



universität
wien

DIPLOMARBEIT / DIPLOMA THESIS

Titel der Diplomarbeit / Title of the Diploma Thesis

„Microwear Analyse an ausgewählten Zähnen von
Deinotherium (Proboscidea, Miozän, Mitteleuropa)“

verfasst von / submitted by

FABIOLA AUER

angestrebter akademischer Grad / in partial fulfilment of the requirements for the degree of

Magistra der Naturwissenschaften (Mag. rer. nat.)

Wien, 2017/ Vienna, 2017

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

A 190 333 445

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

Lehramtsstudium
UF Deutsch
UF Biologie und
Umweltkunde

Betreut von/ Supervisor:

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



Abb. 1: Rekonstruktion von *Deinotherium* (orig. HARZHAUSER, 2004; GÖHLICH, 2010; Fig. 3)

1 Danksagung

Ich möchte mich zu allererst bei meiner Betreuerin Frau Prof. Mag. Dr. Doris Nagel bedanken für ihre Geduld und Zeit, aber auch für die Freiräume die sie mir beim Gestalten dieser Arbeit ermöglicht hat.

Ein weiterer Dank gilt meiner Familie, die mich während meiner gesamten Studienzeit, aber auch während des Verfassens dieser Arbeit motiviert und unterstützt haben. DANKE Mama, Papa, Patricia, Mario, Alissa, Amelie und Milla.

Ebenso möchte ich mich bei meinem Freund Wolfgang bedanken, der mich nicht nur motiviert hat, sondern der mir auch bei vielen Fragen mit Rat und Tat zu Seite stand.

Zu guter Letzt möchte ich mich bei meinen Freunden für ihre positiven Gedanken und den Glauben an mich bedanken. DANKE Mob, Carina, Marlies, Corina, Mirijam, Denise, Angelika und Julia.

2 Eidesstattliche Erklärung

Hiermit versichere ich, dass ich diese Diplomarbeit selbstständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel verwendet habe. Alle Stellen, die wörtlich oder inhaltlich den angegebenen Quellen entnommen wurden, sind als solche kenntlich gemacht.

Die vorliegende Arbeit wurde bisher in gleicher oder ähnlicher Form noch nicht als Magisterarbeit eingereicht.

Schörfling am Attersee, März 2017

2.1 Anmerkung

Ich verzichte im Rahmen dieser Diplomarbeit aufgrund der besseren Lesbarkeit und Verständlichkeit auf genderkonforme Formulierungen.

Sämtliche personenbezogenen Bezeichnungen sind geschlechtsneutral zu verstehen.

3 Inhaltsverzeichnis

1	Danksagung	5
2	Eidesstattliche Erklärung	6
2.1	Anmerkung	7
3	Inhaltsverzeichnis	8
5	Die geologische Zeitskala	11
6	Das Mesozoikum	13
6.1	Klima	13
6.2	Geologie	14
6.3	Flora und Fauna	15
7	Das Känozoikum	19
7.1	Das Paläogen	19
7.2	Das Neogen	21
7.3	Das Miozän	22
7.4	Das Klima während der Paratethys	27
8	Ordnung Proboscidea (ILLIGER, 1811)	29
8.1	Gebissformen	31
8.1.1	Bestimmung der Zahnformel	32
8.1.2	Anatomie der Zähne	33
8.2	Proboscidea in Europa	35
8.3	Familie Mammutidae (HAY, 1922)	35
8.3.1	Systematik Arten und Entwicklung	35
8.4	Familie Gomphoteriidae (HAY, 1922)	36
8.4.1	Systematik, Arten und Entwicklung	37
8.5	Familie <i>Deinotheriidae</i> (BONAPARTE, 1841)	37
8.5.1	Unterscheidungsmerkmale und Gemeinsamkeiten von <i>Deinotherium</i> zu anderen Proboscidea	38
8.5.2	Systematik , Arten und Entwicklung	39
8.5.3	Gattung <i>Prodeinotherium</i> (EHIK, 1930)	40
8.5.4	Gattung <i>Deinotherium</i> (KAUP, 1829)	41
8.5.5	Erste Deinotherienfunde	43
8.5.6	Fortbewegung	45
8.5.7	Der Rüssel	45
8.5.8	Ernährung der Dinotherien	45
8.6	Familie Elephantidae (GRAY, 1821)	46
8.6.1	Systematik, Arten und Entwicklung	47
8.6.2	Ernährung Elefantidae	47
9	Fundstellen des Materials	49

9.1	Niederösterreich	50
9.2	Bosnien und Herzegowina.....	52
9.3	Geologie und Stratigrafie der Fundstellen	54
9.3.1	Das Molassebecken.....	55
9.3.2	Das Wiener Becken	56
9.4	Resultierende Erkenntnisse.....	59
10	Ernährungstypen	61
10.1	Ernährungstypen durch die Dental Microwear Analyse feststellen	62
10.2	Mesowear	64
10.3	Browsing, Grazing und Mixed Feeders.....	64
10.3.1	Browsing	65
10.3.2	Grazing	66
10.3.3	Mixed Feeders	66
11	Material.....	68
12	Methode	72
12.1	Dental Microwear Analyse	72
12.2	Definierte Strukturen der Microwear Analyse	73
12.3	Durchführung.....	76
13	Ergebnisse	79
14	Diskussion	85
15	Conclusio.....	88
16	Abstract	89
17	Zusammenfassung	89
18	Literatur	90
18.1	Internetquellen.....	95
18.2	Abbildungsverzeichnis.....	96
18.3	Tabellenverzeichnis.....	99
19	Appendix	100
19.1	Begriffserklärungen	100
19.2	Abkürzungsverzeichnis.....	100
19.3	Tabelle aller Durchschnittswerte.....	102
19.4	Zählung 1	103
19.5	Zählung 2	104

4 Einleitung

In dieser Diplomarbeit sollen die durch Ernährung entstandenen Strukturen auf Zähnen von Deinotheriidae quantitativ festgehalten und durch eine speziell entwickelte Analyse qualitativ ausgewertet werden. Das Verfahren ist bekannt unter Dental Microwear Analyse, entwickelt durch SOLOUNIAS und SEMPBREBON (2002) und ermittelt durch die Zählung definierter Zahnstrukturen, im Wesentlichen pits und scratches, die Nahrungspräferenz einzelner Taxa im Tierreich.

Im Vorfeld soll das entsprechende Erdzeitalter, in dem *Deinotherium* in Europa hauptsächlich auftrat beschrieben und erläutert werden. Aber auch Vorgänge die vor dem Miozän passierten und die zu dem im Miozän vorherrschenden Bedingungen führten, werden beschrieben.

Ein weiterer Bestandteil der Arbeit soll die Beschreibung der Proboscidea (Rüsseltiere) sein mit Schwerpunkt auf *Deinotherium*, dessen Körperbau, im Speziellen seine Dentition und dessen Verbreitung nach Europa.

Ebenso in dieser Arbeit enthalten ist die Beschreibung der Fundorte der Deinotherien- Zähne mit Schwerpunkt auf das Wiener Becken und der Molassezone.

Als letzter Abschnitt wird die Dental Microwear Methode im Detail beschrieben und diverse Streudiagramme sollen die Ergebnisse der Analyse veranschaulichen.

5 Die geologische Zeitskala

Zeitalter	Periode	Serie	Alter in Mio. Jahren	bedeutende Ereignisse in der Geschichte der Biosphäre
Känozoikum	Neogen	Holozän (Neuzeit)		historische Zeit - kulturelle Evolution des Menschen
		Pleistozän	0,01	Eiszeitalter
		Pliozän	1,8	Beginn der Eiszeiten Australopithecus
		Miozän	5	Ausbreitung der Gräser und Kräuter erste Vorfahren des Menschen
	Paläogen	Oligozän	23	erste Menschenaffen
		Eozän	34	Radiation der Säugetiere, die meisten modernen Ordnungen entstehen
		Paläozän	55	Radiation der Blütenpflanzen
			65	
Zeitalter	Periode		Alter in Mio. Jahren	bedeutende Ereignisse in der Geschichte der Biosphäre
Mesozoikum	Kreide		65	großes Massensterben († Saurier, † Ammoniten) erste Blütenpflanzen (Bedecktsamer) Gondwana zerbricht
			145	
	Jura		199	erste Vögel Pangäa zerbricht in die Kontinente Laurasia und Pangäa Radiation der Saurier
Paläozoikum	Trias		251	erste Saurier und Säugetiere nacktsamige Pflanzen beherrschen die Landschaft
	Perm		299	großes Massensterben (ca. 80 - 90% aller Arten) Radiation der Reptilien
	Karbon		359	ausgedehnte Wälder Radiation der Insekten und Amphibien erste Reptilien
	Devon		416	erste Samenpflanzen (Nacktsamer) erste Gefäßpflanzen an Land (Rhynia) erste Landtiere (Gliederfüßer, Insekten) erste Amphibien
	Silur		443	Ammoniten, Kiefer tragende Fische † Trilobiten erste Landpflanzen
	Ordovizium		488	Auftauchen erster Wirbeltiere (kieferlose Fische) Zeitalter der Trilobiten
	Kambrium		542	adaptive Radiation der Tiere, die meisten rezenten Tierstämme tauchen auf; Entwicklung von Skeletten bei vielen Arten
Präkambrium	Proterozoikum		2500	650 Ediacara-Fauna 1000 erste mehrzellige Fossilien 2500 Riffe aus Stromatolithen in der Atmosphäre beginnt sich Sauerstoff anzusammeln erste eukaryotische Fossilien
	Archaikum		4600	3500 älteste prokaryotische Fossilien 3800 Entstehung des Lebens auf der Erde

Abb. 2: Übersicht über die Erdzeitalter lt. International Commission on Stratigraphy (LIPKOW et al., 2005, Abb.2);

Um die Verbreitung der Deinotherien von Afrika nach Europa zu beschreiben, die zu der Zeit des Miozäns vorherrschenden klimatischen Bedingungen und die entsprechende Flora und Fauna zu erläutern, ist es notwendig Entwicklungen und Veränderungen in geologischer und klimatischer Hinsicht zu beschreiben, die vor dieser Serie stattgefunden haben.

Die Ausführungen beginnen im Zeitalter des Mesozoikums, eine weitere Rückschau wäre für diese Diplomarbeit nicht relevant und auch zu umfangreich.

6 Das Mesozoikum

Das Mesozoikum auch Erdmittelalter genannt (250- 65 Mio. Jahre) gliedert sich in die drei Perioden: Trias (251- 199 Mio. Jahre), Jura (199- 145 Mio. Jahre) und Kreide (145- 65 Mio. Jahre). Eine weitere Unterteilung in Systeme ist möglich, aber für die weiteren Ausführungen nicht nötig. Die Zeittabellen können in unterschiedlicher Literatur geringfügig verändert sein, diese Einteilung aber folgt der International Commission on Stratigraphy (LIPKOW, et al., 2005).

Die Beschreibung dieses Zeitalters ist sehr allgemein gehalten. Es soll hier lediglich ein grober Überblick gegeben und veranschaulicht werden, wie sich die Erde im Laufe der Zeit veränderte, und welche Ereignisse dazu beitrugen, dass die Bedingungen schließlich so waren, wie wir es aus dem Miozän vermuten. Das folgende Kapitel soll unter anderem durch die Aufzählung von Beispielen einen Eindruck über die Flora und Fauna des Mesozoikums geben.

6.1 Klima

In der Trias, zu Beginn des Mesozoikums, herrschte tropisches warmes Klima. Am Anfang der oberen Trias sank der Meeresspiegel, Flüsse schwemmten Sand aus dem Süden in das Tethys Meer und die Küste verlagerte sich so 100 km nach Süden. Es bildete sich im Küstengebiet ein feucht warmes Deltagebiet mit einer großen Sumpflandschaft und üppiger Vegetation. Berühmt für diesen Zeitabschnitt ist die fossile Flora von Lunz in Niederösterreich. Ebenso kam es zu großen Korallenriffen an den Rändern der Tethys (HARZHAUSER, 2004).

Im Jura war das globale Klima so warm, dass es keine Polkappen gab (HARZHAUSER, 2004). Es war ebenso eine Zeit geringer klimatischer Unterschiede, da sich aufgrund des Superkontinents Pangäa die Meeresströmungen noch besser vermischen konnten, siehe Abb. 3 (ZIEGLER, 2008).

In der Kreide kam es durch Vulkanausbrüche zu einer hohen Kohlendioxid Konzentration in der Atmosphäre. Das Erdklima war durchgängig wärmer und konstanter als heute, obwohl es durchaus auch zu Temperaturschwankungen kam (HARZHAUSER, 2004). Der Meeresspiegel war hoch und das Schelfmeer breit. Es gab kaum Gebirge, wodurch es auch keine Klimaschranken gab. Die Selektion von Tieren und Pflanzen trat in den Hintergrund und viele neue Arten mit abweichenden Bautypen entstanden aufgrund der günstigen Lebensbedingungen. Mit Ende der Kreide verschlechterten sich aber die Bedingungen. Gebirge bildeten sich und das Klima wurde dadurch rauher (ZIEGLER, 2008).



Abb. 3: Urkontinent Pangäa umgeben von Panthalassa Ozean und Tethys- Ozean (HARZHAUSER, 2004)

6.2 Geologie

Während des Mesozoikums zerfällt der Urkontinent Pangäa, der zuvor vollständig vom Panthalassa Ozean umgeben war und es entstehen neue Ozeane. Der Tethys Ozean trennt nun den Nordkontinent Laurasia und den Südkontinent Gondwana, bevor auch diese weiter Zerfallen in Nord- und Südamerika, Afrika, Antarktis und Indien (HARZHAUSER, 2004).

Im Jura zerfiel Pangäa endgültig. Nordamerika und Eurasien trennten sich und der Atlantik entstand. Der heute nicht mehr existierende Penninische Ozean, ein

Tiefseebereich innerhalb der alpinen Tethys, trennte die adriatische Platte vom europäischen Urkontinent. Durch diese neuen Ozeane kam es zu einer Absenkung der Becken und zum Absterben der großen Riffe, da diese viel Licht benötigen (HARZHAUSER, 2004).

Im oberen Jura breiteten sich die Riffe des Flachmeeres weit nach Norden aus und in der Kreidezeit bedeckte das Meer dann rund 20% mehr Landfläche als heute. Eine breite Meeresstraße erstreckte sich von Nord nach Süd, bis nach Nordamerika (HARZHAUSER, 2004). Entlang des Nordrands der Tethys erstreckte sich ein Schelfmeer mit zahlreichen Inseln zwischen dem heutigen Atlantik und Osteuropa (ZIEGLER, 2008).

6.3 Flora und Fauna

Die Klima und Meeresspiegelschwankungen beeinflussten die Flora und Fauna des Mesozoikums. Zu Beginn der Trias befanden sich große Seen im heutigen Nordwesteuropa. In der mittleren Trias stieg der Meeresspiegel, sodass sich dann im Jura ein flaches Binnenmeer ausbreitete. Die Kalkablagerungen die dort vom Festland eingeschwemmt wurden enthielten Ton, Schalenreste von Seelilien, Armfüßern, Muscheln und Schnecken und werden deshalb auch heute als Muschelkalk bezeichnet (HARZHAUSER, 2004).

Zu Beginn des Mesozoikums, genauer an der Perm- Trias Grenze kam es zu einem Massenaussterben, wobei 95% aller bis dahin bestehenden Arten ausgelöscht wurden. Die Ursache ist bislang nicht schlüssig belegt. Man geht aber von mehreren Ursachen aus wie etwa die Vereinigung des Kontinents Gondwana mit den Nordkontinenten, welcher Einfluss auf das weltweite Klima hatte, durch Veränderung der Meeresströmungen. Aber auch erhöhte vulkanische Aktivitäten in Sibirien, wodurch große Mengen an Säure in die Atmosphäre gelangten, begünstigten diesen Faunenschnitt (ZIEGLER, 2008).

Das Mesozoikum ist ebenso geprägt durch die Entwicklung und auch das Aussterben der Dinosaurier. Sie entwickelten sich in der oberen Trias und beherrschten dann über 150 Millionen Jahre, mit Evolutionshöhepunkt in der Oberkreide, das Land. Häufig finden sich Fundstellen von Dinosauriern in Nordamerika und Ostafrika. Am Ende der Kreide starben die Dinosaurier aus, vermutlich aufgrund eines Impakts auf der Halbinsel Yucatan in Mexiko, was eine Verschlechterung der Umweltbedingungen verursachte (ZIEGLER, 2004). Aber auch die ersten Säugetiere, sowie Vögel an Land und Raubschnecken im Meer entwickelten sich während des Mesozoikums. Geprägt war das Erdmittelalter vor allem auch durch eine Vielfalt von Ammoniten. Ebenso waren Kalkalgen im Tethys Meer weitverbreitet (HARZHAUSER, 2004).

Besonders ist auch das Vorkommen erster Blütenpflanzen, die die heutige Tier- und Pflanzenwelt bis heute prägten. In der oberen Trias gediehen durch das warme Klima an den ständig überfluteten Bereichen des Deltagebiets Schachtelhalme, krautige Farne, Baumfarne und Bennettiteen, deren Blüten bereits zwittrig waren und an bedecktsamige Blütenpflanzen erinnern (HARZHAUSER, 2004).

In den gebildeten Lagunen traten auch Kuhtrittmuscheln (Megalodonten), Nesseltiere sowie Heterastridien und *Myriosuchus planirostris*, ein krokodilähnliches Meeresreptil, auf (HARZHAUSER, 2004).

Zu Beginn der Trias breiteten sich auch Reptilien wie Flossenechsen (*Nothosauridae*) sowie und Pflasterzahnsaurier (*Placodontia*) im Meer aus. *Nothosauridae* besaßen einen kurzen und breiten Schädel, konnten noch an Land gehen, waren aber schon sehr gut an das Leben im Wasser angepasst. Die ebenso der Reptiliengruppe angehörenden, *Placodontia* hatten flache und breite Zähne mit denen sie unter anderem Muschelschalen aufknacken konnten. Ebenso vertreten war *Mastodonsaurus*, das größte Lurchtier das jemals lebte (ZIEGLER, 2008). Erst in der oberen Trias treten erstmals Säugetiere auf. Diese waren noch sehr klein und spitzmausähnlich. Dessen Vorfahren waren vermutlich säugetierähnliche Reptilien die sich von Pflanzen ernährten (HARZHAUSER, 2004). Mit Ende der Trias endete auch die Blütezeit der Ammoniten, die bis dahin eine starke Radiation erlebten (ZIEGLER, 2008).

Im Jura hatten die Fischechsen (Ichtyosaurier), die aber bereits in der Trias erstmals auftraten, und Giraffenhalsosaurier (*Tanystropheus*) ihre Blütezeit (HARZHAUSER, 2004). Sie waren optimal an das Leben in der Hochsee angepasst und sahen rezenten Delphinen sehr ähnlich. Fischechsen starben bereits in der Kreide wieder aus. Ebenso gab es zahlreiche Vertreter der Wirbeltiere wie Fische, Krokodile und langgeschwänzte Flugsaurier (ZIEGLER, 2008).

Das feucht- warme Klima bedingte ein üppiges Pflanzenwachstum auf den Inseln des Binnenmeeres des heutigen Mittel- und Nordwesteuropas (HARZHAUSER, 2004).

Am Ende des Jura breiteten sich im europäischen Flachmeer Riffe bis nach Norden aus. Der Untergrund wurde dicht von Korallen besiedelt, welche man heute als weiße Kalke der Klippen von Ernstbrunn nachweisen kann. Weitere bekannte Ablagerungen solcher Lagunen sind die Plattenkalke von Solnhofen und Eichstätt in Süddeutschland. Dieser Plattenkalk gilt als aufschlußreiches Archiv der Tier und auch Pflanzenwelt vor 140 Millionen Jahren, da der Salzgehalt der Lagunen durch Austrocknung sehr hoch war und der Sauerstoffgehalt sehr gering (ZIEGLER, 2008), konnten eingespülte Lebewesen nicht überleben, verendeten und blieben somit erhalten. Darin enthalten sind unter anderem: Der Urvogel *Archaeopteryx*, Flugechsen, Libellen, Fische, Quallen, Ammoniten und Krebstiere (HARZHAUSER, 2004), ungestielte Seelilien (*Saccocoma*) und Medusen (ZIEGLER, 2008).

Aufgrund des warmen Klimas in der Kreide lebten Rudisten wie Bechermuscheln in den tropischen Meeren. In kühleren Bereichen gab es unter anderem auch Belemniten, Verwandte der Kalmare (HARZHAUSER, 2004). Am Ende der Kreide starben diese jedoch zur Gänze aus (ZIEGLER, 2004).

In Mittel und Westeuropa bestanden die Wälder der frühen Kreide hauptsächlich aus Nacktsamern (Gymnospermen). Wie der Name schon vermuten lässt, sind die Samenanlagen dieser Pflanzen nicht geschützt, sondern liegen frei. Häufig waren Nadelgehölze, Verwandte von Kiefern und Zedern, sowie Ginkgos, Baumfarne, Farnkräuter und an feuchten Standorten Schachtelhalme zu finden (ZIEGLER, 2004).

In der Kreide treten aber erstmals auch bedecktsamige Blütenpflanzen (Angiospermen) auf. Die Pflanzen weisen eine Schutzhülle der Samenanlagen auf. Neu sind auch Blattäderungen und Wasserleitgefäße im Holz. Diese Vorteile führen zur schnellen Verbreitung und Entwicklung dieser Pflanzen. Fossile Funde deuten darauf hin, dass Angiospermen zuerst nahe Küsten vorgekommen sind und sich von da aus verbreiteten. Am Ende der Kreidezeit schon waren Bedecktsamer bereits recht häufig (HARZHAUSER, 2004). Da bis heute aber nur sehr kleine Objekte entdeckt wurden, bildeten sie wahrscheinlich den Unterwuchs der Gymnospermen Wälder. Nachgewiesene Vertreter waren: Magnolien, Lorbeer und Platanengewächse (ZIEGLER, 2004).

7 Das Känozoikum

Die Ära Känozoikum, auch Erdneuzeit genannt, umfasst ca. 65 Millionen Jahre und ist der kürzeste und jüngste Abschnitt der Erdgeschichte. Das Känozoikum gliedert sich in drei Perioden, dem Paläogen (65- 23,8 Mio. Jahre), Neogen (23,8- 1,8 Mio. Jahre) und dem Quartär (1,8 – 0 Mio. Jahre). Das Paläogen teilt sich wiederum in die Epochen Paleozän (65-55 Mio. Jahre), Eozän (55- 33,7 Mio. Jahre) und Oligozän (33,7- 23,8 Mio. Jahre). Der mittlere Abschnitt, das Neogen teilt sich in die Epochen Miozän (23,8- 5,3 Mio. Jahre) und Pliozän (5,3- 1,8 Mio. Jahre). Früher wurden Miozän und Pliozän als Tertiär zusammengefasst, was heute aber als veraltet gilt (HARZHAUSER, 2004).

Besonders interessant am Känozoikum ist die explosionsartige Ausbreitung und Entwicklung der Säugetiere und der bedecktsamigen Blütenpflanzen (Angiospermen) (HARZHAUSER, 2004). Das Aussterben der Dinosaurier machte nahezu alle ökologischen Nischen frei für placentale Säugetiere, die bereits Ende der Kreide in dessen Schatten lebten. Die Ersten waren Beuteltiere, Insektivoren, Primaten, Urraubtiere (Hyaenodontidae) und Urhuftiere (Condylarthra). Innerhalb kurzer Zeit erfolgte die Anpassung der Säugetiere an unterschiedliche Lebensräume wie das Leben im Wasser durch Seekühe, Wale und Robben, sowie an das Fliegen durch Riesengleiter (Dermoptera) und Fledertiere (Chiroptera) (ZIEGLER, 2008).

7.1 Das Paläogen

Vor ca. 50 Millionen Jahren bedeckte der Tethys- Ozean noch große Teile Südeuropas. Die Tethys verband den Atlantik mit dem Pazifik und Europa bestand noch aus vielen kleinen Inseln am Nordrand dieses großen Ozeans (HARZHAUSER, 2004).

Ebenso trennte sich Australien von Antarktika und driftete nach Norden. Die warme Meeresströmung die das Klima gemäßigt hielt erreichte die Antarktis nicht mehr und es kam zu einer Abkühlung des Klimas und zur Bildung von Inlandeiskappen. Daraus

resultierendes kaltes Schmelzwasser breitete sich in Richtung Äquator aus und ließ die Temperaturen der Tiefsee sinken. Zeitgleich öffnete sich der Ozean zwischen Grönland und Nordwesteuropa. Damit strömten weitere kalte Tiefseegewässer des Nordpolarmeeres in den Atlantik. Die starken Temperaturunterschiede der tiefen Meeresschichten sowie der warmen Oberflächen, der Tropen und der Polarregionen sowie die kalten Auftriebsgewässer verstärkten die Meeresströmungen. So kam es am Ende des Paläogens zu einer weltweiten Abkühlung (ZIEGLER, 2008). Durch die voranschreitende Abkühlung starben zunehmend tropische Arten aus und Arten aus dem kühleren Norden wanderten ein (HARZHAUSER, 2004).



Abb. 4: Im Paläogen vor ca. 40 Mio. Jahren ragten bereits große Teile der Alpen aus dem Meer; die Paratethys/ Molassemeer reichte von der Rhonemündung bis ins Alpenvorland; es bestanden noch breite Verbindungen zwischen Paratethys und Mittelmeer; (HARZHAUSER, RÖGL, 2012; Grafik: F.RÖGL/ K. REPP)

Die Pflanzen und Tierwelt des Paläogens kann besonders gut beschrieben werden, da in der Grube von Messel bei Darmstadt (Deutschland) besonders gut erhaltene Fossilien zutage gebracht wurden. Das Spektrum reichte von Wirbeltieren wie Knochenhechten, Waranen und Halbaffen bis zu Fledermäusen und Urpferdchen (HARZHAUSER, 2004). Hinweise auf das anfangs warme Klima bieten ebenso die Funde von Riesenschlangen, Wasserschildkröten und Krokodilen. Die häufigsten Funde aber sind Insekten wie Wanzen und Käfer. Weitere Belege für das Klima bieten Gespensterschrecken und Singzikaden. Zahlreiche Vogelfunde belegen die große Radiation dieser Tiergruppe im Paläogen. Bekannt sind Papageien, Kolibris, Racken, Ibis, Hopfe. Singvögel treten noch keine auf (ZIEGLER, 2008).

Auch der baltische Bernstein ist ein weiterer Beleg für das durchaus warme Klima im Paläogen. Im fossilen Baumharz, wahrscheinlich produziert durch Kiefern, wurden vor allem Zweiflügler (Diptera) aber auch Termiten und Gottesanbeterinnen gefunden, die heute nur mehr in tropischen Gebieten vorkommen (ZIEGLER, 2008).

Die Flora war geprägt durch paratropischen Regenwald (HARZHAUSER, 2004). Kennzeichnend hierfür sind immergrüne großblättrige Bäume, Sträucher und altertümliche bedecktsamige Blütenpflanzen, wie man sie heute in den Tropen und Subtropen kennt. Dies stellen bedeutende Hinweise auf das damals vorherrschende Klima dar. Die überwiegend angiospermen Pflanzen waren unter anderem Lorbeer-, Tee-, Curaceengewächse und Mimosenvertreter. Farne und Nadelhölzer waren selten. Die teils tropische Vegetation jedoch bestand nur bis ins Eozän. Im Ober-Eozän fehlen bereits tropische Pflanzenvertreter (ZIEGLER, 2008).

Am Ende des Paläogens bedingten, wie bereits erwähnt klimatische Veränderungen einen Faunenwandel. Belegt wird das auch durch das Verhältnis von ganzrandigen zu gezähnten, gelappten und gefiederten Blättern in nordamerikanischen Gebieten. Die Durchschnittstemperatur senkte sich von ca. 25 - 30 auf ca. 15 Grad Celsius. In Europa war die Abkühlung nicht ganz so stark zu spüren wie in Nordamerika. In dieser Phase der Abkühlung sank der Meeresspiegel und Schelfflächen trockneten aus. So eröffnete sich eine Verbindung zwischen Europa und Asien. Aus Asien wanderten unter anderem Nashörner, geweihlose Urhirsche, Kleinsäuger und auch Bärenhunde ein. Das Klima war nun kontinental (ZIEGLER, 2008). Negative Aspekte der Einwanderung aus Asien waren, dass viele einheimische Arten verdrängt wurden und ausstarben (HARZHAUSER, 2004).

