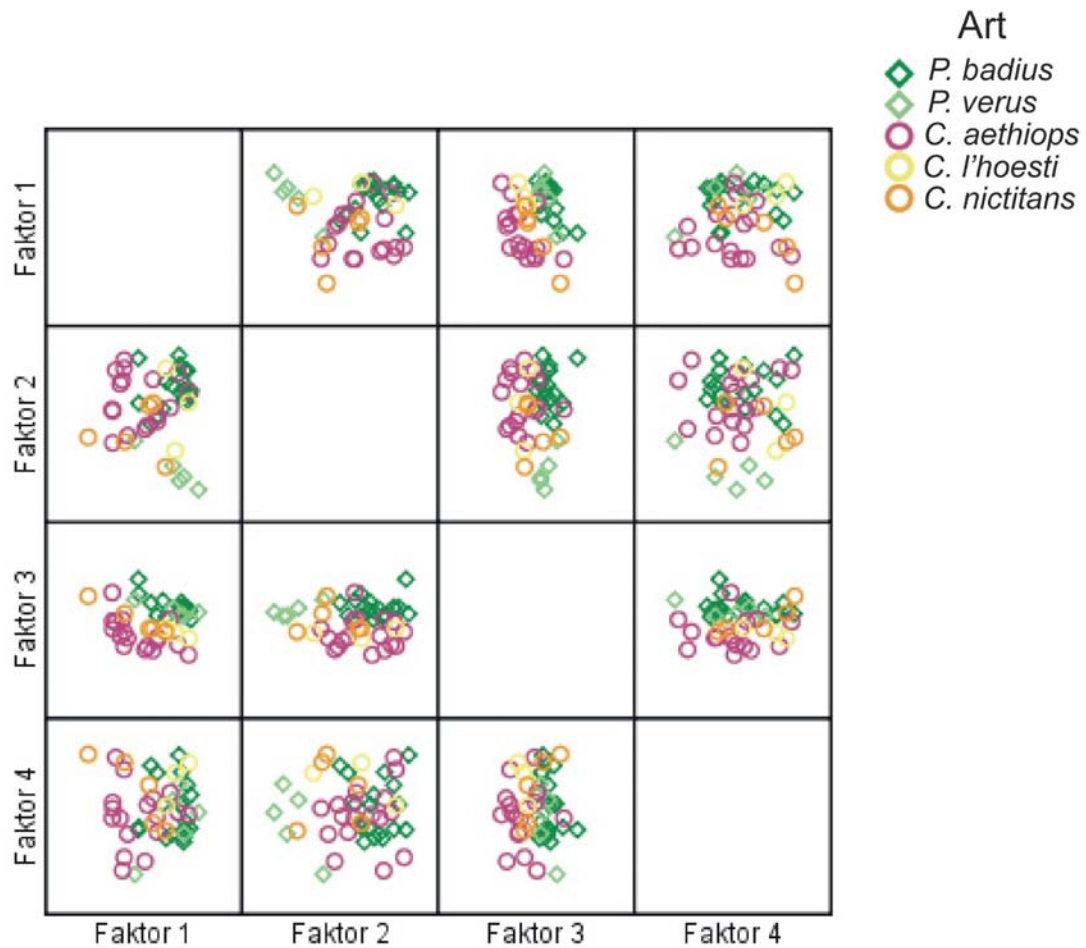


Abbildung 22: Streudiagramme der Hauptkomponenten, M_2

Zahn 37 Die PCA der Maße des M_2 ergab ein anderes Bild als die Analyse der maxillaren Molaren. Komponente 1 umfasst alle Höckerhöhen, alle Reliefindices, die

Dentinmaße sowie alle 3D-Oberflächenmaße. Somit schließt diese Komponente absolute Größenmaße, Maße der Abkautung und „funktionelle“ Variablen ein. Komponente 2 dagegen ist recht eindeutig zu interpretieren, indem alle 2D-Maße hoch darauf laden. Komponente 3 beinhaltet nur wenige Maße, davon die drei Flächenmaße des Entoconids sowie den prozentualen Oberflächenanteil des Protoconids. Komponente 4 entspricht der des M^2 , indem die prozentualen Oberflächenmaße des prominenten mesialen und des „belasteten“ distalen Höckers (Metaconid und Hypoconid) hoch auf diese Komponente laden.

Die Streudiagramme der Komponenten des M_2 (Abb. 22) unterscheiden sich analog zu diesen Beobachtungen ebenfalls von den Diagrammen der Komponenten der maxillaren Molaren. Komponente 1 gruppiert die Colobinen gemeinsam mit *C. lhoesti* und trennt sie von den anderen Cercopithecinen, jedoch mit einer deutlichen Überlappung dieser zwei Gruppierungen. Hinsichtlich des M_2 trennt Komponente 2 die Colobinenarten voneinander. Anders als die „Größenkomponente“ der maxillaren Molaren separiert diese „2D-Komponente“ jedoch vielmehr die Individuen von *P. verus* von allen anderen Individuen der Stichprobe, wobei die Cercopithecinen hier nicht zwischen *P. badius* und *P. verus* streuen, sondern sich zusammen mit *P. badius* gruppieren. Komponente 3, die „Entoconidkomponente“, löst sich *C. lhoesti* aus der Gruppe der Colobinen heraus und trennt generell die Unterarten besser voneinander als die anderen Komponenten, ebenfalls mit einem Überlappungsbereich.

Inwieweit die Zusammenführung der Einzelmaße zu Merkmalskomplexen zu einer besseren statistischen Trennung der Unterfamilien beiträgt, wurde mit Hilfe der Diskriminanzanalyse geprüft.

Diskriminanzanalyse Die Diskriminanzanalyse versucht zum einen, bekannte Gruppen hinsichtlich der Ausprägung von Variablen zu charakterisieren und voneinander anhand aufgefundener charakteristischer Differenzen zu trennen. Zum anderen sollen unbekannte Fälle mit Hilfe einer Diskriminanzfunktion, die die Unterschiede beinhaltet und ausdrückt, den Gruppen zugeordnet werden können (Backhaus et al. 1996, Henke 1971). Mit diesem Verfahren können zwei oder auch mehr Gruppen untersucht werden. Somit ist es einerseits möglich, die Unterfamilien hinsichtlich ihrer „Trennbarkeit“ zu untersuchen, als auch dasselbe Verfahren für die Arten anzuwenden.

Die Diskriminanzanalyse wurde zunächst unter Verwendung der Rohdaten durchgeführt, um zu erkennen, welche Variablen zur Trennung der Gruppen beitragen. Des Weiteren wurde eine Analyse nur mit relativen Maßen durchgeführt, um die Zahngröße als beeinflussenden Faktor, der weniger von der Zahnfunktionalität als vielmehr der Körpergröße der Individuen abhängt, auszuschließen. Schließlich wurden zur Überprüfung der Aussagekraft der Reliefindices als neu definierte Parameter in einer weiteren Analyse nur diese Variablen miteinbezogen.

Weiterhin wurde das Verfahren zum Vergleich ausschließlich mit den Faktorladungen durchgeführt, was im Allgemeinen aufgrund des Ausschlusses von Interkorrelationen zu einer Verbesserung der Diskriminierung führen soll.

Die Ergebnisse der Diskriminanzanalyse, sowohl für die Unterfamilien als auch für die Arten, werden für die drei untersuchten Molaren getrennt dargestellt.

Zahn 26 Die Diskriminanzanalyse hinsichtlich des M^1 ergab bei der Verwendung der Rohdaten eine Trennung der Unterarten mit einer korrekten Klassifizierung von 83,3% bzw. 91,7% aller Fälle. Wenn alle Variablen in die Analyse aufgenommen wurden, war das Ergebnis am besten (Tab. 59 in Appendix A.6). Hier wurden alle Colobinen und 12 von 14 Cercopithecinen richtig ihrer Unterart zugewiesen. Bei Ausschluss der von der Zahngröße beeinflussten Maße und der Verwendung allein der Indices wurden jeweils zwei Individuen beider Unterfamilien falsch zugeordnet (Tab. 60 und 61 in Appendix A.6). Hierbei handelte es sich immer um dieselben Individuen. Die falsch klassifizierten Colobinen gehören beide der Art *P. verus* an, bei den Cercopithecinen, die nicht korrekt ihrer Gruppe zugewiesen wurden, handelt es sich um einen *C. lhoesti* und einen *C. nictitans*.

Wenn allein die Faktorladungen zur Diskriminierung der Unterarten verwendet wurden, konnten die Individuen zu 87,5% korrekt klassifiziert werden (Tab. 62 in Appendix A.6). Falsch zugeordnet wurden ein *Colobus* der Art *P. verus* und zwei Cercopithecinen, ein Individuum der Art *C. aethiops* und ein *C. lhoesti*.

Die Arten konnten zum Teil noch besser getrennt werden. Hier wurde eine korrekte Klassifizierung von 100% der Individuen erreicht, wenn alle Maße mit in die Analyse einbezogen wurden (Tab. 63 in Appendix A.6). Der Ausschluss der von der Zahngröße beeinflussten Maße erbrachte eine Genauigkeit von 91,7% (Tab. 64 in Appendix A.6). Hier wurden zwei Individuen der Art *C. lhoesti* fehlklassifiziert und jeweils einer der Colobinenarten zugeordnet. Die Verwendung ausschließlich der Reliefindices dagegen bewirkt eine drastische Verschlechterung der Diskriminierung der Arten (Tab. 65 in Appendix A.6). Lediglich 58,3% der Individuen konnte mit Hilfe dieser Maße korrekt ihrer Gruppe zugeordnet werden. Am besten wurden die Individuen von *P. badius* zu 100% korrekt klassifiziert, *P. verus* nur zu 40% mit zwei falsch zugewiesenen Individuen. Bei den Cercopithecinen wurde *C. aethiops* zu 66,7% mit ebenfalls zwei falsch klassifizierten Fällen am besten von den anderen Arten getrennt. Von der Art *C. nictitans* wurden ebenfalls zwei Individuen falsch und damit 60% korrekt zugeordnet. *C. lhoesti* schließlich wurde zu 100% falsch klassifiziert. Von dieser Art wurden jeweils ein Individuum *C. aethiops*, *C. nictitans* und *P. badius* zugeordnet.

Die Verwendung der Faktorladungen innerhalb der Diskriminanzanalyse der Arten erbrachte ebenfalls ein nicht sehr gutes Ergebnis mit lediglich 66,7% korrekt klassifizierter Fälle (Tab. 66 in Appendix A.6). Von den Colobinen wurde dabei nur ein Individuum von *P. verus* falsch klassifiziert. Individuen von *C. aethiops* wurden wie anhand der Reliefindices zu 66,7% richtig zugeordnet, *C. nictitans* dagegen nur noch zu 40%. Von *C. lhoesti* wurde anhand der Faktoren zumindest ein Individuum richtig klassifiziert.

Zahn 27 Für den M^2 konnte eine Trennung der Unterarten mit einer korrekten Klassifizierung der Individuen zwischen 91,7% und 100% erreicht werden. Wenn alle Rohdaten in die Diskriminanzanalyse einbezogen wurden, wurden 95,8% aller Fälle der richtigen Gruppe zugeordnet (Tab. 67 in Appendix A.6). Lediglich ein Cercopithecine der Art *C. lhoesti* wurde fehlklassifiziert. Wenn alle Maße aus der Analyse ausgeschlossen wurden, die von der Zahngröße beeinflusst werden, stieg hier die Anzahl der richtig klassifizierten Individuen auf 100% (Tab. 68 in Appendix A.6). Wenn nur die Reliefindices zur Diskriminierung der Unterfamilien herangezogen wurden, sank dagegen die Klassifizierungsgenauigkeit auf 91,7% (Tab. 69 in Appendix A.6). Es wurde dabei wieder das auch anhand aller Rohdaten fehlklassifizierte Individuum der Art *C. lhoesti* sowie ein Individuum der Art *P. verus* der falschen Unterart zugeordnet.

Wenn statt der Rohdaten die Faktorladungen in die Diskriminanzanalyse einbezogen wurden, wurden ebenfalls 91,7% aller Individuen korrekt klassifiziert (Tab. 70 in Appendix A.6). Die der falschen Gruppe zugewiesenen Fälle waren in dieser Analyse jedoch je ein Individuum der Art *P. badius* und *C. aethiops*.

Die Diskriminanzanalyse der Arten hinsichtlich des M^2 ergab korrekte Klassifikation aller Individuen, wenn alle Rohdaten oder auch nur die Maße verwendet wurden, die von der Zahngröße unabhängig sind (Tab. 71 und 72 in Appendix A.6). Die Reliefindices allein ergaben dagegen eine viel schlechtere Diskriminierung der fünf Arten mit nur 62,5% korrekt klassifizierten Individuen (Tab. 73 in Appendix A.6). Dabei wurden die fehlklassifizierten Colobinen der jeweils anderen Art ihrer Unterfamilie zugeordnet. Von *C. aethiops* wurde jeweils ein Individuum mit *P. verus* bzw. *C. nictitans* gruppiert. Je eines der zwei fehlklassifizierten *C. lhoesti* wurde als *P. badius* bzw. *C. aethiops* bestimmt. Die zwei falsch zugeordneten Individuen von *C. nictitans* wurden beide der Art *C. aethiops* zugerechnet.

Mit 70,8% etwas besser als mit der ausschließlichen Verwendung der Reliefindices, aber nicht annähernd so genau wie die Klassifizierung der Individuen anhand der gesamten Rohdaten war das Ergebnis der Diskriminanzanalyse unter Benutzung der Faktorladungen (Tab. 74 in Appendix A.6). Ein *P. badius* wurde fälschlich als *C. lhoesti* klassifiziert, während anhand der Faktorladungen alle Individuen von *P. verus* ihrer Art zugeordnet werden konnten. Je eines der zwei falsch klassifizierten Individuen der Art *C. aethiops* wurde den zwei *Cercopithecus*-Arten zugerechnet. Bei *C. lhoesti* wurde nur ein Individuum falsch als *P. verus* identifiziert, während von den insgesamt fünf Individuen von *C. nictitans* eines als *P. verus* und zwei als *C. aethiops* klassifiziert wurden.

Zahn 37 Alle Diskriminanzanalysen der Unterfamilien hinsichtlich der Maße des M_2 ergaben sehr gute Ergebnisse mit einer korrekten Klassifizierung von 93,8% bis 100,0% der Fälle. Zu 100% richtig zugeordnet wurden die Individuen anhand aller Rohdaten (Tab. 75 in Appendix A.6). Wenn die Maße ausgeschlossen wurden, die von der Zahngröße beeinflusst sind, konnten noch 97,9% aller Individuen richtig klassifiziert werden (Tab. 76 in Appendix A.6). Hier wurde ein Individuum der Art

P. badius der Gruppe der Cercopithecinen zugerechnet. Wenn nur die Reliefindices in die Diskriminanzanalyse einbezogen wurden, wurden wieder dasselbe Individuum der Art *P. badius* sowie zwei Individuen der Art *C. lhoesti* der jeweils anderen Unterfamilie zugeordnet. Dies ergab eine richtige Zuordnung von 93,9%.

Die Verwendung der Faktorladungen innerhalb der Diskriminanzanalyse ergab für den M_2 eine korrekte Klassifizierung von 95,8% aller Fälle, was ein sehr viel besseres Ergebnis als bei den maxillaren Molaren war. Anhand der Faktorladungen konnten alle Colobinen und alle Cercopithecinen außer zwei Individuen der Art *C. aethiops* ihrer Unterart zugeordnet werden (Tab. 77 und 78 in Appendix A.6).

Die Ergebnisse der Diskriminanzanalysen der Arten waren sehr unterschiedlich, je nach verwendeten Maßen (Tab. 79.82 in Appendix A.6). Anhand aller Rohdaten konnten die Arten zu 100% korrekt klassifiziert werden. Unter Ausschluss der größenabhängigen Maße ging der Wert auf 83,3% zurück. Hier wurden vor allem die Colobinen, jeweils zwei Individuen beider Arten, falsch klassifiziert. Je ein *P. badius* wurde dabei der Art *P. verus* bzw. *C. lhoesti* zugeordnet. Von den fünf Individuen der Art *P. verus* wurden drei fälschlich als *P. badius* identifiziert. Die Gruppierung der Cercopithecinen innerhalb dieser Analyse war genauer. Lediglich drei *C. aethiops* wurden falsch den anderen Cercopithecinenarten zugeordnet, ein Individuum davon der Art *C. lhoesti* und zwei der Art *C. nictitans*. Wenn nur die Reliefindices in die Diskriminanzanalyse eingingen, sank die Genauigkeit auf nur 68,8% korrekt klassifizierte Fälle. Hier wurden drei Individuen der Art *P. badius* falsch gruppiert, ein Individuum zu der Art *P. verus*, zwei Individuen zu *C. lhoesti*. Die Diskriminierung der Cercopithecinen anhand der Reliefindices war noch weniger korrekt. Hier wurden jeweils zwei Individuen von *C. aethiops* den beiden anderen Cercopithecinenarten zugeordnet, ein *C. lhoesti* der Art *P. verus* und zwei *C. nictitans* der Art *C. aethiops*.

Das Ergebnis der Diskriminanzanalyse der Arten unter Verwendung der Faktorladungen war bei diesem Zahn deutlich besser als bei den anderen untersuchten Molaren. Hier konnten die Colobinen zu 100% korrekt ihrer Art zugeordnet werden. Die Klassifizierung der Cercopithecinen war dagegen deutlich schlechter. Von *C. aethiops* wurde je ein Individuum der Art *P. badius* bzw. *C. nictitans* zugewiesen, von den drei *C. lhoesti* wurden zwei Individuen falsch klassifiziert, jeweils eines als *C. aethiops* bzw. *C. nictitans*, und zwei Individuen von *C. nictitans* wurden fälschlich als *C. aethiops* identifiziert.

Unterschiede zwischen lingualen und bukkalen Maßen In einer Untersuchung zur Schmelzdicke von cercopithecoiden Molaren wurde festgestellt, dass sich einige korrespondierende linguale und bukkale Maße signifikant voneinander unterscheiden, was auf eine unterschiedliche Belastung der lingualen und bukkalen Höcker hinweist (Ulhaas et al. 1999). Analog dazu wurden innerhalb dieser Untersuchung die sich entsprechenden lingualen bzw. palatinalen und bukkalen Maße sowie die anteriore und posteriore bukko-linguale Breite mit Hilfe eines t-Tests für gepaarte Stichproben miteinander verglichen. Auch hier wird geprüft, ob sich die Mittelwerte

der zwei miteinander verglichenen Gruppen signifikant voneinander unterscheiden. Als Signifikanzschwelle wurde wiederum $\alpha = 5\%$ gewählt. Die Analyse wurde sowohl für die gesamte Stichprobe als auch für Cercopithecinae und Colobinae getrennt durchgeführt. Auch hier werden die Ergebnisse der verschiedenen Molaren separat dargestellt.

Zahn 26 Die Ergebnisse des t-Tests der Maße des M^1 sind in Tab. 83, 84 und 85 in Appendix A.7 dargestellt. Innerhalb der gesamten Stichprobe können im Vergleich der bukkalen und palatinalen Maße signifikante Unterschiede zwischen fast allen Maßen festgestellt werden. Nicht signifikant unterscheiden sich die 2D-Grundfläche von Protoconus und Paraconus, die 3D-Oberfläche von Hypoconus und Metaconus und der prozentuale Oberflächenanteil dieser beiden Höcker. Deutlich unterschiedlich sind beide palatinalen und bukkalen Höcker in Bezug auf die Reliefindices und die absoluten und relativen Höckerhöhen. Daneben sind auch die 3D-Oberfläche von Protoconus und Metaconus sowie deren prozentualer Oberflächenanteil und die 2D-Grundfläche von Hypoconus und Metaconus signifikant verschieden. Neben den bukkalen und palatinalen Maßen unterscheiden sich noch die anteriore und posteriore Molarenbreite signifikant innerhalb der gesamten Stichprobe.

Für die Gruppe der Cercopitheciden konnten weniger signifikante Unterschiede zwischen palatinalen und bukkalen Maßen festgestellt werden. Es unterscheiden sich die Reliefindices beider Höckerpaare sowie die absolute und relative Höckerhöhe von Protoconus und Paraconus. Außerdem bestehen signifikante Unterschiede zwischen der prozentualen und der 3D-Oberfläche von Protoconus und Paraconus, der 2D-Grundfläche von Hypoconus und Metaconus sowie der anterioren und posterioren Molarenbreite.

Die Colobinen weisen dagegen mehr signifikante Unterschiede zwischen den bukkalen und palatinalen Maßen auf. Außer der 2D-Grundfläche von Protoconus und Paraconus und der 3D-Oberfläche von Hypoconus und Metaconus sind alle Maßpaare signifikant voneinander verschieden.

Zahn 27 Die Testergebnisse des Mittelwertvergleichs der Maße des M^2 sind in Tab. 86, 87 und 88 in Appendix A.7 dargestellt. Innerhalb der Gesamtstichprobe unterscheiden sich auch im M^2 die Reliefindices des bukkalen und palatinalen Höckers beider Höckerpaare sowie die absolute und relative Höckerhöhe von Protoconus und Paraconus signifikant voneinander. Das anteriore Höckerpaar, Protoconus und Paraconus, ist zudem auch in allen anderen Maßen signifikant voneinander verschieden. Im posterioren Höckerpaar dagegen, Hypoconus und Metaconus, unterscheiden sich die Höcker außer im Reliefindex nur noch in der 2D-Grundfläche. Außerdem sind auch in diesem Zahn die anteriore und posteriore Molarenbreite signifikant voneinander verschieden.

Innerhalb der Cercopithecinen können für den M^2 signifikante Unterschiede zwischen der 2D-Grundfläche, dem Reliefindex sowie der absoluten und relativen Höckerhöhe von Protoconus und Paraconus und zwischen der 2D-Grundfläche, der 3D-Oberfläche und der prozentualen Oberfläche von Hypoconus und Metaconus festgestellt werden.

Außerdem sind auch bei den Cercopithecinen die anteriore und posteriore Breite des M^2 signifikant voneinander verschieden.

Die Colobinen weisen etwas andere signifikant unterschiedliche Maßpaare auf. Hier sind wieder die Reliefindices sowie die absoluten und relativen Höckerhöhen beider bukkalen und palatinalen Höckerpaare signifikant verschieden. Zudem können signifikante Differenzen zwischen der 3D-Oberfläche und der prozentualen Oberfläche von Protoconus und Paraconus und der 2D-Grundfläche von Hypoconus und Metaconus festgestellt werden. Auch die anteriore und posteriore Molarenbreite sind bei den Colobinen unterschiedlich.

Zahn 37 Tab. 89, 90 und 91 in Appendix A.7 zeigen die Ergebnisse des t-Tests der bukkalen und lingualen Maße des M_2 . Innerhalb der gesamten Stichprobe sind wieder für fast alle Maßpaare signifikante Unterschiede zu beobachten. Lediglich die 3D- und die prozentuale Oberfläche von Protoconid und Metaconid sowie die anteriore und posteriore Molarenbreite sind für diesen Zahn innerhalb der Gesamtstichprobe nicht signifikant voneinander verschieden.

Die Cercopithecinen weisen ebenfalls bei fast allen Maßpaaren des M_2 signifikante Unterschiede auf. Innerhalb dieser Gruppe sind lediglich die absolute und relative Höckerhöhe von Hypoconid und Entoconid nicht signifikant unterschiedlich.

Die Colobinen zeigen für den M_2 signifikante Unterschiede in allen untersuchten Maßpaaren.

Prüfung von Zusammenhängen I - Korrelationsanalyse Die Ausprägung zweier Größen kann in bestimmter Weise zusammenhängen. Ist der Zusammenhang dieser Variablen linear, kann ein Korrelationskoeffizient berechnet werden, der die Stärke dieses Zusammenhangs ausdrückt. Der berechnete Wert liegt dabei zwischen -1 und 1, wobei eine positive Zahl einen positiven Zusammenhang ausdrückt („je mehr, desto mehr“), eine negative Zahl einen negativen Zusammenhang („je mehr, desto weniger“ und umgekehrt). Je näher der Wert gegen 1 bzw. -1 geht, desto stärker ist dabei der lineare Zusammenhang. Ein Wert von 0 zeigt einen fehlenden linearen Zusammenhang an. Dies schließt zwar nicht aus, dass trotzdem ein Zusammenhang zwischen den Variablen besteht, dieser ist dann jedoch nicht linear (Brosius 1998). Auch die Korrelation zweier Werte kann zudem auf ihre Signifikanz geprüft werden. Der Signifikanztest prüft dabei, ob der beobachtete Zusammenhang der Werte innerhalb der Stichprobe nur zufällig ist, ohne dass auch in der Grundgesamtheit ein entsprechender Zusammenhang besteht (Brosius 1998, Clauß & Ebner 1982).

Alle Maße der vorliegenden Untersuchung wurden auf Korrelationen geprüft. Dabei wurden die Messungen der drei Molaren separat, die Arten und Unterfamilien jedoch gemeinsam getestet. Es sollte mit dieser Analyse herausgefunden werden, welche der Maße in einem engen Zusammenhang stehen. Die Korrelation einiger Maße wird dabei erwartet, die durch die Analyse bestätigt bzw. deren Stärke bestimmt wird. Zudem kann die Korrelationsanalyse mögliche weitere Zusammenhänge zwischen Maßen feststellen, die auf den ersten Blick nicht offensichtlich sind, aber

Hinweise auf funktionelle Zusammenhänge verschiedener Strukturen geben können. Die Ergebnisse der Analyse sind für alle drei untersuchten Molaren recht einheitlich, so dass sie im Folgenden zusammenfassend dargestellt werden⁶.

- Die zweidimensionalen Maße MD, BL ant, BL post, CA (MD × BLmax) und CA 2D sind eng miteinander korreliert, mit durchschnittlichen Korrelationskoeffizienten von mehr als 0,8. Diese Korrelationen sind außerdem höchst signifikant. Lediglich im M¹ ist die Korrelation der Maße BL ant und BL post mit MD deutlich geringer bzw. in erstem Fall nicht vorhanden.
- Auch die 3D-Oberfläche des Okklusalsbereichs (CA) ist von der Zahngröße abhängig und mit den oben aufgeführten Maßen korreliert. Die Korrelation weist einen durchschnittlichen Wert von etwa 0,7 auf mit ebenfalls hoher Signifikanz.
- Die 2D-Basisflächen der einzelnen Höcker sind ebenfalls eng mit den o.g. 2D-Maßen korreliert. Nicht so stark wie zu erwarten wäre, ist die Korrelation dieser Maße untereinander. Hier sind lediglich nebeneinander liegende Höcker mittelstark miteinander korreliert.
- Die 3D-Oberflächenmaße der Höcker sind dagegen sehr stark untereinander korreliert sowie auch mit der 3D-Oberfläche des Okklusalsbereichs.
- Ebenfalls eine enge Korrelation weisen die 3D-Oberflächenmaße der Höcker mit den Reliefindices und den Höhenmaßen auf. Hier sind nicht nur die entsprechenden Maße der individuellen Höcker miteinander korreliert, sondern die Verbindung besteht auch zwischen den Maßen verschiedener Höcker.
- Höhenmaße korrelieren untereinander sehr stark, mit Koeffizienten zwischen 0,8 und 0,97. Außerdem sind natürlich auch die absoluten und relativen Höckerhöhen deutlich voneinander anhängig.
- Die Reliefindices korrelieren ebenfalls deutlich untereinander. Die geringsten Korrelationen zu anderen Höckern weisen Hypoconid bzw. Hypoconus auf, eine deutliche Abhängigkeit besteht jedoch auch hier. Alle Reliefindices der Einzelhöcker korrelieren besonders stark mit dem Reliefindex des gesamten Okklusalsbereichs (index CA).
- Um zu überprüfen, ob der Aufbau der Zahnoberfläche, gemessen anhand der prozentualen Oberflächenanteile der Einzelhöcker, von einem bestimmten Höckerbereich dominiert wird, wurde die Korrelation diese Maße untereinander geprüft. Für den M¹ zeigt sich hier eine Dominanz des Maßes % PrCA, mit dem alle anderen Oberflächenanteile mit Werten von 0,75-0,85 korreliert sind. Auch mit

⁶Die Korrelationsmatrizen der Maße der drei untersuchten Molaren werden aus Platzgründen nicht abgedruckt, sondern können im .xls-Format auf beigefügtem Datenträger eingesehen werden.

% HCA korrelieren % PaCA und % MCA stark, so dass generell eine gewisse Abhängigkeit der Oberflächen der bukkalen von denen der palatinalen Höcker zu bestehen scheint.

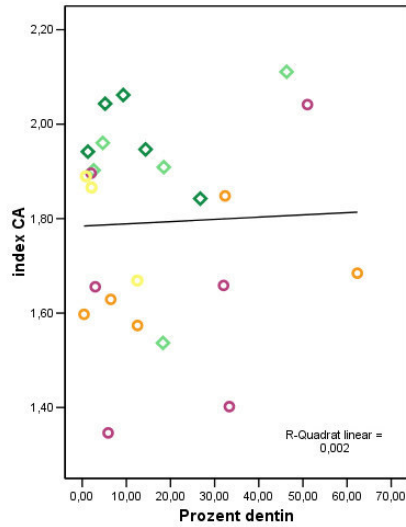
Bei beiden M₂ besteht dagegen eine enge Korrelation der prozentualen Oberflächen der diagonal liegenden Nachbarhöcker, also zwischen % MCA und % PrCA und % PaCA und % HCA im M² und zwischen % PCA und % ECA sowie % HCA und % MCA im M₂.

- Die Korrelation zwischen den prozentualen Höckeroberflächen und der Artzugehörigkeit wurde ebenfalls geprüft, um zu erkennen, ob es „arttypische“ Zahntypen gibt. Im M¹ konnte kein Zusammenhang zwischen dem Zahnaufbau und der Art festgestellt werden. Der M² wies eine mittelstarke Korrelation von 0,6 bzw. 0,57 zwischen der Art und der prozentualen Oberfläche von Protoconus bzw. Metaconus auf, die ja auch untereinander korreliert sind. Die entsprechenden Höcker des M₂, Protoconid und Entoconid, sind ebenfalls miteinander korreliert, jedoch etwas stärker, mit dem Wert 0,7. Auffallend ist hier besonders die Bedeutung des Entoconids, das ja schon in der Hauptkomponentenanalyse einen die Arten trennenden Faktor bildete (s.o.).
- Der Zusammenhang zwischen Unterfamilie bzw. Art und Reliefindices wurde ebenfalls geprüft. Bei der Definition dieser Indices wurde davon ausgegangen, dass sie die Funktionalität der Molaren widerspiegeln. Somit müssten bestimmte Indexwerte mit den Gruppen, die Repräsentanten bestimmter Substanzweisen darstellen, eng korrelieren. Der M¹ zeigte wider Erwarten nur mittelstarke signifikante Korrelationen von ca. 0,4-0,5 zwischen den verschiedenen Reliefindices und der Art bzw. Unterfamilie. Der Reliefindex des Hypoconus war nicht korreliert. Der M² wies etwas höhere signifikante Korrelationen von etwa 0,6-0,7 bzw. ca. 0,4 zwischen Hypoconus und Art bzw. Unterfamilie auf. Die Werte der Okklusalfäche und der beiden palatinalen Höcker sind dabei deutlich höher als die der bukkalen Höcker. Korrelationen von 0,6 bis 0,76 zeigen alle Reliefindices des M₂. In diesem Zahn sind die Koeffizienten der Okklusalfäche und der bukkalen Höcker höher als die der lingualen Höcker.

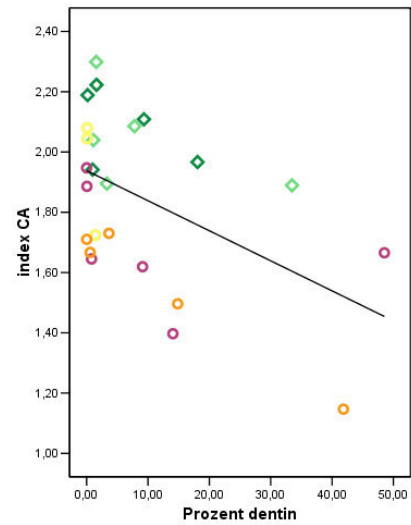
Prüfung von Zusammenhängen II - Streudiagramme Es wurde Streudiagramme erstellt, die die Veränderung der Reliefindices und der Höhenindices der Höcker mit zunehmender Abkauung darstellen (Abb. 23, Abb. 37-39 in Appendix A.8). Es zeigten sich für alle drei untersuchten Molaren grundsätzlich gleiche Tendenzen, so dass die Beobachtungen hier zusammenfassend dargestellt werden.

Die Reliefindices des gesamten Okklusalbereichs und der einzelnen Höcker verändern sich mit zunehmender Abkauung der Zähne sehr ähnlich. Die Indexwerte der Colobinen sind durchgehend höher als die der Cercopithecinen. Die Werte von *P. badius* und *P. verus* unterscheiden sich dabei nicht deutlich voneinander. *C. lhoesti* weist in der Regel Indexwerte auf, die höher als die der anderen Cercopithecinen und fast so hoch wie die der Colobinen sind. Die Indexwerte von *C. aethiops* und *C. nictitans*

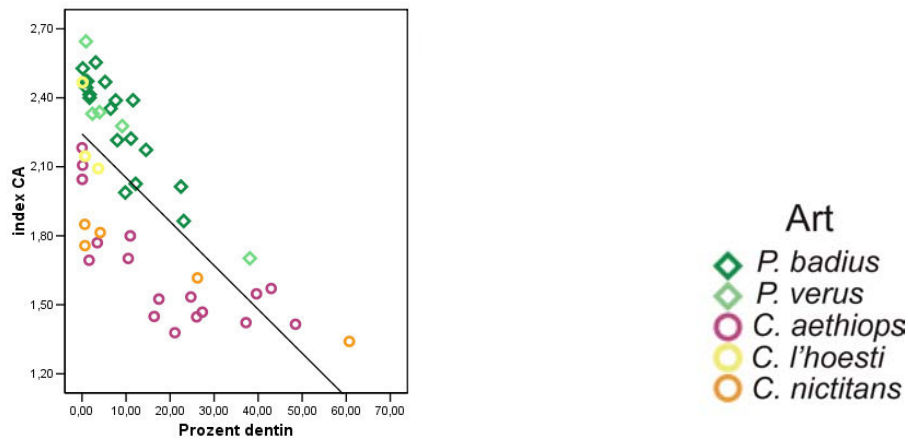
sind fast immer deutlich niedriger als die der übrigen Arten, sind jedoch voneinander nicht deutlich zu unterscheiden und clustern in der Regel zusammen.



a) Reliefindex Okklusalfäche li M¹



b) Reliefindex Okklusalfäche li M²



c) Reliefindex Okklusalfäche li M₂

Abbildung 23: Streudiagramme der Veränderung der Reliefindices der Okklusalfächen (index CA) mit zunehmender Abkautung (% dentin).

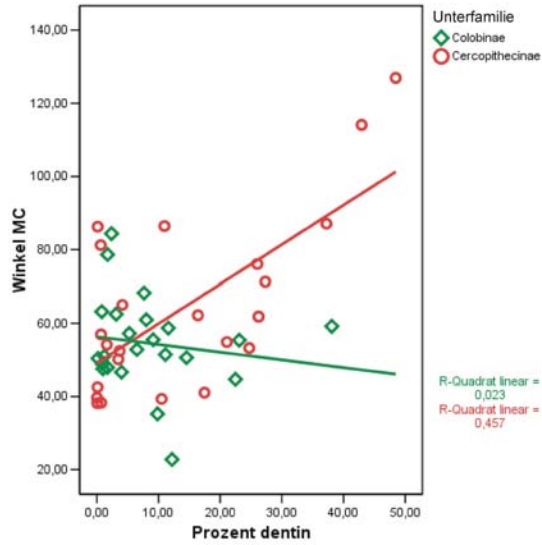
Bezüglich des Hypoconus zeigt die Streuung des Reliefindex der maxillaren Molaren je ein Individuum von *P. badius* und *P. verus*, die deutlich niedrigere Werte für diesen Index aufweisen als die übrigen Individuen dieser Arten. Zudem weisen im M¹ ein bzw. zwei Individuen von *C. aethiops* und *C. nictitans* hohe Werte ähnlich denen der Colobinen auf. Auch im Metaconus des M¹ besitzen je zwei Individuen von *C. aethiops* und *C. nictitans* hohe Indexwerte.

Wie zu erwarten war, fallen die Werte der meisten Reliefindices mit fortschreitender Abkauung. Am deutlichsten ist dies im M₂ zu erkennen, für den die größte Stichprobe untersucht wurde. Es gibt jedoch auch Ausnahmen von dieser Beobachtung. Der M¹ weist für die Reliefindices des Okklusalbereichs, des Paraconus und des Metaconus statt einer fallenden eine leicht steigende Tendenz auf. Dabei ist die Streuung der Indexwerte jedoch so heterogen, dass keine deutliche Steigung, sondern eben nur eine Tendenz dazu zu beobachten ist. Der M² zeigt ebenfalls im Paraconus und Metaconus kein deutliches Fallen der Indexwerte. Im Paraconus wird ein Unterschied zwischen Colobinen und Cercopithecinen deutlich: Während die Werte der Cercopithecinen fallen, bleiben sie innerhalb der Colobinen eher gleich. Im Metaconus sind die Werte so heterogen, dass keine steigende oder fallende Tendenz sichtbar wird.

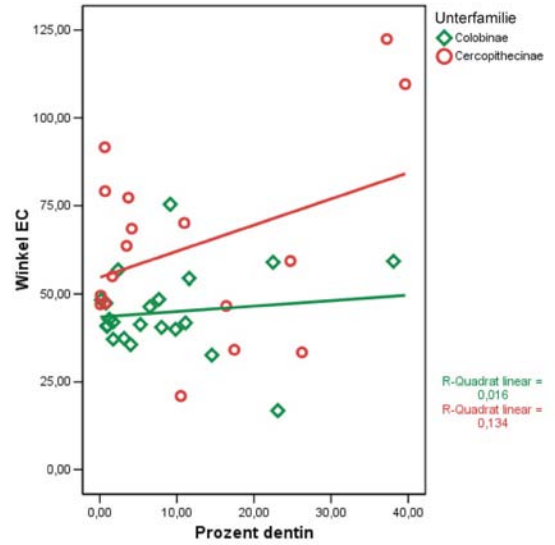
Allgemein kann gesagt werden, dass ein gleichbleibender Indexwert entweder anzeigt, dass hinsichtlich der Höckerform keine Veränderung stattfindet. Oder aber, was auch der Fall bei einem steigenden Indexwert ist, es kann mit zunehmender Abkauung und fortschreitendem Substanzverlust eine sekundäre Verstärkung des Reliefs durch Dentinfreilegung mit einhergehender Bassinbildung beobachtet werden. Dadurch nimmt, trotz Verlust der Zahnschubstanz und der Höckerhöhen, die Oberfläche und damit der Reliefindex zu.

Die Höhenindices der Höcker verhalten sich im Bezug zur Abkauung sehr ähnlich wie die Reliefindices (Abb. 40-42 in Appendix A.8). Die Werte der Colobinen sind jedoch — obwohl auch hier höher — nicht so deutlich von denen der Cercopithecinen abgesetzt. Dagegen kann für jeden Höcker eine Abnahme der Indexwerte beobachtet werden, und es kommt zu keinem Ansteigen der Höckerhöhenindices. Da es sich bei der Veränderung des Höhenindex ausschließlich um einen Ausdruck des Substanzverlustes der Höcker handelt, ist eine Zunahme dieser Werte praktisch auch ausgeschlossen.

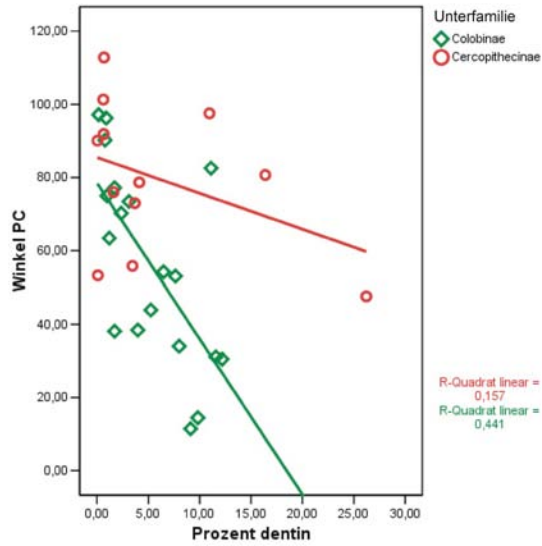
Die Streuung der Winkel zwischen der mesialen und distalen Höckerflanke der vier Höcker ist zum Teil recht heterogen. Diese Winkel konnten auch nicht bei allen Individuen erfasst werden, so dass die Stichprobe sehr klein ist. Es lassen sich aber einige Trends erkennen, die sich bei allen drei untersuchten Molaren gleichen (Abb. 24): Die Veränderung der Winkel der maxillaren bukkalen und mandibularen lingualen Höcker verläuft ähnlich, jedoch unterschiedlich im Vergleich zu den jeweils gegenüberliegenden Höckern. Die Winkel der maxillaren palatinalen und der mandibularen bukkalen Höcker zeigen in allen Molaren und allen untersuchten Gruppen



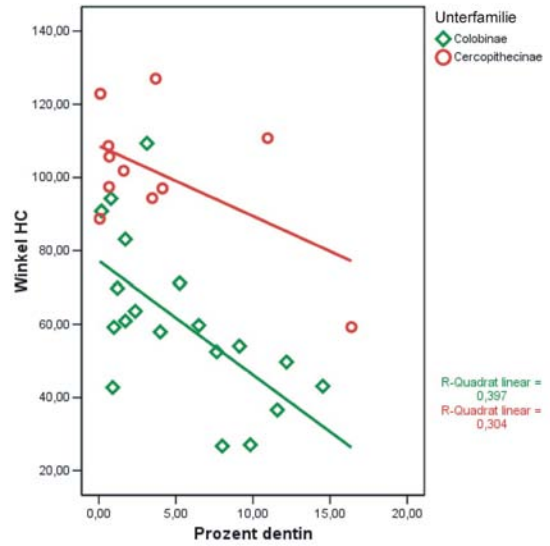
a) Metaconid



b) Entoconid



c) Protoconid



d) Hypoconid

Abbildung 24: Streudiagramme der Veränderung der Winkel zwischen den Höckerflanken ($\text{Winkel}_{\text{Höcker}}$) mit zunehmender Abkattung (% dentin) am Beispiel des M_2 .

eine abnehmende Tendenz. Dagegen werden die Winkel der maxillaren bukkalen und mandibularen lingualen Höcker mit zunehmender Abkauung bei den Cercopithecinen tendenziell größer bzw. scheinen bei den Colobinen gleich zu bleiben. Die Schärfe der Scher- oder Führungskanten dieser Höcker nimmt also bei den Cercopithecinen ab, während sie bei den Colobinen in etwa beibehalten wird.

Anhand der Streudiagramme wird zudem deutlich, dass sich Colobinen und Cercopithecinen offensichtlich hinsichtlich des maximal freigelegten Dentins unterscheiden. Individuen von *P. badius* weisen selten einen höheren Dentinanteil als 25% auf. Etwas mehr Dentinfläche zeigen Individuen von *P. verus*. Molaren von *C. aethiops* und *C. nictitans* dagegen besitzen einen Oberflächenanteil von 50% bzw. mehr als 60% an freigelegtem Dentin. Da, wie in Abschnitt 4.2 dargestellt wurde, die Stichproben aus einer sehr großen Anzahl von Individuen ausgewählt wurden, wobei für jede Art das Individuum mit der stärksten Abrasion in die Stichprobe eingeschlossen wurde, darf angenommen werden, dass diese Beobachtung keinen methodischen Fehler in der Auswahl der Stichproben reflektieren, sondern tatsächlich einen generellen Unterschied in der Abrasion zwischen den Arten darstellt. Die kleine Stichprobe von *C. lhoesti* stellt in diesem Zusammenhang eine Ausnahme dar, da von allen drei untersuchten Individuen keines eine fortgeschrittene Abkauung aufweist, die Individuen jedoch auch nicht aus einer großen Sammlung ausgewählt werden konnten.

6.3 Analyse der Stereoplots

Im Folgenden werden die Beobachtungen beschrieben, die im Vergleich der Stereoplots aller auf der Okklusalfäche vorhandenen Abrasionsareale getroffen werden konnten (s. Appendix B). Der Vergleich konzentriert sich dabei hauptsächlich auf die generelle Ausrichtung der Areale⁷, auf die Veränderung dieser Ausrichtung mit fortschreitender Abrasion, auf den Grad der Abflachung der Abrasionsareale im Verlauf der Abrasion, die Anzahl der Abkaubereiche (d.h., ob für einen Höcker in der Regel drei oder zwei Areale festgestellt werden können) sowie auf die Veränderung der Anzahl der Abrasionsbereiche mit zunehmender Abkautung.

In den frühen Abkautungsstadien ähneln sich die Stereoplots aller untersuchter Cercopithecoidea stark, vor allem auf den ersten Blick. Bei näherem Hinsehen erkennt man jedoch deutliche Unterschiede zwischen den Unterfamilien und Arten, die mit fortschreitender Abnutzung zunehmen.

Zahn 26

Vergleich Cercopithecinen - Colobinen Die Cercopithecinen wie auch die Colobinen zeigen eine deutlich bukko-linguale Ausrichtung der Außen- und Innenareale von Paraconus (gelb) und Metaconus (orange), die die Individuen der Cercopithecinen jedoch mit fortschreitender Abkautung etwas verlieren. Die Abflachung dieser Bereiche ist bei den Cercopithecinen deutlich ausgeprägter als bei den Colobinen, bei denen nur in einem geringen Maß die Steilheit dieser Höckerbereiche abnimmt. Nur selten sind bei den Colobinen Abrasionsspuren auf den Spitzen der bukkalen Höcker zu erkennen, wobei sich *P. badius* und *P. verus* in diesem Aspekt etwas unterscheiden (s.u.). Falls vorhanden, weisen die Abschiffareale der Höckerspitzen bei den Colobinen ebenfalls eine eher bukko-linguale Ausrichtung auf, während bei den Cercopithecinen diese Areale mehr nach mesio-distal orientiert sind.

Hinsichtlich der Abrasionsareale der palatinalen Höcker unterscheiden sich Cercopithecinen und Colobinen noch stärker. Zu Beginn der Abkautung sind die Areale von Protoconus (blau) und Hypoconus (grün) beider Gruppen intermediär zwischen mesio-distal und bukko-lingual ausgerichtet. Mit fortschreitender Abnutzung verändert sich diese Orientierung bei den Molaren der Cercopithecinen mehr in die mesio-distale, bei den Colobinen dagegen in die bukko-linguale Richtung. Die Abschiffbereiche der palatinalen Höcker der Cercopithecinen flachen zudem sehr stark ab, so dass sie in fortgeschrittenen Abkautungsstadien nicht mehr vorhanden sind bzw. mit anderen Bereichen gemeinsam eine einheitliche Abrasionsfläche bilden (vgl. z.B. *C. nictitans* Individuum 4159). Die M¹ der Colobinen besitzen dagegen auch bei fortgeschrittener Abkautung deutlich steilere Abrasionsareale auf den palatinalen Höckern.

Generell weisen die M¹ der Cercopithecinen mit Ausnahme von *C. nictitans* mehr Abrasionsareale auf als die der Colobinen, was mit den häufiger innerhalb dieser

⁷Die Ausrichtung dieser Bereiche wird anhand der Endpunkte der entsprechenden Großkreise definiert. Eine bukko-linguale Ausrichtung bedeutet dabei gleichzeitig, dass das Areal nach mesial oder distal einfällt.

Gruppe zu beobachtenden Abkauungsspuren auf den Höckerspitzen zusammenhängt. Die zunächst höhere Anzahl der Abschleißareale wird dann allerdings innerhalb der Cercopithecinen deutlich stärker reduziert. Dies kann mit einer allgemein sehr viel stärkeren Abkauung und Abflachung dieser Zähne in Zusammenhang gebracht werden, was bewirkt, dass Abschleißareale miteinander verschmelzen und so ihre Anzahl reduziert wird.

Vergleich Cercopithecinen Zwischen den drei untersuchten Cercopithecinenarten bestehen ebenfalls eindeutige Unterschiede. Da die Stichprobe von *C. lhoesti* keine Individuen mit stark fortgeschrittener Abkauung aufweist, ist hier der Vergleich dieser Stadien allerdings limitiert.

Von allen Cercopithecinen weist *C. lhoesti* die steilsten Abschleißareale auf und ähnelt in vielen Aspekten eher *P. verus* als den anderen Cercopithecinen. Die Seitenareale der bukkalen Höcker (gelb und orange) sind deutlich bukko-lingual ausgerichtet und behalten diese Orientierung bei, während auch kaum eine Abflachung dieser Bereiche beobachtet werden kann. Die zu beobachtenden Abkauungsbereiche der Höckerspitzen weisen dagegen eher Richtung mesio-distal. Auch die Orientierung und im Vergleich zu den anderen Cercopithecinen etwas geringere Abflachung der Abschleißareale der palatinalen Höcker (blau und grün) setzt *C. lhoesti* von den Cercopithecinen ab. Häufiger vorkommende Abschleißspuren auf den Höckerspitzen sind dagegen typisch für die Gruppe der Cercopithecinen. Da unklar ist, wie die Abkauung der Molaren die Oberfläche in fortgeschrittenen Stadien verändert, kann nicht eindeutig festgestellt werden, ob tatsächlich ein deutlicher Unterschied zwischen *C. lhoesti* und den anderen Cercopithecinen besteht.

C. aethiops besitzt ebenfalls zunächst nach bukko-lingual ausgerichtete, recht steile Abschleißbereiche auf den Seitenflächen der bukkalen Höcker (gelb und orange). Mit zunehmender Abkauung flachen diese Bereiche jedoch deutlich ab und verlieren die bukko-linguale Ausrichtung. Abnutzungsareale der Höckerspitzen weisen zumeist nach mesio-distal. Auch in späten Abkauungsstadien sind Paraconus und Metaconus von *C. aethiops* etwas erhöht. Die Abschleißflächen der palatinalen Höcker (blau und grün) des M^1 von *C. aethiops* sind deutlich weniger steil und eher nach mesio-distal orientiert, was durch zunehmende Abkauung zunächst verstärkt wird, bevor diese Areale verschwinden.

Bei *C. nictitans* ist dieser Trend der Abflachung und des Verschwindens bzw. Verschmelzens von Abrasionsarealen am deutlichsten ausgeprägt. Lediglich der Metaconus (orange) behält eine längere Zeit lang erkennbare Abrasionsbereiche, während zunächst vor allem die Bereiche der palatinalen Höcker (blau und grün), dann auch der Paraconus (gelb) und schließlich auch der Metaconus „eingeebnet“ werden und eine einheitliche abradierete Zahnoberfläche ohne differenzierbare Strukturen entsteht. Durch die rasche Abflachung und das frühe Verschmelzen von Arealen weist der M^1 von *C. nictitans* deutlich weniger Abrasionsareale auf als der anderer Cercopithecinen.

Vergleich Colobinen Die beiden Colobinenarten ähneln sich deutlich durch die ausgeprägte bukko-linguale Ausrichtung der Facettenareale sowohl der palatinalen (blau und grün) als auch vor allem der bukkalen Höcker (gelb und orange). Bei beiden Arten bleiben die Abschleißbereiche von Paraconus (gelb) und vor allem Metaconus (orange) recht steil und flachen erst in einem späten Stadium etwas ab. Hier weist *P. verus* eine stärkere Abflachung als *P. badius* auf.

Deutlicher unterscheiden sich die Arten hinsichtlich der Abrasionsbereiche von Protoconus (blau) und Hypoconus (grün). Bei beiden Colobinen wird zwar die bukko-linguale Ausrichtung zunächst verstärkt, *P. badius* zeichnet sich jedoch dadurch aus, dass die Steilheit der Seitenbereiche dieser Höcker mit fortschreitender Abkautung noch zunimmt, während bei *P. verus* für diese Höckerbereiche eine Abflachung zu erkennen ist.

Auch hinsichtlich der Anzahl der Abschleißbereiche unterscheiden sich die Arten. *P. badius* weist an den Spitzen des Paraconus keine Abrasionsfacetten auf, die in wenigen Fällen auszumachenden Abkautungsspuren der Spitzen des Metaconus haben wie die Seitenbereiche eine bukko-linguale Ausrichtung. Der Protoconus besitzt bei *P. badius* nie, der Hypoconus nur selten Abrasionsspuren auf der Höckerspitze, die dann ebenfalls nach bukko-lingual orientiert sind. Bei *P. verus* dagegen sind vor allem am Protoconus und Hypoconus, in frühen Abkautungsstadien auch an den bukkalen Höckern Abkautungsspuren an den Höckerspitzen zu erkennen, so dass diese Art mehr Abrasionsareale aufweist als *P. badius*.

Zahn 27

Vergleich Cercopithecinen - Colobinen Generell zeigt der M^2 dieselben Tendenzen der Reliefveränderung wie der M^1 . Auch für den M^2 ähneln sich die Stereoplots von Cercopithecinen und Colobinen zu Beginn der Abkautung recht stark. Unterschiede zwischen den Gruppen werden nur im Detail und vor allem mit fortschreitender Abkautung sichtbar. Wie im M^1 nimmt die bukko-linguale Ausrichtung der Abschleißareale bei den Colobinen mit zunehmender Abrasion zu, während dies bei den Cercopithecinen nicht der Fall ist. Die Anzahl der Abschleißareale der M^2 der Colobinen verringert sich mit der Abkautung, wobei hier die Areale nicht abflachen und verschwinden, sondern auch bei starker Abrasion erkennbar bleiben und teilweise deutlich an Steilheit zunehmen. Dies stellt den deutlichsten Unterschied zu den Molaren der Cercopithecinen dar. Die Cercopithecinen weisen im M^2 zu Beginn der Abkautung zunächst sogar steilere Abrasionsflächen auf als die Colobinen. Alle Abkautungsareale dieser Cercopithecinenmolaren zeigen wie die der M^1 jedoch eine klare Abflachung mit zunehmender Abkautung, wobei hier anders als im M^1 die Ausrichtung der Areale bis in späte Abkautungsstadien eher beibehalten wird. Sowohl bei *C. aethiops* (Individuum 70143) als auch bei *C. nictitans* (Individuum 4159) erkennt man anhand der Stereoplots deutlich, wie jedoch schließlich am Ende der Abkautungsreihe eine Zahnoberfläche entsteht, auf der alle erkennbaren Abrasionsareale eine sehr ähnliche Ausrichtung aufweisen und sehr flach sind, was typisch für eine flach abradierete, in eine Richtung geneigte Okklusalfäche ist.

Vergleich Cercopithecinen Die Unterschiede zwischen den Arten der Cercopithecinae sind im M² nicht so klar erkennbar wie im M¹. *C. lhoesti* passt sich mit einer weniger stark ausgeprägten bukko-lingualen Orientierung der Abschleißareale der palatinalen Höcker (blau und grün) mehr in die Gruppe der Cercopithecinen ein. Auch Paraconid (gelb) und vor allem Metaconid (orange) zeigen eine Tendenz zur Abflachung, so dass nicht auszuschließen ist, dass stark abradierte Molaren von *C. lhoesti* eine ähnliche Reliefausprägung aufweisen wie die anderer Cercopithecinen. *C. nictitans* unterscheidet sich von den anderen Arten vor allem durch die besonders rasche Veränderung des Okklusalreliefs, mit einer starken Reduzierung der Anzahl der Abschleißareale und einer besonders ausgeprägten Abflachung. Der M² von *C. aethiops* zeichnet sich im Abrasionsverlauf vor allem dadurch aus, dass zunächst die Anzahl und Ausrichtung der Abkautungsareale eher konstant bleibt und sich die Bereiche allein durch Abflachung verändern.

Vergleich Colobinen *P. badius* und *P. verus* unterscheiden sich auch im M² vor allem hinsichtlich der Ausprägung der Seitenareale der palatinalen Höcker (blau und grün). Während *P. badius* in diesen Bereichen eine klare Veränderung der Ausrichtung von intermediär mesio-distal / bukko-lingual zu eindeutig bukko-lingual mit einer Zunahme der Steilheit dieser Areale aufweist, zeigt *P. verus* hier ein weniger eindeutiges Bild. Die Orientierung nimmt zwar leicht gegen bukko-lingual zu, nicht jedoch die Steilheit. Zudem scheinen einige der Abrasionsbereiche dieser Höcker miteinander zu verschmelzen, was bei *P. badius* nicht der Fall ist.

Zahn 37

Vergleich Cercopithecinen - Colobinen Auch der M₂ weist sehr ähnliche Tendenzen hinsichtlich der Veränderung des Okklusalreliefs auf wie die maxillaren Molaren. Wie im M¹ und M² unterscheiden sich Cercopithecinen und Colobinen vor allem mit fortschreitender Abkautung. Der deutlichste Unterschied ist die hochgradige Abflachung der Molaren der Cercopithecinen und die Beibehaltung eines ausgeprägten Okklusalreliefs bei den Colobinen.

Mit Ausnahme von *C. lhoesti* weisen die M₂ der Cercopithecinen außerdem weniger stark eine bukko-linguale Ausrichtung der Abkautungsareale von Metaconid und Entoconid (gelb und orange) auf als die vergleichbaren Höcker Paraconus und Metaconus der maxillaren Molaren.

