

Der Reptil-Säuger-Übergang — Probleme am Beispiel eines Kiefergelenkknochens

Einleitung. Nach evolutionstheoretischen Vorstellungen werden die Säugetiere von den Reptilien abgeleitet. Unter den Reptilien gelten die sogenannten „säugerähnlichen Reptilien“ als Ahnen der Säugetiere. Da diese sich schon fast an der Wurzel des Reptilien-Stammbaumes von den übrigen Reptilien abgezweigt haben sollen, werden die heute lebenden Reptilien von Evolutionstheoretikern als relativ ferne Verwandte der Säugetiere eingestuft. Die unmittelbaren Ahnen der Säugetiere sucht man unter der fortschrittlichsten Gruppe der säugerähnlichen Reptilien, den Cynodonten.

Eine Schlüsselstellung bei der vermuteten Säugetierevolution nimmt die Entstehung des Säugetiermittelohres ein. Auf der Basis embryologisch-phylogenetischer Vorstellungen (Reichert-Gaupp'sche Theorie) leiten sich Teile des Säugetiermittelohres vom reptilischen Kiefergelenk ab. Dabei werden die Säugetiermittelohrknochen Incus (Amboß) und Malleus (Hammer) mit den reptilischen Kiefergelenkknochen am Schädel, dem Quadratum („Viereckknochen“) und am Unterkiefer, dem Artikulare, homologisiert. Nach dieser Theorie wird der obere reptilische Kiefergelenkknochen in den mittleren und der untere reptilische Kiefergelenkknochen in den äußeren Knochen der Gehörknöchelkette der Säugetiere transformiert (kritische Diskussion siehe ULLRICH 1994). Das Quadratum ist deshalb neben dem Artikulare (und dem hier nicht thematisierten Angulare) ein phylogenetisch-paläontologisch besonders interessanter Knochen.

LUO & CROMPTON (1994) haben in einer detaillierten Untersuchung das Quadratum von fossilen Formen, denen eine große Bedeutung im Reptil-Säuger-Übergangsfeld zugemessen wird, untersucht und allgemeine evolutionäre Tendenzen erkannt. Kann mit diesem eminent wichtigen kleinen Knochen aber eine schlüssige phylogenetische Abfolge konstruiert werden?

Zum Untersuchungsmaterial von LUO & CROMPTON (1994) gehörten u.a. der mäßig primitive Cynodont *Thrinaxodon*, Vertreter der drei fortschrittlichen Cynodontenfamilien Probainognathidae, Tritylodontidae und Triheledontidae sowie das bekannteste frühe Säugetier *Morganucodon* aus der Familie der Morganucodontidae. *Sinoconodon* wird als noch primitiveres Säugetier (Schwestertaxon der Säugetiere) und damit noch cynodontenähnlicher als *Morganucodon* eingeschätzt

(CROMPTON & LUO 1993, ROWE 1993). Von diesem Tier ist aber kein Quadratum bekannt.

Morganucodon wird als Säugetier eingestuft, weil es neben dem reptilischen Quadrato-Articulargelenk ein zweites Kiefergelenk zwischen Squamosum (Schädel) und Dentale (Unterkiefer), wie es bei den heutigen Säugetieren existiert, besitzt. Allerdings verfügt *Morganucodon* wie die Reptilien nur über einen einzigen Mittelohrknochen, den Stapes (Steigbügel). Die Mittelohrmorphologie von *Morganucodon* war deshalb unbestritten cynodontenähnlich. Somit ist dort der eigentliche evolutionäre Schritt vom Quadratum der Reptilien zum Incus der Säugetiere noch nicht erfolgt.

Der evolutionstheoretisch postulierte Übergang von einem zu drei Gehörknöchelchen ist fossil nicht dokumentiert. Der Beginn der Säugetiermittelohrevolution wird aber bereits lange vor dem Auftreten der drei Mittelohrknochen in der Linie der fortschrittlichen säugerähnlichen Reptilien mit einer Verkleinerung und Mobilitätssteigerung der postdentalen Knochen und des Quadratum sowie einer Vergrößerung des Dentale angenommen (ALLIN & HOPSON 1992). Einige Paläontologen vermuten, daß die reptilischen Kiefergelenkknochen der säugerähnlichen Reptilien nicht nur eine lasttragende Funktion ausübten, sondern auch als Teil einer Gehörknöchelkette akustische Vibrationen über den Stapes zum Innenohr weiterleiteten. Es ist deshalb lohnenswert, die Plausibilität der vermuteten Säugetiermittelohrevolution noch vor Erreichen der vollen Säugermorphologie anhand des Quadratum einzuschätzen.