7.2 Das Neogen

Zu Beginn des Neogens, genauer im Miozän, kam es zur alpidischen Gebirgsbildung. Dadurch entstand ein großer Teil des europäischen Festlandes (HARZHAUSER, 2004).

Wie die allermeisten Gebirge in Europa sind auch die Alpen, die zu den jüngsten zählen, durch Plattenkollisionen entstanden. Dabei wird ein ehemaliger Ozean in einer Subduktionszone verschluckt und anschließend kollidieren die Kontinentalblöcke miteinander. Die oberen Teile der Erdkruste weichen nach oben aus und bilden somit ein Gebirge. Die Orogenese der Alpen beginnt schon vor dem Neogen und zwar in der frühen Kreidezeit, vor 130 Ma Jahren (Mesozoikum). Die beteiligten Kontinentalplatten, die Terrane Baltica/Europa und Africa/Arabia bewegten sich aufgrund konvergenter Plattenbewegungen aufeinander zu. Die dazwischenliegenden Meeresbecken, der Piemont- Ozean und der Wallis- Trog (die Schließung der Ozeane beginnt bereits in der Kreide und erstreckt sich weiter über das gesamte Känozoikum) werden geschlossen. Zu den dort entstandenen Gebirgsketten zählen die jungen europäischen Hochgebirge wie die Kordilleren, die Pyrenäen, die Alpen, das Apennin, die Karpaten und auch die Dinariden. Die Bogenform der Alpen beruht im Übrigen auf der Geologie der Plattengrenzen (PFIFFNER, 2010).

Das Ende des Neogens vor ca. 1,8 Millionen Jahren läutete dann das Quartär eine Kaltzeiten ein, wobei Skandinavien und die Alpen das Zentrum der Vereisung in Europa ausmachten (ZIEGLER, 2004).

7.3 Das Miozän

Das Miozän beginnt etwa vor 23,8 Millionen Jahren und endet ca. vor 5,3 Millionen Jahren. Weiters gibt es eine Stufengliederung die die Parathethys- Meerbildung beschreibt, beginnend mit dem Egerium (27,5 Mio. Jahre), Eggenburgium (20,5 Mio. Jahre), Ottnangium (18,3 Mio. Jahre), Karpatium (17,2 Mio. Jahre), Badenum (16,4 Mio. Jahre), Sarmatium (13,0 Mio. Jahre) und dem Pannonium (11,5 Mio. Jahre) (HARZHAUSER, 2004). Besonderes Augenmerk wird in dieser Diplomarbeit auf das Miozän gelegt, da in diesem Zeitabschnitt das Auftreten, Verbreitung und die Entwicklung der Proboscidea und im Speziellen der mitteleuropäischen Deinotherien stattfand.

Proboscidea, genau genommen Mastodonten und Deinotherien treten relativ abrupt im frühen Miozän Europas auf. Eine genaue Datierung wurde von unterschiedlichen Forschergruppen vorgenommen. VAN COUVERING und BERGGREN (1974) MADDEN und VAN COUVERING (1976) datierten das erste Auftreten von Proboscidea in Europa auf 17,5 Mio. Jahren. Aufgrund des plötzlichen Erscheinens von Proboscidea bezeichnet man das Auftreten als „Proboscidean Datum Event“. TASSY (1990) und auch THOMAS (1985) verweisen aber darauf, dass es vermutlich mehr als einen Event gab, bei dem die afrikanische und die europäische Fauna Möglichkeiten zum Austausch hatte. VAN DER MADE und MAZO (2003) gehen davon aus, dass es mindestens drei Events gab an denen afrikanische Rüsseltiere über Landbrücken durch das Mittelmeer Westeuropa erreichten: im frühen Mittelmiozän und mindestens zwei im späten Pliozän und Pleistozän. Laut TASSY (1990), erreichten die Deinotherien Europa später als die Mastodonten, nämlich vor ca. 16,5 Mio. Jahren (VAN DER MADE, MAZO, 2003).

Tektonische Verschiebungen verlaufen sehr langsam und können nicht als Antwort für das plötzliche Auftauchen der Rüsseltiere und anderen afrikanischen Taxa in Europa dienen. Die Landbrücken die diesen Faunenaustausch ermöglichten entstanden kurzfristig, beginnend vor ca. 21 Mio. Jahren durch einen sehr niedrigen Meeresspiegelstand. Meeresspiegelschwankungen öffneten und schlossen die Landbrücken mehrmals zwischen Afrika und Europa, bis es ab dem späten Miozän zu einer permanenten Landverbindung kam (VAN DER MADE, MAZO, 2003).

Weitere Einwanderer aus Afrika sind Verwandte der Giraffen (Dryopethiciden) und auch Primaten. Aus Asien gelangten im unteren Miozän weitere Säuger nach Europa wie die Antilope, geweihtragende Hirsche oder auch *Chalicotherium*, ein dreizehiger Unpaarhufer, mit Krallen anstatt Hufen (ZIEGLER, 2008). *Calicotherium* soll etwa zur selben Zeit wie *Deinotherium* nach Westeuropa gelangt sein (VAN DER MADE, MAZO, 2003). Aufgrund diverser Einwanderungen starben heimische Arten weiter aus, wie zum Beispiel geweihlose Urhirsche oder Tapire (ZIEGLER, 2008).

Obwohl während des gesamten Neogens das Klima kühler wurde, wuchsen im Untermiozän immer noch zahlreiche Hölzer wie Lorbeer, immergrüne Eichen und Palmen. Aber auch laubabwerfende Bäume wie Ulmen, Ahorn und Pappeln traten auf. Eine solche Vergesellschaftung deutet auf warmes humides, subtropisches bis tropisches Klima hin, mit Durchschnittstemperaturwerten um die 20 Grad Celsius, milden Wintern und warm- feuchten Sommern. Bereits im Mittelmiozän waren Palmen aber schon verschwunden und Lorbeergewächse seltener. Im Jahresmittel ist das Klima feuchter und kühler als zuvor. Am Ende des Miozäns war Europa größtenteils bewaldet durch immergrüne (im Süden) und sommergrüne (in Mittel und Westeuropa) Laubwälder. Dies sind Anzeiger für humides Klima. Hingegen in Nordamerika, Asien und Südosteuropa entwickelten sich durch Trockenheit Steppen, mit angiospermen Kräutern und Gräsern. Paarhufer und Unpaarhufer profitierten dort von der Vegetation (ZIEGELR, 2008).

In der Zeitstufe Eggenburgium gibt es zahlreiche Hinweise, dass durch die Verbindung zwischen Paratethys zum Mittelmeer zahlreiche Meeresorganismen in die Paratethys einwanderten. Bezeichnend hierfür sind Kamm- und Herzmuscheln, aber auch Seepocken, Napfschnecken, Adlerrochen und Seekühe. All jene Funde weisen auch hier noch auf ein warmes Klima hin. Da es gegen Ende des Eggenburgiums zu einer leichten Abkühlung kam, starben aber viele Meerestiere aus. Weiters geben Braunkohlelagerstätten in Parschlug in der Steiermark Aufschluss über die Flora des Untermiozäns. Die häufigsten dort erhaltenen Pflanzenreste sind die von Wasserfichte, Amberbaum, Gagelstrauch und Zelkovie. Weitere Braunkohlegebiete wie etwa Vordersdorf, ebenfalls in der Steiermark geben Aufschluss über die damals vorherrschende Fluss- und Sumpflandschaft mit Fiederpalme und Platanen die auf warmes, subtropisches feuchtes Klima hinweisen. Zu den häufigsten Säugerfunden dieser Zeit zählen Rüsseltiere wie etwa *Gomphotherium angustidens* aber auch Schweine und Hirschferkel (HARZHAUSER, 2004).



Abb. 5: Vor ca. 25 Mio. Jahren, Ende Paläogen/ Oligozän; das westliche Molassemeer fällt vorübergehend trocken (HARZHAUSER, RÖGL, 2012; Grafik: F.RÖGL/ K. REPP)

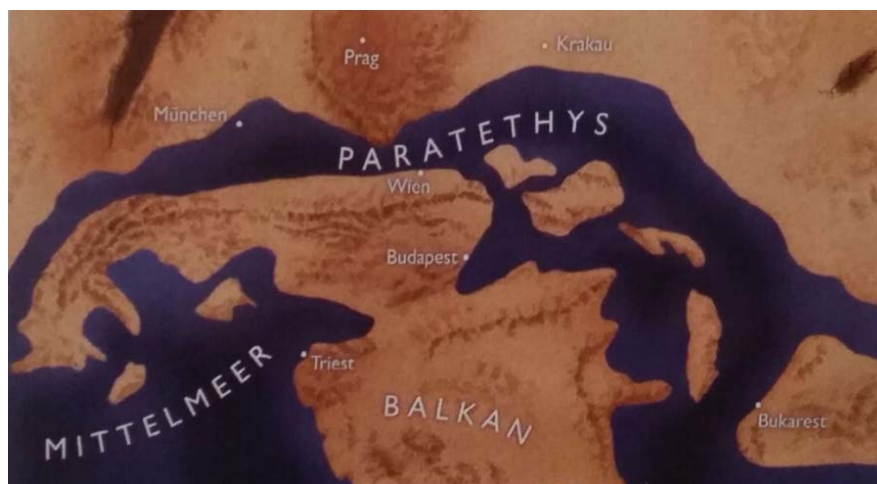


Abb. 6: Paratethys vor 20 Mio. Jahren, Miozän/ Eggenburgium; HARZHAUSER, RÖGL, STEININGER, 2012; Grafik: F.RÖGL/ K. REPP)

Vor ca. 18 Millionen Jahren schloß sich die westliche Verbindung zum Tethysmeer durch die Verlandung des Molassetrogs (ZIEGLER, 2008).

Vor ca. 16 Millionen Jahren, im Badenium entstanden durch den weiteren Rückzug des Paratethys- Meeres tiefe Senken in der Alpenvortiefe, wie zum Beispiel das Wiener Becken. Das Badenium war gekennzeichnet durch ein warmes Meer, das sarmatische Meer, das sich über das Wiener Becken erstreckte und den Höhepunkt

der Organismenvielfalt in der Paratethys kennzeichnete (ZIEGLER, 2008). Östlich des Wiener Beckens bildete das Leithagebirge eine Inselkette mit Fleckenriffen und Korallenteppichen. Diese Lagunen wurden von Austern, Seenadeln, Messerfischen, Drachenkopffischen, und unter anderem auch Haien bevölkert (HARZHAUSER, 2004).



Abb. 7: Paratethys vor ca. 16 Mio. Jahren; Miozän/ Übergang Karpatium-Badenium; Das Molassemeer zieht sich nach Osten zurück; (HARZHAUSER, RÖGL, 2012; Grafik F.RÖGL/ K. REPP)

Im Sarmatium beginnt sich die Verbindung der Paratethys und dem Mittelmeer zu schließen. Da der Austausch mit anderen Meeren unterbrochen war veränderte sich der Salzgehalt des Binnenmeers und viele Tierarten starben. Da das Klima generell kühler wurde, wanderten wärmeliebende Arten Richtung Süden ab (HARZHAUSER, 2004).

Im Pliozän zerfiel das sarmatische Meer in drei Teilebecken, das pannonische Becken (ungarische Tiefebene), welches rasch verlandete, das pontische Becken (Schwarzes Meer) und das aralokaspische Becken. In den beiden letzteren blieb die sarmatische Fauna bestehen (ZIEGLER, 2008).

Nachdem die neue Paratethys ein Binnenmeer wurde, boten das pannonische und das Wiener Becken einen vielfältigen Lebensraum für Säugetiere. Große

Hauerelefanten (Deinotherien), die Säbelzahnkatze *Machairodus* und *Hipparion*, ein dreizehiges Pferd, waren typische Bewohner dieser Umgebung. Die riesigen Flußlandschaften des Alpenvorlands waren geprägt durch sommergrüne Auwälder, Weiden, Erlen, Pappeln, Ulmen, Eichen, Zelkovie, Amberbaum und Flügelnuss. Vor ca. 9 Millionen Jahren zog sich der pannonische See Richtung Osten zurück und das Wiener Becken verlandete (HARZHAUSER, 2004).



Abb. 8: Pannonischer See in Mitteleuropa vor 10 Mio. Jahren; Miozän/ Übergang Sarmatium- Pannonium; Die Verbindung zwischen Molassemeer und Mittelmeer existiert nicht mehr; Das Alpenvorland und die Karpaten verlanden; der brackische Pannonsee entsteht; die Donau fließt nun über Krems und Hollabrunn und mündet bei Mistelbach in das vom Pannonsee erfüllte Wiener Becken; (HARZHAUSER, RÖGL, DAXNER- HÖCK, 2012; Grafik: F.RÖGL/ K. REPP)

7.4 Das Klima während der Paratethys

Klimaveränderungen im Paratethys- Meer waren stark abhängig von Meeresströmungen und Verbindungen zum Mittelmeer, dem Indischen Ozean und der Nordsee. Anhand von Abb. 9 sollen die jeweiligen Jahresdurchschnittstemperaturen veranschaulicht werden (STEINIGER, 2012).

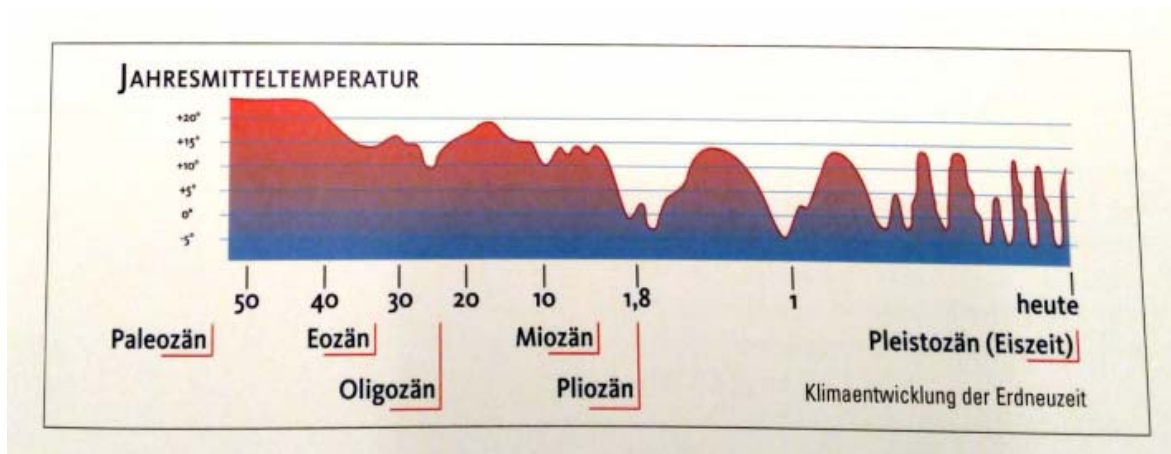


Abb. 9: Jahresdurchschnittstemperatur, Paleozän bis heute (STEININGER, 2012)

In Abb. 9 erkennt man, dass im Erdmittelalter noch eine Warmperiode vorherrschte. Warme Zonen reichten weiter nach Norden und Süden als es heute der Fall ist. In den Polarregionen herrschte vor allem Waldvegetation vor. Im Europa des Mitteleozäns herrschte subtropisches Klima. Erst vor ca. 37 Mio. Jahren, am Ende des Eozäns, begann die Antarktis zu vereisen. Die stetige Abkühlung wurde kurzzeitig im Eggerium unterbrochen. Durch diese neue Warmphase schmolzen sogar die Eisschilde der Antarktis wieder ab. Diese Phase hielt aber nur bis ins Badenum. Ab da kam es zu einem neuerlichen Klimasturz. Während des Pannoniums begannen auch die nördlichen Polarregionen zu vereisen (STEININGER, 2012).

8 Ordnung Proboscidea (ILLIGER, 1811)

Zu der Ordnung der Rüsseltiere, gehören die heutigen rezenten Elefanten, aber auch bereits längst ausgestorbene Vertreter wie zum Beispiel *Deinotherium* (siehe Abb. 10). Heute existieren nur mehr drei Arten (*Elephas*) dieser einstmals vielfältigen Säugetierordnung (GHEERBRANT, 2009).

Als ältesten und primitivsten Vertreter und wahrscheinlich auch als Ursprung der Proboscidea kann man *Eritherium* nennen, welches sich vor ca. 60 Mio. Jahren in Afrika entwickelte. Diese Art liefert auch den Beweis, dass Paenungulata ihren Ursprung in Afrika hatten und ebenso repräsentiert es auch eines der ersten modernen Plazentatiere. Es liefert auch den ersten Beweis, dass es eine Ähnlichkeit zwischen den Zähnen von Proboscidea und afrikanischen Ungulata/ Paenungulata gab. Funde weisen lophodonte Zahnstrukturen auf. Nach *Eritherium* kam es nachweislich zu einer starken Radiation und einem Evolutionssprung am Anfang des Eozäns bei den Proboscidea (GHEERBRANT, 2009).

Der erste echte Vertreter der Proboscidea nach *Eritherium* ist *Phosphaterium* und tritt erstmals vor 55 Mio. Jahren in Afrika auf (GHEERBRANT, 2009).

Proboscidea hielten sich ca. 40 Mio. ihrer Entwicklungsgeschichte in Afrika auf, bevor sie über Landbrücken nach Europa gelangten (GÖHLICH, 1999). Die ältesten Deinotherien Funde außerhalb Afrikas wurden in Bugti (Pakistan) gefunden und sind vermutlich 21 Mio. Jahre alt. Aber erst vor ca. 16,5 Mio. Jahren wanderte *Deinotherium*, (gemeinsam mit *Calicotherium*) in Westeuropa ein (VAN DER MADE, MAZO, 2003).

Weitere ältere Ahnformen sind *Phiomia* und *Palaeomastodon* (erste Funde aus Ägypten). Die beiden Arten unterscheiden sich neben äußerlichen Merkmalen vor allem auch durch ihren Zahnaufbau. *Phiomia* weist mehrere rundliche Zahnhügel, bunodonten Zahnbau auf und *Palaeomastodon* besitzt zygodonten Zahnbau, welcher durch mehrere hintereinandergestellte Querjoche auffällt. Aufgrund dieser Funde geht man davon aus, dass *Phiomia* der Vorfahre aller bunodonten Elefanten ist, somit auch ein Verwandter des Mammuts (*Mammuthus*) und aller rezenten

Elefanten. Alle Elefanten mit zygodontem Zahnbau, stammen demnach von *Palaeomastodon* ab (ENGESSER, 1996).

Die Ausnahme bildet das *Deinotherium*, welches eine gesonderte Entwicklung durchlief und eine lophodonte, also eine sehr ursprüngliche Dentition aufweist (ENGESSER, 1996).

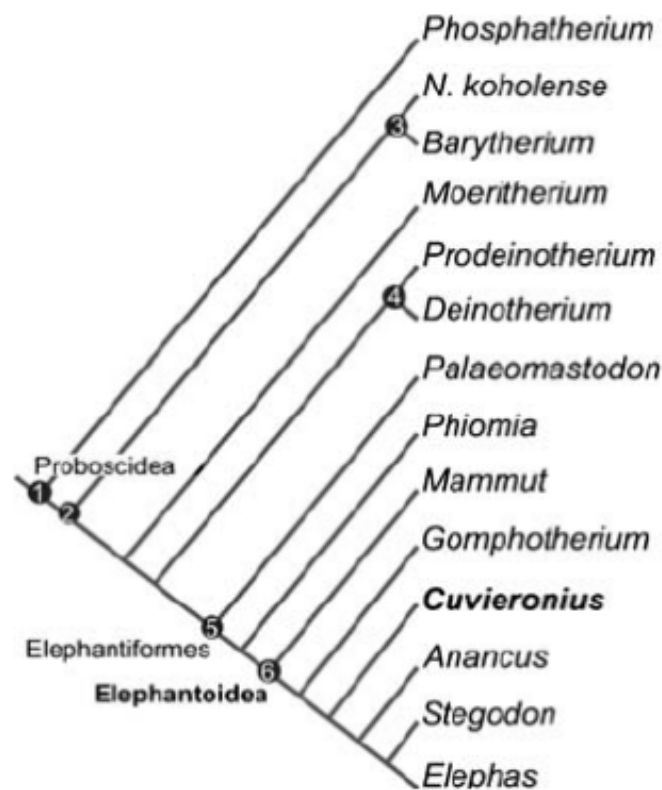


Abb. 10: Diese Systematik der Ordnung Proboscidea basiert auf der Analyse von Schmelzmuster und morphologischen Mustern; *Eritherium*, als ältester Vertreter, findet sich auf diesem Kladogramm noch nicht; (Phylogenetic relationships are based on Tassy (1996b) and Gheerbrant et al. (2005); (FERRETTI, 2007; Fig. 8)

8.1 Gebissformen

Wie bereits erwähnt können Verwandtschaftsverhältnisse und auch die Unterscheidung der Familien durch unterschiedliche Gebissformen bestimmt werden.

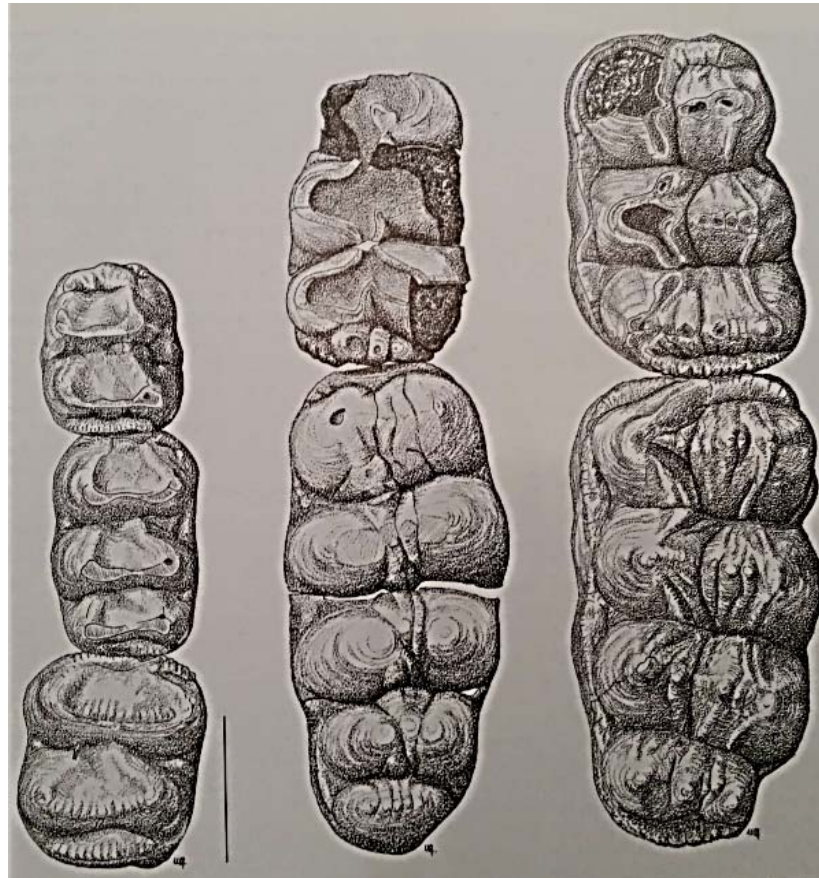


Abbildung 11: 1:2, Skala 5 cm; a) lophodonte Struktur von *Deinotherium giganteum*; b) bunodonte Struktur von *Gomphotherium angustidens*; zygodonte Struktur von *Zygolophodon turicensis*; (GÖHLICH, 1999; Fig. 13.2)

Generell hat sich das Gebiss der Proboscidea im Laufe ihrer Entwicklung stark reduziert. Die Eckzähne (Canini) fehlen, die Schneidezähne (Incisivi) und Vormahlzähne (Prämolaren) sind in ihrer Anzahl reduziert. Die Anzahl der Backenzähne (Molaren) jedoch ist bei allen Proboscidea gleich. Die Zahnformel der diversen Familien von Proboscidea kann variieren (GÖHLICH, 1999).

Bunodonte Zahnstrukturen sind typisch für Gomphoterien. Wie auf Abbildung 11b zu sehen ist, sind auf den einzelnen Molaren und Prämolaren Höcker in mehreren Querreihen angeordnet. Dieser Höcker werden auch Conules genannt. Zwischen diesen abgerundeten Höckern, stecken weitere kleinere Höcker, die die entstandenen ‚Täler‘ füllen (GÖHLICH, 1999).

Deinotherien weisen lophodonte Strukturen der Prämolaren und Molaren auf. Auf Abbildung 11a ist das rechte Unterkiefer von *D. giganteum* abgebildet, es zeigt P₄-M₂, welche bi- oder trilophodont beschaffen sind. Das bedeutet, dass anders wie bei den echten Mastodonten, keine Höcker vorliegen, sondern die einzelnen Zähne durch 2-3 Querjoche quer über den Zahn gekennzeichnet sind (GÖHLICH, 1999).

Zygodonte Strukturen bei Molaren treten typischerweise bei Mammutiden wie *Zygolophodon turicensis* auf. Ebenfalls auf Abbildung 11c zu erkennen, weisen sie Ähnlichkeit mit der bunodonten Struktur auf jedoch laufen die Querkämme der einzelnen Zähne zu scharfkantigen Kronen zusammen. Conules in den Zwischenräumen sind stark reduziert oder fehlen gänzlich. Bei allen Taxa die diese Zahnstruktur aufweisen finden sich ausschließlich trilophodonte Molare (GÖHLICH, 1999).

8.1.1 Bestimmung der Zahnformel

Da in weiterer Folge Begriffe die die Zahnformel betreffen genannt werden, soll eine kurze Erklärung dazu die Verständlichkeit gewährleisten.

Proboscidea weisen ein heterodontes Gebiss auf, da es aus unterschiedlichen Zähnen besteht, die durch die Zahnformel näher beschrieben werden können (CLAUSS, 2005). Da die Zahn- oder Gebissformel immer bilateral symmetrisch ist, ist es üblich nur eine Hälfte des Ober – und eine Hälfte des Unterkiefers anzugeben (SALOMON, 2015).

Ein Säugetiergebiss wird durch die Formel ICPM (Incisivi, Canini, Prämolaren, Molaren) beschrieben (CLAUSS, 2005). Ein Beispiel: 0023/1023 (HUTTUNEN, 2000).

Die ersten Zahlen beschreiben das Oberkiefer, die anderen das Unterkiefer. Wenn man sich nach ICPM richtet, würde es in diesem Fall, es handelt sich dabei um *Deinotherium giganteum*, bedeuten, dass es im Oberkiefer keine Incisivi, keine Canini aber zwei Prämolaren und drei Molaren gibt. Im Unterkiefer hingegen einen Incisivus, keinen Caninus und ebenfalls zwei Prämolaren und drei Molaren gibt.

Wenn die Bezeichnung der Zahnart auch noch eine Zahl trägt, so wird ein Zahn und seine Position im Kiefer noch näher bestimmt. z.B.: P₃.

Der Großbuchstabe gibt an, dass es sich um einen Prämolaren der permanenten Dentition handelt. Milchzähne erhalten immer kleingeschriebene Buchstaben. Die nach unten gestellte Zahl gibt an, dass es sich um den 3. Prämolaren im Unterkiefer handelt. Von der Medianebene ausgehend werden die Zähne numeriert. Durch die Stellung der Zähne im Gebiss, werden ihnen unterschiedliche Aufgaben zuteil. Ebenso steht die Gebissform in enger Beziehung zur Art der Ernährung eines Individuums (SALOMON, 2015).

8.1.2 Anatomie der Zähne

Um die Beschaffenheit eines Zahns besser verstehen zu können, soll die Anatomie eines Zahns hier kurz erläutert werden.

