

Widersprüchliche Zahnevolution

Ausgestorbene Reptilien und Säugetiere widersetzen sich Stammbaumrekonstruktionen

Wenn man an die Tiere der letzten „Eiszeit“ denkt, fallen einem sicherlich schnell die Säbelzahnkatzen mit ihren langen Säbelzähnen sowie die Mammuts mit ihren gewaltigen Stoßzähnen ein. Doch ausgerechnet solche markanten Zahnmerkmale bei diesen und anderen Tiergruppen erfordern im evolutionären Rahmen die Annahme einer erstaunlichen Vielzahl von Parallelentwicklungen bei Stammbaumrekonstruktionen.

Benjamin Scholl

Mit einem Stern* versehene Begriffe werden im Glossar erklärt.

Introbild Viele Zahnmerkmale bei ausgestorbenen Reptilien und Säugetieren (wie Säbelzähne bei der Säbelzahnkatze *Smilodon* und anderen Raubtieren oder Stoßzähne beim Mammut und anderen Synapsiden) sind aus Evolutionsperspektive als konvergente Entwicklungen anzusehen und widersetzen sich einer widerspruchsfreien Stammbaumrekonstruktion. (Collage: B. SCHOLL)

Die ausgestorbenen „Zwei-Hundezähner“

Die Dicynodontia* („Zwei-Hundezähner“) waren eine Gruppe pflanzenfressender Synapsiden* und gelten aus evolutionärer Perspektive als Verwandte der Vorfahren der heutigen Säugetiere. Die Dicynodontia lebten weltweit verbreitet vom mittleren Perm bis zur späten Trias (ca. 270 bis 201 Millionen radiometrische Jahre: MrJ).

Ihre Besonderheiten waren bei den meisten Arten ein zahnloses Maul mit einem Hornschnabel und zwei von oben herabwachsende lange Stoß- oder Eckzähne, die ihnen den Namen „Zwei-Hundezähner“ eingebracht haben. Je nach Lebensbedingungen waren sie kleine Höhlenbewohner wie *Diictodon* (im mittleren Perm, ca. 270 bis 260 MrJ) oder sogar wahre Giganten wie *Lisowicia* mit bis zu 4,50 Metern Länge und 9 Tonnen Gewicht (in der Trias, ca. 252 bis 201 MrJ).



Abb. 1 Oben: Der kleine höhlenbewohnende *Diictodon* aus dem Perm als Rekonstruktion aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde Karlsruhe. Die Eckzähne sind besonders gut erkennbar. Unten: Der 4,5 Meter lange *Lisowicia* aus der Trias in Polen in einer Rekonstruktion. (Wikimedia: Viliam Simko, CC BY-SA 4.0; Nobu Tamura, CC BY-SA 4.0)

Definition von Stoßzähnen

Die Wirbeltier-Paläontologin Megan WHITNEY und ihre Kollegen (2021) stellten sich die Frage, ob die Zähne dieser vielgestaltigen Dicynodontia tatsächlich echte Stoßzähne im eigentlichen Sinn sind. Echte Stoßzähne sind sonst eigentlich nur bei heutigen Säugetieren wie Elefanten, Schliefern, Narwalen, Walrossen, Flusspferden und Schweinen vorhanden. Allerdings unterscheiden sich bei Säugetieren die jeweilige Zahngruppe (Eckzähne bzw. Schneidezähne), die Stoßzähne ausbildet, sowie deren Funktion.

Die riesigen Stoßzähne der Elefanten und Mammuts sind verlängerte Schneidezähne und können bei heutigen Elefanten ca. 3,50 m lang und über 100 kg schwer werden. Die mutmaßlich mit Elefanten verwandten Klippschliefer (vgl. FOLEY et al. 2016) haben ebenfalls Stoßzähne, weil bei ihnen die oberen Schneidezähne permanent wachsen (WHITNEY et al. 2021). Der Narwal hingegen besitzt einen einzigen verlängerten Eckzahn (meist der linke), der über 2,50 m lang werden kann. Die Funktion dieses gewaltigen Zahns wird noch diskutiert; er könnte aber der Sensorik dienen (BINDER 2006). Beim Walross sind es zwei verlängerte Eckzähne mit bis zu 1 m Länge, die zum Imponieren, Kämpfen, Eisaufhacken und sogar Vorwärtsziehen auf dem Eis benutzt werden. Das Flusspferd wiederum hat Eck- und Schneidezähne, die lebenslang wachsen, wobei die unteren Schneidezähne als Stoßzähne am massivsten gebaut sind und bis zu 70 cm lang werden können. Bei Warzenschweinen sind die oberen Eckzähne mit 30 cm Länge die größten Zähne, während die unteren Eckzähne kleiner, aber schärfer sind. Bei Wild- und Hausschweinen ist es bezüglich des Größenverhältnisses genau umgekehrt wie beim Warzenschwein.

Kompakt

Zahnmerkmale werden in der evolutionären Stammbaumrekonstruktion oft als Einordnungskriterium für Fossilien von Säugetieren verwendet. Nach einer neuen Studie von WILLIAMS et al. (2021) sollen sich echte Stoßzähne überraschenderweise nicht nur innerhalb der modernen Säugetiere (wie z. B. bei Elefanten), sondern auch innerhalb der ausgestorbenen Dicynodontia* („Zwei-Hunde-Zähler“) mehrfach unabhängig (konvergent*) entwickelt haben. Die namensgebenden und typischen „Stoßzähne“ der Dicynodontia sind demnach keine einheitlichen echten Stoßzähne, sondern ganz verschiedene Zahnformen, die eine vielfache parallele Entstehung erfordern. Doch auch viele andere Zahnmerkmale innerhalb der Säugetiere sowie der mutmaßlichen Vorfahren des Menschen machen in einem evolutionären Kontext eine Annahme vielfacher Konvergenzen notwendig. Diese Tatsache bringt für die Anwendbarkeit eines der Hauptargumente von DARWIN, dass man aus Ähnlichkeit auf gemeinsame evolutionäre Abstammung schließen könne, massive Schwierigkeiten mit sich.

