

SONDERDRUCK
aus

1 | 2023

VBio

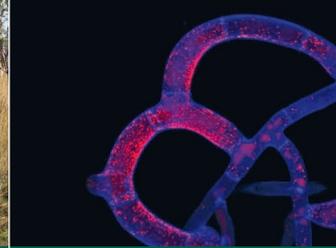
Verband | Biologie, Biowissenschaften
& Biomedizin in Deutschland



ARTENSCHUTZ
Hilfe für den
Wanderalbatros



ENTOMOLOGIE
Struktur von
Termitenstaaten



MYKOLOGIE
Räuberische Pilze

BIOLOGIE

IN UNSERER ZEIT

**Kampf
der Zellen**



Einblick in die Zahnschmelzstruktur von Nagern und Insektenfressern

Auf den Zahn gefühlt

JANA STORSBERG

mit Marcus SCHMITT,
Gero HILKEN, Philip DAMMANN,
Sabine BEGALL, Kateryna LOZA,
Kai R. CASPAR, Matthias EPPLE



Riesen-Graumulle (*Fukomys mechowii*).

Die Zähne der Säugetiere bilden eine wichtige Funktionseinheit für die Nahrungsaufnahme. Die nötige Stabilität dafür gewährt der Zahnschmelz, dessen Struktur nicht nur die Materialeigenschaften bestimmt, sondern auch Aufschluss über Verwandtschaftsbeziehungen geben kann.

Im Laufe der Evolution entwickelten sich in den Kiefern von Säugetieren aus den gleichförmigen (homodonten), meist kegelförmigen Zähnen ihrer Vorfahren, den frühen synapsiden Reptilien, verschiedene (heterodonte) Zahnformen. Bei rezenten Säugetieren findet man typischerweise vier Arten von Zähnen: Schneidezähne (Incisivi), Eckzähne (Canini), Vorbackenzähne (Prämolaren) und Backenzähne (Molaren) [1].

Die zwei wichtigsten strukturellen Komponenten des Zahns sind der Zahnschmelz, der die Zahnkrone bildet, und das innenliegende Dentin, welches vom Schmelz ummantelt wird. Dabei profitieren Zahnschmelz und Dentin

von der jeweiligen Beschaffenheit des anderen. Der harte Zahnschmelz ist robust und schützt das weichere Dentin vor Schäden, wohingegen das elastische Dentin den spröden Schmelz stabilisiert. Im Inneren des Zahnes, umgeben von Dentin, findet sich die Zahnhöhle (Pulpa), die Blutgefäße und Nerven enthält. Durch eine oder mehrere Wurzeln ist der Zahn mithilfe der Wurzelhaut und des Zahnzements im Kieferknochen verankert [2, 3].

Diversität von Zahnschmelzmustern

Zahnschmelz ist die härteste Substanz im Körper der Säugetiere. Er setzt sich aus kristallinen Schmelzprismen zusammen, welche zu 96 Prozent aus anorganischem Material (Hydroxylapatit), drei Prozent aus Wasser und einem Prozent aus organischen Komponenten bestehen [4]. Struktur und Aufbau des Zahnschmelzes sind als optimiertes Hartmaterial evolutionär an die biomechanischen Anforderungen angepasst [2].

Zur Bildung von Zahnschmelz durchlaufen die schmelzbildenden Zellen (Ameloblasten) verschiedene Stadien. Nachdem sich die Zellen im Epithelgewebe des Kiefers ausdifferenziert haben, beginnen sie, die Schmelzmatrixproteine auszuschleiden. Kurz nach Beginn dieses

Prozesses entwickelt sich der sogenannte Tomes-Fortsatz, ein Zellfortsatz, der nur während der Schmelzausscheidung in Ameloblasten zu finden ist. Die Ausbildung des Fortsatzes bestimmt die Struktur des sich bildenden Schmelzes. So entsteht an der distalen Stelle des Tomes-Fortsatzes jene Matrix, die sich später zu Prismen ausdifferenziert, während sich am proximalen Fortsatz die interprismatische Matrix bildet. Ist der Fortsatz nicht ausgebildet, wird nicht-prismatischer Schmelz erzeugt. Wenn der Zahnschmelz seine Enddicke erreicht hat, wird die Ausscheidung beendet, und die Ameloblasten durchlaufen weitere zytologische Veränderungen. Anschließend beginnt die Maturationsphase, bei der die ausgeschiedene Matrix mineralisiert wird [5].