Vergleich Cercopithecinen Während *C. lhoesti* hinsichtlich der Ausprägung der Abrasionsbereiche von Metaconid und Entoconid eher den Colobinen ähnelt, gruppiert er sich mit einer mesio-distalen Ausrichtung der Areale von Protoconid und Hypoconid (blau und grün) in die Gruppe der Cercopithecinen ein. Auch im M₂ ist bei *C. lhoesti* eine beginnende Abflachung aller Höckerbereiche zu erkennen, so dass die Ähnlichkeit mit den Colobinen möglicherweise nur aufgrund der fehlenden fortgeschrittenen Abkautungsstadien festzustellen ist.

C. aethiops zeigt ähnlich wie bei den M₂ eine zunächst gleichbleibende Orientierung

der Abrasionsareale bei zunehmender Abflachung mit fortschreitender Abkautung. Schließlich ist erkennbar, wie die Areale miteinander verschmelzen bzw. eine einheitliche Ausrichtung annehmen, so dass ein flacher, einseitig geneigter Okklusalbereich entsteht.

C. nictitans weist wiederum das typische Bild einer raschen Reduktion der Anzahl der Abrasionsflächen mit deutlicher Abflachung des gesamten Okklusionsbereiches auf, wie es sich schon in den maxillaren Molaren zeigte. Die Ausrichtung der Abschleiffareale im M_2 bleibt auch in dieser Art wie auch bei *C. aethiops* zunächst gleich, was bei den maxillaren Molaren so nicht zu beobachten ist.

Vergleich Colobinen Im M_2 erkennt man am deutlichsten, dass sich die beiden Colobinenarten vor allem hinsichtlich der Stärke der Abflachung des Reliefs unterscheiden. Deutlich höher als bei den Cercopithecinen, ist das Okklusalrelief von *P. verus* in diesem Zahn jedoch flacher als das von *P. badius*. Außerdem kann bei *P. verus* nicht ganz so eindeutig eine Vereinheitlichung der bucco-lingualen Ausrichtung der Seitenareale aller vier Höcker beobachtet werden wie bei *P. badius*. Dieser weist generell ein recht einheitliches Bild der Okklusaltopografie des M_2 auf, unabhängig von dem Grad der Abkautung. Anhand der Stereoplots ist bei *P. badius*, ganz anders als bei den anderen Arten, nicht sofort ersichtlich, ob das Relief eines stark oder schwach abgekauten Molaren dargestellt ist.

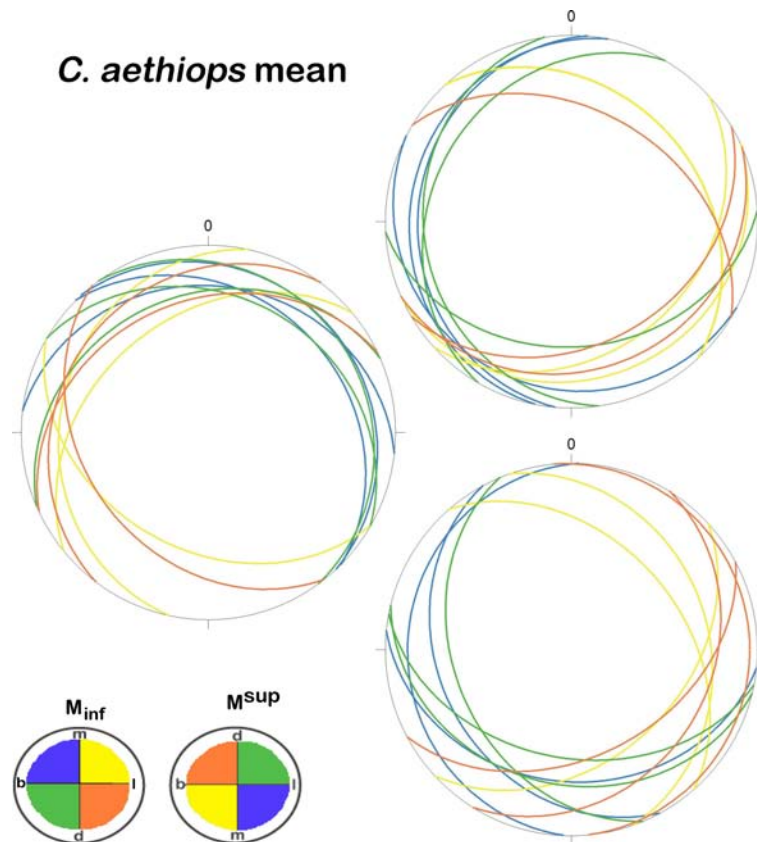


Abbildung 25: Stereoplots der Durchschnittswerte von *Strike* und *Dip*, *C. aethiops*

Zusammenfassender Vergleich Abbildungen 25 - 29 zeigen die Stereoplots für die Durchschnittswerte aller drei Molaren jeder Art. Die Stereoplots sind so gruppiert, dass auf der linken Seite das Diagramm unter Verwendung der oberen Halbkugel für den M_2 dargestellt ist. Demgegenüber, entsprechend der natürlichen Verzahnung versetzt, sind die Stereoplots der maxillaren Antagonisten unter Verwendung der unteren Halbkugel platziert. So ist es möglich, die während der Mastikation miteinander antagonistierenden Elemente in Verbindung zu setzen und ihre Ausrichtung miteinander zu vergleichen.

Die Stereoplots der Arten *C. aethiops* und *C. nictitans* zeigen ein recht flaches mitt-

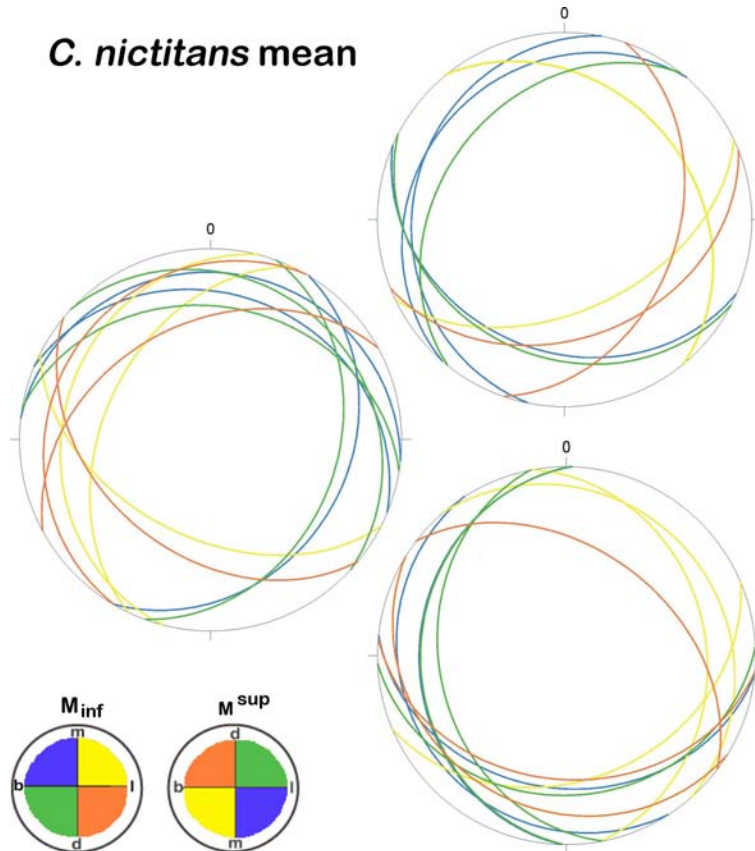


Abbildung 26: Stereoplots der Durchschnittswerte von *Strike* und *Dip*, *C. nictitans*

leres Okklusalrelief. Innerhalb der Stichprobe weisen mehrere Individuen ein sehr flaches Relief auf, was den Mittelwert der Arten beeinflusst. Die fehlenden Individuen mit starker Abkautung bei *C. lhoesti* übermitteln aus demselben Grund ein scheinbar sehr viel höheres mittleres Relief dieser Art im Vergleich zu den anderen Cercopithecinen und muss mit Vorsicht interpretiert werden. Aus diesem Grund wird die Art aus der folgenden vergleichenden Beschreibung herausgenommen. Tatsächlich höhere Mittelwerte und damit ein ausgeprägteres mittleres Relief besitzen die Colobinen. Individuen dieser Arten besitzen trotz starker Abkautung prominente Höcker mit deutlich erkennbaren Abrasionsarealen. Das zeigt sich auch deutlich in diesen Diagrammen.

C. l'hoesti mean

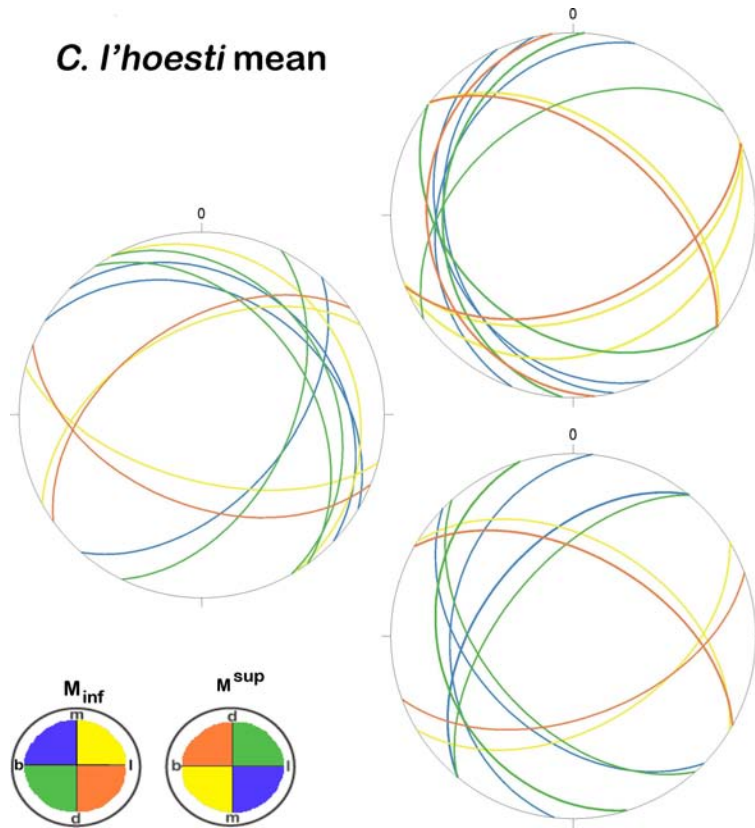


Abbildung 27: Stereoplots der Durchschnittswerte von *Strike* und *Dip*, *C. l'hoesti*

Im Vergleich der Diagramme von *C. aethiops* und *C. nictitans* mit *P. badius* und *P. verus* zeigt sich, dass sich die Stereoplots der Arten der Unterfamilien deutlich ähneln, während zwischen den Unterfamilien klare Unterschiede zu beobachten sind. Die Colobinen haben steilere und stärker nach bucco-lingual ausgerichtete Abschleifareale auf den prominenten Höckern Paraconus (gelb) und Metaconus (orange) bzw. Metaconid (gelb) und Entoconid (orange). Die mit fortschreitender Abkautung zunehmende bucco-linguale Ausrichtung der maxillaren palatinalen bzw. mandibularen bukkalen Höckerflanken ist anhand der Stereoplots der Mittelwerte leider nicht zu erkennen. Im Vergleich mit den Diagrammen der Cercopithecinen wird aber deutlich, dass die Abrasionsareale dieser Höcker bei den Colobinen differenzierter sind. Generell weisen die Molaren der Cercopithecinen mehr Abrasionsareale auf als die der Colobinen.

Der Vergleich der Cercopithecinen *C. aethiops* und *C. nictitans* verdeutlicht die starke Ähnlichkeit dieser Arten. Die mittlere Ausrichtung der Abrasionsareale des Metaconus (orange) von *C. nictitans* ist jedoch von der Ausrichtung dieser Bereiche bei *C. aethiops* verschieden, ohne dabei eine eindeutige Tendenz erkennen zu lassen. Vergleicht man die Colobinen miteinander, so sieht man auch anhand der Stereoplots der Mittelwerte, dass die maxillaren Molaren von *P. verus* häufiger Abkautungsspuren auf den Höckerspitzen der palatinalen Höcker und des Metaconus des M^2 aufweisen als die von *P. badius*. Die Abkautungsareale der Höcker Protoconus

P. badius mean

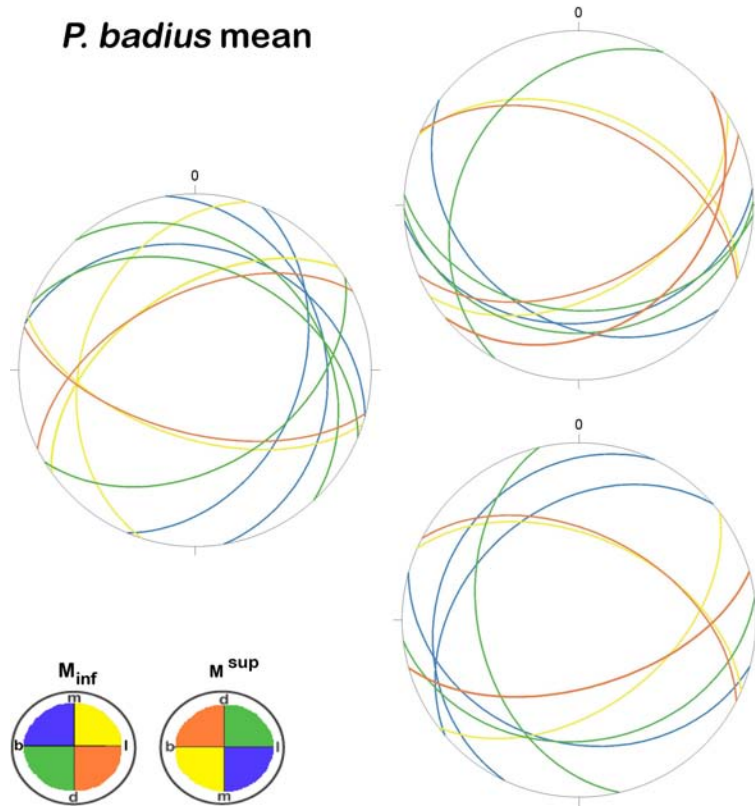


Abbildung 28: Stereoplots der Durchschnittswerte von *Strike* und *Dip*, *P. badius*

bzw. Protoconid (blau) und Hypoconus bzw. Hypoconid (grün) sind trotz starker Ähnlichkeiten zwischen den beiden Arten bei *P. verus* in Durchschnitt etwas flacher als bei *P. badius*.

Generell verdeutlichen die Abbildungen, dass die Ausrichtung der antagonistierenden Zahnareale aneinander angepasst zu sein scheint, die erfassten Maße also tatsächlich die Lage funktioneller Areale beschreiben. Daher kann erwartet werden, dass anhand dieser Diagramme eine Rekonstruktion mastikatorischer Prozesse durchgeführt werden kann, wie es in Abschnitt 7.2 versucht wird.

***P. verus* mean**

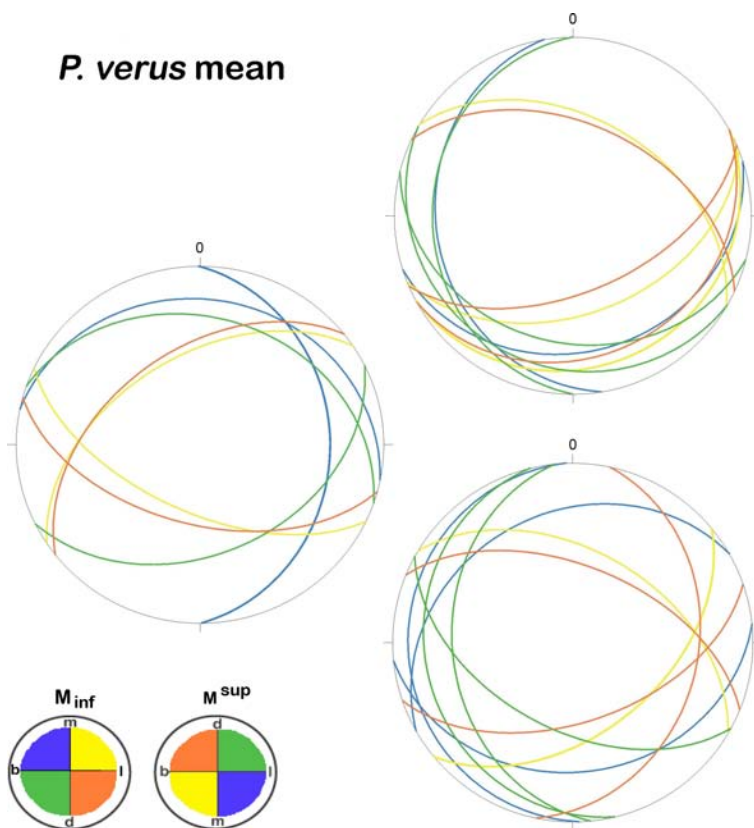


Abbildung 29: Stereoplots der Durchschnittswerte von *Strike* und *Dip*, *P. verus*

7 Diskussion

7.1 Interpretation der qualitativen und statistischen Analyse

Die computerunterstützte Analyse der funktionellen Morphologie von Cercopithecoidea-Molaren erbrachte übereinstimmende qualitative und quantitative Ergebnisse, die sich funktionell interpretieren lassen. Beobachtungen und Messungen der Okklusalmorphologie sowie der Schliiffacetten ergeben dabei gemeinsam ein stimmiges Bild, das zeigt, dass ein enger Zusammenhang zwischen diesen Merkmalskomplexen besteht. Im Folgenden wird zunächst diese funktionelle Interpretation der Ergebnisse versucht, die teilweise noch zusammenfassend dargestellt werden. Die Interpretation der Stereoplots erfolgt im Anschluss daran in Verbindung mit einer Rekonstruktion der Mastikationsverläufe.

Der deutlichste Unterschied zwischen Cercopithecinen und Colobinen, der auch statistisch abgesichert werden kann, liegt in den Höckerhöhen und der Ausprägung des okklusalen Reliefs. Den Unterschied in den Höckerhöhen der Molaren dieser zwei Gruppen erkannten auch bereits Kay und Hylander (1978) und Lucas und Teaford (1994). Sie erklärten diesen Unterschied als Anpassung an die unterschiedlichen Ernährungsstrategien, Frugivorie bei den Cercopithecinen und Folivorie bei den Colobinen, indem vor allem durch die Erhöhung der Höcker die Scherkanten verlängert werden. Auch Yamashita (1998) konnte einen Zusammenhang zwischen langen Scherkanten und einer blattreichen Ernährung feststellen. Die unterschiedliche Form der Querjoche, die ja den hauptsächlichen Anteil dieser Scherkanten bilden, entspricht ebenfalls dieser Beobachtung. Die niedrigeren, runderen und in der Mitte unterbrochenen Querjoche der Cercopithecinenmolaren stellen kaum funktionelle Scherkanten dar, während die hohen, scharfkantigen und durchgehenden Joche der Colobinenmolaren deutlich als Scherkanten auszumachen sind.

Ein Maß, das ebenfalls eng mit der Scherkantenlänge zusammenhängt und diese bei der Analyse abradierter Zähne ersetzen kann, ist der Reliefindex (M’Kirera & Ungar 2003). Diese Variable quantifiziert die genannten Beobachtungen und ist statistisch auswertbar, was einen deutlichen Vorteil gegenüber der morphognostischen Analyse darstellt. Ungar und M’Kirera (M’Kirera & Ungar 2003, Ungar & M’Kirera 2003) sowie Engel (2005) konnten hominoide Primaten anhand der Reliefindices ihrer Molaren funktionell charakterisieren. Die mittleren Reliefindices des frugivoren *Pongo* (nach Engel 2005) entsprechen dabei etwa denen von *C. aethiops* und *C. nictitans* der vorliegenden Untersuchung. Die Werte der Colobinen liegen jedoch deutlich über denen der Hominoidea, auch über denen von *Gorilla*, der Art der Hominoidea mit dem höchsten Blätteranteil an der Ernährung. Die Interpretation der niedrigeren Höcker bzw. des niedrigeren Okklusalreliefs als Anpassung an die eher frugivore Ernährung bei den Cercopithecinen gegenüber der folivoren Alimentation (*sensu lato*) der Colobinen kann also durch die vorliegende Untersuchung unterstützt werden.

Die Diskriminanzanalyse der Unterfamilien unter Verwendung der Reliefindices als einziges Klassifikationsmerkmal ergibt eine korrekte Zuordnung der Individuen in 90% bis 95% der Fälle, je nach Gruppe und untersuchtem Zahn. Dies zeigt die starke Aussagekraft dieses Maßes und bestätigt die der Untersuchung zugrunde liegende Hypothese, dass der Reliefindex eine funktionelle Adaptation ausdrückt. Außerdem wird durch die Ergebnisse gezeigt, dass auch abgekauten Zähne anhand der Reliefindices funktionell miteinander verglichen werden können, da der Unterschied zwischen den Gruppen auch im Verlauf der Abkautung beibehalten wird.

Anhand der Ergebnisse wird jedoch auch deutlich, dass die Reliefindices allein nicht ausreichen, um die Unterfamilien eindeutig zu charakterisieren. Werden noch andere Maße wie die relativen Höckerhöhen und die prozentualen Höckeroberflächen hinzugenommen, kann eine Trennung der Unterfamilien von bis zu 100%, je nach Zahn, erreicht werden. Werden auch die größenabhängigen Maße verwendet, wird für die Cercopithecinen keine Verbesserung der Klassifizierungsergebnisse erreicht, jedoch eine leichte Verbesserung für die Klassifizierung der Colobinen. Dies hängt wahrscheinlich von der Tatsache ab, dass die Stichprobe der Cercopithecinen insgesamt heterogener hinsichtlich der Körpergröße ist, wobei jedoch die Vertreter der beiden Colobinenarten jeweils die größten als auch die kleinsten Individuen der gesamten Stichprobe stellen. Anhand der Ergebnisse der Diskriminanzanalyse fällt zudem auf, dass vor allem die Morphologie des M_2 diagnostisch besonders aussagefähig zu sein scheint, da hier die besten Klassifizierungsergebnisse erreicht werden.

Die Ergebnisse der Diskriminanzanalyse der vorliegenden relativ kleinen Stichproben, vor allem der Arten, müssen jedoch unter Vorbehalt betrachtet werden. Eine Verringerung der Klassifikationsgenauigkeiten kann bei einer deutlich größeren Stichprobe erwartet werden. Der M_2 , für den die größte Stichprobe vorliegt, weist jedoch eine sehr gute Zuordnungsgenauigkeit der Individuen auf, die sogar höher ist als die in den anderen Molaren. Die Aussagen über die relative Bedeutung der verschiedenen Variablen hinsichtlich der Diskriminierung der Unterfamilien und Arten werden zudem ihre Gültigkeit behalten.

Die Unterarten unterscheiden sich neben den Indexwerten des Reliefs auch hinsichtlich des Verlaufs der Abkautung voneinander. Während die Reliefindices der Cercopithecinen mit zunehmender Abkautung stetig fallen, bleiben die Werte der bukkalen Höcker der maxillaren Molaren bei den Colobinen teilweise gleich hoch. Die bei den Colobinen häufiger signifikant voneinander abweichenden Maße der lingualen und bukkalen Höcker können wahrscheinlich mit diesem Phänomen in Zusammenhang gebracht werden. Dies zeigt, dass die betroffenen Höcker zwischen den Unterfamilien unterschiedliche Belastungen oder Aufgaben haben. Die bukkalen Höcker der maxillaren Molaren sowie die lingualen Höcker der mandibularen Molaren werden oft als *guiding cusps* bezeichnet (z.B. Kay 1977), es wird ihnen also innerhalb der Kaubewegung die Aufgabe der Führung zugeschrieben. Daher kann eine differente Bedeutung der Führungsrolle dieser Höcker bei Cercopithecinen und Colobinen angenommen werden. Das Ergebnis der PCA, die Höckerhöhen der Führungshöcker

als Teil der so definierten „Funktionskomponente“ einzubeziehen, anhand derer Colobinen und Cercopithecinen außer *C. lhoesti* voneinander unterschieden werden können, unterstützt die funktionelle Bedeutung dieser Höcker. Ein gleichbleibendes Relief der Führungshöcker bei den Colobinen gewährleistet dabei die Einhaltung einer bestimmten Kaubewegung trotz zunehmender Abkautung der anderen Höcker. Währenddessen nimmt bei den Cercopithecinen die Führungsleistung der maxillaren bukkalen und mandibularen lingualen Höcker durch fortschreitenden Reliefverlust ab. Dieser Unterschied kann auch anhand der Winkel zwischen den Höckerflanken beobachtet werden.

Walker und Murray (1974), die dieses Maß als erste definierten, nahmen an, dass damit die Schärfe der Scherkanten angegeben wird. Es kann jedoch auch ein kleiner Winkel zwischen den Höckerflanken gemessen werden, wenn die Flanken fast parallel stehen, die Scherkante dazwischen selbst aber sehr stumpf ist. Aufgrund dieser Beobachtungen wird daher angenommen, dass zumindest bei den Führungshöckern ein kleiner Winkel eine starke Führungsleistung der Flanken anzeigt, ein großer Winkel dagegen auf eine eher flexible Kaubewegung hinweist. Für den M¹ konnte für beide Unterfamilien eine Zunahme dieses Winkels beobachtet werden, so dass in diesem Zahn auch bei den Colobinen anhand dieses Maßes keine gleichbleibende Führung der bukkalen Höcker trotz geringer Veränderung des Reliefs bestätigt werden kann. Die beiden M₂ dagegen zeigen eine unterschiedliche Veränderung der Winkel der beiden Gruppen. Bei den Colobinen bleiben die Winkel der Führungshöcker etwa gleich, der Winkel des Metaconids des M₂ nimmt sogar ab, während bei den Cercopithecinen diese Winkel zunehmen (Abb. 24). Diese Beobachtung bestätigt die Hypothese der unterschiedlichen Bedeutung der Führungsleistung der maxillaren bukkalen und mandibularen lingualen Höcker bei Cercopithecinen und Colobinen. Die zwei voneinander getrennten Funktionsareale auf der Okklusalfäche der Molaren der Colobinen im Vergleich zu ineinander übergehenden Abkautungsarealen auf der gesamten Okklusalfäche bei den Cercopithecinen weisen ebenfalls darauf hin, dass bei der ersten Gruppe eine eingeschränkte Bewegung während der Mastikation stattfindet, während die Kaubewegung bei den Cercopithecinen offenbar flexibler ist. Auf diese Beobachtung wird in Abschnitt 7.2 noch einmal näher eingegangen.

Das gleichbleibend hohe Relief der Führungshöcker der Colobinen hat noch eine weitere funktionelle Bedeutung. An den Seitenbereichen dieser Höcker wirken Scherkräfte zur Zerkleinerung der Nahrung (Janis 1984, Kay 1977). Dies konnte durch *microwear*-Untersuchungen bestätigt werden (Gordon 1982, Kay 1977). Diese Scherkräfte sind wiederum notwendig, um Blätter mit ihren speziellen mechanischen Anforderungen zu verdaubaren Partikeln zu zerkleinern (Yamashita 1998).

Somit kann zusammenfassend festgestellt werden, dass die Colobinen entsprechend ihrer von Blättern dominierten Ernährung eine Zahnmorphologie mit langen Scherkanten und Scherbereichen an den entsprechenden Höckerflanken aufweisen. Die Molaren der Cercopithecinen dagegen sind mit niedrigeren Höckern, kaum vorhandenen Scherkanten und flachen Zahnarealen, die zum Zermahlen der Nahrung geeignet sind (Gordon 1982), offensichtlich an eine andere, wahrscheinlich frugivore Ernährung an-

gepasst.

Die Unterschiede zwischen den Unterfamilien sind trotz oberflächlicher morphologischer Ähnlichkeiten bereits im primären Relief festzustellen, werden aber vor allem im Verlauf der Abkautung besonders deutlich. Dies bestätigt die Annahme von z.B. Butler (1983), Kaifu et al. (2003) und Kay (1981), dass Abrasion die Effizienz der Molaren zur Zerkleinerung der Nahrung steigert. Das Maß des Reliefindex ist dabei offensichtlich geeignet, diese Adaptationen grundsätzlich quantitativ auszudrücken.

Die Arten der zwei Unterfamilien unterscheiden sich hinsichtlich der Reliefindices nicht ganz so eindeutig voneinander. Eine Charakterisierung der Arten ausschließlich anhand dieser Indices führt, je nach Art und in Abhängigkeit von dem untersuchten Molaren, zu einer korrekten Zuordnung der Individuen in 33,3% (bei *C. lhoesti*) bis 90% (bei *P. badius*) aller Fälle. Bei den häufigsten Fehlklassifizierungen werden die Individuen jedoch einer Art der eigenen Unterfamilie zugeordnet. Auch hier stellt *C. lhoesti* eine Ausnahme dar, der am häufigsten als *P. badius* fehlklassifiziert wird.

Generell weisen die Molaren von *C. lhoesti* eine starke Ähnlichkeit zu denen der untersuchten Colobinen auf. Individuen dieser Art werden auch bei Verwendung anderer Maße als Klassifizierungskriterium am häufigsten der falschen Gattung zugeordnet. Innerhalb der Streudiagramme und der PCR clustern die Individuen von *C. lhoesti* ebenfalls mit den Colobinen. Bereits Kay (1978) erkannte eine starke morphologische Ähnlichkeit zwischen den Molaren von *C. lhoesti* und denen der Colobinen und hypothesisierte, dass diese Art die am meisten folivore Art des Genus *Cercopithecus* darstelle. Martin und MacLarnon (1988) dagegen postulieren einen rein phylogenetischen Einfluss als Begründung für diese differente Zahnmorphologie, da Freilanduntersuchungen keine Folivorie bestätigten. Wie in Abschnitt 4 beschrieben wurde, nehmen Individuen der Art *C. lhoesti* tatsächlich nur in geringen Mengen Blätter zu sich. Den hauptsächlichsten Anteil an ihrer Ernährung machen jedoch am Boden wachsende Kräuter aus, die wahrscheinlich in ihrer Form und ihrer mechanischen Eigenschaft Blättern ähneln. So kann die deutlich von anderen Cercopithecinen abweichende Molarenmorphologie von *C. lhoesti* aufgrund der Resultate der vorliegenden Analyse tatsächlich als Anpassung an eine von spezialisierter oder auch generalisierter Frugivorie ebenfalls abweichende Ernährungsweise interpretiert werden.

Von den untersuchten Cercopithecinen scheint *C. aethiops* die am meisten heterogene Gruppe zu bilden. Die Diskriminierung anhand der Reliefindices ergab beispielsweise eine falsche Zuordnung von insgesamt zwei Individuen bei den maxillaren bzw. von vier Individuen bei den mandibularen Molaren. Von diesen wurden jeweils eines bzw. zwei der Spezies *C. nictitans*, der Art mit dem durchschnittlich niedrigsten Relief, und *C. lhoesti* oder *P. verus*, Arten mit sehr hohem Relief, zugeordnet. Dies zeigt deutlich, dass die Reliefwerte innerhalb der Spezies *C. aethiops* breit gestreut sein müssen. Jedoch scheinen die Molaren dieser Art typische Cercopitheciden-Molaren zu sein und sich offensichtlich deutlich von denen der Colobinen zu unterscheiden,

da innerhalb der Diskriminanzanalyse der Spezien nur in zwei Fällen je ein Individuum von *C. aethiops* der falschen Unterfamilie zugewiesen wurde. Die Tatsache, dass anhand der ANOVA keine signifikanten Unterschiede zwischen *C. aethiops* und den beiden anderen Cercopithecinenarten gefunden wurden, diese sich jedoch voneinander in einigen Aspekten signifikant unterscheiden, zeigt ebenfalls die heterogene Ausprägung der Molarenmorphologie von *C. aethiops* innerhalb der Streuung der Cercopithecinen-Stichprobe. Auch die Streudiagramme der Reliefindices und der Hauptkomponenten bestätigen dieses Bild.

Dennoch können Individuen der Art *C. aethiops* mit Hilfe der Diskriminanzanalyse je nach ausgewählten Maßen anhand der maxillaren Molaren zu 66,6% bis 100% korrekt klassifiziert werden, anhand des M_2 sogar zu 76,5% bis 100%. Von *C. nictitans* grenzen sich die Molaren vor allem im Verlauf der Abkauung ab, indem die Führungshöcker in einem gewissen Maß differenzierbar bleiben und sich nicht gänzlich abkauen. Dabei weisen die Molaren von *C. aethiops* aber eine deutlich stärkere und schnellere Abkauung auf als die der Colobinen oder von *C. l'hoesti*. Somit lässt sich also auch diese Art anhand ihrer Molaren recht eindeutig charakterisieren, wobei die Okklusalmorphologie von *C. aethiops* nicht so einfach funktionell zu interpretieren ist wie die anderer Arten. Aber genau dieser Aspekt ergibt einen Sinn, wenn die Ernährung dieser Art in Betracht gezogen wird. Die für diese Art beschriebene generalisierte Frugivorie bzw. „opportunistische“ Omnivorie lässt eine nicht allzu spezialisierte Molarenmorphologie erwarten. Ein daher mögliches heterogenes Primärrelief bleibt im Verlauf der Abkauung heterogen, wenn reife Früchte, deren Zerkleinerung keine spezielle mechanische Belastung für die Okklusalfäche der Molaren darstellt, den Hauptanteil an der Ernährung ausmachen, wie es bei der untersuchten Unterart *C. aethiops aethiops* aus Eritrea wahrscheinlich der Fall ist. Der recht hohe Nahrungsanteil an Blättern von 18,7% bewirkt möglicherweise, dass das Relief der Führungshöcker in einem geringen Maß erhalten bleibt und nicht völlig eingeebnet wird. Genauere Aussagen dazu ließen sich jedoch erst in einem Vergleich verschiedener Unterarten von *C. aethiops* mit unterschiedlichen Habitaten und „Speiseplänen“ treffen.

C. nictitans als dritte untersuchte Art der Cercopithecinen zeichnet sich vor allem durch ein besonders niedriges okklusales Relief aus. Im Vergleich mit den anderen untersuchten Arten kann kein deutlicher statistischer Unterschied zu *C. aethiops* festgestellt werden, wahrscheinlich aufgrund der beschriebenen Heterogenität dieser Art. Mit *P. verus* besteht Überschneidung hinsichtlich der Zahngröße, während ein großer Unterschied im okklusalen Relief zu beobachten ist. Innerhalb der Diskriminanzanalyse wurden die falsch klassifizierten Individuen von *C. nictitans* jeweils einer dieser zwei Arten zugewiesen. Von *C. l'hoesti* unterscheidet sich *C. nictitans* ebenfalls vor allem hinsichtlich einiger Reliefindices, aber auch in der Zahngröße, so dass hier keine statistische „Verwechslung“ vorkommt. Zu *P. badius*, der größten Art mit dem höchsten Relief, besteht eine deutliche Dichotomie.

Die Abkauung der Molaren von *C. nictitans* verläuft schneller und stärker als bei den anderen untersuchten Arten. Auffälligstes Merkmal ist dabei die fast gleich-

zeitige Abflachung aller vier Höcker. Dabei weisen die Molaren zunächst ein sehr ähnliches Primärrelief auf wie die der anderen Cercopithecinen, vor allem die Molaren von *C. aethiops*. Daher muss die unterschiedliche Abkautung auf Unterschiede in der Ernährung und/oder im Kauverhalten zurückzuführen sein.

Neben einem sehr hohen Anteil an Früchten, der vergleichbar zu *C. aethiops* ist, weisen die Freilandbeobachtungen einen für Cercopithecinen außergewöhnlich hohen Anteil an Blättern an der Ernährung von *C. nictitans* nach. Dies stellte einen wichtigen Kritikpunkt an der Arbeit von Kay (1978) dar, der *C. nictitans* anhand der (primären) Molarenmorphologie als höchst spezialisierten Frugivoren charakterisierte, wogegen jedoch die empirischen Beobachtungen sprachen (Fleagle 1999). Offensichtlich stellt die Morphologie dieser Molaren tatsächlich den in Abschnitt 3.2 erwähnten Kompromiß zwischen phylogenetischer Grundlage und funktionellen Anforderungen, entsprechend der Aussagen von Kay (1975), Maier (1984) und Maier und Schneck (1981, 1982), dar. Ursprünglich möglicherweise an eine (rein?) frugivore Ernährung angepasst, die auch heute noch bei hinreichendem Früchtevorkommen die bevorzugte Alimentation von *C. nictitans* darstellt, nimmt die Art in Zeiten der Früchteknappheit, wahrscheinlich aufgrund eines starken Selektionsdruckes durch Nahrungskonkurrenz, als Alternative Blätter in großer Menge zu sich. Dabei sind die Blätter jedoch jung und bieten daher einen relativ hohen Proteingehalt bei einem relativ geringen Faseranteil, was aufgrund der fehlenden anatomischen Anpassung des Magen-Darm-Traktes dieser Art wichtig für die Verdaubarkeit dieser Nahrung ist. Da *C. nictitans* außerdem eine relativ große *Cercopithecus*-Art darstellt, können die Individuen anscheinend in Zeiten der Nahrungsknappheit ihren Energiebedarf durch Blätter decken. Allerdings stellen auch die jungen Blätter deutlich andere mechanische Ansprüche an die Okklusalfäche als Früchte. Daher muss die charakteristische Abkautung dieser Molaren mit der für Cercopithecinen ungewöhnlichen *fall-back*-Diät zusammenhängen. Aufgrund ihrer bilophodonten Primärmorphologie weisen die Molaren zunächst Scherkanten und Scherflächen auf, die hinreichend für die Zerkleinerung von Blättern geeignet sind. Wie in Abschnitt 7.2 näher erläutert wird, geschieht dies wahrscheinlich mit einer horizontal ausgerichteten, möglicherweise kreisenden Kaubewegung. Dabei werden offensichtlich die recht breiten typischen *Cercopithecus*-Höcker stark beansprucht, was zu einem Verlust der Zahnschubstanz führt. Dies in Verbindung mit der Kaubewegung kann der Grund für die schnelle und gleichförmige Abflachung der bukkalen und lingualen Höcker sein. Die dabei entstehenden vier Dentinbecken bieten jedoch dann wiederum die höchst mögliche Anzahl an Scherkanten, die auch bei abradieren Zähnen weiterhin das Zerschneiden dieser faserreichen Nahrung gewährleisten. Die Kaumechanik muss dabei aufgrund der absolut differenten Morphologie eine deutlich andere als bei den Colobinen sein. Am Ende der Abkautungsreihe steht bei *C. nictitans* schließlich ein Molar mit komplett erodiertem Schmelz und einer planen Okklusalfäche, die keine Schneidekanten aufweist. Funktionell betrachtet ist damit der Punkt gekommen, an dem aufgrund des eingegangenen Kompromisses schließlich eine Überlastung der Zahnstruktur zu beobachten ist. Die Abrasion ist tatsächlich so weit fortgeschritten, dass die Funktion des Molaren in ihrer ursprünglichen Form nicht mehr gewährleistet ist (*contra* Kaifu

et al. 2003). Wahrscheinlich ist zudem der Zahn zwar mechanisch immer noch zum Zerkleinern reifer Früchte geeignet, jedoch aufgrund der geringeren Härte des Dentins, das nun die gesamte Okklusalfäche bildet, anfälliger gegenüber Fruchtsäure. Diese Interpretation stellt allerdings lediglich ein hypothetisches Szenario dar, was wahrscheinlich nur anhand von Langzeit-Freilandstudien verifiziert werden kann. Alternativ zu diesem Szenario kann es auch aufgrund extensiven *Tip-crushings* bei dem Bearbeiten von Früchten zu dem starken Substanzverlust auf den Spitzen aller vier Höcker kommen. Ein Einfluss der folivoren Nahrungskomponente wäre dann jedoch anhand der Okklusalmorphologie von *C. nictitans* nicht erkennbar.

Der Unterschied hinsichtlich der Körpergröße und der Ernährung zwischen den Geschlechtern ist bei *C. nictitans* zudem offensichtlich stärker als bei anderen Cercopithecinen. Daher wäre eine geschlechtsspezifische funktionsmorphologische Analyse dieser Art sinnvoll, was innerhalb dieser Arbeit aus o.g. Gründen nicht erfolgen konnte.

Die zwei Arten der Colobinen sind einander deutlich ähnlicher als die der Cercopithecinen. Beide weisen ein hohes okklusales Relief auf und unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Relief- und Höckerhöhen-Indices nicht statistisch signifikant voneinander. Der deutlichste Unterschied, der zu Fehlklassifizierungen innerhalb der Diskriminanzanalyse führt, liegt in der Zahngröße. Dies ist nicht verwunderlich, da die zwei Arten die größte und die kleinste der Stichprobe darstellen.

P. badius ist die am eindeutigsten zu identifizierende Art der Gesamtstichprobe. Die Individuen weisen aufgrund ihrer hervorstechenden Körpergröße die größten absoluten Maße auf. Außerdem besitzen die Molaren die höchsten Indexwerte des Reliefs und der Höckerhöhen. Innerhalb der Diskriminanzanalyse können die Individuen, je nach untersuchtem Zahn und verwendeten Maßen, zu 83,3% bis 100% korrekt klassifiziert werden. Dabei scheint für *P. badius* der M¹ eine besonders charakteristische Morphologie zu besitzen, da hier unabhängig von der Auswahl der Maße immer eine korrekte Zuordnung aller Individuen erfolgte. Anhand der M2 falsch klassifizierte Individuen wurden entweder der Art *P. verus* oder *C. lhoesti* zugeordnet, was mit der Ähnlichkeit dieser Arten hinsichtlich des Reliefs erklärbar ist.

Im Verlauf der Abkautung verlieren die Molaren von *P. badius* am wenigsten von allen untersuchten Arten an Relief. Der Verlust bei den maxillaren palatinalen und mandibularen bukkalen Höckern ist dabei deutlich stärker als bei den jeweils anderen Höckern, die fast gar nicht an Relief verlieren. Vor allem die Form der Führungshöcker und der Querjoch innerhalb des Bereichs dieser Höcker wird trotz fortschreitender Abkautung beibehalten. Die deutliche Abgrenzung eines anterioren von einem posterioren Abrasionsbereich weist auf eine limitierte Kaubewegung hin. Wie bereits für die Colobinen allgemein festgestellt wurde, können diese Beobachtungen, die für die Molaren von *P. badius* in extremer Form zutreffen, in einen engen funktionellen Zusammenhang mit der Ernährung dieser Art gebracht werden. *P. badius* stellt innerhalb der Stichprobe die Art mit dem höchsten Blätteranteil im Jahresdurchschnitt an ihrer Ernährung dar. Im Unterschied zu *C. nictitans* stellen Blätter für *P. badius* immer das Hauptnahrungsmittel und nicht die *fall-back*-Diät

dar. Im Vergleich zu *P. verus* ist der Anteil reifer Blätter bei der Ernährung von *P. badius* höher. Die extrem langen und scharfen Scherkanten, die mit Hilfe der Höckerhöhen und Reliefindices quantifiziert werden können, und vor allem die Bewahrung dieser Kanten dient eindeutig dem Zerschneiden der faserreichen Nahrung. Die hohen Führungshöcker gewährleisten an ihren Flanken den dazu notwendigen Schervorgang. Auch die Kaubewegung, die dem Abscheren der Höcker zugrunde liegt (s. Abschnitt 7.2), bleibt im Verlauf fortschreitender Abrasion recht stabil. Dadurch ist gewährleistet, dass Individuen der Art *P. badius* während ihrer gesamten Lebenszeit ihre blattreiche Nahrung verdauen können.

Damit entspricht das Ergebnis der Analyse der Molarenmorphologie von *P. badius* dem erwarteten und bestätigt noch einmal, dass die ausgewählten Maße für die funktionelle Charakterisierung der Molarenmorphologie tatsächlich geeignet sind.

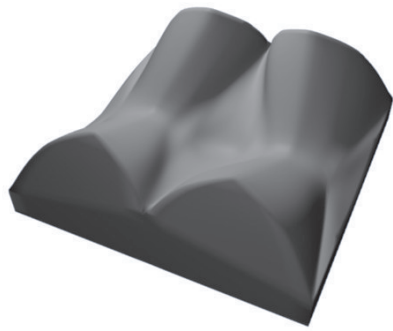
Wie bereits erwähnt wurde, entspricht auch die Okklusaltopografie der Molaren von *P. verus* mit hohem Relief, hohen Höckern und deutlich ausgebildeten Scherkanten dem eines typischen folivoren Colobinen. Neben der Zahngröße unterscheiden sich die beiden Colobinen erst im Verlauf der Abkautung voneinander. Hier zeigt *P. verus* einen stärkeren Substanzverlust als *P. badius*, wobei vor allem die maxillaren palatinalen und mandibularen bukkalen Höcker an Relief verlieren und schließlich eingeebnet werden. Ein weiterer Unterschied besteht in der offenbar etwas größeren Flexibilität der Kaubewegung (s. Abschnitt 7.2). Trotz deutlich voneinander getrennter Abrasionsbereiche scheinen bei *P. verus* komplexere Kaubewegungen vorzuherrschen. Aufgrund der zu geringen Anzahl messbarer Individuen kann diese Vermutung anhand der Winkel der Höckerflanken leider nicht verifiziert werden.

Funktionell zeigt auch die Molarenmorphologie von *P. verus* eine deutliche Anpassung an die mechanischen Ansprüche einer von Blättern dominierten Ernährung. Die Unterschiede zu *P. badius* weisen auf eine andere Zusammensetzung der Alimentation hin. Tatsächlich wird für *P. verus* ein höherer Samenanteil beschrieben, der mit diesen Unterschieden in Zusammenhang gebracht werden kann. Das Zerkleinern der Samen verlangt offensichtlich ein größeres Repertoire an Kaubewegungen. Die vermehrte Demastikation der Zahnschubstanz beruht wahrscheinlich sowohl auf diesen breiteren Bewegungen sowie auf einer stärkeren direkten Belastung der Höckerspitzen und antagonistischen Bereiche beim Zerkleinern dieser Samen.

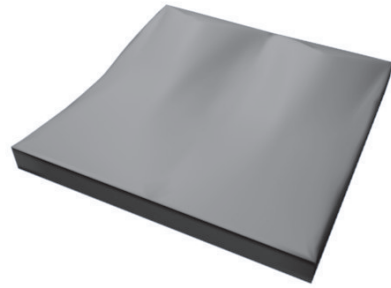
Lucas und Teaford (1994) und Happel (1988) stellten bereits fest, dass die Morphologie der bilophodonten Molaren, v.a. in der Ausprägung wie sie die Colobinen aufweisen, sehr gut zur Zerkleinerung von Samen geeignet ist. Dies unterstützt die Hypothese, dass Samen tatsächlich einen wichtigen Bestandteil der Ernährung von *P. verus* ausmachen und Auswirkungen auf ihre Molarenmorphologie haben. Demgegenüber steht die Feststellung, dass auch kurze Scherleisten und niedrige, eng zusammenstehende Höcker, wie sie bei den meisten Cercopitheciden zu beobachten sind, bei Arten zu finden sind, die viele Samen und andere harte Objekte zu sich nehmen (Lucas & Luke 1984, Lucas & Teaford 1994). Auch Conklin-Brittain et al. (1998) und Wrangham et al. (1998) stellten Samen als wichtiges *fall-back*-Nahrungsmittel einiger Cercopithecinen fest. Diese beiden Hypothesen widersprechen sich auf den

ersten Blick. Als „Samen“ werden jedoch verschiedene Pflanzenbestandteile bezeichnet, die unterschiedliche Eigenschaften besitzen. Während Colobinen Samen in Form unreifer Früchte und Fruchtkerne zu sich nehmen (Davies et al. 1999, Oates 1988), handelt es sich bei den Samen in der Ernährung der Cercopithecinen eher um die Kerne reifer Früchte (Conklin-Brittain et al. 1998). Diese sind im Gegensatz zu der unreifen Variante sehr hart und spröde und zerbrechen eher durch den Druck kurzer, massiver Höcker. Die unreifen Kerne dagegen sind zwar hart, aber nicht spröde und müssen daher mit einer anderen Mechanik wie mit Hilfe keilförmiger Schneidekanten zerkleinert werden. Außerdem kann die Aufnahme von Samen ganz unterschiedliche Formen annehmen: Samen werden entweder zerbissen, ganz verschluckt und wieder ausgeschieden oder auch zunächst aufgenommen, dann aber wieder ausgespuckt (Kaplin & Moermond 1998). Bei Arten, die die Samen nicht zerbeißen, spielt die Molarenmorphologie schließlich gar keine Rolle.

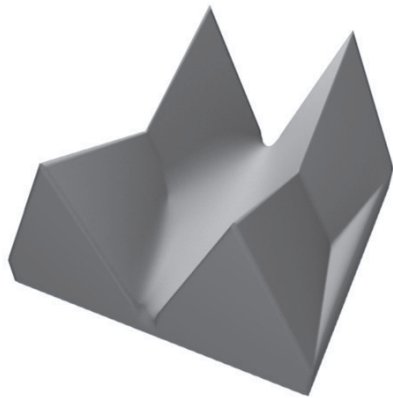
Zusammenfassend ergibt sich aus den Ergebnissen der Analyse tatsächlich ein enger Zusammenhang zwischen der funktionellen Interpretation der Molarenmorphologie und der empirisch festgestellten Ernährung der untersuchten Unterfamilien und Arten. Die ausgewählten Maße reflektieren dabei offensichtlich die funktionelle Okklusalmorphologie. Die „typische“ Morphologie der Molaren von Cercopithecinen und Colobinen sowie ihre finale Veränderung aufgrund von Abrasion wird in Abb. 30 zusammenfassend schematisch dargestellt. Anhand der mit Hilfe des CAD-Programms *Blender* erstellten 3D-Modelle werden die grundlegenden Unterschiede der Molaren zwischen den Unterfamilien, die im Text erläutert wurden, bildlich aufgezeigt.



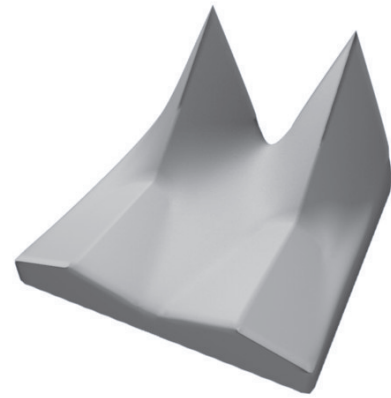
a)



b)



c)



d)

Abbildung 30: CAD-Modelle zur schematischen Darstellung der „typischen“ Molarenmorphologie der Unterfamilien: (a) Cercopithecinae, nicht abradierter Molar (b) Cercopithecinae, abradierter Molar (c) Colobinae, nicht abradierter Molar (d) Colobinae, abradierter Molar

7.2 Rekonstruktion der Mastikation

Die Okklusalmorphologie, die im vorhergehenden Abschnitt beschrieben wurde, kann nur im Zusammenwirken antagonistischer Zähne innerhalb eines dynamischen Prozesses, der Mastikation, ihre Wirkung zum Zerkleinern der Nahrung erbringen. Anhand der Beobachtungen zur Lage der Facetten, quantifiziert und verbildlicht in Form der Stereoplots, soll im Folgenden die Rekonstruktion der Kaubewegungen versucht werden, durch die die spezielle Molarenmorphologie der verschiedenen Arten wirksam werden kann.

Grundlegend für die Rekonstruktion der Mastikation ist die Evaluation der Bewegungen, die aufgrund der Gesamtanatomie des mastikatorischen Systems theoretisch möglich sind. Die neuromotorischen Grundlagen des Kauvorgangs scheinen sehr konservativ zu sein, so dass hier innerhalb der Mammalia ein recht einheitliches Bild vorliegt und Unterschiede im Kauverhalten dadurch nicht erklärt werden können (Hiimae 1984). Die Ausbildung und Aktivität der Kaumuskulatur bestimmt die Richtung der Kieferbewegung sowie die Kraft, die durch die Zahnoberflächen auf die Nahrung einwirkt (z.B. Hiimae 1984, Osborn 1993). Neben der Muskulatur spielt außerdem das temporomandibulare Gelenk eine grundlegende Rolle. Innerhalb der rezenten Primaten, so auch bei den Cercopithecoidea, ist eine Gelenkform besonders häufig: der omnivore-frugivore Gelenktypus (Biegert 1956). Dieser Gelenktypus ermöglicht sowohl vertikale, sagittale als auch transversale Mandibularbewegungen während des Kauvorgangs und ist damit höchst effizient bezüglich der Mastikation einer Vielzahl verschiedener Nahrungsmittel mit sehr heterogenen mechanischen Eigenschaften, wie sie die Ernährung der meisten Primaten aufweist.

Bei der Analyse der Facetten konnte zunächst festgestellt werden, dass ein Zusammenfassen verschiedener Facetten je nach Lage zu größeren Abschiffarealen der einzige praktikable Weg zur Erfassung und Interpretation der Facettenbereiche der Cercopithecoidea-Molaren ist. Die beobachtete individuelle Variabilität und Veränderlichkeit der Facettenmuster im Verlauf der Abrasion ist bei den untersuchten Primaten sehr hoch. Es ist dabei unmöglich, eine einheitliche und verständliche Nomenklatur für alle Facetten aller beobachteten Ankauungsstadien zu finden.

Offensichtlich sah bereits Janis (1984, 1990) dieses Problem, obwohl sie lediglich eine sehr kleine Stichprobe von Molaren mit geringer, ähnlich fortgeschrittener Abkäuung innerhalb ihrer Untersuchung verwendete. Ihre Lösung für dieses Problem bestand ebenfalls in einem Zusammenfassen der einzelnen Facetten (s. Abb. 3). Es kann dabei möglich sein, dass innerhalb der so definierten Facettenbereiche unterschiedliche Mastikationsbewegungen stattfinden (z.B. Scheren der Phase I und *shearing crush* in Facette 2 (Janis 1984)). Dabei dominiert jedoch in jedem Fall ein Mastikationsprinzip, wie das Scheren im genannten Beispiel. Eine Ausnahme dazu stellen die *Tip-crushing*-Areale auf den Höckerspitzen dar, die von Janis (1984, 1990) gemeinsam mit scherenenden oder mahlenden Facetten zu einem Facettenbereich zusammengefasst werden (Facetten 1, 4, 9 und 10n).

Um diese funktionell ganz unterschiedlichen Bereiche für die Analyse voneinander zu

trennen, wurde innerhalb der vorliegenden Untersuchung die Spitze jedes Höckers als eigenes Funktionsareal definiert und Facetten in diesem Bereich nicht mit Facetten der Höckerflanken zusammengefasst⁸. Dennoch muss bei der Interpretation der Lage der Facettenareale immer beachtet werden, dass jedes Areal in verschiedene Kaubewegungen involviert sein kann, die die Ausbildung der einzelnen Facetten bewirken. Sogar die individuellen Facetten können als Folge verschiedener Bewegungen entstehen (Kay & Hiiemae 1984). Somit stellt jede Interpretation dieser Facettenmuster eine Verallgemeinerung da. Es wird aber davon ausgegangen, dass sie dennoch ein realistisches Bild der Mastikation vermitteln können.

Bereits Kay und Hiiemae (1974) stellten fest, dass die Steilheit der Höckerflanken zwischen den Molaren vergleichbar ist, während jedoch die Orientierung dieser Bereiche sich in Abhängigkeit der Lage zum Kiefergelenk hin ändert. Außerdem postuliert Kay (1977), dass die Kieferbewegung durch die Form antagonistischer Leisten und Gruben kontrolliert wird. Damit beschreiben diese Autoren eine Abhängigkeit der Kaubewegung von der Molarenmorphologie und einen Zusammenhang zwischen Mastikation und horizontaler und vertikaler Ausrichtung der Kaubereiche. Dennoch sehen Kay und Hiiemae (1974) keine direkte Verbindung zwischen der Kaubewegung und der mechanischen Wirkung der Zahnoberfläche auf die Nahrung, sondern betonen, dass hier allein die Okklusalmorphologie eine funktionelle Rolle spielte.

Contra Kay und Hiiemae (1974) wird für die Rekonstruktion und Interpretation der Mastikationsbewegungen hier zwar ebenfalls davon ausgegangen, dass die Führung der Kaubewegung zum einen durch die maxillaren bukkalen und mandibularen Höcker bestimmt wird und dass vor allem auch in diesem Bereich ein limitierender Faktor für die Bewegungsrichtung zu suchen ist. Jedoch wird die funktionelle mechanische Wirkung der Okklusalmorphologie, wie sie in Abschnitt 7.1 interpretiert wurde, innerhalb dieses Ansatzes nicht von der Führungswirkung getrennt. Es kann nicht davon ausgegangen werden, dass z.B. ein hoher Höcker aufgrund seiner langen Scherkante geeignet ist, faserreiche Nahrung zu zerkleinern und dabei gleichzeitig eine starke Führungsrolle einnimmt, diese beiden Funktionen jedoch nicht miteinander zusammenhängen. Im Folgenden werden daher diese zwei Interpretationsansätze miteinander verbunden.

Im Vergleich der Stereoplots von Cercopithecinen und Colobinen zeigte sich, dass die anfänglich sehr ähnlich ausgerichteten Facettenareale im Verlauf der Abkautung der Molaren unterschiedliche Veränderungen aufweisen. Am auffälligsten ist die bukkolinguale Orientierung steiler Höckerflanken der Führungshöcker, die bei den Colobinen zu-, bei den Cercopithecinen dagegen mit fortschreitender Abrasion abnimmt.