Allerdings ist der Begriff „Stoßzahn“ bisher in der Fachliteratur nicht so klar definiert und so legte das Forscherteam um WHITNEY (2021) für Stoßzähne folgende Kriterien fest: 1. aus dem Maul herausragend; 2. lebenslang wachsend; 3. nicht fest im Kieferknochen, sondern mit Bändern (ligamentär) verankert (= Gomphosis*); und 4. nicht komplett mit hartem Zahnschmelz, sondern primär mit Dentin überzogen, welches erneuerbar ist. Unter Beachtung dieser Kriterien wurden Dünnschnitte von neunzehn verschiedenen Zähnen von zehn Dicynodontia-Arten untersucht.

Konvergente Evolution von echten Stoßzähnen bei Dicynodontia

Das Ergebnis ihrer Untersuchung überraschte WHITNEY und Kollegen (2021), da nicht alle Dicynodontia-Arten Stoßzähne im eigentlichen Sinne besaßen. Die mit Mikroskop untersuchten Feinstrukturen der Zähne unterschieden sich zwischen den Untergruppen.



Abb. 2 Stoßzähne beim (im Uhrzeigersinn) Afrikanischen Elefanten, Klippschliefer, Narwal, Pazifischen Walross, Flusspferd, Warzenschwein und Wildschwein. (v. l.: Wikimedia: Schuyler Shepherd, CC BY 2.5; Bernard Dupont, CC BY-SA 2.0; Pierre Mistrot, CC BY 3.0; BS Thurner Hof, CC BY-SA 3.0; Mikael Tham, CC BY 3.0)

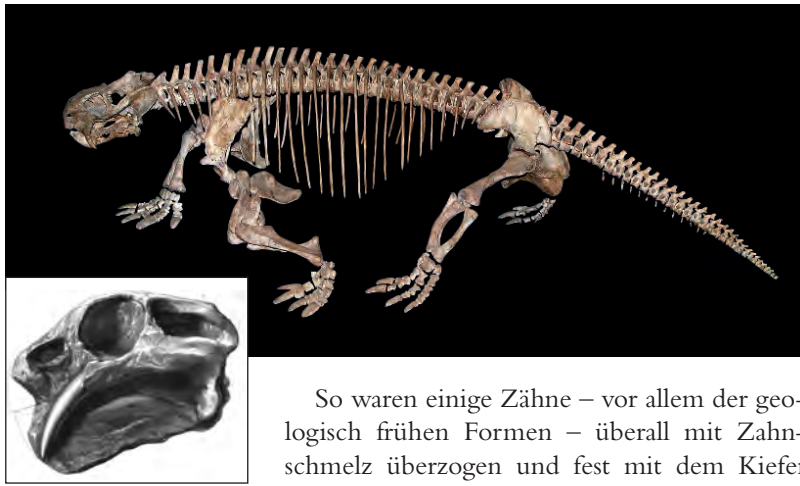


Abb. 3 Der Schädel von *Dicynodon lacerticeps* mit den gewaltigen oberen Eckzähnen als Skizze. Oben: Skelett von *Tetragnathus* mit seinen Stoßzähnen am Oberkiefer aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde Karlsruhe. (Wikimedia: H. Zell, CC BY-SA 3.0)

So waren einige Zähne – vor allem der geologisch frühen Formen – überall mit Zahnschmelz überzogen und fest mit dem Kiefer verbunden. Diese großen Zähne wiesen ein von Stoßzähnen abweichendes Wachstumsmuster auf und waren daher keine echten Stoßzähne, sondern werden von den Autoren als „caniniform“ bezeichnet.

Andere, geologisch jüngere Formen dagegen hatten nicht überall Zahnschmelz und besaßen mit Bändern befestigte Zähne. Diese Dicynodontia besaßen nach WHITNEY et al. (2021) daher echte Stoßzähne – und zwar die ältesten, die fossil bekannt sind. Ein solches Ergebnis hatten die Forscher nicht vorhergesehen, da sie davon ausgegangen waren, dass die Stoßzähne ab einem bestimmten Punkt evolutionär entstanden seien und sich anschließend in den Dicynodontia durchgesetzt hätten. Dies scheint aber über-

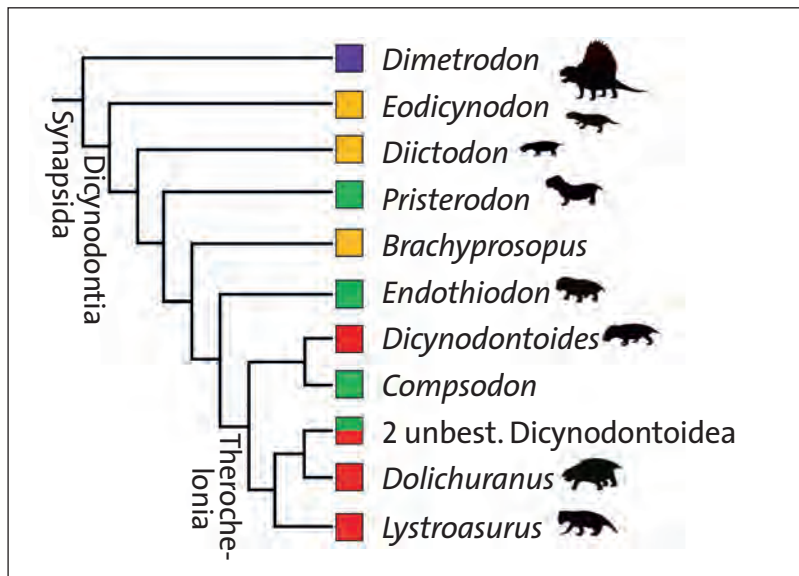


Abb. 4 Eine vermutete evolutionäre Systematik der Dicynodontia mit vier eingeteilten unterschiedlichen Entwicklungspfaden der Zähne:

1) **lila**: ist der plesiomorphe* (ursprüngliche) synapside Zahnzustand mit häufigem Austausch („frequent replacement“), ankylosiertem* Ansatz und einer vollständigen Schmelzbedeckung. 2) **orange**: ähnelt Entwicklungspfad 1) mit der Ausnahme, dass der Zahnwechsel deutlich weniger häufig ist. 3) **grün**: ein schmelzbedeckter Eckzahn, bei dem die ankylosierte Befestigung durch eine permanente Gomphosis (Bänderaufhängung) ersetzt wird, aber die Häufigkeit des Austauschs ist reduziert. 4) **rot**: der echte Stoßzahn, bei dem kein Zahnschmelz vorhanden ist, der Zahn in einer permanenten Gomphosis aufgehängt ist und kontinuierlich Dentin abgelagert wird. „In einem phylogenetischen* Kontext zeigen diese Entwicklungswege die mehrfache, unabhängige Erlangung einer permanenten Gomphosis und eines ständig wachsenden Stoßzahns“ (WHITNEY et al. 2021). (Eigene Darstellung nach: WHITNEY et al. 2021, Fig. 3; Silhouetten: Wikimedia: Max Bellonio, CC BY-SA 4.0; Dmitri Bogdanow, CC BY-SA 3.0; Slate Weasel CC0; Nobu Tamura, CC BY 2.5 bzw. CC BY 3.0, Дибл, CC BY-SA 3.0)

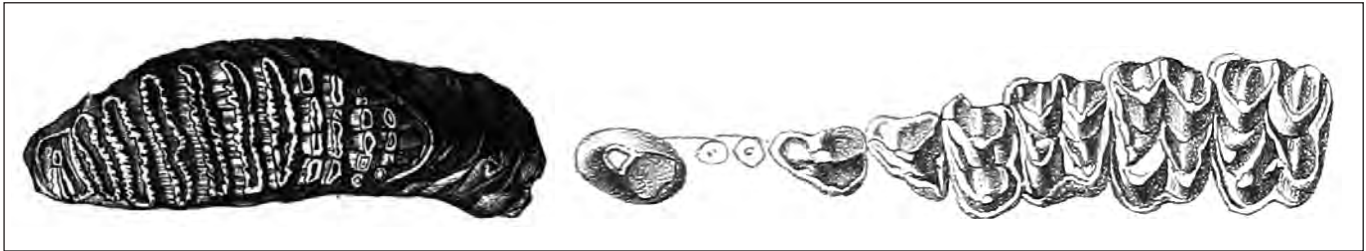
„Deshalb fand ich es ziemlich schockierend, als wir Indizien für eine konvergente Entwicklung fanden.“

haupt nicht der Fall gewesen zu sein: „Der Übergang vom Eckzahn zum Stoßzahn folgte innerhalb der Dicynodontia nicht den Verwandtschaftslinien. [...] Demnach haben sich echte Stoßzähne mehrfach parallel bei verschiedenen Linien der Dicynodontia entwickelt“ (PODBREGAR 2021). Eine dauerhafte Gomphosis (Bänderaufhängung) ist mindestens bei *Pristerodon* und am Knotenpunkt zwischen den Gruppen der Endothiodontia und der Therochonia unabhängig entstanden, wobei WHITNEY et al. (2021) wegen der geringen Stichprobe noch weitere Entstehungspunkte vermuten. Die echten Stoßzähne hingegen sind mindestens viermal unabhängig entstanden, nämlich bei *Dicynodontoides*, einigen unbenannten Dicynodontoidae sowie bei *Dolichuranus* und *Lystrosaurus*.

Studienautorin Megan WITHNEY kommentierte die unerwarteten Ergebnisse folgendermaßen: „Ich hatte erwartet, dass es einen Punkt in dieser Familie gab, ab dem alle Dicynodontia begannen, Stoßzähne auszubilden [...]. Deshalb fand ich es ziemlich schockierend, als wir Indizien für eine konvergente* Entwicklung fanden“ (bei PODBREGAR 2021). Dies scheint aber kein Einzelfall in der vermuteten Evolutionsgeschichte der Stoßzähne gewesen zu sein: „Schließlich ist für mehrere Arten abgeleiteter Rüsseltiere¹ ein unabhängiger Verlust von Zahnschmelz dokumentiert, der zu den nur aus Dentin bestehenden Stoßzähnen der modernen *Elephas* [inkl. Asiatischem Elefant] und *Loxodonta* [inkl. Afrikanischem Elefant] führte“ (WHITNEY et al. 2021). Schlussendlich konstatieren die Autoren: „In jedem Fall haben Dicynodontia und Rüsseltiere unabhängig voneinander mehrfach Stoßzähne entwickelt, und zwar bei abgeleiteten Mitgliedern ihrer jeweiligen Kladen“.

Konvergente Zahnmerkmale bei fossilen Säugetieren in Hülle und Fülle

Auch WERDELIN und SANDERS (2010, 223) weisen darauf hin, dass es „eine Herausforderung“ darstellt, zu erkennen, „ob ein Merkmal der Zahnform die Funktion oder die Phylogenie widerspiegelt“. Dies gilt insbesondere, wenn die Verwandtschaftsbeziehungen nicht ganz klar sind und auch noch hauptsächlich auf Zahnmerkmalen beruhen. Untersucht man die ähnlichen Zahnmerkmale und die Abstammungsverhältnisse genauer, dann zeigt sich oft, dass es sich um eine Homoplasie (also Konvergenz) handeln muss, „bei der zwei Taxa unabhängig



voneinander eine gleiche oder gleichartige Zahnmorphologie entwickelten“ (ebd.). Die Zahnmerkmale spiegeln also oft kurzfristige ökologische Anpassungen der speziellen Art an die jeweilige Nahrung wider und erlauben aufgrund der Vielgestaltigkeit dann keine Stammbaumrekonstruktionen. Im Gegensatz zu Konvergenzen auf höherer Komplexitätsebene ist aber zu erwähnen, dass nach WERDELIN & SANDERS (2010, 223) bereits kleine genetische Änderungen die Zahnstruktur deutlich verändern können.²

Solche Konvergenzen bei Zahnmerkmalen beschränken sich also nicht nur auf die bisher

diskutierten Stoßzähne, sondern treten vielfältig bei heute lebenden und ausgestorbenen Säugetieren bei ganz verschiedenen Zahnformen auf.