Die Hauptschubstanz eines Zahns bildet das Dentin oder Zahnbein, welches von den Odontoblasten produziert wird. Der Zahnschmelz oder Enamelum ist der harte, weiße Überzug über dem Dentin an der Zahnkrone. Schmelz wird von Enameloblasten produziert. Eine weitere wichtige Struktur ist der Zahnzement, ein geflechtartiges Knochengewebe, der den Zahn samt Wurzel im Alveolarknochen fixiert. Zahnschmelz kann, solange ein Zahn gesund und intakt ist, ständig

nachproduziert werden und ist im Gegensatz zum Dentin ein lebendes Gewebe. Es besteht hauptsächlich aus Kalziumphosphat (Hydroxylapatit). Der Zahnschmelz, die härteste vom Organismus gebildete Substanz, besteht zum Großteil auch aus Hydroxylapatit mit eingelagertem Fluor. Als letzte und oberste Schicht eines Zahns kann noch die Schmelzkutikula genannt werden. Für den schematischen Aufbau siehe Abb. 12 (SALOMON, 2015).

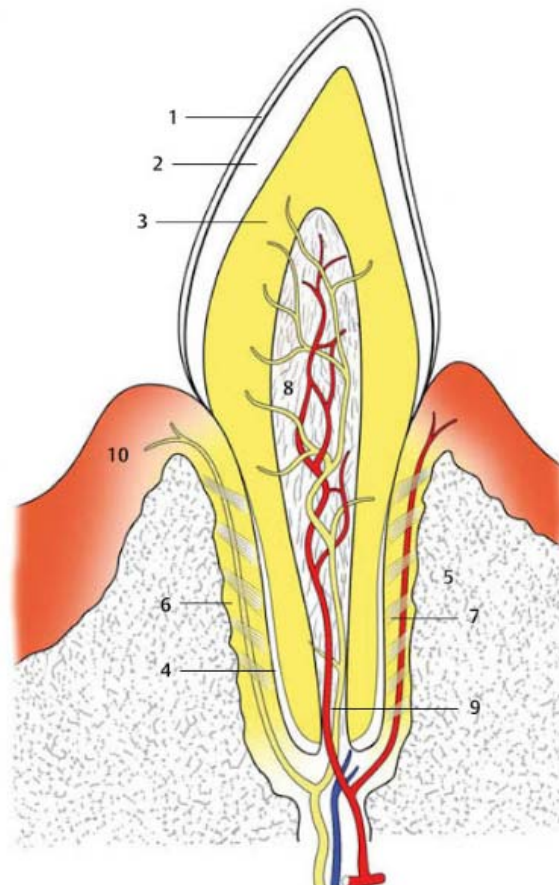


Abb. 12: schematischer Zahnaufbau; 1 Schmelzkutikula, 2 Schmelz, 3 Dentin, 4 Zement, 5 Alveolarknochen, 6 Zahnhalteapparat, 7 Fibrae cementoalveolares, 8 Zahnpulpa, 9 Wurzelkanal, 10 Zahnfleisch; (SALOMON, 2015; Abb. 3.18)

8.2 Proboscidea in Europa

Im weiteren Verlauf sollen die in Europa vorkommenden Familien der Proboscidea beschrieben werden, sowie ihre Entwicklung, anatomische Auffälligkeiten und ihre Verbreitung innerhalb Europas.

8.3 Familie Mammutidae (HAY, 1922)

Die Familie der Mammutiden bildet eine der erfolgreichsten Vertreter der Proboscidea, die bis auf die Antarktis, Südamerika und Australien alle Kontinente besiedeln konnten (ENGESSER, 1996). Mammutiden haben ihren Ursprung in Afrika und treten in Europa bereits im frühen Miozän, jedoch vor den Deinotherien auf (GÖHLICH, 1999; VAN DER MADE, MAZO, 2003). Sie waren in Europa weit weniger verbreitet wie andere Arten mit bunodontem Zahnaufbau. Besonders erfolgreich waren sie dann aber im mittleren Miozän, und konnten sich bis Nordamerika ausbreiten (GÖHLICH, 1999).

Mammutiden werden auch oft ‚echte‘ Mastodonten genannt und weisen charakteristischerweise zyglorhodon Gebissstrukturen auf. Ihre mittleren Molaren bestehen immer aus drei Querrippen, anders wie bei bunodonten Vertretern die Molaren mit vier Querrippen aufweisen können. Auffällig sind auch die sehr schwach entwickelten Conules, wie sie bei *Deinotherium* auftreten. Sie sind bei Mammutiden zu vertikalen Kronen umgebildet oder fehlen gänzlich (GÖHLICH, 1999).

8.3.1 Systematik Arten und Entwicklung

In Europa wurde die Familie, welche zu den Elephantoidea, eine Unterordnung der Proboscidea, zählt durch zwei Gattungen repräsentiert: *Zyglorhodon* (VACEK, 1877) und *Mammut* (BLUMENBACH, 1799), nicht zu verwechseln mit *Mammuthus*, was heute landläufig als Mammut/ Wollhaarmammut bezeichnet wird. Ein typischer Vertreter ist *Zyglorhodon turicensis* (SCHINZ, 1824), welches sich in ganz Europa

vom frühen bis zum späten Miozän ausbreitete. Die etwas jüngere Gattung *Mammut*, war nicht so stark verbreitet. Als europäischer Vertreter kann *Mammut borsoni* (HAYS, 1834) benannt werden. Man nimmt an, dass sich diese Art aus *Zygodolophodon* entwickelte. *M. borsoni* bestand in Europa vereinzelt bis ins Pliozän (GÖHLICH, 1999).

8.4 Familie Gomphoteriidae (HAY, 1922)

Gomphoteriidae entwickelten sich vor 17 Millionen Jahren circa zeitgleich mit den Deinotherien in Afrika und breiteten sich in Europa und Asien aus, wo es dann zu einer großen Formenvielfalt kam. Der Grund ihres Erfolgs lag vermutlich darin, dass sie sich nie besonders spezialisiert haben, so konnten sie die unterschiedlichsten Umweltbedingungen überstehen und ihr Adaptionspotential erhalten (ENGESSER, 1996).

Gomphoterium kann trilophodonte und tetralophodonte Molaren aufweisen. Die primären trilophodonten Gomphoterien gelten als direkte Verwandte der Tetralophodonten und treten in Europa schon im frühen Miozän auf. Als Unterscheidungsmerkmal dienen, wie der Name schon vermuten lässt die Anzahl der der Reihen an Kronen der Molaren. An den oberen Stoßzähnen weisen die Individuen ein Schmelzband auf, anhand dieses lassen sich verschiedene Arten voneinander unterscheiden. Tetralophodonte Gomphoterien breiteten sich nicht bis nach Nordamerika aus (GÖHLICH, 1999).

Besonders bei *Gomphoterium* sind die tetrabelodont ausgebildeten Stoßzähne. Davon befinden sich zwei im Ober- und zwei im Unterkiefer, und haben sich aus den Schneidezähnen entwickelt. Der Schädel ist flach und sehr lang, aufgrund der Länge der unteren Stoßzähne. *Gomphoterium* hatte ebenso einen Rüssel, kürzer als beim heutigen Elefanten. Da dieser jedoch nicht aus Knochen besteht, kann man hier nur Vermutungen anstellen. Die Rückenlinie verlief horizontal, beim heutigen Elefanten fällt sie nach hinten ab (ENGESSER, 1996).

8.4.1 Systematik, Arten und Entwicklung

In Europa finden sich zum Beispiel die Arten *G. sylvaticum* (TASSY, 1985), welche im frühen bis zum mittleren Miozän auftreten und *G. angustidens* (CUVIER, 1817) welches circa vom mittleren bis zum späten Miozän vorkamen. Letztere Art war die mit Abstand am weit verbreitetste. Ab dem späten mittleren Miozän entwickeln sich wie bereits erwähnt tetralophodonte Vertreter wie *Tetralophodon*. Ihre Familienzugehörigkeit ist jedoch nach wie vor umstritten. Ebenso werden auch die Unterfamilien *Amebelodontidae* und neuerlich *Choeolophodon* zu den trilophodonten Gomphoterien gezählt (GÖHLICH, 1999).

8.5 Familie *Deinotheriidae* (BONAPARTE, 1841)

Dinotherien sind eine Familie der Proboscidea, die sich schon im Oligozän, etwa vor 30 Mio. Jahren von allen anderen Elefanten absonderten und eine eigenständige Entwicklung durchgemacht haben. Sie stammen wie andere Dickhäuterfamilien aus Afrika und sind bereits vor 22 Millionen Jahren belegt. Sie breiteten sich über Landbrücken nach Asien und Europa aus und in einem Zeitraum von ca. 20 Mio. Jahren entwickelten sich viele Arten. Anders wie bei anderen Arten veränderte sich bei den Deinotherien Gebiss und Körperbau nur sehr geringfügig entlang ihrer Entwicklung. So behielten sie ihren typischen Backenzahntypus und die nach unten gerichteten Stoßzähne bei. Dieser Sachverhalt ist damit zu erklären, dass Deinotherien vermutlich von Anfang an sehr gut an ihre Umgebung (vegetationsreiche Flussniederungen und Sumpfwälder) angepasst waren und nie versucht haben neue Nischen zu erschließen. Da die Notwendigkeit einer körperlichen Anpassung durch veränderte Lebensbedingungen ausblieb, hielt sich die Gestalt von *Deinotherium* relativ konservativ (ENGESSER, 1996; TASSY, P., 1996).

Eine Veränderung die zu beobachten ist, ist die Größenzunahme von *Deinotherium*. Misst *Deinotherium bavaricum*, eines der ersten Vertreter der Familie, noch eine Schulterhöhe von 2,50 m, so verzeichnet man bei *Dinotherium gingantissimum*, einen der letzten Vertreter, bereits 4m (ENGESSER, 1996).

Deinotherien und echte Mastodonten bewohnten Europa und Asien und dessen ausgedehnten Fluss- und Sumpflandschaften lange Zeit gemeinsam, starben aber etwa zeitgleich noch vor Beginn des Pleistozäns in Europa aus, in Afrika hielten sie sich weiter bis ins Pleistozän. Nach ihnen folgten kleinere Elefantenvertreter wie Wald- oder Steppenelefanten. Die Mastodonten allerdings breiteten sich vor ca. 2 Millionen Jahren von Asien weiter über die Beringstraße nach Amerika aus und hielten sich auch dort länger als ihre Artgenossen in Europa (HARZHAUSER, 2004).

In Europa starben die Deinotherien vor rund 3 Mio. Jahren, wahrscheinlich durch Abkühlung, der Ankündigung der Eiszeit, aus. In Afrika, wo sie erst vor 1,2 Millionen ausstarben dürften ihnen die Umweltbedingungen länger entsprochen haben. (ENGESSER, 1996)

8.5.1 Unterscheidungsmerkmale und Gemeinsamkeiten von *Deinotherium* zu anderen Proboscidea

Das wohl größte Unterscheidungsmerkmal, zu anderen Familien aus der Ordnung der Proboscidea, ist ihre Dentition. Hierbei sind besonders ihre Stoßzähne auffällig, welche nicht dem Oberkiefer, sondern dem Unterkiefer entspringen. Auch sind sie nicht nach oben oder vorne gerichtet, sondern nach unten gebogen, was den Deinotherien ihr typisches Aussehen verleiht (ENGESSER, 1996). Deinotherien sind die einzigen unter den Proboscidea, deren Stoßzähne aus dem Unterkiefer entspringen und nur ein Paar besitzen. Speziell daran ist, dass nicht nur die Stoßzähne des Unterkiefers nach unten gebogen sind, sondern auch die Knochenfuge selbst diese Biegung aufweist. Diese Tatsache macht ihre Stoßzähne sehr kräftig. Ein weiteres besonderes Merkmal ist das Fehlen der speziellen Maserung, der Guilloche des Zahnschmelzes (GÖHLICH, 1999).

Sie besitzen einen verhältnismäßig kurzen und tapirähnlichen Rüssel und ihr Schädel ist im Vergleich zu rezenten Elefanten flacher (GÖHLICH, 1999).

Gemeinsamkeiten zu rezenten Vertretern bestehen in der Morphologie des Skeletts. Deinotherien weisen allgemein säulenförmigen Gliedmaßen auf, proximale Strukturen sind länger als distale. Handwurzelknochen und Tarsen sind kurz und breit und der Schädel ist pneumatisiert (von luftgefüllten Hohlräumen durchzogen). Die nasalen Knochen sind zurückgezogen und weisen auf das Vorhandensein eines Rüssels hin. Canini fehlen zur Gänze. All jene Dinge sind auch bei rezenten Elefanten vorhanden. Unterschiedlich jedoch ist der Bau der Prämaxilla (Zwischenkieferbein). Sie ist erweitert und wie zuvor schon erwähnt sind die unteren Incisivi zu Stoßzähnen entwickelt. Die Prämolaren und Molaren sind bunolophodont. Der Schmelz ist mit 1- 5 mm besonders dick (HUTTUNEN, 2000).

Mastodonten sind gekennzeichnet durch vier Stoßzähne, jeweils zwei in jedem Kiefer. Ebenso weisen sie zitzenförmige Höcker bei ihren Zähnen auf, bei Deinotherien handelt es sich um Querjoche, die die Backenzähne kennzeichnen (ZIEGLER, 2008). Die Zähne von Deinotherien sind groß, einfach und lophodont. Jeder Backenzahn besitzt ungefähr 2- 3 Querjoche und ähnelt denen eines Tapirs. Der spezielle Aufbau der Zähne war bestens angepasst an das Kauen von weichem Laub. Im Vergleich zu rezenten Elefanten waren alle Zähne des permanenten Gebisses zeitgleich in Verwendung (GÖHLICH, 1999).

8.5.2 Systematik , Arten und Entwicklung

Deinotherien bewohnten Europa ca. 16 Millionen Jahre lang und durchlebten dort im Laufe der Zeit eine enorme Größenzunahme. Die ersten Hauerelefanten wie das *Deinotherium bavaricum*, welches hauptsächlich im Untermiozän vorkam, war noch deutlich kleiner als das *Deinotherium giganteum* mit 4 m Schulterhöhe. Allgemein betrachtet waren Deinotherien generell um vieles größer als ihre rezenten Verwandten (HARZHAUSER, 2004).

Im Laufe der Zeit wurden insgesamt 31 Deinotherien- Arten beschrieben, wobei viele heute keine Gültigkeit mehr haben. Eine komplette Liste findet sich bei GRÄF (1957). Aus der letzten taxonomischen Überarbeitung von HARRIS (1973) bleiben zwei

anerkannte Gattungen, *Prodeinotherium* und *Deinotherium* bestehen (HUTTUNEN, 2000).

8.5.3 Gattung *Prodeinotherium* (EHIK, 1930)

Ordnung: Proboscidea (ILLIGER, 1811)

Familie: Deinotheriidae (BONAPARTE, 1841)

Gattung: *Prodeinotherium* (EHIK, 1930)

Art: *Prodeinotherium bavaricum* (VON MAYER, 1830)

Die Gattung *Prodeinotherium* besitzt drei anerkannte Arten: *P. bavaricum* (VON MAYER, 1830), *P. hobleyi* (HARRIS, 1978) und *P. pentapotamiae* (FALCONER, LYDEKKER, 1876). Die Unterscheidung dieser drei Arten folgt aber aus den drei geografisch unterschiedlichen Regionen in denen sie gefunden wurden. *P. bavaricum* war die erste kleine Deinotherien Art die in Europa entdeckt wurde und repräsentiert die Gattung *Prodeinotherium*. Später beschriebene Arten wie *P. cuvieri* oder *P. hungaricum* sind synonym zu *P. bavaricum* zu betrachten. *P. hobleyi* (ANDREWS, 1911) stellt den afrikanischen und *P. pentapotamiae* den asiatischen Vertreter dar (HUTTUNEN, 2000).

Eine stratigrafische Einteilung von *Prodeinotherium* kann nur grob getroffen werden. In Afrika sowie in Europa und Asien können Funde vom frühen bis zum mittleren Miozän zugeordnet werden (HUTTUNEN, 2000).

Im Unterschied zu der Gattung *Deinotherium* ist *Prodeinotherium* kleiner und sein Schädeldach ist relativ gesehen länger und breiter. Ebenso ist sein Hinterhaupt vertikal stärker geneigt. Tarsen und Handmittelknochen sind schmal aber nicht sehr lang. Die Zahnformel entspricht die der Familie der Deinotheriidae (HUTTUNEN, 2000).

8.5.4 Gattung *Deinotherium* (KAUP, 1829)

Gattung: *Deinotherium* (KAUP, 1829)

Art: *D. giganteum* (KAUP, 1829), *D. gigantissimum* (STEFANESCU, 1892)

Diese Arbeit berücksichtigt hauptsächlich jene anerkannten Arten, die auch mit den Funden übereinstimmen die für die Dental Microwear Analyse verwendet wurden.

Bedeutend für die Gattung *Deinotherium* sind *D. giganteum* (KAUP, 1829), und *D. gigantissimum* (STEFANESCU, 1892). Die Art *D. giganteum* weist in unterschiedlichster Literatur sehr viele Synonyme auf, wie z.B. *D. medium*, *D. maximum*, *D. konigii*, uvm. Eine vollständige Liste aller Synonyme findet sich ebenfalls bei GRÄF (1957). Unstimmigkeiten gab es auch bei *D. levius* (JOURDAN, 1861), da JOURDAN die neue Art nur erwähnte und nicht mit ausreichenden Referenzen beschrieb. 1957 beschrieb GRÄF *D. levius* als eigene Art, die sich anhand diverser Charakteristika im Variationsbereich von *D. giganteum* befand. Daraufhin wurde *D. levius* später von vielen Autoren als kleinere Variation von *D. giganteum* beschrieben (HUTTUNEN, 2000).

Deinotherium levius wird in dieser Arbeit aber nicht mehr als eigene Art betrachtet. Die Artbezeichnung *levius* wird zwar bei der ursprünglichen Beschriftung des Fundstücks, aus der Weinfurter Sammlung, angegeben, gilt aber mittlerweile als überholt. Aufgrund der Größe des Fundstücks wurde es zur Art *D. giganteum* gezählt.

Deinotherium giganteum kann als großes herbivores Säugetier beschrieben werden, welches alle typischen Charakteristika von Deinotherien erfüllt. Ihre geografische und stratigrafische Verteilung geht von Afrika, spätes Miozän bis frühes Pleistozän, bis Europa und Asien vom mittleren bis spätes Miozän. Die Zahnformel für das permanente Gebiss lautet: 0023/1023. Die Zahnformel für das Milchgebiss lautet: 003/103 (HUTTUNEN, 2000; SHOSHANI et al., 1996).

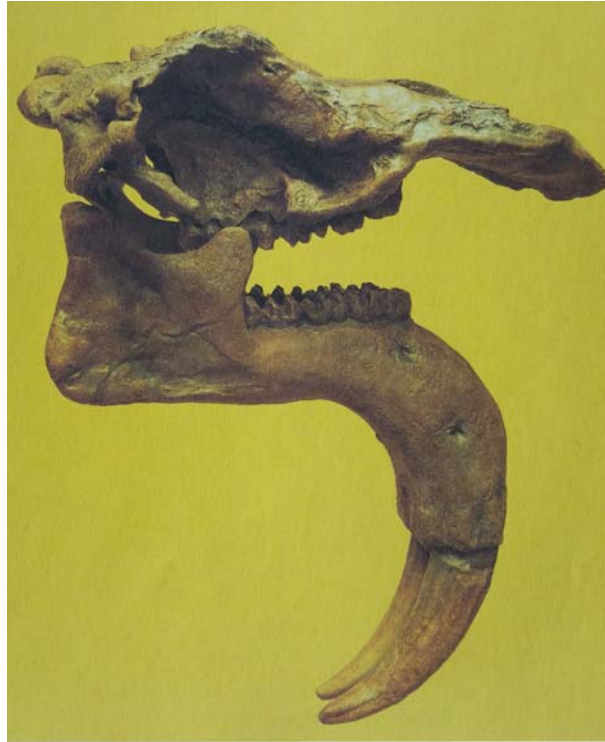


Abb. 13: unvollständiger Schädelknochen von *Deinotherium* (ENGESSER, 1996)

Deinotherium gigantissimum war der letzte und größte Vertreter der Deinotherien welcher in Europa im späten Miozän bis zum Pliozän auftrat (GÖHLICH, 1999).

Das eigentümliche, bereits beschriebene Gebiss der Deinotherien führte anfänglich bei entsprechenden Funden dazu, dass sie nicht zu der Gattung der Elefanten gezählt wurden. Ausschlaggebend dafür war die eigentümliche Stellung der Stoßzähne (ENGESSER, 1996).



Abb. 14: Unterkiefer und Oberkiefer von *Deinotherium* (ENGESSER, 1996)

8.5.5 Erste Deinotherienfunde

1789 beschrieb der Paläontologe Georges CURVIER, als einer der ersten, Funde einzelner Zähne und wies sie der Gattung der Tapire zu, aufgrund ihrer Ähnlichkeit mit diesen. Etwa 30 Jahre später fand man 1828 in der Sandgrube von Eppelheim im Mainzer Becken einen zerbrochenen Unterkiefer. Johannes Jakob KAUP setzte ihn zusammen, jedoch irrtümlicherweise falsch, sodass die Stoßzähne nach oben wiesen. KAUP gab dem Fund den Namen *Deinotherium giganteum*, was ‚das riesige Schreckenstier‘ bedeutet (ENGESSER, 1996).

1853 jedoch traten neue, unversehrte Unterkieferstücke zutage und KAUP korrigierte die Annahme, dass die Stoßzähne nach oben gebogen seien. Er kam zum Schluss, dass das Tier zu der Gattung der Flusspferde zuzuordnen sei. Als zwei Jahre darauf ein ganzer Schädel gefunden wurde, erkannte man aufgrund der großen Nasenöffnung, dass das *Deinotherium* einen Rüssel besessen haben musste.

Jedoch war man sich noch nicht im Klaren, in welchen verwandtschaftlichen Beziehungen das Tier stand (ENGESSER, 1996).

Aufgrund von Schädelmerkmalen wurde es unter anderem für eine Seekuh gehalten. Erst 1853, als Reste eines Skeletts bei Prag gefunden wurden, wurde eine Verwandtschaft mit Elefanten in Erwägung gezogen (ENGESSER, 1996).

1883 wurde in Franzensbad in Böhmen ein vollständiges Skelett geborgen und gab Aufschluss darüber wie groß *Deinotherium* gewesen sein muss. Es war vermutlich ca. 3,20 m lang und rund 2,50 m hoch und vom Körperbau dem heutigen Elefanten relativ ähnlich, obwohl seine Beine vermutlich höher und der Körper generell etwas schlanker war (ENGESSER, 1996).

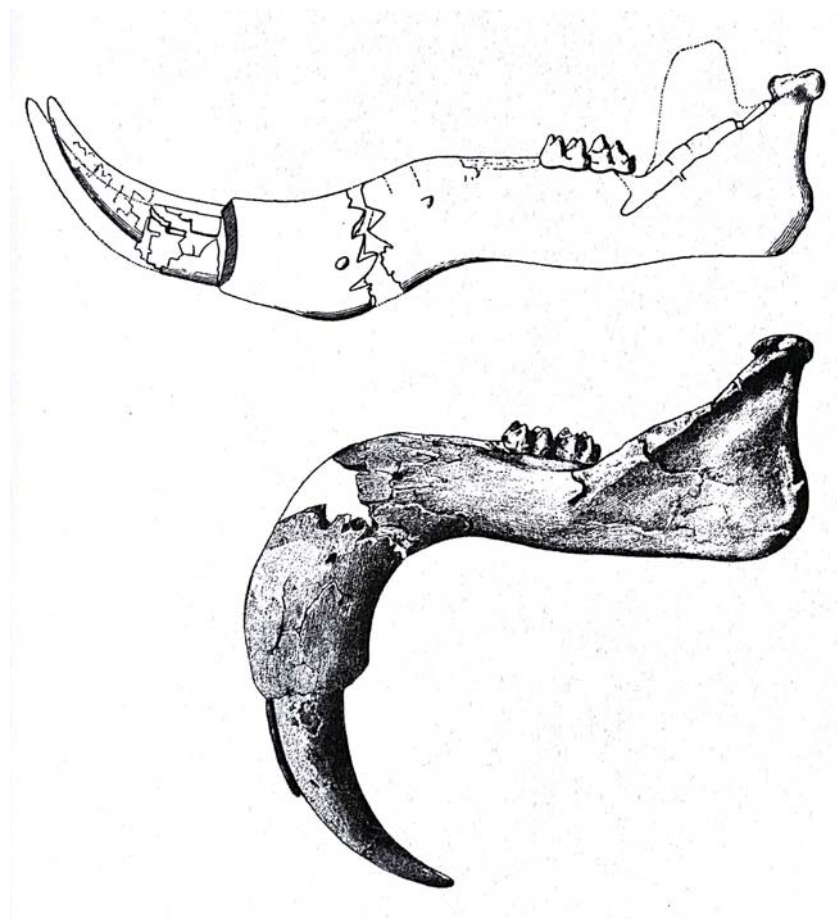


Abb. 15: Unterkiefer- Fragment mit unterem Stoßzahn von *Deinotherium*, beschrieben von KAUP (ENGESSER, 1996)

8.5.6 Fortbewegung

Ausgestorbene Vertreter der Rüsseltiere aber auch rezente Elefanten wachsen ihr gesamtes Leben lang und weisen einen besonders massiven, gedrunenen Körperbau auf, ähnlich wie bei Nilpferden und Nashörnern. Die Lokomotion von Proboscidea ist aufgrund ihres enormen Körpergewichts sehr speziell und nennt sich graviportal. Dabei verlagert sich das Gewicht der Tiere nicht nur auf die Phalangen und Zehenglieder, wie zum Beispiel bei Giraffen, sondern auch auf den restlichen Fußaufbau (JANIS et al., 1998). Das bedeutet, dass aufgrund ihres Gewichts zumindest ein Bein immer am Boden bleiben muss. Somit können sie nicht rennen, sondern maximal ein schnelles Gehen ist möglich (GÖHLICH, 1999).

8.5.7 Der Rüssel

Da Rüsseltiere in ihrer Bewegung eingeschränkt sind, sind sie mit einem Rüssel ausgestattet. Dieser dient nicht nur als Geruchsorgan sondern bietet auch die Möglichkeit zum Greifen und Tasten. Da der Hals aller Proboscidea sehr kurz ausgebildet ist, können sie ihren Kopf nicht bis zum Boden strecken. Der Rüssel ermöglicht also auch die Nahrungs- und Flüssigkeitsaufnahme. Ebenso ermöglicht der Rüssel die Kommunikation zu anderen Individuen durch Niedrigfrequenzgeräusche über lange Distanzen (GÖHLICH, 1999).

8.5.8 Ernährung der Dinotherien

Deinotherien ernährten sich ausschließlich herbivor (GÖHLICH, 1999). Aufgrund ihrer Backenzähne nimmt man an, dass sie ähnlich wie Tapire, weiche Pflanzenkost, wie Blätter, Sumpf- und Wasserpflanzen zu sich nahmen. Wozu ihre Stoßzähne dienten ist sehr umstritten. Durch ihren kurzen Hals war es ihnen nicht möglich mit den Stoßzähnen den Boden zu berühren, somit kann man den Einsatz der Zähne als Bagger, wodurch Wurzeln und Knollen ausgegraben werden könnten, ausschließen.

Wahrscheinlicher ist, dass sie ihre ‚Hauer‘ dazu nutzten um Bäume umzureißen, um an die Blätter zu gelangen (ENGESSER, 1996).

In dem Kapitel Ernährungstypen wird jedoch noch genauer auf die Ernährungsweise von *Deinotherium* eingegangen.

8.6 Familie Elephantidae (GRAY, 1821)

Die ‚echten‘ Elefanten sind vor etwa 6 Mio. Jahren im weitesten Sinne aus *Zygodon* und *Gomphotherium* hervorgegangen. Sie sind Steppentiere deren lamellenartigen Backenzähne an das Fressen von Gras angepasst sind. Hauptkennzeichen ist der Verlust der unteren Stoßzähne (ENGESSER, 1996).