Im folgenden werden zunächst die Quadratummorphologie allgemein und die von LUO & CROMPTON (1994) festgestellten groben Tendenzen bei der vermuteten Transformationsreihe dargestellt. Danach werden die Merkmale des Quadratum der entsprechenden Formen jeweils miteinander verglichen. Es wird gefragt, ob die Merkmalsänderungen zu einer kontinuierlichen Zunahme der Ähnlichkeit mit *Morganucodon* führen und somit eine plausible evolutionäre Abfolge darstellen. Außer Betracht gelassen werden soll das Problem, ob die Unterschiede in der Quadratummorphologie zwischen den einzelnen Familien überhaupt durch bekannte Evolutionsmechanismen erklärt werden können.

Quadratummorphologie und allgemeine evolutionäre Tendenzen.

Das Quadratum besteht in seiner Grundstruktur aus einer Rolle (Trochlea) und einer (dorsalen) Platte. Die Trochlea verfügt innen (medial) und außen (lateral) über aufgetriebene Gelenkfortsätze (Condylen). Außerdem ist am Quadratum eine Vertiefung oder ein Fortsatz für den Knochenkontakt mit dem Steigbügel vorhanden. Die Platte des Quadratum besitzt eine grob dreieckige Form mit der Trochlea als Basis sowie einen inneren und äußeren Rand. Beide Ränder laufen zur Spitze des Plattendreiecks (manchmal auch rund geformt) zusammen (Abb. 1).

LUO & CROMPTON (1994) stellen auf der Basis ihrer Merkmalsanalyse folgende Evolutionsfolge auf: *Trinaxodon* – *Probainognathus* – *Oligokyphus* (Tritylodont) – *Pachygenelus* (Tritheledont) – *Morganucodon* (siehe Abb. 1). Innerhalb dieser Reihe zeigen sich folgende allgemeine Merkmalsänderungen:

- (1) zunehmende Rotation der dorsalen Platte gegenüber der Trochlea
- (2) zunehmende Konkavität der Kontaktfläche der dorsalen Platte
- (3) Entwicklung eines eingeschnürten Halses zwischen der dorsalen Platte und der Trochlea
- (4) Vereinfachung des Kontaktes zwischen Quadratum und Schädel mit der Folge einer besseren Mobilität des Quadratum
- (5) Bildung eines Steigbügelfortsatzes.

Evolutionäre Probleme und Schlußfolgerung.

In der von LUO & CROMPTON aufgestellten Evolutionsfolge von *Thrinaxodon* zu *Morganucodon* zeigt sich mindestens in den Merkmalen 1 und 4 keine kontinuierliche Annäherung an die Verhältnisse von *Morganucodon*.

(1) Folgender Grad der Rotation der Platte gegenüber der Trochlea ist bei den einzelnen Formen vorhanden (Abb. 2):

Thrinaxodon (10 Grad) – *Probainognathus* (45 Grad) – Tritylodontidae (0 Grad) – *Pachygenelus* (120 Grad) – *Morganucodon* (90 Grad). Nach der von LUO & CROMPTON (1994) aufgestellten Regel besitzen die Tritylodonten zwar einen geringeren Rotationswinkel als *Pachygenelus*, der Winkel beider Cynodonten müßte aber zwischen 45 und 90 Grad liegen.

(2) Der Kontakt zwischen dem Quadratum und dem Schädel zeigt in der Grundtendenz eine Vereinfachung in der Befestigung am Schädel. Das Quadratum ist dadurch mobiler. Es ist aber keine kontinuierliche Annäherung an die *Morganucodon*-Verhältnisse nachweisbar (Tab. 1). So besitzt einzig *Probainognathus* einen Kontakt des Quadratum mit dem Epipterygoid. Bei den Tritheledonten (*Pachygenelus*), die von vielen Paläanthropologen als säugerähnlichste Cynodontenfamilie eingestuft werden, wird das Quadratum vollständig vom Squamosum (Schuppenschläfenbein), bei *Morganucodon* dage-