Zum Beispiel haben sich ständig wachsende und selbstschärfende Schneidezähne nach WERDELIN & SANDERS (2010, 225) „unabhängig voneinander in so unterschiedlichen Taxa“ wie Beuteltieren (Abb. 6b), ausgestorbenen Südamerikanischen Huftieren (Abb. 6e) und Amblypoden (Abb. 6f) entwickelt. Auch die Schliefer (Abb. 6i), die bis auf die Busch-, Baum- und Klippschliefer ausgestorben sind, sowie einige Primaten haben dieses Merkmal. THENIUS (1969, 2) führt weiterhin als Gruppen mit echten konvergenten Nagezähnen heutige Nagetiere und ausgestorbene Hasenartige sowie die ausgestorbene Säugetiergruppe der Tillodontia

Abb. 5 Links: Lophodonte Backenzahn eines Asiatischen Elefanten mit zwei kammartigen Schmelzleisten. Rechts: Selenodonte Zähne mit halbmondförmigem Schmelz von einem Paarhufer aus dem Eozän. Beide Merkmale treten häufig konvergent bei Säugetiergruppen auf.

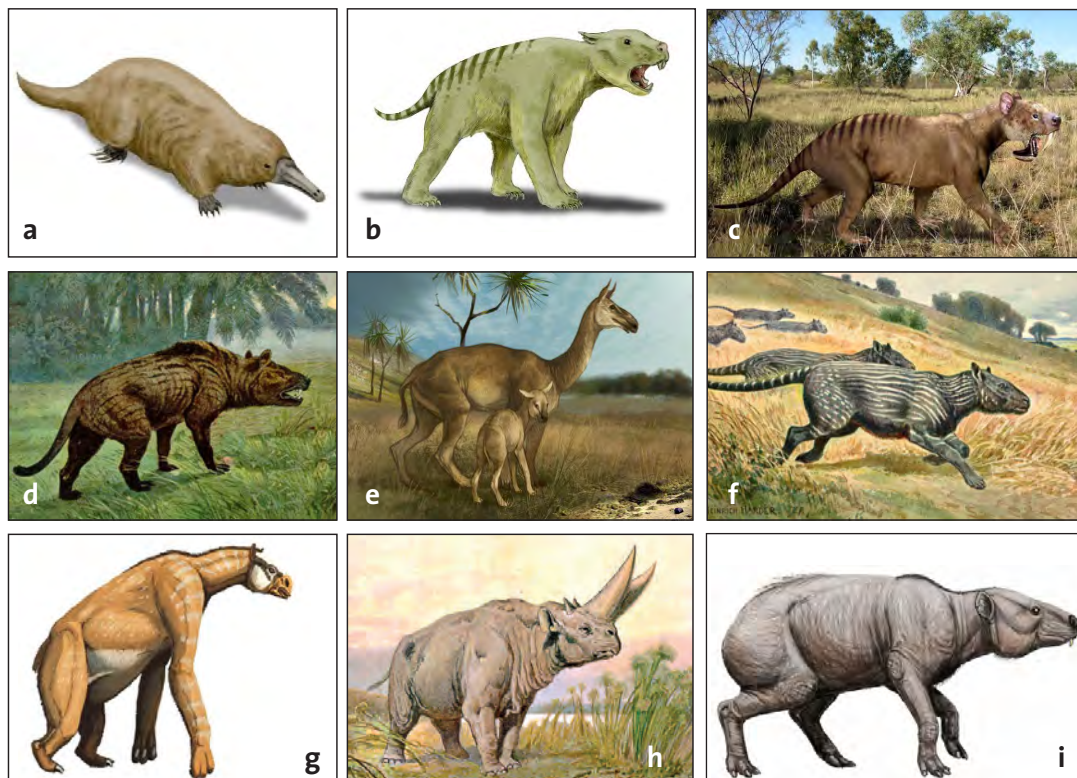
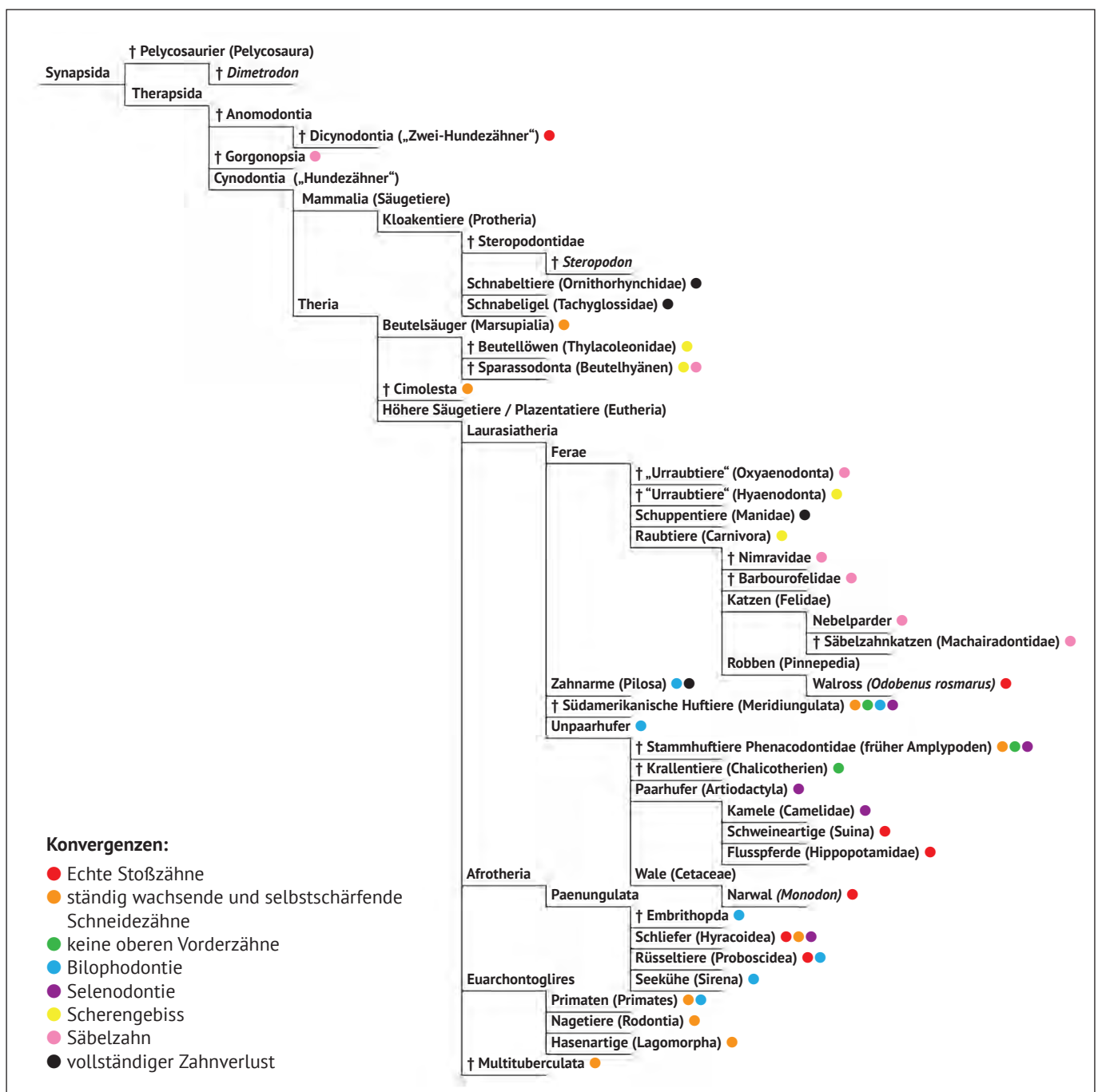