Während bei den frühen Proboscidea alle Zähne des permanenten Gebiss synchron zum Einsatz kamen, entwickelte sich bei den rezenten Elefanten der horizontale Zahnwechsel. Während ihrer evolutionären Entwicklung vergrößerten sich die Molaren, sodass nicht alle Backenzähne gleichzeitig in das Kiefer passen. Ein Molar ersetzt den anderen indem er langsam nach vorne wandert bis der vorherige, dann schon abgenutzte Zahn ausfällt. Somit ist immer nur ein Zahn in Verwendung. Das ist auch der Grund warum keine Kiefer mit vollständigen Zahnreihen gefunden werden können (GÖHLICH, 1999).

Die Gebissformel von *L. africana* und *E. maximus* ist bei beiden Arten gleich und lautet: Incisivi 1/0, Canini 0/0, Prämolare 3/3 und Molare 3/3, die zusammen 26 Zähne ergeben. Wie bereits erwähnt passen allerdings nicht alle sechs Backenzähne auf einmal in ein Kiefer. Ein Elefant hat im Laufe seines Lebens (zwischen 50 und 75 Jahre) verteilt sechs Zahnsets, die nach und nach zum Einsatz kommen (SHOSHANI, 1996).

Die beiden rezenten Arten unterscheiden sich auch anhand ihrer Schmelzlamellen. Bei *E. maximus* gibt es wesentlich mehr und schmalere Lamellen. Bei *L. africana* sind es weniger und sie sind breiter (SHOSHANI, 1996).

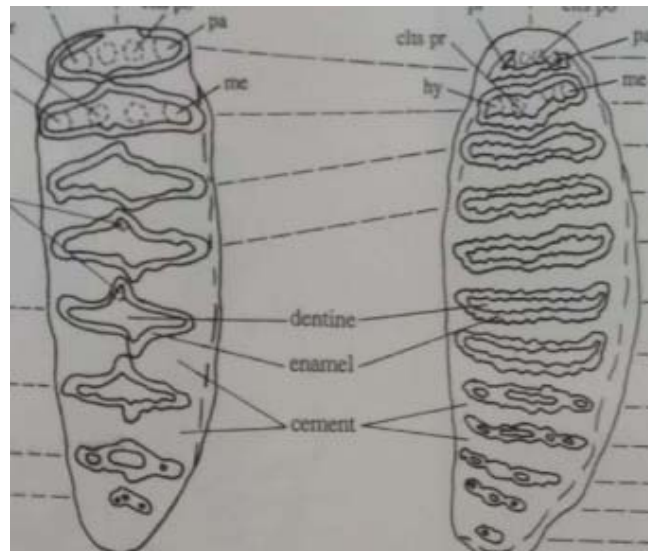


Abb. 16: Vergleich der Schmelzlamellen zwischen *L. africana* (links) und *E. maximus* (rechts) (SHOSHANI, 1996; Fig. 2.6)

8.6.1 Systematik, Arten und Entwicklung

Die einzigen rezenten Vertreter stammen aus den Gattungen *Loxodonta* und *Elephas*. Es bestehen bis heute die Arten *Loxodonta africana* (Afrikanischer Elefant), *Loxodonta cyclotis* (Waldelefant) und *Elephas maximus* (Asiatischer Elefant). Eine weitere ausgestorbene Gattung der Elephantidae war *Mammuthus*. Zu dieser Gattung wird unter anderem das eiszeitliche Wollmammut gezählt. (CAMPBELL, 2011)

8.6.2 Ernährung Elephantidae

Die Ernährung von *Loxodonta cyclotis* besteht laut einer Beobachtungsstudie von WHITE et al. (1993) aus bis zu 70% aus Blättern und Rinde. Je nach saisonaler und regionaler Verfügbarkeit ernähren sie sich von Blättern, Rinde, Früchten und Zweigen von Regenbäumen (WHITE et al. 1993; TANGLEY, 1997; EGGERT et al., 2003).

Loxodonta africana und *Elephas maximus* ernähren sich aus einem differenzierterem Nahrungsangebot welches Gräser, Sträucher, Kräuter, Palmen und auch Laubbäume einschließt (NOWAK, 1999; OSBORN, 2005; ARCHIE et al., 2006; RODE et al., 2006; WITTEMYER et al., 2007).

9 Fundstellen des Materials

Generell gibt es viele Deinotherien- Fundstellen in ganz Europa bzw. der ganzen Welt. Zum Beispiel bei Eppelsheim in Deutschland, Podolia und Uralgebirge (Russland), Olduvai (Kenia), Simorre (Frankreich), Sind (Indien) und Kotyhaza (Ungarn) um nur einige zu nennen (HUTTUNEN, 2000).

Besonders interessant für diese Arbeit sind aber die Fundstellen aus Österreich, genauer aus Niederösterreich und die aus Bosnien Herzegowina aus dem Vranica Gebirge.

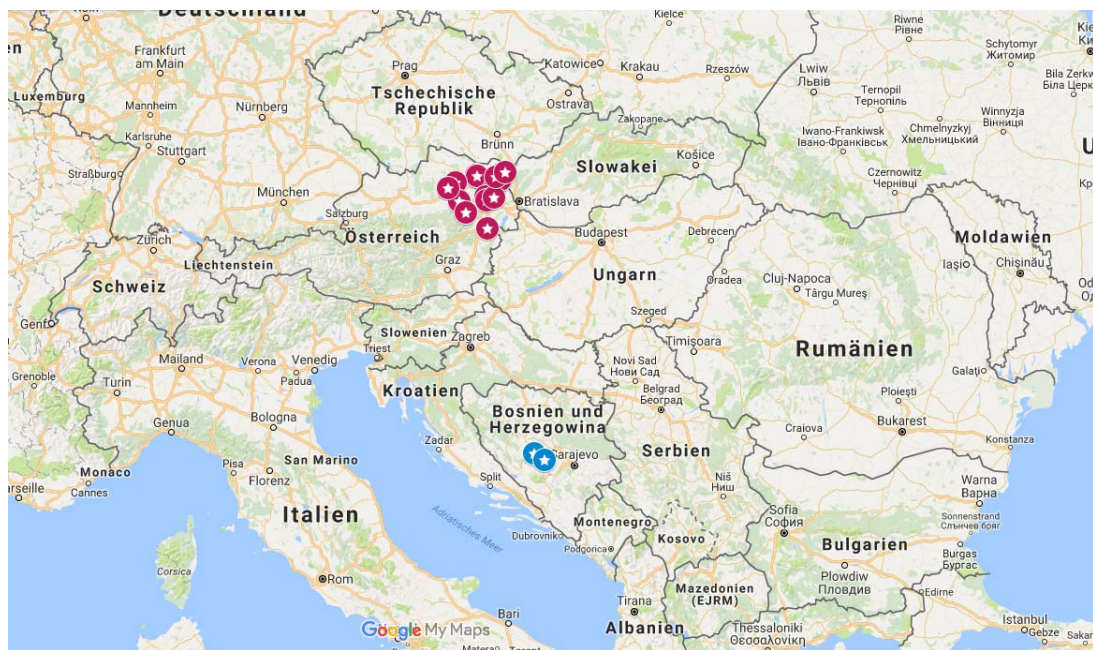


Abb. 17: Grober Überblick der Fundorte in Europa der Inventarliste (Google Maps)

9.1 Niederösterreich

Im folgenden Unterkapitel sollen die Fundorte der Inventarliste geografisch zugeordnet und beschrieben werden. Bei all diesen Orten wurden Teile, Skelettüberreste und Zähne in unterschiedlicher Qualität von *Deinotherium* geborgen.

Aspang (NÖ), Mistelbach/ Mistelbacher Schotter (NÖ) und Wilfersdorf (NÖ)

Aspang ist eine Marktgemeinde im Bezirk Neunkirchen und befindet sich im Industrieviertel nördlich von Wien (Wikipedia a, 5.03.2017). Die Stadt Mistelbach befindet sich im nordöstlichen Weinviertel, nahe der tschechischen und der slowakischen Grenze. Mistelbach ist aber ebenso ein Verwaltungsbezirk, dem unter anderem die Gemeinde Wilfersdorf zugehörig ist (Wikipedia m, 06.12.2016).

Als Mistelbacher Schotter werden Schotteranlagerungen, bzw. Schottergruben im Bereich Mistelbach, Hollabrunn bezeichnet, die als fluviatile Ablagerungen durch den Rückzug der Paratethys in diesem Gebiet abgelagert wurden. Näheres dazu findet sich im Kapitel „Wiener Becken“ (KLIEN et al., 2009).

Gaiselberg (NÖ)

Gaiselberg ist eine Ortschaft der Gemeinde Zistersdorf im Bezirk Gänserndorf und liegt nordöstlich von Wien (Orte in Österreich, 6.12.2016). Aus den Schottern rund um Geiselberg des Unter- Pannons ließ sich bereits 1948 eine Säugetierfauna beschreiben, in der unter anderem auch *Deinotherium giganteum* beschrieben wurde (ZAPFE, 1948).

Hollabrunn (NÖ), Mariathal (NÖ), Magersdorf (NÖ)

Hollabrunn ist sowohl eine Stadt des westlichen Weinviertels, als auch ein Bezirk der die Ortschaften Mariathal und Magersdorf einschließt. Die Stadt Hollabrunn liegt westlich des Ernstbrunner Waldes im Tal des Göllersbaches (Wikipedia h, 6.12.2016).

Nexing (NÖ), Wolkersdorf (NÖ), Hauskirchen (NÖ), Wiesen (BGLD), Hernals (W)

Nexing ist eine Katastralgemeinde der Marktgemeinde Sulz im Weinviertel und ist dem Bezirk Gänserndorf zugehörig (Wikipedia n, 6.12.2016). Besonders bekannt ist Nexing, wegen seines „Muschelbergs“ aus dem Sarmatium stammend (Weinviertel, 6.12.2016.).

Wolkersdorf im Weinviertel liegt im Süden des Bezirks Mistelbach, sehr nahe bei Wien (Wikipedia w, 6.12.2016).

Hauskirchen ist eine Gemeinde im Bezirk Gänserndorf östlich der Stadt Mistelbach.

Oswaldgasse (W)

Die Oswaldgasse befindet sich in Meidling dem 12. Wiener Gemeindebezirk, im Südwesten vom Zentrum der Bundeshauptstadt aus gesehen.

Paasdorf (NÖ)

Paasdorf befindet sich ebenfalls im Bezirksgebiet von Mistelbach (Wikipedia m, 6.12.2016).

Phyra (NÖ)

Die Marktgemeinde Phyra befindet sich im Bezirk St. Pölten- Land. Es liegt im Hügelland des Mostviertels, südöstlich der Landeshauptstadt St. Pölten (Wikipedia p, 6.12.2016).

Stratzing (NÖ), Spitz (NÖ)

Spitz gehört zu der Marktgemeinde Wachau in Bezirk Krems- Land und liegt direkt am linken Donauufer. Es ist außerdem dem Waldviertel zugehörig (Wikipedia s, 6.12.2016).

Ebenso gehört auch Stratzing zum Bezirk Krems Land und dem Waldviertel (Wikipedia st, 6.12.2016).

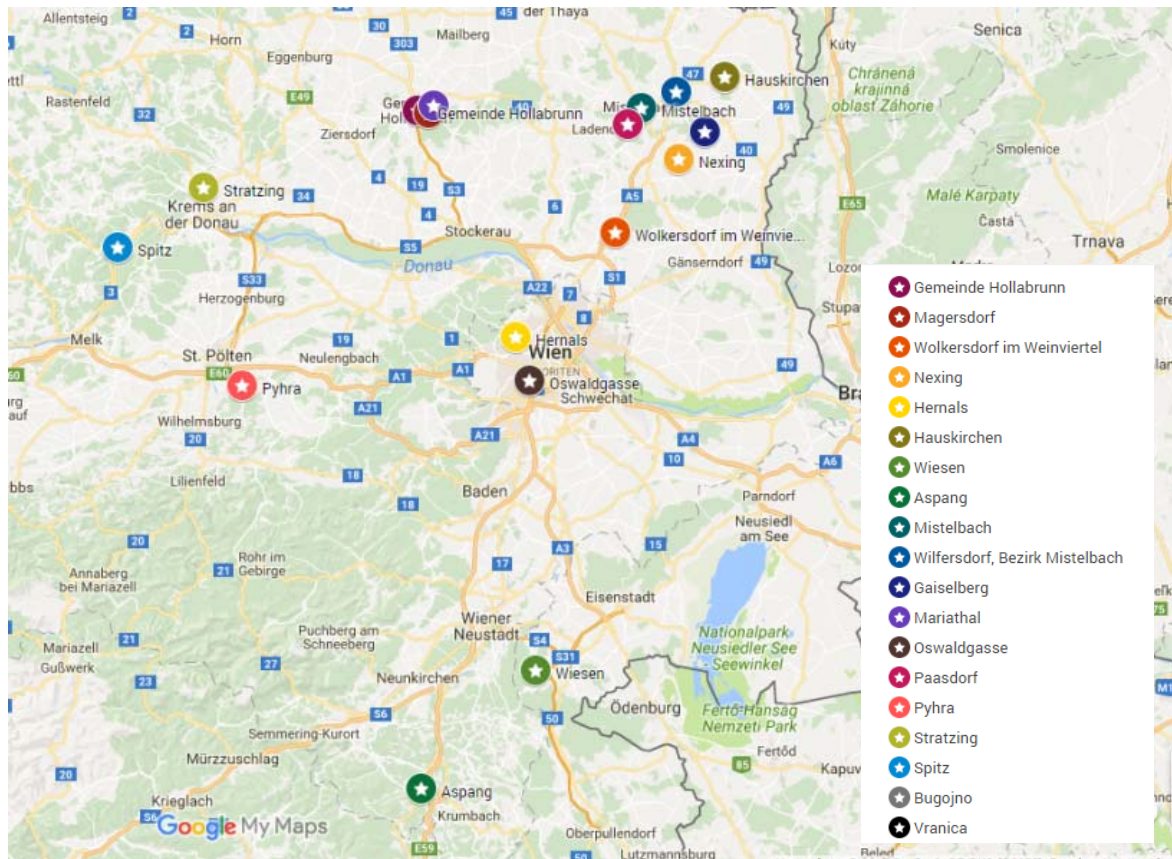


Abb. 18: Karte der Deinotherien Fundstellen der Inventarliste; Wien, Teile Niederösterreichs und Burgenland; bearbeitet mit Google Maps;

9.2 Bosnien und Herzegowina

Bugojno im Vranica Gebirge (BIH)

Bugojno ist eine Stadt im Südwesten von Bosnien Herzegowina und befindet sich in einem Tal namens „Skopaljska dolina“ (Wikipedia b, 6.12.2016). Südöstlich von Bugojno erstreckt sich das Vranica Gebirge. „Vranica ist ein Massiv des Dinarischen Gebirges“ (Wikipedia v, 6.12.2016.).

Die Entfernung von Bugojno zu allen übrigen Fundorten von Deinotherien Fossilien, die in dieser Arbeit verwendet werden, beträgt circa 700 km.

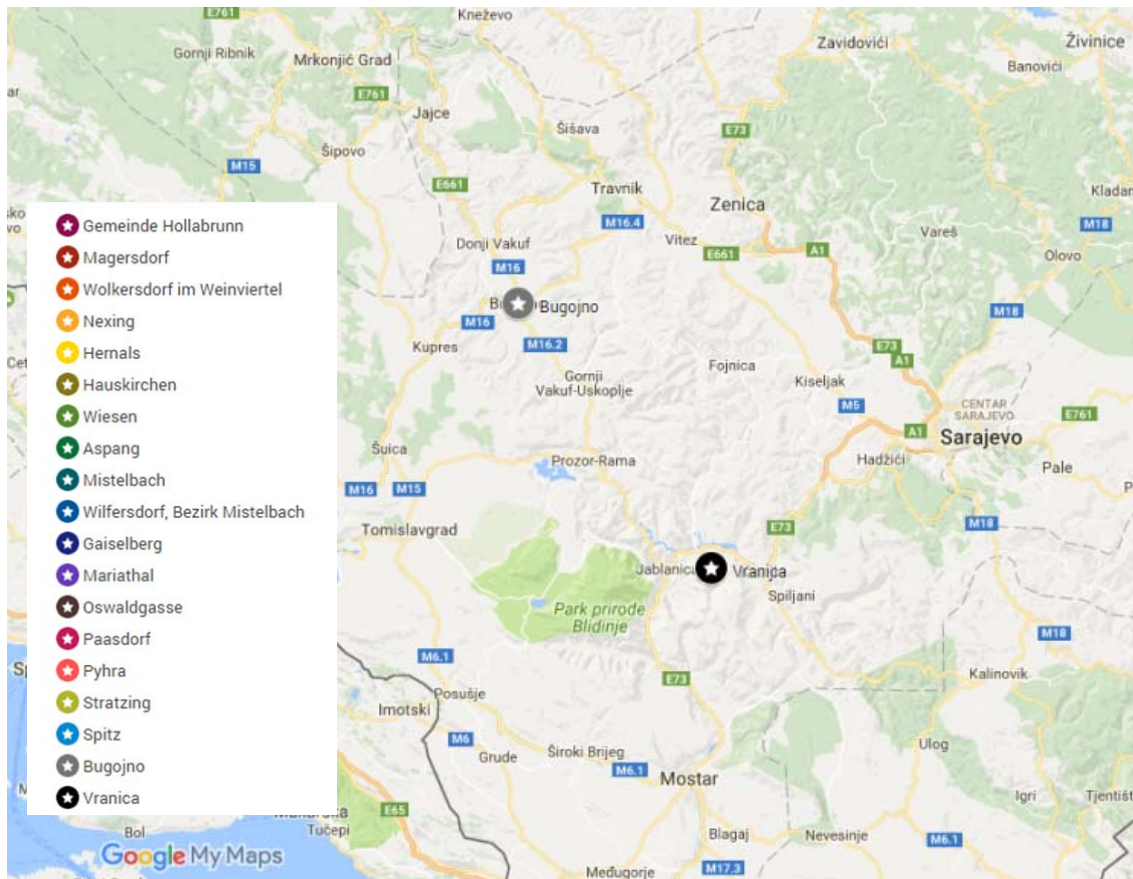


Abb. 19: Karte der Deinotherien Fundstellen der Inventarliste; Bugojno in Bosnien und Herzegowina; bearbeitet mit Google Maps;

9.3 Geologie und Stratigrafie der Fundstellen

Die Fundstellen aus Niederösterreich sind verteilt über zwei Sedimentbereiche: dem Wiener Becken und dem Molassebecken oder auch Voralpentrog genannt (HUTTUNEN, 2000).

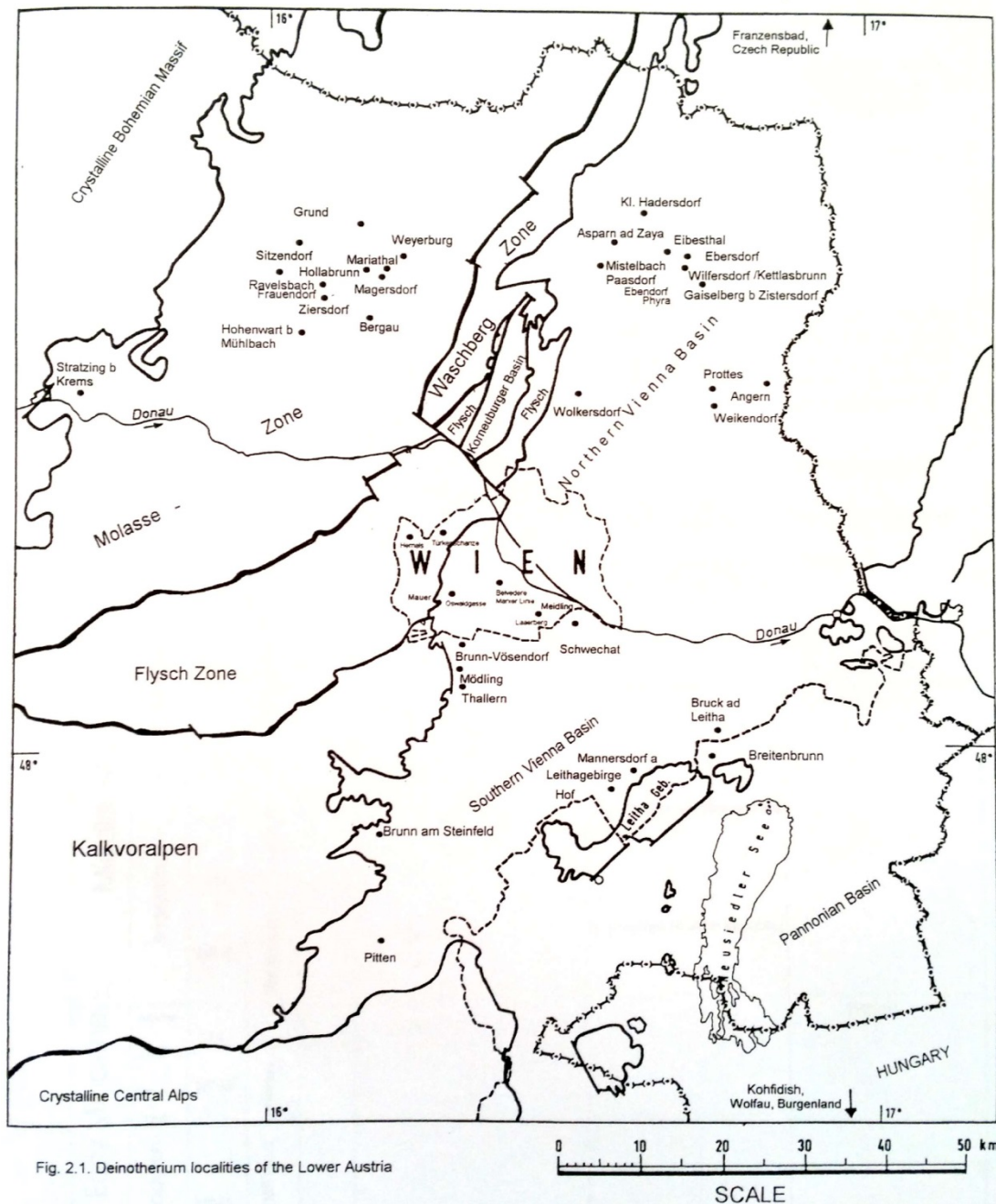


Fig. 2.1. Deinotherium localities of the Lower Austria

Abb. 20: Allgemeine Fundstellen von Deinotherien Fragmenten aus dem Molassebecken und Wiener Becken (HUTTUNEN, 2000; Fig. 2.1)

9.3.1 Das Molassebecken

„Der niederösterreichische Anteil der Molassezone erstreckt sich von der Enns über Tulln bis Laa an der Thaya [...]. Seine Breite schwankt von ca. 20 km bei Steyr über rund 10 km bei Amstetten – Wieselburg bis ca. 30 km nördlich der Donau. Bei der ‚Molasse‘ handelt es sich um Abtragungs- und Zerkleinerungsprodukte (= Sedimente) des Alpenkörpers im Süden und der Böhmisches Masse im Norden.“ (WESSELY, 2006, S. 41)

Die Molassezone, als flachwelliges ostösterreichisches Hügelland trennt das Böhmisches Massiv von den nördlichen Bergketten der Alpen (FUCHS, MATURA, 1980). Vom späten Eozän bis zum mittleren Miozän dominierte marine Sedimentation das Becken, da es Teil der Paratethys war (HUTTUNEN, 2000). In den entstandenen Meerestrog wurden Verwitterungsprodukte wie Lehm, Sand, und Schotter aus den jungen Alpen und ebenso aus der Böhmisches Masse eingetragen (HARZHAUSER, 2012).

Das entstandene Becken, durch Böhmisches Masse und dem Ostalpin im Süden, war zur Böhmisches Masse hin seichter und Richtung Alpen tiefer. Aufgrund der Schubkräfte der Alpen wurden die Molasseschichten im südlichen Teil gefaltet und schoben sich sogar unter den Alpenkörper (gestörte oder subalpine Molasse) (WESSELY, 2006).

Die abgelagerten Sedimente variieren zwischen dem nördlichen Randbereich, wo es zu Seichtwasserablagerungen kam und Richtung Alpen-Karpaten kam es zu Tiefwasserablagerungen (WESSELY, 2006).

9.3.2 Das Wiener Becken

„Das Wiener Becken liegt eingesunken innerhalb des Ostalpen-Westkarpatenzuges [...] zwischen Gloggnitz in Niederösterreich und Uherské Hradiště in Mähren. March und Thaya trennen den slowakischen und mährischen Anteil des Beckens vom niederösterreichischen, auf den sich die folgenden Beschreibungen konzentrieren. Sein Südwestabschnitt beginnt an der Umbiegung der alpinen Strukturen in die karpatische Streichrichtung. In seinem 200 km langen und maximal 50 km breiten Verlauf erstreckt sich das Becken ungefähr parallel zur Südostflanke des Spornes der Böhmisches Masse.“ (WESSELY, 2006, S. 189).

Das Wiener Becken weist einen spindelförmigen Bau auf und betrachtet man auch ihre Einsenkungen als Ganzes ergibt sich ein Rhombus. Wie bereits erwähnt lässt es sich geografisch in den größeren österreichischen Teil und in einen kleineren slowakisch- tschechischen Teil gliedern. Die Donau trennt das Wiener Becken zudem noch in einen südlichen und einen nördlichen Bereich (siehe Abb. 20). Als Hauptelemente des Beckens zählen seichte Randschollen, mediane Hochzonen und Bruchsysteme mit unterschiedlichem Bewegungsausmaß. Kenntnisse über diese Bruchsysteme erlangte man vor allem durch die Erforschung und Suche von Erdölvorkommen, bei der auch immer wieder Fossilfunde zutage gebracht wurden (WESSELY, 2006).

„Das Wiener Becken ist in seiner heutigen Form einerseits geprägt durch den subalpinen autochthonen Untergrund mit seiner Schollentektonik und andererseits wird es vom allochthonen alpinkarpatischen Deckenbau geformt. Durch den Stau der alpinen Decken am Südsporn der Böhmisches Masse und dem Vordringen und Drehen der karpatischen Decken gegen Norden entstand mit Beginn des Miozän ein Dehnungs - und Senkungsraum mit beträchtlichen Verschiebungen. Die größte Absenkungsaktivität wurde im mittleren Miozän erreicht. Eine Vielzahl von Bruchsystemen sind dabei entstanden und waren sowohl innerhalb der Beckenfüllung wie auch im Beckenuntergrund aktiv bzw. sind es z.T. heute noch.“ (KRÖLL, 1993, S. 14).

Brüche sind verantwortlich für die Einsenkung der verschiedenen Beckenteile und bilden dabei ein Muster. Dieses Muster spiegelt den schrägen Zerrmechanismus durch das Einsenken. Ausgedehnte Randschollen finden sich am Nordwestrand des Beckens durch die Poysbrunner Scholle, der Mistelbacher Scholle und der Mödlinger Scholle. Die Südostrandscholle befindet sich folglich am Südostrand. Auf den einzelnen Schollen können sich seichtere und tiefere Strukturen abwechseln. Als ein Beispiel für eine mediane Hochzone kann man das Hoch von Matzen nennen (WESSELY, 2006).

Die Entwicklung des Wiener Beckens erfolgte in Etappen und hauptsächlich im Neogen. Wo sich heute das Wiener Becken und die Molassezone befinden, bestand im Jura über dem Kristallinsockel der Böhmisches Masse, ein Riftbecken, das sich weiter zu einem Passivrandbecken entwickelte. Zwischen Eozän und Oligozän wurden darüber die alpin- karpatischen Einheiten geschoben. Ab dem Eggenburgium bis Ende des Karpatium schoben sich diese Decken weiter Richtung Nordwesten. Zwischen tieferem und mittlerem Miozän gab es eine Phase mit starken tektonischen Verstellungen, und darauffolgender Erosion. Ab dem Badenium besitzt das Wiener Becken bereits seine heutige Ausdehnung. Ab diesem Zeitpunkt ist das Becken ortsfest, weil die alpinen Überschiebungen ab hier endeten (WESSELY, 2006).