Die Organisation der Schmelzprismen unterscheidet sich zwischen verschiedenen Säugetiergruppen und kann so Aufschluss über die Position einer Art im Stammbaum geben. Dieser Zusammenhang wurde bereits Mitte des 19. Jahrhunderts von dem viktorianischen Zahnarzt John Tomes [6] beschrieben und erfuhr insbesondere in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts nach der breiten Etablierung elektronenmikroskopischer Techniken große Aufmerksamkeit in der zoologischen Forschung [7]. Heutzutage mag diese Technik in Anbetracht genomischer Methoden zur Untersuchung von Verwandtschaftsbeziehungen antiquiert wirken, aber sie bleibt relevant: Schmelzmusteranalysen können nämlich auch problemlos auf fossile Arten angewendet werden [7]. Gerade bei Säugetieren, die insbesondere durch häufig isolierte Zähne fossil dokumentiert sind, können so wertvolle entwicklungs-geschichtliche Einblicke gewonnen werden.

Im Folgenden zeigen wir, wie man die Zahnschmelzstruktur von Säugetieren praktisch studieren kann, und illustrieren die Diversität von Schmelzmustern anhand von ausgewählten Kleinsäugerarten aus den Gruppen der Nagetiere (Rodentia), Hasenartigen (Lagomorpha) und Insektenfresser (Eulipotyphla). Zuvor möchten wir die Zähne dieser drei Gruppen kurz allgemein charakterisieren.

Nagetiere

Nagetiere (Rodentia) sind das artenreichste Taxon der Säugetiere. Ihre Vertreter sind an die unterschiedlichsten Lebensräume und Ernährungsweisen angepasst. So sind Hausmaus (*Mus musculus*) und Waldmaus (*Apodemus sylvaticus*) als Allesfresser in ihrem Nahrungsspektrum sehr breit aufgestellt und fressen Samen, Früchte und Nüsse genauso wie Pilze, Wurzeln und Knospen oder Wirbellose (z. B. Regenwürmer, Insekten und Spinnen). Andere Arten hingegen zeigen mehr oder weniger starke Spezialisierungen auf einzelne Nahrungsquellen, so etwa der in Chile beheimatete Coruro (*Spalacopus cyanus*), ein grabender Nager. Der Großteil seiner natürlichen Nahrung besteht aus Knollen von Yamswurzeln (*Dioscorea* sp.) sowie Pflanzenteilen der Liliengewächs-Gattung *Leucocoryne*. Außerdem findet die Nahrungsaufnahme nahezu ausschließlich unterirdisch statt [8, 9].

Das Gebiss von Nagetieren ist durch die dauerwachsenden Nagezähne (Incisivi, abgekürzt I) in Ober- und Unterkiefer charakterisiert. Diese Zähne bilden nur an der Vorderseite (labial) Zahnschmelz aus, welcher regelmäßig durch die Kaubewegung und den damit verbundenen Kontakt der Inzisiven von Ober- und Unterkiefer abgeschliffen wird und so eine immer scharfe Scherkante bietet. Hinter den Schneidezähnen folgt eine ausgeprägte Lücke (Diastema), die dadurch entsteht, dass sowohl weitere Schneidezähne sowie die Eckzähne (Canini, C) vollständig reduziert sind. Die Molaren (M) sind neben den Inzisiven die einzigen Zähne, die in jedem Nagetiergebiss ausgeprägt sind. Die Zahnformeln reichen daher von I 1/1, C 0/0, P 2/1, M 3/3 = 22 bis I 1/1, C 0/0, P 0/0, M1/1

DARSTELLUNG VON ZAHNFORMELN

Zahnformeln zeigen eine Übersicht der bei einem Säugetier vorkommenden Zähne. Es gibt unterschiedliche Möglichkeiten, diese darzustellen. Meist wird nur eine Kieferhälfte abgebildet, da der Kiefer vertikal spiegelsymmetrisch ist. Die Zähne des Oberkiefers befinden sich über dem Bruchstrich, die des Unterkiefers unter dem Bruchstrich. Die Reihenfolge der Zähne ist dabei immer Incisivi, Canini, Prämolaren, Molaren. Am Ende der Formel findet sich die Gesamtzahl der Zähne beider Hälften eines Kiefers. Auch eine Auflistung der einzelnen Zähne eines Zahntyps ist möglich. Dabei wird die Abkürzung des Zahns mit der entsprechenden Nummerierung genannt. Bei der Darstellung der Zahnformel in einer Zeile wird diese Reihenfolge beibehalten, und die Zähne werden mit einem Buchstaben abgekürzt. Hier steht die Zahl vor dem Strich für die Anzahl der Zähne dieses Zahntyps im Oberkiefer, die Zahl dahinter für den Unterkiefer. Ist ein Zahntyp vollständig reduziert (fehlt), so wird das durch einen Strich oder eine Null gezeigt.