Abb. 6 Rekonstruierte ausgestorbene Säugetiere, die verschiedene Merkmale konvergenter Zahnevolutionen aufweisen sollen (s. o.). **a** Das Kloakentier *Steropodon* besaß im Gegensatz zu heutigen Kloakentieren Backenzähne und gilt als ausgestorbener Vorfahre des heutigen Schnabeltieres. **b** Der ausgestorbene Beutellöwe *Thylacoleo* hatte eine große Bissstärke und war ein Beuteltier, **c** ebenso wie die Beutelhyaäne *Thylacosmilus*. **d** Auch das „Urraubtier“ *Hyaenodon* aus der Gruppe der Hyaenodonta war ein Fleischfresser. Die anderen abgebildeten Tiere waren Pflanzenfresser: **e** Es gab über 280 Gattungen von Südamerikanischen Huftieren, eins davon war das kamelartige *Macrauchenia*. **f** *Phenacodus* stammt aus der eventuell zur Gruppe der Unpaarhufer gehörenden Familie der ausgestorbenen Phenacodontidae und wurde früher dem Sammeltaxon Stammhuftiere (Amblypoda) zugeordnet. **g** *Chalicotherium*, auch Krallentier genannt, gehörte zur ausgestorbenen Familie der Chalicotherien aus der Gruppe der Unpaarhufer. **h** *Arasiniotherium* zählte zu den nashornähnlichen Embrithopoden, die mutmaßlich mit Seekühen und Rüsseltieren verwandt waren. **i** *Titanohyrax* war ein riesiger ausgestorbener Verwandter der heutigen Klippschliefer, die ebenfalls zur erweiterten Verwandtschaft von Rüsseltieren und Seekühen zählen sollen. (Wikimedia: Nobu Tamura, CC BY 3.0; Rom-diz, CCo; Ollga, CC BY 3.0; DiBgd CC BY-SA 3.0 bzw. CC BY-SA 4.0)

Wieder andere Säugetiere haben nach WERDELIN & SANDERS (2010, 225) gar keine oberen Vorderzähne, wie einige ausgestorbene Südamerikanische Huftiere (Abb. 6e), Amblypoden (Abb. 6f) und Chalicotherien (Abb. 6g). Weiter stellen die beiden Autoren fest: „Andere [Zahn-] Formen entwickelten sich immer und immer wieder unabhängig voneinander“.

struktion. So kommen zum Beispiel bilophodonte* Zähne bei „einer Vielzahl fossiler Säugtiere“ vor (ebd.). Bei bilophodonten Zähnen sind die Höcker zu zwei kammartigen Schmelzleisten verbunden (Abb. 5). Man findet sie bei fossilen Embrithopoden (Abb. 6h), welche nasornähnliche Tiere waren, Rüsseltieren und Seekühen bis hin zu einigen Südamerikanischen Huftieren (Abb. 6e), Unpaarhufern, Zahnarmen (dazu gehören Ameisenbären und Faultiere) sowie Primaten.

Auch die Selenodontie* ist ein Merkmal, das vielfach unabhängig entstanden sein soll. Selenodontie bezeichnet die Merkmalsausprägung bei Backenzähnen, deren Höcker durch den häufigen Gebrauch den Schmelz in Halbmondform ausbilden. Selenodontie kommt typischerweise bei heutigen Paarhufern vor (Abb. 5). Sie



trat aber auch bei fossilen Wiederkäuern wie Kamelen sowie Schliefern (Abb. 6i), ausgestorbenen Phenacodontidae aus der Gruppe der Stammhuftiere (Abb. 6f) und Südamerikanischen Huftieren (Abb. 6e) auf.

Weiter schreiben WERDELIN und SANDERS (2010, 225): „Am anderen Ende des Spektrums hatten Beutelhyaenen [Abb. 6c, aber auch Beutellöwen Abb. 6b], Urraubtiere [Abb. 6d] und fossile Raubtiere alle ein Scherengebiss*; wenn auch aus anderen Zähnen geformt.“

Und wieder andere Säuger wie Schuppentiere, sowie Zahnarme, zu denen Ameisenbären und Faultiere gehören, und fossile Kloakentiere (Abb. 6a), von denen heute nur noch Schnabeltiere und Schnabeligel leben, haben ihre Zähne „im Laufe der Evolution vollständig verloren“ (ebd.).