Die Sedimente des Wiener Beckens sind weitestgehend bestimmt von den Meeresspiegelschwankungen im Miozän der Paratethys, bedingt durch tektonische Senkungen im Beckenbereich, aber auch durch Erosionsbedingungen an den Rändern des Beckens und aufgrund tektonischer Hebungen oder Kippungen. Hochzonen bildeten aber auch Bereiche mit Seichtwasserbecken, welche die Bildung von Leithakalken (Rotalgen- oder Corallinaceenkalken) im Badenium zulässt. Fossilien spielen eine tragende Rolle bei der Ermittlung des Alters der Sedimente und der Lebensbedingungen im jeweiligen Zeitabschnitt und geben dadurch auch Aufschluß über die Salinität, Temperatur, Wassertiefe, sowie Sauerstoffgehalt des Wassers aber auch Wellenaktivität oder Strömungen (WESSELY, 2006).

Die Erkenntnisse über die Zusammensetzung der Sedimentation und der Ausdehnung des Beckens gewann man unter anderem auch durch Bohrlochmessungen. So konnte man auch eine scharfe Grenze zwischen Sarmatium

und Pannon feststellen, die auf unterschiedliche Pyritkonzentrationen in der Mergelfazies zurückgehen. Grund dafür ist die Abnahme des Salzgehaltes und eine Verbrackung der vom Meer abgeschnürten Paratethys. Süßwasser drang in das Brackwassermeer, das sich vom Wiener Becken über das pannonische- bis ins pontische Becken nach Osten erstreckte und veränderte die bis dahinbestehende Fauna. Eine fluviatile Sedimentation, die sich bis ins Innere des Brackwassermeeres drängte konnte durch die Bohrungen ebenso festgestellt werden. Aufgrund der Begleitfaunen, konnte das Pannon in Biozonen eingeteilt werden (sublittoral/ littoral) (WESSELY, 2006).

Vor ca. 11 Millionen Jahren zog sich das Paratethysmeer endgültig Richtung Osten zurück und hinterließ eine Spur aus Gesteinsschutt, der den Untergrund für die fluviatilen Ablagerungen im Pannon bildet. Wobei anzumerken ist, dass sie Meeresablagerungen von mehreren Meeresvorstößen in diesem Gebiet stammen. Im weiteren Verlauf transportierten Flüsse die Schotter aus den Alpen und der Böhmisches Masse (KLIEN et al., 2009) wo sie unter anderem bis nach Baden (Hartberg) gelangten. Diese fluviatilen Schotterströme bestanden zu einem großen Teil aus Flyschkomponenten und bewegten sich über die Molasse nach Norden (WESSELY, 2006). Diese Flussablagerungen bzw. Schotter, nennt man Hollabrunner- Mistelbach Formation (HMF) (KLIEN et al., 2009).

Die Flussablagerungen der Hollabrunner- Mistelbach Formation erstrecken sich von Krems über Hohenwarth, Ziersdorf, Hollabrunn, Mistelbach bis Zistersdorf und sind damit ca. 86 km lang. Die Breite des Schotterkegels beträgt zwischen drei und 14 Kilometern. Landschaftlich gesehen sind die Schotter heute leicht auszumachen, da man sie größtenteils als bewaldete Hügel und Kuppen vorfindet. Die trockenen seichten und kargen Braunerdeböden dieser Formation lassen eine landwirtschaftliche Nutzung nicht zu und fallen somit durch Eichenmischwald auf. Die auftretenden Höhenrücken der HMF entstanden durch Reliefumkehr. Durch Erosion wurden die feineren Ablagerungen des Meeres abgetragen und die zunächst tieferen aber groben Flussablagerungen blieben über längeren Zeitraum erhalten (KLIEN et al., 2009).



Abb. 21: Flussdelta der Donau, HMF im Weinviertel vor ca. 11 Mio. Jahren, (NEHYBA, RÖTZL, 2004; Fig. 21)

In dem Bereich des auf Abbildung 21 gezeigten Flussdeltas, befindet sich in etwa das heutige Wiener Becken. Die Sedimente der HMF sind sandig und kiesig mit feinkörnig siltig- tonigen Einschaltungen. Vereinzelt treten auch Tongerölle auf. In den Kiesen eingelagert befinden sich oft langgezogenen Sandkörner die auf die Fließrichtung des Deltas hinweisen. Die Kiese mit maximalem Durchmesser von 2-7 cm enthalten Quarze, aber auch Kalke und Sandsteine aus den Alpen und kristalline Gesteine aus der Böhmisches Masse (KLIEN, et al., 2009).

9.4 Resultierende Erkenntnisse

Eine stratigrafische Gliederung ermöglichte die Erforschung der Mikrofauna, bei der die Funde von Großsäugern als stratigrafische und ökologische Indikatoren dienten. Jedoch auch die Häufigkeit der Funde von Nagetierresten, wie Rodentia, ermöglichten eine Einteilung. Schottergruben in den Mistelbacher Schottern (Gaiselberg, Hauskirchen) sind bzw. waren klassische Fundpunkt für Fossilreste von Großsäugern, wie etwa auch von *Deinotherium*. Paläontologisch wertvolle Aufschlüsse liefern ebenso die Ziegelgruben Leobersdorf, Inzersdorf, Vösendorf und Hennersdorf (WESSELY, 2006).

Fossile Pflanzenfunde aus der Gegend um Vösendorf ergeben ein Bild der damaligen Fauna und des Klimas. Platanen, Ahorn, Pappel, Eiche, Buche, Walnuss, Götterbaum, Kastanie, Liquidamber und auch Zimtbaum deuten auf ein warmgemäßigtes Klima im Pannon hin (WESSELY, 2006). Die Landschaft würde heute an eine Savannenlandschaft erinnern, wie sie momentan in Afrika vorkommt (RÖGL et al., 1986).

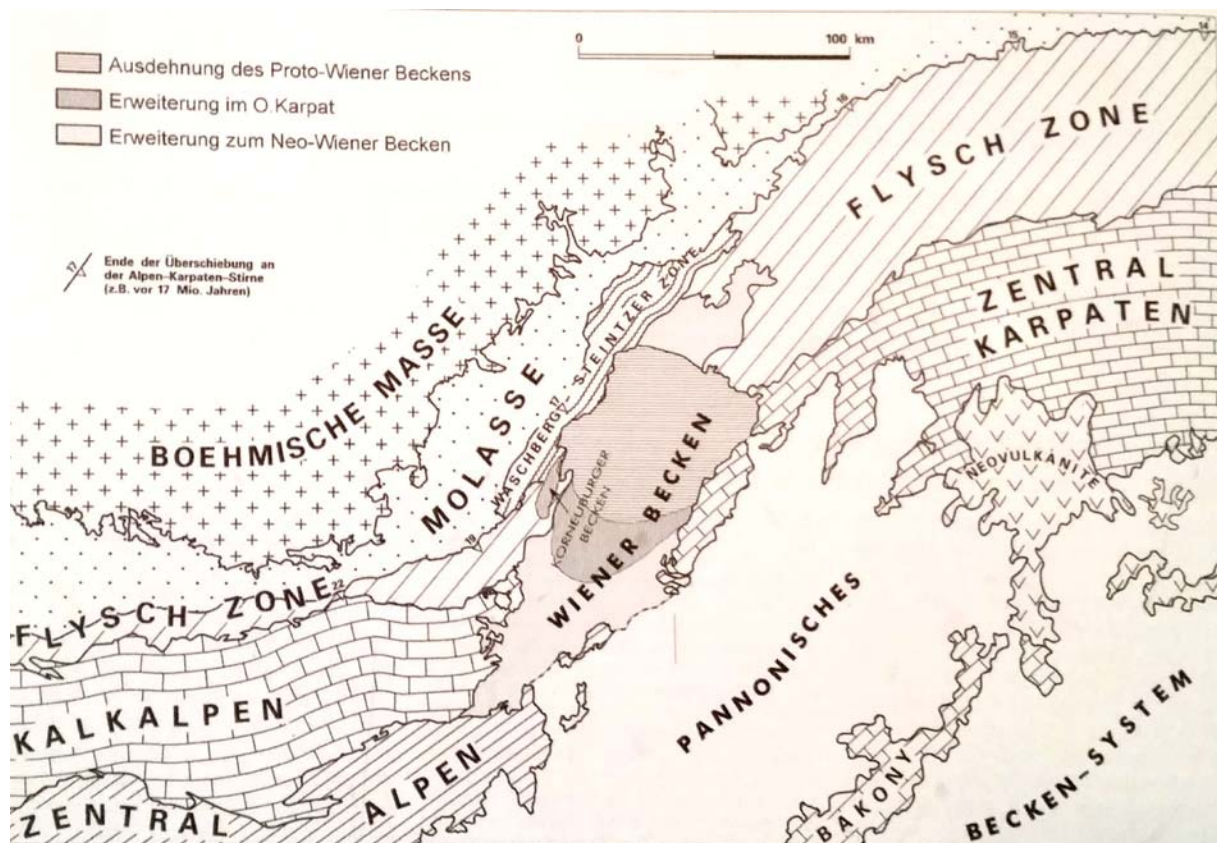


Abb. 22: Darstellung des Wiener Beckens im alpin- karpatischen Überschiebungsraum (WESSELY, 2006; Fig. 367)

10 Ernährungstypen

Bei herbivoren Huftieren (Ungulata), aber auch bei Paenungulata (Beinahe-Huftiere) in diesem Falle den Proboscidea, kann man zwischen zwei wesentlichen Ernährungstypen unterscheiden.

Zum einen gibt es die Gruppe der *Browsers* die sich von holzigen und nicht- holzigen dicotylen Pflanzen ernähren. Zum anderen gibt es auch noch *Grazers*, die sich durch das Fressen von Gras auszeichnen (JANIS, 2008).

Die unterschiedliche Ernährungsweise kann sich auch auf die Morphologie der Tiere auswirken. So sind Grazers tendenziell größer als Browsers und weisen auch eine stärkere Kaumuskulatur auf, da Gras viel länger und intensiver zerkaut werden muss. Ebenso gibt es auch eine räumliche Verteilung von Grazers und Browsers hinsichtlich der Standorte mit entsprechendem Nahrungsangebot. Da ausgedehnte Graslandschaften erst eher im späteren Känozoikum auftreten, ist Grazing allgemein eine erst seit kurzem entwickelte Nahrungspräferenz. Erste echte Huftiere, die bereits vor 55 Mio. Jahren auftraten waren demnach überwiegend als Browser einzustufen. Rezente Arten von Ungulata, wie Pferde, Kühe aber auch Paenungulata wie Elefanten werden heute vorwiegend als Grazers typisiert, was bedeutet, dass diese Arten eine evolutionäre Adaption erfahren haben und diese Entwicklung noch nicht sehr lange zurückliegt (JANIS, 2008).

Bei den Proboscidea weisen nur wenige Arten, vor allem aber Rezente, morphologische Zusammenhänge auf die auf die Ernährungsweise des Grazings zurückzuführen sind, wie hypsodonte (hochkronige) komplexe Molaren. Pits treten überraschenderweise allgemein bei Proboscidea eher seltener auf. Ebenso findet sich bei allen rezenten Arten der Rüsseltiere eine relativ hohe Anzahl an large pits, gouges, coarse- und cross scratches. *Loxodonta africana* weist im Vergleich zu *E. maximus* mehr pits, gouges und cross scratches auf. Ihr hypsodonter Zahnaufbau, die niedrige Anzahl an pits und die nur durchschnittliche Anzahl an scratches weist auf eine schrittweise Entwicklung zum Grazing- Typ hin. Im Rückschluss darauf weisen bilophodonte Molaren auf einen Browsing- Typ hin und eine bunodonte Dentition auf eine omnivore Ernährungsweise. Im Wesentlichen geben Prämolare

und Molare hauptsächlich Aufschluss über die bevorzugte Ernährung eines Individuums (JANIS, 2008). Fest steht, dass bei vielen Ungulata zum Beispiel, eine evolutionäre Entwicklung stattgefunden hat, bei der sich einfache niederkronige Molare zu komplexen hochkronigen Backenzähnen entwickelten. Daraus erfolgt auch eine Adaption der Ernährung von einstmaligen Browsern zu Grazern (SOLOUNIAS, SEMPREBON, 2002). Diese Entwicklung steht in engem Zusammenhang mit klimatischen Veränderungen und Änderungen des Habitats. Als Beispiel kann hier die Veränderung von einem subtropischen warm- feuchten Regenwaldklima hin zu einem trockenen Klima mit Gras- und Savannenlandschaft genannt werden. (RENSBERGER et al., 1984; MAC-FADDEN, 1998; SOLOUNIAS, SEMPREBON, 2002).

Nach FORTELIUS et al. (2002) korrelieren folgende Faktoren mit Hypsodontie: erhöhte Fasrigkeit der Nahrung, erhöhte Abriebfähigkeit durch intrazelluläre Stoffe oder Fremdstoffe, wie Staub, aber auch verminderte Nährstoffaufnahme. Die evolutionäre Adaption hin zur Hypsodontie ist für Tiere die zu abrasiver Nahrung, wie Gras, tendieren überlebenswichtig, da dieser Umstand die Abnutzung der Zähne verlangsamt und somit ein längeres Überleben der Individuen ermöglicht und die Reproduktion der Art gewährleistet wird (DAMUTH, JANIS, 2005).

10.1 Ernährungstypen durch die Dental Microwear Analyse feststellen

Generell sind für eine Dental Microwear Analyse, so auch für die dieser Arbeit, vorrangig die Frequenz der total scratches und der total pits (GODFREY, et al., 2004).

Um eine feinere Differenzierung von ausgestorbenen Taxa hinsichtlich ihrer Ernährung zu treffen und ob sie als Browser oder Grazer klassifiziert werden können, kann man eine Dental Microwear Analyse durchführen. Anhand der Zahl von scratches und pits der Zahnproben, können Aussagen über das Ernährungsverhalten getroffen werden. Des Weiteren kann durch den Vergleich von bereits

ausgestorbenen und rezenten Individuen eines Taxons, evolutionäre Adaption veranschaulicht werden (SOLOUNIAS, SEMPREBON, 2002).

Eine Entwicklung vom Browsing zum Grazing kann anhand des Pferdes und durch die Verwendung der Dental Microwear Analyse gut belegt werden. Vergleicht man fossile Zahnproben von Pferden mit brachydonten, also niederkronigen Zahnaufbau, mit moderneren Pferden die hypsodonte, also hockronige Dentition aufweisen, so kann nun belegt werden, dass eine Veränderung der Nahrungspräferenz und in Folge dessen eine Adaption des Zahnaufbaus stattfand (SOLOUNIAS, SEMPREBON, 2002). Obwohl nahezu alle Grazer hochkronige Molaren aufweisen, korreliert dieser Faktor nicht immer mit einer Gras- dominierten Ernährung (JANIS, 2008). Hochkronige Dentition kann ebenso eine evolutionäre Folge aus Zahn-auf-Zahn Kontakten und Nahrung-auf-Zahn Kontakten jeglicher Art sein (FORTELIUS, SOLOUNIAS, 2000; SOLOUNIAS, SEMPREBON, 2002). Aber auch niedrige Stoffwechselarten, wie bei *Hippopotamus amphibius*, durch eine relativ geringe Nahrungsaufnahme über die gesamte Lebensspanne hinweg und daraus resultierende schwache Abnutzung des Gebisses, weist hypsodonten Zahnaufbau auf, wenn auch nicht ganz so ausgeprägt (JANIS, 2008). Auch körnige Nahrung, Staub und abrasives Silizium in Gräsern, welches härter ist als der Zahnschmelz, verursachen laut JANIS (1988) eine Entwicklung hin zur Hypsodontie, so wird der Zahn für eine höhere Beanspruchung gestärkt. Auch bei Mixed Feeders, deren Nahrung nur einen geringen Anteil an Gras aufweisen, treten hochkronige Molaren bereits auf (JANIS, 2008).

Vor ca. 8 Millionen Jahren kam es außerdem zu einem Übergang von C3 zu C4 Pflanzen. Während dieser Übergangsphase konnte festgestellt werden, dass es auch einen Anstieg an Taxa gab, die sich hin zur Hypsodontie entwickelten (JANIS, 2008).

Ebenso interessant ist auch die Tatsache, dass in Gebieten mit erhöhtem Regenaufkommen die Tendenz zur Hypsodontie bei Ungulata sinkt. In Gebieten mit aridem, trockenem Klima steigt diese Tendenz. Erklärbar ist dieser Sachverhalt durch eine geringere Staubbelastung an Gräsern, wenn diese durch Regenwasser häufig gewaschen werden (DAMUTH et al., 2002).

Zudem sollte an dieser Stelle noch erwähnt werden, dass die Microwear Methode und deren Ergebnisse eng verbunden sind mit denen der Mesowear- Analyse (SOLOUNIAS, SEMPREBON, 2002).

10.2 Mesowear

Unter Mesowear versteht man eine sichtbare längere Abnutzung, über die Zeitspanne des gesamten Lebens, der Zähne eines Individuums. Es ist eine ebenso schnelle Methode Zahndenturen zu beschreiben und so Rückschlüsse auf die Ernährung anzustellen. Es werden Spuren beschrieben, die die Ernährung auf den Zähnen hinterlässt. Bei der Mesowear- Analyse werden die Zahndenturen der Molaren, in Seitenansicht, beurteilt. Dabei werden die Zahnschmelzspitzen als scharf, abgerundet oder stumpf beschrieben. Zudem werden die Täler die sich dazwischen befinden, als hoch oder niedrig eingestuft (FORTELIUS, SOLOUNIAS, 2000; SOLOUNIAS, SEMPREBON, 2002).

Die Microwear- Analyse als Vergleich spiegelt im Allgemeinen die letzte Mahlzeit, die ein Individuum zu sich nimmt. In Kombination führen beide Analysen zu einem guten und schnellen Ergebnis (SOLOUNIAS, SEMPREBON, 2002).

10.3 Browsing, Grazing und Mixed Feeders

Bei einer herbivoren Ernährungsweise kann man Nahrungspräferenzen noch weiter differenzieren. In diesem Kapitel soll es um die generellen Unterschiede zwischen Browsers, Grazers und Mixed Feeders gehen.

Maßgeblich bei einer Dental Microwear Analyse ist die Anzahl von pits und scratches (genaue Beschreibungen im Kapitel „Methode“) auf dem Zahnschmelz des jeweiligen Zahns. Pits (kleine Punkte/ Gruben) und scratches (Kratzer) geben Aufschluss darüber, wenn es um die Beurteilung von Nahrungspräferenzen geht. Die Anzahl von

scratches bei traditionellen Browsers liegt zwischen 0 und 17, bei traditionellen Grazern zwischen 17,5 und 29,5 (SOLOUNIAS, SEMPREBON, 2002).

Besonders ist allerdings, dass es nur bei Browsern Taxa gibt, die mehr als durchschnittlich 40 pits besitzen (z.B.: Kamele). Demnach ist es notwendig die Anzahl der pits und vor allem die der scratches für eine Analyse diverser Taxa heranzuziehen, um zwischen Browsern und Grazern unterscheiden zu können (SOLOUNIAS, SEMPREBON, 2002).

Man kann zwischen Traditional Browsers, Traditional Grazers und einer Übergangsphase beider Typen der Browsing- Grazing Transitional Phase oder auch Mixed Feeders genannt unterscheiden (SOLOUNIAS, SEMPREBON, 2002). Nur die wenigsten Arten können als absolute Grazer oder Browser beschrieben werden. Nach FORTELIUS und SOLOUNIAS (2000) wurden diverse untersuchte Spezies noch streng in Browsers und Grazers getrennt. Jedoch, stellte sich nach mehreren Microwear Analysen durch SOLOUNIAS und SEMPREBON (2002) an Ungulata heraus, dass viele Arten Übergangsformen darstellen und man Nahrungspräferenzen noch genauer spezifizieren kann.

10.3.1 Browsing

Browser zeichnen sich durch selektives Fressen von einfach verdaubarem Material aus. Darunter versteht man Kräuter, Stauden, Blätter, Zweige von Gehölzen und generell Bestandteile von dicotylen Pflanzen (CLAUSS et al., 2008). Die Zellwände von Browsing- Bestandteilen sind darüber hinaus dünner als die von monocotylen Gras, was ihre mechanische Zerkleinerung erleichtert. Zudem enthalten sie Lignin (SEARLE, SHIPLEY, 2008).

10.3.2 Grazing

Grazer lassen sich generell durch ihre hohe Anzahl an scratches und ihrer gleichzeitig niedrigen Anzahl an pits erkennen (SEMPREBON, et al., 2004).

Gras ist viel faseriger und auch abrasiver als Nahrungsbestandteile von Browsern. Dadurch muss ein Individuum eine größere Menge davon zu sich nehmen um seinen Nahrungsbedarf zu stillen und aufgrund der großen Menge und der Beschaffenheit von Gras, muss dabei viel mehr zerkaut werden (JANIS, 2008). Die Zellwände von Gras sind dicker als die von dicotylen Bestandteilen und enthalten Cellulose (SEARLE, SHIPLEY, 2008).

10.3.3 Mixed Feeders

Alle Mixed Feeders, egal welcher besonderen Untergruppe sie zugeordnet werden, gehören der Browsing- Grazing- Transitional- Phase an (SOLOUNIAS, SEMPREBON, 2002).

Fruit dominated Mixed Feeders/ Browsers deren Hauptanteil der Nahrung aus Früchten besteht, bestechen durch eine sehr hohe Anzahl an scratches, coarse scratches und auch pits. Besonders häufig treten auch punctured pits auf. Generell kann man festhalten, dass Individuen die härtere Nahrung zu sich nehmen mehr und demnach prägnantere scratches und auch eine höhere Anzahl an pits aufweisen (SEMPREBON, et al., 2004; SEMPREBON, et al., 2011).

Seed Mixed Feeders weisen eine Spezifikation auf Nahrung auf, die durch Samen und Körner geprägt ist. Zähne solcher Individuen zeichnen sich durch eine besonders hohe Anzahl an punctured pits aus (SEMPREBON, et al., 2004).

Bei Leaf- dominated Browser dominiert, wie der Name bereits vermuten lässt, Blattnahrung. Pits treten weniger häufig auf als bei Fruit- dominated Browsers (SEMPREBON, et al., 2011).

Ebenso kann man Mixed Feeders auch in seasonal- und regional Mixed Feeders einteilen. Ihre Nahrungspräferenzen wechseln sich entsprechend der Umwelt- und jahreszeitlichen Bedingungen ab (SOLOUNIAS, SEMPREBON, 2002).

11 Material

Inventarnummer	Taxon	Zahn	Fundort	selbst angefertigt	weitere Angaben	brauchbar	Bemerkung
1/1	<i>Deinotherium bavaricum</i>	p2- m2 Unterkiefer	Hollabrunn	ja	Meyer, Sarmat. Lade 122, Vertebrata NÖ, Hauskirchen, Zwölffaxing, Hollabrunn, Wien, Ziersdorf, Maria Bründl	+	schönes, eindeutiges Objekt
2/1	<i>Deinotherium bavaricum</i>	p2- m2 Unterkiefer	Hollabrunn	ja	Meyer, Sarmat. Lade 122, Vertebrata NÖ, Hauskirchen, Zwölffaxing, Hollabrunn, Wien, Ziersdorf, Maria Bründl	+	schönes, eindeutiges Objekt, Hunter- Schreger Bands gut sichtbar
3/1	<i>Deinotherium bavaricum</i>	p2- m2 Unterkiefer	Hollabrunn	ja	Meyer, Sarmat. Lade 122, Vertebrata NÖ, Hauskirchen, Zwölffaxing, Hollabrunn, Wien, Ziersdorf, Maria Bründl	+	schönes, eindeutiges Objekt
4/1	<i>Deinotherium bavaricum</i>	p2- m2 Unterkiefer	Hollabrunn	ja	Meyer, Sarmat. Lade 122, Vertebrata NÖ, Hauskirchen, Zwölffaxing, Hollabrunn, Wien, Ziersdorf, Maria Bründl	+	schönes, eindeutiges Objekt, mehrere Gouges zu sehen
5/1	<i>Deinotherium bavaricum</i>	p2- m2 Unterkiefer	Hollabrunn	ja	Meyer, Sarmat. Lade 122, Vertebrata NÖ, Hauskirchen, Zwölffaxing, Hollabrunn, Wien, Ziersdorf, Maria Bründl	+	schönes, eindeutiges Objekt
2	<i>Deinotherium giganteum</i>	M3 Unterkiefer sin. Schmelzkappe	Magersdorf	ja	Kamp, Pannon, Lade 150, NÖ Vertebrata, Bivalvia, Magersdorf	o	Randstellen schlecht, dichte parallele Scratches, Mitte i.O.
3	<i>Deinotherium giganteum</i>	P2 sin. unterer stark abgerollter Backenzahn	Wolkersdorf, Mösendorf, Hauskirchen, Nexing, Hernals, Wiesen;	ja	o. Miozän, Sarmatikum, Lade 151, Vertebrata, Wolkersdorf, Vösendorf, Hauskirchen, Nexing, Hernals, Wiesen	+	Rand stark beansprucht, Mitte i.O.
1/4	<i>Deinotherium</i> indet.	m. Wurzel	keine Angabe	ja	Lade 154	-	stark beansprucht, viele cross-, hypercoarse- und coarse Scratches
2/4	<i>Deinotherium</i> indet.	m. Wurzel	keine Angabe	ja	Lade 154	+	Rand stark beansprucht, Mitte i.O.
5	<i>Deinotherium giganteum</i>	unbestimmt	Gaiselberg	ja	Linke Seite, 3. Lade von oben, Jourdan; als <i>D. levius</i> angegeben, aufgrund der Größe zu <i>D. giganteum</i> gezählt	+	
6	<i>Deinotherium</i> indet.	unbestimmt	Mistelbach	nein	Nr. 3445, Obermiozän, Weinfurter Sammlung	+	
7	<i>Deinotherium giganteum</i>	unbestimmt	Stratzing	ja	Kaup, Lade 150, Vertebraten Bivalvia, Pannon	o	
8	<i>Deinotherium</i> indet.	unbestimmt	keine Angabe	ja	Schwarze Schachtel, Lade 154	+	
9	<i>Deinotherium giganteum</i>	unbestimmt	Wien- Oswaldgasse;	ja	Pliozän, Kaup, Lade 145	+	schönes Objekt
1/10	<i>Deinotherium giganteum</i>	unbestimmt	Phyra	ja	Kaup, Pliozän, Weinfurter Sammlung, links 3. Lade von oben	-	unbrauchbar, stark beansprucht
2/10	<i>Deinotherium giganteum</i>	unbestimmt	Phyra	ja	Kaup, Pliozän, Weinfurter Sammlung, links 3. Lade von oben	o	
11	<i>Deinotherium</i> indet.	M2 Unterkiefer links	Marienthal	ja	Kaup, Pannon	-	Felder mit feinen Scratches, ev. Putzspuren
1/12	<i>Deinotherium giganteum</i>	M1 sin.	Marienthal, Spitz;	ja	Pannon	o	Mitte i.O.
2/12	<i>Deinotherium giganteum</i>	M1 sin.	Marienthal, Spitz;	ja	Pannon	-	stark beansprucht, Probe sehr uneben
13	<i>Deinotherium</i> indet.	M1 Unterkiefer	Mariathal, NÖ;	ja	Fragment, Pannon, Kaup	o	viele parallele Streifen
14	<i>Deinotherium</i> indet.	unbestimmt	Mistelbach, Mistelbacher Schotter, Asparn, Wilfersdorf, Schotterkegel;	nein	Nr. 3443, Obermiozän	o	viele beanspruchte Stellen
15	<i>Deinotherium</i> indet.	sin.	Mistelbach, Mistelbacher Schotter, Asparn, Wilfersdorf, Schotterkegel;	nein	Weinfurter Sammlung	o	einige Stellen mit hypercoarse Scratches
16	<i>Deinotherium</i> indet.	sin.	Mistelbach, Mistelbacher Schotter, Asparn, Wilfersdorf, Schotterkegel;	nein	Nr. 2 1437, Obermiozän, Weinfurter Sammlung	-	Probe übersät mit feinen Scratches, ev. Putzspuren od. mechanische Beanspruchung
17	<i>Deinotherium</i> indet.	sin.	Mistelbach, Mistelbacher Schotter, Asparn, Wilfersdorf, Schotterkegel;	nein	Nr. 1435, Obermiozän, Weinfurter Sammlung	+	
18	<i>Deinotherium</i> indet.	sin. D2	Mistelbach, Mistelbacher Schotter, Asparn, Wilfersdorf, Schotterkegel;	nein	Nr. 3409, Obermiozän, Weinfurter Sammlung	+	
19	<i>Deinotherium</i> indet.	unbestimmt	Bugojno Bosnien, Vranica Gebirge;	nein	Nr. 1, Miozän	+	schönes Objekt
1/20	<i>Deinotherium</i> indet.	sin.	Mistelbach, Mistelbacher Schotter, Asparn, Wilfersdorf, Schotterkegel	nein	Nr. 3432- 1, Obermiozän, Weinfurter Sammlung	-	viele feine Scratches
2/20	<i>Deinotherium</i> indet.	sin.	Mistelbach, Mistelbacher Schotter, Asparn, Wilfersdorf, Schotterkegel;	nein	Nr. 3432 , Obermiozän, Weinfurter Sammlung	+	tw. große Risse, aber auch sehr gute Stellen
1/21	<i>Deinotherium</i> indet.	unbestimmt	Mistelbach, Mistelbacher Schotter, Asparn, Wilfersdorf, Schotterkegel;	nein	Nr. 3441, Obermiozän, Weinfurter Sammlung	+	
2/21	<i>Deinotherium</i> indet.	unbestimmt	Mistelbach, Mistelbacher Schotter, Asparn, Wilfersdorf, Schotterkegel;	nein	Nr. 3441, Obermiozän, Weinfurter Sammlung	+	
22	<i>Deinotherium</i> indet.	dext.	Mistelbach, Mistelbacher Schotter, Asparn, Wilfersdorf, Schotterkegel;	nein	Nr. 1436, Obermiozän, Weinfurter Sammlung	+	
23	<i>Deinotherium</i> indet.	unbestimmt	Paasdorf	nein	Obermiozän , Weinfurter Sammlung	-	stark beansprucht

Inventarnummer	Taxon	Zahn	Fundort	selbst angefertigt	weitere Angaben	brauchbar	Bemerkung
24	<i>Deinotherium</i> indet.	sin.	Mistelbach, Mistelbacher Schotter, Asparn, Wilfersdorf, Schotterkegel;	nein	Nr. 1439	+	
25	<i>Deinotherium</i> indet.	unbestimmt	Mistelbach, Mistelbacher Schotter, Asparn, Wilfersdorf, Schotterkegel;	nein	Obermiozän, Weinfurter Sammlung	-	zu viele Scratches und cross Scratches
26	<i>Deinotherium</i> indet.	unbestimmt	Mistelbach, Mistelbacher Schotter, Asparn, Wilfersdorf, Schotterkegel;	nein	Nr. 3442, Obermiozän, Weinfurter Sammlung	-	zu viele Scratches und cross Scratches
27	<i>Deinotherium</i> indet.	links	Mistelbach, Mistelbacher Schotter, Asparn, Wilfersdorf, Schotterkegel;	nein	Nr. 3446, Obermiozän, Weinfurter Sammlung	+	
28	<i>Deinotherium</i> indet.	D2 dext.	Mistelbach, Mistelbacher Schotter, Asparn, Wilfersdorf, Schotterkegel;	nein	Nr. 3414, Obermiozän, Weinfurter Sammlung	+	
29	<i>Deinotherium</i> indet.	unbestimmt	Mistelbach, Mistelbacher Schotter, Asparn, Wilfersdorf, Schotterkegel;	nein	Nr. 3447, Obermiozän, Weinfurter Sammlung	+	
30	<i>Deinotherium</i> indet.	dext.	Mistelbach, Mistelbacher Schotter, Asparn, Wilfersdorf, Schotterkegel;	nein	Nr. 1434, Obermiozän, Weinfurter Sammlung	+	

Tab. 1: Inventarliste aller Deinotherien Zähne/ Fragmente (selbst angefertigt);

Das Material für diese Diplomarbeit wurde vom Institut für Paläontologie Wien und von dem Privatsammler Peter Schebeczek zu Verfügung gestellt. Ein erheblicher Teil der auf der Inventarliste befindlichen Fundstücke stammt aus der Gegend rund um Mistelbach (NÖ). Nur ein Stück kommt aus einem Braunkohlebergwerk, dass sich in Bosnien Herzegowina, im Vranica Gebirge befindet.