⁸In diesem Aspekt unterscheidet sich das Schema der Facettenareale dieser Arbeit von älteren Untersuchungen der Facetten der Cercopithecoidea-Molaren (Kay 1977, 1978, Maier 1977a, Janis 1984, 1990). Dieser Unterschied machte es unmöglich, die von den genannten Autoren verwendete Facettenterminologie in der vorliegenden Untersuchung sinnvoll zu übernehmen. Da die numerische Bezeichnung der Facetten zudem phylogenetische Bedeutung haben soll, wurde auch darauf verzichtet, für die vorliegende funktionelle Untersuchung eine Variante dieser Terminologie zu finden, und die Facettenareale wurden lediglich nach ihrer Lage bezeichnet.

Dieselbe Tendenz kann anhand der Winkel zwischen den Flanken dieser Höcker der M2 beobachtet werden (Abschnitt 7.1), die bei den Colobinen gleich bleiben oder abnehmen, während sie bei den Cercopithecinen zunehmen⁹. Auch die Ausrichtung der Höckerflanken der maxillaren palatinalen und mandibularen bukkalen Höcker wird mit fortschreitender Abkautung bei den Colobinen zunehmend bukko-lingual, während bei den Cercopithecinen eine verstärkte mesio-distale Orientierung dieser Bereiche festzustellen ist.

Wie bereits erwähnt wurde, weist diese Beobachtung darauf hin, dass die Führung der Kaubewegung bei den Colobinen mit fortschreitender Abkautung nicht abnimmt und damit die Bewegungsrichtung limitiert bleibt. Dabei wird die Bewegung auf die bukko-linguale Richtung beschränkt, was sehr gut anhand der bukko-lingualen Ausdehnung des anterioren und posterioren Abrasionsbereiches dieser Molaren erkannt werden kann. Die Tatsache, dass diese beiden Bereiche sehr lange voneinander getrennt bleiben, weist ebenfalls darauf hin, dass mesio-distale Kaubewegungen kaum möglich sind, vermutlich aufgrund der einschränkenden Wirkung der hohen Höcker. Eine andere Möglichkeit zur Interpretation dieser Beobachtung wäre, dass die prominenten Canini dieser Altweltaffen die mögliche Kaubewegung limitieren. Dagegen spricht jedoch die Beobachtung, dass zum einen sowohl Cercopithecinen als auch Colobinen prominente Eckzähne besitzen, die Limitierung aber nur bei den Colobinen zu beobachten ist. Des Weiteren besteht bei einigen der Arten ein Geschlechtsdimorphismus hinsichtlich der Caninushöhe, und es kann ausgeschlossen werden, dass nur männliche Colobinen mit hohen Canini und weibliche Cercopithecinen mit niedrigen Eckzähnen untersucht wurden. Außerdem stellten bereits Gantt (1979a) bei Cercopithecinen und Kay (1981) bei Ramapithecinen fest, dass die Größe der Eckzähne keinen Einfluss auf die Kaubewegung haben und auch eine Eckzahnreduktion keine freieren Bewegungen bewirkt.

Es kann also angenommen werden, dass die hohen Höcker eine laterale Mastikationsbewegung bei den Colobinen bedingen. Des Weiteren wurde festgestellt, dass steile Höckerbereiche in scherende Bewegungen involviert sind (s. Abschnitt 7.1; Gordon 1982, Kay 1977, Yamashita 1998). Wenn diese Beobachtungen in Zusammenhang gebracht werden, entsteht in Bezug auf die folivore Ernährung der Colobinen ein funktionell stimmiges Szenario: Hier scheren die Flanken hoher Höcker und lange Scherkanten aneinander in bukko-lingualer Richtung vorbei, was hinsichtlich des Zerschneidens von Pflanzenfasern höchst effektiv sein dürfte.

Ein weiteres Merkmal der Colobinen stellen die deutlich seltener vorhandenen Abrasionsareale auf den Höckerspitzen dar, worin sich *P. badius* und *P. verus* etwas voneinander unterscheiden. Diese Bereiche entstehen während des *Tip-crushing*, also der Bewegung vor dem eigentlichen Kauzyklus, und sind indikativ für eine Ernährung mit bspw. Früchten, Nüssen und Samen. Blätter dagegen benötigen kein „Weichmachen“ vor dem Kauen, weshalb insbesondere *P. badius* mit einem hohen

⁹Es muss allerdings festgestellt werden, dass die Höckerwinkel nicht in allen Fällen erfasst werden können und die Ergebnisse der Messungen kein einheitliches Bild vermitteln, so dass stattdessen die Betrachtung der *strike*-Werte der Facettenareale der einzelnen Höckerflanken bevorzugt werden sollte.

Blätteranteil kaum Spuren von *Tip-crushing* aufweist. *P. verus* dagegen, für den bereits angenommen wurde, dass Samen innerhalb der Ernährung eine Bedeutung für die unterschiedliche Okklusionsmorphologie im Verlauf der Abkautung haben, zeigt häufiger Abrasion auf den Höckerspitzen, was damit in Zusammenhang gebracht werden kann. Der Vergleich von *P. badius* mit *P. verus* ergab außerdem, dass bei der zweiten Art die bukko-linguale Ausrichtung der Höckerflanken weniger stark zu beobachten ist. Außerdem sind auch die Facettenbereiche vor allem auf den palatinalen bzw. mandibularen bukkalen Höckern bei *P. verus* etwas flacher als bei *P. badius*. Auch diese Beobachtung kann mit dem Kauen von Samen erklärt werden, da in diesen Facettenbereichen das Zermahlen und Zerstoßen der Nahrung stattfindet. Die steileren Facetten bei *P. badius*, auch innerhalb dieser Bereiche, weisen darauf hin, dass das Scheren und Zerschneiden der Nahrung für diese Art eindeutig dominiert und offenbar der gesamte Okklusallbereich diese Funktion wahrnimmt. Die spezielle Morphologie der Colobinenmolaren sowie das beschriebene Mastikationsszenario können auch das hohe Entoconid erklären, was im M₂ ein diagnostisches Merkmal der Colobinen darstellt. Zum einen kommt es aufgrund des seltenen *Tip-crushing* zu wenig Substanzverlust auf der Höckerspitze. Die tiefe Einkerbung zwischen den antagonistischen Höckern erlaubt zudem unbehindert Vorbeigleiten der Höcker aneinander einschließlich der Höckerspitze, so dass es auch dabei kaum zu Attrition kommt, die mit einem starken Substanzverlust einherginge, vor allem während einer rein lateralen Bewegung.

Im Vergleich zu den Colobinen weisen die Facettenareale der Cercopithecinen andere Orientierungen auf. Zu Beginn der Abkautung sind zwar vor allem die Flanken der Führungshöcker auch bei den Cercopithecinen nach bukko-lingual ausgerichtet. Dies erklärt sich jedoch durch die bilophodonte Grundform der Molaren. Von funktionaler Bedeutung ist vielmehr die Veränderung dieser Ausrichtung in die mesio-distale Richtung mit fortschreitender Abkautung. Die damit einhergehende Vergrößerung des Winkels der Flanken der Führungshöcker wurde bereits erwähnt. Mit der Vergrößerung dieser Winkel geht gleichzeitig eine stärkere Flexibilität in der Kaubewegung einher. Unterstützt wird dies zudem durch die Abflachung der palatinalen und mandibularen bukkalen Höcker¹⁰. Die weiter nach mesio-distal ausschweifenden Kaubewegungen bewirken das zu beobachtende hochgradige Verschmelzen von Abkautungsbereichen der mesio-distal benachbarten Höcker bei den Cercopithecinen. Mit der Änderung der Orientierung geht auch eine deutliche Abflachung der Facettenareale einher. Entsprechend der Aussagen in Abschnitt 3.4 ist die Funktion der Facetten auch abhängig von ihrer Neigung, so dass für die steilen Facetten der Colobinen bereits eine zerschneidende Funktion angenommen wurde. Die flachen Abrasionsareale der Cercopithecinen dagegen eignen sich zum Zermahlen und Zerstoßen der Nahrung, was bei harter, spröder Nahrung wie Samen, aber auch bei Früchten etc. zur Zerkleinerung notwendig ist. Insbesondere das Zermahlen geschieht nicht innerhalb kleiner, sondern bedarf großer, eher kreisender Bewegungen.

¹⁰Kay (1977) sieht hier einen besonders großen Einfluss der Abflachung des Protoconids für die Winkelvergrößerung und die einhergehenden ausschweifenderen Bewegungen.

Gleichzeitig wurde bereits festgestellt, dass diese Art der Nahrung aufgrund ihrer mechanischen Ansprüche oft mit niedrigen Höckern und kurzen Scherkanten verbunden ist, wie sie die Cercopithecinen im Vergleich zu den Colobinen aufweisen. Folglich können auch hier die Beobachtungen der morphologischen Analyse und der Interpretation der Mastikationsbewegungen in einen funktionellen Zusammenhang gebracht werden. Das dadurch entstehende Szenario ergibt die Zerkleinerung der von den Cercopithecinen bevorzugten Nahrung wie Früchten und Fruchtkernen mit ausschweifenden, kreisenden Kaubewegungen durch Molaren mit niedrigen Höckern, die flache Funktionsareale aufweisen. Die tieferen, runderen Fossae dienen dabei als Grube, in der die Nahrung festgehalten wird, und wirken wahrscheinlich, vor allem bei harter Nahrung, wie ein Mörser. Dies erklärt auch die Persistenz einer zentralen Fossa auf den Okklusalfächen der Molaren von *C. aethiops*.

Die Arten der Cercopithecinen sind nicht nur hinsichtlich der Morphologie voneinander recht unterschiedlich, sondern auch in Bezug auf die Steilheit und Orientierung der Facetten. Gleichzeitig weisen sie deutlichere Differenzen in ihrer Ernährungsweise auf als die Colobinen, was offensichtlich mit den Formunterschieden zusammenhängt. *C. lhoesti* ähnelt nicht nur hinsichtlich der Okklusalmorphologie, sondern auch in der Ausrichtung der Facettenbereiche eher den Colobinen. Wie auch bei den Colobinen ist hier ein enger Zusammenhang zwischen Morphologie und Kaubewegung zu suchen. So kann auch für diese Art angenommen werden, dass hier scherende Kaubewegungen vorherrschen, um die von *C. lhoesti* bevorzugten Kräuter mit schneidenden Bewegungen zu zerkleinern. Die eher „cercopithecine“ Grundform der Zähne ermöglicht jedoch anscheinend flexiblere Kaubewegungen, wie sie auch zum Zerbeißen der Früchte, die ja ebenfalls einen hohen Anteil an der Ernährung dieser Art ausmachen, notwendig sind. Auch das Vorhandensein von Facettenbereichen an den Höckerspitzen kann mit dieser Nahrungskomponente in Zusammenhang gebracht werden. Diese Beobachtung zeigt, dass auch bei einem hohen okklusalen Relief neben Blättern andere Nahrungsmittel eine Bedeutung für die Ernährung haben können. Sie unterstützt aber auch die Aussage Yamashitas (1998), der im Gegensatz zu Kay (1975) postuliert, dass nicht die Häufigkeit der Nahrung die Zahnmorphologie bestimme, sondern die mechanischen Eigenschaften der anspruchsvollsten Nahrung. Er betont dabei auch, dass gerade eine folivore Ernährung eine ganz eigenständige physikalische Kategorie ausmache und ganz deutlich die Morphologie der Okklusalfäche beeinflusse.

Genau dies kann jedoch bei *C. nictitans* nicht beobachtet werden. Wie dargestellt wurde, stellen Blätter ein wichtiges *fall-back*-Nahrungsmittel für diese Art dar. Dies lässt, vor allem nach der Aussage von Yamashita (1998), das Vorhandensein relativ steiler Scherareale erwarten. Die Stereoplots verdeutlichen jedoch sehr gut, dass alle Abkautungsareale stark abflachen und eine glatte, horizontal ausgerichtete Okklusalebene entsteht. Der deutlichste Hinweis auf eine beispielsweise von *C. aethiops* abweichende Ernährung stellt dabei die unterschiedliche Neigung der entstehenden glatten Okklusalfäche der stark abradierten Molaren dar. Während die Fläche, wie erwähnt, bei *C. nictitans* horizontal ausgerichtet ist, weist sie bei *C. aethiops* eine

Neigung nach palatinal bzw. im mandibularen Molar nach bukkal auf. Diese Neigung weist auf unterschiedliche Kaurichtungen und Kaudrucke hin. Es kann angenommen werden, dass die horizontale Ebene durch eher horizontale Bewegungen entsteht, wobei gleichzeitig auf die Nahrung kaum Druck ausgeübt werden kann.

Die Stereoplots von *C. nictitans* zeigen ein für Cercopithecinen recht typisches Bild. Für die Unterfamilie wurde aufgrund der beobachteten Facettenausrichtungen postuliert, dass möglicherweise kreisende Kaubewegungen während der Mastikation dominieren. Absolut horizontale kreisende Bewegungen können, wenn Scherkanten wie die beschriebenen Schmelz-Dentin-Kanten bei *C. nictitans* auf der Okklusalfäche vorhanden sind, ein Zerschneiden der Blattfasern während dieser Art der Mastikation theoretisch ermöglichen. Der völlige Verlust des Zahnschmelzes zeigt dabei, dass die Zahnmorphologie dennoch nicht besonders gut für die Bearbeitung der „Notfall-Nahrung“ dieser Art geeignet ist. Das schnelle Verschmelzen der Facettenareale und die rasche Abflachung der gesamten Okklusionsfläche erschweren dabei für *C. nictitans* eine Rekonstruktion der tatsächlich stattfindenden Mastikationsbewegungen anhand der Stereoplots. Das bereits in Abschnitt 7.1 beschriebene Mastikationszenario bleibt daher auch nach der Analyse der Stereoplots rein hypothetisch.

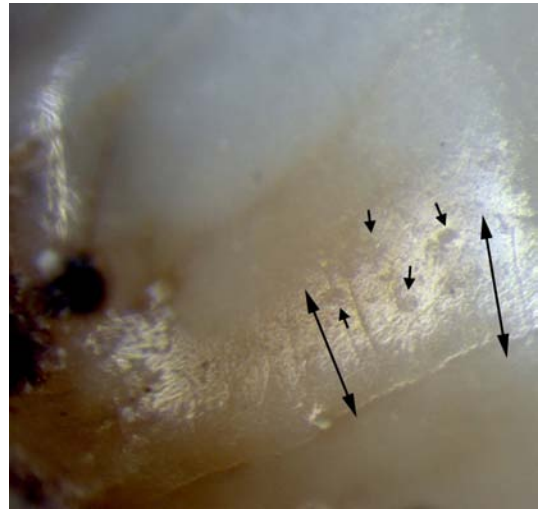
C. aethiops, der im Vergleich zu *C. nictitans* nur eine geringe Menge an Blättern zu sich nimmt, verliert dadurch deutlich weniger an Relief. Insgesamt entspricht die Art der Mastikation, wie sie oben generell für die Cercopithecinen rekonstruiert wurde, dem Bild, das sich anhand der Stereoplots für *C. aethiops* ergibt. Die im Unterschied zu *C. nictitans* beobachtete Ausrichtung des Okklusalbereichs nach palatinal bzw. bukkal bei hochgradiger Abkautung gibt weitere Hinweise auf mögliche Kaubewegungen. Diese Form der geneigten Abflachung kann dann entstehen, wenn während der Mastikation mehr Druck auf die Nahrung aufgebracht wird, was gleichzeitig bedeutet, dass die Kaubewegung auch eine wichtige vertikale Komponente enthält. Die Ernährung von *C. aethiops* aus Früchten, Blättern, Blüten und Insekten kann durch diese beschriebenen kreisenden Bewegungen mit vielleicht verstärkt vertikalem Ein- und Ausgleiten gut zerkleinert werden. Die Stereoplots der Facettenareale von *C. aethiops* geben also, anders als bei *C. nictitans*, bessere Hinweise auf die Mastikationsbewegungen dieser Art.

Die anhand der Stereoplots angenommenen dominierenden Kaubewegungen der verschiedenen Arten können mit Hilfe erkennbarer Striationen auf den Facettenarealen überprüft werden. Beispielhaft ausgewählte Striationsbilder von Höckerflanken der Arten *C. aethiops*, *C. lhoesti*, *P. badius* und *P. verus* zeigen deutlich, dass die Facetten der Cercopithecinen auf den palatinalen Höckern ein recht heterogenes Muster der Striationen aufweisen (Abb. 31d). Dies weist darauf hin, dass die Kaubewegungen, die diese Striationen verursachen, nicht in eine Richtung führen. Möglicherweise liegen tatsächlich eher kreisförmige Bewegungen vor, wie es für die Unterfamilie hypothetisiert wurde, was jedoch anhand der Striationen so nicht erkannt werden kann. Die Facetten der Colobinen weisen dagegen eindeutig bukko-lingual ausgerichtete Striationen auf, die auf eine laterale Kaubewegung hinweisen, was ebenfalls postuliert wurde (Abb. 31b, c).

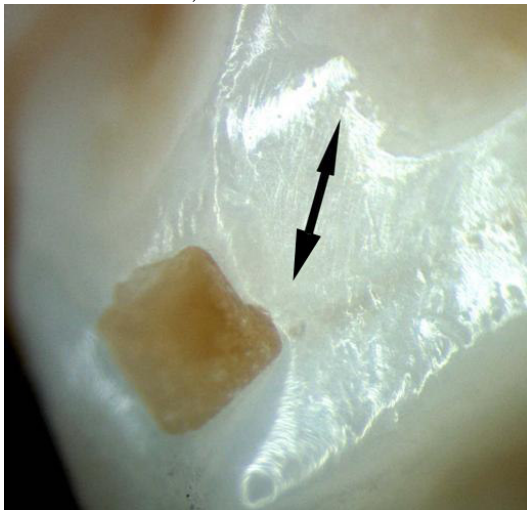
Bei *C. l'hoesti* konnten bucco-lingual ausgerichtete Striationen auf den Flanken



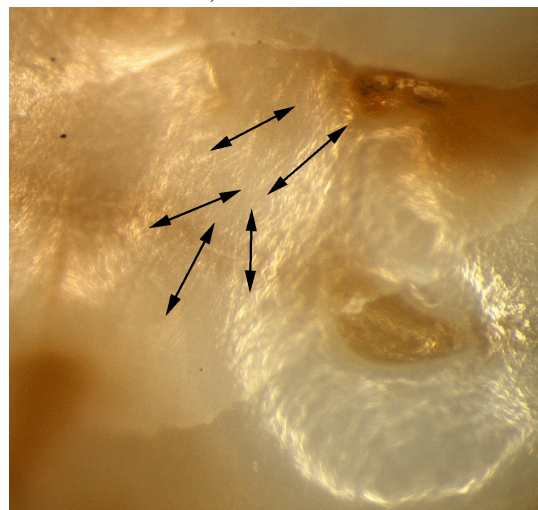
a) *C. l'hoesti*



b) *P. verus*



c) *P. badius*



d) *C. aethiops*

Abbildung 31: Striationen auf Facetten der untersuchten Arten: (a) distale Flanke des Paraconus des M² von *C. l'hoesti*, Individ.Nr. 61444 (b) mesiale Flanke des Metaconus des M¹ von *P. verus*, Individ.Nr. 7142 (c) distale Flanke des Protoconids des M₂ von *P. badius*, Individ.Nr. 5913 (d) mesiale Flanke des Hypoconus des M¹ von *C. aethiops*, Individ.Nr. 69142

der Führungshöcker beobachtet werden (Abb. 31a). Daneben wurden auch kleine kreisförmige Schmelzdefekte gefunden (kleine Pfeile), die möglicherweise Spuren von zerstoßenden Bewegungen darstellen, entsprechend der *pits* der dentalen Microwear. Deutlich erkennbare Striationen in mesio-distaler Richtung wurden nicht beobachtet. Dennoch unterstützen die Striationen auf den Facetten von *C. l'hoesti* grundsätzlich die Rekonstruktion der Kaubewegungen für diese Art.

Die Facetten von *C. nictitans* wiesen bei 10-facher Vergrößerung keine erkennbaren Striationen auf. Zum einen zeigt diese Beobachtung, dass demnach wahrscheinlich

keine bestimmte Kaurichtung innerhalb der Mastikationsbewegung dominiert, da vermutet werden kann, dass eindeutig dominierende Bewegungen erkennbare Spuren auf den Facetten hinterlassen. Außerdem kann ein weiterer Grund für die fehlenden Striationen in einem sehr geringen Kaudruck während der Mastikation liegen, wie er für *C. nictitans* in Verbindung mit horizontalen Bewegungen angenommen wurde. Es kann also kein Widerspruch zum oben aufgestellten Mastikationsszenario dieser Art festgestellt werden. Dennoch kann nicht entschieden werden, welche Bewegungen während des Kauvorgangs tatsächlich vorgelegen haben.

P. badius und *P. verus* weisen beide deutlich nach bucco-lingual gerichtete Striationen auf den Facetten auf. Bei *P. verus* konnten zudem kleine kreisförmige Spuren beobachtet werden (kleine Pfeile), wie sie bereits bei *C. l'hoesti* beschrieben wurden (Abb. 31b). Diese könnten einen Hinweis auf die Zerkleinerung der Samen bei *P. verus* darstellen.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass die Aussagen über die Mastikation, die anhand der Stereoplots getroffen wurden, mit Hilfe der beobachtbaren Striationen unterstützt werden können. Es muss jedoch einschränkend gesagt werden, dass häufig keine Striationen auf den Facetten beobachtet werden können. Eine detaillierte Interpretation dieser Spuren kann zudem nur eine regelrechte *microwear*-Analyse leisten. Das Auffinden von Striationen in geringer Vergrößerung reicht nicht aus, um neben Hinweisen auf dominierende Kaubewegungen Aussagen zur Ernährung der Arten zu treffen.

Eine weitere Möglichkeit, die Interpretation der Stereoplots zu überprüfen, ist die Anwendung des Okklusalen Kompass zur Rekonstruktion möglicher Kaubewegungen. Dabei muss jedoch beachtet werden, dass dieser Kompass zur Analyse menschlicher Molaren entwickelt wurde und den anatomischen Gegebenheiten des menschlichen Gebisses angepasst ist. Bei Cercopithecinen ist das Verhältnis des Zahnbogens und der Molaren zum Kiefergelenk ein anderes als bei *Homo*. Außerdem entsprechen vor allem die Höcker-Fossa-Beziehungen der Cercopithecoidea nicht denen der menschlichen Molaren. Die Form der Fossae und Höcker und ihr antagonistisches Verhältnis ist bereits zwischen Cercopithecinen und Colobinen deutlich unterschiedlich. Die Cercopithecinae besitzen runde und eingetiefte Fossae und runde Höcker, was eine recht gute Passform der Antagonisten mit einem engen *occlusal fit* bewirkt. Dies wiederum kann mit einer harten Ernährung in Zusammenhang gebracht werden (Yamashita 1998). Bei den Colobinae dagegen kommt es zu keiner engen Verzahnung der Antagonisten. Hier scheren schmale Höcker aneinander vorbei, wobei die Fossae recht breit sind und nicht tief. Das ist typisch für Molaren, die eine hohe Scherfunktion besitzen und an eine Nahrung mit großer Scherresistenz wie z.B. Blätter angepasst sind (Yamashita 1998).

Diese unterschiedliche Höcker-Fossa-Konfiguration der Unterfamilien erschwert zunächst die Anwendung des Okklusalen Kompass. Dabei wird vorausgesetzt, dass trotz der beschriebenen Unterschiede die Anwendung dennoch generell möglich ist. Vor allem ist es bei den Molaren der Colobinen schwierig zu entscheiden, wo der Ausgangspunkt des Okklusalen Kompass gesetzt wird. Schließlich wurde jedoch er-

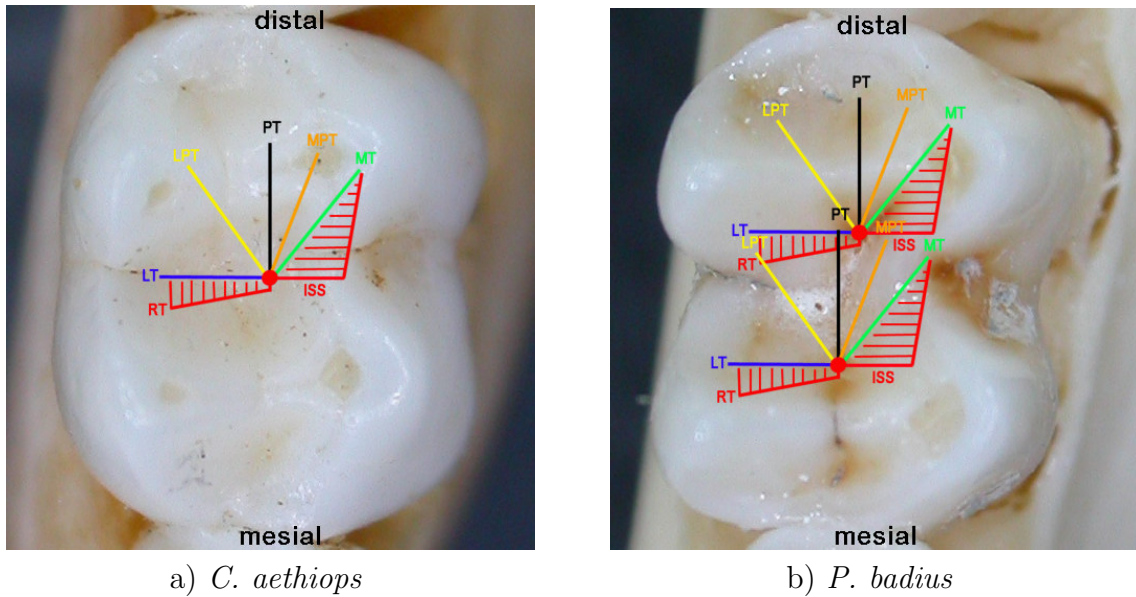


Abbildung 32: Anwendung des Okklusalen Kompass auf Molaren (li M₂) von (a) *C. aethiops*, Indiv.Nr. 69145 und (b) *P. badius*, Indiv.Nr. 6093. Dargestellt ist ein enges *occlusal fit* bei *Cercopithecus* und der flexiblere Höcker-Einsatz bei *Ptilocolobus*. Erkennbar ist, dass es aufgrund dieser unterschiedlichen Höcker-Fossa-Beziehungen zur Ausbildung der Facetten der Höckerflanken bei verschiedenen Bewegungen kommt (Lateroprotrusion bei *C. aethiops* und Laterotrusion bei *P. badius*).

kannt, dass eben diese Flexibilität überhaupt die Entstehung der Facetten auf den Flanken bei scherenen Lateralbewegungen ermöglicht. Der zentrale Punkt des Okklusalen Kompass entspricht der Höckerspitze des Antagonisten, wenn der in einer Fossa platziert wird. Dies zeigt, dass bei den Colobinen dieser Höcker näher an den Flanken der Höcker vorbeigeführt werden kann als bei den Cercopithecinen, wo die tiefe runde Form der Fossa die Höckerspitze eher mittig zwischen den Höckern fixiert (Abb. 32). Näher an die Höcker herangerückt können die beobachteten Facettenbereiche bei den postulierten Lateralbewegungen, also während einer Laterotrusion, entstehen. Bei den Cercopithecinen entstehen diese Facettenbereiche dagegen eher in Folge einer Lateroprotrusion, einer Bewegung, die neben der lateralen also auch die hypothetisierte mesio-distale Komponente beinhaltet.

Aus dieser Beobachtung kann daher geschlossen werden, dass auch die Anwendung des Okklusalen Kompass auf die Molaren- und Facettenmorphologie der untersuchten Cercopithecoidea die Rekonstruktion der Mastikation anhand der Stereoplots unterstützt.

7.3 Zahnschmelzdicke und Zahnabrasion

Colobinen besitzen im Vergleich mit Cercopithecinen einen deutlich dünneren Zahnschmelz (Gantt 1979b, Kay 1981, Ulhaas et al. 1999), so dass bis *dato* angenommen wurde, dass die zu erwartende vermehrte Dentinexposition aufgrund entstehender

Schnittkanten funktionell relevant für die folivore Ernährung der Colobinen sei (Kay 1981). Entgegen dieser Annahme tritt jedoch keine vermehrte Dentinexposition bei den Colobinen auf - im Gegenteil. Dies lässt die Interpretation zu, dass zunächst die Nahrung selbst sowie auch die Kaubewegung und der Mastikationsstress bei Colobinen deutlich anders und auf den Schmelz weniger destruktiv wirken als bei Cercopithecinen.

Bereits Teaford (1982) erkannte in seiner stereophotogrammetrischen Untersuchung an Molaren von Makaken und Languren, dass in der zweiten Gruppe deutlich weniger Dentin freigelegt wird als in der ersten, was aufgrund der Unterschiede in der Zahnschmelzdicke zwischen den Gattungen gegenteilig zu erwarten war. Er stellte die Hypothese auf, dass vor allem Unterschiede in der Ernährung, möglicherweise auch im Kauvorgang diese Beobachtung begründen. Erkenntnisse über Kaubewegungen der betreffenden Arten waren zu der Zeit jedoch noch nicht bekannt. Trotz dieser Beobachtungen Teafords wurde dieser Unterschied im Grad der Dentinexposition zwischen Cercopithecinen und Colobinen übersehen und vielmehr die These von Kay (1981) weiter unterstützt, dass vermehrte Dentinexposition aufgrund des dünneren Zahnschmelzes der Colobinen vorliege und funktionell wichtig für diese folivore Gruppe sei (z.B. Shimizu 2002).

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit widersprechen jedoch der Theorie Kays zum Teil und unterstützen die Beobachtung von Teaford. Zusätzlich zu den Daten über die Ernährung der Gattungen und Arten liegen anhand der durchgeführten Untersuchungen auch Hinweise zu Bewegung und Stress während der Mastikation der Gruppen vor. Tatsächlich unterscheiden sich die Unterarten vor allem hinsichtlich der dominierenden Kaubewegungen. Aufgrund der wahrscheinlich eher horizontalen Bewegung bei der lateralen Kaurichtung der Colobinen kann außerdem für diese Gruppe ein verminderter Kaudruck angenommen werden, was durch weiterführende Untersuchungen jedoch bestätigt werden müsste. Der Unterschied in der Kaurichtung in Verbindung mit differentem Kaudruck kann daher als ursächlich dafür angenommen werden, dass auf den Molaren der Colobinen trotz dünnerem Zahnschmelz deutlich weniger Dentin freigelegt wird als bei Cercopithecinen und damit weniger Zahnschmelz als Schutzschicht des Zahnes benötigt wird. Auch Lucas (1994) postuliert, dass bei Colobinen andere Kaubewegungen und andere Zahnkontakte zu beobachten sein müssten als bei Cercopithecinen, so dass weniger Dentinexposition stattfindet und daher eine dünne Schmelzschicht ausreicht. Die Beobachtungen dieser Arbeit unterstreichen diese Annahme.

Es stellt sich dabei jedoch die Frage, warum es für die Colobinen überhaupt vorteilhaft ist, weniger Zahnschmelz zu besitzen. Zum einen könnte der verringerte Bedarf an Zahnschmelz metabolisch während der Amelogenese vorteilhaft sein. Diese Hypothese muss aufgrund fehlender Informationen unbeantwortet gelassen werden. Außerdem, wenn man die etablierte Interpretation der Bedeutung der Schmelz-Dentin-Grenzen als Schneidwerkzeuge im Rahmen einer folivoren Ernährung weiter

als richtig erachtet, muss der Schmelz bei der angenommenen geringeren Belastung dünner sein, damit überhaupt Dentinbecken gebildet werden können. Die Art der Belastung scheint dabei zu gewährleisten, dass diese Dentinbecken während der Lebenszeit eines Individuums auch bei geringer Schmelzdicke nicht zu groß werden, so dass die Funktion beibehalten wird.

Schließlich ist eine dünne Schmelzschicht notwendig, um zu gewährleisten, dass zur Bearbeitung einer folivoren Ernährung scharfe Scherkanten vorliegen. Diese scharfen Kanten können nur bei dünnem Zahnschmelz ausgeformt werden, da dicker Zahnschmelz eine Verrundung der Kanten bewirkt (Janis & Fortelius 1988).

Yamashita (1998) gibt an, dass neben der oben hypothetisierten geringeren Belastung als Kompensationsmechanismus des Zahnes bei dünnem Schmelz als weiterer Schutz gegen Abrasion die Erhöhung der Höcker bei den betreffenden Arten zu nennen ist. So kann als Begründung für die hohen Höcker der Colobinen neben der bereits erwähnten Scherkantenverlängerung der Schutz gegen Abtragung von Zahnschmelz genannt werden. Auch Kay (1981) stellt eine negative Korrelation von Schmelzdicke und Scherleistenlänge fest. Wie bereits in Abschnitt 7.2 festgestellt wurde, ist es jedoch weder sinnvoll noch möglich, einen einzigen Faktor als ursächlich für die größere Höckerhöhe bei den Colobinen zu benennen. Vielmehr betont die Kombination der verschiedenen genannten Mechanismen bei der Ausbildung dieses funktionellen Merkmals die Wichtigkeit der Höckerhöhe für eine folivor dominierte Ernährung.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass die dünne Schmelzschicht der Colobinen in einen engen Zusammenhang mit den Erkenntnissen der vorliegenden funktionellen Untersuchung gebracht werden kann. Dünner Zahnschmelz ist demnach nicht nur nicht von Nachteil für diese Primaten, sondern notwendig für die Gewährleistung der Funktionsmechanik ihrer Molaren.

7.4 Rekonstruktion der Ernährungsweise fossiler Arten

Für die paläoökologische Interpretation fossiler Taxa ist eine genaue Kenntnis der Funktions- und Konstruktionsmorphologie von Zähnen besonders wichtig. Aktualistische Vergleichsanalysen der Zahnmorphologie erlauben die Interpretation von Ernährungsmustern fossiler Arten. Die Ergebnisse können dann zur Rekonstruktion der Paläoökologie und der Paläobiogeografie der untersuchten Taxa beitragen.

Eine Aufgabe dieser Arbeit war es zu evaluieren, ob mit dem neuen Methodeninventar auch die Ernährung fossiler cercopithecoider Arten rekonstruiert werden kann. Zur Beantwortung dieser Frage wurde eine Stichprobe fossiler südafrikanischer Arten untersucht. Bei einem Forschungsaufenthalt in Pretoria und Johannesburg wurden alle Individuen der Arten *Cercopithecoides williamsi*, *Parapapio jonesi*, *P. broomi* und *P. whitei* aus Sterkfontein, Member 4, *P. jonesi*, *Papio robinsoni*, *P. angusticeps*, *Gorgopithecus major* und *Cercopithecus* indet. aus Kromdraai A, die min-

destens einen überwiegend erhaltenen Molaren besaßen, mittels Digitalfotografie dokumentiert und Abgüsse erstellt, die sowohl eingescannt als auch mikroskopisch untersucht werden können. Aufgrund der sehr zeitaufwendigen Arbeiten am rezenten Material wird die computerbasierte Analyse der Fossilien erst noch erfolgen. Die Beobachtungen am Originalmaterial sowie den Digitalaufnahmen geben jedoch erste funktionell interpretierbare Hinweise. Am Beispiel von *Cercopithecoides williamsi*, einer fossilen Art der Colobinen, wird die funktionelle Interpretation der Okklusionsmorphologie unterschiedlich stark abgekauter Molaren anhand der hier vorgestellten morphologischen Merkmale dargestellt. Die Molaren von *C. williamsi*



a) Individ.Nr. STS 516



b) Individ.Nr. STS 347



c) Individ.Nr. STS 366

Abbildung 33: Molaren von *Cercopithecoides williamsi* aus Sterkfontein, Member 4. (a) Wenig abgekauter Molar (STS 516) mit typisch colobiner Morphologie (b) Abradiertes Molar (STS 347) mit cercopitheciner Morphologie (c) Stark abgekauter Molarenreihe (STS 366) mit horizontal abgekauten Schmelzbändern

weisen ein interessantes Mosaik colobiner und cercopitheciner Merkmale auf (Abb. 33). Hohe, weit auseinanderstehende Höcker und relativ dünner Zahnschmelz weisen

ihn als Colobinen aus. Die Querjocher der Molaren sind dabei jedoch nicht so hoch und scharf wie beispielsweise bei *P. badius*. Bei beginnender Abkaut überwiegt zunächst die colobine Morphologie. Im Verlauf der Abrasion erinnert die Okklusalmorphologie dann aber stark an die Molaren von *C. aethiops* und *C. nictitans*. Die zunächst deutlich getrennten anterioren und posterioren Höckerpaare werden durch das Verschmelzen der Dentinbereiche der abgekauten Höcker miteinander verbunden. Während sich die Okklusalfäche dabei horizontal abkaut, bleibt zunächst eine zentrale Schmelzinsel (Abb. 33b). Schließlich bleibt lediglich ein komplexes Schmelzband auf der Okklusalfäche übrig (Abb. 33c). Dies zeigt deutlich, dass es Unterschiede zu rezenten Colobinen im Kauverhalten, vor allem aber auch in der dominierenden Nahrung gegeben haben muss und *C. williamsi* keine spezialisierte Blattesser-Art darstellen kann. Ähnlichkeiten zu den Cercopithecinen legen nahe, dass Früchte und Samen eine wichtige Rolle in der Ernährung gespielt haben müssen. Brain (1981) stellt die Hypothese auf, dass diese Art die Nische besetzte, die anschließend durch *C. aethiops* eingenommen wurde. Die horizontale Abkaut der Molaren, die an *C. nictitans* erinnert, beweist, dass diese Art der Abrasion eine Facette des normalen Abrasionspektrums darstellt. Eine eindeutiger funktionelle Rekonstruktion der Ernährung der rezenten Art, als durch die vorliegende Arbeit erreicht wurde, könnte bei der Interpretation der fossilen Zahnmorphologie helfen.

Das Beispiel von *C. williamsi* beweist, dass die bei den Molaren der rezenten Arten erfassten morphologischen Charakteristika zur Rekonstruktion der Ernährung fossiler Arten verwendet werden können. Die Quantifizierung dieser Merkmale wird die Aussagekraft noch deutlich verstärken. Bei Merkmalsmosaiken, wie sie bei den meisten Arten erwartet werden können, wird es daneben sicherlich hilfreich sein, noch andere Rekonstruktionsansätze wie die *microwear*-Analyse mit dem neuen Methodeninventar zu verknüpfen, um detailliertere Erkenntnisse gewinnen zu können. Generelle Aussagen über die dominierende Ernährung (z.B. Frugivorie *vs.* Folivorie) sind jedoch voraussichtlich auch unter ausschließlicher Verwendung der hier erfassten Maße möglich.

7.5 Möglichkeiten und Grenzen der dreidimensionalen Analyse

Innerhalb der funktionsmorphologischen Untersuchung sollte ein innovatives Methodeninventar evaluiert werden. Dies beinhaltet die Digitalisierung der untersuchten Objekte mit Hilfe eines optischen Scanningsystems, die Erfassung etablierter zweidimensionaler Maße mit Hilfe geeigneter Software und die Definition und Erfassung neuer dreidimensionaler Parameter, mit deren Hilfe die bislang nur qualitativ zu erfassenden Merkmale quantifiziert werden können.

Aufgrund der guten Ergebnisse der computerunterstützten Analyse muss das verwendete Verfahren deutlich positiv bewertet werden. Die Untersuchung der Molaren in digitaler Form am Bildschirm ermöglichte eine größenunabhängige Analyse unter konstanten Lichtbedingungen, wie sie am Originalmaterial nicht möglich ist. Detailstrukturen, vor allem der recht kleinen Cercopithecinen-Zähne, konnten so deutlich besser erkannt werden. Des Weiteren ist es gut möglich, etablierte zweidimensionale Maße anhand der digitalen Zahnmodelle zu erfassen. Da dabei die Messpunkte gespeichert werden können, können mit Hilfe der computerbasierten Messung der *Inter-* und *Intraobserver-Error* minimiert werden. Die deutliche Differenz zwischen den Maßen 2D-Grundfläche, 3D-Oberfläche und errechnete Grundfläche zeigt dabei die Abweichung dieser etablierten Maße von den wirklichen Zahndimensionen, die sie repräsentieren sollen. Das betont wiederum die Bedeutung der neuen Technologien für die Erfassung der tatsächlichen Dimensionen. Dennoch weisen die zweidimensionalen und dreidimensionalen Maße eine hohe Korrelation auf. Das zeigt, dass die Ergebnisse neuer, dreidimensionaler Untersuchungen zwar unter Vorbehalt mit denen älterer Untersuchungen vergleichbar sind, jedoch nicht die Maße selbst.

Neben der Dokumentation exakter Maße bietet die dreidimensionale Messung weitere Vorteile. Sowohl die Quantifizierung morphologischer Parameter als auch die funktionelle Untersuchung abradierter Molaren wurden unter Einbeziehung der dritten Dimension möglich. Die objektive Erfassung der Okklusalmorphologie eröffnet so die Möglichkeit eines ebenfalls objektiven Vergleichs der Merkmale, die vormals nur qualitativ beschrieben und verglichen werden konnten (steil *vs.* flach, hoch *vs.* niedrig, abgerundet *vs.* spitz etc.), ohne dass die Autoren einheitliche Maßstäbe zu dieser Beschreibung verwenden konnten (s. auch Teaford 1982).

Auf die Bedeutung der Einbeziehung abgekaufter Zähne in funktionsmorphologische Untersuchungen wurde bereits in Abschnitt 3.3 eingegangen. Das Ergebnis der vorliegenden Analyse beweist, dass abradierete Molaren in ihrer Form selbst wie auch im Verlauf der Formveränderung durch Abrasion deutliche funktionelle Adaptationen aufweisen (s. auch Dennis et al. 2004, M’Kirera & Ungar 2003, Ungar & M’Kirera 2003). Anhand der so gewonnenen Erkenntnisse ist es nun möglich, auch einzelne abgekaute Molaren funktionell zu interpretieren.

Die Untersuchung der Okklusaltopografie von Zähnen mit Hilfe einer aus der Geo-

logie übertragenen Methode stellt das zentrale Novum dieser Forschungsarbeit dar. Das Relief von Zahnoberflächen kann anhand der *Strike*- und *Dip*-Maße von Abkautungsflächen detailliert und objektiv beschrieben und analysiert werden. Anhand dieser Beschreibung ist es möglich, Hinweise auf die der Mastikation zugrunde liegenden Kieferbewegungen zu erhalten. Die Kaubewegungen selbst stellen in Verbindung mit der Okklusalmorphologie eine weitere wichtige funktionelle Anpassung an die mechanischen Eigenschaften der Ernährung dar. Erkenntnisse über den Vorgang der Mastikation dienen also ebenfalls der funktionellen Analyse und helfen bspw. bei der Rekonstruktion der Ernährung fossiler Arten.

Trotz der insgesamt positiven Bewertung der computerunterstützten Analyse mussten dennoch einige Nachteile des Verfahrens festgestellt werden. Am wichtigsten sind hier die Fehlerquellen des Verfahrens zu nennen. Zum einen ist es mit Hilfe des optischen Scanning bisher nicht möglich, die sehr scharfen und spitzen Höcker und Leisten auf den Molarenoberflächen der untersuchten Primaten exakt darzustellen. Dies wird noch durch die geringe Größe der Zähne verstärkt. Begründet liegt dieses Problem an der Streifenmusterprojektion, die bei diesen scharfen Kanten zu fehlenden Werten führt. Werden die so entstehenden offenen Areale mit Hilfe der Software geschlossen, führt dies zu einer Verrundung der Kanten bei dem digitalen Objekt. Die Messergebnisse, beispielsweise der Steilheit und Orientierung der Höckerflanken, werden dadurch nicht oder nur gering beeinflusst. Dadurch entstehende Verringerungen der Höckerhöhen befinden sich im Submillimeterbereich unterhalb des Messfehlers bei manueller Messung und stellen daher kein wirkliches Problem dar. Eine Weiterentwicklung der Hard- und Software wird zudem in absehbarer Zukunft dieses methodische Problem lösen.

Eine weitere Fehlerquelle stellt die interaktive Markierung der Dentinbereiche, Zervikalgrenzen, Facettenareale etc. dar. Dabei kann es bei fehlenden entsprechenden Oberflächenmerkmalen des 3D-Modells leicht zu Abweichungen vom realistischen Bild kommen. Softwarefunktionen wie beispielsweise das *Mapping* der fotodokumentierten Facetten auf das digitale Zahnmodell, wie sie einige Programme bereits anbieten, helfen, diese Fehlerquelle zu beseitigen.

Weitere methodische Nachteile wie Kosten- und Zeitintensität und das Problem großer Datenmengen beeinflussen das Ergebnis der Analyse nicht. Jedoch verhindert dies, dass die computerunterstützte Analyse zu einem Standardverfahren funktionsmorphologischer Untersuchungen wird, was aufgrund des deutlichen Erkenntnisgewinns, den dieser Ansatz mit sich bringt, wünschenswert wäre. Auch hier kann jedoch vermutet werden, dass der stetige Fortschritt in der technischen Entwicklung diese Hindernisse bald aus dem Weg zu räumen hilft.

8 Fazit und Ausblick

Ziel dieser Arbeit war es, das Molarenrelief von cercopithecoiden Primaten funktionsmorphologisch mit Hilfe eines neuen, computerunterstützten Methodeninventars zu untersuchen. Dabei sollten gleichzeitig diese innovativen Analysemethoden evaluiert werden. Hinsichtlich der zu Anfang dieser Arbeit gestellten Aufgaben und Fragen können zusammenfassend folgende Ergebnisse formuliert werden:

1. *Wie verändert sich die Okklusalmorphologie der Molaren cercopithecoider Primaten mit fortschreitender Abkautung?*

Die bilophodonten Molaren der untersuchten Cercopithecoidea weisen im Verlauf der Abkautung eine Abnahme des Okklusalreliefs auf. Vor allem die maxillaren palatinalen und mandibularen bukkalen Höcker werden dabei abgekaut und verlieren deutlich an Höhe. Die Abkautung der maxillaren bukkalen und mandibularen lingualen Höcker ist bei den meisten Arten deutlich geringer.

Die Neigung der Facettenareale der Höckerflanken nimmt mit fortschreitender Abrasion generell ab. Daneben ändert sich auch die horizontale Ausrichtung dieser Bereiche. Während nicht oder nur gering abgekaut cercopithecoiden Molaren eine Orientierung der Höckerflanken intermediär zwischen bukko-lingual und mesio-distal aufweisen, was die bilophodonte Höckerkonfiguration reflektiert, ändert sich die Ausrichtung der meisten Facettenbereiche im Verlauf der Abrasion, je nach Höcker und Taxon jedoch in unterschiedliche Richtung.

Das Muster der einzelnen Facetten, was auf der Okklusalfläche der Molaren beobachtet werden kann, ändert sich stark mit fortschreitender Abrasion. Einzelne Facetten entstehen, verschmelzen mit anderen und verschwinden schließlich durch die Freilegung größerer Dentinareale. Dentin wird an oder nahe der Höckerspitzen mit fortschreitender Abkautung zunehmend freigelegt, wobei die einzelnen Dentinareale miteinander verschmelzen und schließlich bei einigen Arten die gesamte Okklusalfläche einnehmen. Diese Veränderungen können mit Hilfe des verwendeten Methodeninventars quantifiziert und nachvollzogen werden.

2. *Unterscheiden sich Colobinae und Cercopithecinae hinsichtlich der Abkautung ihrer Molaren?*

Zwischen den Unterfamilien bestehen deutliche Unterschiede hinsichtlich der Okklusalmorphologie und ihrer Veränderung im Verlauf der Abkautung. Colobinen weisen im Vergleich zu Cercopithecinen höhere, spitzere und weiter auseinanderstehende Höcker und höhere, schärfere und durchgehende Querjoche auf. Dies resultiert in einem deutlich höheren Reliefindex des Okklusalbereiches und der einzelnen Höcker der colobinen Molaren. Dieser Unterschied im Relief zwischen Cercopithecinen und Colobinen bleibt auch mit fortschreitender Abkautung erhalten. Vor allem die maxillaren bukkalen und mandibularen lingualen Höcker der Colobinen bleiben deutlich prononciert, während diese Höcker bei den Cercopithecinen teilweise gänzlich abflachen. Die Abkautung der maxillaren palatinalen und mandibularen bukkalen Höcker verläuft bei den Unterfamilien dagegen ähnlich, wobei jedoch auch hier bei den Colobinen

etwas mehr Relief erhalten bleibt.

Die Ausrichtung der Facettenareale der Höckerflanken ändert sich im Verlauf der Abkauung bei den Colobinen in Richtung bucco-lingual, während diese Bereiche bei den Cercopithecinen bei fortgeschrittener Abkauung mehr nach mesio-distal orientiert sind. Die Abflachung dieser Bereiche ist, dem geringeren Reliefverlust der Colobinen entsprechend, bei dieser Gruppe ebenfalls geringer. Ein absolut flacher Okklusalebereich kann im Gegensatz zu den Cercopithecinen bei den Colobinen auch im Falle hochgradiger Abkauung nicht beobachtet werden.

3. *Können diese Unterschiede ggf. mit einer differentiellen Ernährung der Unterfamilien erklärt werden?*

Cercopithecinae und Colobinae unterschieden sich deutlich hinsichtlich ihrer Ernährung. Für die Cercopithecinen wird eine gemischte Kost aus Früchten, Insekten, Samen und Blättern beschrieben, bei der die Früchte einen Großteil der Nahrung ausmachen. Für die Colobinen wird dagegen eine (fast) ausschließlich vegetarische Kost aus Blättern und - hauptsächlich unreifen - Früchten festgestellt, bei der die Blätter einen deutlich dominierenden Anteil einnehmen.

Diese beschriebenen Ernährungsmuster stehen eindeutig im Zusammenhang mit den beobachteten Unterschieden der Molarenmorphologie und der differentiellen Abkauung dieser Zähne. Dabei entsprechen sich die Unterschiede zwischen nicht abgekauten und abgekauten Zähnen grundsätzlich. Das höhere Relief der Molaren der Colobinen reflektiert das Vorhandensein längerer Scherleisten und steilerer Scherareale, die zum Zerschneiden der faserreichen Blätterkost notwendig sind. Die hohen Führungshöcker gewährleisten, dass auch bei fortgeschrittener Abrasion laterale Kaubewegungen stattfinden, bei denen diese Schneidfunktion durchgeführt wird. Das okklusale Relief der Cercopithecinen mit niedrigeren Höckern und flachen Facettenarealen dient dagegen dem Zerquetschen und Zermahlen der von Früchten dominierten Kost.

4. *Existieren auch Unterschiede innerhalb der Unterfamilien und Genera zwischen Arten mit unterschiedlicher Ernährung?*

Es konnten bei dieser Untersuchung okklusionsmorphologische Unterschiede zwischen den Arten der untersuchten Unterfamilien festgestellt werden. Diese betreffen weniger das primäre Relief nicht abgekauter Zähne als vielmehr die Veränderung der Okklusaltopografie im Verlauf der Abkauung. Vor allem die Arten der Cercopithecinae weisen eine differente Abrasion auf, während die Colobinae hier mehr Ähnlichkeiten untereinander besitzen. Auch dieser spezifische Verlauf der Abkauung kann mit den empirisch festgestellten Ernährungsweisen der Arten in Zusammenhang gebracht werden.

C. aethiops mit einer sehr gemischten, von Früchten dominierten Kost, weist ein typisch cercopithecines Abkauungsmuster auf, in dem quetschende und mahlende Komponenten überwiegen, jedoch das okklusale Relief nicht ganz abflacht und scherende Komponenten zur Bearbeitung von Blättern und In-

sekten erhalten bleiben. *C. lhoesti* weist neben cercopithecinen Merkmalen, die als Anpassungen an die frugivore Nahrungskomponente gesehen werden können, deutliche Ähnlichkeiten zur Morphologie der Colobinenmolaren auf. Diese als Adaptationen an eine faserreiche Ernährung zu deutenden Strukturen dienen bei *C. lhoesti* jedoch nicht der Bearbeitung von Blättern, sondern wahrscheinlich vielmehr von Kräutern, die ein wichtiges Nahrungsmittel für diese Art darstellen. *C. nictitans* schließlich weist ein sehr schnelles Abflachen aller Höcker auf, was zum einen aufgrund der dadurch entstehenden quetschenden Okklusallbereiche als Anpassung an die überwiegend frugivore Ernährung dieser Art angesehen werden kann. Die für *C. nictitans* beschriebene große Bedeutung von Blättern als Nahrungsmittel in Zeiten, wenn keine Früchte reif sind, führt daneben offensichtlich zu einer hochgradigen Beanspruchung. Diese bewirkt wahrscheinlich die beobachtbare starke Abrasion, die bei dieser Art in einem totalen Reliefverlust resultiert, der dann nicht mehr als funktionell angesehen werden kann. Die untersuchten Arten der Colobinen haben beide eine von Blättern dominierte Alimentation, wobei *P. verus* in einem etwas stärkeren Maß Samen (d.h. unreife Früchte) zu sich nimmt. Die mit dieser Nahrung korrelierenden Abkauungsspuren — Abrasionsareale auf den Höckerspitzen und eine etwas stärkere Abkauung und Abflachung der maxillaren palatinalen und mandibularen bukkalen Höcker — stellen das einzige Unterscheidungsmerkmal zu *P. badius* dar.

5. Können anhand der Abkauungsmuster Rückschlüsse auf den Vorgang der Mastikation getroffen werden?

Anhand der Neigung und Orientierung der Facettenareale wurde eine Rekonstruktion der Mastikationsbewegungen versucht. Dabei ergaben sich in Verbindung mit der funktionellen Interpretation der Okklusalmorphologie stimmige Mastikationsszenarien. Demnach kann angenommen werden, dass die Ausrichtung der Facettenareale realistische Hinweise auf dominierende Kaubewegungen gibt.

Für die Cercopithecinen wurden aufgrund einer Kombination aus bukko-lingualer und mesio-distaler Ausrichtung der Facettenareale recht flexible, ausschweifende Kaubewegungen rekonstruiert. Es wurde dabei die Hypothese aufgestellt, dass auch kreisende Bewegungen vorliegen können. In Verbindung mit den beschriebenen flachen Abkaubereichen werden durch diese Art der Bewegungen Mahl- und Quetschfunktionen unterstützt. Diese dienen der Bearbeitung einer gemischten, frugivor dominierten Kost, wie sie die Cercopithecinen aufweisen. Die Molaren der Colobinen weisen demgegenüber Facettenareale auf, die in bukko-lingualer Richtung orientiert sind. Eine intermediär mesio-distale - bukko-linguale Ausrichtung kann nur bei wenigen Facetten der Art *P. verus* beobachtet werden. Dies deutet auf eine Dominanz lateral gerichteter, in mesio-distaler Richtung durch das Höckerrelief limitierter Kaubewegungen hin. In Verbindung mit der vorliegenden Okklusalmorphologie der Colobinen dient diese Bewegung dem Zerschneiden der faserreichen Nahrung. Striationen auf den Facettenbereichen und die Anwendung des Okklusalen

Kompass unterstützen die Interpretation der Mastikationsbewegungen der Untertarten anhand der Stereoplots.

6. *Lassen sich die makromorphologischen Beobachtungen mit bekannten Daten zur Zahnschmelzdicke der Molaren in Zusammenhang bringen?*

Colobinen weisen dünneren Zahnschmelz auf als Cercopithecinen. Daraus wurde bisher gefolgert, dass sich dadurch schneller größere Dentinareale auf der Okklusalfäche der Colobinenmolaren bilden. Die dadurch entstehenden Schmelz-Dentin-Grenzen sollten wiederum die zum Zerschneiden der Blattfasern notwendigen Schneidekanten darstellen (Kay 1977).

Entgegen dieser Auffassung konnte bei den Colobinen jedoch eine deutlich geringere Dentinexposition beobachtet werden, wie sie auch schon von Teaford (1982) beschrieben wurde. Daraus kann geschlossen werden, dass es aufgrund der vorliegenden Kaubewegungen, einem wahrscheinlich geringen Kau- druck und der Struktur der Nahrung im Verlauf der Mastikation bei den Colobinen zu deutlich weniger Abrasion kommt als bei den Cercopithecinen. Die dünne Schmelzschicht gewährleistet einen hinreichenden Schutz vor nicht-funktionellem Substanzverlust, das Entstehen notwendiger Schmelz-Dentinkanten trotz geringem Mastikationsstress und die Präsenz scharfer Höckerkanten.

7. *Lassen sich die gewonnenen Erkenntnisse, unter Annahme des Aktualismusprinzips, zur Rekonstruktion der Ernährung fossiler Arten nutzen?*

Es konnte gezeigt werden, dass der Reliefindex im Allgemeinen die Existenz hoher Höcker und langer Scherkanten reflektiert, wobei auch abgekaute Zähne mit Hilfe dieses Maßes funktionell untersucht werden können. Dabei sind die Indexwerte zwischen verwandten Arten mit unterschiedlicher Ernährung deutlich verschieden und geben, je nach Zahn, gute bis sehr gute Hinweise auf die Artzugehörigkeit von Individuen. Des Weiteren wurde beobachtet, dass auch bei Angehörigen verschiedener Primatenfamilien wie beispielsweise zwischen Arten der Cercopithecoidea und Hominoidea deutliche Ähnlichkeiten hinsichtlich der Indexwerte bestehen, wenn sich die Arten auch in Bezug auf die Ernährung ähneln. Daher kann davon ausgegangen werden, dass sich bereits allein dieses Maß zur Rekonstruktion von Ernährungskategorien (frugivor, folivor, insektivor, omnivor etc.) eignet, vor allem, wenn Vergleichsdaten verwandter (rezenter) Arten vorliegen.