Ein weiteres Beispiel konvergenter Zahnmerkmale der Säugetiere sind die sogenannten Säbelzähne. Nach THENIUS (1969, 2) sind auch Säbelzähne, die durch die Säbelzahnkatze *Smilodon* (Abb. 8a) aus der Familie der Katzen (Felidae) weltberühmt wurden, kein exklusives Merkmal der Säbelzahnkatzen (Machairodontinae, Abb. 8a). Säbelzahnstypen finden sich ebenfalls bei der heutigen Großkatze Nebelparder (Abb. 8b). Auch *Hoplophoneus*, welcher zur Gruppe der ausgestorbenen Nimravidae (Abb. 8c) gehörte, und die Beutelhyaene *Thylacosmilus* (Abb. 6c) aus der Beuteltiergruppe der Sparassodonta (Abb. 6c) besaßen solche Zähne. ANTÓN (2013, 5f, 9) weist darauf hin, dass Raubtiere mit Säbelzähnen nicht nur verlängerte obere Eckzähne besitzen, sondern auch andere Schädel- und Skelettanpassungen hinsichtlich Bändern und Muskeln benötigen, die es ihnen erlauben, die Kiefer zum Zubeißen mit den Säbelzähnen weit genug zu öffnen. ANTÓN (2013, 7) führt außerdem noch Barbourfelidae, Machaeroidinae aus der „Urraubtier“-Gruppe Oxyaenodonta, sowie die Synapsiden Gorgonopsia als konvergente fossile Gruppen mit Säbelzähnen auf. Für die Systematik ist nach VAUGHAN et al. (2013, 287) wichtig zu bedenken, dass die systemati-

Glossar

Ankylose: Fusion der Zähne am Kieferknochen, weil die Zahnwurzel an den alveolären Knochen fusioniert ist.

Bilophodontie: Bei bilophodonten Zähnen sind die Höcker zu zwei kammartigen Schmelzleisten verbunden.

Dicynodontia: („Zwei-Hundezähner“) waren eine Gruppe pflanzenfressender Synapsiden und gelten aus evolutionärer Perspektive als Verwandte der Vorfahren der heutigen Säugetiere.

Gomphosis: Die Zähne sind nicht fest im Kieferknochen, sondern mit Bändern (ligamentär) verankert.

Konvergenz: Ähnliche Merkmale wurden in der postulierten Evolutionsgeschichte unabhängig voneinander entwickelt.

Phylogenie: Die Phylogenie beschäftigt sich mit der Einteilung von Verwandtschaftsgruppen auf allen Ebenen der biologischen Systematik aus evolutionärer Perspektive.

plesiomorph: Evolutionstheoretische

Deutung eines Merkmals als ursprünglich statt als abgeleitet.

Scherengebiss: Beim Scherengebiss laufen die Zähne nicht direkt aufeinander zu, sondern knapp aneinander vorbei.

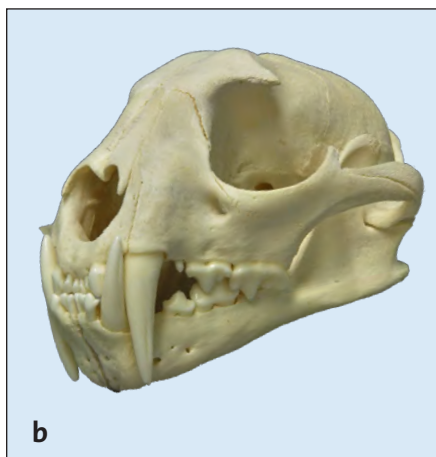
Selenodontie: Bezeichnet die Merkmalsausprägung bei Backenzähnen, deren Höcker durch den häufigen Gebrauch den Schmelz in Halbmondform ausbilden.

Synapsiden: Die Synapsiden haben als gemeinsames Merkmal ein einzelnes Schädelfenster in der hinteren Schädelseitenwand (Temporalfenster). In der klassischen Sichtweise gelten sie als eine Reptiliengruppe, aus denen heraus sich die Säugetiere entwickelt haben sollen. In der neueren Systematik versteht man sie als eine der beiden Hauptgruppen aller Nabeltiere (Amnioten) und stellt sie der Gruppe der Sauropsiden gegenüber, welche u. a. die heutigen Reptilien und die Dinosaurier sowie die heutigen Vögel enthält.

schen Beziehungen von Nimravidae und Barbourfelidae zueinander und zu den Raubtieren bzw. ihren Untergruppen (Hunde- und Katzenartige) ungeklärt und noch „Gegenstand erheblicher Diskussionen“ sind.

Säugetiere zeichnen sich also nicht nur durch eine Vielfalt von interessanten ausgestorbenen Tiergruppen aus, sondern auch durch eine völlig unüberschaubare Vielfalt an konvergenten Zahnformen. Da Zähne aber oft phylogenetische Bestimmungsmerkmale darstellen, und man von vielen fossilen Arten oft nicht viel mehr als ein paar Zähne und wenige sonstige Knochenteile findet, ist die Aufgabe der Rekonstruktion eines evolutionär stimmigen Stammbaums eine schwierige bis unlösbare Herausforderung. ULLRICH (2013; 2015) hat zu recht darauf hingewiesen, dass dieses Problem nicht auflösbarer Stammbaumrekonstruktionen bei den heutigen Säugetierordnungen generell

Abb. 8 Konvergente Säbelzähne bei nicht näher verwandten Beutegreifern. **a** Die Säbelzahnkatze *Smilodon* aus der Familie der Katzen. **b** Heute noch lebende Großkatze namens Nebelparder. **c** *Hoplophoneus* aus der ausgestorbenen Raubtierfamilie der Nimravidae. (nach Wikimédia: Wallace63, CC BY-SA 3.0; Klaus Rassinger & Gerhard Cammerer, CC BY-SA 3.0; H. Zell, CC BY-SA 3.0)