Besonders zu erwähnen ist, dass viele Fundstücke aus der Weinfurter Sammlung stammen. Die Sammlung wurde von Emil Weinfurter angelegt, der bereits in frühester Jugend begann Fossilien zu sammeln, besonders aus den Schottern rund um Mistelbach. Die Funde, die er nach seinem Tod dem Institut für Paläontologie Wien vermachte, tragen einen besonderen Stellenwert für die Aufarbeitung der Fossilgeschichte Niederösterreichs (ZNIVA, 2001).

Von 30 ausgewählten Fundstücken eigneten sich letztlich 17 sehr gut für eine Analyse, sieben wurden als grenzwertig eingestuft und neun waren völlig unbrauchbar und wurden von der Analyse ausgeschlossen. Dabei ist anzumerken, dass von einigen Proben mehrere Abdrücke angefertigt wurden, da es sich teilweise um ganze Kieferbruchstücke mit mehreren Zähnen handelte. Als Beispiel ist hier Inventarnummer 1/1, 1/2, 1/3, 1/4 und 1/5 zu nennen. Jedoch wurden die Stücke, auch wenn es mehr Abdrücke gab, als eine Probe gewertet. Die Werte die bei den

Zählungen (befinden sich im Abschnitt Appendix) aufscheinen sind die errechneten Durchschnittswerte der einzelnen Stücke. Weiters scheinen unbrauchbare Proben weder bei den Zählungen im Appendix noch bei den Durchschnittsberechnungen auf und werden in der Inventarliste nur der Vollständigkeit wegen angeführt.



Abb. 23: Foto des Kieferbruchstückes Fundstück 1 der Inventarliste (Foto: AUER. F.)

Als häufigstes definiertes Taxon tritt *Deinotherium giganteum* auf. Auch in der Inventarliste zu finden sind *Deinotherium bavaricum* und *Deinotherium* indet., wenn eine Bestimmung des Taxons nicht vorlag. Bei Nr. 5 wurde eine Änderung des Taxons vorgenommen, da *Deinotherium levius* angegeben war. Da diese Art jedoch umstritten ist und als überholt gilt, wurde es aufgrund der Größe und unter Absprache mit Frau Prof. Dr. Nagel als *Deinotherium giganteum* eingestuft.

Eine genaue Bestimmung der Zahnproben wurde nicht vorgenommen. Die vorliegenden Daten wurden von der Beschriftung der Proben übernommen. Zudem handelt es sich bei der angewandten Dental Microwear Analyse ohnehin um eine Taxon- freie Untersuchungsmethode, deren Ergebnisse auf ökologische Unterschiede abzielt und nicht auf systematische. So spiegeln die Ergebnisse eines Zahns die letzte oder bestenfalls die letzten Mahlzeiten eines Individuums und lassen

Rückschlüsse zu auf dessen ökologisches Umfeld (SOLOUNIAS, SEMPREBON, 2002).

Ein Teil der Stücke wurde für die Dental Microwear Analyse als fertige Abgüsse zur Verfügung gestellt. Zwölf der Proben wurden jedoch aus dem Archiv des Instituts für Paläontologie zusammengesucht und eigenständig für eine Analyse vorbereitet.

Unter „weitere Angaben“ der Inventarliste, sind teilweise die Laden ersichtlich, aus denen die Proben aus dem Archiv entnommen wurden. Ebenso findet sich unter diesem Punkt eine zeitliche Angabe über die Einstufung der Stücke. Mehrheitlich sind die Stücke dem Obermiozän zuzuordnen, einige auch dem Pliozän. Einige Stücke wurden aber noch genauer eingestuft und stammen vermutlich aus dem Pannon und dem Sarmatium.

Während der ersten Begutachtungen unter dem Binokular konnten einige Stücke schon als unbrauchbar eingestuft werden, andere als nur teilweise brauchbar, wenn bestimmte Stellen doch geeignet für eine Zählung der Analyse schienen. Das Zeichen [+] steht für eine besonders brauchbare Probe, [-] für eine eindeutig unbrauchbare und [o] steht für eine Probe, die trotz gewisser Mängel doch für eine Analyse herangezogen wurden.

Wenn ein Stück als unbrauchbar eingestuft wurde, oder eine Besonderheit wie etwa Hunter- Schreger Bands aufwies, wurden diese Informationen unter „weitere Bemerkungen“ festgehalten. Der häufigste Grund den Ausschluss einer Probe, waren zu viele Scratches, vermutlich aufgrund von zu starkem Putzen, mechanischer Abnützung oder anderen Gründen. Diese Angaben jedoch finden keine besondere Berücksichtigung bei der tatsächlichen Dental Microwear Analyse.

12 Methode

12.1 Dental Microwear Analyse

Um ein besseres Verständnis über Ernährungsadaption von fossilen zu rezenten Taxa zu erhalten, entwickelten SOLOUNIAS und SEMPREGON eine schnelle, kostengünstige Methode Zahnstrukturen bei geringer Vergrößerung mit einem Lichtmikroskop zu erkennen. Bevor diese vereinfachte Methode angewandt wurde, gab es bereits andere Microwear Methoden mit dem Elektronenlichtmikroskop durch WALKER et al. (1978) und RENSBERGER (1983, 1978), wobei durch starke Vergrößerung Zahnschmelz Oberflächenstrukturen erforscht wurden. Ebenso spielte Mesowear und Analysen durch Rasterelektronenmikroskope eine bedeutende Rolle. Nachteile dieser Analysen (ausgenommen Mesowear) sind die hohen Kosten und der relativ lange zeitliche Aufwand der betrieben werden muss, um zu Ergebnissen zu gelangen. Die Microwear Analyse ermöglicht es eine große Menge an Referenzdaten in wenigen Stunden zu erhalten. Somit bekommt man eine größere Menge an Daten und damit signifikantere Ergebnisse. Man benötigt dazu ein einfaches Stereomikroskop mit geeigneter Beleuchtung. Bei Anwendung der Microwear Methode werden vorhandene pits und scratches an angefertigten Abgüssen der originalen Zähne gezählt und kategorisiert. Die Epoxidharz Abgüsse eignen sich besser als Zählobjekte, da sie nicht so stark spiegeln als der Schmelz der originalen Zähne. Eine Zählung gelingt am besten, wenn der Zahn auf einer Plexiglasplatte positioniert wird und so das auftreffende Licht durch den Zahn durchscheint (SOLOUNIAS, SEMPREGON, 2002).

Wie bereits erwähnt lässt sich durch Mesowear die Nahrungspräferenz einer sehr langen Periode ermitteln. Durch die Microwear Analyse lassen sich hingegen nur die Nahrungspräferenzen für die letzten Mahlzeiten eines Individuums feststellen (SOLOUNIAS, SEMPREGON, 2002).

12.2 Definierte Strukturen der Microwear Analyse

Um eine Microwear Analyse durchführen zu können, muss man sich vertraut machen mit den durch SOLOUNIAS und SEMPREBON (2002) definierten Merkmalen, die im folgenden Kapitel beschrieben werden.

Als small pits werden regelmäßig auftretende kleine Punkte mit scharfen Grenzen genannt. Unter dem Mikroskop leuchten sie unter Bestrahlung mit Licht sehr hell. Die tatsächliche Größe von pits wird aber nicht per Durchmesser gemessen, sondern ist in Relation mit anderen auftretenden Punkten zu sehen (SEMPREBON et al., 2004).

Large pits sind viel seltener als small pits und leuchten bei Bestrahlung auch nicht so stark. Sie erscheinen wesentlich dunkler und weisen oft unregelmäßige Grenzen auf, obwohl sie trotzdem als rund einzustufen sind (SEMPREBON et al., 2004). In Abb. 24 sind small pits den large pits gegenübergestellt.

Punctured pits sind größere pits in denen weitere small pits zu finden sind. Man geht davon aus, dass sie als Folge von der Ernährung von harten Samenkörnern verursacht werden. Die kleinen pits innerhalb der größeren pits weisen ein hohes Lichtbrechungsvermögen auf, siehe Abb. 24 B (SEMPREBON et al., 2004).

Gouges treten sehr selten auf. Sie sind zu unterscheiden von pits weisen aber ebenfalls eine relativ rundliche Erscheinung auf. Sie sind viel größer und tiefer als pits und ihre Ränder sind unregelmäßig. Bei dieser besonderen Struktur sieht es aus als wäre ein Stück des Zahns ‚eingebrochen‘. Sie erscheinen bei Betrachtung sehr dunkel, da ihr Lichtbrechungsvermögen sehr gering ist. Das Vorhandensein von gouges wird aus informativen Gründen festgehalten. Sie haben keine besondere Relevanz für die Aussagekraft des Endergebnisses was diese Diplomarbeit betrifft. Sie sind veranschaulicht in Abbildung 24 D (SEMPREBON et al., 2004).

Fine scratches (siehe Abb. 24 C) sind Kratzer die sich in verschiedene Richtungen über die Schmelzoberfläche ziehen. Sie sind eher flach und erscheinen unter dem Mikroskop bei Lichtbestrahlung nicht so hell wie pits (SEMPREBON et al., 2004).

Coarse scratches sind wesentlich breiter und tiefer als fine scratches (siehe Abb. 24 E) und erscheinen bei Betrachtung sehr hell. Hypercoarse scratches sind nochmal um vieles breiter und tiefer als coarse scratches und treten äußerst selten auf (SEMPREBON et al., 2004).

Cross scratches sind Kratzer in verschiedenen Größen die sich überschneiden. Sie werden hauptsächlich aus informativen Gründen notiert und tragen zu keinem besonderen Ergebnis bei.

Am aussagekräftigsten für das Ergebnis einer Dental Microwear Studie sind letztendlich nur die durchschnittliche Anzahl von total scratches und die durchschnittliche Anzahl von total pits (SEMPREBON et al., 2004).

Table 2 Summary of typical microwear results for extant ungulates of known diet

Microwear variable	Leaf browsers	Grazers	Mixed feeders	Fruit browsers
Average Scratch Count	Low	High	Variable	Variable
Average Pit Count	Low (exc. In "dirty browsing" e.g., camels)	Low	Variable	Moderate-High
Large Pits	Low (exc. In "dirty browsing" e.g., camels)	Moderate	Moderate	High
Raw Scratch Distribution	Unimodal Low	Unimodal High	Bimodal (High & Low)	Variable
Puncture Pits	Absent	Absent	Absent	Present
Scratch Texture	Fine ^{a,b}	Coarse or Mixed	Coarse or Mixed ^a	Coarse, Mixed ^a
Gouging	Variable ^b	Variable ^b	Variable ^b	Variable ^b

^a May see hypercoarse scratches in bark consumers (e.g., black rhinoceros) or hard fruit and seed consumers

^b Generally higher or coarser in taxa encountering grit in foods (e.g., camels, pronghorn, vicugna)

Tab. 2: Dental Microwear Merkmale in Zusammenhang mit Nahrungspräferenzen bei rezenten Huftieren (Ungulata), (SEMPREBON, et al., 2010; Table 2)

In Tab. 2 definieren SEMPREBON et al. (2010) die Bedeutung von Microwearspuren und den Zusammenhang von Nahrungspräferenzen. Wesentlich dabei ist, dass eine hohe Anzahl von scratches und eine niedrige Anzahl an pits auf Grazer hinweisen. Hingegen deutet eine niedrige Anzahl an scratches und eine hohe Anzahl von pits auf Browser hin.

Weiters gibt die Tabelle den Hinweis, dass Fruit Browser punctual pits aufweisen. Dieses Merkmal lässt sich bei anderen Nahrungspräferenzen nicht auf signifikante Art und Weise erkennen. Mixed Feeders haben keine klar definierten Merkmale, die sie von den anderen Nahrungspräferenzen unterscheiden (SEMPREBON, et al., 2010).

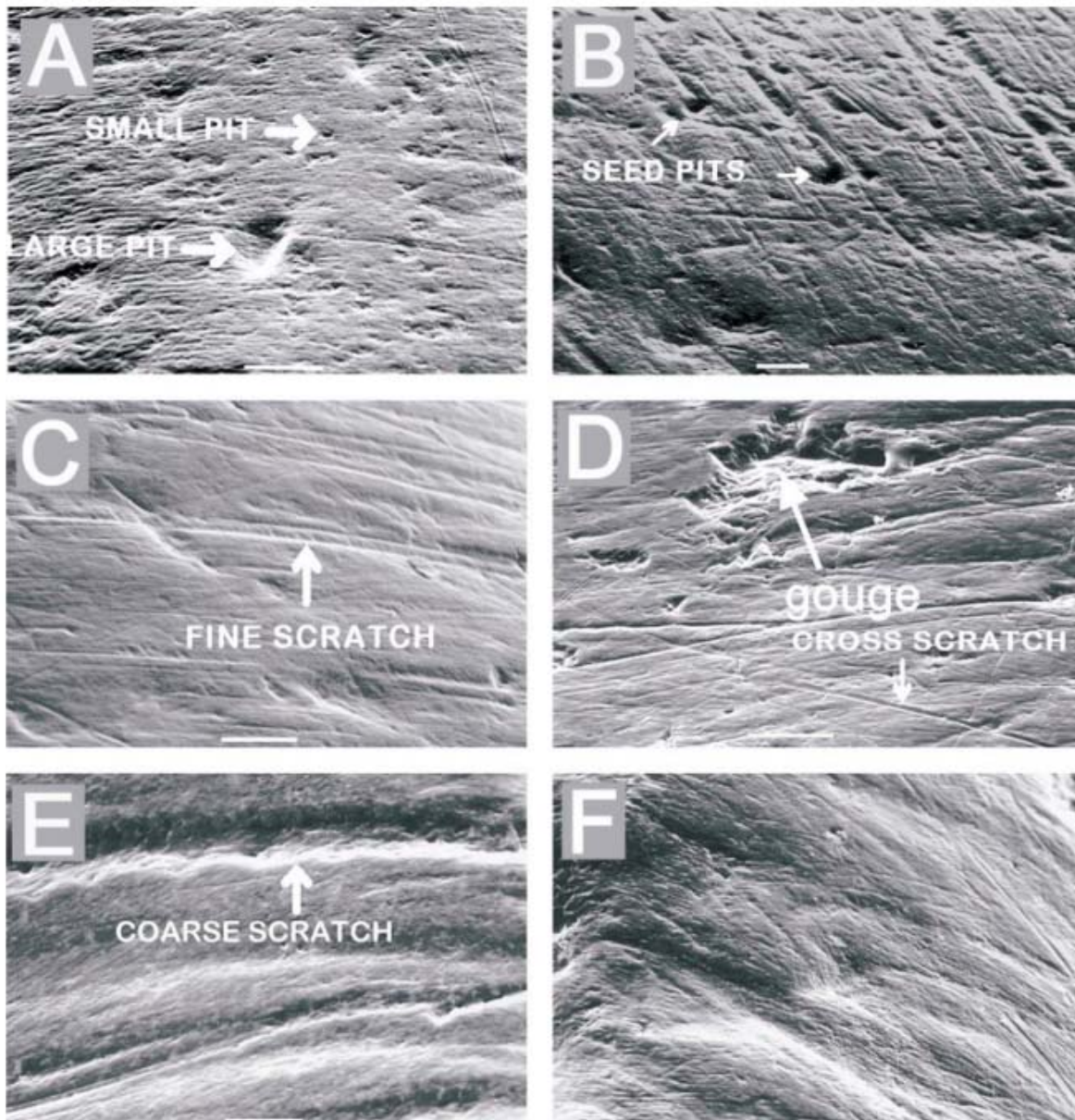


Abb. 24: Definierte Strukturen der Dental Microwear Analyse; SEM photomicrographs at 500x; A) small und large pits B) large punctured pits C) fine scratches D) gouge und cross scratches E) coarse scratch und fine scratch F) Mischung aus unterschiedlichen scratches; (SOLOUNIAS, SEMPREBON, 2002; Fig. 3)

12.3 Durchführung

Die Präparation des Rohmaterials (siehe Appendix) erfolgte auf Grundlage der Beschreibungen von SOLOUNIAS und SEMPREBON (2002).

Aus dem Inventar des Instituts für Paläontologie wurden zunächst selbstständig Fundstücke von Deinotherien Zähnen ausgewählt. Dabei war darauf zu achten, dass die Stücke keine zu starke Abnützung aufwiesen. Die für die Analyse ausgewählten Zähne wurden zunächst mit Aceton und Wasser gesäubert, nicht wie bei SOLOUNIAS und SEMPREBON (2002) empfohlen mit Shellac Lösung (Zip- Strip). Dabei streicht und tupft man vorsichtig entlang der Oberfläche bzw. an der abgeflachten Kaufläche des Zahns, die aufgrund der Abnützungen entstanden sind. Man sollte dabei allerdings acht geben, nicht zu stark zu Reiben, da ansonsten unerwünschte Kratzer auf der Zahnoberfläche entstehen könnten, die die Ergebnisse verfälschen oder eine Analyse unmöglich machen. Wie bereits erwähnt wurden bei manchen Zähnen mehrere Abdrücke angefertigt, wie man aus der Inventarliste entnehmen kann. Wenn die Zähne nach der Behandlung gesäubert und komplett aufgetrocknet sind, bringt man auf die geeigneten Stellen eine Paste aus Polyvinylsiloxanen auf, die auch in der Zahnmedizin Verwendung finden. Die Paste besteht aus zwei Phasen die nach dem Vermischen rasch trocknen, was ein schnelles Anbringen am Zahn erfordert. Sobald die Paste getrocknet ist, kann man den Abdruck vom Zahn entfernen und ihn in Lab Putty Masse (eine zwei Komponenten Masse von Coltène, ebenfalls aus der Zahnmedizin) drücken. Der Lab Putty Klos mit dem enthaltenen Abdruck sollte nun so geformt werden, dass man Epoxidharz eingießen kann.

Die Abteilung für Präparation des Instituts für Paläontologie Wien nahm die Befüllung mit dem Harz vor. Wichtig dabei ist, dass keine Luftblasen im Harz auftreten, da die Proben ansonsten unbrauchbar für eine Untersuchung mit dem Stereomikroskop sind. Das Harz benötigt mindestens einen Tag Trocknungszeit. Der so entstehende Abguss stellt nun das Objekt der Analyse dar.

Im nächsten Schritt wurden die Objekte erstmalig unter dem Stereomikroskop begutachtet und festgestellt, ob die Probe brauchbar oder unbrauchbar erscheint,

unter Rücksprache mit Frau Prof. Mag. Dr. Doris Nagel. Es ist durchaus normal, wenn ein großer Teil der Proben unbrauchbar ist. Bei den für diese Arbeit verwendeten Stücken ist der Anteil an mäßig guten bis guten Proben relativ groß. Unbrauchbare Stücke finden in der Analyse keine Berücksichtigung. Die Gründe für eine unbrauchbare Probe können vielseitig sein. Mechanische oder chemische Abnutzungsspuren, Putzspuren oder verunreinigte Stücke und Luftblasen können eine Probe unbrauchbar machen.

Grundsätzlich benutzt man als Stelle für die Zählung einheitlich das zweite Schmelzband am Zahnhöcker von M2. Jedoch wurde diese Vorgabe bei der Auswertung der Proben dieser Arbeit nicht berücksichtigt, da bei Proboscidea generell gilt, dass man für eine Zählung die Mitte eines Molars heranzieht (SEMPREBON et al., 2004). Sobald eine geeignete, aussagekräftige Stelle gefunden war, wurde diese für eine Zählung herangezogen. Das Finden einer geeigneten Stelle kann mit ein wenig Übung schnell erlernt werden. Eine gute Methode ist, sich die Objekte zunächst mit schwacher Vergrößerung anzusehen und die Vergrößerung schrittweise zu steigern bis man bei der 35-fachen Vergrößerung angelangt ist. So kann man ungeeignete Stellen schnell ausschließen und passende Regionen am Zahnabdruck eingrenzen. Um die Oberfläche gründlich zu untersuchen ist es notwendig Lichtverhältnisse zu verändern und den Abdruck in verschiedene Richtungen zu neigen. So lässt sich das gesamte Spektrum des Abdrucks erkennen.

Ungeeignete Stellen kennzeichnen sich durch sehr viele, parallel verlaufende Scratches, die ein Hinweis auf Putzspuren oder mechanische Belastung am Fundort sein können. Ebenso können auch matte oder ‚vereiste‘ Stellen nicht korrekt ausgezählt werden, da das Licht nicht durch das Material durchscheinen kann und das Ergebnis verfälscht werden könnte. Grundsätzlich kann man aber festhalten, dass die Ausbeute an geeigneten Proben im Verhältnis zu der Ausgangsmenge an Proben oft sehr gering ist.

Alle Zähne wurden im Abstand von mehreren Wochen und Monaten zweimal an verschiedenen Stellen gezählt und analysiert. Genaue Aufzeichnungen darüber befinden sich im Appendix. Unbrauchbare Stücke wurden entfernt und aus den mäßig guten und guten Proben wurde der Mittelwert aus beiden Zählungen

errechnet. Bei jenen Zähnen bei denen zwei oder mehr Abdrücke gefertigt wurden, wurde der Durchschnitt aller Werte bei je einer Zählung errechnet. Mit diesen Werten wurde wiederum der endgültige Durchschnittswert erhoben. Alle brauchbaren Werte wurden dann für die Analyse und die Erstellung der Streudiagramme herangezogen.

Die Auszählung erfolgt in einem Raster von 3 x 3 (also 9) Quadraten, die im Okular des Standardlichtmikroskops der Marke Leica angebracht sind. Die Felder/ Quadrate des Rasters sind 0,4 mm x 0,4 mm groß und die Zählung erfolgte bei einer 35-fachen Vergrößerung (SOLOUNIAS, SEMPREBON, 2002).

Bei den Zählungen wurden folgende Parameter quantitativ festgehalten: fine scratches, coarse scratches, hypercoarse scratches, cross scratches, small pits, large pits, punctured pits und gouges. Total scratches errechneten sich als Summe aller scratches (ausgenommen cross scratches) und total pits errechneten sich als Summe aller pits mit Ausnahme der punctured pits.

13 Ergebnisse

Dieses Kapitel beschreibt nun die Ergebnisse, der durch die Analyse gewonnen Daten. Verwendet wurden zur Veranschaulichung Streudiagramme, die im Microsoft Excel hergestellt wurden. Es handelt sich bei den Daten vorwiegend um Werte von pits und scratches die aus dem Mittelwert einzelner Zählungen und Zähnen gewonnen wurden (Zählungen siehe Appendix).

Verwendet wurden Diagramme die besonders aussagekräftig sind. Deshalb findet sich auch keine Gegenüberstellungen von z.B. small pits und large pits, obwohl diese Angaben ebenso quantitativ festgehalten wurden. Der Focus der Arbeit liegt dabei eine Aussage hinsichtlich einer Nahrungspräferenz von *Deinotherium* zu treffen (Browser/ Grazer). Diese Frage kann am besten durch eine Gegenüberstellung von total scratches und total pits beantwortet werden.

Das erste Diagramm (Abb. 25) zeigt die Gegenüberstellung aller Proben der Inventarliste, auch jene die aufgrund schlechter Beschaffenheit von der eigentlichen Analyse ausgeschlossen wurden.