Die räumliche Erfassung von Abrasionsarealen ergab Hinweise auf dominierende Mastikationsbewegungen, die ebenfalls mit der Ernährung der betreffenden Arten in Zusammenhang gebracht werden können. Außerdem kann der Verlauf der Veränderung der Okklusaltopografie mit fortschreitender Abkautung anhand dieser Maße erfasst werden. Auch diese Beobachtungen konnten in einen engen Zusammenhang mit der Mastikation und der Ernährung gebracht werden.

Anhand des Beispiels von *C. williamsi* wurde gezeigt, dass bestimmte qualitative Merkmale deutliche Hinweise auf Ernährungskomponenten dieses fossilen

Colobinen geben können. Mit Hilfe des neuen Methodeninventars können diese Merkmale quantifiziert werden, so dass aufgrund der Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung eine realistische Rekonstruktion der Ernährung dieser Art sowie anderer fossiler Taxa erwartet werden kann.

Die Ergebnisse zeigten außerdem, dass die Maße der drei untersuchten Molaren in ihrer Aussagekraft hinsichtlich der Funktionalität recht unterschiedlich sind. Dabei erbrachte der (linke) M^1 die schlechtesten Ergebnisse bei der Trennung der Unterfamilien und Arten und damit der Zuordnung zu einer bestimmten Ernährungsweise. Die besten Ergebnisse hingegen ergab die Messung des (linken) M_2 . Daher ist es möglich, zukünftige Untersuchungen auf den M_2 zu beschränken, wobei der mandibulare Molar hier bevorzugt werden sollte. Außerdem wird deutlich, dass Ergebnisse verschiedener Untersuchungen, in denen unterschiedliche Zähne gemessen wurden, nur bedingt miteinander vergleichbar sind. Das enge Zusammenspiel der Antagonisten ermöglicht außerdem die Rekonstruktion von Kaubewegungen anhand nur eines Zahnes, was bei der Analyse fossilen Materials von Vorteil ist.

Generell geben die Ergebnisse eindeutige Hinweise auf funktionelle Adaptationen der Molarenmorphologie, wie sie bisher nicht bekannt waren. Die Verwendung eines innovativen Methodeninventars ist daher eindeutig positiv zu bewerten. Methodische Nachteile wie Kosten- und Zeitintensität, teilweise fehlende oder komplizierte Softwarefunktionen, große Datenmengen etc. werden voraussichtlich mit dem Fortschritt in der Entwicklung und der Anpassung der ursprünglich für industrielle Anwendungen entwickelten Technik reduziert und werden zu weiteren, immer schneller zu erhaltenen Resultaten ähnlicher Forschungsvorhaben führen. Für ähnliche Untersuchungen, auch von anderen Primatengattungen oder auch Säugetiergruppen, kann ein wichtiger Beitrag zur Funktionsmorphologie von Gebissen erwartet werden.

9 Literatur

- ADAMS SH, ZANDER HA (1964) Functional tooth contacts in lateral and centric occlusion. *J. Am. Dental Assoc.* 69, 465-473.
- ANDREWS P (1981) Species Diversity and Diet in Monkeys and Apes During the Miocene. In: STRINGER CB (Hg) *Aspects of Human Evolution*. London: Taylor & Francis, 25-61.
- ANDREWS P, AIELLO L (1984) An Evolutionary Model for Feeding and Positional Behaviour. In: CHIVERS DJ, WOOD BA, BILSBOROUGH A (Hg.) *Food Acquisition and Processing in Primates*. New York: Plenum Press, 429-466.
- AIELLO L, WOOD B, KEY C, WOOD C (1998) Laser scanning and palaeoanthropology: an example from Olduvai Gorge, Tanzania. In: STRASSER E, FLEAGLE J, ROSENBERGER A, MCHENRY H (Hg.) *Primate locomotion: recent advances*. New York: Plenum Press, 223-236.
- BASS WM (1995) *Human Osteology: A Laboratory and Field Manual*. Columbia, MO: Missouri Archaeological Society.
- BACKHAUS K, ERICHSON B, PLINKE W, WEIBER R (1996) *Multivariate Analysemethoden. Eine anwendungsorientierte Einführung*. Berlin u.a.: Springer.
- BAUER A, GUTOWSKI A (1975) *Gnathologie: Einführung in Theorie und Praxis*. Berlin: Quintessenz.
- BENEFIT BR (1999) Biogeography, Dietary Specialization, and the Diversification of African Plio-Pleistocene Monkeys. In: BROMAGE T, SCHRENK F (Hg.) *African Biogeography, Climate Change, and Human Evolution*. Oxford: Oxford University Press, 172-188.
- BENEFIT BR (2000) Old World monkey origins and diversification: an evolutionary study of diet and dentition. In: WHITEHEAD PF, JOLLY CJ (Hg.) *Old World Monkeys*. Cambridge: Cambridge University Press, 133-179.
- BENEFIT BR, MCCROSSIN ML (2002) The Victoriapithecidae, Cercopithecoidea. In: HARTWIG WC (Hg.) *The Primate Fossil Record*. Cambridge: Cambridge University Press, 241-253.
- BERALDIN JA, BLAIS F, COURNOYER L, GODIN G, RIOUX M (2000) Active 3D sensing. In: *Modelli e metodi per lo studio e la conservazione dell'architettura storica*. Scuola Normale Superiore Pisa, Quaderni 10, 22-46.
- BIEGERT J (1956) Das Kiefergelenk der Primaten, seine Altersveränderungen und Spezialisierungen in Gestaltung und Lage. *Gegenbaurs Morph. Jahrb.* 97, 249-404.

- BOOTH AH (1954) The Cercopithecidae of the Gold and Ivory Coasts: Geographic and systematic observations. *Ann. Mag. Nat. History* 9, 476-480.
- BOURLIERE F, HUNKELER C, BERTRAND M (1970) Ecology and Behavior of Lowe's Guenon (*Cercopithecus campbelli lowei*) in the Ivory coast. In: NAPIER JR, NAPIER PH (Hg.) *Old World Monkeys*. New York / London: Academic Press, 297-350.
- BRAIN CK (1981) *The Hunters or the Hunted? An Introduction to African Cave Taphonomy*. Chicago: Univ. of Chicago Press.
- BRENMAN HS (1974) Gnathosonics and occlusion. In: KAWAMURA Y (Hg.) *Physiology of mastication*. (Front. Oral Physiol. 1) Basel: Karger, 238-256.
- BREUCKMANN B (1993) *Bildverarbeitung und optische Meßtechnik in der industriellen Praxis*. München: Franzis.
- BREUCKMANN GMBH (2001) OPTOCAD. Kurzanleitung zur 3D-Messtechnik - Version 2.61 FW für FI Senckenberg. Unveröff. Manuskript.
- BROSIUS F (1998) *SPSS 8.0. Professionelle Statistik unter Windows*. Bonn: MITP-Verlag GmbH.
- BROTHWELL (1963) *Digging Up Bones*. London: British Museum.
- BSHARY R (1995) Rote Stummelaffen, *Colobus badius*, und Dianameerkatzen, *Cercopithecus diana*, im Tai-Nationalpark, Elfenbeinküste: Wozu assoziieren sie? Diss., Univ. München.
- BUTLER PM (1952) The milk molars of perissodactyla with remarks on molar occlusion. *Proc. Zool. Soc. London* 121, 777-817.
- BUTLER PM (1972) Some functional aspects of molar evolution. *Evolution* 26, 474-483.
- BUTLER PM (1973) Molar wear facets of Early Tertiary North American primates. In: ZINGESER MR, MONTAGNE W (Hg.) *Craniofacial Biology of Primates*. (Symp. 4th Int. Congr. Primatol., vol. 3). Basel: Karger, 1-27.
- BUTLER PM (1983) Evolution and mammalian dental morphology. *Jour. Biol. Buccale* 11, 285-302.
- BUTLER PM, MILLS JRE (1959) A Contribution to the Odontology of *Oreopithecus*. *Bull. Brit. Mus. Natl. Hist. Geol.* 4, 1-26.
- CACHEL SM (1975) The Beginning of the Catarrhini. In: TUTTLE RH (Hg.) *Primate Functional Morphology and Evolution*. The Hague / Paris: Mouton, 23-36.

- CACHEL SM (1979a) A Functional Analysis of the Primate Masticatory System and the Origin of the Anthropoid Post-orbital Septum. *Am. J. Phys. Anthropol.* 50, 1-80.
- CACHEL SM (1979b) A Paleoeological Model for the Origin of Higher Primates. *J. Hum. Evol.* 8, 351-359.
- CHAPMAN CA, CHAPMAN LJ (2002) Foraging challenges of red colobus monkeys: influence of nutrients and secondary compounds. *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* 133, 861-875.
- CHIVERS DJ (1994) Functional anatomy of the gastrointestinal tract. In: DAVIES AG, OATES JF (Hg.) *Colobine Monkeys: their ecology, behaviour and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- CHIVERS DJ, HLADIK CM (1980) Morphology of the gastrointestinal tract in primates. Comparisons with other mammalian relation to diet. *J. Morphol.* 166, 337-386.
- CLAUSS G, EBNER (1982) *Statistik. Für Soziologen, Pädagogen, Psychologen und Mediziner*. Band 1. 4. Aufl. Thun/Frankfurt a.M.: Verlag Harri Deutsch.
- CLUTTON-BROCK TH (1973) Feeding Levels and Feeding Sites of Red Colobus (*Colobus badius tephrosceles*) in the Gombe National Park. *Folia Primatol.* 19, 368-379.
- CLUTTON-BROCK TH (1974) Activity Patterns of Red Colobus (*Colobus badius tephrosceles*). *Folia Primatol.* 21, 161-187.
- CLUTTON-BROCK TH (1975) Feeding Behaviour of Red Colobus and Black and White Colobus in East Africa. *Folia Primatol.* 23, 165-207.
- CLUTTON-BROCK TH (1977) Some Aspects of Intraspecific Variation in Feeding and Ranging Behaviour in Primates. In: CLUTTON-BROCK, TH (Hg.) *Primate Ecology: Studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes*. New York/London: Academic Press, 539-556.
- COLYER JF (1947a) Positional Variations of the Teeth in Animals (I). *British Dental Journal* 82, 157-165.
- COLYER JF (1947b) Positional Variations of the Teeth in Animals (II). *British Dental Journal* 82, 179-184.
- CORRUCCINI RS, HENDERSON AM (1978) Multivariate Dental Allometry in Primates. *Am. J. Phys. Anthropol.* 48, 203-208.
- CREEL N (1968) *Die Anwendung statistischer Methoden in der Anthropologie*. Diss., Univ. Tübingen.

- CROMPTON AW, HIIEMAE K (1971) Molar occlusion and mandibular movements during occlusion in the American opossum, *Didelphis marsupialis* L. Zool. J. Linn. Soc. 49, 21-47.
- DAVIES AG, OATES JF (Hg.) (1994) Colobine Monkeys: their ecology, behaviour and evolution. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- DAVIES AG, OATES JF, DASILVA G (1999) Patterns of Frugivory in Three West African Colobine Monkeys. Int. J. Primatol. 20, 327-357.
- DEAN D (1996) Three-dimensional data capture and visualization. In: MARCUS LF, CORTI M, LOY A, NAYLER GJP, SLICE DE (Hg.) Advances in Morphometrics. New York: Plenum Press, 53-69.
- DELSON E (1975a) Evolutionary History of the Cercopithecidae. In: SZALAY FS (Hg.) Approaches to Primate Paleobiology. Contrib. Primat., Bd. 5. Basel: Karger, 167-217.
- DELSON E (1975b) Paleoecology and Zoogeography of the Old World Monkeys. In: TUTTLE RH (Hg.) Primate Functional Morphology and Evolution. The Hague / Paris: Mouton, 37-64.
- DELSON E (1977) Catarrhine Phylogeny and Classification: Principles, Methods and Comments. J. Hum. Evol. 6, 433-459.
- DELSON E (1994a) The Diversity of Living Colobines. In: DAVIES AG, OATES JF (Hg.) Colobine Monkeys: their ecology, behaviour and evolution. Cambridge: Cambridge University Press, 45-73.
- DELSON E (1994b) Evolutionary history of the colobine monkeys in paleoenvironmental perspective. In: DAVIES AG, OATES JF (Hg.) Colobine Monkeys: their ecology, behaviour and evolution. Cambridge: Cambridge University Press, 11-43.
- DELSON E, ANDREWS P (1975) Evolution and Interrelationships of the Catarrhine Primates. In: LUCKETT WP, SZALAY FS (Hg.) Phylogeny of the Primates. New York: Plenum Press, 405-446.
- DENNIS JC, UNGAR PS, TEAFORD MF, GLANDER KE (2004) Dental topography and molar wear in *Alouatta palliata* from Costa Rica. Am. J. Phys. Anthropol. 125, 152-161.
- DOUGLASS GD, DEVREUGD RT (1997) The Dynamics of Occlusal Relationships. In: MCNEILL C (Hg.) Science and Practice of Occlusion. Illinois: Quintessence Publishing Inc., 69-78.
- DUNBAR RIM, DUNBAR EP (1974) Ecological Relations and Niche Separation between Sympatric Terrestrial Primates in Ethiopia. Folia primat. 21, 36-60.

- ENGEL K (2005) Vergleichende 3-D-Morphometrie, Konstruktion und Funktion der Molaren von *Gorilla*, *Pan*, *Pongo* und *Hylobates* (Primates: Hominoidea). Dissertation, Universität Frankfurt a.M.
- ESTEBARANZ F, PÉREZ-PÉREZ A (in press) Correlation between white-light scanning interferometry and scanning electron microscopy applied to buccal, dental microwear of extant Hominoidea and Plio-Pleistocene Homininae. In: HUBLIN J-J, BAILEY S (Hg.) Dental Perspectives on Human Evolution: State of the Art Research in Dental Anthropology. New York: Springer.
- EVERY R (1974) The gosis in Prosimians. Research seminar on Prosimian Biology. London: Duckworth.
- FEDIGAN L, FEDIGAN LM (1988) *Cercopithecus aethiops*: a review of field studies. In: GAUTIER-HION A, BOURLIÈRE F, GAUTIER JP, KINGDON J (Hg.) A primate radiation: evolutionary biology of the African guenons. Cambridge: Cambridge University Press, 389-411.
- FIEDLER W (1956) Übersicht über das System der Primates. In: HOFER, SCHULTZ AH, STARK D (Hg.) Primatologia, Band I. Basel / New York: Karger, 1-267.
- FLEAGLE JG (1999) Primate Adaptation and Evolution. 2nd ed. San Diego u.a.: Academic Press.
- GALAT G, GALAT-LUONG A (1985) La communauté de primates diurnes de la forêt de Tai, Côte-d'Ivoire. *Terre Vie* 40, 3-32.
- GANTT DG (1979a) Patterns of Dental Wear and the Role of the Canine in Cercopithecinae. *Am. J. Phys. Anthrop.* 51, 353-360.
- GANTT DG (1979b) Taxonomic implications of primate dental tissues. *J. Biol. Buccale* 7, 149-156.
- GARTLAN JS, STRUHSAKER TT (1972) Polyspecific associations and niche separation of rain-forest anthropoids in Cameroon, West Africa. *J. Zool., Lond.* 168, 221-266.
- GATINOT BL (1976) Les milieux fréquentés par le Colobe bai d'Afrique de l'ouest (*Colobus badius temmincki* Kuhl, 1820) en Sénégal. *Mammalia* 40, 1-12.
- GAUTIER-HION A (1988a) The diet and dietary habits of forest guenons. In: GAUTIER-HION A, BOURLIÈRE F, GAUTIER JP, KINGDON J (Hg.) A primate radiation: evolutionary biology of the African guenons. Cambridge: Cambridge University Press, 257-283.
- GAUTIER-HION A (1988b) Polyspecific associations among forest guenons: ecological, behavioural and evolutionary aspects. In: GAUTIER-HION A, BOURLIÈRE F, GAUTIER JP, KINGDON J (Hg.) A primate radiation: evolutionary biology of the African guenons. Cambridge: Cambridge University Press, 452-476.

- GAUTIER-HION A, GAUTIER JP (1974) Les Associations Polyspécifiques de Cercopitheques du Plateau de M'passa (Gabon). *Folia Primatol.* 22, 134-177.
- GINGERICH PD (1972) Molar occlusion and jaw mechanics of the Eocene primate *Adapis*. *Am. J. Phys. Anthrop.* 36, 359-368.
- GINGERICH PD Dental function in the Paleocene primate *Plesiadapis*. In: MARTIN RD, DOYLE GA, WALKER AC (Hg.) *Prosimian Biology*. London: Duckworth, 531-541.
- GINGERICH PD, SCHOENINGER MJ (1979) Patterns of Tooth Size Variability in the Dentition of Primates. *Am. J. Phys. Anthrop.* 51, 457-466.
- GODIN G, BERARDIN JA, TAYLOR J, COURNOYER L, RIOUX M, EL-HAKIM S, BARIBEAU R, BLAIS F, BOULANGER P, DOMEY J, PICARD M (2002) Active Optical 3D Imaging for Heritage Applications. *IEEE Computer Graphics Applications* 22, 24-36.
- GOODALL J (1986) *The Chimpanzees of Gombe. Patterns of Behavior*. Cambridge / London: Harvard Univ. Press.
- GORDON KD (1982) A study of microwear on chimpanzee molars: implications for dental microwear analysis. *Am. J. Phys. Anthrop.* 59, 195-215.
- GREGORY WK (1920) On the structure and relations of *Notharctus*, an American Eocene primate. *Mem. Amer. Mus. Nat. Hist. (N.S.)* 3, 49-243.
- GRIFFIN CJ, MALOR R (1974) An analysis of mandibular movement. In: KAWAMURA Y (Hg.) *Physiology of mastication*. (Front. Oral Physiol. 1) Basel: Karger, 159-198.
- GRINE FE (1981) Trophic differences between „gracile” and „robust” australopithecines: A scanning electron microscope analysis of occlusal events. *S. Afr. J. Sci.* 77, 203-230.
- GRINE FE (1986) Dental evidence for dietary differences in *Australopithecus* and *Paranthropus*. *J. Hum. Evol.* 15, 783-822.
- GROVES C (1989) *A Theory of Human and Primate Evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- GROVES C (2000) The phylogeny of the Cercopithecoidea. In: WHITEHEAD PF, JOLLY CJ (Hg.) *Old World Monkeys*. Cambridge: Cambridge University Press, 77-98.
- GROVES C (2001) *Primate Taxonomy*. Washington / London: Smithsonian Institution Press.

- GÜGEL IL (2003) Variations in microwear and abrasion in ancient human groups of southern Germany: 7500 BP to the Early Middle Ages. In: GRUPE G, PETERS J (Hg.) Decyphering Ancient Bones. The Research Potential of Bioarchaeological Collections. Rahden: Leidorf, 227-246. (Documenta Archaeobiologicae 1)
- GÜGEL IL, GRUPE G, KUNZELMANN K-H (2001) Simulation of Dental Microwear: Characteristic Traces by Opal Phytoliths Give Clues to Ancient Human Dietary Behavior. *Am. J. Phys. Anthrop.* 114, 124-138.
- HAPPEL R (1988) Seed-Eating by West African Cercopithecines, With Reference to the Possible Evolution of Bilophodont Molars. *Am. J. Phys. Anthrop.* 75, 303-327.
- HARCOURT-SMITH WEH, KIM J, DELSON E (2004) Estimating hominoid reciprocal joint congruence: A comparison of two morphometric techniques. *Am J Phys Anthrop, Suppl* 38, 108-109.
- HARTWIG WC (Hg.) (2002) *The Primate Fossil Record*. Cambridge: Cambridge University Press.
- HAYES VJ, FREEDMAN L, OXNARD CE (1996) Dental Sexual Dimorphism and Morphology in African Colobus Monkeys as Related to Diet. *Int. J. Primatol.* 17, 725-757.
- HENKE W (1971) *Methodisches zur Geschlechtsbestimmung und zum morphometrischen Vergleich von menschlichen Skelettserien - dargestellt am mittelalterlichen Skelettmaterial des Kieler Gertrudenfriedhofes im Vergleich mit anderen nordeuropäischen Serien*. Diss., Univ. Kiel.
- HENKE W, ROTHE H (1997) Zahnphylogenie der nicht-menschlichen Primaten. In: ALT KW, TÜRP JC (Hg.) *Die Evolution der Zähne. Phylogenie - Ontogenie - Variation*. Berlin u.a.: Quintessenz Verlags-GmbH, 229-278.
- HIEMAE KM (1984) Functional Aspects of Primate Jaw Morphology. In: CHIVERS DJ, WOOD BA, BILSBOROUGH A (Hg.) *Food Acquisition and Processing in Primates*. New York: Plenum Press, 257-281.
- HIEMAE KM, CROMPTON AW (1971) A Cineflourographic Study of Feeding in the American Opossum, *Didelphis marsupialis*. In: DAHLBERG AA (Hg.) *Dental Morphology and Evolution*. Chicago / London: University of Chicago Press, 299-334.
- HIEMAE KM, KAY RF (1973) Evolutionary Trends in the Dynamics of Primate Mastication. In: ZINGESER MR, MONTAGNA W (Hg.) *Craniofacial Biology of Primates*. (Symp. 4th Int. Congr. Primatol., vol. 3). Basel: Karger, 28-64.
- HILL WCO (1966) *Primates. Comparative Anatomy and Taxonomy*. Vol. VI: Catarrhini, Cercopithecoidea, Cercopithecinae. Edinburgh: Edinburgh Univ. Press.

- HILLSON S, FITZGERALD C, FLINN H (2005) Alternative dental measurements: Proposals and relationships with other measurements. *Am. J. Phys. Anthrop.* 126, 413-426.
- HLADIK CM (1987) Adaptive Strategies of Primates in Relation to Leaf-eating. In: MONTGOMERY GG (Hg.) *The Ecology of Arboreal Folivores*. Washington: Smithsonian Institution Press, 373-395.
- HLADIK CM (1990) Les stratégies alimentaires des primates. In: ROEDER JJ, ANDERSON JR (Hg.) *Primates. Recherches actuelles*. Paris: Masson, 35-53.
- HLUSKO LJ, WEISS KM, MAHANEY MC (2002) Statistical Genetic Comparison of two Techniques for Assessing Molar Crown Size in Pedigreed Baboons. *Am. J. Phys. Anthrop.* 117, 182-189.
- HRDLIČKA A (1939) *Practical Anthropometry*. Philadelphia: Wistar Institute of Anatomy & Biology.
- HYLANDER WL (1975a) Incisor Size and Diet in Anthropoids with Special Reference to Cercopithecidae. *Science* 189, 1095-1097.
- HYLANDER WL (1975b) Incisor Size and Diet in Cercopithecoidea. *Am. J. Phys. Anthrop.* 42, 309.
- HYLANDER WL, JOHNSON KR, CROMPTON AW (1987) Loading patterns and jaw movements during mastication in *Macaca fascicularis*: A bone-strain, electromyographic, and cineradiographic analysis. *Am. J. Phys. Anthrop.* 72, 287-314.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources) (1996) *African Primates. Status Survey and Conservation Plan*. Gland: IUCN.
- JABLONSKI NG (2002) Fossil Old World monkeys: The late Neogene radiation. In: HARTWIG WC (Hg.) *The Primate Fossil Record*. Cambridge: Cambridge University Press, 255-299.
- JANIS CM (1984) Predictions of primate diets from molar wear patterns. In: CHIVERS DJ, WOOD BA, BILSBOROUGH A (Hg.) *Food Acquisition and Processing in Primates*. New York: Plenum Press, 331-340.
- JANIS CM (1990) The Correlation between Diet and Dental Wear in Herbivorous Mammals, and its Relationship to the Determination of Diets of Extinct Species. In: BOUCOT AJ (Hg.) *Evolutionary Paleobiology of Behaviour and Coevolution*. Amsterdam: Elsevier, 241-259.
- JANIS CM, FORTELIUS M (1988) On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors. *Biol. Rev.* 63, 197-230.

- JENVALL J, SELÄNNE L (1999) Laser confocal microscopy and geographic information systems in the study of dental morphology. *Paleontol. Electron.* 2: 18 p, 905 KB.
http://www.odp.tamu.edu/paleo/1999_1/confocal/issue1_99.htm.
- JOLLY CJ (1970) The Seed-Eaters: A New Model of Hominid Differentiation Based on a Baboon Analogy. *Man* 5, 5-26.
- JONES C (1970) Stomach contents and gastro-intestinal relationships of monkeys in Rio Muni, West Africa. *Mammalia* 34, 107-117.
- KAIFU Y, KASAI K, TOWNSEND GC, RICHARDS LC (2003) Tooth Wear and the „Design” of the Human Dentition: A Perspective From Evolutionary Medicine. *Yrbk. Phys. Anthropol.* 46, 47-61.
- KAPLIN BA, MOERMOND TC (1998) Variation in Seed Handling by Two Species of Forest Monkeys in Rwanda. *Am. J. Primatol.* 45, 83-101.
- KAPLIN BA, MOERMOND TC (2000) Foraging Ecology of the Mountain Monkey (*Cercopithecus lhoesti*): Implications for its Evolutionary History and Use of Disturbed Forest. *Am. J. Primatol.* 50, 227-246.
- KAR-GUPTA K, KUMAR A (1994) Leaf Chemistry and Food Selection by Common Langurs (*Presbytis entellus*) in Rajaji National Park, Uttar Pradesh, India. *Int. J. Primatol.* 15, 75-93.
- KAY RF (1975) The Functional Adaptations of Primate Molar Teeth. *Am. J. Phys. Anthropol.* 43, 195-216.
- KAY RF (1977) Diets of early Miocene African hominoids. *Nature* 268, 628-630.
- KAY RF (1978) Molar Structure and Diet in Extant Cercopithecidae. In: BUTLER P, JOYSEY K (Hg.) *Development, Function and Evolution of Teeth*. New York/Lond Academic Press, 309-339.
- KAY RF (1981) The Nut-Crackers - A New Theory of the Adaptations of the Ramapithecinae. *Am. J. Phys. Anthropol.* 55, 141-151.
- KAY RF (1984) On the Use of Anatomical Features To Infer Foraging Behavior in Extinct Primates. In: RODMAN PS, CANT JGH (Hg.) *Adaptations for Foraging in Nonhuman Primates. Contributions to an Organismal Biology of Prosimians, Monkeys and Apes*. New York: Columbia University Press, 21-53.
- KAY RF, COVERT HH (1984) Anatomy and Behaviour of Extinct Primates. In: CHIVERS DJ, WOOD BA, BILSBOROUGH A (Hg.) *Food Acquisition and Processing in Primates*. New York: Plenum Press, 467-508.
- KAY RF, HIIEMAE KM (1974) Jaw Movement and Tooth Use in Recent and Fossil Primates. *Am. J. Phys. Anthropol.* 40, 227-256.

- KAY RF, HYLANDER WL (1978) The Dental Structure of Mammalian Folivores with Special Reference to Primates and Phalangeroidea (Marsupialia). In: MONTGOMERY GG (Hg.) The Ecology of Arboreal Folivores. Washington: Smithsonian Institute Press, 173-191.
- KAY RF, GRINE FE (1988) Tooth morphology, wear and diet in *Australopithecus* and *Paranthropus* from Southern Africa. In: GRINE FE (Hg.) Evolutionary History of the „Robust” Australopithecines. New York: A. de Gruyter, 427-447.
- KAY RF, SHEINE WS (1979) On the Relationship between Chitin Particle Size and Digestibility in the Primate *Galago senegalensis*. Am. J. Phys. Anthrop. 50, 301-308.
- KAY RNB, DAVIES AG (1994) Digestive Physiology. In: DAVIES AG, OATES JF (Hg.) Colobine Monkeys: their ecology, behaviour and evolution. Cambridge: Cambridge University Press.
- KEITH A (1913) Proc. R. Soc. Med. 6, 103.
- KIM SK, KIM KN, CHANG IT, HEO J (2001) A study of the effect of chewing patterns on occlusal wear. J Oral Rehab 28, 1048-1055.
- KNUSSMANN R (Hg.) (1988) Anthropologie: Handbuch der vergleichenden Biologie des Menschen. (4. Aufl. des Lehrbuchs der Anthropologie, begr. von Rudolf Martin.) Stuttgart: Fischer.
- KÖHLER W, SCHACHTEL G, VOLESKE P (1984) Biometrie. Einführung in die Statistik für Biologen und Agrarwissenschaftler. Berlin u.a.: Springer.
- KUHN HJ (1964) Zur Kenntnis von Bau und Funktion des Magen der Schlankaffen (Colobinae). Folia Primatol. 2, 193-221.
- KUHN HJ (1972) On the Perineal Organ of Male *Procolobus badius*. J. Hum. Evol. 1, 371-378.
- KULLMER O, ENGEL K, SCHRENK F (2002a) Dreidimensionale Vermessungstechniken erweitern paläontologische Forschung. Virtuelle Zahnmodelle zur Analyse komplexer Zahnoberflächen. Natur und Museum 132, 235-245.
- KULLMER O, HUCK M, ENGEL K, SCHRENK F, BROMAGE T (2002b) Hominid Tooth Pattern Database (HOTPAD) Derived From Optical 3D Topometry. BAR Int. Ser. 1049, 71-82.
- KULLMER O, ENGEL K, HUCK M, ULHAAS L, WINZEN O, SCHRENK F (2004) Occlusal Fingerprint Analysis (OFA). Quantifying individual wear pattern of tooth crowns using optical 3-d topometry. Am. J. Phys. Anthrop., Suppl. 38, 130.

- LAHEE FH (1957) Field Geology. 6. Aufl. New York: McGraw Hill.
- LEAKEY M (1988) Fossil evidence for the evolution of the guenons. In: GAUTIER-HION A, BOURLIÈRE F, GAUTIER JP, KINGDON J (Hg.) A primate radiation: evolutionary biology of the African guenons. Cambridge: Cambridge University Press, 7-12.
- LEIGH SR (1994) Ontogenetic correlates of diet in anthropoid primates. Am. J. Phys. Anthropol. 94, 499-522.
- LERNOULD JM (1988) Classification and geographical distribution of guenons: a review. In: GAUTIER-HION A, BOURLIÈRE F, GAUTIER JP, KINGDON J (Hg.) A primate radiation: evolutionary biology of the African guenons. Cambridge: Cambridge University Press, 54-78.
- LORENZ RJ (1996) Grundbegriffe der Biometrie. 4. Aufl. Stuttgart: Fischer.
- LOTZMANN U (1998) Die Prinzipien der Okklusion. München: Verlag Neuer Merkur.
- LOVEJOY CO (1985) Dental wear in the Libben population: Its functional pattern and role in the determination of adult skeletal age at death. Am. J. Phys. Anthropol. 68, 47-56.
- LUCAS PW (1982) Basic principles of tooth design. In: KURTÉN B (Hg.) Teeth: Form, Function and Evolution. New York: Columbia University Press, 154-162.
- LUCAS PW (1994) Categorisation of food items relevant to oral processing. In: CHIVERS DJ, LANGER P (Hg.) The Digestive System in Mammals: Food, Form and Function. Cambridge: Cambridge University Press, 197-218.
- LUCAS PW, LUKE DA (1984) Chewing it over: Basic principles of food breakdown. In: CHIVERS DJ, BILSBOROUGH A (Hg.) Food Acquisition and Processing in Primates. New York: Plenum Press, 283-301.
- LUCAS PW, TEAFORD MF (1994) Functional morphology of colobine teeth. In: DAVIES AG, OATES JF (Hg.) Colobine Monkeys: Their Ecology, Behavior, and Evolution. Cambridge: Cambridge University Press, 173-204.
- LUKE DA, LUCAS PW (1983) The significance of cusps. J. Oral Rehabil. 10, 197-206.
- M'KIRERA F, UNGAR PS (2003) Occlusal Relief Change with Molar Wear in *Pan troglodytes troglodytes* and *Gorilla gorilla gorilla*. Am. J. Primatol. 60, 31-41.
- MACHO GA, BERNER ME (1994) Enamel thickness and the helicoidal occlusal plane. Am. J. Phys. Anthropol. 94, 327-337.

- MACLARNON AM, CHIVERS DJ, MARTIN RD (1986) Gastro-intestinal allometry in primates and other mammals including new species. In: ELSE JG, LEE PC (Hg.) Primate ecology and conservation. Cambridge: Cambridge University Press, 75-85.
- MADRIGAL L (1998) Statistics for Anthropology. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- MAIER W (1977a) Die Evolution der bilophodonten Molaren der Cercopithecoidea. Eine funktionsmorphologische Untersuchung. Z. Morph. Anthrop. 68, 26-56.
- MAIER W (1977b) Die bilophodonten Molaren der Indriidae (Primates) - ein evolutionsmorphologischer Modellfall. Z. Morph. Anthrop. 68, 307-344.
- MAIER W (1978) Zur Evolution des Säugetiergebisses - Typologische und konstruktionsmorphologische Erklärungen. Natur und Museum 108, 288-300.
- MAIER W (1984) Tooth morphology and dietary specialization. In: CHIVERS DJ, BILSBOROUGH A (Hg.) Food Acquisition and Processing in Primates. New York: Plenum Press, 303-330.
- MAIER W, SCHNECK G (1981) Konstruktionsmorphologische Untersuchungen am Gebiß der hominoiden Primaten. Z. Morph. Anthrop. 72, 127-169.
- MAIER W, SCHNECK G (1982) Functional morphology of hominid dentitions. J. Hum. Evol. 11, 693-696.
- MAISELS F (1993) Gut Passage Rate in Guenons and Mangabeys: Another Indicator of a Flexible Feeding Niche? Folia Primatol. 61, 35-37.
- MAISELS F, GAUTIER-HION A, GAUTIER J-P (1994) Diets of Two Sympatric Colobines in Zaire: More Evidence on Seed-Eating in Forests on Poor Soils. Int. J. Primatol. 15, 681-701.
- MARSH CW (1981a) Diet Choice among the Red Colobus (*Colobus badius rufomitratulus*) on the Tana River, Kenya. Folia Primatol. 35, 147-178.
- MARSH CW (1981b) Time Budget of Tana River Red Colobus. Folia Primatol. 30-50.
- MARTIN LB (1983) The Relationships of the Later Miocene Hominoidea. Ph.D. Thesis, University of London.
- MARTIN RD (1984) Body size, brain size and feeding strategies. In: CHIVERS DJ, WOOD BA, BILSBOROUGH A (Hg.) Food Acquisition and Processing in Primates. New York: Plenum Press, 73-103.
- MARTIN RD (1990) Primate Origins and Evolution: A Phylogenetic Reconstruction. London: Chapman and Hall.

- MARTIN RD, MACLARNON AM (1988) Quantitative comparisons of the skull and teeth in guenons. In: GAUTIER-HION A, BOURLIÈRE F, GAUTIER JP, KINGDON J (Hg.) A primate radiation: evolutionary biology of the African guenons. Cambridge: Cambridge University Press, 160-183.
- MARTIN RD, CHIVERS DJ, MACLARNON AM, HLADIK CM (1988) Gastrointestinal allometry in primates and other mammals. In: JUNGERS WL (Hg.) Size and scaling in Primate biology. New York: Plenum Press, 61-89.
- MCGRAW WS (1996) Cercopithecoid Locomotion, Support Use, and Support Availability in the Tai Forest, Ivory Coast. *Am. J. Phys. Anthropol.* 100, 507-522.
- MCGRAW WS (1998) Comparative Locomotion and Habitat Use of Six Monkeys in the Tai Forest, Ivory Coast. *Am. J. Phys. Anthropol.* 105, 493-510.
- MCKEY D (1978) Soils, Vegetation, and Seed-eating by Black Colobus Monkeys. In: MONTGOMERY GG (Hg.) The Ecology of Arboreal Folivores. Washington: Smithsonian Institution Press, 423-437.
- MILES AEW (1963) Dentition in the assessment of individual age in material. In: BROTHWELL DR (Hg.) Dental Anthropology. Oxford: Pergamon Press, 191-209.
- MILES AEW (1978) Teeth as an indicator of age in man. In: BUTLER PM, JOYSEY KA (Hg.) Development, Function and Evolution of Teeth. New York: Academic Press, 455-464.
- MILES AEW, GRIGSON C (1990) Colyer's Variations and diseases of the teeth of animals. Cambridge: Cambridge University Press.
- MILLS JRE (1955) Ideal dental occlusion in the primates. *Dent. Pract.* 6, 47-61.
- MILLS JRE (1963) Occlusion and Malocclusion of the Teeth of Primates. In: BROTHWELL DR (Hg.) Dental Anthropology. Oxford: Pergamon Press, 26-51.
- MILLS JRE (1967) A Comparison of Lateral Jaw Movements in Some Mammals from Wear Facets on the Teeth. *Arch. oral Biol.* 12, 645-661.
- MILLS JRE (1973) Evolution of Mastication in Primates. In: ZINGESER MR, MONTAGNA W (Hg.) Craniofacial Biology of Primates. (Symp. 4th Int. Congr. Primatol., vol. 3). Basel: Karger, 65-81.
- MILLS JRE (1988) Molar Morphology and Tooth Wear. *Mém. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris (Série C)* 53, 343-350.
- MILTON K (1984) The Role of Food-Processing Factors in Primate Food Choice. In: RODMAN PS, CANT JGH (Hg.) Adaptations for Foraging in Nonhuman Primates. Contributions to an Organismal Biology of Prosimians, Monkeys and Apes. New York: Columbia University Press, 249-279.

- MØLLER E (1974) Action of the muscles of mastication. In: Kawamura Y (Hg.) Physiology of mastication. (Front. Oral Physiol. 1) Basel: Karger, 121-158.
- MOLNAR S (1971) Human Tooth Wear, Tooth Function and Cultural Variability. Am. J. Phys. Anthrop. 34, 175-190.
- MORLO M (1997) Zur Zahnphylogenie der Wirbeltiere - ein systematischer Überblick. In: ALT KW, TÜRP JC (Hg.) Die Evolution der Zähne. Phylogenie - Ontogenie - Variation. Berlin u.a.: Quintessenz-Verlags GmbH, 165-227.
- MOWRY C (2003) An ecological study of Eritrean grivet monkeys (*Cercopithecus aethiops aethiops*): preliminary findings. Am. J. Primatol. 60 (S1), 74-75.
- MOWRY CB, DECKER BS, SHURE DJ (1996) The Role of Phytochemistry in Dietary Choices Tana River Red Colobus Monkeys (*Procolobus badius rufomitratu*s). Int. J. Primatol. 17, 63-84.
- MURPHY T (1959) The changing pattern of dentine exposure in human tooth attrition. Am. J. Phys. Anthrop. 17, 167-178.
- NAPIER JR, NAPIER PH (1967) A Handbook of Living Primates. Morphology, Ecology and Behaviour of Nonhuman Primates. London / New York: Academic Press.
- NOWAK RM (1999) Walker's Primates of the World. Baltimore: John Hopkins University Press.
- OATES JF (1977) The Guereza and Its Food. In: CLUTTON-BROCK TH (Hg.) Primate Ecology: Studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes. New York / London: Academic Press, 276-321.
- OATES JF (1988) The diet of the olive colobus monkeys in Sierra Leone. Int. J. Primatol. 9, 457-478.
- OATES JF (1994) The natural history of African Colobines. In: DAVIES AG, OATES JF (Hg.) Colobine Monkeys: their ecology, behaviour and evolution. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 75-128.
- OATES JF, DAVIES AG (1994a) What are the Colobines? In: DAVIES AG, OATES JF (Hg.) Colobine Monkeys: their ecology, behaviour and evolution. Cambridge: Cambridge University Press, 1-9.
- OATES JF, DAVIES AG (1994b) Conclusions: the past, present and future of the colobines. In: DAVIES AG, OATES JF (Hg.) Colobine Monkeys: their ecology, behaviour and evolution. Cambridge: Cambridge University Press, 347-358.
- OATES JF, WHITESIDES GH (1990) Association Between Olive Colobus (*Procolobus verus*), Diana Guenons (*Cercopithecus diana*), and Other Forest Monkeys in Sierra Leone. Am. J. Primatol. 21, 129-146.

- OLEJNICZAK AJ, MARTIN LB (in press) Micro-computed tomography of the post-canine dentition: methodological aspects of three-dimensional data collection. In: BAILEY S, HUBLIN JJ (Hg.) Dental Perspectives on Human Evolution: State of the Art Research in Dental Paleoanthropology. New York: Springer.
- OLEJNICZAK AJ, MARTIN LB, ULHAAS L (2004) Quantification of dentine shape in anthropoid primates. *Ann. Anat.* 186, 479-485.
- OSBORN JW (1993) Orientation of the Masseter Muscle and the Curve of Spee in Relation to Crushing Forces on the Molar Teeth of Primates. *Am. J. Phys. Anthrop.* 92, 99-106.
- PAN RL, PENG YZ, YE ZZ, YU FH, WANG H (1992) Comparison of Dental Dimensions between *Rhinopithecus bieti* and *Rhinopithecus roxellanae*. *Folia Primatol.* 59, 221-227.
- PETROV M, TALAPOV A, ROBERTSON T, LEBEDEV A, ZHILYAEV A, POLONSKIY L (1998) Optical 3D Digitizers: Bringing Life to the Virtual World. *IEEE Computer Graphics Applications* 18, 28-37.
- PHILLIPS-CONROY JE, BERGMAN T, JOLLY CJ (2000) Quantitative assessment of occlusal wear and age estimation in Ethiopian and Tanzanian baboons. In: WHITEHEAD PF, JOLLY CJ (Hg.) *Old World Monkeys*. Cambridge: Cambridge University Press, 321-340.
- REED DNO (1997) Contour mapping as a new method for interpreting diet from tooth morphology. *Am. J. Phys. Anthrop., Suppl.* 24, 194.
- REVENSTORF D (1976) *Lehrbuch der Faktorenanalyse*. Stuttgart u.a.: Kohlhammer.
- RODGERS WA (1981) The Distribution and Conservation Status of Colobus Monkeys in Tanzania. *Primates* 22, 33-45.
- ROSE JC, UNGAR PS (1998) Gross Dental Wear and Dental Microwear in Historical Perspective. In: ALT KW, RÖSING FW, TESCHLER-NICOLA M (Hg.) *Dental Anthropology. Fundamentals, Limits, and Prospects*. Wien / New York: Springer, 349-386.
- ROSS CF, WOLF M (2004) In vivo jaw kinematics and mandibular bone strain in *Eulemur fulvus* and *Chlorocebus aethiops* and the functional significance of phase II. *Am. J. Phys. Anthrop., Suppl.* 38, 170.
- ROWE N (1996) *The Pictorial Guide to the Living Primates*. East Hampton, NY: Pogonias Press.
- SAILER LD, GAULIN SJC, BOSTER JS, KURLAND JA (1985) Measuring the Relationship between Dietary Quality and Body Size in Primates. *Primates* 26, 14-27.

- SCHULZ D (2003) NAT - Die Naturgemäße Aufwachstechnik. Teil 1: Der anteriore Bereich. Fuchstal: Teamwork Media GmbH.
- SCHULZ D, WINZEN O (2004) Basiswissen zur Datenübertragung. Fuchstal: Teamwork Media GmbH.
- SCHUMACHER GH, SCHMIDT H, BÖRNIG H, RICHTER W (1990) Anatomie und Biochemie der Zähne. 4. Aufl. Stuttgart / New York: Gustav Fischer Verlag.
- SCOTT EC (1979) Dental Wear Scoring Technique. Am. J. Phys. Anthrop. 213-218.
- SHEINE WS, KAY RF (1977) An Analysis of Chewed Food Particle Size and Its Relationship to Molar Structure in the Primates *Cheirogaleus medius* and *Galago senegalensis* and the Insectivoran *Tupaia glis*. Am. J. Phys. Anthrop. 47, 15-20.
- SHIMIZU D (2002) Functional implications of enamel thickness in the lower molars of red colobus (*Procolobus badius*) and Japanese macaque (*Macaca fuscata*). J. Hum. Evol. 43, 605-620.
- SIMPSON GG (1933) Paleobiology of jurassic mammals. Paleobiologica 5, 127-158.
- SMITH BH (1984) Patterns of Molar Wear in Hunter-Gatherers and Agriculturists. Am. J. Phys. Anthrop. 63, 39-56.
- SMITH P (1972) Diet and attrition in the Natufians. Am. J. Phys. Anthrop. 37, 233-238.
- SMITH P (1976) Dental pathology in fossil Hominids: What did Neanderthals do with their teeth? Curr. Anthrop. 17, 149-151.
- SPEARS IR, CROMPTON RH (1996) The mechanical significance of the occlusal geometry of great ape molars in food breakdown. J. Hum. Evol. 31, 517-535.
- SPEARS IR, MACHO GA (1998) Biomechanical Behaviour of Modern Human Molars: Implications for Interpreting the Fossil Record. Am. J. Phys. Anthrop. 106, 467-482.
- STONES HH (1948) Oral & Dental Diseases. Edinburgh: Livingston.
- STRAIT SG (1993) Differences in occlusal morphology and molar size in frugivores and faunivores. J. Hum. Evol. 25, 471-484.
- STRAIT SG (1997) Tooth Use and the Physical Properties of Food. Evol. Anthrop. 5, 199-211.
- STRASSER E, DELSON E (1987) Cladistic analysis of cercopithecoid relationships. J. Hum. Evol. 16, 81-99.

- STRUHSAKER TT (1969) Correlates of Ecology and Social Organization among African Cercopithecines. *Folia Primatol.* 11, 80-118.
- STRUHSAKER TT (1974) Correlates of Ranging Behavior in a Group of Red Colobus Monkeys (*Colobus badius tephrosceles*). *Amer. Zool.* 14, 177-184.
- STRUHSAKER TT (1978a) Food habits of five monkey species in the Kibale Forest, Uganda. In: CHIVERS DJ, HERBERT J (Hg.) *Recent Advances in Primatology*, Vol. 1, Behavior. London: Academic Press, 225-248.
- STRUHSAKER TT (1978b) Interrelations of Red Colobus Monkeys and Rain-Forest Trees in the Kibale Forest, Uganda. In: MONTGOMERY, GG (Hg.) *The Ecology of Arboreal Folivores*. Washington: Smithsonian Institution Press, 397-422.
- STRUHSAKER TT (1981) Polyspecific associations among tropical rainforest primates. *Z. Tierpsychol.* 57, 268-304.
- STRUHSAKER TT, LELAND L (1987) Colobines: Infanticide by Adult Males. In: SMUTS BB, CHENEY D, SEYFARTH R, WRANGHAM, R, STRUHSAKER TT (Hg.) *Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press, 83-97.
- STRUHSAKER TT, OATES JF (1975) Comparison of the Behavior and Ecology of Red Colobus and Black-and-White Colobus Monkeys in Uganda: A Summary. In: TUTTLE RH (Hg.) *Socioecology and Biology of Primates*. The Hague / Paris: Mouton, 103-123.
- SWINDLER DR (2002) *Primate Dentition. An Introduction to the Teeth of Non-human Primates*. Cambridge: Cambridge University Press.
- SZALAY FS, DELSON E (1979) *Evolutionary History of the Primates*. New York / London: Academic Press.
- TAPPEN NC (1960) Problems of Distribution and Adaptation of the African Monkeys. *Curr. Anthropol.* 1, 91-121.
- TEAFORD MF (1982) Differences in Molar Wear Gradient between Juvenile Macaques and Langurs. *Am. J. Phys. Anthropol.* 57, 323-330.
- TEAFORD MF (1983) The Morphology and Wear of the Lingual Notch in Macaques and Langurs. *Am. J. Phys. Anthropol.* 60, 7-14.
- TEAFORD MF (1985) Molar microwear and diet in the genus *Cebus*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 66, 363-370.
- TEAFORD MF (1988) A review of dental microwear and diet in modern mammals. *Scanning Microsc* 2, 1149-1166.
- TEAFORD MF (1991) Dental microwear: What can it tell us about diet and dental function? In: KELLEY MA, LARSEN CS (Hg.) *Advances in Dental Anthropology*. New York: Wiley-Liss, 341-356.

- TEAFORD MF (1994) Dental microwear and dental function. *Evol. Anthropol.* 3, 17-30.
- TEAFORD MF (in press) Dental microwear and paleoanthropology: cautions and possibilities. In: HUBLIN J-J, BAILEY S (Hg.) *Dental Perspectives on Human Evolution: State of the Art Research in Dental Anthropology*. New York: Springer.
- TEAFORD MF, OYEN OJ (1989) In vivo and in vitro turnover in dental microwear. *Am. J. Phys. Anthropol.* 80, 447-460.
- TEAFORD MF, WALKER A (1982) Dental microwear: mechanisms and interpretations. *Am. J. Phys. Anthropol.* 62, 236.
- TEAFORD MF, WALKER A (1984) Quantitative differences in dental microwear between primate species with different diets and a comment on the presumed diet of *Sivapithecus*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 64, 191-200.
- TEMERIN LA, WHEATLEY BP, RODMAN PS (1984) Body Size and Foraging in Primates. In: RODMAN PS, CANT JGH (Hg.) *Adaptations for Foraging in Nonhuman Primates. Contributions to an Organismal Biology of Prosimians, Monkeys and Apes*. New York: Columbia University Press, 217-248.
- ÜBERLA K (1968) *Faktorenanalyse. Eine systematische Einführung für Psychologen, Mediziner, Wirtschafts- und Sozialwissenschaftler*. Berlin u.a.: Springer.
- ULHAAS L, HENKE W, ROTHE H (1999) Variation in molar enamel thickness of the genera *Cercopithecus* and *Colobus*. *Anthropologie* 37, 265-271.
- ULHAAS L, KULLMER O, SCHRENK F (in press) Tooth wear diversity in early hominid molars - a case study. In: HUBLIN J-J, BAILEY S (Hg.) *Dental Perspectives on Human Evolution: State of the Art Research in Dental Anthropology*. New York: Springer.
- ULHAAS L, KULLMER O, SCHRENK F, HENKE W (2004) A new 3-d approach to determine functional morphology of cercopithecoid molars. *Ann. Anat.* 186, 487-493.
- UNGAR PS (1995a) A semiautomated image analysis procedure for the quantification of dental microwear II. *Scanning* 17, 57-59.
- UNGAR PS (1995b) Fruit Preferences of Four Sympatric Primate Species at Ketambe, Northern Sumatra, Indonesia. *Int. J. Primatol.* 16, 221-245.
- UNGAR PS (1996) Dental microwear of European Miocene catarrhines: evidence for diets and tooth use. *J. Hum. Evol.* 31, 335-366.
- UNGAR PS (1998) Dental Allometry, Morphology, and Wear As Evidence for Diet in Fossil Primates. *Evol. Anthropol.* 6, 205-217.

- UNGAR PS (in press) Dental topographic analysis and diets of early hominins. In: HUBLIN J-J, BAILEY S (Hg.) *Dental Perspectives on Human Evolution: State of the Art Research in Dental Anthropology*. New York: Springer.
- UNGAR PS, DENNIS J, KIRERA F, WILSON J, GRINE F (2002) Quantification of tooth crown shape by dental topographic analysis. *Am. J. Phys. Anthropol.* 117, Suppl. 34, 158-159.
- UNGAR PS, M'KIRERA F (2003) A solution for the worn tooth conundrum in primate functional anatomy. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100, 3874-3877.
- UNGAR PS, SIMONS JC, COOPER JW (1991) A semiautomated image analysis procedure for the quantification of dental microwear. *Scanning* 13, 31-36.
- UNGAR PS, WILLIAMSON M (2000) Exploring the Effects of Tooth Wear on Functional Morphology: A Preliminary Study Using Dental Topographic Analysis. *Paleontol. Electron.* 3. <http://www.palaeo-electronica.org/20001/gorilla/issue100.htm>
- VAN HOOFF J (1988) Meerkatzenartige. In: *Grzimeks Enzyklopädie. Band 2: Säugetiere*. München: Kindler, 208-295.
- VOGEL C (1962) Untersuchungen an *Colobus*-Schädeln aus Liberia unter besonderer Berücksichtigung der *Crista sagittalis*. *Z. Morph. Anthropol.* 52, 306-332.
- VOGEL C, WINKLER P (1988) Schlank- und Stummelaffen. In: *Grzimeks Enzyklopädie. Band 2: Säugetiere*. München: Kindler, 296-325.
- WACHTER B, SCHABEL M, NOE R (1997) Diet Overlap and Polyspecific Associations of Red Colobus and Diana Monkeys in the Tai National Park, Ivory Coast. *Ethology* 103, 514-526.
- WALKER A (1979) S.E.M. Analysis of Microwear and its correlation with dietary patterns. *Am. J. Phys. Anthropol.* 50, 489.
- WALKER A (1981) Dietary hypotheses and human evolution. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 292, 57-64.
- WALKER A, HOECK HN, PEREZ L (1978) Microwear of mammalian teeth as an indicator of diet. *Science* 201, 908-910.
- WALKER PL (1976) Wear striations on the incisors of cercopithecoid monkeys as an index of diet and habitat preference. *Am. J. Phys. Anthropol.* 45, 299-308.
- WALKER PL, MURRAY P (1975) An Assessment of Masticatory Efficiency in a Series of Anthropoid Primates with Special Reference to the Colobinae and Cercopithecinae. In: TUTTLE RH (Hg.) *Primate Functional Morphology and Evolution*. The Hague/Paris : Mouton, 136-150.

- WALL C, VINYARD C, JOHNSON K, WILLIAMS S, HYLANDER B (2002) Analysis of phase II movements during the power stroke of chewing in *Papio*. Am. J. Phys. Anthrop. 117, Suppl. 34, 161.
- WATERMAN PG (1984) Food Acquisition and Processing as a Function of Plant Chemistry. In: CHIVERS DJ, WOOD BA, BILSBOROUGH A (Hg.) Food Acquisition and Processing in Primates. New York / London: Plenum Press, 177-211.
- WATERMAN PG, KOOL K (1994) Colobine food selection and plant chemistry. In: DAVIES AG, OATES JF (Hg.) Colobine Monkeys: their ecology, behaviour and evolution. Cambridge: Cambridge University Press, 251-284.
- WEBER E (1974) Einführung in die Faktorenanalyse. Stuttgart: Fischer.
- WELSCH U (1966) Die Altersveränderungen des Primatengebisses. Gegenbaurs Morph. Jahrb. 110, 1-188.
- WHITEHEAD PF, JOLLY CJ (Hg.) (2000) Old World Monkeys. Cambridge: Cambridge University Press.
- WOOD BA (1993) Early *Homo*: How many species? In: KIMBEL WH, MARTIN LB (Hg.) Species, Species Concepts, and Primate Evolution. New York: Plenum Press, 485-522.
- WOOD BA, ABBOTT SA (1983) Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids. I. Mandibular molars: crown area measurements and morphological traits. J. Anat. 136, 197-219.
- WOOD B, AIELLO L, WOOD C, KEY C (1998) A technique for establishing the identity of „isolated” fossil hominid limb bones. J Anat 193, 61-72.
- WRANGHAM RW, CONKLIN-BRITTAIN NL, HUNT KD (1998) Dietary Response of Chimpanzees and Cercopithecines to Seasonal Variation in Fruit Abundance. I. Antifeedants. Int. J. Primatol. 19, 949-970.
- YAMASHITA N (1998) Functional Dental Correlates of Food Properties in Five Malagasy Lemur Species. Am. J. Phys. Anthrop. 196, 169-188.
- ZHANG Z, ZHANG D, PENG X, HU X (2002) A New 3D Imaging Sensor: Gaining Range and Texture. SPIE Proc. 2nd Int. Conf. on Image and Graphics, Vol. 4875 (8), 925-930.
- ZINNER D, PELÁEZ F, TORKLER F (2001) Distribution and Habitat Associations of Baboons (*Papio hamadryas*) in Central Eritrea. Int. J. Primatol. 22, 397-413.
- ZINNER D, PELÁEZ F, TORKLER F (2002) Distribution and habitat of grivet monkeys (*Cercopithecus aethiops aethiops*) in eastern and central Eritrea. Afr. J. Ecol. 40, 151-158.

ZÖFEL P (1988) Statistik in der Praxis. Stuttgart: Fischer, 2.Auflage.

ZUCCOTTI LF, WILLIAMSON MD, LIMP WF, UNGAR PS (1998) Technical Note: Modeling Primate Occlusal Topography Using Geographic Information Systems Technology. Am. J. Phys. Anthrop. 107, 137-142.