$\frac{I \cdot C \cdot P \cdot M}{I \cdot C \cdot P \cdot M} = \text{Gesamtzahl}$	I = Incisivi (Schneidezähne)
$\frac{I1I2 \ C1P1P2 \ M1M2M3}{I1I2 \ C1P1P2 \ M1M2M3} = \text{Gesamtzahl}$	C = Canini (Eckzähne)
$I1/1, C1/1, P2/2, M3/3 = \text{Gesamtzahl}$	P = Prämolaren (Vorbackenzähne)
	M = Molaren (Backenzähne)

Nagetiergebiss:

$$\frac{1 \cdot 0 \cdot 2 \cdot 3}{1 \cdot 0 \cdot 1 \cdot 3} = 22 \qquad \frac{I1-P1P2 \ M1M2M3}{I1-P1-M1M2M3} = 22 \qquad I1/1, C0/0, P2/1, M3/3 = 22$$

Diese Beispiele eines typischen Nagetiergebisses zeigen, dass jeweils ein Schneidezahn, keine Eckzähne, zwei Prämolaren sowie drei Molaren in einer Oberkieferhälfte angelegt sind. Im Unterkiefer findet man einen Schneidezahn, keine Eckzähne, einen Prämolaren und drei Molaren. Das gesamte Gebiss besteht demnach aus 22 Zähnen.

IN KÜRZE

Zahnschmelz ist das **härteste Material** im Körper von Säugetieren. Zahnschmelzprismen bestehen aus **Hydroxylapatit** und zeigen spezifische Anordnungen, die sogenannten Schmelzmuster. Die Schneidezähne von Nagetieren und Hasenartigen **wachsen ein Leben lang**. Die Zähne der Nagetiere zeigen die **unterschiedlichsten Schmelzmuster**. **Phylogenie, Ernährung und Lebensweise** haben Einfluss auf die Zahnschmelzstruktur.

= 8 [9] (siehe auch Kasten „Darstellung von Zahnformeln“).

Durch die Anpassung an die Nahrung ist die Kiefermuskulatur von Nagern sehr ausgeprägt. Das Vorschieben des Unterkiefers ermöglicht das Nagen mit den Schneidezähnen. Ein Zurückziehen des Unterkiefers lässt die Backenzähne in Kontakt treten, so dass eine kauende Bewegung zur Zerkleinerung der abgebissenen Nahrung möglich wird. Bei vielen unterirdisch lebenden Nagetieren wie dem Coruro oder dem Nacktmull (*Heterocephalus glaber*) dienen die Zähne als Grabinstrumente [9].

Hasenartige

Das Taxon der Hasenartigen (Lagomorpha) ist die Schwesterlinie der Rodentia. Zusammengefasst werden die beiden Gruppen als Glires bezeichnet. Die Lagomorpha umfassen die etwa 70–80 Arten der Pfeifhasen (Ochotonidae), Hasen und Kaninchen (Leporidae). Wie die Rodentia besitzen die Lagomorpha dauerwachsende Schneidezähne und ein ausgeprägtes Diastema.

Die Bezahnung der beiden Gruppen unterscheidet sich jedoch in wichtigen Aspekten: Beispielsweise sind die 2. Inzisiven des Oberkiefers bei den Lagomorphen zu den sogenannten Stifzähnen umgebildet und hinter die Nagezähne, die tiefe Längsrinnen aufweisen, gerückt. So erklärt sich der alte Name Duplicidentata („Doppelzähler“) für die Hasenartigen. Die Zahnformel lautet: I 2/1, C 0/0, P 3/2, M 3-2/3 = 28-26. Die Nahrung der Lagomorpha besteht hauptsächlich aus Gräsern und Kräutern [10].

Insektenfresser

Das Taxon der Insektenfresser (Eulipotyphla) umfasst 5–6 Hauptlinien und lässt sich kaum durch abgeleitete morphologische Merkmale von anderen Säugetieren abgrenzen. Mitglieder dieser Tiergruppe scheinen in vielen Merkmalen sehr ursprünglich zu sein, und ihre Systematik ist bis heute umstritten. Gemeinhin umfassen die Eulipotyphla die Igel und Maulwürfe sowie Spitzmäuse und Schlitzrüssler. Interessanterweise schließen sie mit der auch in Deutschland heimischen Wasserspitzmaus (*Neomys* sp.),

der Kurzschwanz-Spitzmaus (*Blarina* sp.) und dem Schlitzrüssler (*Solenodon* sp.) einige der wenigen giftigen Säugetiere ein (andere sind die zu den Primaten zählenden Pluimploris (*Nycticebus* sp.) und das Schnabeltier (*Ornithorhynchus anatinus*)) [11].