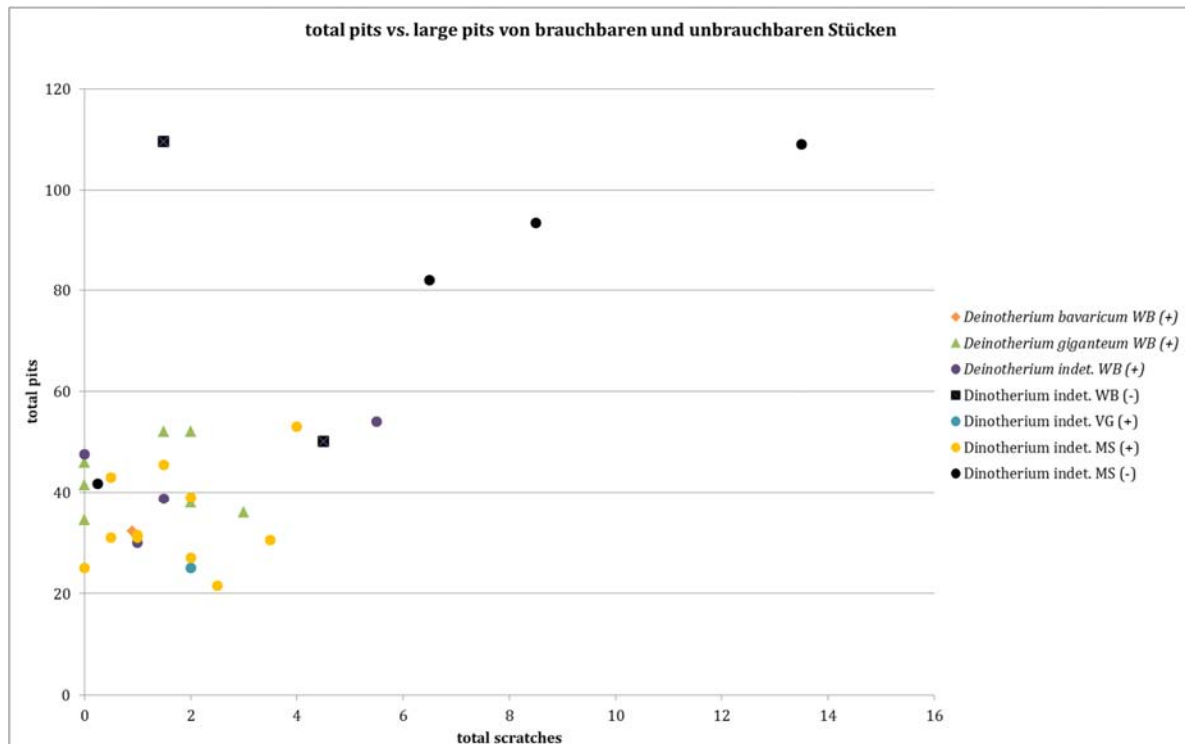


Abb. 25: Gegenüberstellung von total pits und total scratches von brauchbarem und unbrauchbarem Material aus Österreich und Bosnien. Ausgeschiedene Stücke sind schwarz gefärbt. Stücke die in der weiteren Analyse keine Berücksichtigung finden sind mit einem (-) gekennzeichnet. Die Werte der Scratches sind auf der x- Achse eingezeichnet und die Werte der pits auf der y- Achse.

In diesem Diagramm (Abb. 25) ist besonders schön erkennbar, dass sich die meisten verwertbaren pit- Werte < 60 und nicht > 20 aufhalten und die meisten scratch- Werte zwischen 0 und 6 rangieren. Ausreißer bilden hauptsächlich jene Proben, die sowieso von der Analyse ausgeschlossen wurden und schwarz markiert sind. Man kann festhalten, dass pit- Werte über 60 ohnehin unwahrscheinlich bei Proboscidea sind.

So ergibt sich ein relativ eindeutig eingegrenzter Bereich für die Werte von Deinotheriidae, da die Streuung relativ dicht beisammen liegt.

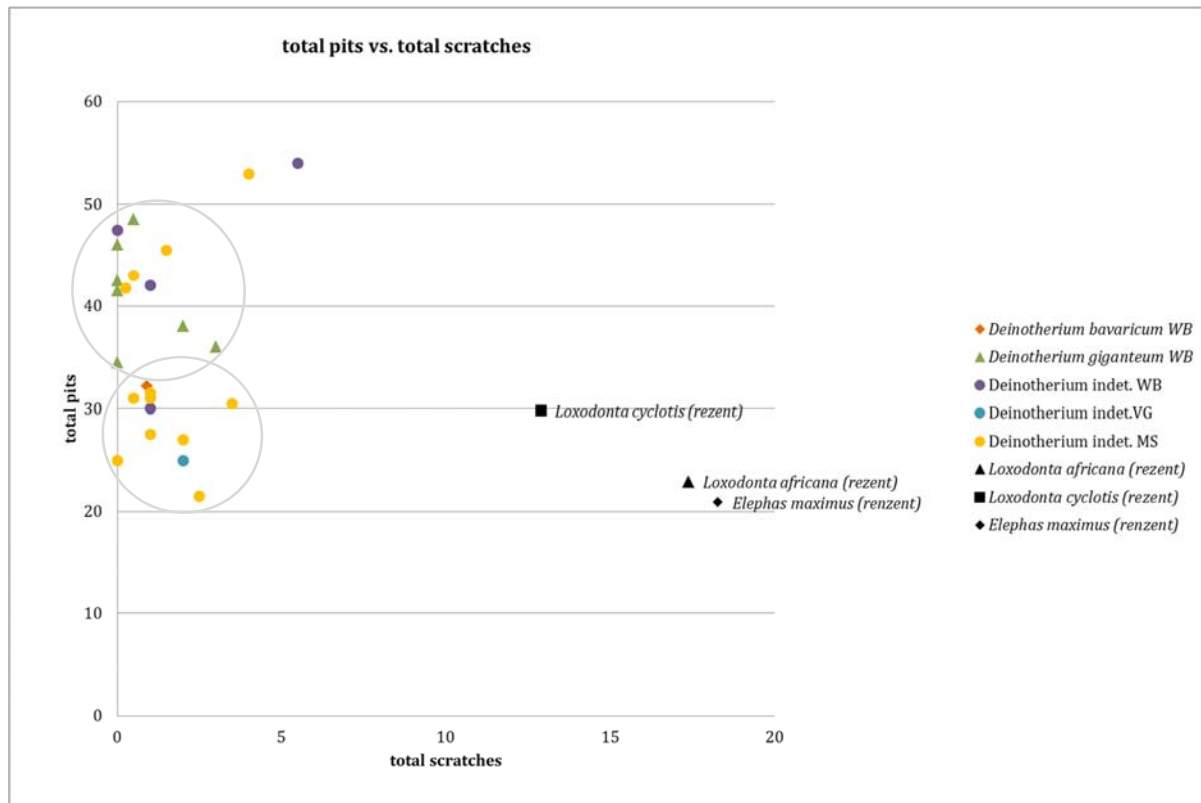


Abb. 26: Gegenüberstellung von pits und scratches von allen ausgestorbenen zur Verfügung stehenden Deinotherien Arten mit unterschiedlichen Fundstellen und rezenten Vertretern. WB = Wiener Becken, VG = Vranica Gebirge, MS = Mistelbacher Schotter;

In Abb. 26 werden wieder total pits und total scratches gegenübergestellt. Diesmal jedoch ohne unbrauchbarem Material. Neu hinzukommende Werte stammen von rezenten Vertretern *Loxodonta africana* (Afrikanischer Elefant), *Loxodonta cyclotis* (Waldelefant) und *Elephas maximus* (Indischer Elefant). Die Werte der rezenten Arten wurden von SEMPREGON et al. (2015) übernommen. Die Werte dieser Arten liegen weit abseits der ausgestorbenen Deinotherien Arten. Auffällig ist, dass sie viel mehr scratches aufweisen als Deinotherien- Vertreter, zwischen 13 und 18 was schon annähernd im Grazerbereich liegt (> 20 scratches). Auch weisen sie weniger pits auf, Werte zwischen 30 und 20.

Auffällig ist auch das Verteilungsmuster der Werte von *Deinotherium indet. MS* und *Deinotherium giganteum WB*. Der scratches Bereich ist bei beiden Angaben etwa gleich, zwischen 0 und max. 4 scratches. Jedoch unterscheiden sich beide Angaben durch die

Anzahl von pits. *Deinotherium giganteum* WB rangiert zwischen 34 und 50, *D. indet.* MS etwa zwischen 21 und 32 pits, was deutlich weniger ist.

Deinotherium bavaricum befindet sich zwischen diesen beiden Gruppen und *D. indet.* WB befindet sich mit 30- 55 pits im oberen Skalenbereich.

Deinotherium indet. VG rangiert weiter unten bei Werten von 25 pits und 2 scratches.

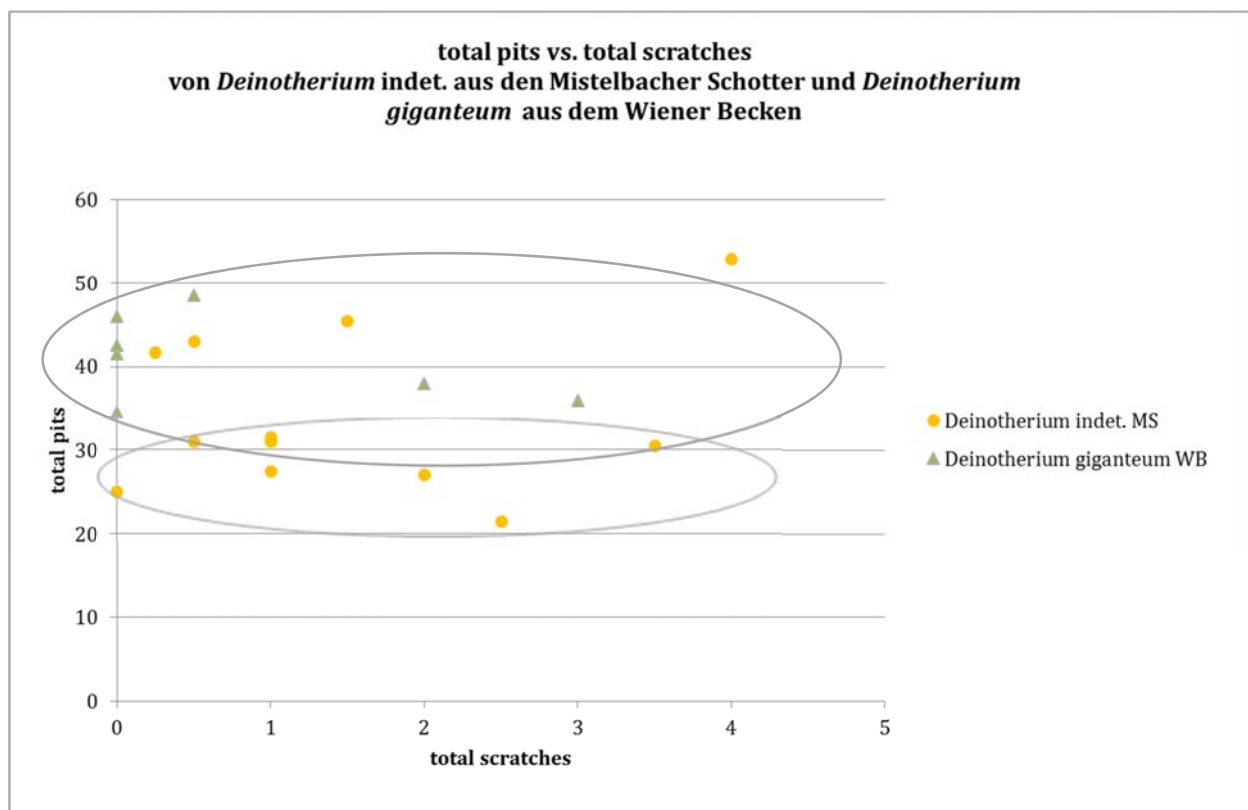


Abb. 27: Gegenüberstellung total pits und total scratches von *D. indet.* MS und *D. giganteum* WB; ähnlich Abb. 26; Verteilungsmuster genauer veranschaulicht;

Abb. 27 zeigt das Verteilungsmuster von *D. giganteum* WB und *D. indet.* MS im Detail. Auch wenn *D. indet.* MS breiter gestreut ist, so befinden sich die Punkte aber mehrheitlich im unteren Kreis.

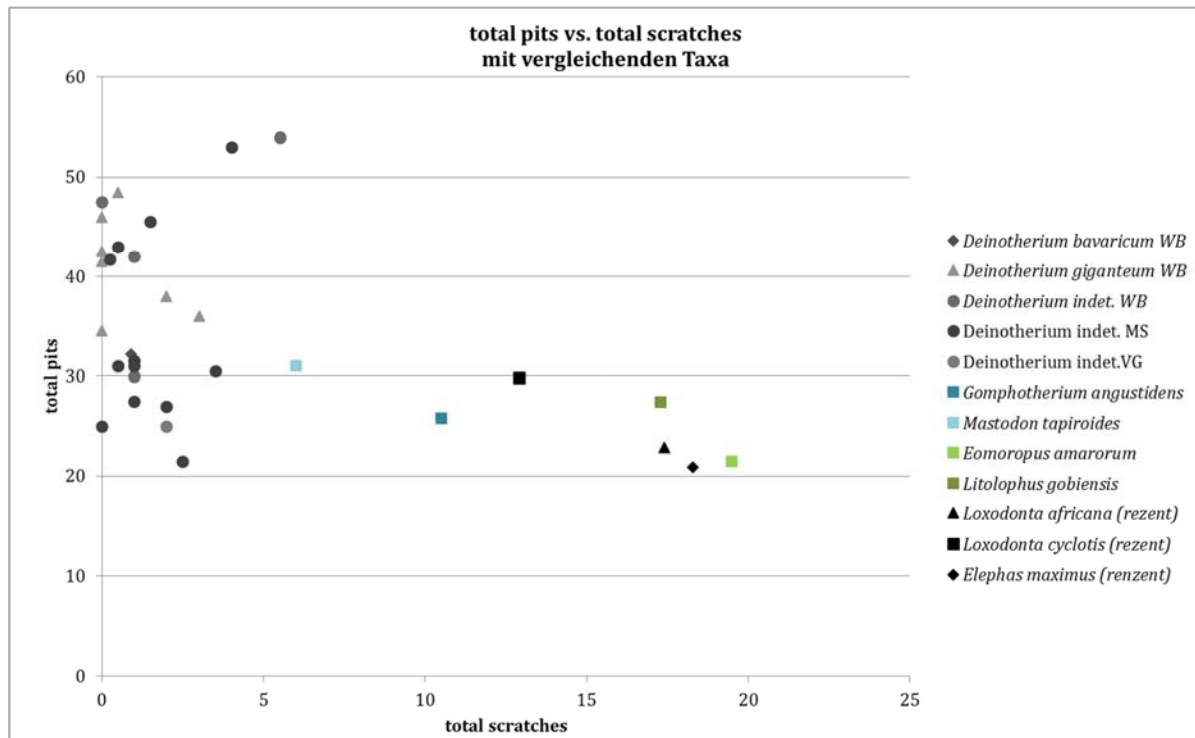


Abb. 28: Gegenüberstellung von total pits und total scratches von unterschiedlichen Arten und Taxa; Referenzgruppen sind Mastodonten (*Gomphotherium angustidens*, *Mastodon tapiroides*), Calicotheren (*Eomoropus amarorum*, *Litolophus gobiensis*) und rezente Arten (*L. africana*, *L. cyclotis*, *E. maximus*);

Abbildung 28 vergleicht verschiedene Arten von Deinotheriidae aus den jeweiligen unterschiedlichen Fundorten (MS, WB, VG), rezente Elefanten, Arten der Gattung Chalicotheriidae (*Eomoropus amarorum*, *Litolophus gobiensis*), Daten übernommen von SEMPREBON, et al. (2010) und Arten der 'echten' Mastodonten (*Gomphotherium angustidens*, *Mastodon tapiroides*), Daten übernommen aus der Arbeit von SCHWARZMANN (2016). Alle übernommenen Werte entsprechen ebenfalls Durchschnittswerten.

Die beiden Vertreter der Calicotheren wurden als Vergleichswerte herangezogen, da diese Familie zum einen ca. zeitgleich nach Europa einwanderte wie die Deinotherien und zum anderen, da sie sich ebenfalls herbivor, aus Blattnahrung ernährten und auch lophodonten Zahnaufbau aufwiesen (HEISSIG, 1999).

Die Werte der Mastodonten liegen abseits von denen der Deinotherien. Bei *Gomphoterium angustidens* (scratches 11/ pits bei 26) und *Mastodon tapiroides* (scratches 6/ pits bei 31) liegen die Werte auch weiter auseinander.

Die Vertreter der Calicotheren weisen wiederum mehr scratches (17 – 20) auf und pits zwischen 28 und 21. Rezente Vertreter rangieren zwischen Mastodonten und Calicotheren.

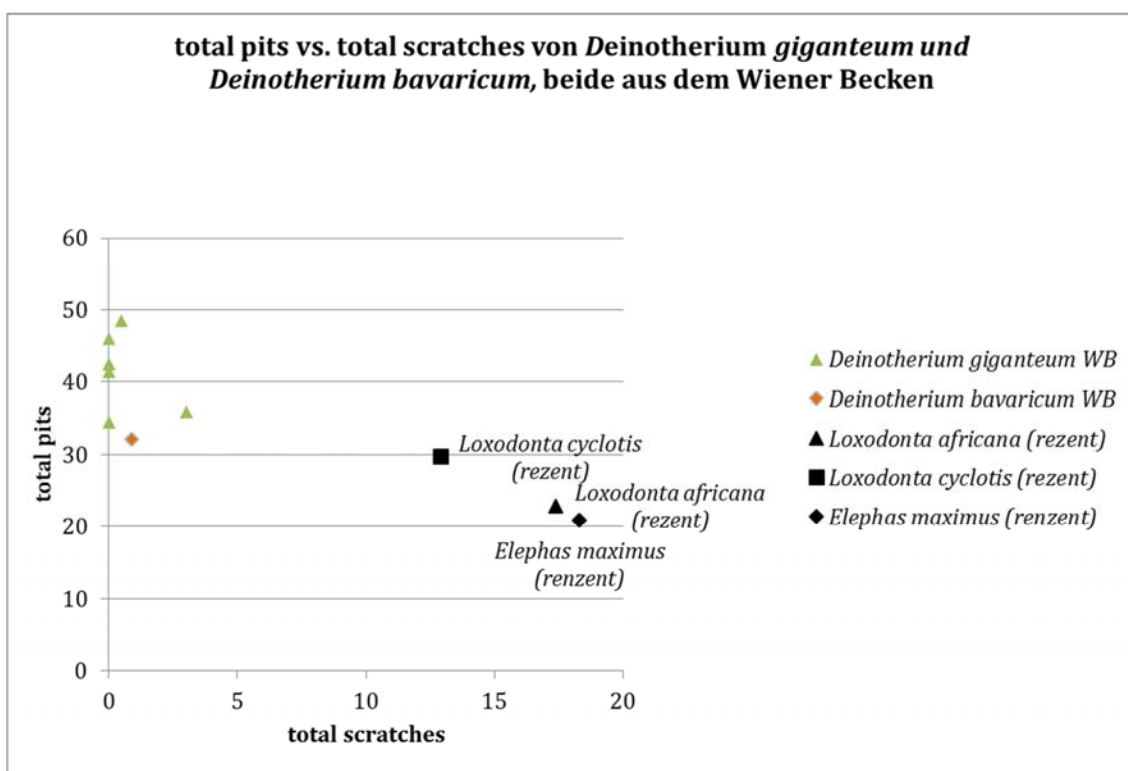


Abb. 29: Gegenüberstellung total pits und total scratches von *D. giganteum* und *D. bavaricum*;

Abbildung 29 vergleicht die Werte von *D. giganteum* WB und *D. bavaricum* WB. *Deinotherium bavaricum* weist mit durchschnittlich 31 pits weniger auf als *D. giganteum*, wobei an dieser Stelle erwähnt werden sollte, dass von *D. bavaricum* nur Proben eines Individuums vorliegen.

Scratches treten bei beiden Taxa nur sehr wenige auf (Werte zwischen 0 und 4).

14 Diskussion

Nach Betrachtung aller Diagramme und unter Bezugnahme der vorherrschenden ökologischen, klimatischen Bedingungen, lässt eine Dental Microwear Analyse sehr gute Angaben über ökologische Unterschiede und Nahrungspräferenzen von ausgewählten Tiergruppen und Taxa zu.

Durch die vorhandenen Referenzgruppen (Calicotheren, Mastodonten und rezente Elefanten) konnten die gewonnenen Ergebnisse der Deinotherien Zahnproben gut eingeschätzt und verglichen werden. Zielführend waren vor allem die Gegenüberstellungen von total pits und total scratches der Mittelwerte der jeweiligen Abgüsse.

Bereits bei Abb. 25 (dabei wurde brauchbares und unbrauchbares Material verwendet) lässt sich eine definierte Punktwolke erkennen, die den pit und scratches-Bereich für Deinotherien aus Niederösterreich und Bosnien eingrenzt. Pits: max. 55, min. 20. Scratches: max. 6 , min. 0. Diese Werte geben zu erkennen, dass sich Deinotherien anhand der hohen Anzahl an pits und der relativ geringen Anzahl an scratches deutlich im Browser- Bereich aufhalten.

Abbildung 26 und Abb. 27 gehen beide auf die spezielle Verteilung der Werte von *Deinotherium giganteum* WB und *Deinotherium indet.* MS ein. Beide Arten wurden im Großraum des Wiener Beckens gefunden, jedoch lässt sich *Deinotherium indet.* MS noch genauer auf die Mistelbacher Schotter eingrenzen. Dieser Sachverhalt bietet nun mehrere Möglichkeiten der Interpretation.

- 1) Zunächst könnte eine Erklärung eine unterschiedliche Schmelzbeschaffenheit zwischen beiden Gruppen sein. Obwohl beide Gruppen dann die gleiche oder ähnliche Nahrung zu sich genommen hätten, würde das Abriebmuster unterschiedliche Ergebnisse liefern.
- 2) Eine andere Schmelzbeschaffenheit würde demnach auch einen Evolutionsschritt bedeuten. Es könnte bei einer der beiden Gruppen bereits eine Evolution stattgefunden haben, um den Zahn besser auf das vorherrschende Nahrungsangebot anzupassen. Um diese Vermutung zu stützen würde es allerdings eine Schmelzanalyse erfordern.

- 3) Möglicherweise fand hier auch Migration statt. Eine der beiden Gruppen könnte in den Bereich des Wiener Beckens zugewandert sein, aus einem Bereich in dem das Nahrungsangebot ein anderes war. Diese Unterschiede würde man dann bei einer Microwear Analyse erkennen. Es würde eine Erklärung bieten warum sich zwei definierte Punktwolken an einem relativ ähnlichen Fundstandort zeigen.
- 4) Eine generelle hohe Beanspruchung der Zähne von *Deinotherium giganteum* würde ebenfalls eine Absonderung der Gruppe ergeben. Wenn es sich bei den Stücken um besonders abgekaute Proben handelt ist eine höhere Anzahl von pits wahrscheinlich und würde den Abstand beider Gruppen erklären.
- 5) Auch saisonale Unterschiede und das dadurch unterschiedliche Nahrungsangebot können mögliche Gründe für die zwei entstandenen Punktwolken sein. Die Microwear Analyse zeigt immer nur Abnützungsspuren der letzten Mahlzeiten eines Individuums (SOLOUNIAS, SEMPREBON, 2002). So können Trocken- oder Regenphasen auch Auswirkungen auf das Ergebnis haben.

Bei Ausreißerwerten die in einem deutlich höheren pit- Bereich liegen (siehe *D. indet.* MS) können eine fortgeschrittenen Abnutzung des Zahns oder mechanische Einwirkungen wie Sedimentverschiebungen Gründe für eine stärkere Abnutzung bieten. Aber auch wie bereits erwähnt können, saisonale Unterschiede das Nahrungsangebot verändern und sich auf das Ergebnis auswirken.

Unterschiede lassen sich auch zwischen den Zähnen von Jungtieren und älteren Individuen feststellen. Es ist möglich, dass Jungtiere andere Nahrungspräferenzen hatten.

Anzumerken ist, dass *Deinotherium* sich schon relativ früh in seiner Entwicklungsgeschichte von den Vorfahren der heutigen Elefanten abspaltete. Da dennoch beide zu der Ordnung der Rüsseltiere gehören und es keine rezenten Vertreter der Deinotheriidae gibt, kann man sie als Referenzobjekte heranziehen, um die fossilen Vertreter besser zu deuten. Die Werte der Calicotheren wurden aufgrund ähnlicher Zahnstrukturen wie *Deinotherium* auch als Vergleichsobjekte herangezogen und stehen in keinerlei verwandtschaftlicher Beziehung.

Deinotherien weisen eine hohe Anzahl an pits und eine niedrige Anzahl an scratches auf. Rezente Elefanten zeigen eine höhere Anzahl an scratches und eine niedrigere Anzahl an pits. Das bedeutet, moderne Elefanten haben andere Nahrungspräferenzen. Die Entwicklung hochkroniger Molaren ist vermutlich die evolutionäre Antwort auf diese veränderte Ernährung. Dies sind Hinweise dafür, dass sich die Nahrungspräferenz der Proboscidea von Browsern in Richtung Grazer verschoben hat.

Calicotheren im Allgemeinen, aber hier als Beispiele *Eomoropus amarorum* und *Litolophus gobiensis*, befinden sich nach SEMPREGON et al. (2010) entweder im Bereich von leaf-dominated Browser oder in der Übergangsphase zwischen Browser und Grazer. Das relativ häufige Auftreten von punctured pits (in Abb. 28 nicht ersichtlich) kann auch auf regional/seasonal Mixed Feeders oder Fruit Browsers hinweisen (SEMPREGON, et al., 2010).

Das letzte Streudiagramm in Abb. 29 zeigt, dass *Deinotherium bavaricum* mit knapp über 30 pits deutlich unter den Werten von *Deinotherium giganteum* einzuordnen ist. Anhand der Anzahl an scratches können beide, wie alle anderen Deinotherien, als Browser eingestuft werden. Man kann aber annehmen, dass die Nahrung von *D. giganteum* weicher und weniger abrasiv war als die von *D. bavaricum*, aufgrund der erhöhten Werte an pits bei ersterem. Die geringe Anzahl an scratches bei beiden Arten deutet weiters auf einen vorwiegend bewaldeten Lebensraum mit wenig Graslandschaft hin, da die Silikate in Gräsern vermehrt scratches verursachen würden.

15 Conclusio

Mit Hilfe der Dental Microwear Analyse von SOLOUNIAS und SEMPREBON (2002) gelang es Nahrungspräferenzen für *Deinotherium bavaricum* und *Deinotherium giganteum* aus den untersuchten Fundstellen (Mistelbacher Schotter, Wiener Becken, Vranica Gebirge) zu ermitteln. Beide, im Europa des Miozäns vorkommenden, fossile Arten können anhand ihrer pits und scratches Häufigkeit als Browser eingestuft werden.

Mastodonten können ebenso als Browser eingestuft werden (SCHWARZMANN, 2016), wie auch die Vertreter der Calicotheren, die eine Tendenz in Richtung leaf dominated- oder fruit Browser (SEMPREBON, et al., 2010) zeigen und ebenfalls als Referenzobjekte herangezogen wurden.

Die modernen Elefanten *Loxodonta africana* und *Elephas maximus* variieren laut SEMPREBON et al. (2015) ihre Nahrungspräferenzen. Sie sind also Mixed Feeder die sowohl Gras- als auch Blattnahrung zu sich nehmen, wobei sie eine deutlich höhere Grazing- Präferenz aufweisen (Information Prof. Nagel).

Loxodonta cyclotis variiert seine Nahrung aufgrund der saisonalen Verfügbarkeit des Nahrungsangebots und weist eine stärkere Tendenz zum Browsing auf. Das ist vermutlich dem differenzierten Lebensraum (Wälder) zuzuschreiben (SEMPREBON et al., 2015).

16 Abstract

Scope of this diploma thesis is the investigation of fossil tooth findings of *Deinotherium* (*Deinotherium bavaricum*, *Deinotherium giganteum*) using dental microwear analysis. The major topic of the current thesis is the determination of a potential food preference of Deinotheres in the Vienna basin.

The outcome of the analysis reveals that both species have to be classified as browsers.

In terms of pits, *Deinotherium bavaricum*, as an older representative, is showing significantly less than *Deinotherium giganteum*. Both of them show a relative low number of scratches.

17 Zusammenfassung

Diese Diplomarbeit behandelt die Untersuchung von fossilen Zahnfunden der Deinotherien (*Deinotherium bavaricum*, *Deinotherium giganteum*) durch die Dental Microwear Analyse. Im Vordergrund des Interesses steht die Bestimmung einer Nahrungspräferenz der Familie der Deinotheriidae des Wiener Beckens.

Das Ergebnis der Untersuchung ergibt, dass beide Deinotherien Arten als Browser einzustufen sind.