A Ergebnisse der statistischen Berechnungen

A.1 Deskriptive Statistik

Tabelle 8: Deskriptive Statistik gesamte Stichprobe, M¹

Maß	N	Spannweite	Minimum	Maximum	\bar{x}	s	Standardfehler
MD	24	2,62	4,48	7,10	5,95	0,67	0,14
BLant	24	1,72	4,32	6,04	5,17	0,48	0,10
BLpost	24	1,79	4,11	5,90	4,96	0,52	0,11
CA(MDxBLmax)	24	18,11	22,46	40,56	31,00	5,52	1,13
CA 2d	24	14,44	18,66	33,10	25,48	4,43	0,91
CA 3d	24	32,97	31,18	64,15	45,84	10,56	2,16
index CA	24	0,76	1,35	2,11	1,79	0,21	0,04
dentin 3d	24	26,42	0,13	26,55	7,36	7,39	1,53
% dentin	24	61,92	0,40	62,32	16,82	17,65	3,60
PrCA 2d	24	4,30	4,76	9,06	6,90	1,38	0,28
PrCA 3d	24	7,86	7,40	15,25	10,49	2,54	0,52
% PrCA	24	14,29	14,53	28,82	23,09	3,16	0,65
index PrCA	24	0,71	1,12	1,84	1,52	0,21	0,04
PaCA 2d	24	4,62	4,74	9,36	6,76	1,31	0,27
PaCA 3d	24	13,46	8,06	21,52	13,52	4,07	0,83
% PaCA	24	13,86	23,32	37,18	29,20	3,90	0,80
index PaCA	24	1,34	1,29	2,63	1,97	0,32	0,07
HCA 2d	24	3,86	4,84	8,70	6,49	1,33	0,27
HCA 3d	24	8,53	6,95	15,48	10,49	2,51	0,51
% HCA	24	12,36	15,99	28,35	23,12	3,42	0,70
index HCA	24	0,78	1,24	2,03	1,62	0,23	0,05
MCA 2d	24	4,58	3,63	8,20	5,46	1,00	0,21
MCA 3d	24	11,11	7,03	18,14	11,31	3,26	0,67
% MCA	24	12,80	19,49	32,29	24,55	3,62	0,74
index MCA	24	1,38	1,31	2,70	2,05	0,35	0,07
PrCH	24	1,94	0,15	2,09	1,13	0,56	0,11
index PrCH	24	0,34	0,03	0,37	0,22	0,11	0,02
PaCH	24	2,01	0,65	2,67	1,82	0,59	0,12
index PaCH	24	0,36	0,13	0,48	0,35	0,10	0,02
HCH	24	1,79	0,43	2,22	1,31	0,53	0,11
index HCH	24	0,34	0,07	0,41	0,25	0,10	0,02
MCH	24	2,04	0,64	2,68	1,79	0,53	0,11
index MCH	24	0,35	0,12	0,47	0,35	0,09	0,02

Tabelle 9: Deskriptive Statistik Cercopithecinae, M¹

Maß	N	Spannweite	Minimum	Maximum	\bar{x}	s	Standardfehler
MD	14	2,52	4,48	7,01	5,86	0,65	0,17
BLant	14	1,67	4,37	6,04	5,11	0,39	0,11
BLpost	14	1,43	4,11	5,54	4,89	0,39	0,10
CA(MDxBLmax)	14	16,21	22,46	38,67	30,25	4,33	1,16
CA 2d	14	12,73	18,66	31,39	24,87	3,48	0,93
CA 3d	14	23,98	31,43	55,41	42,17	7,58	2,03
index CA	14	0,70	1,35	2,04	1,70	0,19	0,05
dentin 3d	14	26,42	0,13	26,55	7,39	8,16	2,18
% dentin	14	61,92	0,40	62,32	18,33	20,33	5,43
PrCA 2d	14	3,69	5,03	8,72	6,98	1,25	0,33
PrCA 3d	14	6,20	7,40	13,59	9,89	1,93	0,52
% PrCA	14	14,29	14,53	28,82	23,67	3,50	0,94
index PrCA	14	0,61	1,12	1,74	1,42	0,18	0,05
PaCA 2d	14	3,18	4,74	7,92	6,46	0,99	0,26
PaCA 3d	14	11,29	8,06	19,35	12,19	3,26	0,87
% PaCA	14	13,86	23,32	37,18	28,67	4,19	1,12
index PaCA	14	1,28	1,29	2,58	1,87	0,30	0,08
HCA 2d	14	3,86	4,84	8,70	6,43	1,22	0,33
HCA 3d	14	7,78	7,41	15,19	10,04	2,03	0,54
% HCA	14	12,36	15,99	28,35	24,02	3,56	0,95
index HCA	14	0,78	1,25	2,03	1,58	0,23	0,06
MCA 2d	14	3,01	3,63	6,64	5,20	0,83	0,22
MCA 3d	14	9,78	7,03	16,81	10,04	2,83	0,76
% MCA	14	12,80	19,49	32,29	23,61	3,79	1,01
index MCA	14	1,32	1,31	2,63	1,92	0,34	0,09
PrCH	14	1,68	0,15	1,84	0,95	0,53	0,14
index PrCH	14	0,32	0,03	0,34	0,19	0,11	0,03
PaCH	14	1,65	0,65	2,30	1,57	0,48	0,13
index PaCH	14	0,29	0,13	0,42	0,31	0,09	0,02
HCH	14	1,79	0,43	2,22	1,21	0,54	0,14
index HCH	14	0,34	0,07	0,41	0,24	0,11	0,03
MCH	14	1,71	0,64	2,35	1,54	0,47	0,13
index MCH	14	0,28	0,12	0,40	0,30	0,09	0,02

Tabelle 10: Deskriptive Statistik Colobinae, M¹

Maß	N	Spannweite	Minimum	Maximum	\bar{x}	s	Standardfehler
MD	10	2,13	4,97	7,10	6,07	0,72	0,23
BLant	10	1,55	4,32	5,87	5,23	0,60	0,19
BLpost	10	1,69	4,21	5,90	5,06	0,66	0,21
CA (MDxBLmax)	10	16,65	23,91	40,56	32,04	6,97	2,20
CA 2d	10	13,14	19,96	33,10	26,35	5,59	1,77
CA 3d	10	32,97	31,18	64,15	50,97	12,32	3,90
index CA	10	0,57	1,54	2,11	1,93	0,16	0,05
dentin 3d	10	21,00	0,79	21,79	7,31	6,88	2,17
% dentin	10	45,02	1,27	46,29	14,71	13,82	4,37
PrCA 2d	10	4,30	4,76	9,06	6,79	1,61	0,51
PrCA 3d	10	7,62	7,63	15,25	11,34	3,11	0,98
%PrCA	10	7,79	17,00	24,80	22,27	2,55	0,81
index PrCA	10	0,43	1,40	1,84	1,66	0,16	0,05
PaCA 2d	10	4,22	5,14	9,36	7,18	1,62	0,51
PaCA 3d	10	13,05	8,48	21,52	15,40	4,50	1,42
%PrCA	10	11,51	24,64	36,15	29,96	3,54	1,12
index PaCA	10	0,99	1,64	2,63	2,12	0,30	0,09
HCA 2d	10	3,65	4,91	8,56	6,57	1,53	0,48
HCA 3d	10	8,53	6,95	15,48	11,11	3,07	0,97
%HCA	10	8,14	16,07	24,21	21,86	2,91	0,92
index HCA	10	0,63	1,24	1,87	1,69	0,23	0,07
MCA 2d	10	3,70	4,50	8,20	5,82	1,16	0,37
MCA 3d	10	10,04	8,11	18,14	13,09	3,09	0,98
%MCA	10	8,31	22,20	30,51	25,87	3,07	0,97
index MCA	10	0,90	1,80	2,70	2,24	0,26	0,08
PrCH	10	1,42	0,67	2,09	1,39	0,51	0,16
indexPrCH	10	0,25	0,12	0,37	0,27	0,09	0,03
PaCH	10	1,55	1,11	2,67	2,17	0,57	0,18
indexPaCH	10	0,23	0,25	0,48	0,41	0,08	0,02
HCH	10	1,41	0,65	2,06	1,45	0,51	0,16
indexHCH	10	0,26	0,12	0,38	0,28	0,09	0,03
MCH	10	1,28	1,40	2,68	2,14	0,38	0,12
indexMCH	10	0,15	0,32	0,47	0,41	0,04	0,01

Tabelle 11: Deskriptive Statistik *C. aethiops*, M¹

Maß	N	Spannweite	Minimum	Maximum	\bar{x}	s	Standardabweichung
MD	6	0,96	5,16	6,12	5,73	0,37	0,15
BLant	6	1,15	4,89	6,04	5,32	0,40	0,16
BLpost	6	0,85	4,69	5,54	5,02	0,33	0,13
CA (MDxBLmax)	6	4,80	28,44	33,23	30,39	1,84	0,75
CA 2d	6	3,52	23,34	26,85	24,96	1,29	0,53
CA 3d	6	15,98	36,07	52,05	41,48	6,36	2,60
index CA	6	0,70	1,35	2,04	1,67	0,27	0,11
dentin 3d	6	25,63	0,92	26,55	9,20	10,02	4,09
% dentin	6	49,02	2,00	51,01	21,19	20,44	8,35
PrCA 2d	6	2,64	5,86	8,51	7,18	1,03	0,42
PrCA 3d	6	4,85	7,57	12,42	9,56	1,74	0,71
%PrCA	6	14,29	14,53	28,82	23,48	5,08	2,08
index PrCA	6	0,55	1,12	1,67	1,34	0,19	0,08
PaCA 2d	6	1,50	6,01	7,51	6,67	0,60	0,24
PaCA 3d	6	10,94	8,41	19,35	12,46	3,95	1,61
%PrCA	6	13,86	23,32	37,18	29,66	5,95	2,43
index PaCA	6	1,28	1,29	2,58	1,85	0,44	0,18
HCA 2d	6	3,35	4,84	8,19	6,50	1,23	0,50
HCA 3d	6	4,81	7,41	12,22	9,66	1,66	0,68
%HCA	6	12,36	15,99	28,35	23,71	4,99	2,04
index HCA	6	0,73	1,25	1,97	1,51	0,26	0,11
MCA 2d	6	1,97	4,41	6,38	5,09	0,72	0,29
MCA 3d	6	9,78	7,03	16,81	9,79	3,55	1,45
%MCA	6	12,80	19,49	32,29	23,14	4,64	1,90
index MCA	6	1,32	1,31	2,63	1,90	0,46	0,19
PrCH	6	1,45	0,15	1,60	0,78	0,52	0,21
indexPrCH	6	0,28	0,03	0,31	0,15	0,10	0,04
PaCH	6	1,61	0,70	2,30	1,52	0,57	0,23
indexPaCH	6	0,25	0,13	0,38	0,28	0,10	0,04
HCH	6	1,68	0,43	2,11	1,09	0,61	0,25
indexHCH	6	0,34	0,07	0,41	0,21	0,12	0,05
MCH	6	1,71	0,64	2,35	1,51	0,59	0,24
indexMCH	6	0,27	0,12	0,39	0,28	0,10	0,04

Tabelle 12: Deskriptive Statistik *C. nictitans*, M¹

Maß	N	Spannweite	Minimum	Maximum	\bar{x}	s	Standardfehler
MD	5	2,01	4,48	6,49	5,65	0,84	0,38
BLant	5	0,84	4,37	5,20	4,84	0,32	0,14
BLpost	5	0,79	4,11	4,90	4,57	0,30	0,13
CA (MDxBLmax)	5	10,98	22,46	33,43	27,35	4,56	2,04
CA 2d	5	9,12	18,66	27,78	22,53	3,73	1,67
CA 3d	5	13,83	31,43	45,25	37,43	5,73	2,56
index CA	5	0,27	1,57	1,85	1,67	0,11	0,05
dentin 3d	5	19,46	0,13	19,59	8,04	7,96	3,56
% dentin	5	61,92	0,40	62,32	22,81	25,14	11,24
PrCA 2d	5	3,69	5,03	8,72	6,30	1,53	0,69
PrCA 3d	5	4,12	7,40	11,51	8,98	1,60	0,72
%PrCA	5	5,18	20,81	25,99	24,00	2,03	0,91
index PrCA	5	0,30	1,32	1,62	1,44	0,12	0,05
PaCA 2d	5	1,74	4,74	6,49	5,60	0,82	0,37
PaCA 3d	5	4,61	8,06	12,67	10,36	2,23	1,00
%PrCA	5	6,40	25,45	31,84	27,50	2,63	1,17
index PaCA	5	0,32	1,63	1,95	1,83	0,16	0,07
HCA 2d	5	1,95	5,00	6,95	5,70	0,82	0,37
HCA 3d	5	1,65	8,38	10,03	8,92	0,69	0,31
%HCA	5	5,61	21,41	27,02	24,11	2,56	1,15
index HCA	5	0,26	1,44	1,70	1,58	0,11	0,05
MCA 2d	5	2,01	3,63	5,63	4,93	0,88	0,39
MCA 3d	5	5,14	7,04	12,18	9,15	2,31	1,03
%MCA	5	10,61	20,50	31,11	24,34	4,09	1,83
index MCA	5	0,73	1,47	2,20	1,86	0,31	0,14
PrCH	5	1,08	0,27	1,34	0,90	0,39	0,18
indexPrCH	5	0,25	0,05	0,31	0,19	0,09	0,04
PaCH	5	1,18	0,65	1,83	1,44	0,48	0,21
indexPaCH	5	0,24	0,13	0,37	0,30	0,10	0,04
HCH	5	0,78	0,65	1,44	1,05	0,29	0,13
indexHCH	5	0,20	0,13	0,33	0,22	0,07	0,03
MCH	5	0,85	1,03	1,88	1,40	0,43	0,19
indexMCH	5	0,18	0,21	0,38	0,29	0,08	0,03

Tabelle 13: Deskriptive Statistik *C. l'hoesti*, M¹

Maß	N	Spann- weite	Minimum	Maximum	\bar{x}	s	Standard- fehler
MD	3	0,99	6,00	7,00	6,49	0,50	0,29
BLant	3	0,54	4,99	5,53	5,18	0,31	0,18
BLpost	3	0,72	4,79	5,52	5,17	0,36	0,21
CA (MDxBLmax)	3	8,69	29,97	38,66	34,80	4,42	2,55
CA 2d	3	6,77	24,61	31,38	28,57	3,52	2,03
CA 3d	3	8,89	46,51	55,40	51,43	4,52	2,61
index CA	3	0,22	1,66	1,88	1,81	0,12	0,07
dentin 3d	3	6,15	0,38	6,54	2,70	3,35	1,94
% dentin	3	11,65	0,83	12,48	5,14	6,40	3,69
PrCA 2d	3	1,45	6,80	8,25	7,74	0,81	0,47
PrCA 3d	3	2,80	10,79	13,59	12,06	1,42	0,82
%PrCA	3	4,77	20,60	25,37	23,50	2,55	1,47
index PrCA	3	0,41	1,32	1,73	1,57	0,22	0,13
PaCA 2d	3	1,35	6,57	7,922	7,47	0,78	0,45
PaCA 3d	3	2,95	13,27	16,237	14,70	1,48	0,86
%PrCA	3	4,65	26,34	30,99	28,63	2,33	1,35
index PaCA	3	0,21	1,84	2,05	1,97	0,11	0,07
HCA 2d	3	2,40	6,29	8,70	7,50	1,20	0,69
HCA 3d	3	4,39	10,79	15,19	12,66	2,27	1,31
%HCA	3	4,54	22,87	27,42	24,50	2,53	1,46
index HCA	3	0,65	1,37	2,02	1,71	0,33	0,19
MCA 2d	3	1,67	4,96	6,63	5,88	0,85	0,49
MCA 3d	3	2,79	10,61	13,41	12,01	1,40	0,81
%MCA	3	3,96	21,63	25,60	23,35	2,04	1,17
index MCA	3	0,15	1,98	2,14	2,05	0,08	0,05
PrCH	3	1,24	0,59	1,838	1,38	0,69	0,40
indexPrCH	3	0,22	0,11	0,34	0,26	0,13	0,07
PaCH	3	0,44	1,67	2,11	1,90	0,22	0,13
indexPaCH	3	0,12	0,30	0,42	0,37	0,06	0,04
HCH	3	1,06	1,15	2,21	1,70	0,53	0,31
indexHCH	3	0,17	0,22	0,40	0,33	0,09	0,05
MCH	3	0,32	1,67	1,99	1,83	0,16	0,09
indexMCH	3	0,09	0,30	0,39	0,35	0,05	0,03

Tabelle 14: Deskriptive Statistik *P. badius*, M¹

Maß	N	Spannweite	Minimum	Maximum	x	s	Standardfehler
MD	5	0,61	6,49	7,10	6,70	0,23	0,10
BLant	5	0,39	5,49	5,87	5,73	0,15	0,06
BLpost	5	0,57	5,33	5,90	5,62	0,24	0,10
CA (MDxBLmax)	5	4,46	36,10	40,56	38,49	1,77	0,79
CA 2d	5	3,08	30,02	33,10	31,56	1,09	0,49
CA 3d	5	3,17	60,98	64,15	62,03	1,22	0,54
index CA	5	0,22	1,84	2,06	1,96	0,08	0,03
dentin 3d	5	15,52	0,79	16,30	6,99	5,99	2,67
% dentin	5	25,46	1,27	26,73	11,36	9,86	4,41
PrCA 2d	5	1,40	7,67	9,06	8,26	0,52	0,23
PrCA 3d	5	3,74	11,51	15,25	14,10	1,48	0,66
%PrCA	5	5,92	18,88	24,80	22,72	2,26	1,01
index PrCA	5	0,33	1,50	1,83	1,70	0,12	0,05
PaCA 2d	5	1,35	8,00	9,36	8,61	0,63	0,28
PaCA 3d	5	3,77	17,75	21,52	19,02	1,46	0,65
%PrCA	5	7,62	27,67	35,29	30,70	2,81	1,25
index PaCA	5	0,32	1,98	2,30	2,21	0,13	0,06
HCA 2d	5	0,81	7,74	8,56	8,00	0,32	0,14
HCA 3d	5	5,69	9,80	15,48	13,54	2,21	0,98
%HCA	5	8,07	16,07	24,14	21,80	3,30	1,47
index HCA	5	0,63	1,24	1,87	1,69	0,26	0,11
MCA 2d	5	2,47	5,73	8,20	6,69	0,92	0,41
MCA 3D	5	4,49	13,65	18,14	15,27	1,86	0,83
%MCA	5	7,55	22,20	29,75	24,63	3,07	1,37
index MCA	5	0,40	2,10	2,49	2,29	0,18	0,08
PrCH	5	1,40	0,70	2,09	1,63	0,54	0,24
indexPrCH	5	0,25	0,12	0,37	0,28	0,09	0,04
PaCH	5	0,25	2,42	2,67	2,57	0,11	0,05
indexPaCH	5	0,06	0,42	0,48	0,44	0,02	0,01
HCH	5	1,22	0,85	2,06	1,71	0,50	0,22
indexHCH	5	0,22	0,14	0,36	0,30	0,09	0,04
MCH	5	0,44	2,24	2,68	2,41	0,16	0,07
indexMCH	5	0,07	0,39	0,47	0,42	0,03	0,01

Tabelle 15: Deskriptive Statistik *P. verus*, M¹

Maß	N	Spannweite	Minimum	Maximum	\bar{x}	s	Standardfehler
MD	5	0,69	4,97	5,66	5,42	0,26	0,11
BLant	5	1,05	4,32	5,37	4,72	0,41	0,18
BLpost	5	0,83	4,21	5,04	4,49	0,35	0,15
CA (MDxBLmax)	5	2,91	23,91	26,81	25,58	1,36	0,61
CA 2d	5	2,33	19,96	22,30	21,12	1,01	0,45
CA 3d	5	15,89	31,18	47,07	39,91	5,86	2,62
index CA	5	0,57	1,54	2,11	1,88	0,21	0,09
dentin 3d	5	20,81	0,98	21,79	7,62	8,38	3,74
% dentin	5	43,72	2,57	46,29	18,05	17,44	7,79
PrCA 2d	5	0,75	4,76	5,51	5,31	0,31	0,14
PrCA 3d	5	2,01	7,63	9,64	8,58	0,79	0,35
%PrCA	5	7,48	17,00	24,48	21,82	3,00	1,34
index PrCA	5	0,43	1,40	1,84	1,62	0,18	0,08
PaCA 2d	5	1,32	5,14	6,47	5,74	0,58	0,25
PaCA 3d	5	8,54	8,48	17,01	11,78	3,24	1,45
%PrCA	5	11,51	24,64	36,15	29,20	4,34	1,94
index PaCA	5	0,99	1,64	2,63	2,03	0,39	0,17
HCA 2d	5	0,60	4,91	5,50	5,13	0,24	0,10
HCA 3d	5	3,11	6,95	10,06	8,66	1,19	0,53
%HCA	5	7,05	17,15	24,21	21,90	2,84	1,27
index HCA	5	0,52	1,34	1,86	1,68	0,22	0,10
MCA 2d	5	1,13	4,50	5,63	4,93	0,47	0,21
MCA 3d	5	5,86	8,11	13,97	10,89	2,44	1,09
%MCA	5	6,20	24,32	30,51	27,10	2,81	1,25
index MCA	5	0,90	1,80	2,70	2,18	0,33	0,14
PrCH	5	0,88	0,67	1,55	1,14	0,37	0,16
indexPrCH	5	0,23	0,13	0,36	0,24	0,09	0,04
PaCH	5	1,41	1,11	2,52	1,77	0,56	0,25
indexPaCH	5	0,22	0,25	0,47	0,37	0,09	0,04
HCH	5	0,98	0,65	1,63	1,18	0,40	0,17
indexHCH	5	0,26	0,12	0,38	0,25	0,09	0,04
MCH	5	0,90	1,40	2,30	1,86	0,33	0,15
indexMCH	5	0,11	0,32	0,43	0,39	0,04	0,02

Tabelle 16: Deskriptive Statistik gesamte Stichprobe, M²

Maß	N	Spannweite	Minimum	Maximum	\bar{x}	s	Standardfehler
MD	24	1,90	5,57	7,47	6,61	0,58	0,12
BLant	24	1,99	4,73	6,72	5,80	0,54	0,11
BLpost	24	1,72	4,62	6,34	5,41	0,50	0,10
CA (MDxBLmax)	24	20,69	27,15	47,83	38,59	6,60	1,35
CA 2d	24	17,11	22,72	39,83	31,38	5,16	1,05
CA 3d	24	53,01	28,18	81,18	58,12	13,18	2,69
index CA	24	1,15	1,15	2,30	1,85	0,28	0,06
dentin 3d	24	28,57	0,00	28,57	4,60	7,09	1,45
% dentin	24	48,52	0,00	48,52	8,85	13,76	2,81
PrCA 2d	24	6,51	5,75	12,25	8,99	1,81	0,37
PrCA 3d	24	13,01	7,90	20,91	14,79	3,47	0,71
%PrCA	24	10,54	19,16	29,69	25,56	2,84	0,58
index PrCA	24	1,03	1,10	2,14	1,66	0,28	0,06
PaCA 2d	24	5,53	6,29	11,82	8,40	1,45	0,30
PaCA 3d	24	16,04	7,59	23,63	17,05	4,18	0,85
%PaCA	24	13,81	25,52	39,33	29,30	2,95	0,60
index PaCA	24	1,35	1,15	2,50	2,02	0,33	0,07
HCA 2d	24	6,87	4,65	11,52	7,71	1,53	0,31
HCA 3d	24	10,19	8,99	19,17	13,64	3,17	0,65
%HCA	24	13,67	18,21	31,89	23,63	2,67	0,55
index HCA	24	1,19	1,21	2,40	1,78	0,31	0,06
MCA 2d	24	5,63	3,38	9,00	6,38	1,27	0,26
MCA 3d	24	16,31	3,74	20,05	12,79	3,75	0,76
%MCA	24	13,97	13,27	27,24	21,76	3,29	0,67
index MCA	24	1,40	1,11	2,51	1,98	0,33	0,07
PrCH	24	2,63	0,08	2,71	1,67	0,69	0,14
indexPrCH	24	0,44	0,02	0,45	0,29	0,12	0,02
PaCH	24	2,96	0,29	3,25	2,21	0,65	0,13
indexPaCH	24	0,49	0,06	0,54	0,38	0,11	0,02
HCH	24	2,36	0,39	2,75	1,84	0,60	0,12
indexHCH	24	0,36	0,07	0,44	0,32	0,10	0,02
MCH	24	2,70	0,19	2,89	2,01	0,62	0,13
indexMCH	24	0,44	0,04	0,48	0,35	0,11	0,02

Tabelle 17: Deskriptive Statistik Cercopithecinae, M²

Maß	N	Spann- weite	Minimum	Maximum	\bar{x}	s	Standard- fehler
MD	14	1,45	6,02	7,47	6,66	0,43	0,12
BLant	14	1,71	5,01	6,72	5,84	0,47	0,13
BLpost	14	1,56	4,65	6,21	5,37	0,43	0,12
CA (MDxBLmax)	14	16,90	30,93	47,83	39,04	5,32	1,42
CA 2d	14	14,47	24,57	39,04	31,65	4,29	1,15
CA 3d	14	43,30	28,18	71,47	53,91	11,16	2,98
index CA	14	0,93	1,15	2,08	1,70	0,25	0,07
dentin 3d	14	28,57	0,00	28,57	4,41	7,81	2,09
P% dentin	14	48,52	0,00	48,52	9,65	15,98	4,27
PrCA 2d	14	5,31	6,94	12,25	9,58	1,54	0,41
PrCA 3d	14	13,01	7,90	20,91	14,55	3,21	0,86
%PrCA	14	9,01	20,69	29,69	27,06	2,44	0,65
index PrCA	14	0,78	1,10	1,89	1,52	0,25	0,07
PaCA 2d	14	5,22	6,60	11,82	8,46	1,38	0,37
PaCA 3d	14	15,57	7,59	23,15	15,69	3,86	1,03
%PaCA	14	13,81	25,52	39,33	29,01	3,49	0,93
index PaCA	14	1,11	1,15	2,26	1,84	0,28	0,08
HCA 2d	14	4,00	6,28	10,28	7,66	1,11	0,30
HCA 3d	14	8,84	8,99	17,82	12,89	2,81	0,75
%HCA	14	13,67	18,21	31,89	24,13	3,07	0,82
index HCA	14	1,02	1,21	2,23	1,69	0,29	0,08
MCA 2d	14	5,63	3,38	9,00	6,11	1,34	0,36
MCA 3d	14	12,30	3,74	16,04	11,03	3,08	0,82
%MCA	14	13,97	13,27	27,24	20,22	3,32	0,89
index MCA	14	1,14	1,11	2,25	1,79	0,29	0,08
PrCH	14	2,63	0,08	2,71	1,54	0,79	0,21
indexPrCH	14	0,44	0,02	0,45	0,27	0,14	0,04
PaCH	14	2,21	0,29	2,50	1,87	0,58	0,15
indexPaCH	14	0,42	0,06	0,47	0,32	0,10	0,03
HCH	14	2,24	0,39	2,63	1,72	0,65	0,17
indexHCH	14	0,36	0,07	0,44	0,30	0,11	0,03
MCH	14	2,06	0,19	2,25	1,68	0,56	0,15
indexMCH	14	0,39	0,04	0,42	0,29	0,10	0,03

Tabelle 18: Deskriptive Statistik Colobinae, M²

Maß	N	Spannweite	Minimum	Maximum	\bar{x}	s	Standardfehler
MD	10	1,85	5,57	7,42	6,53	0,76	0,24
BLant	10	1,94	4,73	6,66	5,75	0,66	0,21
BLpost	10	1,72	4,62	6,34	5,47	0,60	0,19
CA (MDxBLmax)	10	20,38	27,15	47,53	37,96	8,34	2,64
CA 2d	10	17,11	22,72	39,83	31,01	6,42	2,03
CA 3d	10	35,69	45,50	81,18	64,02	14,06	4,45
index CA	10	0,41	1,89	2,30	2,06	0,14	0,05
dentin 3d	10	17,71	0,12	17,83	4,87	6,33	2,00
% dentin	10	33,33	0,14	33,47	7,74	10,62	3,36
PrCA 2d	10	4,84	5,75	10,59	8,16	1,91	0,61
PrCA 3d	10	10,44	10,20	20,65	15,12	3,96	1,25
%PrCA	10	6,32	19,16	25,48	23,47	1,91	0,60
index PrCA	10	0,65	1,49	2,14	1,85	0,20	0,06
PaCA 2d	10	4,33	6,29	10,61	8,32	1,62	0,51
PaCA 3d	10	10,54	13,09	23,63	18,96	4,03	1,28
%PaCA	10	7,43	27,86	35,29	29,70	2,09	0,66
index PaCA	10	0,51	1,99	2,50	2,28	0,20	0,06
HCA 2d	10	6,87	4,65	11,52	7,78	2,04	0,65
HCA 3d	10	9,08	10,09	19,17	14,69	3,49	1,10
%HCA	10	6,23	18,95	25,18	22,94	1,95	0,62
index HCA	10	0,98	1,41	2,40	1,92	0,30	0,09
MCA 2d	10	3,19	5,10	8,29	6,76	1,11	0,35
MCA 3d	10	9,75	10,30	20,05	15,26	3,25	1,03
%MCA	10	4,81	21,77	26,58	23,91	1,68	0,53
index MCA	10	0,56	1,95	2,51	2,24	0,17	0,05
PrCH	10	1,82	0,83	2,65	1,86	0,51	0,16
indexPrCH	10	0,27	0,14	0,42	0,32	0,08	0,03
PaCH	10	1,23	2,02	3,25	2,69	0,39	0,12
indexPaCH	10	0,14	0,40	0,54	0,47	0,04	0,01
HCH	10	1,81	0,94	2,75	2,00	0,50	0,16
indexHCH	10	0,27	0,16	0,44	0,35	0,09	0,03
MCH	10	0,94	1,95	2,89	2,48	0,35	0,11
indexMCH	10	0,12	0,36	0,48	0,43	0,04	0,01

Tabelle 19: Deskriptive Statistik *C. aethiops*, M²

Maß	N	Spannweite	Minimum	Maximum	\bar{x}	s	Standardfehler
MD	6	0,81	6,23	7,04	6,68	0,30	0,12
BLant	6	1,02	5,70	6,72	6,09	0,37	0,15
BLpost	6	1,07	5,14	6,21	5,59	0,40	0,16
CA (MDxBLmax)	6	11,21	35,54	46,75	40,74	4,07	1,66
CA 2d	6	7,49	28,82	36,31	32,86	2,84	1,16
CA 3d	6	15,92	46,67	62,59	55,51	6,81	2,78
index CA	6	0,55	1,40	1,95	1,69	0,20	0,08
dentin 3d	6	28,57	0,00	28,57	6,66	11,07	4,52
% dentin	6	48,52	0,00	48,52	12,09	18,76	7,66
PrCA 2d	6	3,04	9,21	12,25	10,20	1,09	0,45
PrCA 3d	6	5,09	12,18	17,27	14,70	2,16	0,88
%PrCA	6	8,23	20,69	28,92	26,57	3,01	1,23
index PrCA	6	0,57	1,24	1,82	1,45	0,24	0,10
PaCA 2d	6	4,74	7,08	11,82	9,07	1,56	0,64
PaCA 3d	6	9,62	13,54	23,15	16,93	3,70	1,51
%PaCA	6	13,81	25,52	39,33	30,41	4,68	1,91
index PaCA	6	0,54	1,49	2,03	1,86	0,20	0,08
HCA 2d	6	2,77	6,54	9,31	7,71	0,93	0,38
HCA 3d	6	5,33	10,51	15,84	12,88	2,30	0,94
%HCA	6	8,31	18,21	26,52	23,19	2,77	1,13
index HCA	6	0,58	1,39	1,97	1,67	0,25	0,10
MCA 2d	6	3,88	5,12	9,00	6,39	1,37	0,56
MCA 3d	6	6,91	9,13	16,04	11,53	2,48	1,01
%MCA	6	8,23	19,01	27,24	20,71	3,22	1,31
index MCA	6	0,54	1,48	2,02	1,81	0,19	0,08
PrCH	6	1,93	0,28	2,20	1,38	0,76	0,31
indexPrCH	6	0,34	0,04	0,38	0,23	0,13	0,05
PaCH	6	1,08	1,40	2,48	2,02	0,40	0,16
indexPaCH	6	0,19	0,23	0,42	0,33	0,07	0,03
HCH	6	1,58	0,74	2,32	1,72	0,63	0,26
indexHCH	6	0,29	0,11	0,40	0,29	0,11	0,05
MCH	6	1,09	1,07	2,17	1,77	0,39	0,16
indexMCH	6	0,20	0,18	0,38	0,29	0,07	0,03

Tabelle 20: Deskriptive Statistik *C. nictitans*, M²

Maß	N	Spannweite	Minimum	Maximum	\bar{x}	s	Standardfehler
MD	5	0,93	6,17	7,11	6,54	0,42	0,19
BLant	5	0,81	5,01	5,83	5,50	0,38	0,17
BLpost	5	0,82	4,65	5,47	5,06	0,35	0,16
CA (MDxBLmax)	5	10,47	30,93	41,40	36,05	4,58	2,05
CA 2d	5	9,18	24,57	33,76	29,05	4,07	1,82
CA 3d	5	28,09	28,18	56,27	45,48	11,46	5,12
index CA	5	0,58	1,15	1,73	1,55	0,24	0,11
dentin 3d	5	11,79	0,01	11,79	4,14	5,01	2,24
% dentin	5	41,84	0,01	41,85	12,18	17,63	7,88
PrCA 2d	5	2,96	6,94	9,90	8,42	1,31	0,59
PrCA 3d	5	8,54	7,90	16,44	12,44	3,18	1,42
%PrCA	5	5,36	24,34	29,69	27,46	2,39	1,07
index PrCA	5	0,56	1,10	1,66	1,46	0,22	0,10
PaCA 2d	5	2,47	6,60	9,07	7,70	1,08	0,48
PaCA 3d	5	10,04	7,59	17,63	13,07	4,13	1,85
%PaCA	5	5,33	26,37	31,70	28,40	2,26	1,01
index PaCA	5	0,94	1,15	2,09	1,67	0,35	0,16
HCA 2d	5	1,92	6,35	8,27	7,28	0,69	0,31
HCA 3d	5	4,12	8,99	13,11	11,11	1,92	0,86
%HCA	5	10,53	21,36	31,89	25,10	4,09	1,83
index HCA	5	0,59	1,21	1,80	1,53	0,26	0,12
MCA 2d	5	3,79	3,38	7,16	5,46	1,37	0,61
MCA 3d	5	9,45	3,74	13,19	8,94	3,40	1,52
%MCA	5	10,18	13,27	23,45	19,22	4,56	2,04
index MCA	5	0,73	1,11	1,84	1,59	0,30	0,13
PrCH	5	2,03	0,08	2,11	1,29	0,81	0,36
indexPrCH	5	0,35	0,02	0,37	0,23	0,15	0,07
PaCH	5	1,81	0,29	2,10	1,48	0,73	0,33
indexPaCH	5	0,30	0,06	0,36	0,27	0,13	0,06
HCH	5	1,58	0,39	1,97	1,39	0,66	0,30
indexHCH	5	0,28	0,07	0,35	0,25	0,12	0,05
MCH	5	1,78	0,19	1,97	1,32	0,70	0,31
indexMCH	5	0,31	0,04	0,34	0,24	0,13	0,06

Tabelle 21: Deskriptive Statistik *C. l'hoesti*, M²

Maß	N	Spann- weite	Minimum	Maximum	x	Standard- fehler	s
MD	3	1,45	6,02	7,47	6,83	0,43	0,74
BLant	3	1,11	5,30	6,41	5,91	0,32	0,56
BLpost	3	0,86	5,01	5,87	5,46	0,25	0,43
CA (MDxBLmax)	3	15,96	31,88	47,83	40,64	4,67	8,09
CA 2d	3	12,39	26,65	39,04	33,55	3,64	6,31
CA 3d	3	16,05	55,43	71,47	64,74	4,81	8,33
index CA	3	0,36	1,72	2,08	1,95	0,11	0,20
dentin 3d	3	0,90	0,05	0,95	0,35	0,30	0,52
% dentin	3	1,33	0,08	1,41	0,53	0,44	0,76
PrCA 2d	3	3,66	8,04	11,69	10,28	1,13	1,96
PrCA 3d	3	5,74	15,17	20,91	17,75	1,68	2,92
%PrCA	3	3,75	25,51	29,26	27,38	1,08	1,88
index PrCA	3	0,42	1,47	1,89	1,75	0,14	0,24
PaCA 2d	3	2,14	7,13	9,27	8,49	0,68	1,19
PaCA 3d	3	2,19	16,10	18,29	17,55	0,73	1,26
%PaCA	3	3,46	25,58	29,04	27,26	1,00	1,73
index PaCA	3	0,29	1,97	2,26	2,08	0,09	0,16
HCA 2d	3	4,00	6,28	10,28	8,18	1,16	2,01
HCA 3d	3	5,44	12,38	17,82	15,89	1,76	3,04
%HCA	3	3,58	22,34	25,92	24,40	1,07	1,85
index HCA	3	0,53	1,70	2,23	1,97	0,15	0,27
MCA 2d	3	2,58	5,23	7,81	6,61	0,75	1,30
MCA 3d	3	2,64	11,75	14,39	13,51	0,88	1,52
%MCA	3	1,24	20,13	21,37	20,90	0,39	0,67
index MCA	3	0,40	1,84	2,25	2,07	0,12	0,21
PrCH	3	0,86	1,85	2,71	2,27	0,25	0,43
indexPrCH	3	0,16	0,29	0,45	0,39	0,05	0,09
PaCH	3	0,51	2,00	2,50	2,21	0,15	0,26
indexPaCH	3	0,16	0,31	0,47	0,38	0,05	0,08
HCH	3	0,55	2,08	2,63	2,28	0,17	0,30
indexHCH	3	0,10	0,33	0,44	0,39	0,03	0,05
MCH	3	0,41	1,84	2,25	2,09	0,13	0,22
indexMCH	3	0,14	0,29	0,42	0,36	0,04	0,07

Tabelle 22: Deskriptive Statistik *P. badius*, M²

Maß	N	Spann- weite	Minimum	Maximum	\bar{x}	s	Standard- fehler
MD	5	0,29	7,13	7,42	7,23	0,12	0,06
BLant	5	0,67	5,99	6,66	6,30	0,27	0,12
BLpost	5	0,67	5,68	6,34	5,96	0,28	0,13
CA (MDxBLmax)	5	4,76	42,77	47,53	45,51	1,97	0,88
CA 2d	5	5,32	34,51	39,83	36,72	2,09	0,93
CA 3d	5	13,04	68,14	81,18	76,52	4,95	2,22
index CA	5	0,28	1,94	2,22	2,09	0,13	0,06
dentin 3d	5	14,04	0,12	14,16	4,69	6,03	2,70
% dentin	5	17,93	0,14	18,07	6,02	7,68	3,43
PrCA 2d	5	1,45	9,14	10,59	9,90	0,62	0,28
PrCA 3d	5	3,54	17,10	20,65	18,64	1,46	0,65
%PrCA	5	3,64	21,83	25,48	24,38	1,49	0,67
index PrCA	5	0,51	1,63	2,14	1,89	0,20	0,09
PaCA 2d	5	1,68	8,94	10,61	9,74	0,61	0,27
PaCA 3d	5	4,28	19,35	23,63	22,30	1,75	0,78
%PaCA	5	2,35	27,86	30,21	29,14	1,03	0,46
index PaCA	5	0,51	1,99	2,50	2,30	0,22	0,10
HCA 2d	5	3,06	8,46	11,52	9,41	1,24	0,56
HCA 3d	5	2,59	16,58	19,17	17,85	0,98	0,44
%HCA	5	1,92	22,41	24,33	23,36	0,88	0,39
index HCA	5	0,74	1,53	2,27	1,92	0,27	0,12
MCA 2d	5	1,12	7,17	8,29	7,68	0,57	0,25
MCA 3d	5	5,21	14,84	20,05	17,77	1,94	0,87
%MCA	5	3,82	21,77	25,60	23,18	1,45	0,65
index MCA	5	0,45	2,06	2,51	2,31	0,17	0,08
PrCH	5	0,98	1,67	2,65	2,18	0,37	0,17
indexPrCH	5	0,17	0,25	0,42	0,35	0,07	0,03
PaCH	5	0,72	2,53	3,25	2,96	0,27	0,12
indexPaCH	5	0,13	0,42	0,54	0,47	0,05	0,02
HCH	5	1,02	1,73	2,75	2,27	0,43	0,19
indexHCH	5	0,18	0,26	0,44	0,36	0,08	0,04
MCH	5	0,72	2,18	2,89	2,70	0,30	0,13
indexMCH	5	0,12	0,36	0,48	0,43	0,04	0,02

Tabelle 23: Deskriptive Statistik *P. verus*, M²

Maß	N	Spannweite	Minimum	Maximum	\bar{x}	s	Standardfehler
MD	5	0,63	5,57	6,20	5,83	0,24	0,11
BLant	5	1,06	4,73	5,79	5,21	0,40	0,18
BLpost	5	0,82	4,62	5,45	4,98	0,37	0,16
CA (MDxBLmax)	5	7,06	27,15	34,21	30,40	3,18	1,42
CA 2d	5	5,46	22,72	28,19	25,29	2,58	1,15
CA 3d	5	12,79	45,50	58,28	51,53	5,46	2,44
index CA	5	0,41	1,89	2,30	2,04	0,17	0,08
dentin 3d	5	17,32	0,51	17,83	5,05	7,32	3,27
% dentin	5	32,38	1,09	33,47	9,45	13,69	6,12
PrCA 2d	5	1,38	5,75	7,13	6,42	0,56	0,25
PrCA 3d	5	3,16	10,20	13,37	11,61	1,52	0,68
%PrCA	5	5,07	19,16	24,23	22,55	1,97	0,88
index PrCA	5	0,59	1,49	2,08	1,81	0,22	0,10
PaCA 2d	5	1,65	6,29	7,94	6,89	0,68	0,31
PaCA 3d	5	5,71	13,09	18,80	15,61	2,36	1,06
%PaCA	5	6,60	28,69	35,29	30,26	2,83	1,27
index PaCA	5	0,48	2,00	2,47	2,26	0,19	0,08
HCA 2d	5	2,64	4,65	7,28	6,15	1,10	0,49
HCA 3d	5	3,45	10,09	13,54	11,54	1,25	0,56
%HCA	5	6,23	18,95	25,18	22,52	2,70	1,21
index HCA	5	0,98	1,41	2,40	1,92	0,36	0,16
MCA 2d	5	1,24	5,10	6,35	5,84	0,60	0,27
MCA 3d	5	4,34	10,30	14,63	12,75	2,08	0,93
%MCA	5	3,95	22,64	26,58	24,64	1,72	0,77
index MCA	5	0,35	1,95	2,31	2,17	0,15	0,07
PrCH	5	1,09	0,83	1,93	1,54	0,44	0,20
indexPrCH	5	0,23	0,14	0,38	0,30	0,10	0,04
PaCH	5	0,67	2,02	2,69	2,42	0,30	0,13
indexPaCH	5	0,12	0,40	0,53	0,47	0,04	0,02
HCH	5	1,05	0,94	1,99	1,74	0,45	0,20
indexHCH	5	0,26	0,16	0,42	0,34	0,10	0,05
MCH	5	0,57	1,95	2,52	2,27	0,27	0,12
indexMCH	5	0,08	0,39	0,47	0,43	0,03	0,02

Tabelle 24: Deskriptive Statistik gesamte Stichprobe, M₂

Maß	N	Spannweite	Minimum	Maximum	\bar{x}	s	Standardfehler
MD	48	2,08	5,70	7,78	6,78	0,54	0,08
BLant	48	1,61	4,22	5,83	5,19	0,37	0,05
BLpost	48	1,82	4,38	6,20	5,25	0,46	0,07
CA (MDxBLmax)	48	20,51	25,59	46,10	36,34	5,45	0,79
CA 2d	48	15,55	21,42	36,97	30,21	4,19	0,60
CA 3d	48	57,81	33,59	91,40	60,64	16,06	2,32
index CA	48	1,30	1,34	2,65	2,00	0,39	0,06
dentin 3d	48	21,77	0,00	21,77	6,31	6,27	0,91
% dentin	48	60,69	0,00	60,69	12,93	14,83	2,14
PCA 2d	48	6,25	6,01	12,26	9,34	1,38	0,20
PCA 3d	48	14,36	8,87	23,22	15,92	3,75	0,54
% PCA	48	13,24	19,17	32,41	26,65	3,07	0,44
index PCA	48	1,18	1,20	2,38	1,71	0,34	0,05
MCA 2d	48	3,91	4,51	8,42	6,37	0,91	0,13
MCA 3d	48	13,57	8,78	22,35	15,85	3,92	0,57
% MCA	48	9,35	22,80	32,15	26,32	2,10	0,30
index MCA	48	2,24	1,38	3,63	2,49	0,52	0,07
HCA 2d	48	5,66	5,77	11,43	8,59	1,50	0,22
HCA 3d	48	17,94	7,88	25,82	15,57	4,54	0,66
%HCA	48	7,01	21,39	28,40	25,52	1,68	0,24
index HCA	48	1,26	1,24	2,50	1,80	0,38	0,06
ECA 2d	48	5,27	3,65	8,93	5,96	1,29	0,19
ECA 3d	48	15,48	6,04	21,52	13,37	4,73	0,68
%ECA	48	11,29	15,62	26,91	21,64	3,20	0,46
index ECA	48	1,62	1,30	2,92	2,20	0,47	0,07
PCH	48	2,59	0,30	2,89	1,75	0,74	0,11
indexPCH	48	0,47	0,06	0,53	0,33	0,14	0,02
MCH	48	3,15	0,38	3,53	2,36	0,75	0,11
indexMCH	48	0,59	0,08	0,67	0,44	0,13	0,02
HCH	48	2,91	0,47	3,38	1,89	0,83	0,12
indexHCH	48	0,49	0,10	0,59	0,35	0,15	0,02
ECH	47	2,67	0,54	3,20	2,07	0,85	0,12
indexECH	47	0,49	0,10	0,59	0,39	0,15	0,02

Tabelle 25: Deskriptive Statistik Cercopithecinae, M₂

Maß	N	Spann- weite	Minimum	Maximum	\bar{x}	Standard- fehler	s
MD	25	1,28	5,93	7,21	6,65	0,08	0,41
BLant	25	1,29	4,55	5,83	5,24	0,07	0,34
BLpost	25	1,40	4,38	5,78	5,12	0,08	0,38
CA (MDxBLmax)	25	14,97	27,08	42,04	35,09	0,83	4,15
CA 2d	25	12,23	23,03	35,25	29,62	0,74	3,71
CA 3d	25	43,05	33,59	76,63	51,31	2,40	11,99
index CA	25	1,13	1,34	2,47	1,73	0,06	0,30
dentin 3d	25	21,77	0,00	21,77	7,34	1,45	7,23
% dentin	25	60,69	0,00	60,69	16,99	3,57	17,83
PCA 2d	25	5,15	7,12	12,26	9,74	0,27	1,33
PCA 3d	25	14,08	8,87	22,94	14,75	0,72	3,60
% PCA	25	9,17	23,24	32,41	28,81	0,48	2,39
index PCA	25	1,05	1,20	2,24	1,51	0,06	0,28
MCA 2d	25	3,35	5,07	8,42	6,40	0,16	0,79
MCA 3d	25	10,48	8,78	19,27	13,54	0,58	2,92
% MCA	25	9,28	22,87	32,15	26,57	0,46	2,32
index MCA	25	1,45	1,38	2,83	2,11	0,07	0,36
HCA 2d	25	5,64	5,77	11,41	8,36	0,27	1,37
HCA 3d	25	13,89	7,88	21,76	13,18	0,72	3,62
%HCA	25	5,75	22,65	28,40	25,50	0,34	1,68
index HCA	25	1,26	1,24	2,50	1,57	0,06	0,32
ECA 2d	25	3,52	3,65	7,17	5,24	0,18	0,91
ECA 3d	25	11,01	6,04	17,05	9,98	0,56	2,79
%ECA	25	11,29	15,62	26,91	19,42	0,54	2,69
index ECA	25	1,56	1,30	2,85	1,91	0,08	0,40
PCH	25	2,54	0,30	2,83	1,40	0,15	0,73
indexPCH	25	0,47	0,06	0,53	0,27	0,03	0,14
MCH	25	2,33	0,38	2,71	1,85	0,11	0,57
indexMCH	25	0,43	0,08	0,50	0,35	0,02	0,10
HCH	25	2,41	0,47	2,88	1,42	0,15	0,76
indexHCH	25	0,45	0,10	0,55	0,27	0,03	0,14
ECH	25	1,93	0,54	2,47	1,45	0,12	0,62
indexECH	25	0,36	0,10	0,47	0,28	0,02	0,12

Tabelle 26: Deskriptive Statistik Colobinae, M₂

Maß	N	Spannweite	Minimum	Maximum	x	s	Standardfehler
MD	23	2,08	5,70	7,78	6,92	0,63	0,13
BLant	23	1,43	4,22	5,65	5,12	0,40	0,08
BLpost	23	1,80	4,40	6,20	5,40	0,50	0,11
CA (MDxBLmax)	23	20,51	25,59	46,10	37,69	6,40	1,33
CA 2d	23	15,55	21,42	36,97	30,85	4,65	0,97
CA 3d	23	47,23	44,17	91,40	70,79	13,69	2,85
index CA	23	0,94	1,70	2,65	2,29	0,24	0,05
dentin 3d	23	16,68	0,15	16,83	5,18	4,95	1,03
% dentin	23	37,93	0,17	38,10	8,53	9,16	1,91
PCA 2d	23	5,38	6,01	11,40	8,92	1,34	0,28
PCA 3d	23	12,78	10,45	23,22	17,19	3,55	0,74
% PCA	23	8,14	19,17	27,31	24,30	1,67	0,35
index PCA	23	0,97	1,41	2,38	1,93	0,25	0,05
MCA 2d	23	3,45	4,51	7,96	6,35	1,04	0,22
MCA 3d	23	9,15	13,20	22,35	18,36	3,31	0,69
% MCA	23	7,97	22,80	30,77	26,06	1,84	0,38
index MCA	23	1,36	2,27	3,63	2,90	0,31	0,06
HCA 2d	23	5,44	5,98	11,43	8,84	1,63	0,34
HCA 3d	23	16,37	9,45	25,82	18,16	4,04	0,84
%HCA	23	6,86	21,39	28,25	25,55	1,72	0,36
index HCA	23	1,01	1,44	2,46	2,06	0,27	0,06
ECA 2d	23	4,22	4,70	8,93	6,75	1,20	0,25
ECA 3d	23	10,84	10,69	21,52	17,05	3,49	0,73
%ECA	23	6,22	20,53	26,75	24,06	1,48	0,31
index ECA	23	1,14	1,78	2,92	2,53	0,30	0,06
PCH	23	2,11	0,77	2,89	2,12	0,56	0,12
indexPCH	23	0,38	0,16	0,53	0,40	0,10	0,02
MCH	23	1,43	2,10	3,53	2,92	0,46	0,10
indexMCH	23	0,28	0,39	0,67	0,54	0,07	0,01
HCH	23	2,31	1,07	3,38	2,40	0,56	0,12
indexHCH	23	0,38	0,22	0,59	0,45	0,10	0,02
ECH	22	1,55	1,66	3,20	2,77	0,41	0,09
indexECH	22	0,26	0,33	0,59	0,51	0,06	0,01

Tabelle 27: Deskriptive Statistik *C. aethiops*, M₂

Maß	N	Spannweite	Minimum	Maximum	\bar{x}	s	Standardfehler
MD	17	1,12	6,09	7,21	6,70	0,34	0,08
BLant	17	1,04	4,79	5,83	5,35	0,30	0,07
BLpost	17	1,38	4,38	5,76	5,16	0,38	0,09
CA (MDxBLmax)	17	12,87	29,17	42,04	35,92	3,66	0,89
CA 2d	17	10,93	23,73	34,66	30,17	3,53	0,86
CA 3d	17	38,05	33,59	71,64	49,98	10,63	2,58
index CA	17	0,80	1,38	2,18	1,65	0,25	0,06
dentin 3d	17	21,77	0,00	21,77	8,55	6,99	1,69
% dentin	17	48,47	0,00	48,47	19,29	16,05	3,89
PCA 2d	17	3,90	8,36	12,26	10,17	1,09	0,27
PCA 3d	17	11,14	10,89	22,03	14,59	3,21	0,78
% PCA	17	9,17	23,24	32,41	29,30	2,57	0,62
index PCA	17	0,76	1,21	1,96	1,43	0,22	0,05
MCA 2d	17	2,97	5,44	8,42	6,49	0,80	0,19
MCA 3d	17	10,04	8,78	18,82	13,53	2,65	0,64
% MCA	17	7,57	24,58	32,15	27,23	2,33	0,57
index MCA	17	1,12	1,50	2,62	2,08	0,32	0,08
HCA 2d	17	5,25	6,16	11,41	8,52	1,35	0,33
HCA 3d	17	11,13	7,88	19,01	12,65	3,18	0,77
%HCA	17	5,60	22,65	28,25	25,14	1,61	0,39
index HCA	17	0,79	1,24	2,03	1,48	0,26	0,06
ECA 2d	17	3,52	3,65	7,17	5,14	0,90	0,22
ECA 3d	17	11,01	6,04	17,05	9,48	2,83	0,69
%ECA	17	11,29	15,62	26,91	18,84	2,99	0,72
index ECA	17	1,56	1,30	2,85	1,84	0,42	0,10
PCH	17	2,40	0,43	2,83	1,28	0,72	0,18
indexPCH	17	0,44	0,09	0,53	0,24	0,13	0,03
MCH	17	1,76	0,95	2,71	1,84	0,50	0,12
indexMCH	17	0,31	0,20	0,50	0,34	0,09	0,02
HCH	17	2,18	0,47	2,65	1,25	0,74	0,18
indexHCH	17	0,39	0,10	0,49	0,23	0,13	0,03
ECH	17	1,76	0,56	2,32	1,34	0,61	0,15
indexECH	17	0,32	0,10	0,43	0,25	0,11	0,03

Tabelle 28: Deskriptive Statistik *C. nictitans*, M₂

Maß	N	Spann- weite	Minimum	Maximum	\bar{x}	Standard- fehler	s
MD	5	1,23	5,93	7,16	6,43	0,27	0,61
BLant	5	0,65	4,55	5,20	4,92	0,11	0,24
BLpost	5	0,62	4,47	5,09	4,90	0,11	0,25
CA (MDxBLmax)	5	9,39	27,08	36,47	31,86	1,83	4,09
CA 2d	5	7,73	23,03	30,75	27,23	1,47	3,28
CA 3d	5	20,40	34,72	55,12	45,73	3,88	8,67
index CA	5	0,51	1,34	1,85	1,68	0,09	0,21
dentin 3d	5	20,81	0,26	21,07	7,01	4,04	9,03
% dentin	5	60,08	0,62	60,69	18,46	11,59	25,91
PCA 2d	5	2,36	7,12	9,48	8,21	0,48	1,07
PCA 3d	5	5,52	8,87	14,38	12,41	1,01	2,25
% PCA	5	3,46	25,54	29,00	27,18	0,71	1,58
index PCA	5	0,52	1,20	1,72	1,51	0,09	0,19
MCA 2d	5	2,13	5,07	7,19	6,22	0,39	0,86
MCA 3d	5	5,81	8,88	14,69	11,80	1,18	2,63
% MCA	5	4,02	23,16	27,19	25,70	0,69	1,54
index MCA	5	0,73	1,38	2,12	1,90	0,13	0,29
HCA 2d	5	3,40	5,77	9,16	7,52	0,58	1,31
HCA 3d	5	6,12	9,23	15,35	11,74	1,14	2,54
%HCA	5	4,28	23,56	27,84	25,62	0,74	1,66
index HCA	5	0,38	1,36	1,74	1,56	0,08	0,17
ECA 2d	5	1,63	4,53	6,15	5,29	0,27	0,61
ECA 3d	5	3,87	7,72	11,59	9,67	0,66	1,48
%ECA	5	3,22	19,19	22,41	21,29	0,58	1,29
index ECA	5	0,67	1,46	2,13	1,84	0,12	0,26
PCH	5	1,37	0,30	1,67	1,25	0,26	0,57
indexPCH	5	0,31	0,06	0,37	0,26	0,05	0,12
MCH	5	1,62	0,38	2,01	1,50	0,30	0,67
indexMCH	5	0,33	0,08	0,41	0,31	0,06	0,14
HCH	5	1,06	0,71	1,77	1,35	0,20	0,45
indexHCH	5	0,23	0,14	0,37	0,27	0,04	0,09
ECH	5	1,22	0,54	1,76	1,34	0,23	0,52
indexECH	5	0,28	0,11	0,39	0,27	0,05	0,11