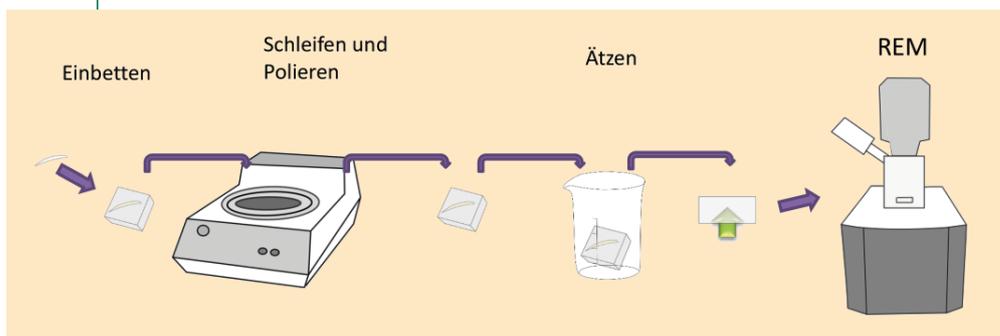
Insektenfresser ernähren sich von Wirbellosen, darunter vor allem Insekten, Regenwürmer, Schnecken und Spinnentiere. Um diese Nahrung zerkleinern zu können, haben sie Molaren mit spitzen Höckern und scharfen Schmelzleisten entwickelt. Die Zahnformel ist bei den verschiedenen Arten variabel, aber mit ihrer hohen Zahnzahl recht nahe an der ursprünglichen Formel der Placentalia (I 3/3, C 1/1, P 4/4, M 3/3 = 44). Sie variieren von I 1/1, Z 2-5/1, P 1/1, M 3/3 = 26–32 bis I 3/3, C 1/1, P 3/3, M 3/3 = 40. Z bezeichnet hierbei sogenannte Zwischenzähne, da eine eindeutige Zuordnung dieser einspitzigen Zähne in die gewohnten Kategorien schwierig ist. Der vordere Gebissbereich kann durch ein Diastema abgegrenzt sein, und die Prämolaren nehmen häufig eine ähnliche Form wie Molaren an (molariform). Außerdem kann das Gebiss Zähne enthalten, die vergrößert sind und denen bei der Nahrungsaufnahme eine besondere Aufgabe zu Teil wird [11].

Präparation von Säugetierzähnen

Um die Schmelzstruktur von Säugetierzähnen untersuchen zu können, müssen diese speziell präpariert werden. Im Folgenden beschreiben wir beispielhaft die von uns angewandte Methode (Abbildung 1). Zunächst wurden die Zähne aus den Kiefern entnommen und in Epoxidharz eingebettet. Dadurch werden die häufig sehr kleinen Zähne vor Beschädigung wie etwa dem Splittern des Zahnschmelzes geschützt. Anschließend wurden sie mittels einer Schleif- und Poliermaschine auf die gewünschte Ebene (in unserem Fall in Längsschnitt-Orientierung) heruntergeschliffen und diese zum Abschluss mit einer Diamantsuspension poliert. Das Einlegen in eine schwache Säure löst den Zahnschmelz etwas an, wodurch die Schmelzprismen optisch besser hervortreten. Um die Probe im Rasterelektronenmikroskop untersuchen zu können, wurde sie auf Probenhaltern montiert und mit Gold-Palladium bedampft. Die Rasterelektronenmikroskopie ist für die Untersuchung solcher Proben besonders geeignet, da mit ihrer Hilfe die Ultrastruktur des Zahnschmelzes ausgesprochen gut sichtbar gemacht werden kann. Ein feinfokussierter Elektronenstrahl rastert dabei die Probenoberfläche ab und ermöglicht aufgrund seiner kleineren Wellenlänge eine weitaus höhere Auflösung als die Lichtmikroskopie.