Deinotherium bavaricum, als älterer Vertreter, weist deutlich weniger pits auf als *Deinotherium giganteum*. Beide Arten jedoch zeigen eine niedrige Anzahl an scratches.

18 Literatur

ARCHIE, E. A., MORRISON, T. A., FOLEY, A. H. (2006): Dominance rank relationships among wild female African elephants, *Loxodonta africana*. Journal of Animal Behaviour 71. S. 117- 127.

BAHLBURG, H., BREITKREUZ, C. (2008): Grundlagen der Geologie. 3. Aufl. S. 331-337.

CAMPBELL, N. A., et al., KRATOCHWIL, A., et al. (eds) (2011): Biologie. 8. akt. Aufl., Pearson Studium. S. 610f.

CLAUSS, M., KAISER, T., HUMMEL, J. (2008): The Morphophysiological Adaptions of Browsing and Grazing Mammals. [In:] GORDON, I. J., PRINS, H. H. T. (eds): The Ecology of Browsing and Grazing. S. 47- 48.

CLAUSS, W., CLAUSS, C. (2005): Zoologie für Tiermediziner. S. 185.

DAMUTH, J., JANIS, C. M. (2005): Paleoecological interferences using tooth wear rates, hypsodonty and life history in ungulates. J Vertebr Paleontol 25 (suppl): 49A.

DAMUTH, J.D., FORTELIUS, M., ANDREWS, P., BADGLEY, C., HADLEY, E.A., HIXON, S., JANIS, C.M., MADDEN, R.H., REED, K., et al. (2002): Reconstructing mean annual precipitation based on mammalian dental morphology and local species richness. J Vertebr Paleontol 22 (suppl): 48A.

EGGERT, L., EGGERT, J., WOODRUFF, D. (2003): Estimating population sizes for elusive animals: the forest elephants of Kakum National Park, Ghana. Molecular Ecology 12. S. 1389- 1402.

ENGESSER, B., FEIJAR, O., MAJOR, P. (1996): Das Mammut und seine ausgestorbenen Verwandten. Veröffentlichungen aus dem Naturhistorischen Museum Basel, Nr. 20. S. 5- 28.

FERRETTI, M. P. (2007): Enamel Structure of *Cuvieronius hyodon* (Proboscidea, Gomphotheriidae) with a Discussion on Enamel Evolution in Elephantoids. J Mammal Evol (2008) 15. S. 37– 58.

FORTELIUS, M., ERONEN, J., JERNVALL, J., LIU, L., PUSHKINA, D., RINNE, J., TESAKOV, A., VISLOBOKVA, I., ZHANG, Z., ZHOU, L. (2002): Fossil mammals

resolve regional patterns of Eurasian climatic change over 20 million years. *Evol Ecol Res* 4. S. 1005- 1016.

FORTELIUS, M., SOLOUNIAS, N. (2000): Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: A new method for reconstructing diets. *American Museum Novitates* 3301. S. 1– 36.

FUCHS, G., MATURA, A. (1980): Die geologischen Landschaften. [In:] OBERHAUSER, R. (Red.), *Geologische Bundesanstalt* (eds): *Der geologische Aufbau Österreichs*. S. 121- 139.

GHEERBBRANT, E., SIMONS, E. L. (eds.) (2009): Paleocene emergence of elephant relatives and the rapid radiation of African ungulates. *PNAS* Vol.106, No. 26, 1072. S. 1- 5.

GODFREY, L. R., SEMPREBON, G. M., JUNGERS, W. L., SUTHERLAND, M.R., SIMONS, E.L., SOLOUNIAS, N. (2004): Dental use wear in extinct lemurs: evidence of diet and niche differentiation. *Journal of Human Evolution* 47. S. 145- 169.

GÖHLICH, U. B. (1999): Order Proboscidea. [In:] RÖSSNER, G., HEISSIG, K. (eds): *The Miocene Land Mammals of Europe*, Munich (Pfeil). S. 157-168.

GORODN, I. J., PRINS, H. H. T. (2008): *The Ecology of Browsing and Grazing*.

HARZHAUSER, M., DAXNER- HÖCK, G., KOLLMANN, H., KOVAR- EDER, J., RÖGL, F., SCHULTZ, O., SUMMERSBERGER, H., GOLEBIOWSKI, R. (eds) (2004): 100 Schritte Erdgeschichte. *Die Geschichte der Erde und des Lebens im Naturhistorischen Museum Wien*. S. 50- 90.

HARZHAUSER, M., RÖGL, F. (2012): Das Werden der Paratethys. [In:] STEININGER, H., STEINER, E. (eds) (2012): *Meeresstrand am Alpenrand. Molassemeer und Wiener Becken*. S. 17-19.

HEISSIG, K. (1999): Family Chalicotheriidae. [In:] RÖSSNER, G., HEISSIG, K. (eds): *The Miocene Land Mammals of Europe*, Munich (Pfeil). S. 189-192.

HUTTUNNEN, K. (2000): Deinotheriidae (Proboscidea, Mammalia) of the Miocene of Lower Austria, Burgenland and Franzensbad, Czech Republic: Systematics, Odontology, and Osteology. S. 10- 40.

JANIS, C. M. (2008): An Evolutionary History of Browsing and Grazing Ungulates. [In:] GORDON, I. J., PRINS, H. H. T. (eds): The Ecology of Browsing and Grazing. S. 21- 41.

JANIS, C. M., et al. (1998): Perissodactyla and Proboscidea. [In:] JANIS, C. M. (eds): Evolution of Tertiary Mammals of North America. Vol.1 Terrestrial Carnivores, Ungulates and Ungulatelike Mammal. Cambridge University Press. S. 511f.

JANIS, C.M. (1988): An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals and the correlation of these factors with dietary preferences. [In:] RUSSEL, D. E., SANTORIO, J. P., SIGNOGNEU- RUSSEL, D. (eds): Teeth revisited: proceedings of the VII International Symposium on Dental Morphology. Memoirs Muséum National de Histoire Naturelle Sér.C 53. S. 367–387.

KLIEN, A., ROETZL, R. (2009): Auf den Spuren der Urdonau im Raum Hollabrunn. S. 3-17.

KRÖLL, A., GNOJEK, I., et al., Geologische Bundesanstalt (eds)(1993): Karten über den Untergrund des Wiener Beckens und der angrenzenden Gebiete. S. 14f.

LIPKOW, E., KINKEL, H., NEUBERT, U., SIEMER, F. (2005): Entstehung und Entwicklung des Lebens. Modul 8. Begleittext für Lehrkräfte. S. 7.

MAC FADDEN, B.J. (1992): Fossil horses. Cambridge University Press.

NEHYBA, S., RÖTZL, R. (2004): The Hollabrunn- Mistelbach Formation (Upper Miocene, Pannonian) in the Alpin- Carpatian Foredeep and the Vienna Basin in Lower Austria- An example of a Coarse- grained Fluvial System- Jb. Geol. Bundesanst. 144/2, S. 191- 221, 21 figs., 4 tabs., Wien.

NOWAK, R. M. (1999): Walkers Mammals of the World. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

OSBORN, F. V. (2005): Habitat selection by bull elephants in central Zimbabwe. Pachyderm 39. S. 63- 66.

PIFFNER, O.A. (2010): Geologie der Alpen. 2. korr. Aufl. S. 12- 31.

RENSBERGER, J. M., FORSTEN, A., FORTELIUS, M. (1984): Functional evolution of the cheek tooth pattern and chewing direction in Tertiary horses. Paleobiology 10. S. 439–452.

RODE, K. D., CHIYO, P. I., CHAPMAN, C. A., MCDOWELL, L. R. (2006): Nutritional ecology of elephants in Kibale National Park, Uganda and its relationship with crop raiding behavior. *Journal of Tropical Ecology* 22. S. 441- 449.

RÖSSNER, G. E., HEISSIG, K. (eds) (1999): *The Miocene Land Mammals of Europe*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.

SALOMON, F. V., GEYER, H., GILLE, U. (2015): *Anatomie für die Tiermedizin*. 3. akt. u. erw. Aufl. S. 265- 272.

SCHWARZMANN, C. (2016): Diplomarbeit. Microwear - Analyse an ausgewählten fossilen Proboscidea aus dem Miozän von Österreich und Bosnien. S. 109.

SEARLE, K. R., SHIPLEY, L.A. (2008): The Comparative Feeding Behaviour of Large Browsing and Grazing Herbivores. [In:] GORDON, I. J., PRINS, H. H. T. (eds): *The Ecology of Browsing and Grazing*. S. 117- 131.

SEMPREBON, G. M., GODFREY, L. R., SOLOUNIAS, N., SUTHERLAND, M. R., JUNGERS, W. L. (2004): Can low-magnification stereomicroscopy reveal diet? *J. Hum. Evol.* 47. S. 115- 144.

SEMPREBON, G. M., RIVALS, F., FAHLKE J. M., SANDERS, W. J., LISTER, A.M., GÖHLICH, G. B. (2015): Dietary Reconstruction of pygmy mammoths from Santa Rosa Island of California. S. 1- 14.

SEMPREBON, G. M., SISE, P. J., COOMBS, M. C. (2001): Potential Bark and Fruit Browsing as Revealed by Stereomicrowear Analysis of the Peculiar Clawed Herbivores Known as Chalicotheres (Perissodactyla, Chalicotherioidea). *J Mammal Evol* (2001) 18. S. 33- 55.

SHOSHANI, J. (1996): Skeletal and other basic anatomical features of elephants. [In:] SHOSHANI, J, TASSY, P. (eds) (1996): *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and Their Relatives*. Oxford University Press. S. 9- 21.

SHOSHANI, J., TASSY, P. (eds) (1996): *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and Their Relatives*. Oxford University Press.

SHOSHANI, J., WEST, R. M., COURT, N., SAVAGE, R. J. G., HARRIS, J. M. (1996): The earliest proboscideans: general plan, taxonomy, and palaeoecology. [In:]

SHOSHANI, J., TASSY, P. (eds) (1996): The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and Their Relatives. Oxford University Press. S. 57- 76.

SOLOUNIAS, N., SEMPREBON, G. (2002): Advances in the Reconstruction of Ungulate Ecomorphology with Application to Early Fossil Equids. American Museum Novitates 3366. S. 49ff.

STEININGER, H., STEINER, E. (eds) (2012): Meeresstrand am Alpenrand. Molassemeer und Wiener Becken. S. 17- 19.

TANGLEY, L. (1997): In search of Africa's Forgotten Forest elephant. Science 275. S. 1417- 1419.

TASSY, P. (1996): Who is Who Among the Proboscidea? [In:] SHOSHANI, J., TASSY, P. (eds) (1996): The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and Their Relatives. Oxford University Press. S. 39- 49.

VAN DER MADE, J., MAZO, A. V. (2003): Proboscidean dispersals from Africa towards Western Europe. [In:] REUMER, J. W. F., DE VOS, J., MOL, D. (eds): Advances in Mammoth Research (Proceedings of the Second International Mammoth Conference, Rotterdam, May 16- 20 1999) - DEINSEA 9: 437- 452. Published 24.05.2003.

WESSELY, G. (2006): Geologie der österreichischen Bundesländer. Niederösterreich. S. 41- 100.

WHITE, L., TUTIN, C., FERNANDEZ, M. (1993): Group composition and diet of forest elephants, *Loxodonta africana cyclotis* Matschi 1900, in the Lope Reserve, Gabon. African Journal of Ecology 31. S. 181- 199.

WITTEMYER, G., GETZ, W. M., VOLLRATH, F., HAMILTON, I. D., (2007): Social dominance, seasonal movements, and spatial segregation in African elephants: a contribution to conservation behavior. Behavioural Ecology and Sociobiology 61. S. 1919- 1931.

ZAPFE, H. (1948): Die Säugetierfauna aus dem Unterpliozän von Gaiselberg bei Zistersdorf in Niederösterreich. [In:] Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt 93 (1948). S. 83-97.

ZIEGLER, B. (2008): Paläontologie. Vom Leben in der Vorzeit. S. 240- 290.

ZNIVA, M. (2001): Neogene Mastodonten (Proboscidea, Mammalia) des Weinviertels in Niederösterreich. Diplomarbeit. S. 50-85.

18.1 Internetquellen

Orte in Österreich: Gaiselberg. <http://www.orte-in-oesterreich.de/63758-ort-gaiselberg.html>, am 6.12.2016.

Weinviertel: Nexing Muschelberg. <http://www.weinviertel.at/a-nexinger-muschelberg>, am 6.12.2016.

Wikipedia a: Aspang. <https://de.wikipedia.org/wiki/Aspang-Markt>, am 5.03.2017.

Wikipedia b: Bugojno. <https://de.wikipedia.org/wiki/Bugojno>, am 6.12.2016.

Wikipedia h: Hollabrunn. <https://de.wikipedia.org/wiki/Hollabrunn>, am 6.12.2016.

Wikipedia m: Mistelbach.

[https://de.wikipedia.org/wiki/Mistelbach_\(Nieder%C3%B6sterreich\)](https://de.wikipedia.org/wiki/Mistelbach_(Nieder%C3%B6sterreich)), am 6.12.2016.

Wikipedia n: Nexing. https://de.wikipedia.org/wiki/Sulz_im_Weinviertel, am 6.12.2016.

Wikipedia p: Pyhra. <https://de.wikipedia.org/wiki/Pyhra>, am 6.12.2016.

Wikipedia s: Spitz. [https://de.wikipedia.org/wiki/Spitz_\(Nieder%C3%B6sterreich\)](https://de.wikipedia.org/wiki/Spitz_(Nieder%C3%B6sterreich)), am 6.12.2016.

Wikipedia st: Stratzing. <https://de.wikipedia.org/wiki/Stratzing>, am 6.12.2016.

Wikipedia v: Vranica. <https://de.wikipedia.org/wiki/Vranica>, am 6.12.2016.

Wikipedia w: Wolkersdorf. https://de.wikipedia.org/wiki/Wolkersdorf_im_Weinviertel, am 6.12.2016.

18.2 Abbildungsverzeichnis

Abb. 1: Rekonstruktion von <i>Deinotherium</i> (orig. HARZHAUSER, 2004; GÖHLICH, 2010; Fig. 3)	3
Abb. 2: Übersicht über die Erdzeitalter lt. International Comission on Stratigraphy (LIPKOW et al., 2005, Abb.2);	11
Abb. 3: Urkontinent Pangäa umgeben von Panthalssa Ozean und Tethys- Ozean (HARZHAUSER, 2004).....	14
Abb. 4: Im Paläogen vor ca. 40 Mio. Jahren ragten bereits große Teile der Alpen aus dem Meer; die Paratethys/ Molassemeer reichte von der Rhonemündung bis ins Alpenvorland; es bestanden noch breite Verbindungen zwischen Paratethys und Mittelmeer; (HARZHAUSER, RÖGL, 2012; Grafik: F.RÖGL/ K. REPP).....	20
Abb. 5: Vor ca. 25 Mio. Jahren, Ende Paläogen/ Oligozän; das westliche Molassemeer fällt vorübergehend trocken (HARZHAUSER, RÖGL, 2012; Grafik: F.RÖGL/ K. REPP).....	25
Abb. 6: Paratethys vor 20 Mio. Jahren, Miozän/ Eggenburgium; HARZHAUSER, RÖGL, STEININGER, 2012; Grafik: F.RÖGL/ K. REPP).....	25
Abb. 7: Paratethys vor ca. 16 Mio. Jahren; Miozän/ Übergang Karpatium- Badenium; Das Molassemeer zieht sich nach Osten zurück; (HARZHAUSER, RÖGL, 2012; Grafik F.RÖGL/ K. REPP)	26
Abb. 8: Pannonischer See in Mitteleuropa vor 10 Mio. Jahren; Miozän/ Übergang Sarmatium- Pannonium; Die Verbindung zwischen Molassemeer und Mittelmeer existiert nicht mehr; Das Alpenvorland und die Karpaten verlanden; der brackische Pannonsee entsteht; die Donau fließt nun über Krems und Hollabrunn und mündet bei Mistelbach in das vom Pannonsee erfüllte Wiener Becken; (HARZHAUSER, RÖGL, DAXNER- HÖCK, 2012; Grafik: F.RÖGL/ K. REPP).....	27
Abb. 9: Jahresdurchschnittstemperatur, Paleozän bis heute (STEININGER, 2012).	28
Abb. 10: Diese Systematik der Ordnung Proboscidea basiert auf der Analyse von Schmelzmuster und morphologischen Mustern; <i>Eritherium</i> , als ältester Vertreter,	

findet sich auf diesem Kladogramm noch nicht; (Phylogenetic relationships are based on Tassy (1996b) and Gheerbrant et al. (2005); (FERRETTI, 2007; Fig. 8).....	30
Abbildung 11: 1:2, Skala 5 cm; a) lophodonte Struktur von <i>Deinotherium giganteum</i> ; b) bunodonte Struktur von <i>Gomphotherium angustidens</i> ; zygodonte Struktur von <i>Zygodolophodon turicensis</i> ; (GÖHLICH,1999; Fig. 13.2)	31
Abb. 12: schematischer Zahnaufbau; 1 Schmelzkutikula, 2 Schmelz, 3 Dentin, 4 Zement, 5 Alveolarknochen, 6 Zahnhalteapparat, 7 Fibrae cemetoalveolares, 8 Zahnpulpa, 9 Wurzelkanal, 10 Zahnfleisch; (SALOMON, 2015; Abb. 3.18)	34
Abb. 13: unvollständiger Schädelknochen von <i>Deinotherium</i> (ENGESSER, 1996)..	42
Abb. 14: Unterkiefer und Oberkiefer von <i>Deinotherium</i> (ENGESSER, 1996).....	43
Abb. 15: Unterkiefer- Fragment mit unterem Stoßzahn von <i>Deinotherium</i> , beschrieben von KAUP (ENGESSER, 1996)	44
Abb. 16: Vergleich der Schmelzlamellen zwischen <i>L. africana</i> (links) und <i>E. maximus</i> (rechts) (SHOSHANI, 1996; Fig. 2.6)	47
Abb. 17: Grober Überblick der Fundorte in Europa der Inventarliste (Google Maps)49	
Abb. 18: Karte der Deinotherien Fundstellen der Inventarliste; Wien, Teile Niederösterreichs und Burgenland; bearbeitet mit Google Maps;	52
Abb. 19: Karte der Deinotherien Fundstellen der Inventarliste; Bugojno in Bosnien und Herzegowina; bearbeitet mit Google Maps;.....	53
Abb. 20: Allgemeine Fundstellen von Deinotherien Fragmenten aus dem Molassebecken und Wiener Becken (HUTTUNEN, 2000; Fig. 2.1).....	54
Abb. 21: Flussdelta der Donau, HMF im Weinviertel vor ca. 11 Mio. Jahren, (NEHYBA, RÖTZL, 2004; Fig. 21).....	59
Abb. 22: Darstellung des Wiener Beckens im alpin- karpatischen Überschiebungsraum (WESSELY, 2006; Fig. 367)	60
Abb. 23: Foto des Kieferbruchstückes Fundstück 1 der Inventarliste (Foto: AUER. F.)	70

Abb. 24: Definierte Strukturen der Dental Microwear Analyse; SEM photomicrographs at 500x; A) small und large pits B) large punctured pits C) fine scratches D) gouge und cross scratches E) coarse scratch und fine scratch F) Mischung aus unterschiedlichen scratches; (SOLOUNIAS, SEMPREGON, 2002; Fig. 3) 75

Abb. 25: Gegenüberstellung von total pits und total scratches von brauchbarem und unbrauchbarem Material aus Österreich und Bosnien. Ausgeschiedene Stücke sind schwarz gefärbt. Stücke die in der weiteren Analyse keine Berücksichtigung finden sind mit einem (-) gekennzeichnet. Die Werte der Scratches sind auf der x- Achse eingezeichnet und die Werte der pits auf der y- Achse. 80

Abb. 26: Gegenüberstellung von pits und scratches von allen ausgestorbenen zur Verfügung stehenden Deinotherien Arten mit unterschiedlichen Fundstellen und rezenten Vertretern. WB = Wiener Becken, VG = Vranica Gebirge, MS = Mistelbacher Schotter; 81

Abb. 27: Gegenüberstellung total pits und total scratches von *D. indet.* MS und *D. giganteum* WB; ähnlich Abb. 26; Verteilungsmuster genauer veranschaulicht; 82

Abbildung 28: Gegenüberstellung von total pits und total scratches von unterschiedlichen Arten und Taxa; Referenzgruppen sind Mastodonten (*Gomphotherium angustidens*, *Mastodon tapiroides*), Calicotheren (*Eomoropus amamorum*, *Litolophus gobiensis*) und rezente Arten (*L. africana*, *L. cyclotis*, *E. maximus*); 83

Abb. 29: Gegenüberstellung total pits und total scratches von *D. giganteum* und *D. bavaricum*; 84

Alle Grafiken von HARZHAUSER (2004), HARZHAUSER, RÖGL (2012), ENGESSER (1996) und STEININGER (2012) weisen leider keine genaue Bildbezeichnung auf. Die Angaben auf den Urheber wurden so detailliert als möglich vorgenommen.

18.3 Tabellenverzeichnis

Tab. 1: Inventarliste aller Deinotherien Zähne/ Fragmente (selbst angefertigt);	69
Tab. 2: Dental Microwear Merkmale in Zusammenhang mit Nahrungspräferenzen bei rezenten Huftieren (Ungulata), (SEMPREBON, et al., 2010; Table 2).....	74
Tab. 3: Tabelle der Durchschnittswerte aller Zählungen (selbst angefertigt).....	102
Tab. 4: Quantitative Werte der 1. Zählung aller Zahnproben.....	103
Tab. 5: Quantitative Werte der 2. Zählung aller Zahnproben.....	104

19 Appendix

19.1 Begriffserklärungen

Brachydonte Zähne = Zähne mit kurzer Krone und gut ausgebildeten Wurzeln (SALOMON, 2015)

Bunodontes Gebiss = Gebiss speziell auf die Mahlfunktion angepasst (SALOMON, 2015)

Heterodontes Gebiss = Zähne in verschiedenen Gebissregionen weisen eine unterschiedliche Gestalt auf (SALOMON, 2015)

Hypsodontes Gebiss = Zähne mit langer Krone und ohne deutlich erkennbaren Hals, wachsen über mehrere Jahre und werden nach Abnutzung nachgeschoben (SALOMON, 2015)

Lophodontes Gebiss = Schmelz bildet auf der Kaufläche Leisten (SALOMON, 2015)

Paratropischer Regenwald = besitzt zweistöckiges Kronendach, ähnlich dem tropischen Regenwald mit jahreszeitlichen Temperaturschwankungen (HAURZHAUSER, 2004)

Permanente Dentition = Dauergebiss (SALOMON, 2015)

19.2 Abkürzungsverzeichnis

Abb. = Abbildung

BM = Böhmisches Massiv

Caninus = dens caninus (Eckzahn)

D = dens deciduus(Milchzahn) des Oberkiefers

d =dens deciduus(Milchzahn) des Unterkiefers

D. = Deinotherium

d.h. = das heißt

dext. = dexter; rechts

E. = Elephas

FD = fruit dominated

HMF = Hollabrunn-Mistelbach-Formation

Icisivus = dens incisivus (Schneidezahn)

indet. = indeterminabel, unbestimmbar

L. = *Loxodonta*

LD = leaf dominated

M = dens molaris (großer Backenzahn) des Oberkiefers

m = dens molaris (großer Backenzahn) des Unterkiefers

m = Meter

Ma = Megaannus ($\triangleq$ 10⁶ Jahren = 1 Million Jahre)

max. = maximal

min. = minimal

Mio. = Million

mm = Millimeter

MN-Zones = Neogene-Mammal-Zones

MS = Mistelbacher Schotter/ Schotterkegel

OK = Oberkiefer

Pm = dens praemolaris (Vormahlzahn) des Oberkiefers

pm = dens praemolaris (Vormahlzahn) des Unterkiefers

sin. = sinister; links

UK = Unterkiefer

VG = Vranica Gebirge

vgl. = vergleiche

WB = Wiener Becken

z.B. = zum Beispiel

19.3 Tabelle aller Durchschnittswerte

Inventarnummer	Taxon	fine scratches		coarse scratches		hypercoarse scratches		cross scratches		small pits		large pits		punctured pits		total pits		gouges	
1	<i>Deinotherium bavaricum</i> WB	0.5	0.3	0.1	0	0.9	3.8	3.8	1.9	32.2	0								
2	<i>Deinotherium giganteum</i> WB	0	0	0	0	0	56.5	3	2	46	0								
3	<i>Deinotherium giganteum</i> WB	2	1	0	0	3	33	3	2	36	0								
2/4	<i>Deinotherium</i> indet WB	1	0	0	0	1	50	2	1	42	0								
5	<i>Deinotherium giganteum</i> WB	2	0	0	0.5	2	34.5	3.5	0.5	38	0								
6	<i>Deinotherium</i> indet WB	0	0.5	0.5	0	1	30	0	0	30	0.5								
7	<i>Deinotherium giganteum</i> WB	0	0	0	0	0	34.5	0	0	34.5	0								
8	<i>Deinotherium</i> indet WB	0	0	0	0	0	44	3.5	0.5	47.5	0								
9	<i>Deinotherium giganteum</i> WB	0	0	0	0	0	37.5	4	0.5	41.5	0								
2/10	<i>Deinotherium giganteum</i> WB	0	0	0.5	0	0.5	46.5	2	2	48.5	0								
1/12	<i>Deinotherium giganteum</i> WB	1	0	0	0	0	41	1.5	0	42.5	0								
13	<i>Deinotherium</i> indet WB	5	0	0.5	1.5	5.5	52.5	1.5	0	54	0								
14	<i>Deinotherium</i> indet MS	1	0	0.5	0	1.5	44	1.5	0	45.5	0								
15	<i>Deinotherium</i> indet MS	2	1.5	0	1	3.5	29.5	1	0.5	30.5	0								
17	<i>Deinotherium</i> indet MS	3.5	0.5	0	1	4	49	4	0.5	53	0								
18	<i>Deinotherium</i> indet MS	0.5	0	0	0	0.5	41	2	0	43	0								
19	<i>Deinotherium</i> indet VG	1.5	0.5	0	0.5	2	21	4	0	25	0.5								
2/20	<i>Deinotherium</i> indet MS	1	0	0	0	1	26.5	1	0.5	27.5	0								
21	<i>Deinotherium</i> indet MS	0.25	0	0	0	0.25	39	2.75	1	41.75	0								
22	<i>Deinotherium</i> indet MS	1	0.5	0	0	0.5	29	2.5	0	31	0								
24	<i>Deinotherium</i> indet MS	2	0	0	0	2	26	1	0	27	0.5								
27	<i>Deinotherium</i> indet MS	1	0	0	0.5	1	33.5	3.5	0	31.5	0								
28	<i>Deinotherium</i> indet MS	0.5	0	0	0	1	28.5	1	0	31	0.5								
29	<i>Deinotherium</i> indet MS	0.5	0	0	0	0	24	1	1	25	0								
30	<i>Deinotherium</i> indet MS	2	0.5	0	0	2.5	18	3.5	1	21.5	0.5								
31	<i>Laxodonta africana</i> (rezent)*					17.4				22.9									
32	<i>Laxodonta cyclotis</i> (rezent)*					12.9				29.8									
33	<i>Elephas maximus</i> (rezent)*					18.3				20.9									
34	<i>Gomphotherium angustidens**</i>					10.5				25.8									
35	<i>Mastodon tapiroides**</i>					6				31									
36	<i>Eomoropus amarus***</i>					19.5				21.5									
37	<i>Litolophus gobiensis***</i>					17.28				27.44									

* Daten entnommen von SEMPREBON et al. (2015)

** Daten entnommen von SCHWARZMANN (2016)

*** Daten entnommen von SEMPREBON, SISE, COOIMBS (2010)

Tab. 3: Tabelle der Durchschnittswerte aller Zählungen (selbst angefertigt)

19.4 Zählung 1

[illegible]

Tab. 4: Quantitative Werte der 1. Zählung aller Zahnproben

19.5 Zählung 2

[illegible]

Tab. 5: Quantitative Werte der 2. Zählung aller Zahnproben