Tabelle 29: Deskriptive Statistik *C. l'hoesti*, M₂

Maß	N	Spannweite	Minimum	Maximum	\bar{x}	Standardfehler	s
MD	3	0,75	6,42	7,17	6,78	0,22	0,38
BLant	3	0,91	4,67	5,57	5,17	0,27	0,46
BLpost	3	1,17	4,61	5,78	5,23	0,34	0,59
CA (MDxBLmax)	3	11,51	29,95	41,46	35,76	3,32	5,76
CA 2d	3	10,08	25,17	35,25	30,49	2,92	5,07
CA 3d	3	22,62	54,01	76,63	68,14	7,11	12,32
index CA	3	0,37	2,09	2,47	2,24	0,12	0,20
dentin 3d	3	2,65	0,07	2,72	1,05	0,84	1,45
% dentin	3	3,59	0,09	3,68	1,49	1,11	1,93
PCA 2d	3	2,63	8,28	10,91	9,80	0,79	1,36
PCA 3d	3	7,37	15,58	22,94	19,58	2,15	3,72
% PCA	3	2,52	27,42	29,94	28,73	0,73	1,26
index PCA	3	0,39	1,85	2,24	1,99	0,13	0,22
MCA 2d	3	1,46	5,35	6,81	6,18	0,43	0,75
MCA 3d	3	6,40	12,87	19,27	16,56	1,91	3,31
% MCA	3	3,24	22,87	26,12	24,27	0,96	1,67
index MCA	3	0,42	2,41	2,83	2,66	0,13	0,22
HCA 2d	3	3,04	7,34	10,38	8,81	0,88	1,52
HCA 3d	3	6,82	14,95	21,76	18,61	1,98	3,44
%HCA	3	2,47	25,93	28,40	27,33	0,73	1,27
index HCA	3	0,66	1,84	2,50	2,13	0,19	0,34
ECA 2d	3	2,95	4,21	7,16	5,71	0,85	1,47
ECA 3d	3	4,52	10,60	15,11	13,35	1,40	2,42
%ECA	3	1,76	18,72	20,49	19,61	0,51	0,88
index ECA	3	0,40	2,11	2,52	2,37	0,13	0,23
PCH	3	0,71	2,07	2,78	2,31	0,23	0,40
indexPCH	3	0,15	0,38	0,53	0,45	0,04	0,08
MCH	3	0,46	2,19	2,65	2,49	0,15	0,26
indexMCH	3	0,03	0,47	0,50	0,48	0,01	0,02
HCH	3	0,65	2,24	2,88	2,50	0,20	0,34
indexHCH	3	0,15	0,40	0,55	0,49	0,04	0,08
ECH	3	0,44	2,03	2,47	2,21	0,13	0,23
indexECH	3	0,10	0,36	0,47	0,43	0,03	0,06

Tabelle 30: Deskriptive Statistik *P. badius*, M₂

Maß	N	Spannweite	Minimum	Maximum	\bar{x}	Standardfehler	s
MD	18	1,02	6,76	7,78	7,22	0,06	0,26
BLant	18	0,81	4,84	5,65	5,29	0,06	0,24
BLpost	18	1,06	5,14	6,20	5,62	0,07	0,29
CA (MDxBLmax)	18	11,10	35,00	46,10	40,65	0,73	3,11
CA 2d	18	7,89	29,08	36,97	32,97	0,55	2,35
CA 3d	18	33,59	57,81	91,40	76,00	2,41	10,24
index CA	18	0,69	1,86	2,55	2,30	0,05	0,21
dentin 3d	18	16,43	0,15	16,58	5,20	1,08	4,57
% dentin	18	22,92	0,17	23,09	7,88	1,66	7,05
PCA 2d	18	3,07	8,32	11,40	9,46	0,21	0,87
PCA 3d	18	10,00	13,22	23,22	18,35	0,72	3,04
% PCA	18	8,14	19,17	27,31	24,10	0,42	1,80
index PCA	18	0,85	1,53	2,38	1,93	0,06	0,24
MCA 2d	18	2,36	5,60	7,96	6,76	0,16	0,69
MCA 3d	18	8,74	13,61	22,35	19,64	0,58	2,48
% MCA	18	6,12	22,80	28,92	25,91	0,40	1,69
index MCA	18	1,29	2,33	3,63	2,91	0,07	0,30
HCA 2d	18	3,28	8,15	11,43	9,54	0,24	1,00
HCA 3d	18	12,37	13,46	25,82	19,61	0,74	3,14
%HCA	18	5,04	23,21	28,25	25,75	0,35	1,48
index HCA	18	0,84	1,62	2,46	2,05	0,06	0,24
ECA 2d	18	3,14	5,79	8,93	7,20	0,21	0,89
ECA 3d	18	9,35	12,18	21,52	18,37	0,61	2,60
%ECA	18	6,22	20,53	26,75	24,19	0,36	1,52
index ECA	18	1,06	1,86	2,92	2,56	0,06	0,27
PCH	18	1,71	1,18	2,89	2,24	0,12	0,51
indexPCH	18	0,31	0,19	0,50	0,40	0,02	0,09
MCH	18	1,42	2,11	3,53	3,04	0,10	0,43
indexMCH	18	0,23	0,39	0,62	0,54	0,02	0,07
HCH	18	1,82	1,56	3,38	2,52	0,12	0,51
indexHCH	18	0,32	0,27	0,58	0,45	0,02	0,08
ECH	17	1,07	2,14	3,20	2,92	0,07	0,28
indexECH	17	0,19	0,39	0,58	0,52	0,01	0,04

Tabelle 31: Deskriptive Statistik *P. verus*, M₂

Maß	N	Spannweite	Minimum	Maximum	\bar{x}	s	Standardfehler
MD	5	0,21	5,70	5,91	5,83	0,08	0,04
BLant	5	0,76	4,22	4,98	4,54	0,29	0,13
BLpost	5	0,60	4,40	5,00	4,62	0,25	0,11
CA (MDxBLmax)	5	3,77	25,59	29,36	27,03	1,66	0,74
CA 2d	5	4,54	21,42	25,96	23,25	1,84	0,82
CA 3d	5	12,49	44,17	56,66	52,04	4,84	2,16
index CA	5	0,94	1,70	2,65	2,26	0,34	0,15
dentin 3d	5	16,33	0,51	16,83	5,13	6,76	3,02
% dentin	5	37,21	0,89	38,10	10,89	15,52	6,94
PCA 2d	5	1,53	6,01	7,55	6,94	0,62	0,28
PCA 3d	5	3,71	10,45	14,16	13,03	1,52	0,68
% PCA	5	2,37	23,65	26,02	25,00	0,93	0,41
index PCA	5	0,91	1,41	2,32	1,90	0,32	0,15
MCA 2d	5	1,48	4,51	5,99	4,86	0,64	0,28
MCA 3d	5	1,57	13,20	14,77	13,75	0,60	0,27
% MCA	5	6,31	24,46	30,77	26,59	2,43	1,09
index MCA	5	1,01	2,27	3,28	2,87	0,37	0,17
HCA 2d	5	0,96	5,98	6,95	6,33	0,41	0,18
HCA 3d	5	5,35	9,45	14,80	12,97	2,17	0,97
%HCA	5	6,57	21,39	27,95	24,80	2,49	1,11
index HCA	5	0,96	1,44	2,41	2,06	0,39	0,18
ECA 2d	5	1,32	4,70	6,02	5,12	0,54	0,24
ECA 3d	5	3,03	10,69	13,71	12,27	1,33	0,59
%ECA	5	3,45	21,41	24,85	23,58	1,36	0,61
index ECA	5	0,98	1,78	2,76	2,42	0,39	0,17
PCH	5	1,48	0,77	2,25	1,72	0,56	0,25
indexPCH	5	0,38	0,16	0,53	0,39	0,14	0,06
MCH	5	0,73	2,10	2,83	2,48	0,27	0,12
indexMCH	5	0,25	0,42	0,67	0,55	0,09	0,04
HCH	5	1,42	1,07	2,50	1,96	0,56	0,25
indexHCH	5	0,38	0,22	0,59	0,44	0,15	0,07
ECH	5	0,84	1,66	2,50	2,24	0,35	0,15
indexECH	5	0,26	0,33	0,59	0,50	0,10	0,04

A.2 Test auf Normalverteilung

Tabelle 32: Normalverteilung gesamte Stichprobe, M¹

Maß	Kolmogorov-Smirnov		
	Statistik	df	Signifikanz
MD	0,137	24	0,200*
BLant	0,085	24	0,200*
BLpost	0,092	24	0,200*
CA(MD×BLmax)	0,109	24	0,200*
CA 2d	0,121	24	0,200*
CA 3d	0,143	24	0,200*
index CA	0,177	24	0,049
dentin 3d	0,168	24	0,077
% dentin	0,181	24	0,041
PrCA 2d	0,169	24	0,073
PrCA 3d	0,155	24	0,141
% PrCA	0,193	24	0,021
index PrCA	0,140	24	0,200*
PaCA 2d	0,182	24	0,038
PaCA 3d	0,126	24	0,200*
% PaCA	0,164	24	0,094
index PaCA	0,095	24	0,200*
HCA 2d	0,151	24	0,166
HCA 3d	0,208	24	0,009
% HCA	0,153	24	0,152
index HCA	0,123	24	0,200*
MCA 2d	0,107	24	0,200*
MCA 3d	0,129	24	0,200*
% MCA	0,157	24	0,130
index MCA	0,146	24	0,200*
PrCH	0,116	24	0,200*
index PrCH	0,150	24	0,170
PaCH	0,091	24	0,200*
index PaCH	0,106	24	0,200*
HCH	0,114	24	0,200*
index HCH	0,126	24	0,200*
MCH	0,116	24	0,200*
index MCH	0,173	24	0,062

* Dies ist eine untere Grenze der echten Signifikanz

Tabelle 33: Normalverteilung gesamte Stichprobe, M²

Maß	Kolmogorov-Smirnov		
	Statistik	df	Signifikanz
MD	0,143	24	0,200*
BLant	0,127	24	0,200*
BLpost	0,100	24	0,200*
CA(MD×BLmax)	0,105	24	0,200*
CA 2d	0,136	24	0,200*
CA 3d	0,118	24	0,200*
index CA	0,135	24	0,200*
dentin 3d	0,267	24	0,000
% dentin	0,273	24	0,000
PrCA 2d	0,159	24	0,121
PrCA 3d	0,124	24	0,200*
% PrCA	0,093	23	0,200*
index PrCA	0,123	24	0,200*
PaCA 2d	0,126	24	0,200*
PaCA 3d	0,105	24	0,200*
% PaCA	0,219	24	0,004
index PaCA	0,138	24	0,200*
HCA 2d	0,098	24	0,200*
HCA 3d	0,171	24	0,068
% HCA	0,147	24	0,193
index HCA	0,089	24	0,200*
MCA 2d	0,117	24	0,200*
MCA 3d	0,089	24	0,200*
% MCA	0,118	24	0,200*
index MCA	0,124	24	0,200*
PrCH	0,163	24	0,097
index PrCH	0,153	24	0,151
PaCH	0,120	24	0,200*
index PaCH	0,128	24	0,200*
HCH	0,177	24	0,050
index HCH	0,183	24	0,036
MCH	0,138	24	0,200*
index MCH	0,131	24	0,200*

* Dies ist eine untere Grenze der echten Signifikanz

Tabelle 34: Normalverteilung gesamte Stichprobe, M₂

Maß	Kolmogorov-Smirnov		
	Statistik	df	Signifikanz
MD	0,135	48	0,028
BLant	0,100	48	0,200*
BLpost	0,084	48	0,200*
CA(MDxBLmax)	0,107	48	0,200*
CA 2d	0,141	48	0,017
CA 3d	0,128	48	0,046
index CA	0,116	48	0,118
dentin 3d	0,157	48	0,004
% dentin	0,192	48	0,000
PCA 2d	0,077	48	0,200*
PCA 3d	0,141	48	0,018
% PCA	0,107	48	0,200*
index PCA	0,86	48	0,200*
MCA 2d	0,86	48	0,200*
MCA 3d	0,108	48	0,200*
% MCA	0,122	48	0,072
index MCA	0,138	48	0,024
HCA 2d	0,072	48	0,200*
HCA 3d	0,078	48	0,200*
% HCA	0,087	48	0,200*
index HCA	0,101	48	0,200*
ECA 2d	0,084	48	0,200*
ECA 3d	0,111	48	0,182
% ECA	0,128	48	0,048
index ECA	0,121	48	0,075
PCH	0,097	48	0,200*
index PCH	0,144	48	0,015
MCH	0,106	48	0,200*
index MCH	0,099	48	0,200*
HCH	0,105	48	0,200*
index HCH	0,127	48	0,051
ECH	0,105	47	0,200*
index ECH	0,154	47	0,007
* Dies ist eine untere Grenze der echten Signifikanz			

Tabelle 35: Normalverteilung Unterfamilien, M¹

		Kolmogorov-Smirnov		
Maß	Unterfamilie	Statistik	df	Signifikanz
MD	Cercopithecinae	0,096	14	0,200*
	Colobinae	0,224	10	0,170
BLant	Cercopithecinae	0,150	14	0,200*
	Colobinae	0,190	10	0,200*
BLpost	Cercopithecinae	0,137	14	0,200*
	Colobinae	0,156	10	0,200*
CA(MDxBLmax)	Cercopithecinae	0,123	14	0,200*
	Colobinae	0,273	10	0,033
CA 2d	Cercopithecinae	0,116	14	0,200*
	Colobinae	0,266	10	0,044
CA 3d	Cercopithecinae	0,197	14	0,145
	Colobinae	0,292	10	0,016
index CA	Cercopithecinae	0,168	14	0,200*
	Colobinae	0,242	10	0,099
dentin 3d	Cercopithecinae	0,208	14	0,102
	Colobinae	0,213	10	0,200*
% dentin	Cercopithecinae	0,255	14	0,014
	Colobinae	0,193	10	0,200*
PrCA 2d	Cercopithecinae	0,156	14	0,200*
	Colobinae	0,288	10	0,019
PrCA 3d	Cercopithecinae	0,144	14	0,200*
	Colobinae	0,236	10	0,121
% PrCA	Cercopithecinae	0,205	14	0,112
	Colobinae	0,307	10	0,008
index PrCA	Cercopithecinae	0,202	14	0,127
	Colobinae	0,200	10	0,200*
PaCA 2d	Cercopithecinae	0,169	14	0,200*
	Colobinae	0,195	10	0,200*
PaCA 3d	Cercopithecinae	0,103	14	0,200*
	Colobinae	0,240	10	0,107
% PaCA	Cercopithecinae	0,226	14	0,051
	Colobinae	0,233	10	0,131
index PaCA	Cercopithecinae	0,196	14	0,151
	Colobinae	0,175	10	0,200*

Tabelle 36: Forts. Normalverteilung Unterfamilien, M¹

		Kolmogorov-Smirnov		
Maß	Unterfamilie	Statistik	df	Signifikanz
HCA 2d	Cercopithecinae	0,152	14	0,200*
	Colobinae	0,278	10	0,027
HCA 3d	Cercopithecinae	0,178	14	0,200*
	Colobinae	0,234	10	0,129
% HCA	Cercopithecinae	0,182	14	0,200*
	Colobinae	0,307	10	0,008
index HCA	Cercopithecinae	0,135	14	0,200*
	Colobinae	0,297	10	0,013
MCA 2d	Cercopithecinae	0,089	14	0,200*
	Colobinae	0,131	10	0,200*
MCA 3d	Cercopithecinae	0,152	14	0,200*
	Colobinae	0,173	10	0,200*
% MCA	Cercopithecinae	0,225	14	0,053
	Colobinae	0,193	10	0,200*
index MCA	Cercopithecinae	0,193	14	0,166
	Colobinae	0,148	10	0,200*
PrCH	Cercopithecinae	0,137	14	0,200*
	Colobinae	0,162	10	0,200*
index PrCH	Cercopithecinae	0,156	14	0,200*
	Colobinae	0,189	10	0,200*
PaCH	Cercopithecinae	0,163	14	0,200*
	Colobinae	0,264	10	0,047
index PaCH	Cercopithecinae	0,202	14	0,128
	Colobinae	0,302	10	0,010
HCH	Cercopithecinae	0,149	14	0,200*
	Colobinae	0,166	10	0,200*
index HCH	Cercopithecinae	0,173	14	0,200*
	Colobinae	0,239	10	0,111
MCH	Cercopithecinae	0,179	14	0,200*
	Colobinae	0,199	10	0,200*
index MCH	Cercopithecinae	0,187	14	0,200*
	Colobinae	0,248	10	0,081

* Dies ist eine untere Grenze der echten Signifikanz

Tabelle 37: Normalverteilung Unterfamilien, M²

		Kolmogorov-Smirnov		
Maß	Unterfamilie	Statistik	df	Signifikanz
MD	Cercopithecinae	0,127	14	0,200*
	Colobinae	0,286	10	0,020
BLant	Cercopithecinae	0,162	14	0,200*
	Colobinae	0,144	10	0,200*
BLpost	Cercopithecinae	0,088	14	0,200*
	Colobinae	0,173	10	0,200*
CA(MDxBLmax)	Cercopithecinae	0,120	14	0,200*
	Colobinae	0,218	10	0,196
CA 2d	Cercopithecinae	0,117	14	0,200*
	Colobinae	0,207	10	0,200*
CA 3d	Cercopithecinae	0,197	14	0,146
	Colobinae	0,217	10	0,200*
index CA	Cercopithecinae	0,164	14	0,200*
	Colobinae	0,152	10	0,200*
dentin 3d	Cercopithecinae	0,286	14	0,003
	Colobinae	0,303	10	0,010
% dentin	Cercopithecinae	0,289	14	0,002
	Colobinae	0,262	10	0,051
PrCA 2d	Cercopithecinae	0,119	14	0,200*
	Colobinae	0,206	10	0,200*
PrCA 3d	Cercopithecinae	0,127	14	0,200*
	Colobinae	0,191	10	0,200*
% PrCA	Cercopithecinae	0,166	14	0,200*
	Colobinae	0,189	10	0,200*
index PrCA	Cercopithecinae	0,130	14	0,200*
	Colobinae	0,151	10	0,200*
PaCA 2d	Cercopithecinae	0,175	14	0,200*
	Colobinae	0,176	10	0,200*
PaCA 3d	Cercopithecinae	0,118	14	0,200*
	Colobinae	0,198	10	0,200*
% PaCA	Cercopithecinae	0,200	14	0,134
	Colobinae	0,303	10	0,010
index PaCA	Cercopithecinae	0,193	14	0,166
	Colobinae	0,182	10	0,200*

Tabelle 38: Forts. Normalverteilung Unterfamilien, M²

		Kolmogorov-Smirnov		
Maß	Unterfamilie	Statistik	df	Signifikanz
HCA 2d	Cercopithecinae	0,166	14	0,200*
	Colobinae	0,131	10	0,200*
HCA 3d	Cercopithecinae	0,138	14	0,200*
	Colobinae	0,223	10	0,175
% HCA	Cercopithecinae	0,146	14	0,200*
	Colobinae	0,192	10	0,200*
index HCA	Cercopithecinae	0,116	14	0,200*
	Colobinae	0,207	10	0,200*
MCA 2d	Cercopithecinae	0,160	14	0,200*
	Colobinae	0,145	10	0,200*
MCA 3d	Cercopithecinae	0,142	14	0,200*
	Colobinae	0,152	10	0,200*
% MCA	Cercopithecinae	0,215	14	0,079
	Colobinae	0,291	10	0,016
index MCA	Cercopithecinae	0,207	14	0,105
	Colobinae	0,233	10	0,133
PrCH	Cercopithecinae	0,166	14	0,200*
	Colobinae	0,153	10	0,200*
index PrCH	Cercopithecinae	0,139	14	0,200*
	Colobinae	0,195	10	0,200*
PaCH	Cercopithecinae	0,180	14	0,200*
	Colobinae	0,175	10	0,200*
index PaCH	Cercopithecinae	0,243	14	0,025
	Colobinae	0,230	10	0,142
HCH	Cercopithecinae	0,168	14	0,200*
	Colobinae	0,209	10	0,200*
index HCH	Cercopithecinae	0,206	14	0,112
	Colobinae	0,259	10	0,056
MCH	Cercopithecinae	0,211	14	0,092
	Colobinae	0,169	10	0,200*
index MCH	Cercopithecinae	0,243	14	0,025
	Colobinae	0,185	10	0,200*

* Dies ist eine untere Grenze der echten Signifikanz

Tabelle 39: Normalverteilung Unterfamilien, M₂

		Kolmogorov-Smirnov		
Maß	Unterfamilie	Statistik	df	Signifikanz
MD	Cercopithecinae	0,117	25	0,200*
	Colobinae	0,244	23	0,001
BLant	Cercopithecinae	0,074	25	0,200*
	Colobinae	0,172	23	0,076
BLpost	Cercopithecinae	0,086	25	0,200*
	Colobinae	0,151	23	0,190
CA(MDxBLmax)	Cercopithecinae	0,121	25	0,200*
	Colobinae	0,205	23	0,013
CA 2d	Cercopithecinae	0,141	25	0,200*
	Colobinae	0,178	23	0,058
CA 3d	Cercopithecinae	0,158	25	0,110
	Colobinae	0,147	23	0,200*
index CA	Cercopithecinae	0,136	25	0,200*
	Colobinae	0,176	23	0,061
dentin 3d	Cercopithecinae	0,179	25	0,038
	Colobinae	0,175	23	0,065
% dentin	Cercopithecinae	0,205	25	0,008
	Colobinae	0,180	23	0,050
PCA 2d	Cercopithecinae	0,099	25	0,200*
	Colobinae	0,126	23	0,200*
PCA 3d	Cercopithecinae	0,175	25	0,046
	Colobinae	0,151	23	0,186
% PCA	Cercopithecinae	0,130	25	0,200*
	Colobinae	0,099	23	0,200*
index PCA	Cercopithecinae	0,154	25	0,127
	Colobinae	0,097	23	0,200*
MCA 2d	Cercopithecinae	0,111	25	0,200*
	Colobinae	0,184	23	0,041
MCA 3d	Cercopithecinae	0,101	25	0,200*
	Colobinae	0,217	23	0,006
% MCA	Cercopithecinae	0,150	25	0,152
	Colobinae	0,107	23	0,200*
index MCA	Cercopithecinae	0,215	25	0,005
	Colobinae	0,131	23	0,200*

Tabelle 40: Forts. Normalverteilung Unterfamilien, M₂

		Kolmogorov-Smirnov		
Maß	Unterfamilie	Statistik	df	Signifikanz
HCA 2d	Cercopithecinae	0,080	25	0,200*
	Colobinae	0,117	23	0,200*
HCA 3d	Cercopithecinae	0,126	25	0,200*
	Colobinae	0,104	23	0,200*
% HCA	Cercopithecinae	0,116	25	0,200*
	Colobinae	0,088	23	0,200*
index HCA	Cercopithecinae	0,179	25	0,037
	Colobinae	0,122	23	0,200*
ECA 2d	Cercopithecinae	0,103	25	0,200*
	Colobinae	0,083	23	0,200*
ECA 3d	Cercopithecinae	0,133	25	0,200*
	Colobinae	0,185	23	0,041
% ECA	Cercopithecinae	0,134	25	0,200*
	Colobinae	0,133	23	0,200*
index ECA	Cercopithecinae	0,103	25	0,200*
	Colobinae	0,214	23	0,007
PCH	Cercopithecinae	0,116	25	0,200*
	Colobinae	0,159	23	0,136
index PCH	Cercopithecinae	0,126	25	0,200*
	Colobinae	0,200	23	0,018
MCH	Cercopithecinae	0,096	25	0,200*
	Colobinae	0,209	23	0,010
index MCH	Cercopithecinae	0,111	25	0,200*
	Colobinae	0,141	23	0,200*
HCH	Cercopithecinae	0,174	25	0,049
	Colobinae	0,143	23	0,200*
index HCH	Cercopithecinae	0,186	25	0,025
	Colobinae	0,177	23	0,058
ECH	Cercopithecinae	0,144	25	0,196
	Colobinae	0,183	22	0,053
index ECH	Cercopithecinae	0,163	25	0,087
	Colobinae	0,202	22	0,020

* Dies ist eine untere Grenze der echten Signifikanz

A.3 t-Test: Mittelwertvergleich zwischen den Unterfamilien

Tabelle 41: t-Test: Vergleich zwischen Cercopithecinen und Colobinen, M¹

Maß	T	df*	Sig. 2-seitig
MD	-0,723	22	0,477
BL ant	-0,517	14,358	0,613
BL post	-0,722	13,517	0,483
CA (MDxBLmax)	-0,719	13,912	0,484
CA 2D	-0,742	13,928	0,470
CA 3D	-2,004	13,823	0,065
index CA	-3,056	22	0,006
dentin 3D	0,025	22	0,980
% dentin	0,487	22	0,631
PrCA 2D	0,330	22	0,745
PrCA 3D	-1,311	13,890	0,211
% PrCA	1,072	22	0,295
index PrCA	-3,334	22	0,003
PaCA 2D	-1,248	13,748	0,233
PaCA 3D	-2,032	22	0,054
% PaCA	-0,791	22	0,437
index PaCA	-2,063	22	0,051
HCA 2D	-0,249	22	0,806
HCA 3D	-0,960	14,5338	0,353
% HCA	1,581	22	0,128
index HCA	-1,218	22	0,236
MCA 2D	-1,519	22	0,143
MCA 3D	-2,504	22	0,020
% MCA	-1,551	22	0,135
index MCA	-2,499	22	0,020
PrCH	-2,029	22	0,055
index PrCH	-1,867	22	0,075
PaCH	-2,802	22	0,010
index PaCH	-2,913	22	0,008
HCH	-1,111	22	0,279
index HCH	-0,949	22	0,353
MCH	-3,329	22	0,003
index MCH	-4,158	19,577	0,001

*Die Werte mit den Nachkommastellen ergeben sich durch Varianzinhomogenität

Tabelle 42: t-Test: Vergleich zwischen Cercopithecinen und Colobinen, M²

Maß	T	df*	Sig. 2-seitig
MD	0,498	13,157	0,627
BL ant	0,377	22	0,710
BL post	-0,458	22	0,652
CA (MDxBLmax)	0,363	14,151	0,722
CA 2D	0,274	14,641	0,788
CA 3D	-1,966	22	0,062
index CA	-4,165	22	0,000
dentin 3D	-0,154	22	0,879
% dentin	0,329	22	0,746
PrCA 2D	2,009	22	0,057
PrCA 3D	-0,392	22	0,699
% PrCA	3,877	22	0,001
index PrCA	-3,498	22	0,002
PaCA 2D	0,227	22	0,822
PaCA 3D	-2,008	22	0,057
% PaCA	-0,550	22	0,588
index PaCA	-4,185	22	0,000
HCA 2D	-0,176	12,773	0,863
HCA 3D	-1,402	22	0,175
% HCA	1,079	22	0,292
index HCA	-1,939	22	0,065
MCA 2D	-1,254	22	0,223
MCA 3D	-3,245	22	0,004
% MCA	-3,212	22	0,004
index MCA	-4,500	22	0,000
PrCH	-1,142	22	0,266
index PrCH	-1,217	22	0,236
PaCH	-3,913	22	0,001
index PaCH	-4,395	22	0,000
HCH	-1,144	22	0,265
index HCH	-1,308	22	0,204
MCH	-4,026	22	0,001
index MCH	-4,433	22	0,000
*Die Werte mit den Nachkommastellen ergeben sich durch Varianzinhomogenität			

Tabelle 43: t-Test: Vergleich zwischen Cercopithecinen und Colobinen, M₂

Maß	T	df*	Sig. 2-seitig
MD	-1,758	46	0,085
BL ant	-1,132	46	0,263
BL post	0,400	46	0,032
CA (MDxBLmax)	-1,680	46	0,100
CA 2D	-1,017	46	0,314
CA 3D	-5,256	46	0,000
index CA	-7,201	46	0,000
dentin 3D	1,216	42,598	0,231
% dentin	2,090	36,456	0,044
PCA 2D	2,132	46	0,038
PCA 3D	-2,360	46	0,023
% PCA	7,524	46	0,000
index PCA	-5,361	46	0,000
MCA 2D	0,191	46	0,849
MCA 3D	-5,355	46	0,000
% MCA	0,843	46	0,404
index MCA	-8,042	46	0,000
HCA 2D	-1,127	46	0,266
HCA 3D	-4,504	46	0,000
% HCA	-0,094	46	0,926
index HCA	-5,568	46	0,000
ECA 2D	-4,959	46	0,000
ECA 3D	-7,775	46	0,000
% ECA	-7,368	37,914	0,000
index ECA	-6,070	46	0,000
PCH	-3,833	46	0,000
index PCH	-3,744	43,010	0,001
MCH	-7,128	46	0,000
index MCH	-7,418	46	0,000
HCH	-5,053	46	0,000
index HCH	-4,995	42,263	0,000
ECH	-8,723	41,982	0,000
index ECH	-8,948	35,589	0,000

*Die Werte mit den Nachkommastellen ergeben sich durch Varianzinhomogenität

A.4 ANOVA

Tabelle 44: Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M¹

Maß		Quadrat- summe	df	Mittel der Quadrate	F	Signi- fikanz
MD	Zwischen den Gruppen	5,875	4	1,469	6,170	0,002
	Innerhalb der Gruppen	4,522	19	0,238		
	Gesamt	10,397	23			
BL ant	Zwischen den Gruppen	3,238	4	0,809	7,173	0,001
	Innerhalb der Gruppen	2,144	19	0,113		
	Gesamt	5,382	23			
BL post	Zwischen den Gruppen	4,202	4	1,050	10,502	0,000
	Innerhalb der Gruppen	1,901	19	0,100		
	Gesamt	6,102	23			
CA (MDxBLmax)	Zwischen den Gruppen	540,192	4	135,048	16,100	0,000
	Innerhalb der Gruppen	159,372	19	8,388		
	Gesamt	699,564	23			
CA 2D	Zwischen den Gruppen	353,938	4	88,484	17,164	0,000
	Innerhalb der Gruppen	97,950	19	5,155		
	Gesamt	451,887	23			
CA 3D	Zwischen den Gruppen	2.048,101	4	512,025	18,785	0,000
	Innerhalb der Gruppen	517,877	19	27,257		
	Gesamt	2.565,977	23			
index CA	Zwischen den Gruppen	0,369	4	0,092	2,684	0,063
	Innerhalb der Gruppen	0,654	19	0,034		
	Gesamt	1,023	23			
dentin 3D	Zwischen den Gruppen	88,785	4	22,196	0,351	0,840
	Innerhalb der Gruppen	1.202,532	19	63,291		
	Gesamt	1.291,317	23			
% dentin	Zwischen den Gruppen	859,847	4	214,962	0,648	0,635
	Innerhalb der Gruppen	6.305,196	19	331,852		
	Gesamt	7.165,043	23			
PrCA 2D	Zwischen den Gruppen	26,302	4	6,575	7,134	0,001
	Innerhalb der Gruppen	17,511	19	0,922		
	Gesamt	43,813	23			
PrCA 3D	Zwischen den Gruppen	107,359	4	26,840	12,529	0,000
	Innerhalb der Gruppen	40,702	19	2,142		
	Gesamt	148,062	23			

Tabelle 45: Forts. Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M¹

Maß		Quadrat- summe	df	Mittel der Quadrate	F	Signi- fikanz
%PrCA	Zwischen den Gruppen	14,266	4	3,567	0,315	0,865
	Innerhalb der Gruppen	215,367	19	11,335		
	Gesamt	229,633	23			
index PrCA	Zwischen den Gruppen	0,459	4	0,115	4,118	0,014
	Innerhalb der Gruppen	0,530	19	0,028		
	Gesamt	0,989	23			
PaCA 2D	Zwischen den Gruppen	30,569	4	7,642	16,835	0,000
	Innerhalb der Gruppen	8,625	19	0,454		
	Gesamt	39,194	23			
PaCA 3D	Zwischen den Gruppen	227,516	4	56,879	7,068	0,001
	Innerhalb der Gruppen	152,897	19	8,047		
	Gesamt	380,414	23			
%PaCA	Zwischen den Gruppen	27,904	4	6,976	0,411	0,798
	Innerhalb der Gruppen	322,469	19	16,972		
	Gesamt	350,373	23			
index PaCA	Zwischen den Gruppen	0,495	4	0,124	1,298	0,306
	Innerhalb der Gruppen	1,811	19	0,095		
	Gesamt	2,305	23			
HCA 2D	Zwischen den Gruppen	26,772	4	6,693	9,186	0,000
	Innerhalb der Gruppen	13,844	19	0,729		
	Gesamt	40,616	23			
HCA 3D	Zwischen den Gruppen	93,854	4	23,464	8,688	0,000
	Innerhalb der Gruppen	51,312	19	2,701		
	Gesamt	145,166	23			
%HCA	Zwischen den Gruppen	28,718	4	7,179	0,570	0,688
	Innerhalb der Gruppen	239,481	19	12,604		
	Gesamt	268,199	23			
index HCA	Zwischen den Gruppen	0,158	4	0,039	0,695	0,604
	Innerhalb der Gruppen	1,077	19	0,057		
	Gesamt	1,234	23			
MCA 2D	Zwischen den Gruppen	11,733	4	2,933	4,881	0,007
	Innerhalb der Gruppen	11,419	19	0,601		
	Gesamt	23,153	23			

Tabelle 46: Forts. 2 Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M¹

Maß		Quadrat- summe	df	Mittel der Quadrate	F	Signi- fikanz
MCA 3D	Zwischen den Gruppen	118,127	4	29,532	4,451	0,010
	Innerhalb der Gruppen	126,058	19	6,635		
	Gesamt	244,184	23			
%MCA	Zwischen den Gruppen	49,170	4	12,292	0,925	0,470
	Innerhalb der Gruppen	252,379	19	13,283		
	Gesamt	301,548	23			
index MCA	Zwischen den Gruppen	0,705	4	0,176	1,639	0,206
	Innerhalb der Gruppen	2,043	19	0,108		
	Gesamt	2,747	23			
PrCH	Zwischen den Gruppen	2,485	4	0,621	2,517	0,076
	Innerhalb der Gruppen	4,690	19	0,247		
	Gesamt	7,175	23			
indexPrCH	Zwischen den Gruppen	0,065	4	0,016	1,602	0,215
	Innerhalb der Gruppen	0,192	19	0,010		
	Gesamt	0,257	23			
PaCH	Zwischen den Gruppen	4,176	4	1,044	5,046	0,006
	Innerhalb der Gruppen	3,931	19	0,207		
	Gesamt	8,108	23			
indexPaCH	Zwischen den Gruppen	0,093	4	0,023	3,351	0,031
	Innerhalb der Gruppen	0,131	19	0,007		
	Gesamt	0,224	23			
HCH	Zwischen den Gruppen	1,993	4	0,498	2,120	0,118
	Innerhalb der Gruppen	4,463	19	0,235		
	Gesamt	6,456	23			
indexHCH	Zwischen den Gruppen	0,044	4	0,011	1,122	0,376
	Innerhalb der Gruppen	0,186	19	0,010		
	Gesamt	0,229	23			
MCH	Zwischen den Gruppen	3,250	4	0,812	4,932	0,007
	Innerhalb der Gruppen	3,130	19	0,165		
	Gesamt	6,379	23			
indexMCH	Zwischen den Gruppen	0,081	4	0,020	4,112	0,014
	Innerhalb der Gruppen	0,094	19	0,005		
	Gesamt	0,175	23			

Tabelle 47: Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M²

Maß		Quadrat- summe	df	Mittel der Quadrate	F	Signi- fikanz
MD	Zwischen den Gruppen	5,15	4	1,29	9,65	0,00
	Innerhalb der Gruppen	2,54	19	0,13		
	Gesamt	7,68	23			
BLant	Zwischen den Gruppen	3,98	4	1,00	6,69	0,00
	Innerhalb der Gruppen	2,83	19	0,15		
	Gesamt	6,81	23			
BLpost	Zwischen den Gruppen	3,18	4	0,80	6,02	0,00
	Innerhalb der Gruppen	2,51	19	0,13		
	Gesamt	5,69	23			
CA (MDxBLmax)	Zwischen den Gruppen	647,31	4	161,83	8,69	0,00
	Innerhalb der Gruppen	353,68	19	18,61		
	Gesamt	1000,99	23			
CA 2d	Zwischen den Gruppen	382,57	4	95,64	7,89	0,00
	Innerhalb der Gruppen	230,31	19	12,12		
	Gesamt	612,88	23			
CA 3d	Zwischen den Gruppen	2880,45	4	720,11	12,29	0,00
	Innerhalb der Gruppen	1113,37	19	58,60		
	Gesamt	3993,83	23			
index CA	Zwischen den Gruppen	1,09	4	0,27	7,49	0,00
	Innerhalb der Gruppen	0,69	19	0,04		
	Gesamt	1,78	23			
dentin 3d	Zwischen den Gruppen	81,72	4	20,43	0,36	0,83
	Innerhalb der Gruppen	1073,39	19	56,49		
	Gesamt	1155,11	23			
% dentin	Zwischen den Gruppen	368,05	4	92,01	0,44	0,78
	Innerhalb der Gruppen	3988,80	19	209,94		
	Gesamt	4356,85	23			
PrCA 2d	Zwischen den Gruppen	52,34	4	13,09	10,63	0,00
	Innerhalb der Gruppen	23,39	19	1,23		
	Gesamt	75,73	23			
PrCA 3d	Zwischen den Gruppen	178,53	4	44,63	8,62	0,00
	Innerhalb der Gruppen	98,42	19	5,18		
	Gesamt	276,95	23			

Tabelle 48: Forts. Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M²

Maß		Quadrat- summe	df	Mittel der Quadrate	F	Signi- fikanz
%PrCA	Zwischen den Gruppen	86,23	4	21,56	4,12	0,01
	Innerhalb der Gruppen	99,53	19	5,24		
	Gesamt	185,76	23			
index PrCA	Zwischen den Gruppen	0,86	4	0,21	4,33	0,01
	Innerhalb der Gruppen	0,94	19	0,05		
	Gesamt	1,80	23			
PaCA 2D	Zwischen den Gruppen	25,60	4	6,40	5,28	0,00
	Innerhalb der Gruppen	23,04	19	1,21		
	Gesamt	48,65	23			
PaCA 3D	Zwischen den Gruppen	228,11	4	57,03	6,21	0,00
	Innerhalb der Gruppen	174,50	19	9,18		
	Gesamt	402,61	23			
%PaCA	Zwischen den Gruppen	28,68	4	7,17	0,79	0,55
	Innerhalb der Gruppen	172,07	19	9,06		
	Gesamt	200,75	23			
index PaCA	Zwischen den Gruppen	1,44	4	0,36	6,37	0,00
	Innerhalb der Gruppen	1,07	19	0,06		
	Gesamt	2,51	23			
HCA 2D	Zwischen den Gruppen	28,15	4	7,04	5,27	0,00
	Innerhalb der Gruppen	25,35	19	1,33		
	Gesamt	53,51	23			
HCA 3D	Zwischen den Gruppen	161,35	4	40,34	10,99	0,00
	Innerhalb der Gruppen	69,77	19	3,67		
	Gesamt	231,12	23			
%HCA	Zwischen den Gruppen	20,23	4	5,06	0,67	0,62
	Innerhalb der Gruppen	144,34	19	7,60		
	Gesamt	164,58	23			
index HCA	Zwischen den Gruppen	0,68	4	0,17	2,11	0,12
	Innerhalb der Gruppen	1,53	19	0,08		
	Gesamt	2,21	23			
MCA 2D	Zwischen den Gruppen	14,25	4	3,56	2,96	0,05
	Innerhalb der Gruppen	22,86	19	1,20		
	Gesamt	37,12	23			

Tabelle 49: Forts. 2 Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M²

Maß		Quadrat- summe	df	Mittel der Quadrate	F	Signi- fikanz
MCA 3D	Zwischen den Gruppen	209,08	4	52,27	8,72	0,00
	Innerhalb der Gruppen	113,86	19	5,99		
	Gesamt	322,94	23			
%MCA	Zwischen den Gruppen	92,52	4	23,13	2,82	0,05
	Innerhalb der Gruppen	156,01	19	8,21		
	Gesamt	248,53	23			
index MCA	Zwischen den Gruppen	1,71	4	0,43	9,75	0,00
	Innerhalb der Gruppen	0,83	19	0,04		
	Gesamt	2,55	23			
PrCH	Zwischen den Gruppen	3,74	4	0,93	2,45	0,08
	Innerhalb der Gruppen	7,26	19	0,38		
	Gesamt	11,00	23			
indexPrCH	Zwischen den Gruppen	0,08	4	0,02	1,66	0,20
	Innerhalb der Gruppen	0,24	19	0,01		
	Gesamt	0,33	23			
PaCH	Zwischen den Gruppen	5,90	4	1,48	7,54	0,00
	Innerhalb der Gruppen	3,72	19	0,20		
	Gesamt	9,62	23			
indexPaCH	Zwischen den Gruppen	0,16	4	0,04	6,10	0,00
	Innerhalb der Gruppen	0,12	19	0,01		
	Gesamt	0,28	23			
HCH	Zwischen den Gruppen	2,66	4	0,66	2,29	0,10
	Innerhalb der Gruppen	5,51	19	0,29		
	Gesamt	8,16	23			
indexHCH	Zwischen den Gruppen	0,05	4	0,01	1,36	0,28
	Innerhalb der Gruppen	0,19	19	0,01		
	Gesamt	0,25	23			
MCH	Zwischen den Gruppen	5,48	4	1,37	7,52	0,00
	Innerhalb der Gruppen	3,46	19	0,18		
	Gesamt	8,94	23			
indexMCH	Zwischen den Gruppen	0,15	4	0,04	6,47	0,00
	Innerhalb der Gruppen	0,11	19	0,01		
	Gesamt	0,26	23			

Tabelle 50: Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M₂

Maß		Quadrat- summe	df	Mittel der Quadrate	F	Signi- fikanz
MD	Zwischen den Gruppen	8,726	4	2,181	19,394	0,000
	Innerhalb der Gruppen	4,837	43	0,112		
	Gesamt	13,563	47			
BL ant	Zwischen den Gruppen	3,081	4	0,770	9,927	0,000
	Innerhalb der Gruppen	3,336	43	0,078		
	Gesamt	6,416	47			
BL post	Zwischen den Gruppen	5,178	4	1,295	11,343	0,000
	Innerhalb der Gruppen	4,907	43	0,114		
	Gesamt	10,086	47			
CA (MDxBLmax)	Zwischen den Gruppen	870,740	4	217,685	17,897	0,000
	Innerhalb der Gruppen	523,011	43	12,163		
	Gesamt	1.393,751	47			
CA 2D	Zwischen den Gruppen	423,542	4	105,885	11,351	0,000
	Innerhalb der Gruppen	401,122	43	9,328		
	Gesamt	824,664	47			
CA 3D	Zwischen den Gruppen	7.827,006	4	1.956,751	19,615	0,000
	Innerhalb der Gruppen	4.289,628	43	99,759		
	Gesamt	12.116,634	47			
index CA	Zwischen den Gruppen	4,716	4	1,179	20,311	0,000
	Innerhalb der Gruppen	2,496	43	0,058		
	Gesamt	7,212	47			
dentin 3D	Zwischen den Gruppen	200,017	4	50,004	1,303	0,284
	Innerhalb der Gruppen	1.649,743	43	38,366		
	Gesamt	1.849,760	47			
Prozent dentin	Zwischen den Gruppen	1.713,464	4	428,366	2,137	0,093
	Innerhalb der Gruppen	8.620,300	43	200,472		
	Gesamt	10.333,764	47			
PCA 2D	Zwischen den Gruppen	47,771	4	11,943	12,262	0,000
	Innerhalb der Gruppen	41,882	43	0,974		
	Gesamt	89,653	47			
PCA 3D	Zwischen den Gruppen	279,610	4	69,902	7,914	0,000
	Innerhalb der Gruppen	379,829	43	8,833		
	Gesamt	659,439	47			

Tabelle 51: Forts. Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M_2

Maß		Quadrat- summe	df	Mittel der Quadrate	F	Signi- fikanz
% PCA	Zwischen den Gruppen	264,485	4	66,121	16,016	0,000
	Innerhalb der Gruppen	177,521	43	4,128		
	Gesamt	442,006	47			
index PCA	Zwischen den Gruppen	2,878	4	0,720	12,540	0,000
	Innerhalb der Gruppen	2,468	43	0,057		
	Gesamt	5,346	47			
MCA 2D	Zwischen den Gruppen	14,634	4	3,659	6,525	0,000
	Innerhalb der Gruppen	24,109	43	0,561		
	Gesamt	38,743	47			
MCA 3D	Zwischen den Gruppen	455,435	4	113,859	18,312	0,000
	Innerhalb der Gruppen	267,367	43	6,218		
	Gesamt	722,802	47			
% MCA	Zwischen den Gruppen	31,848	4	7,962	1,962	0,117
	Innerhalb der Gruppen	174,484	43	4,058		
	Gesamt	206,332	47			
index MCA	Zwischen den Gruppen	8,539	4	2,135	22,444	0,000
	Innerhalb der Gruppen	4,090	43	0,095		
	Gesamt	12,629	47			
HCA 2D	Zwischen den Gruppen	47,839	4	11,960	8,785	0,000
	Innerhalb der Gruppen	58,542	43	1,361		
	Gesamt	106,381	47			
HCA 3D	Zwischen den Gruppen	573,027	4	143,257	15,484	0,000
	Innerhalb der Gruppen	397,823	43	9,252		
	Gesamt	970,850	47			
%HCA	Zwischen den Gruppen	15,869	4	3,967	1,451	0,234
	Innerhalb der Gruppen	117,552	43	2,734		
	Gesamt	133,421	47			
index HCA	Zwischen den Gruppen	3,861	4	0,965	13,502	0,000
	Innerhalb der Gruppen	3,074	43	0,071		
	Gesamt	6,935	47			
ECA 2D	Zwischen den Gruppen	45,068	4	11,267	14,502	0,000
	Innerhalb der Gruppen	33,409	43	0,777		
	Gesamt	78,477	47			

Tabelle 52: Forts. 2 Mittelwertvergleich zwischen den Arten, M_2

Maß		Quadrat- summe	df	Mittel der Quadrate	F	Signi- fikanz
ECA 3D	Zwischen den Gruppen	782,866	4	195,716	31,140	0,000
	Innerhalb der Gruppen	270,261	43	6,285		
	Gesamt	1.053,127	47			
%ECA	Zwischen den Gruppen	282,538	4	70,635	15,358	0,000
	Innerhalb der Gruppen	197,767	43	4,599		
	Gesamt	480,305	47			
index ECA	Zwischen den Gruppen	5,482	4	1,370	11,780	0,000
	Innerhalb der Gruppen	5,002	43	0,116		
	Gesamt	10,484	47			
PCH	Zwischen den Gruppen	10,147	4	2,537	6,927	0,000
	Innerhalb der Gruppen	15,747	43	0,366		
	Gesamt	25,894	47			
indexPCH	Zwischen den Gruppen	0,311	4	0,078	6,067	0,001
	Innerhalb der Gruppen	0,551	43	0,013		
	Gesamt	0,862	47			
MCH	Zwischen den Gruppen	16,805	4	4,201	19,381	0,000
	Innerhalb der Gruppen	9,321	43	0,217		
	Gesamt	26,127	47			
indexMCH	Zwischen den Gruppen	0,500	4	0,125	17,813	0,000
	Innerhalb der Gruppen	0,302	43	0,007		
	Gesamt	0,802	47			
HCH	Zwischen den Gruppen	16,726	4	4,182	11,586	0,000
	Innerhalb der Gruppen	15,519	43	0,361		
	Gesamt	32,245	47			
indexHCH	Zwischen den Gruppen	0,534	4	0,133	10,675	0,000
	Innerhalb der Gruppen	0,538	43	0,013		
	Gesamt	1,072	47			
ECH	Zwischen den Gruppen	24,219	4	6,055	28,613	0,000
	Innerhalb der Gruppen	8,888	42	0,212		
	Gesamt	33,107	46			
indexECH	Zwischen den Gruppen	0,745	4	0,186	24,671	0,000
	Innerhalb der Gruppen	0,317	42	0,008		
	Gesamt	1,062	46			

A.5 Faktorenanalyse

A.5.1 Tabellen

Tabelle 53: Erklärte Gesamtvarianz, M¹

Komponente	Summen von quadrierten Faktorladungen für Extraktion*			Rotierte Summe der quadrierten Ladungen		
	Gesamt	% der Varianz	Kum. %	Gesamt	% der Varianz	Kum. %
1	14,315	43,377	43,377	10,108	30,630	30,630
2	8,958	27,146	70,524	9,941	30,123	60,753
3	5,659	17,147	87,671	8,514	25,799	86,552
4	1,664	5,041	92,713	2,033	6,160	92,713
*= Anfängliche Eigenwerte						

Tabelle 54: Erklärte Gesamtvarianz, M²

Komponente	Summen von quadrierten Faktorladungen für Extraktion*			Rotierte Summe der quadrierten Ladungen		
	Gesamt	% der Varianz	Kum. %	Gesamt	% der Varianz	Kum. %
1	15,158	45,932	45,932	10,547	31,960	31,960
2	8,792	26,642	72,574	9,564	28,980	60,940
3	5,935	17,986	90,560	9,047	27,414	88,355
4	1,044	3,164	93,724	1,772	5,370	93,724
*= Anfängliche Eigenwerte						

Tabelle 55: Erklärte Gesamtvarianz, M_2

Komponente	Summen von quadrierten Faktorladungen für Extraktion*			Rotierte Summe der quadrierten Ladungen		
	Gesamt	% der Varianz	Kum. %	Gesamt	% der Varianz	Kum. %
1	18,988	57,540	57,540	15,399	46,662	46,662
2	6,996	21,201	78,741	8,937	27,082	73,744
3	3,253	9,858	88,600	4,104	12,435	86,179
4	1,261	3,821	92,421	2,060	6,242	92,421
*= Anfängliche Eigenwerte						

Tabelle 56: Rotierte Komponentenmatrix, M^{1*}

Maß	Komponente			
	1	2	3	4
MD	0,824			
BLant	0,781			
BLpost	0,894			
CA(MDxBLmax)	0,970			
CA 2d	0,976			
CA 3d	0,773	0,542		
index CA		0,804		
dentin 3d			-0,757	
% dentin			-0,748	0,554
PrCA 2d	0,909			
PrCA 3d	0,773			
% PrCA		-0,808		
index PrCA			0,817	
PaCA 2d	0,874			
PaCA 3d	0,650	0,735		
% PaCA		0,750		
index PaCA		0,927		
HCA 2d	0,947			
HCA 3d	0,732		0,632	
% HCA		-0,860		
index HCA			0,862	
MCA 2d	0,757			
MCA 3d	0,521	0,786		
% MCA		0,710		
index MCA		0,820		
PrCH			0,951	
index PrCH			0,967	
PaCH		0,839		
index PaCH		0,840		
HCH			0,935	
index HCH			0,960	
MCH		0,831		
index MCH	0,825			
* Ladungen $\geq 0,500$				

Tabelle 57: Rotierte Komponentenmatrix, M^{2*}

Maß	Komponente			
	1	2	3	4
MD	0,952			
BLant	0,962			
BLpost	0,927			
CA(MD×BLmax)	0,996			
CA 2d	0,993			
CA 3d	0,754			
index CA		0,635	0,743	
dentin 3d		-0,870		
% dentin		-0,912		
PrCA 2d	0,887			
PrCA 3d	0,741	0,636		
% PrCA			-0,839	
index PrCA		0,781	0,535	
PaCA 2d	0,897			
PaCA 3d	0,710		0,591	
% PaCA		-0,504		0,707
index PaCA			0,825	
HCA 2d	0,887			
HCA 3d	0,736	0,545		
% HCA			-0,558	-0,721
index HCA		0,878		
MCA 2d	0,775			
MCA 3d	0,595		0,773	
% MCA			0,881	
index MCA			0,870	
PrCH		0,934		
index PrCH		0,953		
PaCH			0,789	
index PaCH		0,535	0,804	
HCH		0,926		
index HCH		0,949		
MCH			0,863	
index MCH			0,872	

* Ladungen $\geq 0,500$

Tabelle 58: Rotierte Komponentenmatrix, M₂

Maß	Komponente			
	1	2	3	4
MD		0,893		
BLant		0,937		
BLpost		0,907		
CA(MD×BLmax)		0,959		
CA 2d		0,978		
CA 3d	0,747	0,576		
index CA	0,935			
dentin 3d	-0,835			
% dentin	-0,871			
PCA 2d		0,818		
PCA 3d	0,757	0,558		
% PCA			-0,896	
index PCA	0,922			
MCA 2d		0,865		
MCA 3d	0,671	0,635		
% MCA				-0,840
index MCA	0,871			
HCA 2d		0,913		
HCA 3d	0,724	0,570		
% HCA				0,829
index HCA	0,920			
ECA 2d		0,587	0,649	
ECA 3d	0,683		0,562	
% ECA			0,876	
index ECA	0,861			
PCH	0,944			
index PCH	0,969			
MCH	0,852			
index MCH	0,914			
HCH	0,921			
index HCH	0,946			
ECH	0,853			
index ECH	0,894			

* Ladungen $\geq 0,500$

A.5.2 Diagramme

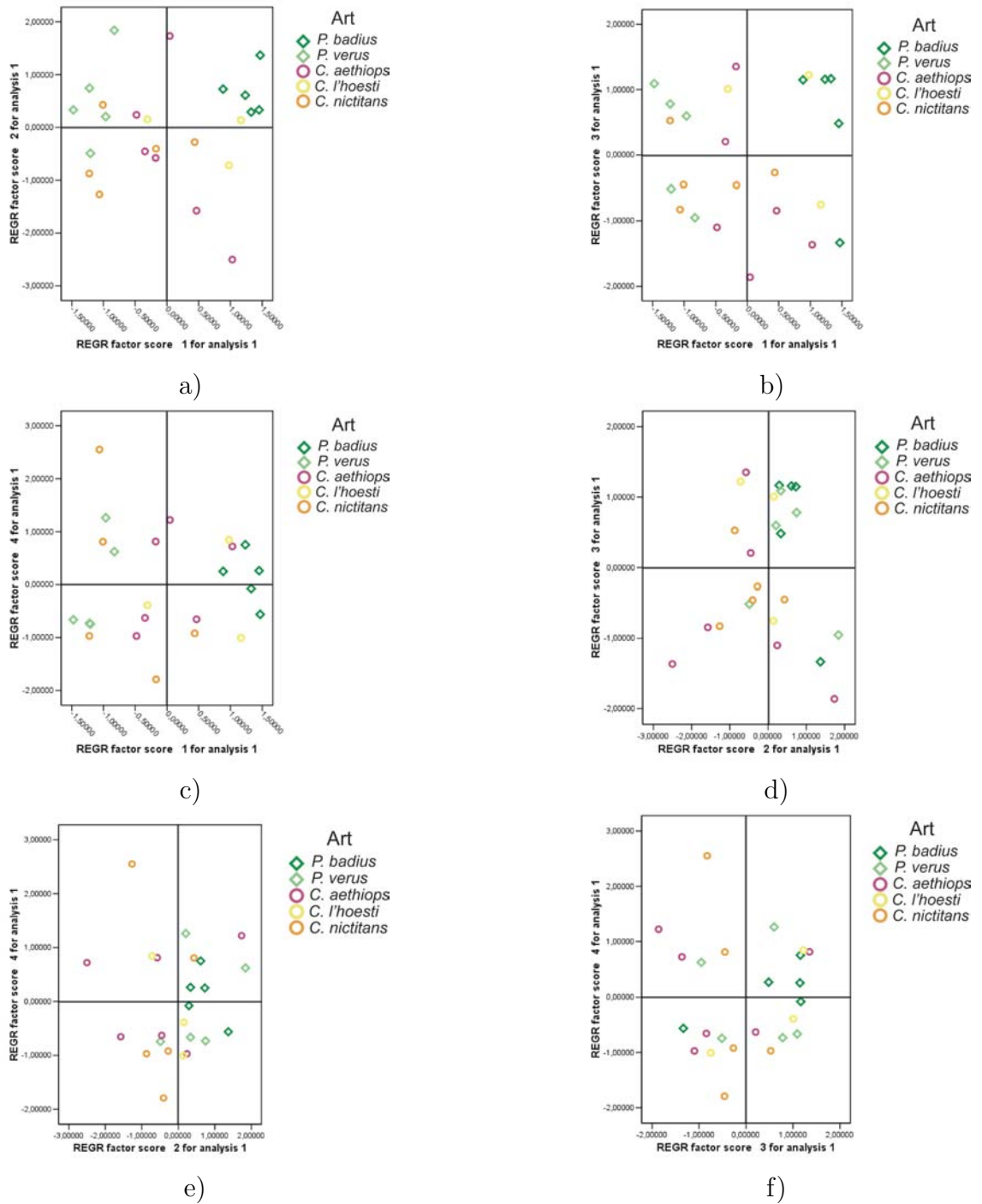
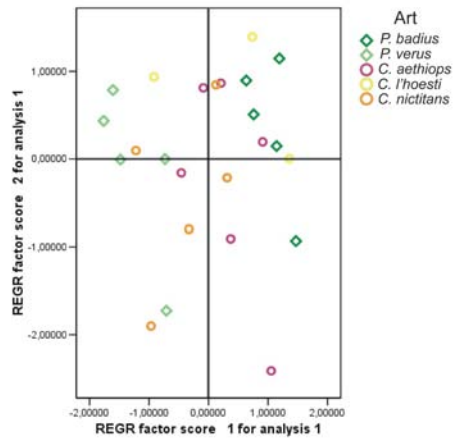
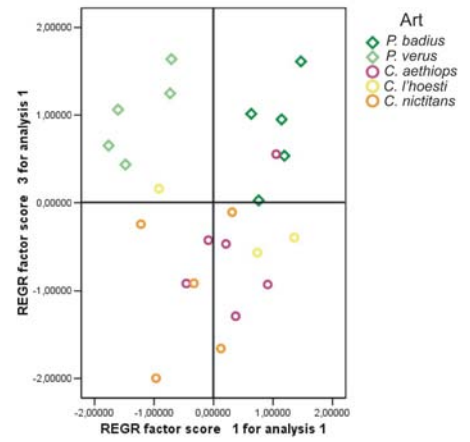


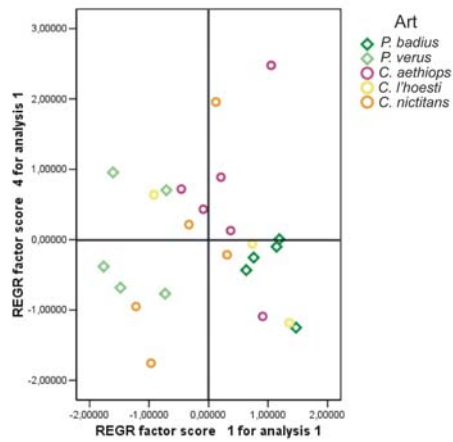
Abbildung 34: Streudiagramme der Faktorladungen, M^1 .