Zur Untersuchung wurden Schneidezähne folgender Arten herangezogen (Abbildung 2): Von den

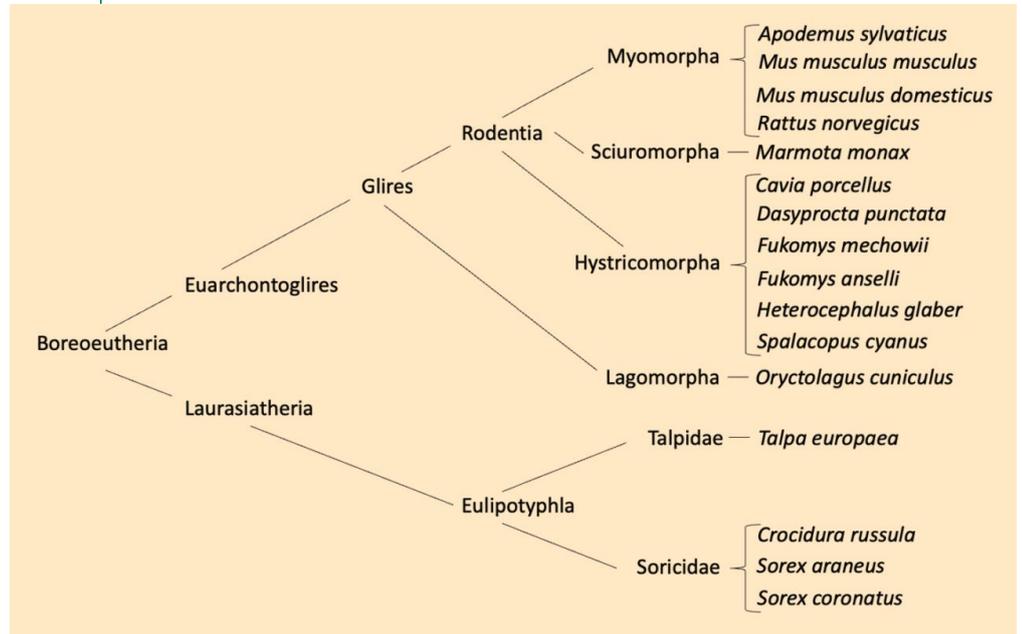
ABB. 1 | PRÄPARATION VON SÄUGETIERZÄHNEN



Die Probenpräparation läuft nach folgendem Schema ab: Zahn einbetten in Epoxidharz, schleifen und polieren, um den Zahn auf der gewünschten Ebene freizulegen, mit schwacher Säure anätzen, montieren auf Probenträger, Untersuchung im Rasterelektronenmikroskop (REM).

Rodentia wurden Waldmaus (*Apodemus sylvaticus*), Östliche und Westliche Hausmaus inkl. Labormausstämmen (*Mus musculus musculus*, *Mus musculus domesticus*, Stämme Balb/c und C57BL/6), ein Laborstamm der Wanderratte (*Rattus norvegicus*, LEW/CrI), Waldmurmeltier (*Marmota monax*), Meerschweinchen (*Cavia porcellus*), Mittelamerikanisches Aguti (*Dasyprocta punctata*), Coruro (*Spalacopus cyanus*), Ansell-Graumull (*Fukomys anelli*), Riesen-Graumull (*Fukomys mechowii*) und Nacktmull (*Heterocephalus glaber*) untersucht. Von den Lagomorpha wurden die Schneidezähne des Wildkaninchens (*Oryctolagus cuniculus*) untersucht. Zum Vergleich wurden Schneidezähne von vier Vertretern der Eulipotyphla herangezogen: Maulwurf (*Talpa europaea*), Hausspitzmaus (*Crocidura russula*), Waldspitzmaus (*Sorex araneus*) und Schabrackenspitzmaus (*Sorex coronatus*). Es werden nachfolgend die Zähne aller untersuchten Arten beschrieben, aber nicht alle abgebildet.

ABB. 2 | VEREINFACHTER STAMMBAUM DER UNTERSUCHTEN ARTEN.