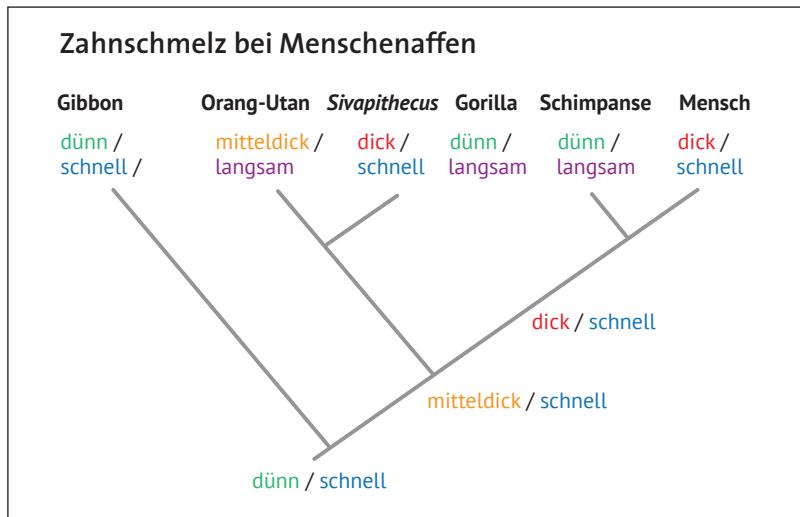


Abb. 9 Darstellung der konvergenten Zahnschmelz-Merkmale bei Menschenaffen und Menschen. Die Begriffe „schnell“ und „langsam“ bezeichnen unterschiedliche Bildungsgeschwindigkeiten, während „dünn“, „mitteldick“ und „dick“ die Zahnschmelzdicke bezeichnet. Unten sind die vermuteten ursprünglichen Merkmale nach MARTIN (1985) dargestellt. Die Systematik wurde aber der heutigen Systematik der Menschenaffen angepasst, die aufgrund molekularer (und nicht morphologischer) Merkmale den Schimpansen zu den Menschen und nicht zu den Gorillas gruppiert (vgl. ALMÉCIA et al. 2021). (Nach HARTWIG-SCHERER 1989, 39, verändert).

besteht. Deren aktuelle Stammbäume basieren vor allem auf molekulargenetischen Vergleichen, und widersprechen in vielerlei Hinsicht den vorher etablierten morphologischen Stammbäumen, die auf Körpermerkmalen beruhen. Doch selbst unter verschiedenen neueren molekularen Stammbäumen von Säugetieren bestehen Widersprüche und nicht klar auflösende Positionen (vgl. z.B. FOLEY et al. 2016, LIU et al. 2017, ESSELSTYN et al. 2017, UPHAM et al. 2019 sowie ZACHOS 2020). Zusätzlich müssen viele Konvergenzen im Körperbau angenommen werden (ULLRICH 2013; 2015).

Konvergente Zahnevolution auch bei Menschenaffen und Menschen

HARTWIG-SCHERER hatte schon im Jahr 1989 auf Grundlage einer Arbeit von MARTIN (1985) darauf hingewiesen, dass es auch in der Schmelzstruktur der Menschenaffen und des Menschen gemäß evolutionärer Deutung zu mehreren Konvergenzen gekommen sein dürfte (HARTWIG-SCHERER 1989, 39). So müsste nach der aktuell vertretenen Systematik der Menschenaffen (Abb. 9) der dünne Zahnschmelz unabhängig bei den Gibbons (Kleinen Menschenaffen) sowie den Gorillas und auch noch den Schimpansen entstanden sein. Der langsam wachsende Zahnschmelz hätte sich ebenfalls unabhängig beim Orang-Utan, beim Gorilla und wiederum beim Schimpansen entwickelt. *Sivapithecus*, der trotz vieler unterschiedlicher systematischer Zuschreibungen (ebd., 47) wohl am ehesten in die Orang-Utan-Verwandtschaft einzuordnen ist, hätte nach dieser Ansicht ebenfalls neben *Homo* die vermutete ursprüngliche Merkmals-

kombination von dickem und schnell wachsenden Zahnschmelz beibehalten.

Auch für *Australopithecus* wird bereits seit 1970 von JOLLY (bei HARTWIG-SCHERER 1989, 38f) eine parallel entwickelte Verbreiterung der Backenzähne (Molaren) zum Menschen diskutiert. So sehen WARD und PILBEAM (1983; ebd.) ebenfalls eine große Rolle der Parallelentwicklungen in der menschlichen Evolutionsgeschichte von Kiefer- und Zahnmerkmalen: „Beides – der Fossilbericht und die Molekularbiologie – unterstützen die Möglichkeit von ziemlich umfangreicher paralleler Evolution in der Phylogenie der Menschenaffen [...]. Wir schlussfolgern, dass dicker Zahnschmelz, gedrehte Eckzähne, robuster Oberkiefer und vielleicht megadonte [im Verhältnis zur Körpergröße große] Backenzähne nicht unbedingt geteilte abgeleitete Merkmale sind, die die Ramamorphen [Sivapithecinen] und die frühen Hominiden [Menschen-vorfahren] miteinander verbinden; stattdessen können sie ebenso einfach als das Ergebnis von paralleler Evolution aufgezeigt werden.“³

Beides – der Fossilbericht und die Molekularbiologie – unterstützen die Möglichkeit von ziemlich umfangreicher paralleler Evolution in der Evolutionsgeschichte der Menschenaffen.

Diese wenigen Beispiele zeigen, dass eine evolutionäre Deutung auch in der vermuteten Evolution des Menschen mehrere parallele Entwicklungen der Zahnmerkmale nötig machen würde, und warnen zugleich vor einer vorschnellen systematischen Zuordnung auf der Grundlage von Zahnmerkmalen.

Diskussion

WHITNEY et al. (2021) haben nachgewiesen, dass sich die Verankerung und der Dentinüberzug von Stoßzähnen aus evolutionärer Perspektive einige Male unabhängig voneinander bei den Dicynodontia entwickelt haben müssen. Ähnliches gilt für die Stoßzähne innerhalb der Rüsseltiere und der Säugetiere ganz allgemein. Auch bei vielen anderen Gruppen von Säugetieren gibt es Zahnmerkmale wie z. B. Nagezähne und Säbelzähne, die Konvergenzen und keine gemeinsamen Abstammungsmerkmale darstellen. Solche Konvergenzen scheinen auch beim Zahnschmelz und weiteren Zahnmerkmalen in der angeblichen Evolutionsgeschichte des Menschen aufgetreten zu sein.

Immerhin einen möglichen Evolutionsweg für die Stoßzähne innerhalb der Dicynodontia

wollen WHITNEY et al. (2021) ausgemacht haben und vermuten vereinfacht gesagt, „dass sich die echten Stoßzähne aus ursprünglich bei Jungtieren vorkommenden Zahnformen entwickelt haben“ (PODBREGAR 2021).