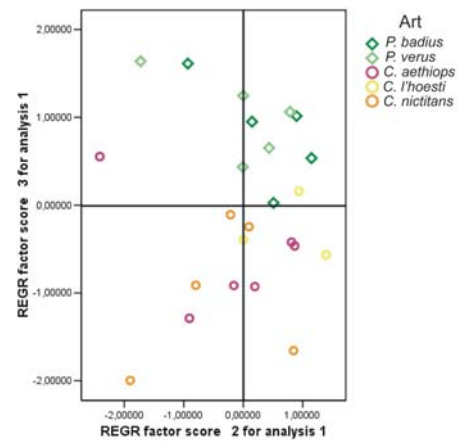
a)



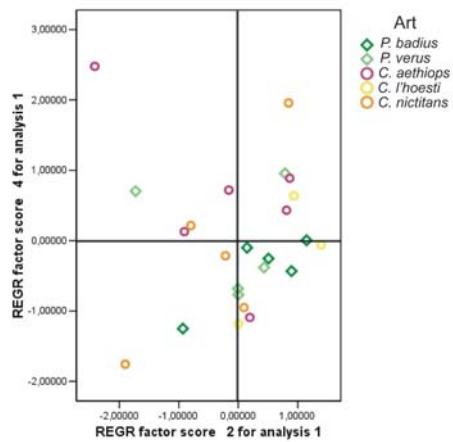
b)



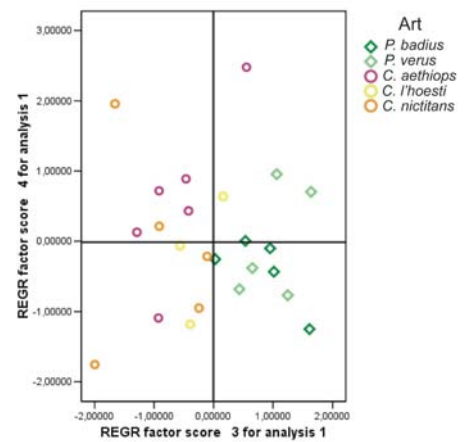
c)



d)

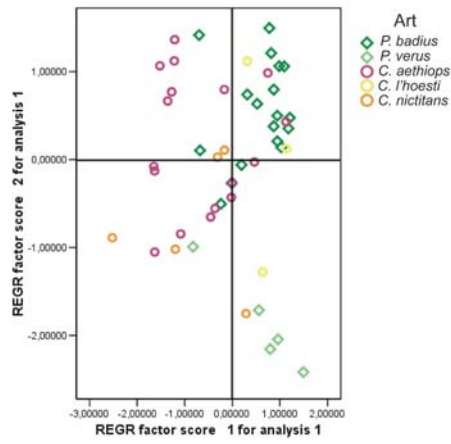


e)

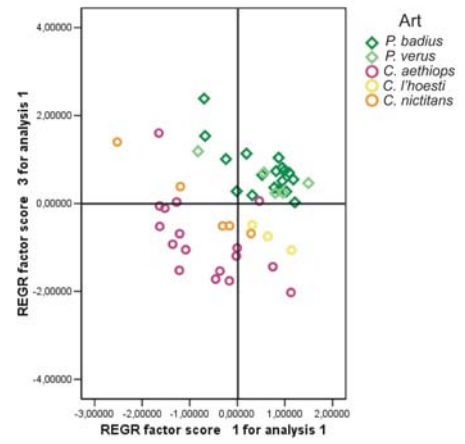


f)

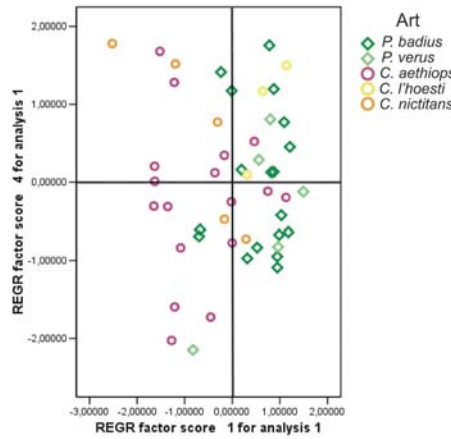
Abbildung 35: Streudiagramme der Faktorladungen, M^2 .



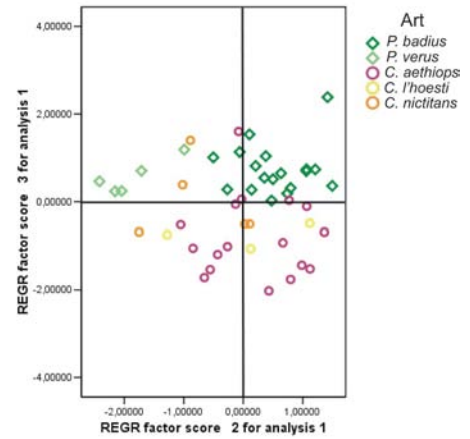
a)



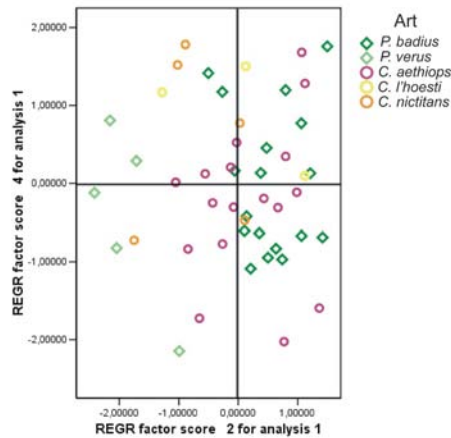
b)



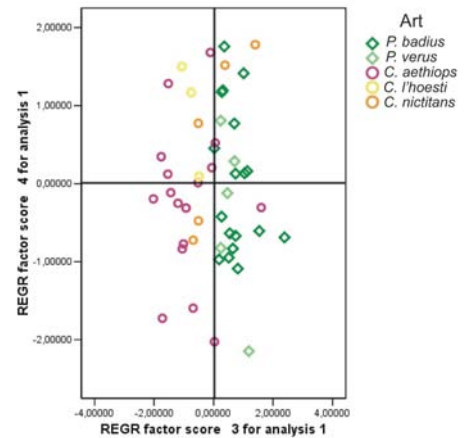
c)



d)



e)



f)

Abbildung 36: Streudiagramme der Faktorladungen, M_2 .

A.6 Diskriminanzanalyse

Tabelle 59: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Unterfamilien - M¹ Rohdaten

		Vorhergesagte Gruppenzugehörigkeit		
Unterfamilie		Colobinae	Cercopithecinae	Gesamt
Anzahl	Colobinae	10	0	10
	Cercopithecinae	2	12	14
%	Colobinae	100,0	0,0	100,0
	Cercopithecinae	14,3	85,7	100,0
91,7% wurden korrekt klassifiziert				

Tabelle 60: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Unterfamilien - M¹ Rohdaten ohne Einfluss der Zahngröße

		Vorhergesagte Gruppenzugehörigkeit		
Unterfamilie		Colobinae	Cercopithecinae	Gesamt
Anzahl	Colobinae	8	2	10
	Cercopithecinae	2	12	14
%	Colobinae	80,0	20,0	100,0
	Cercopithecinae	14,3	85,7	100,0
83,3% wurden korrekt klassifiziert				

Tabelle 61: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Unterfamilien - M¹ Reliefindices

		Vorhergesagte Gruppenzugehörigkeit		
Unterfamilie		Colobinae	Cercopithecinae	Gesamt
Anzahl	Colobinae	8	2	10
	Cercopithecinae	2	12	14
%	Colobinae	80,0	20,0	100,0
	Cercopithecinae	14,3	85,7	100,0
83,3% wurden korrekt klassifiziert				

Tabelle 62: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Unterfamilien - M¹ Faktorladungen

		Vorhergesagte Gruppenzugehörigkeit		
Unterfamilie		Colobinae	Cercopithecinae	Gesamt
Anzahl	Colobinae	9	1	10
	Cercopithecinae	2	12	14
%	Colobinae	90,0	10,0	100,0
	Cercopithecinae	14,3	85,7	100,0
87,5% wurden korrekt klassifiziert				

Tabelle 63: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Arten - M¹ Rohdaten

		Vorhergesagte Gruppenzugehörigkeit					
Art		<i>P. badius</i>	<i>P. verus</i>	<i>C. aethiops</i>	<i>C. l'hoesti</i>	<i>C. nictitans</i>	Gesamt
Anzahl	<i>P. badius</i>	5	0	0	0	0	5
	<i>P. verus</i>	0	5	0	0	0	5
	<i>C. aethiops</i>	0	0	6	0	0	6
	<i>C. l'hoesti</i>	0	0	0	3	0	3
	<i>C. nictitans</i>	0	0	0	0	5	5
100,0% wurden korrekt klassifiziert							

Tabelle 64: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Arten - M¹ Rohdaten ohne Einfluss der Zahngröße

		Vorhergesagte Gruppenzugehörigkeit					
Art		<i>P. badius</i>	<i>P. verus</i>	<i>C. aethiops</i>	<i>C. l'hoesti</i>	<i>C. nictitans</i>	Gesamt
Anzahl	<i>P. badius</i>	5	0	0	0	0	5
	<i>P. verus</i>	0	5	0	0	0	5
	<i>C. aethiops</i>	0	0	6	0	0	6
	<i>C. l'hoesti</i>	1	1	0	1	0	3
	<i>C. nictitans</i>	0	0	0	0	5	5
91,7% wurden korrekt klassifiziert							

Tabelle 65: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Arten - M¹ Reliefindices

		Vorhergesagte Gruppenzugehörigkeit					
Art		<i>P. badius</i>	<i>P. verus</i>	<i>C. aethiops</i>	<i>C. l'hoesti</i>	<i>C. nictitans</i>	Gesamt
Anzahl	<i>P. badius</i>	5	0	0	0	0	5
	<i>P. verus</i>	1	2	0	1	1	5
	<i>C. aethiops</i>	0	0	4	1	1	6
	<i>C. l'hoesti</i>	1	0	1	0	1	3
	<i>C. nictitans</i>	0	1	1	0	3	5
58,3% wurden korrekt klassifiziert							

Tabelle 66: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Arten - M¹ Faktoren

		Vorhergesagte Gruppenzugehörigkeit					
Art		<i>P. badius</i>	<i>P. verus</i>	<i>C. aethiops</i>	<i>C. l'hoesti</i>	<i>C. nictitans</i>	Gesamt
Anzahl	<i>P. badius</i>	5	0	0	0	0	5
	<i>P. verus</i>	0	4	0	0	1	5
	<i>C. aethiops</i>	0	0	4	1	1	6
	<i>C. l'hoesti</i>	1	0	1	1	0	3
	<i>C. nictitans</i>	0	1	2	0	2	5
66,7% wurden korrekt klassifiziert							

Tabelle 67: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Unterfamilien - M² Rohdaten

		Vorhergesagte Gruppenzugehörigkeit		
Unterfamilie		Colobinae	Cercopithecinae	Gesamt
Anzahl	Colobinae	10	0	10
	Cercopithecinae	1	13	14
%	Colobinae	100,0	0,0	100,0
	Cercopithecinae	7,1	92,9	100,0
95,8% wurden korrekt klassifiziert				

Tabelle 68: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Unterfamilien - M² Rohdaten ohne Einfluss der Zahngröße

		Vorhergesagte Gruppenzugehörigkeit		
Unterfamilie		Colobinae	Cercopithecinae	Gesamt
Anzahl	Colobinae	10	0	10
	Cercopithecinae	0	14	14
%	Colobinae	100,0	0,0	100,0
	Cercopithecinae	0,0	100,0	100,0
100,0% wurden korrekt klassifiziert				

Tabelle 69: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Unterfamilien - M² Reliefindices

		Vorhergesagte Gruppenzugehörigkeit		
Unterfamilie		Colobinae	Cercopithecinae	Gesamt
Anzahl	Colobinae	9	1	10
	Cercopithecinae	1	13	14
%	Colobinae	90,0	10,0	100,0
	Cercopithecinae	7,1	92,9	100,0
91,7% wurden korrekt klassifiziert				

Tabelle 70: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Unterfamilien - M² Faktorladungen

		Vorhergesagte Gruppenzugehörigkeit		
Unterfamilie		Colobinae	Cercopithecinae	Gesamt
Anzahl	Colobinae	9	1	10
	Cercopithecinae	1	13	14
%	Colobinae	90,0	10,0	100,0
	Cercopithecinae	7,1	92,9	100,0
91,7% wurden korrekt klassifiziert				

Tabelle 71: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Arten - M² Rohdaten

		Vorhergesagte Gruppenzugehörigkeit					
Art		<i>P. badius</i>	<i>P. verus</i>	<i>C. aethiops</i>	<i>C. l'hoesti</i>	<i>C. nictitans</i>	Gesamt
Anzahl	<i>P. badius</i>	5	0	0	0	0	5
	<i>P. verus</i>	0	5	0	0	0	5
	<i>C. aethiops</i>	0	0	6	0	0	6
	<i>C. l'hoesti</i>	0	0	0	3	0	3
	<i>C. nictitans</i>	0	0	0	0	5	5
100,0% wurden korrekt klassifiziert							

Tabelle 72: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Arten - M² Rohdaten ohne Einfluss der Zahngröße

		Vorhergesagte Gruppenzugehörigkeit					
Art		<i>P. badius</i>	<i>P. verus</i>	<i>C. aethiops</i>	<i>C. l'hoesti</i>	<i>C. nictitans</i>	Gesamt
Anzahl	<i>P. badius</i>	5	0	0	0	0	5
	<i>P. verus</i>	0	5	0	0	0	5
	<i>C. aethiops</i>	0	0	6	0	0	6
	<i>C. l'hoesti</i>	0	0	0	3	0	3
	<i>C. nictitans</i>	0	0	0	0	5	5
100,0% wurden korrekt klassifiziert							

Tabelle 73: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Arten - M² Reliefindices

Art		Vorhergesagte Gruppenzugehörigkeit					Gesamt
		<i>P. badius</i>	<i>P. verus</i>	<i>C. aethiops</i>	<i>C. lhoesti</i>	<i>C. nictitans</i>	
Anzahl	<i>P. badius</i>	4	1	0	0	0	5
	<i>P. verus</i>	2	3	0	0	0	5
	<i>C. aethiops</i>	0	1	4	0	1	6
	<i>C. lhoesti</i>	1	0	1	1	0	3
	<i>C. nictitans</i>	0	0	2	0	3	5
62,5% wurden korrekt klassifiziert							

Tabelle 74: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Arten - M² Faktorladungen

Art		Vorhergesagte Gruppenzugehörigkeit					Gesamt
		<i>P. badius</i>	<i>P. verus</i>	<i>C. aethiops</i>	<i>C. lhoesti</i>	<i>C. nictitans</i>	
Anzahl	<i>P. badius</i>	4	0	0	1	0	5
	<i>P. verus</i>	0	5	0	0	0	5
	<i>C. aethiops</i>	0	0	4	1	1	6
	<i>C. lhoesti</i>	0	1	0	2	0	3
	<i>C. nictitans</i>	0	1	2	0	2	5
70,8% wurden korrekt klassifiziert							

Tabelle 75: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Unterfamilien - M₂ Rohdaten

Unterfamilie		Vorhergesagte Gruppenzugehörigkeit		Gesamt
		Colobinae	Cercopithecinae	
Anzahl	Colobinae	23	0	23
	Cercopithecinae	0	25	25
%	Colobinae	100,0	0,0	100,0
	Cercopithecinae	0,0	100,0	100,0
100,0% wurden korrekt klassifiziert				

Tabelle 76: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Unterfamilien - M₂ Rohdaten ohne Einfluss der Zahngröße

		Vorhergesagte Gruppenzugehörigkeit		Gesamt
		Colobinae	Cercopithecinae	
Anzahl	Colobinae	22	1	23
	Cercopithecinae	0	25	25
%	Colobinae	95,7	4,3	100,0
	Cercopithecinae	0,0	100,0	100,0
97,9% wurden korrekt klassifiziert				

Tabelle 77: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Unterfamilien - M₂ Reliefindices

		Vorhergesagte Gruppenzugehörigkeit		Gesamt
		Colobinae	Cercopithecinae	
Anzahl	Colobinae	22	1	23
	Cercopithecinae	2	23	25
%	Colobinae	95,7	4,3	100,0
	Cercopithecinae	8,0	92,0	100,0
93,8% wurden korrekt klassifiziert				

Tabelle 78: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Unterfamilien - M₂ Faktorladungen

		Vorhergesagte Gruppenzugehörigkeit		Gesamt
		Colobinae	Cercopithecinae	
Anzahl	Colobinae	23	0	23
	Cercopithecinae	2	23	25
%	Colobinae	100,0	0,0	100,0
	Cercopithecinae	8,0	92,0	100,0
95,8% wurden korrekt klassifiziert				

Tabelle 79: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Arten - M₂ Rohdaten

Art		Vorhergesagte Gruppenzugehörigkeit					Gesamt
		<i>P. badius</i>	<i>P. verus</i>	<i>C. aethiops</i>	<i>C. l'hoesti</i>	<i>C. nictitans</i>	
Anzahl	<i>P. badius</i>	18	0	0	0	0	18
	<i>P. verus</i>	0	5	0	0	0	5
	<i>C. aethiops</i>	0	0	17	0	0	17
	<i>C. l'hoesti</i>	0	0	0	3	0	3
	<i>C. nictitans</i>	0	0	0	0	5	5
100,0% wurden korrekt klassifiziert							

Tabelle 80: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Arten - M₂ Rohdaten ohne Einfluss der Zahngröße

		Vorhergesagte Gruppenzugehörigkeit					
Art		<i>P. badius</i>	<i>P. verus</i>	<i>C. aethiops</i>	<i>C. l'hoesti</i>	<i>C. nictitans</i>	Gesamt
Anzahl	<i>P. badius</i>	16	1	0	1	0	18
	<i>P. verus</i>	3	2	0	0	0	5
	<i>C. aethiops</i>	0	0	14	1	2	17
	<i>C. l'hoesti</i>	0	0	0	3	0	3
	<i>C. nictitans</i>	0	0	0	0	5	5
83,3% wurden korrekt klassifiziert							

Tabelle 81: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Arten - M₂ Reliefindices

		Vorhergesagte Gruppenzugehörigkeit					
Art		<i>P. badius</i>	<i>P. verus</i>	<i>C. aethiops</i>	<i>C. l'hoesti</i>	<i>C. nictitans</i>	Gesamt
Anzahl	<i>P. badius</i>	15	1	0	2	0	18
	<i>P. verus</i>	5	0	0	0	0	5
	<i>C. aethiops</i>	0	0	13	2	2	17
	<i>C. l'hoesti</i>	1	0	0	2	0	3
	<i>C. nictitans</i>	0	0	2	0	3	5
68,8% wurden korrekt klassifiziert							

Tabelle 82: Klassifizierungsergebnisse der Diskriminanzanalyse der Arten - M₂ Faktorladungen

		Vorhergesagte Gruppenzugehörigkeit					
Art		<i>P. badius</i>	<i>P. verus</i>	<i>C. aethiops</i>	<i>C. l'hoesti</i>	<i>C. nictitans</i>	Gesamt
Anzahl	<i>P. badius</i>	18	0	0	0	0	18
	<i>P. verus</i>	0	5	0	0	0	5
	<i>C. aethiops</i>	1	0	15	0	1	17
	<i>C. l'hoesti</i>	0	0	1	1	1	3
	<i>C. nictitans</i>	0	0	2	0	3	5
87,5% wurden korrekt klassifiziert							

A.7 t-Test: Mittelwertvergleich zwischen lingualen und bukkalen Maßen

Tabelle 83: t-Test: Vergleich zwischen lingualen und bukkalen Maßen, M¹ gesamte Stichprobe

Paar	T	df	Sig. 2-seitig
BL ant - BL post	4,502	23	0,000
PrCA 2D - PaCA 2D	0,654	23	0,519
PrCA 3D - PaCA 3D	-4,420	23	0,000
% PrCA - % PaCA	-4,541	23	0,000
index PrCA - index PaCA	-6,762	23	0,000
HCA 2D - MCA 2D	4,937	23	0,000
HCA 3D - MCA 3D	-1,277	23	0,214
% HCA - % MCA	-1,076	23	0,293
index HCA - index MCA	-6,199	23	0,000
PrCH - PaCH	-5,239	23	0,000
index PrCH - index PaCH	-5,551	23	0,000
HCH - MCH	-3,916	23	0,001
index HCH - index MCH	-4,037	23	0,001

Tabelle 84: t-Test: Vergleich zwischen lingualen und bukkalen Maßen, M¹ Cercopithecinae

Paar	T	df	Sig. 2-seitig
BL ant - BL post	3,334	13	0,005
PrCA 2D - PaCA 2D	1,800	13	0,095
PrCA 3D - PaCA 3D	-2,480	13	0,028
% PrCA - % PaCA	-2,576	13	0,023
index PrCA - index PaCA	-5,298	13	0,000
HCA 2D - MCA 2D	4,278	13	0,001
HCA 3D - MCA 3D	0,002	13	0,998
% HCA - % MCA	0,223	13	0,827
index HCA - index MCA	-3,751	13	0,002
PrCH - PaCH	-3,539	13	0,004
index PrCH - index PaCH	-3,758	13	0,002
HCH - MCH	-1,956	13	0,072
index HCH - index MCH	-1,996	13	0,067

Tabelle 85: t-Test: Vergleich zwischen lingualen und bukkalen Maßen, M¹ Colobinae

Paar	T	df	Sig. 2-seitig
BL ant - BL post	3,134	9	0,012
PrCA 2D - PaCA 2D	-1,418	9	0,190
PrCA 3D - PaCA 3D	-4,172	9	0,002
% PrCA - % PaCA	-4,398	9	0,002
index PrCA - index PaCA	-4,029	9	0,003
HCA 2D - MCA 2D	2,572	9	0,030
HCA 3D - MCA 3D	-2,145	9	0,061
% HCA - % MCA	-2,403	9	0,040
index HCA - index MCA	-5,580	9	0,000
PrCH - PaCH	-3,822	9	0,004
index PrCH - index PaCH	-4,048	9	0,003
HCH - MCH	-4,270	9	0,002
index HCH - index MCH	-4,530	9	0,001

Tabelle 86: t-Test: Vergleich zwischen lingualen und bukkalen Maßen, M² gesamte Stichprobe

Paar	T	df	Sig. 2-seitig
BL ant - BL post	12,454	23	0,000
PrCA 2D - PaCA 2D	2,180	23	0,040
PrCA 3D - PaCA 3D	-3,595	23	0,002
% PrCA - % PaCA	-3,504	23	0,002
index PrCA - index PaCA	-7,597	23	0,000
HCA 2D - MCA 2D	5,320	23	0,000
HCA 3D - MCA 3D	1,573	23	0,129
% HCA - % MCA	1,661	23	0,110
index HCA - index MCA	-3,249	23	0,004
PrCH - PaCH	-4,844	23	0,000
index PrCH - index PaCH	-5,074	23	0,000
HCH - MCH	-1,511	23	0,144
index HCH - index MCH	-1,512	23	0,144

Tabelle 87: t-Test: Vergleich zwischen lingualen und bukkalen Maßen, M² Cercopithecinae

Paar	T	df	Sig. 2-seitig
BL ant - BL post	13,194	13	0,000
PrCA 2D - PaCA 2D	2,909	13	0,012
PrCA 3D - PaCA 3D	-1,322	13	0,209
% PrCA - % PaCA	-1,338	13	0,204
index PrCA - index PaCA	-6,020	13	0,000
HCA 2D - MCA 2D	4,890	13	0,000
HCA 3D - MCA 3D	2,627	13	0,021
% HCA - % MCA	2,465	13	0,028
index HCA - index MCA	-2,074	13	0,059
PrCH - PaCH	-2,353	13	0,035
index PrCH - index PaCH	-2,501	13	0,027
HCH - MCH	0,361	13	0,724
index HCH - index MCH	0,438	13	0,669

Tabelle 88: t-Test: Vergleich zwischen lingualen und bukkalen Maßen, M² Colobinae

Paar	T	df	Sig. 2-seitig
BL ant - BL post	7,851	9	0,000
PrCA 2D - PaCA 2D	-0,752	9	0,471
PrCA 3D - PaCA 3D	-5,673	9	0,000
% PrCA - % PaCA	-5,128	9	0,001
index PrCA - index PaCA	-4,861	9	0,001
HCA 2D - MCA 2D	2,539	9	0,032
HCA 3D - MCA 3D	-0,901	9	0,391
% HCA - % MCA	-0,880	9	0,402
index HCA - index MCA	-2,759	9	0,022
PrCH - PaCH	-5,904	9	0,000
index PrCH - index PaCH	-6,271	9	0,000
HCH - MCH	-2,780	9	0,021
index HCH - index MCH	-2,860	9	0,019

Tabelle 89: t-Test: Vergleich zwischen lingualen und bukkalen Maßen, M₂ gesamte Stichprobe

Paar	T	df	Sig. 2-seitig
BL ant - BL post	-1,675	47	0,101
PrCA 2D - PaCA 2D	18,155	47	0,000
PrCA 3D - PaCA 3D	0,206	47	0,838
% PrCA - % PaCA	0,571	47	0,571
index PrCA - index PaCA	-19,744	47	0,000
HCA 2D - MCA 2D	14,502	47	0,000
HCA 3D - MCA 3D	6,827	47	0,000
% HCA - % MCA	7,020	47	0,000
index HCA - index MCA	-10,639	47	0,000
PrCH - PaCH	-10,421	47	0,000
index PrCH - index PaCH	-10,872	47	0,000
HCH - MCH	-3,422	46	0,001
index HCH - index MCH	-3,446	46	0,001

Tabelle 90: t-Test: Vergleich zwischen lingualen und bukkalen Maßen, M₂ Cercopithecinae

Paar	T	df	Sig. 2-seitig
BL ant - BL post	3,329	24	0,003
PrCA 2D - PaCA 2D	14,776	24	0,000
PrCA 3D - PaCA 3D	3,011	24	0,006
% PrCA - % PaCA	3,039	24	0,006
index PrCA - index PaCA	-14,467	24	0,000
HCA 2D - MCA 2D	13,279	24	0,000
HCA 3D - MCA 3D	7,616	24	0,000
% HCA - % MCA	9,136	24	0,000
index HCA - index MCA	-7,796	24	0,000
PrCH - PaCH	-5,916	24	0,000
index PrCH - index PaCH	-6,032	24	0,000
HCH - MCH	-0,463	24	0,647
index HCH - index MCH	-0,474	24	0,640

Tabelle 91: t-Test: Vergleich zwischen lingualen und bukkalen Maßen, M₂ Colobinae

Paar	T	df	Sig. 2-seitig
BL ant - BL post	-7,065	22	0,000
PrCA 2D - PaCA 2D	12,145	22	0,000
PrCA 3D - PaCA 3D	-2,541	22	0,019
% PrCA - % PaCA	-2,698	22	0,0013
index PrCA - index PaCA	-23,917	22	0,000
HCA 2D - MCA 2D	8,828	22	0,000
HCA 3D - MCA 3D	2,868	22	0,009
% HCA - % MCA	2,561	22	0,018
index HCA - index MCA	-7,808	22	0,000
PrCH - PaCH	-10,392	22	0,000
index PrCH - index PaCH	-11,338	22	0,000
HCH - MCH	-4,586	21	0,000
index HCH - index MCH	-4,689	21	0,000

A.8 Streudiagramme

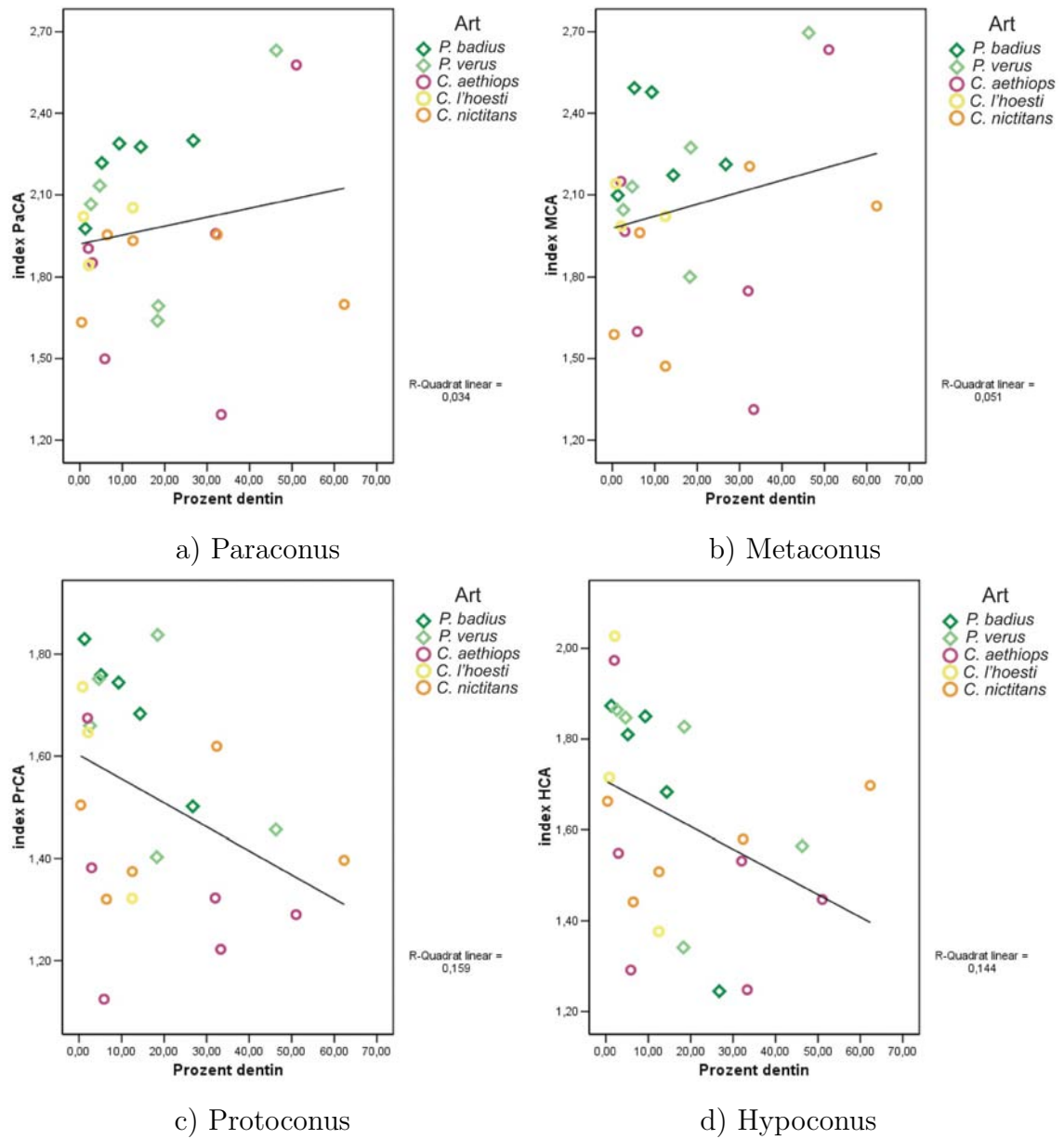
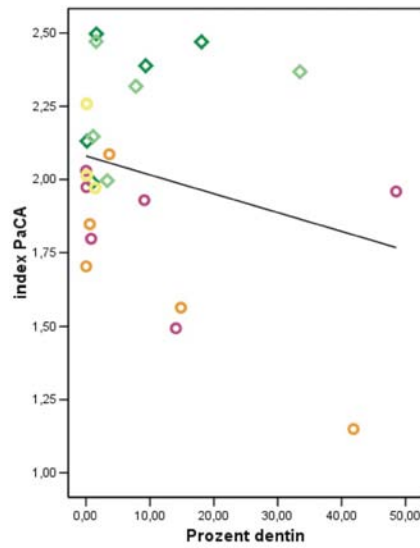
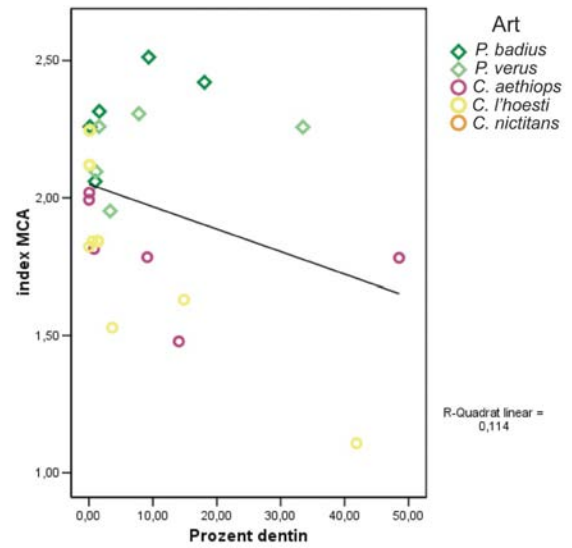


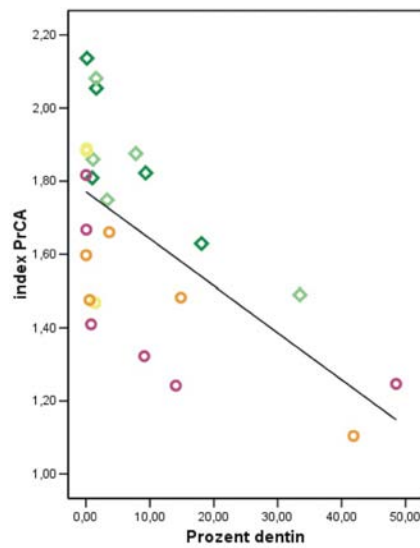
Abbildung 37: Streudiagramme der Veränderung der Reliefindices der Einzelhöcker ($\text{index}_{\text{Höcker}}$) mit zunehmender Abkattung (% dentin), M^1 .



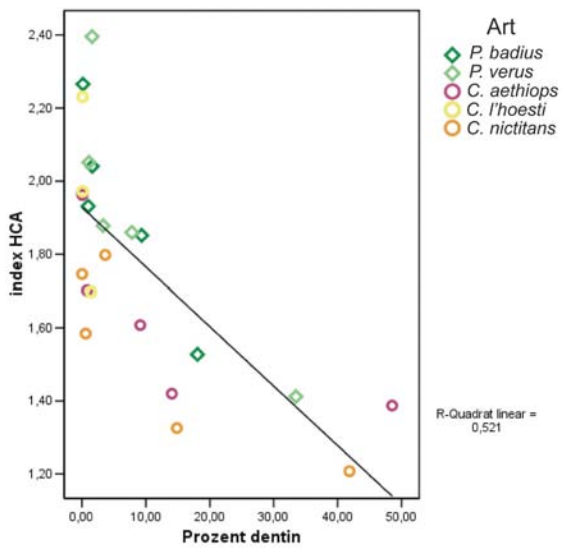
a) Paraconus



b) Metaconus

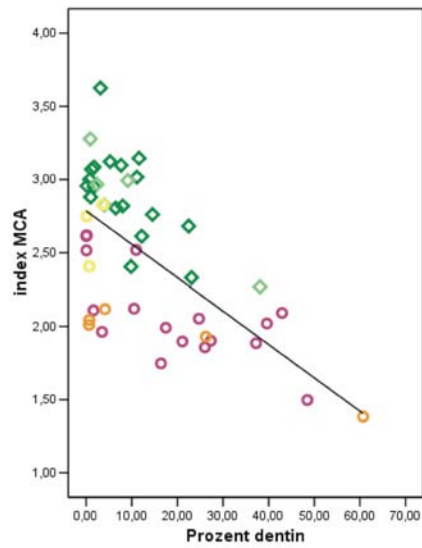


c) Protoconus

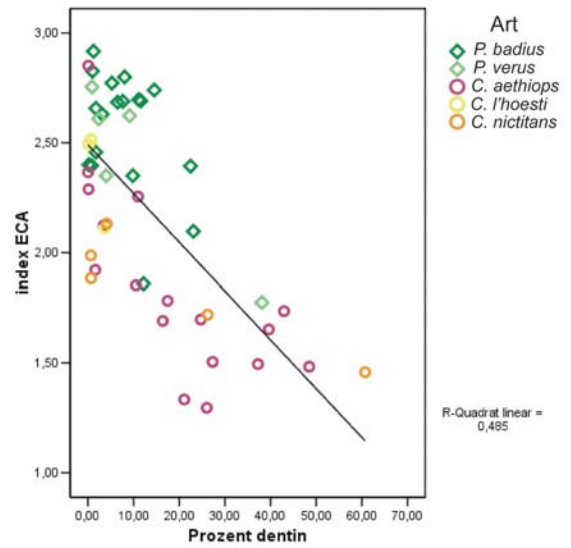


d) Hypoconus

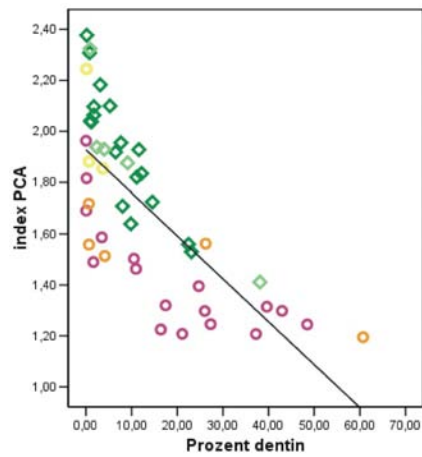
Abbildung 38: Streudiagramme der Veränderung der Reliefindices der Einzelhöcker ($\text{index}_{\text{Höcker}}$) mit zunehmender Abkahlung (% dentin), M^2 .



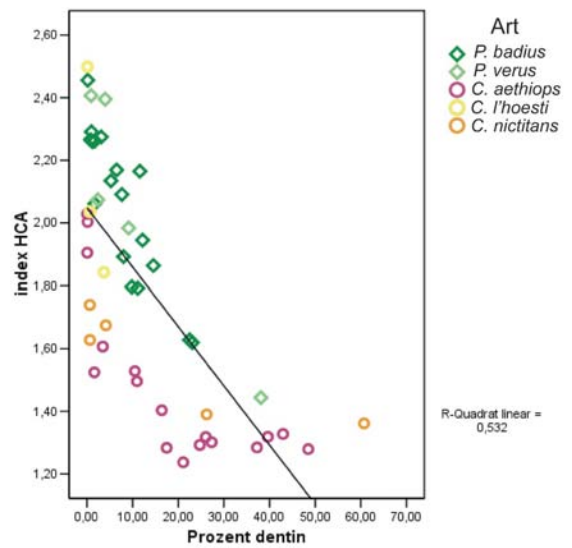
a) Metaconid



b) Entoconid



c) Protoconid



d) Hypoconid

Abbildung 39: Streudiagramme der Veränderung der Reliefindices der Einzelhöcker ($\text{index}_{\text{Höcker}}$) mit zunehmender Abkattung (% dentin), M_2 .

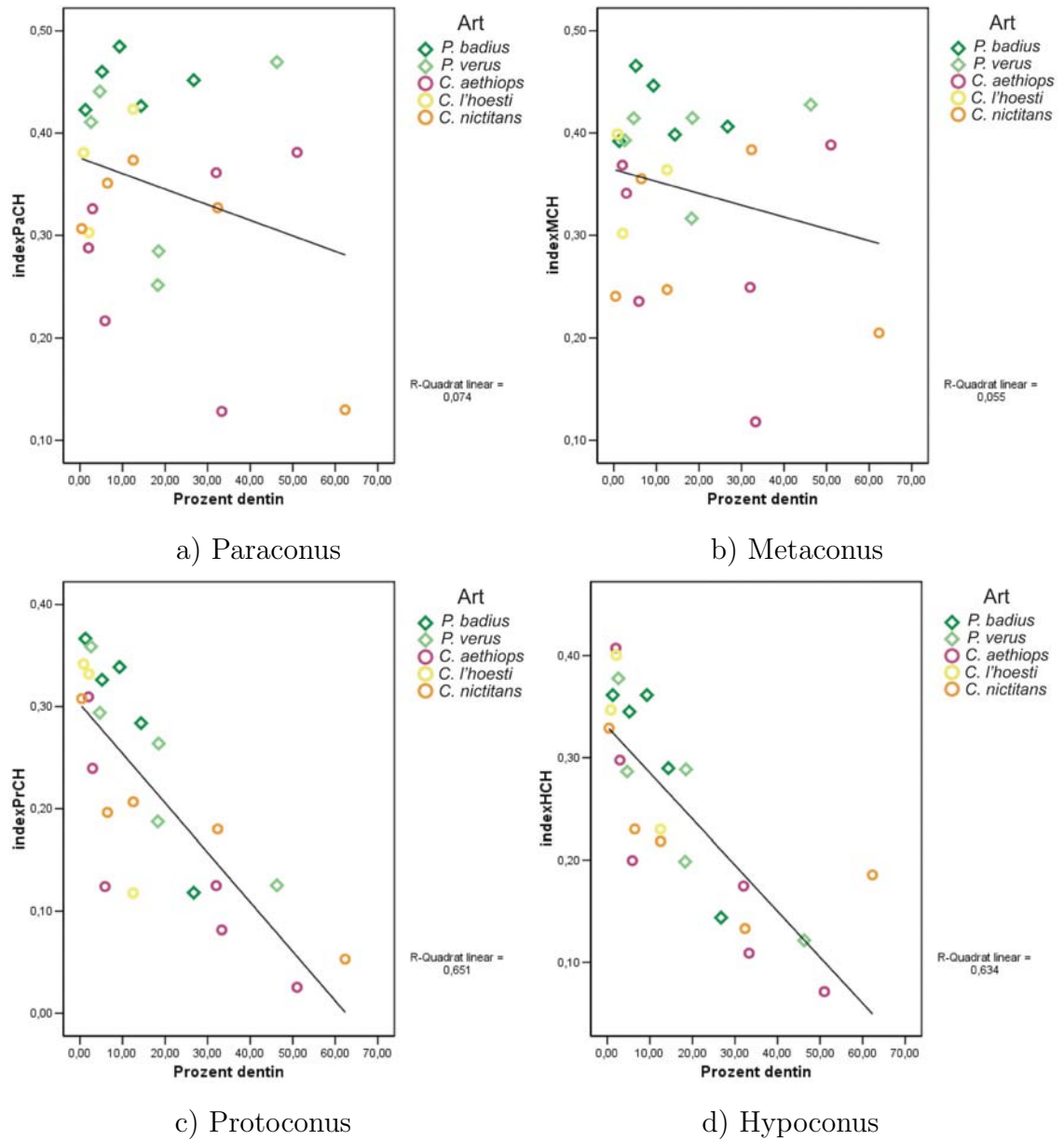


Abbildung 40: Streudiagramme der Veränderung der relativen Höckerhöhen ($\text{index}_{\text{Höckerhöhe}}$) mit zunehmender Abkauung (% dentin), M^1 .

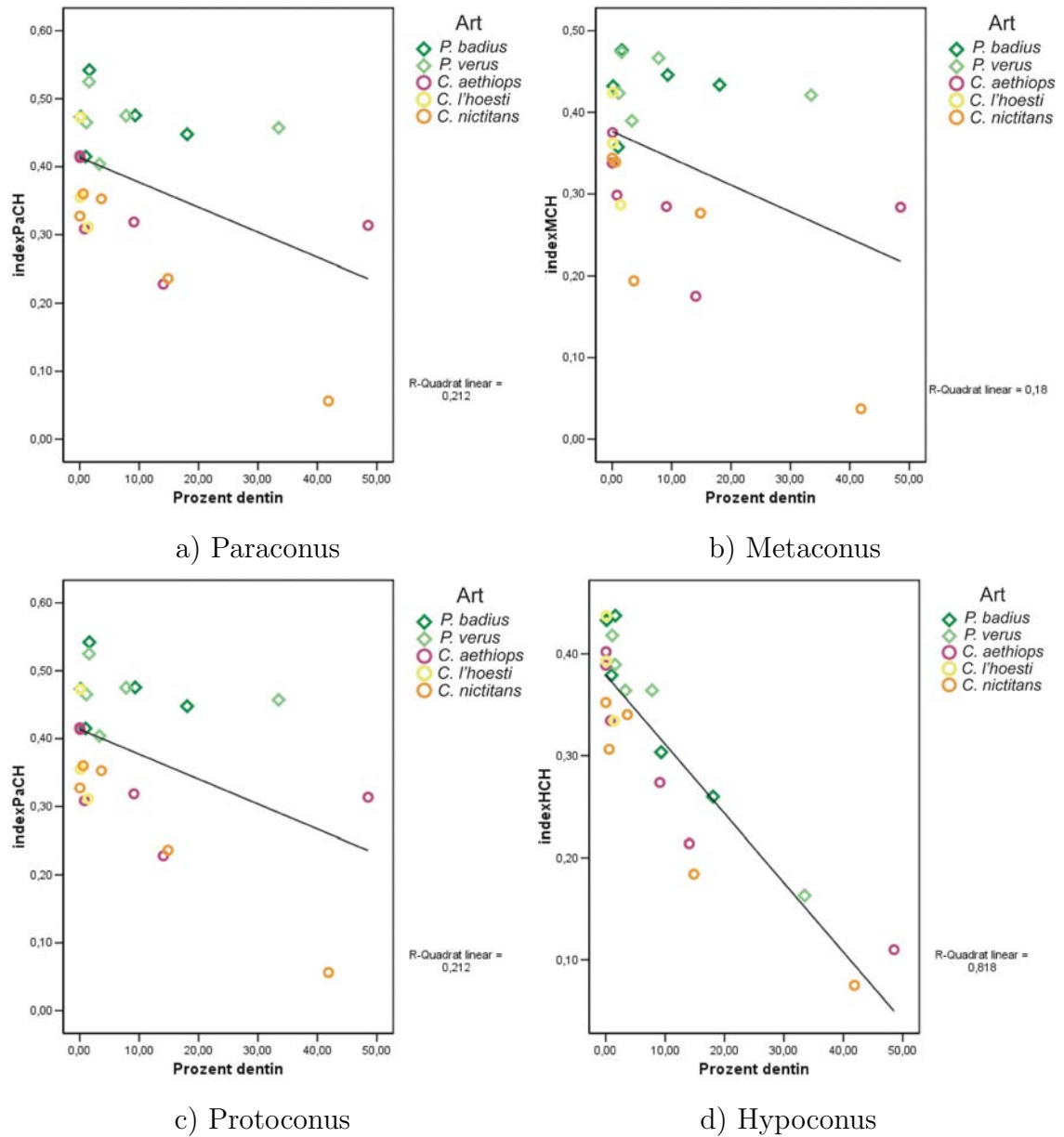
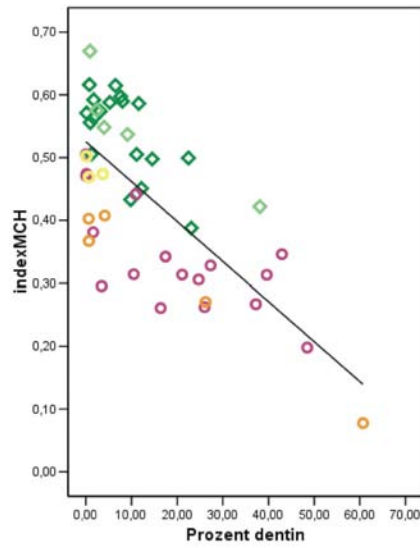
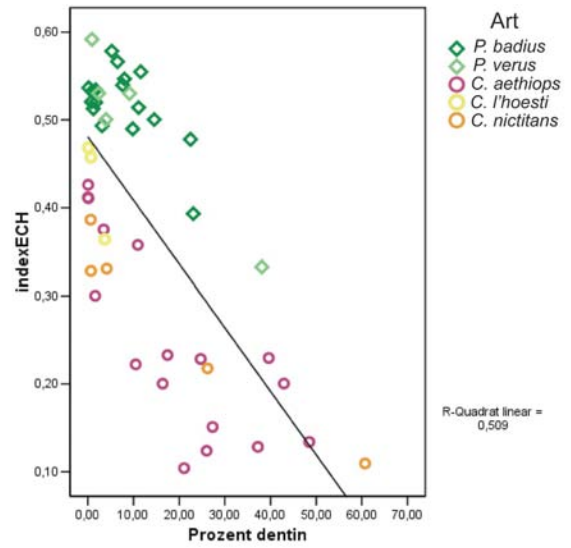


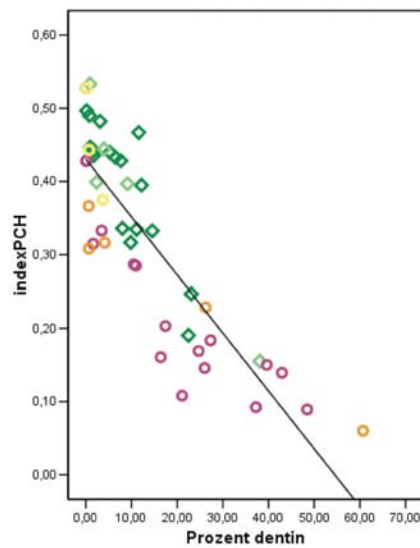
Abbildung 41: Streudiagramme der Veränderung der relativen Höckerhöhen ($\text{index}_{\text{Höckerhöhe}}$) mit zunehmender Abkautung (% dentin), M^2 .



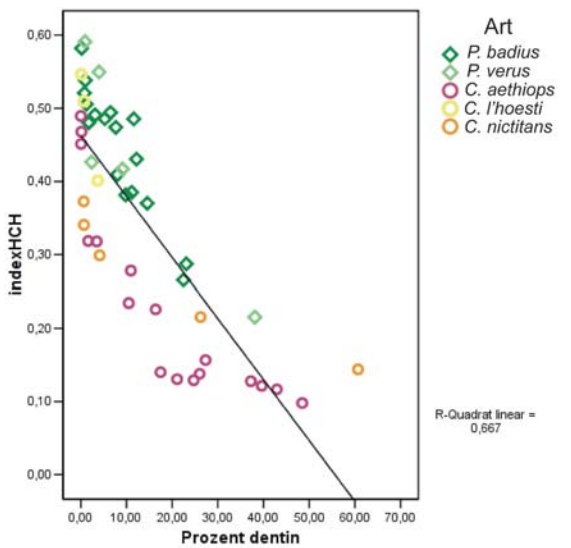
a) Metaconid



b) Entoconid



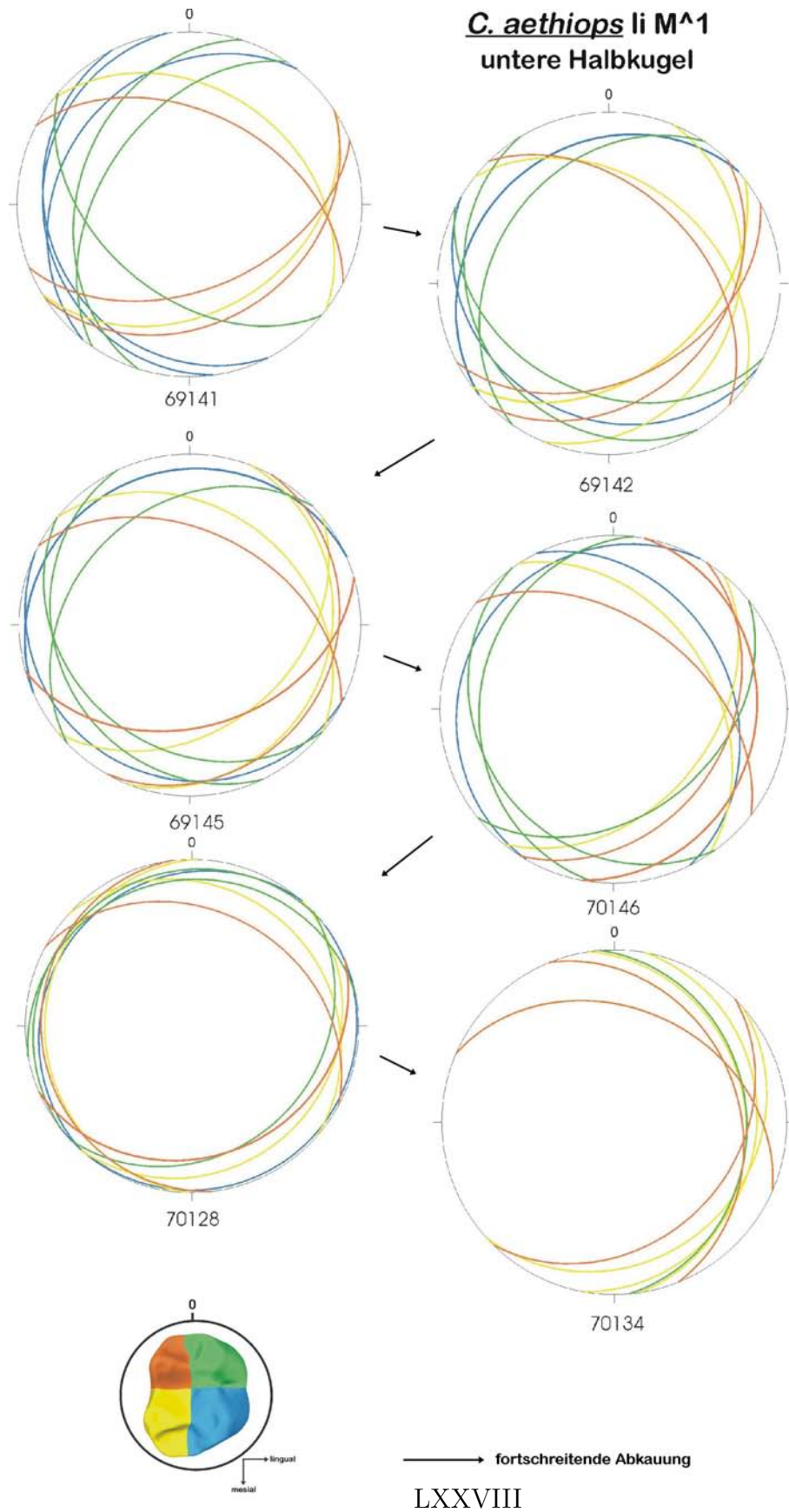
c) Protoconid



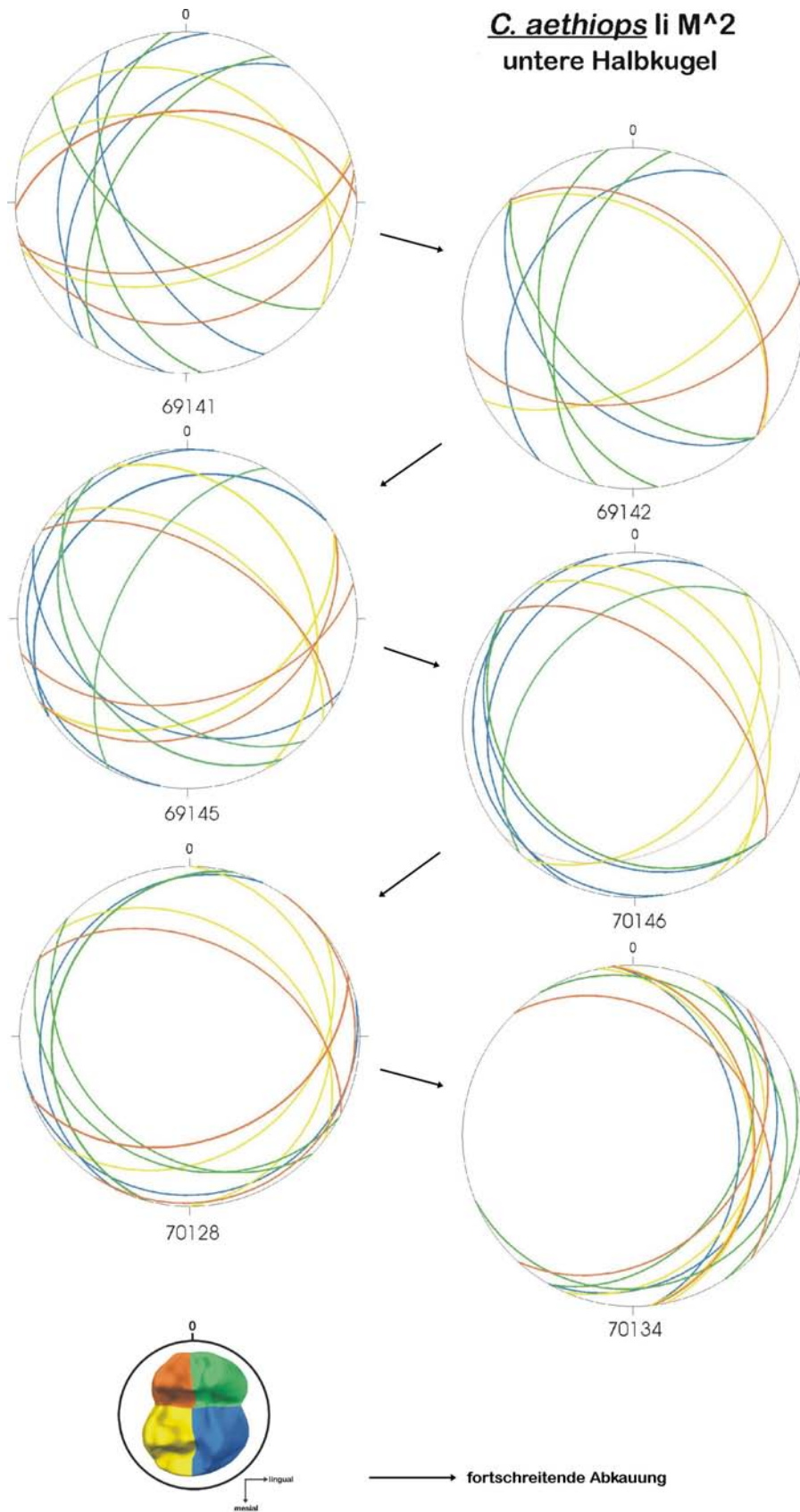
d) Hypoconid

Abbildung 42: Streudiagramme der Veränderung der relativen Höckerhöhen ($\text{index}_{\text{Höckerhöhe}}$) mit zunehmender Abkauerung (% dentin), M_2 .