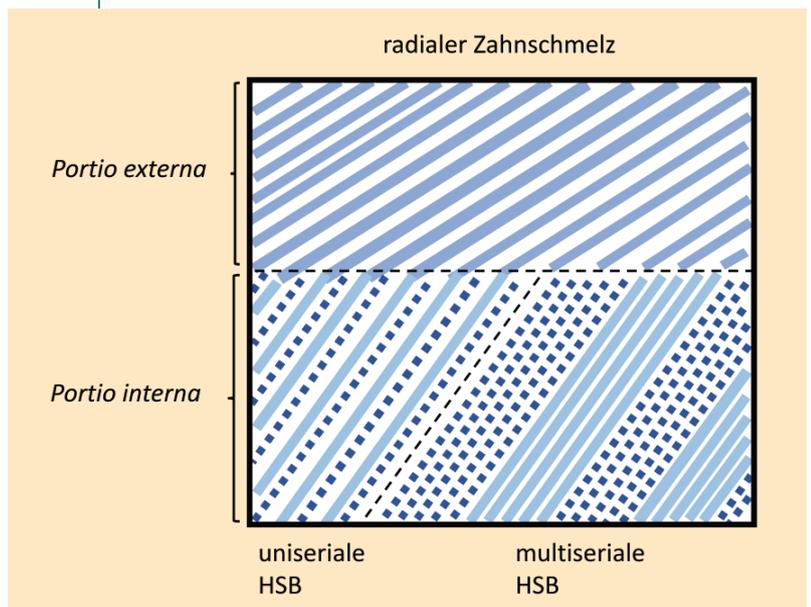
Dargestellt werden aus dem Taxon Glires: Waldmaus (*Apodemus sylvaticus*), Hausmaus (*Mus musculus musculus*, *Mus musculus domesticus*), Ratte (*Rattus norvegicus*, Laborstamm LEW/CrI), Waldmurmeltier (*Marmota monax*), Meerschweinchen (*Cavia porcellus*), Aguti (*Dasyprocta punctata*), Coruro (*Spalacopus cyanus*), Ansell-Graumull (*Fukomys anelli*), Riesen-Graumull (*Fukomys mechowii*), Nacktmull (*Heterocephalus glaber*) und Kaninchen (*Oryctolagus cuniculus*). Zum Außengruppenvergleich wurden Insektenfresser herangezogen: Maulwurf (*Talpa europaea*), Hausspitzmaus (*Crocidura russula*), Waldspitzmaus (*Sorex araneus*) und Schabrackenspitzmaus (*Sorex coronatus*). Nicht untersuchte Subtaxa werden nicht dargestellt.

Schmelzmuster der untersuchten Tierarten

Die verschiedenen Schmelztypen, die in prismatischem Zahnschmelz vorkommen können, werden gemäß von Koenigswald als Schmelzmuster beschrieben [12]. Während der Zahnentwicklung bestimmen die Tomes-Fortsätze die spätere Ausrichtung der Prismen und damit der Hunter-Schreger-Bänder (HSB), die unterschiedliche Prismenorientierungen beschreiben. Dabei variieren die Prismen in unterschiedlich dicken Bändern hinsichtlich ihrer Ausrichtung. Sie kommen in dicken Schichten von ein bis 30 Prismen vor und werden aufgrund ihrer Banddicke und Orientierung der interprismatischen Matrix (IPM) in Untertypen aufgeteilt [12].

Die beobachteten Schmelzstrukturen der untersuchten Nagergruppen fallen genau in die bereits seit langem dokumentierten Muster und legen eher Verwandtschaftsbeziehungen als Ernährungsweisen offen. Bei den Schneidezähnen der Nagetiere werden zwei Schichten von Zahnschmelz unterschieden: Der äußere Teil des Zahnschmelzes, auch *Portio externa* genannt, und der innere Teil, *Portio interna* (Abbildung 3). Dabei ist das häufigste Schmelzmuster, der radiale Zahnschmelz, meist in der *Portio externa* zu finden. Er wird charakterisiert durch Prismen, die parallel verlaufen und radial von der Schmelz-Dentin-Grenze wachsen. In den weiteren Schmelzmustern wechseln die Schmelzprismen ihre Richtung. Uniseriale

ABB. 3 | AUFBAU UND TYPEN VON ZAHNSCHMELZ BEI NAGETIEREN



Zahnschmelz ist in eine äußere Schicht (*Portio externa*) und eine innere Schicht (*Portio interna*) aufgeteilt. Die äußere Schicht besteht in der Regel aus radial angeordneten Schmelzprismen, während die innere Schicht häufig von uniseriellen oder multiseriellen Hunter-Schreger-Bändern (HSB) gebildet wird. Die unterschiedliche Farbgebung beschreibt dabei die Orientierung der Schmelzprismen. In den weißen Bereichen befindet sich die interprismatische Matrix (IPM).