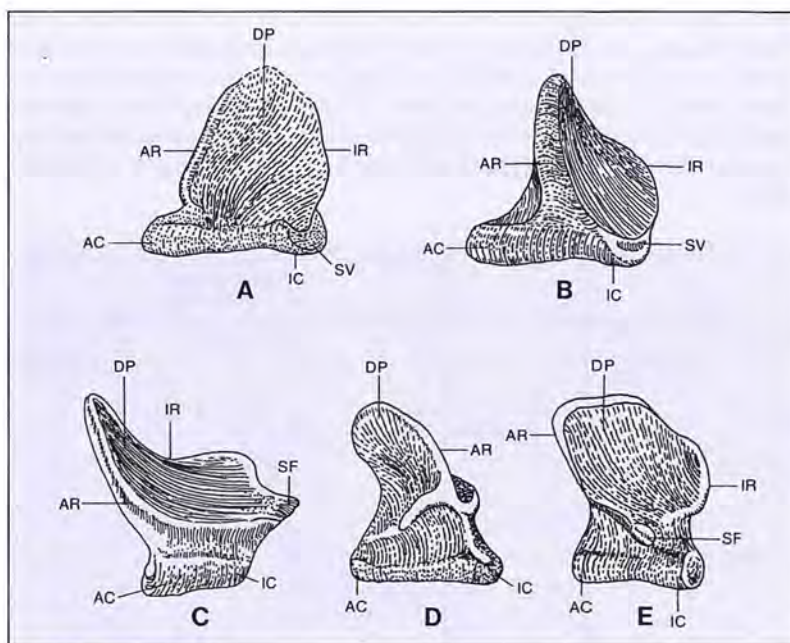


Abb. 1: Linkes Quadratum von (A) *Trinaxodon*, (B) *Probainognathus*, (C) *Oligokyphus* (Tritylodont), (D) *Pachygenelus* (Tritheledont) und (E) *Morganucodon* in der Ansicht von posterior (nach LUO & CROMPTON 1994).

Abkürzungen: AC, Außencondylus der Trochlea; AR, Außenrand; DP, dorsale Platte; IC, Innencondylus der Trochlea; IR, Innenrand; SF, Steigbügelfortsatz; SV, Steigbügelvertiefung

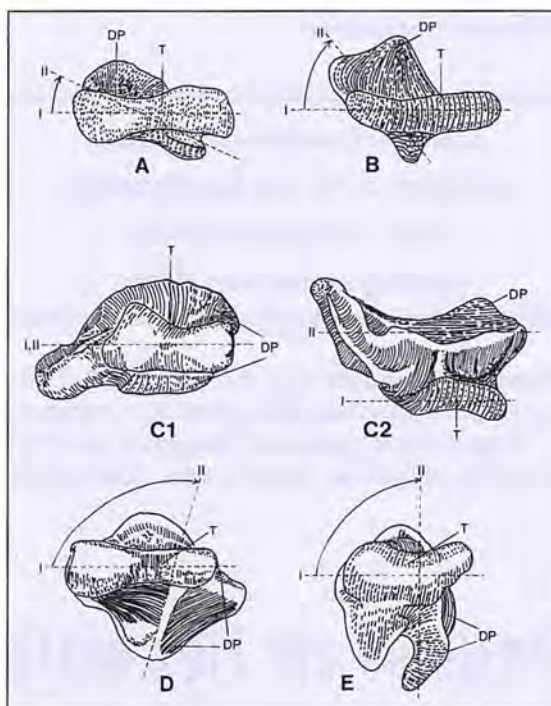


Abb. 2: Linkes Quadratum von (A) *Thrinaxodon*, (B) *Probainognathus*, (C) *Kayentatherium* (Tritylodont), (D) *Pachygenelus* (Tritheledont) und (E) *Morganucodon* in der Ansicht von ventral oder antero-ventral (nach LUO & CROMPTON 1994). Weil die dorsale Platte nahezu horizontal und parallel zur Achse der Trochlea bei den Tritylodonten liegt, ist eine zusätzliche Ansicht des Quadratum von (C2) *Kayentatherium* von anterior hinzugefügt. Abkürzungen: I, Trochleaachse; II, Hauptebeine der dorsalen Platte; DP, dorsale Platte; T, Trochlea

Tab.1: Kontakt des Quadratum (oberer Kiefergelenkknochen) mit verschiedenen Schädelknochen. Alle aufgeführten fossilen Formen haben zusätzlich einen Kontakt mit dem Stapes. Thrinaxodon, Probainognathus und die Tritylodonten besitzen auch einen Kontakt zum Quadratojugale. Dieser Knochen wurde bei keinem Fund von Pachygenelus und Morganucodon gefunden. Die Art der Kochenkontakte des Quadratum sind nur grob beschrieben. Detaillierte Beschreibung siehe LUO & CROMPTON (1994).