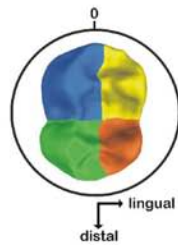
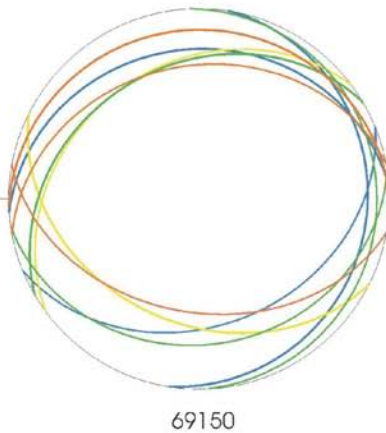
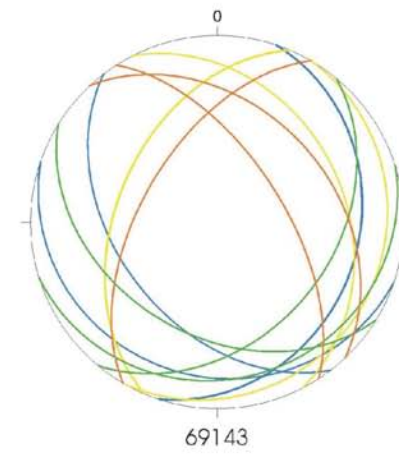
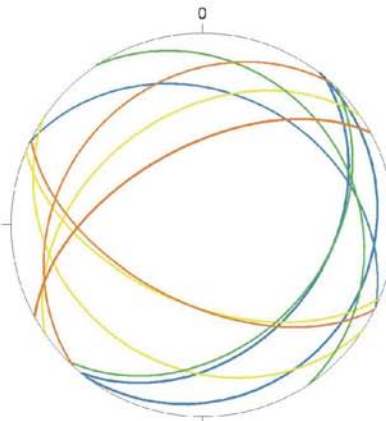
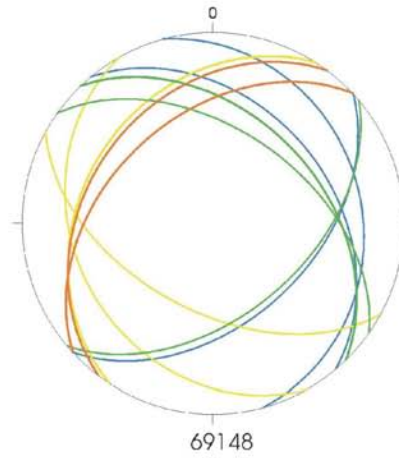
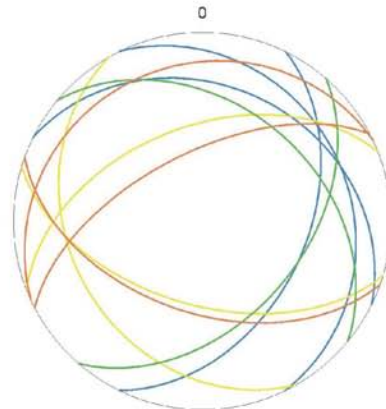
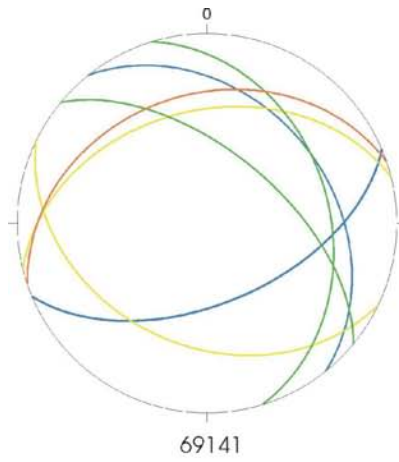
B Stereonet-Diagramme



***C. aethiops* li M²
untere Halbkugel**

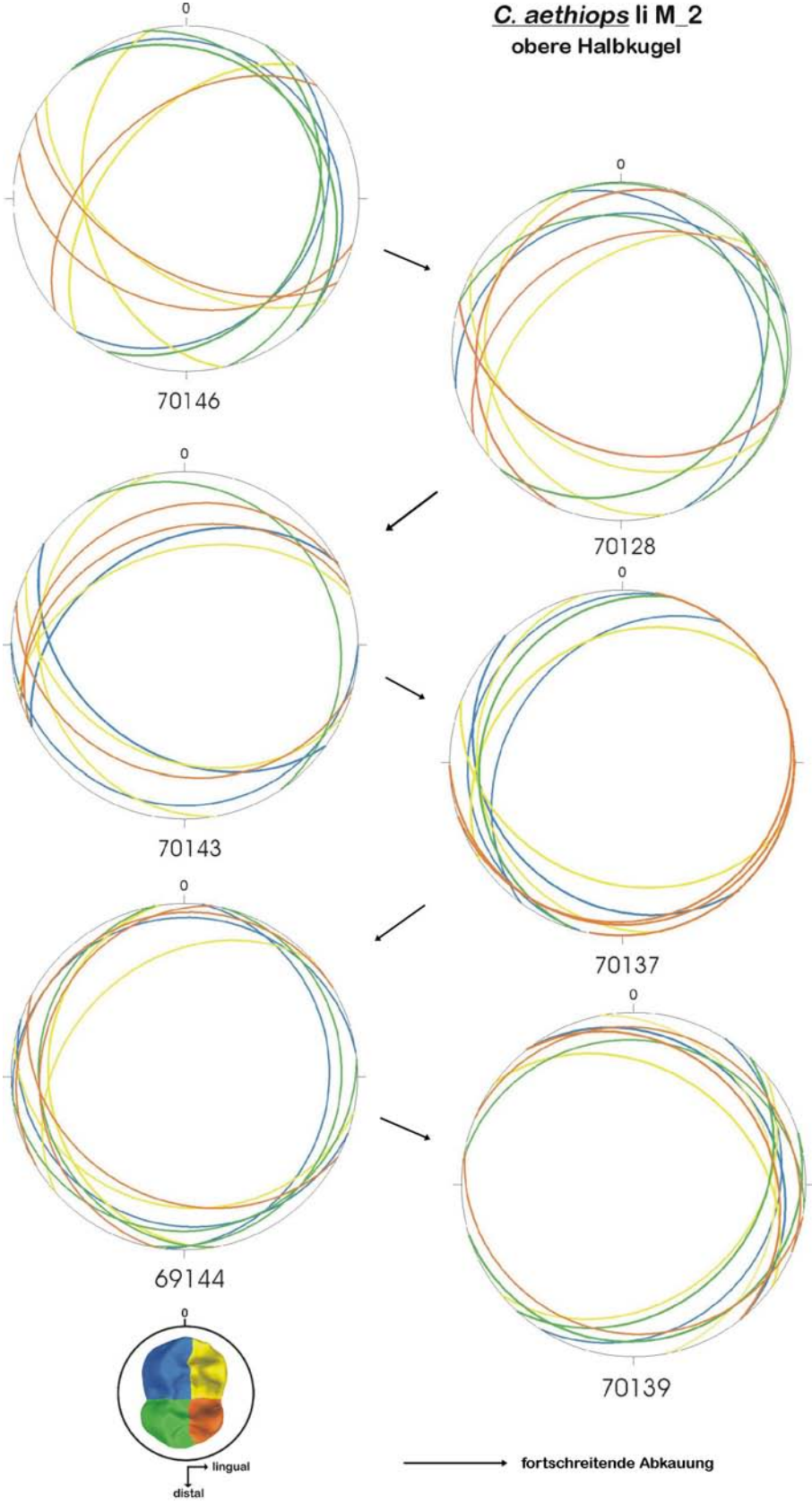


***C. aethiops* li M_2**
obere Halbkugel

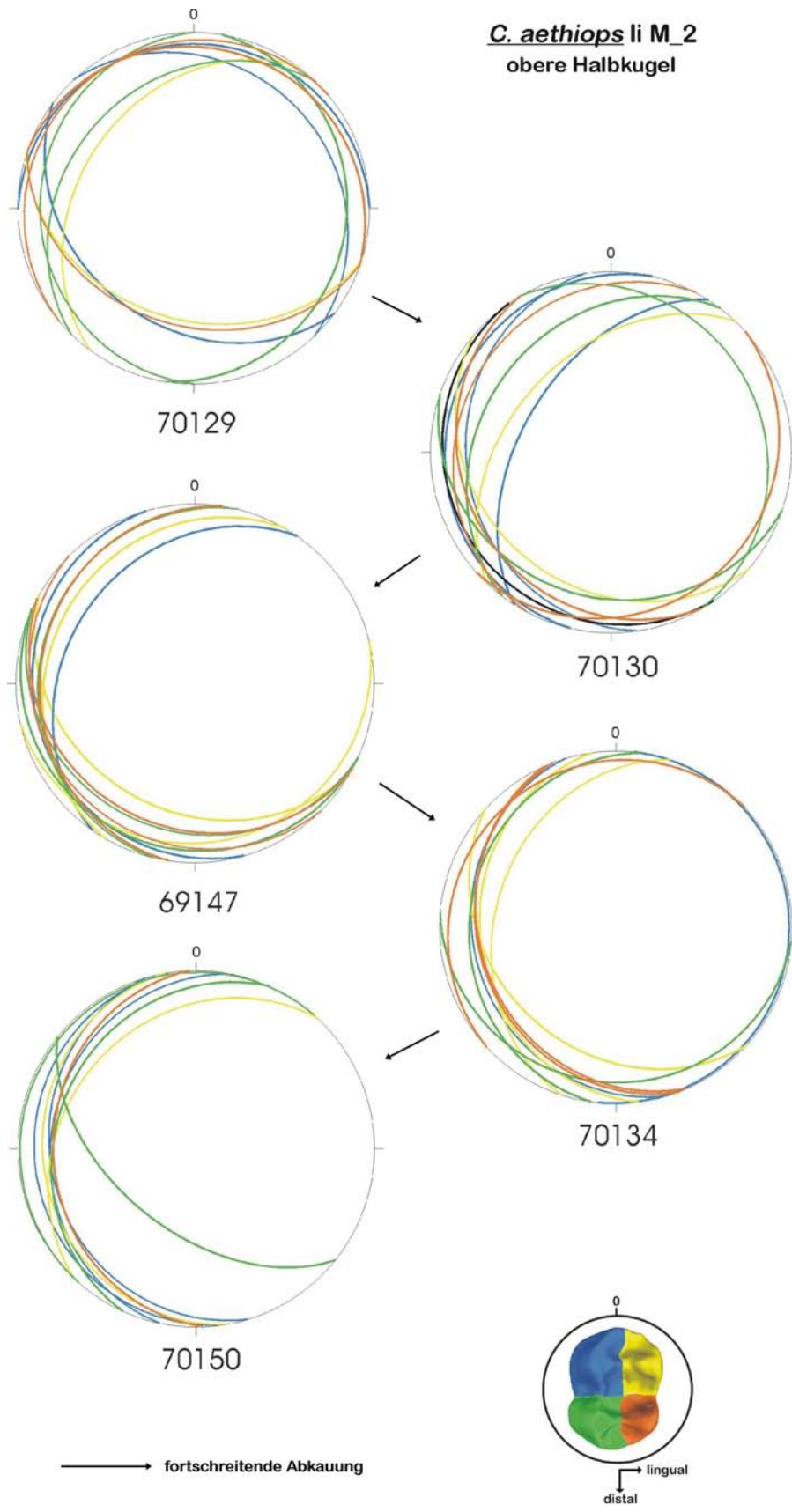


→ fortschreitende Abkennung

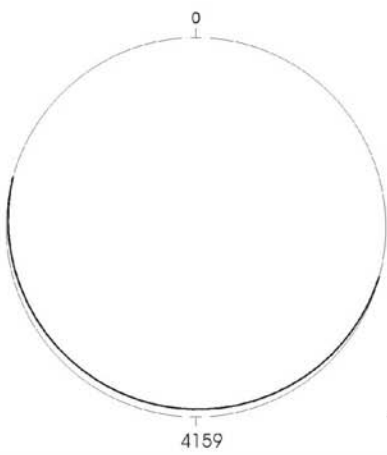
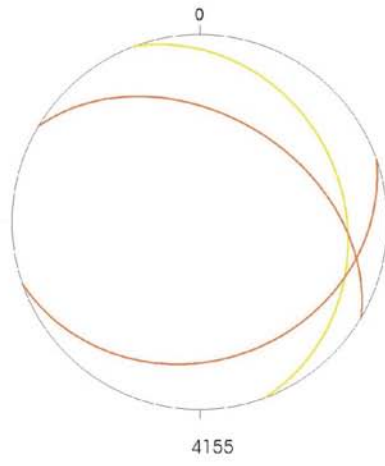
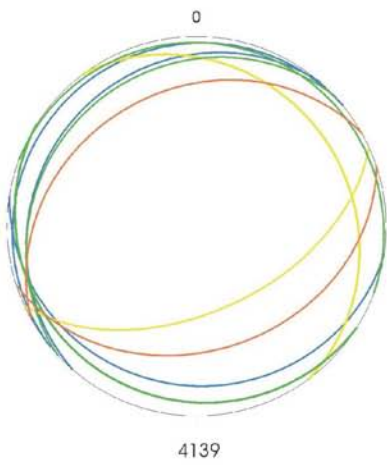
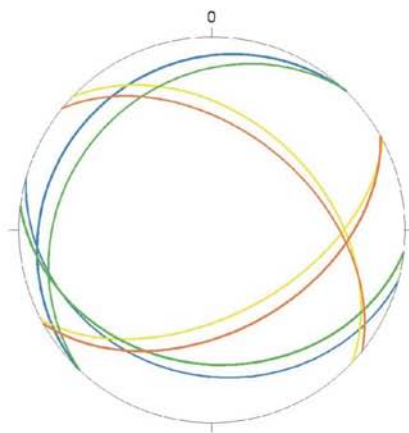
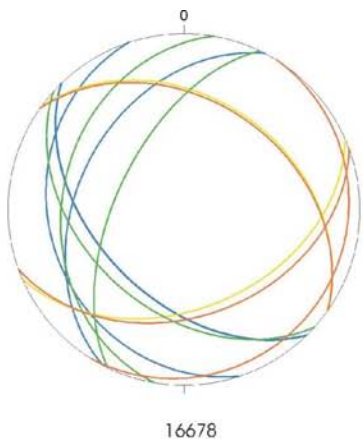
***C. aethiops* li M_2**
obere Halbkugel



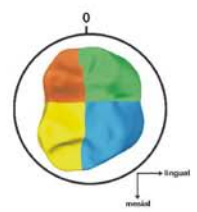
***C. aethiops* li M_2**
obere Halbkugel



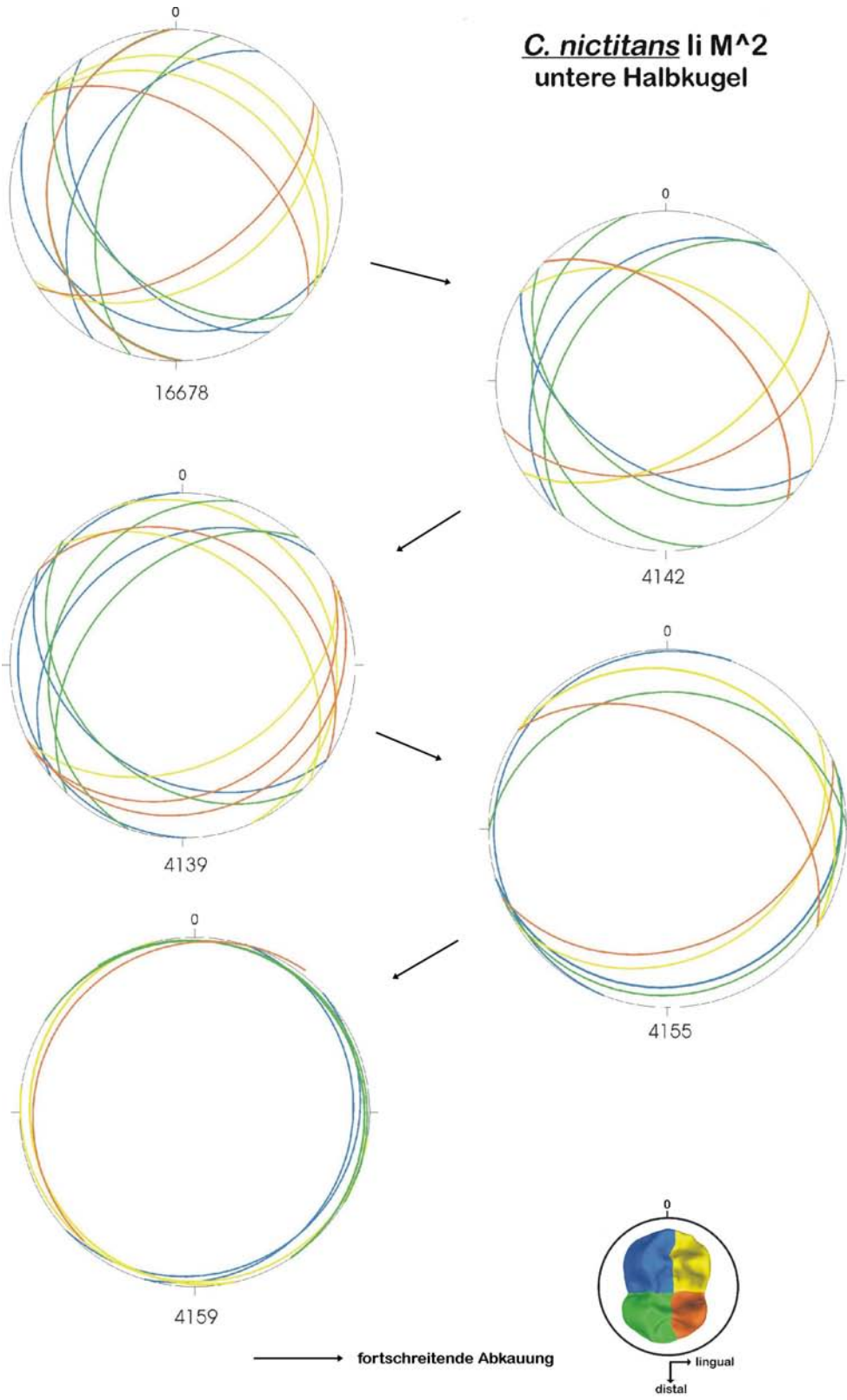
***C. nictitans* li M¹
untere Halbkugel**



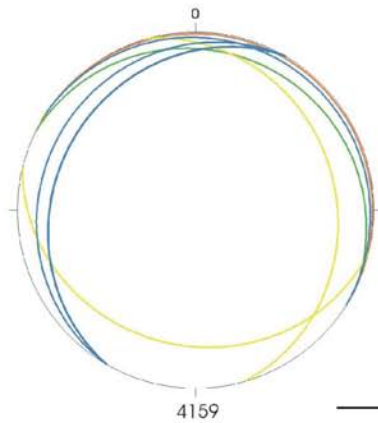
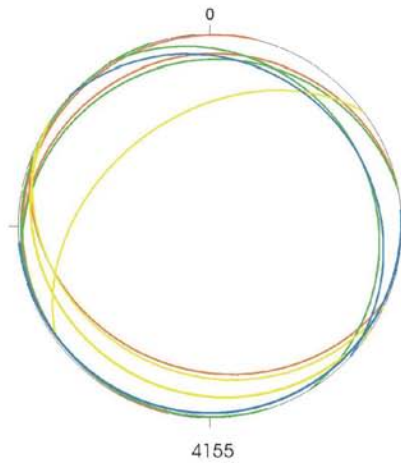
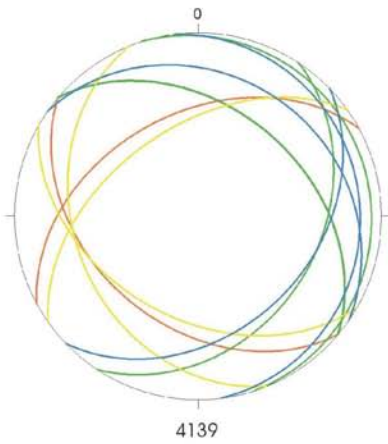
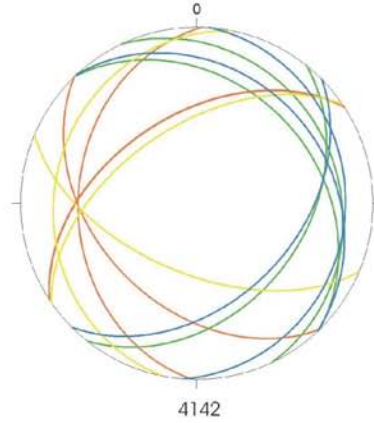
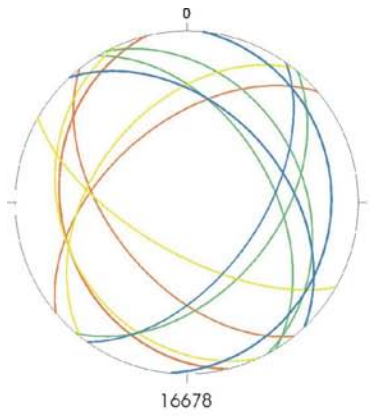
→ fortschreitende Abkauerung



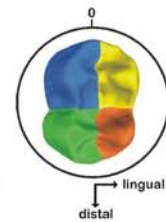
***C. nictitans* li M²
untere Halbkugel**



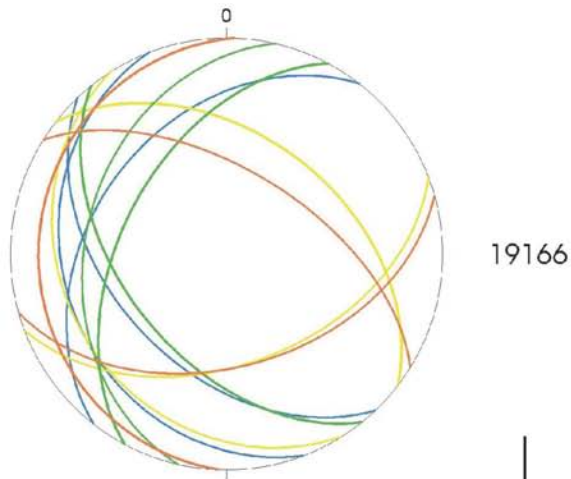
***C. nictitans* li M_2
obere Halbkugel**



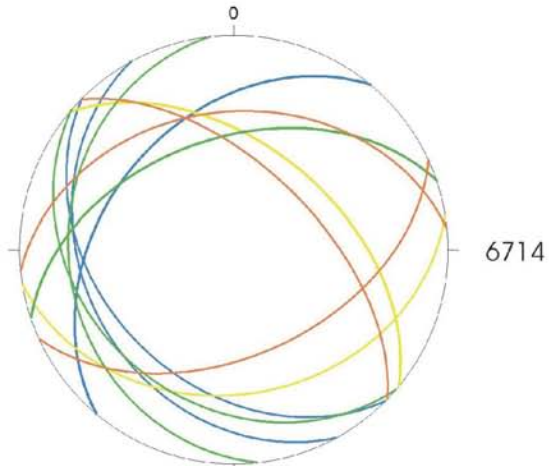
→ fortschreitende Abkantung



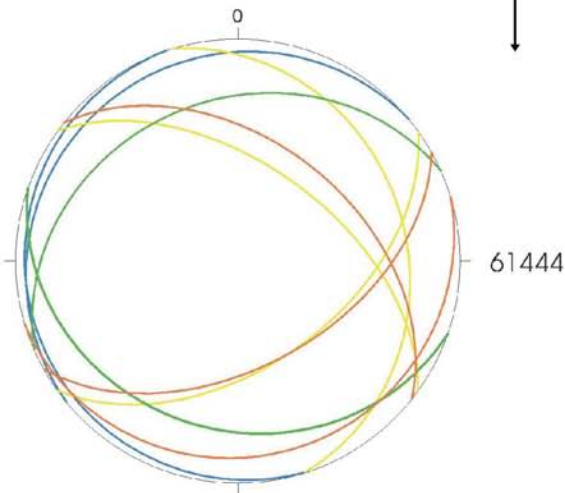
***C. l'hoesti* li M¹
untere Halbkugel**



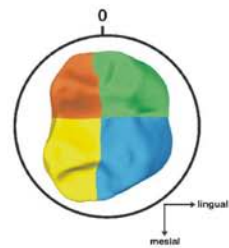
19166



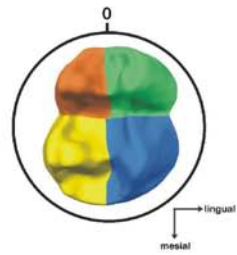
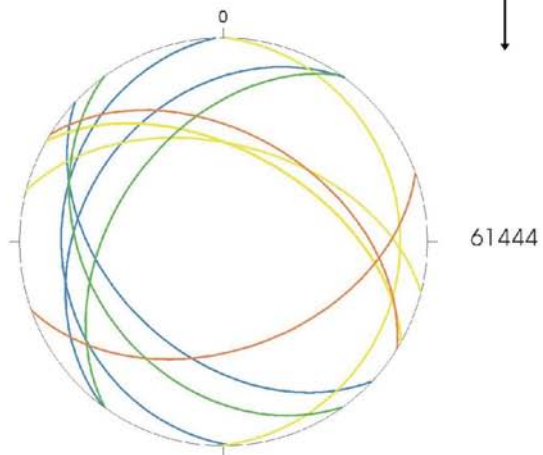
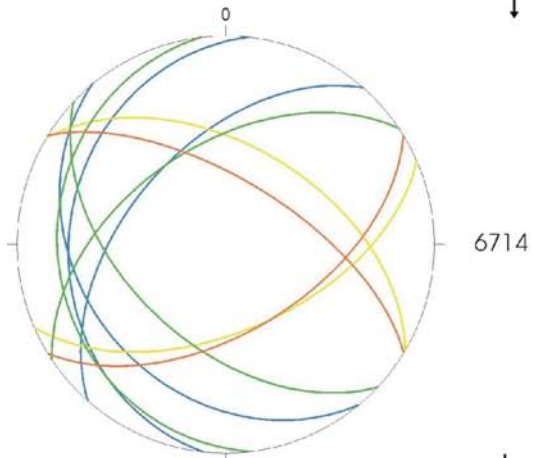
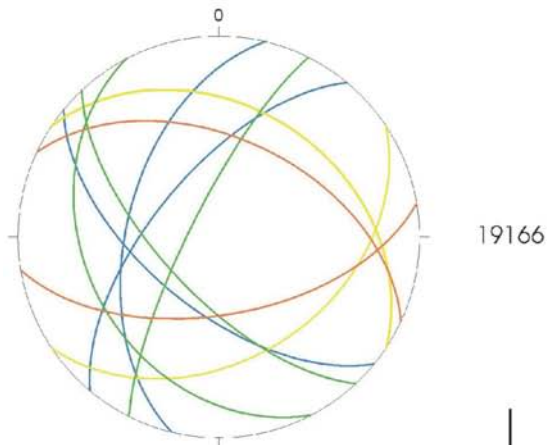
6714



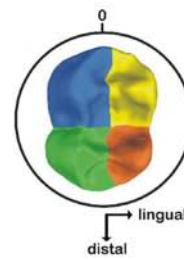
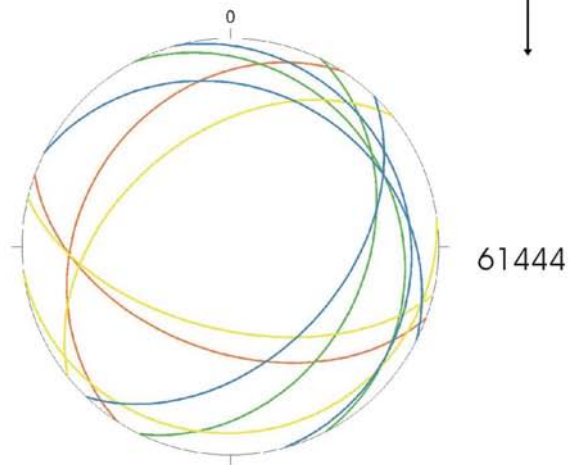
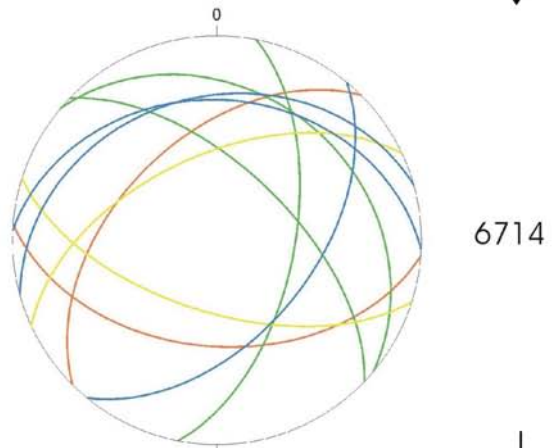
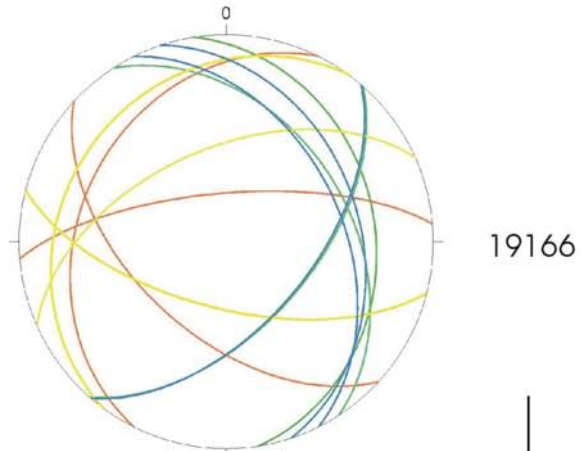
61444



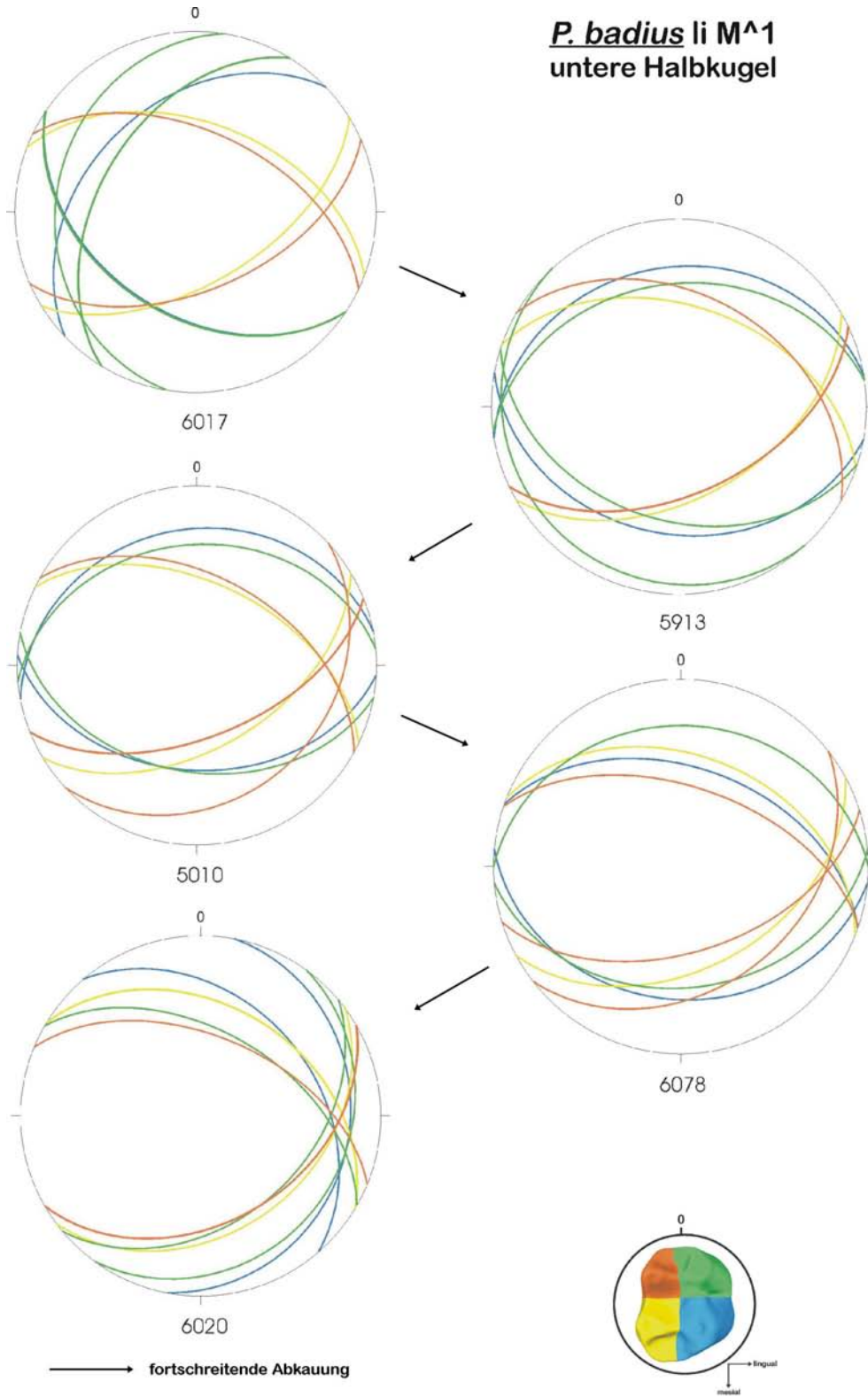
***C. l'hoesti* li M²
untere Halbkugel**



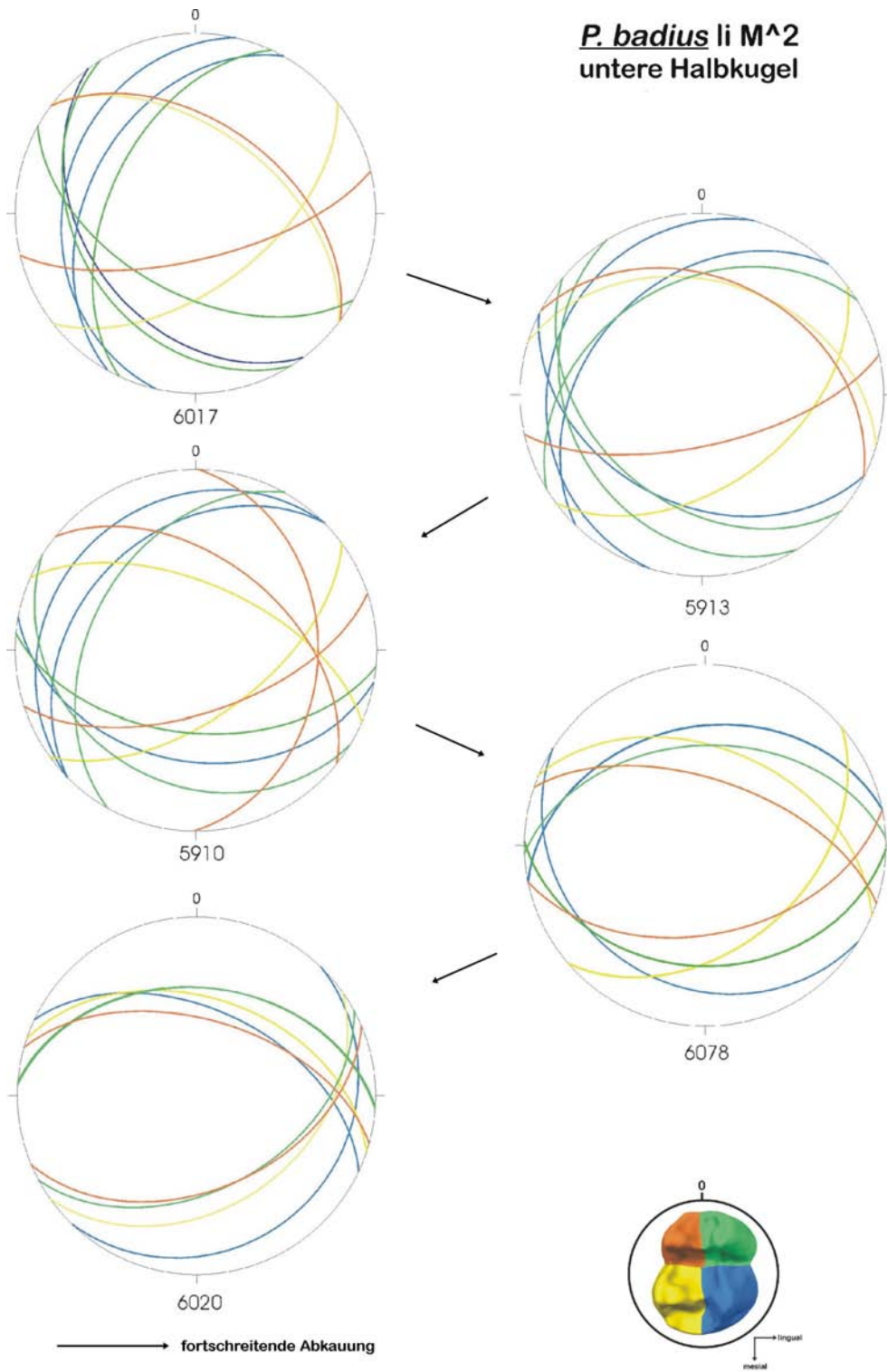
***C. l'hoesti* li M_2**
obere Halbkugel



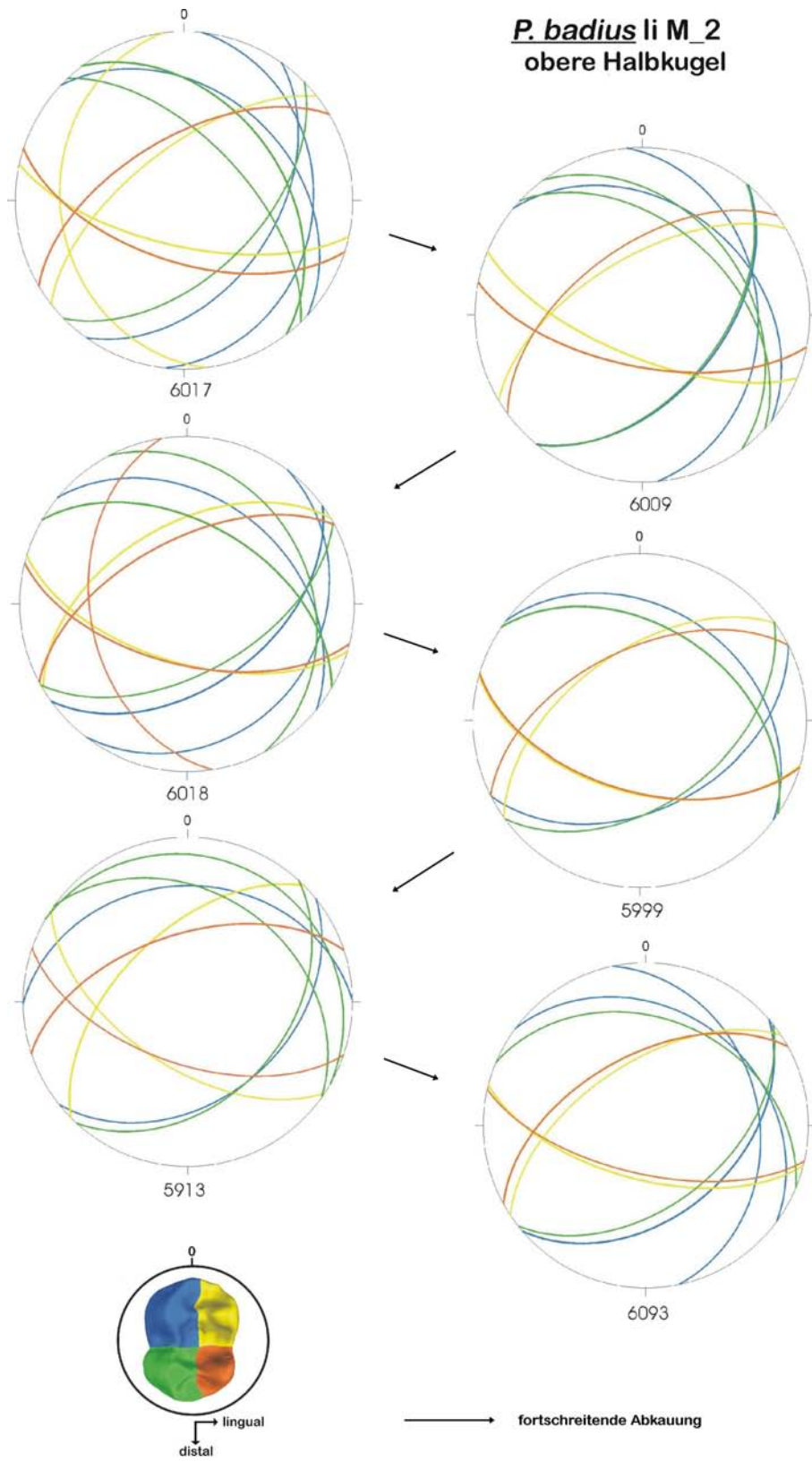
***P. badius* li M¹
untere Halbkugel**



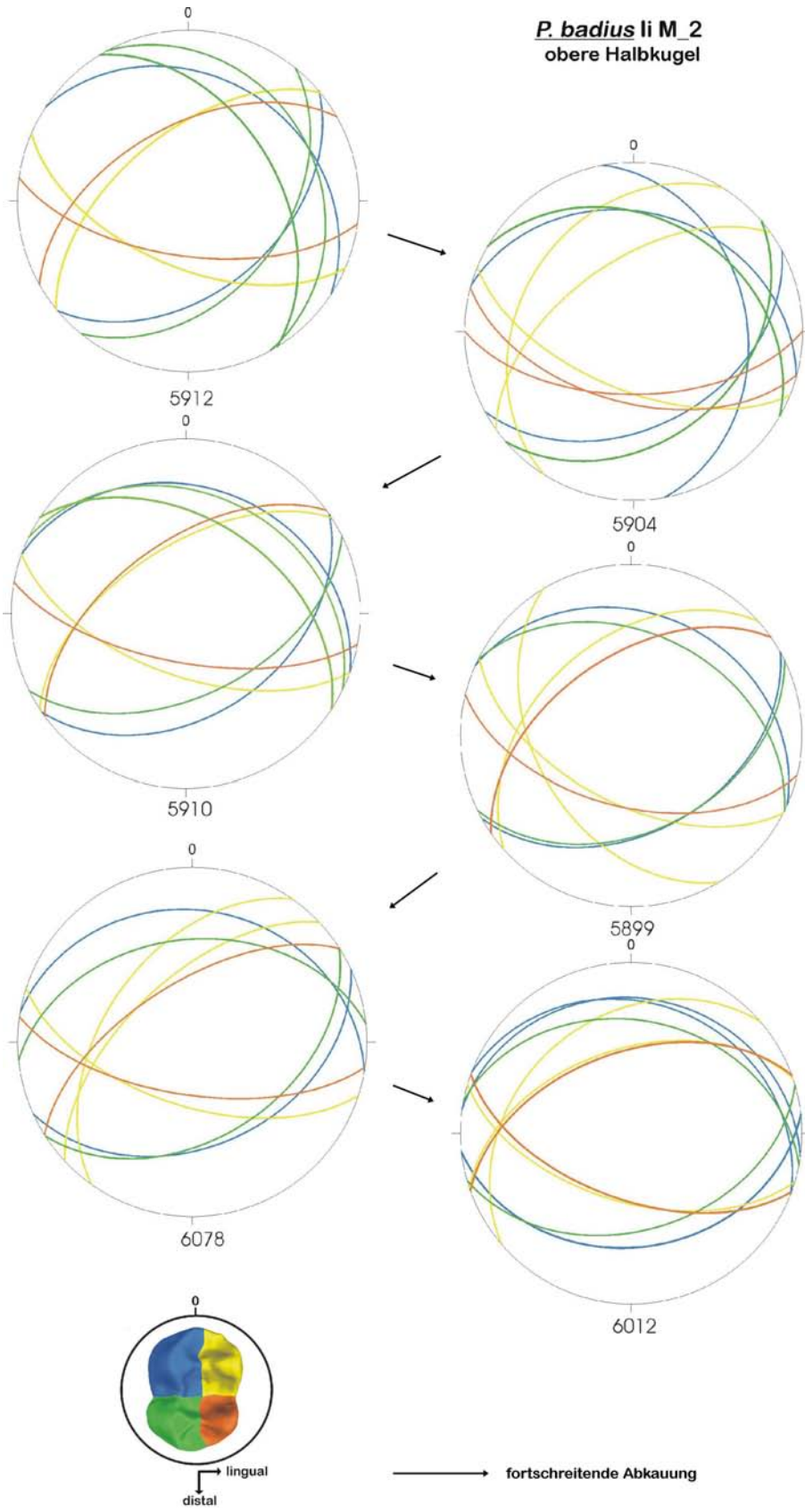
***P. badius* li M²
untere Halbkugel**



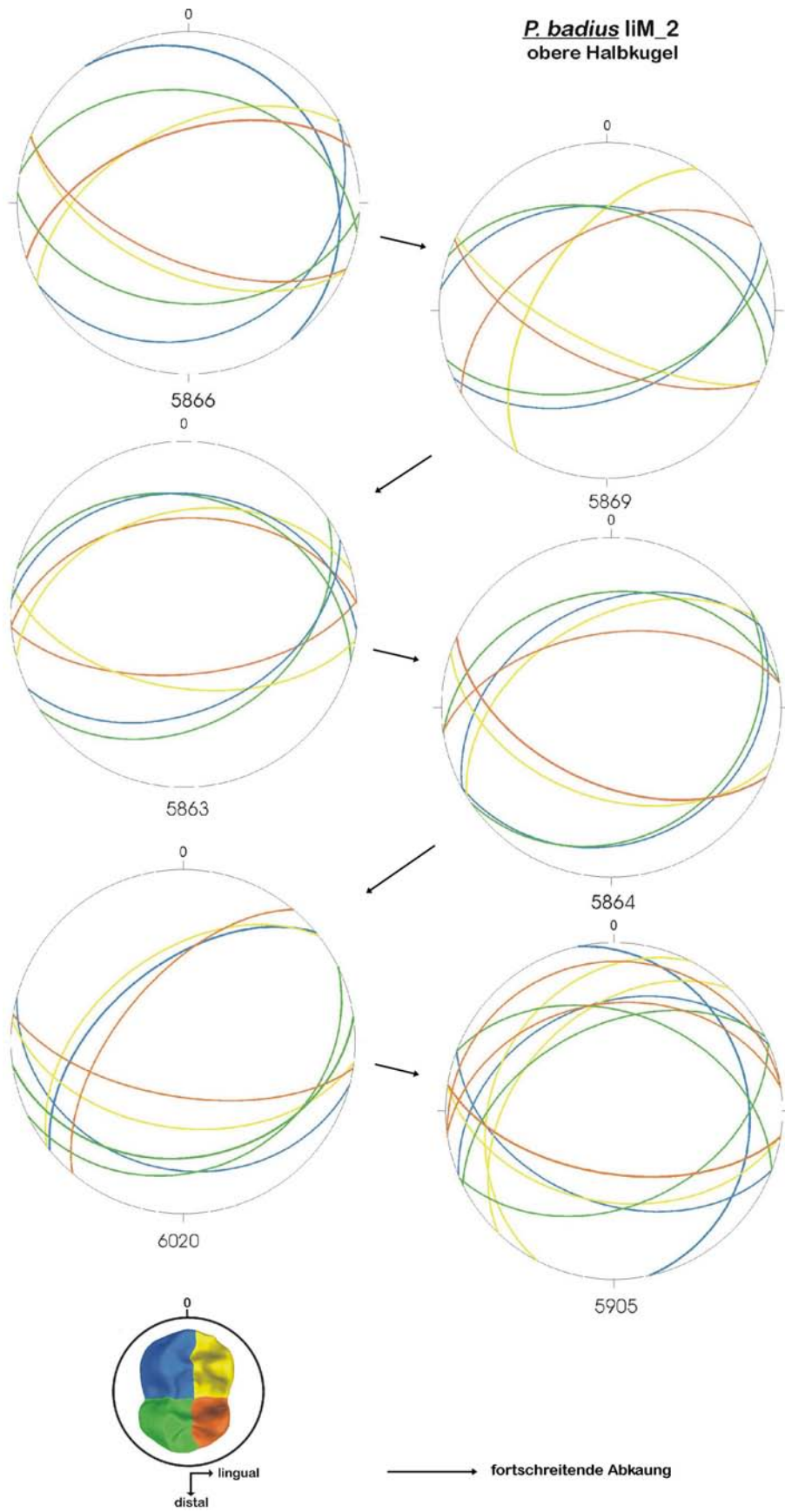
***P. badius* li M_2
obere Halbkugel**



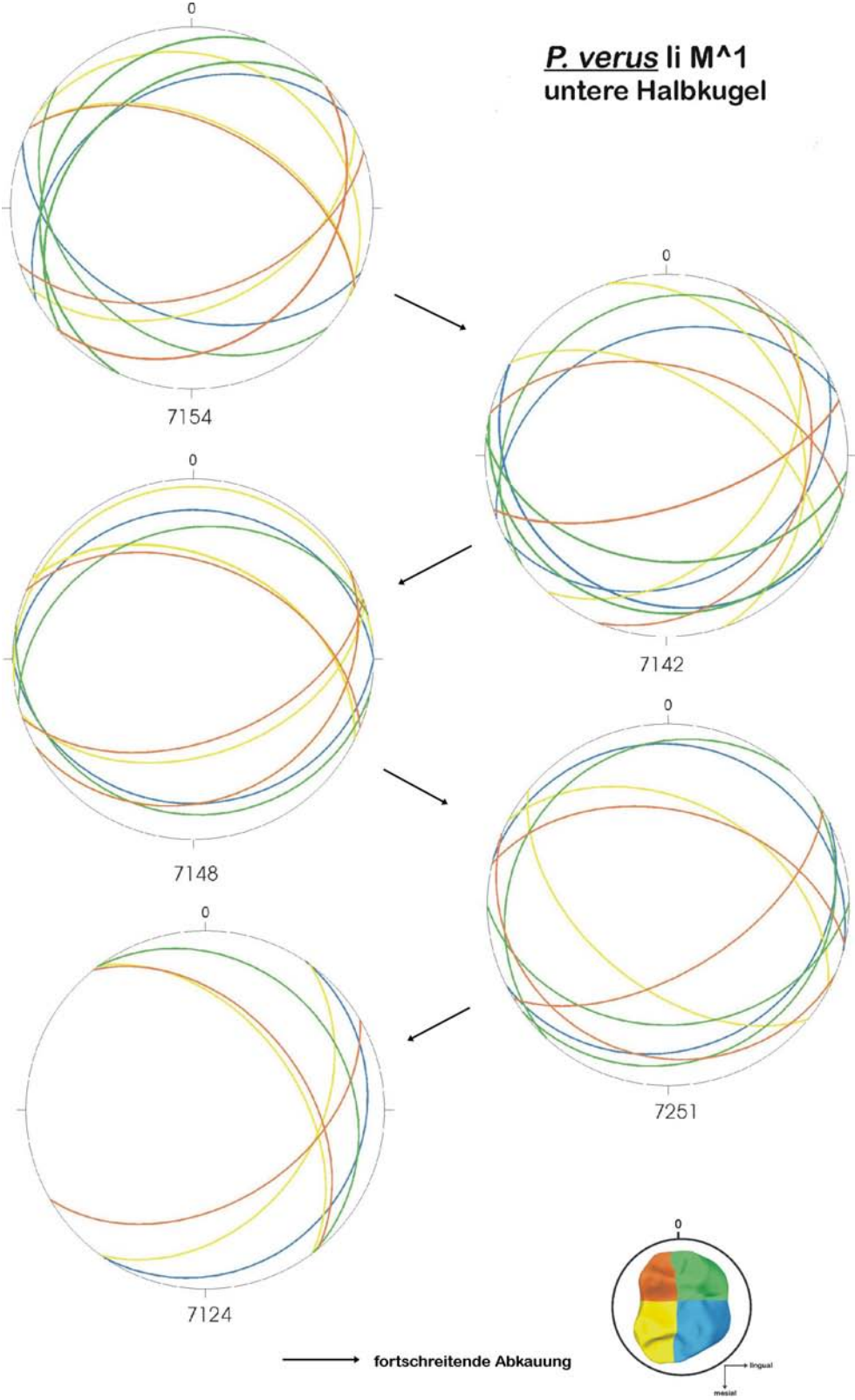
P. badius li M_2
obere Halbkugel



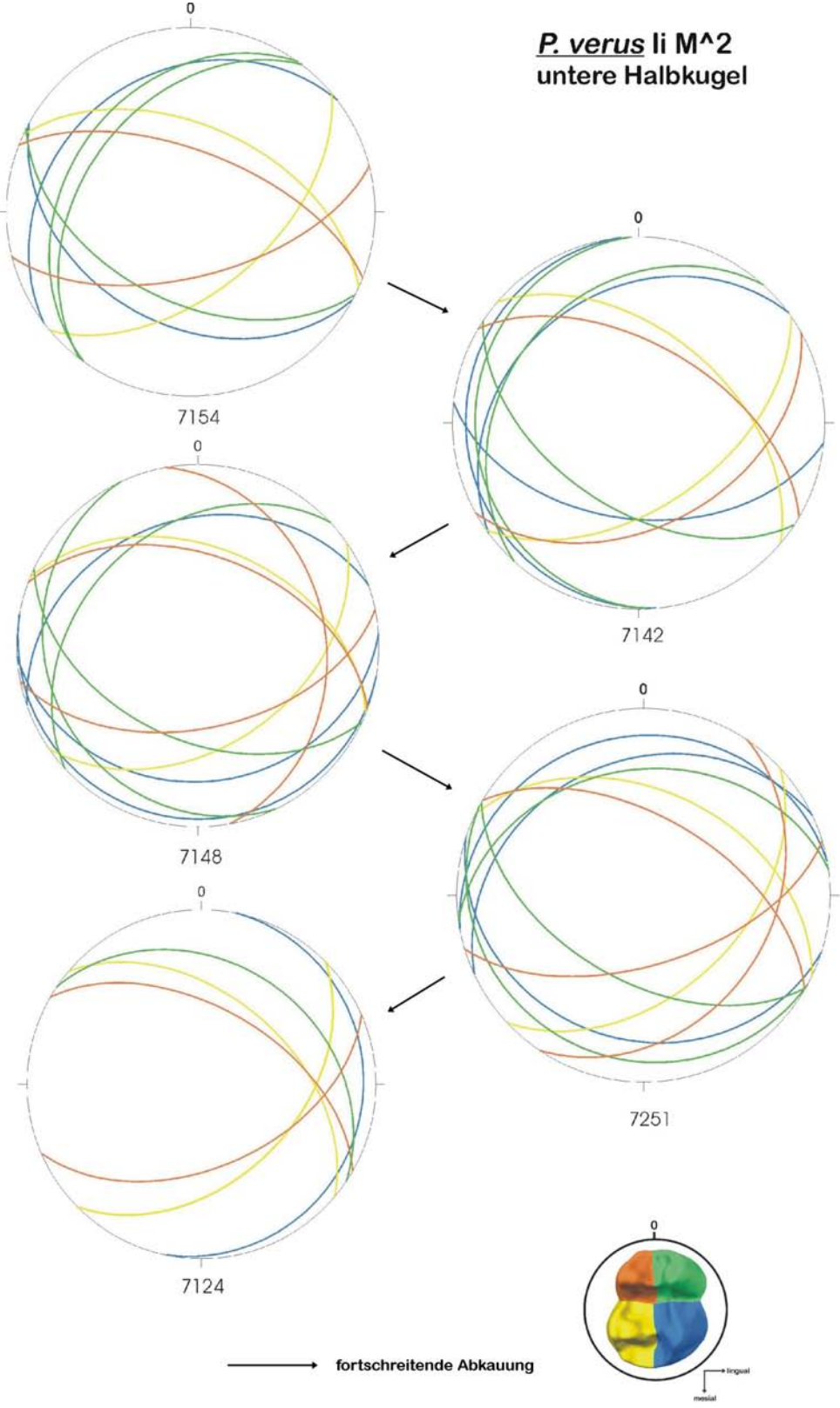
***P. badius* IIM_2
obere Halbkugel**



***P. verus* li M¹
untere Halbkugel**



***P. verus* li M²
untere Halbkugel**



***P. verus* li M_2
obere Halbkugel**