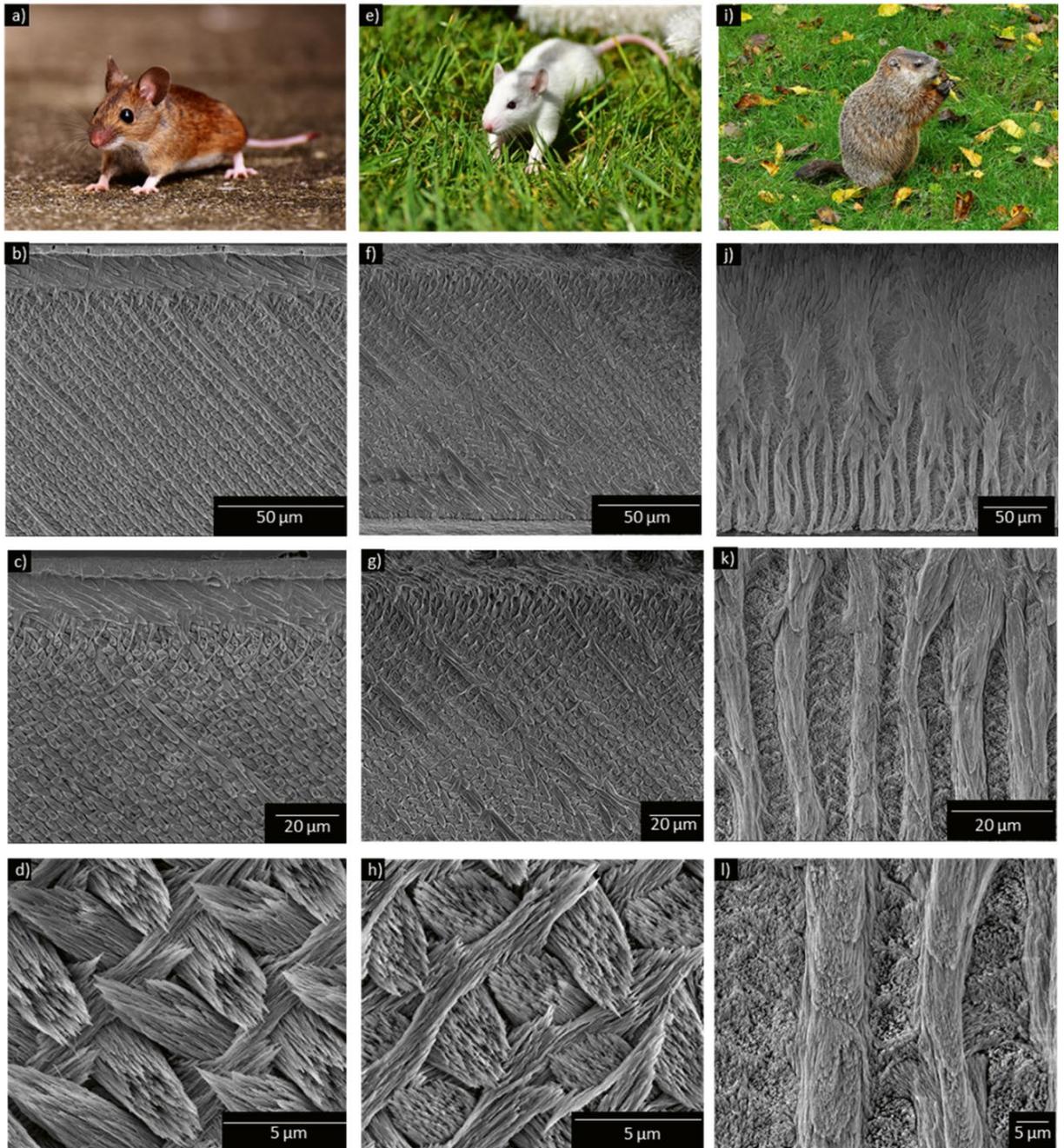


ABB. 4 Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme uniserialer Hunter-Schreger-Bänder am Beispiel der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus*, a–d), der Ratte (*Rattus norvegicus*, e–h) und des Waldmurmeltiers (*Marmota monax*, i–l). Das Waldmurmeltier stellt eine Ausnahme dar, da die uniserialen HSB so modifiziert sind, dass sie multiseriale HSB ähneln.

HSB bestehen aus Schichten, die ein Prisma dick sind und sich pro Schicht in ihrer Ausrichtung unterscheiden. Die Kristallite der interprismatischen Matrix verlaufen meist in einem Winkel von etwa 90° versetzt zu den Prismen [12]. Dieses Muster ist typisch für die Myomorpha (Mäuseverwandte) und findet sich bei allen untersuchten Schneidezähnen der Mäuse (Abbildung 4 a–c) sowie der Ratte (Abbildung 4 d–f). Auch hinsichtlich ihrer omnivoren Ernährung ähneln sie sich [7, 13].

Der Schneidezahnschmelz der Sciuomorpha (Hörnchenverwandte) ist meist ähnlich aufgebaut wie jener der Myomorpha. Er besteht aus uniserial angeordneten Schmelzprismen mit meist parallel verlaufender interprismatischer Matrix in der *Portio interna* und radialem Schmelz in der *Portio externa*. In der hier untersuchten Gattung *Marmota* (Abbildung 4 g–i) kann es jedoch zu einem modifizierten Muster kommen, bei dem die Prismen so angeordnet sind, dass sie den multiseriale HSB ähneln [7, 13].