	Pterygoid	Epipterygoid	Squamosum	Processus paroccipitalis des Petrosum	Prooticum
<i>Thrinaxodon</i>	Kontakt mit Ramus quadratus		Kontakt	Teilkontakt	Kontakt mit lateralem Vorsprung
<i>Probainognathus</i>		Kontakt mit Ramus quadratus	Kontakt		
Tritylodontidae			geringer Kontakt	ausgeprägter Kontakt mit massivem bulbösem Processus paroccipitalis	
<i>Pachygenelus</i>			ausgeprägter Kontakt mit vollständiger Abstützung in tiefer Einkerbung		
<i>Morganucodon</i>				ausgeprägter Kontakt mit vollständiger Abstützung durch Verzahnung	

gen vollständig vom Processus paroccipitalis des Petrosum (Felsenbein) abgestützt. Allerdings haben KERMACK et al. (1981) bei *Morganucodon (watsoni)* auch einen Kontakt des Quadratum mit dem Squamosum beschrieben.

Die Merkmalsänderungen erlauben nicht die Konstruktion einer kontinuierlichen phylogenetischen Reihe

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß in der Linie von *Thrinaxodon* (mäßig primitiver Cynodont) zu *Morganucodon* (primitives Säugetier) das Quadratum in der groben Tendenz eine zunehmende

morphologische Ähnlichkeit mit *Morganucodon* aufweist. Die Merkmalsänderungen erlauben aber nicht die Konstruktion einer kontinuierlichen phylogenetischen Reihe. Die Morphologie des Quadratum von Formen im vermuteten Reptil-Säugetier-Übergang zeigt beispielhaft, daß einigermaßen widerspruchsfreie Stammbaumdarstellungen nur bei sehr vergrößerter und generalisierter Betrachtung möglich sind, nicht jedoch bei einer „Feinauflösung“. Werden zum Quadratum weitere Knochen und damit wesentlich mehr Merkmale in die Betrachtung einbezogen, dann verschärft sich dieses Problem aus evolutionstheoretischer Sicht erheblich (BRANDT 1997).

Michael Brandt

Literatur

- ALLIN EF & HOPSON JA (1992) Evolution of the auditory system in synapsida („mammal-like reptiles“ and primitive mammals) as seen in the fossil record. In: WEBSTER DB, FAY RR & POPPER AN (eds) The evolutionary biology of hearing. Springer, New York, pp 587-614.
- BRANDT M (1997) Säugerähnliche Reptilien. In: JUNKER R & SCHERER S (Hg) Entstehung und Geschichte der Lebewesen. Gießen, 1997 (4., neubearbeitete Auflage, in Vorbereitung).
- CROMPTON AW & LUO Z (1993) Relationships of the Liassic mammals *Sinoconodon*, *Morganucodon oehleri*, and *Dinnetherium*. In: SZALAY FS, NOVACEK MJ & MCKENNA MC (eds) Mammal phylogeny. Springer, New York, pp 30-44.
- KERMACK KA, MUSSETT F & RIGNEY HW (1981) The skull of *Morganucodon*. Zool. J. Linn. Soc. 71, 1-158.
- LUO Z & CROMPTON AW (1994) Transformation of the quadrate (incus) through the transition from non-mammalian cynodonts to mammals. J. Vert. Paleo. 14, 341-374.
- ROWE T (1993) Phylogenetic systematics and the early history of mammals. In: SZALAY FS, NOVACEK MJ & MCKENNA MC (eds) Mammal phylogeny. Springer, New York, pp 129-145.
- ULLRICH H (1994) Embryologie und Homologie: Die Reichert-Gaupsche Theorie. Stud. Int. J. 1, 15-24.

Hinweise zur Flexibilität von Grundtypen

Weshalb sind manche Organismengruppen über lange Zeiträume hinweg stabil, während sich andere schnell verändern? Anhand einiger Beispiele aus der Botanik postuliert EHRENDORFER (1988) einen Zusammenhang mit den Umweltbedingungen, denen die Organismen ausgesetzt sind. Je einheitlicher ein Habitat (Lebensraum) gestaltet ist, desto geringer fällt die Artenzahl eines Formenkreises aus. In die Terminologie der Grundtypenbiologie

(SCHERER 1993) übersetzt: Die Diversifikation innerhalb von Grundtypen gestaltet sich umso ergiebiger, je vielgestaltiger der Lebensraum ausgebildet ist. Dieser Zusammenhang drängt sich jedenfalls auf, wenn man Beispiele wie das folgende betrachtet.

Vier verwandte Gruppen aus der Gattung *Galium* (Labkraut, Familie Rubiaceae) mit vergleichbarem Ausmaß an morphologischer und