Sollte dies tatsächlich der Fall sein, bliebe aber dennoch ein ganz prinzipielles Problem der evolutionären Perspektive bestehen: Abgestufte Ähnlichkeiten im Körperbau der Lebewesen (Homologien) werden als ein Hauptargument für eine DARWIN'sche Evolution aller Lebewesen aus einem gemeinsamen Vorfahren über Jahrmillionen gedeutet. Wenn nun aber schon innerhalb einer klar definierten Gruppe – wie der Klade der Dicynodontia oder der Klade der Rüsseltiere – ein gruppentypisches Merkmal wie die Stoßzähne nicht einheitlich evolvierte, sondern nur ein gemeinsames evolutionäres Merkmal vortäuscht (also konvergent ist), weckt das Zweifel am evolutionären Ähnlichkeitsargument im Maßstab der Makroevolution generell. Warum sollten Ähnlichkeiten bei solchen Gruppen von Lebewesen, bei denen keine direkte gemeinsame Abstammung nachgewiesen wurde, dann überhaupt als Verwandtschaftsargument gedeutet werden? Immerhin könnte man sie ja jederzeit im Sinne des evolutionären Paradigmas auch einfach als „Konvergenzen“ für die Stammbaumrekonstruktion ignorieren.

Dabei ist zu bemerken, dass solche Konvergenzen kein Einzelfall sind, sondern mit erstaunlicher Regelmäßigkeit bei allen Versuchen von Stammbaumrekonstruktionen auftreten (vgl. JUNKER 2016).

Alternativ könnte man ständig auftretende Konvergenzen und nicht widerspruchsfrei auflösbare Stammbaumrekonstruktionen aber auch als Hinweise auf separat erschaffene Grundtypen deuten. Diesen Grundtypen hätte Gott dann bei der Erschaffung mosaikartig verteilte Merkmale entsprechend der Erfordernisse ihrer Lebensbedingungen zugeteilt, die dann teilweise im Laufe der Mikroevolution auch reduziert wurden oder verloren gingen. Dies könnte ebenso für Stoßzähne bei verschiedenen Säugetierfamilien und bei den Dicynodontia gelten. Allerdings besteht auch aus Grundtyp-Perspektive noch Forschungsbedarf, ob man die Dicynodontia eher einem oder mehreren ausgestorbenen Grundtypen zuordnen sollte.

Anmerkungen

¹ Die Rüsseltiere sind eine Säugetierordnung inklusive heutiger Elefanten.

² „In fact, recent advances in evolutionary developmental biology show just how little genetic change is needed to radically alter tooth form. A few drops of signaling protein may be all it takes to grow whole new cusps on teeth developed in petri dishes.“

³ „Both the fossil record and molecular biology support the possibility of fairly extensive parallel evolution in hominoid phylogeny [...]. We conclude that thick enamel, rotated canines, robust maxillae and perhaps megadont molars are not necessarily shared derived features linking the ramamorphs and early hominids, but can just as easily be shown to be result of parallel evolution.“ (WARD & PILBEAM 1983 bei HARTWIG-SCHERER 1989, 39)

Literatur

- ALMÉCJA S et al. (2021) Fossil apes and human evolution. *Science* 372, eabb4363.
- ANTÓN M (2013) Sabertooth (Life of the Past). Indiana University Press.
- BINDER H (2006) Narwale mit hochempfindlichem Stoßzahn. *Stud. Integr. J.* 13, 45–52.
- BURGIN CJ, COLELLA JP, KAHN PL & UPHAM NS (2018) How many species of mammals are there? *J. Mammal.* 99, 1–14.
- ESSELSTYN JA, OLIVEROS CH, SWANSON MT & FAIRCLOTH BC (2017) Investigating Difficult Nodes in the Placental Mammal Tree with Expanded Taxon Sampling and Thousands of Ultraconserved Elements. *Genome Biol. Evol.* 9, 2308–2321.
- FOLEY NM, SPRINGER MS & TEELING EC (2016) Mammal madness: is the mammal tree of life not yet resolved? *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 371, 20150140.
- HARTWIG-SCHERER S (1989) Ramapithecus. Vorfahr des Menschen? *Studium Integrale*. Berlin.
- JUNKER R (2016) Evolution „erklärt“ Sachverhalte und ihr Gegenteil. *Stud. Integr. J.* 23, 4–12.
- LIU L et al. (2017) Trans-KPg radiation of placental mammals. *PNAS* 114, E7282–E7290.
- PODBREGAR N (2021) Warum nur Säugetiere Stoßzähne haben. Fossile Säugetiervorgänger verraten Entwicklung der ersten Stoßzähne. *scinexx.de* vom 28.10.2021, <https://www.scinexx.de/news/biowissen/warum-nur-saeugetiere-stosszaehne-haben/>.
- THENIUS E (1969) Phylogenie der Mammalia. Stammesgeschichte der Säugetiere (einschließlich der Hominiden). Walter de Gruyter & Co.
- ULLRICH H (2013) Moleküle und Anatomie im Konflikt? Die Systematik der Säugetiere. *Stud. Integr. J.* 20, 119–121.
- ULLRICH H (2015) Wann entstanden die modernen Säugetiere? Einsichten aus Fossilien, Molekülen und Datierungen. *Stud. Integr. J.* 22, 23–29.
- UPHAM NS, ESSELSTYN JA & JETZ W (2019) Inferring the mammal tree: Species-level sets of phylogenies for questions in ecology, evolution, and conservation. *PLOS Biology*, <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000494>.
- VAUGHAN TA, RYAN JM & CZAPLEWSKI NJ (2013) *Mammalogy*. 6. Ed. Jones & Barlett Learning.
- WERDELIN L & SANDERS WJ (Ed.) (2010) *Cenozoic Mammals of Africa*. First Edition. University of California Press.
- WHITNEY MR, ANGIELCZYK KD, PEECOCK BR & SIDOR CA (2021) The evolution of the synapsid tusk: insights from dicynodont therapsid tusk histology. *Proceedings of the Royal Society B*, <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1670>.
- ZACHOS FE (2020) Mammalian Phylogenetics: A Short Overview of Recent Advances. In: HACKLÄNDER K & ZACHOS FE (Ed.) *Mammals of Europe - Past, Present, and Future*, 31–48, https://link.springer.com/referenceworkentry/10.1007/978-3-030-00281-7_6.

Anschrift des Verfassers:

Benjamin Scholl, SG Wort und Wissen,
Rosenbergweg 29, 72270 Baiersbronn;
E-Mail: benjamin.scholl@wort-und-wissen.de