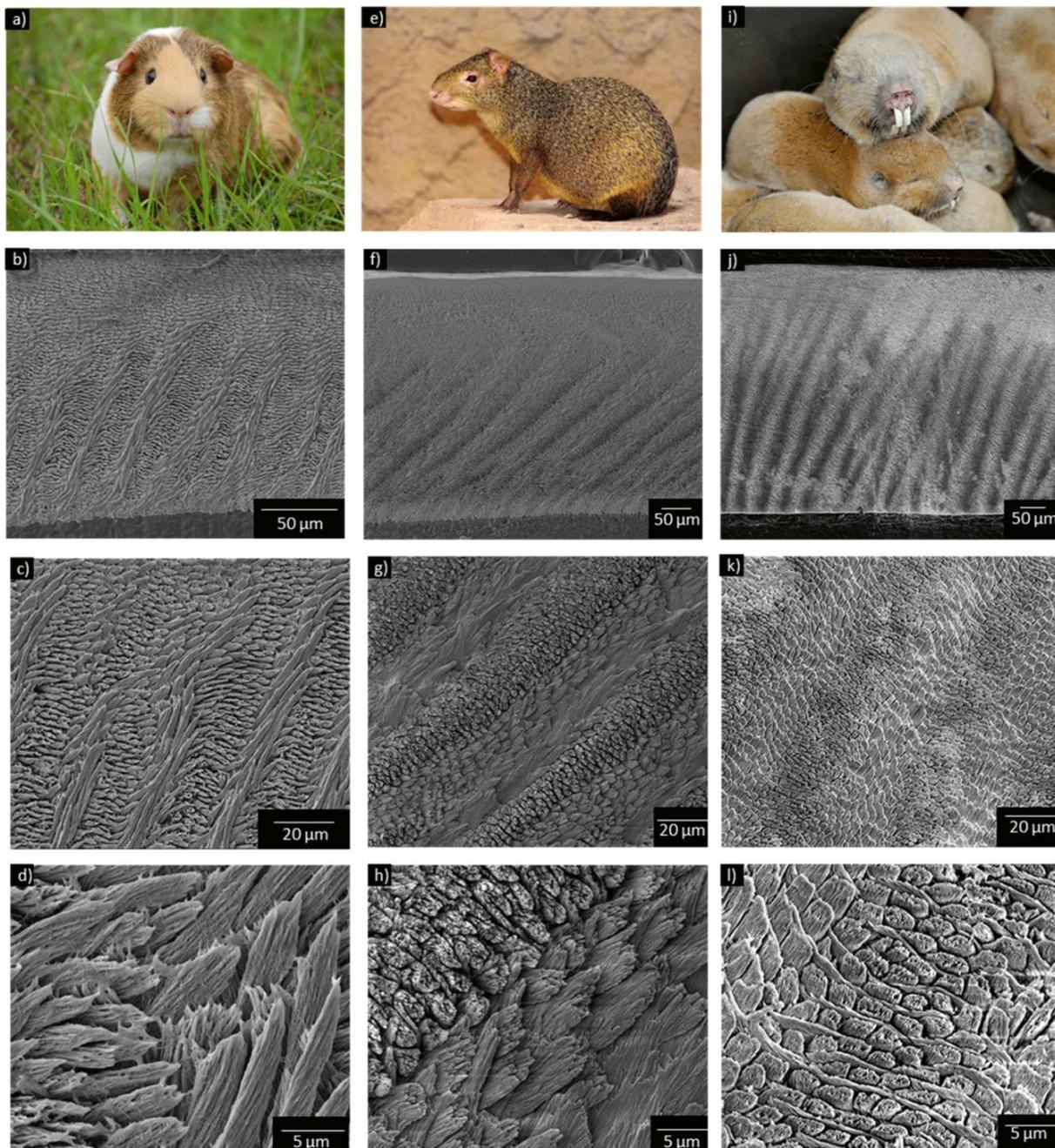


ABB. 5 Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme multiserieller Hunter-Schreger-Bänder am Beispiel des Meer-schweinchens (*Cavia porcellus*, a–d), des Agutis (*Dasyprocta punctata*, e–h) und des Riesen-Graumulls (*Fukomys mechowii*, i–l).

Meerschweinchen (Abbildung 5 a–c), Aguti (Abbildung 5 d–f), Coruro, Ansell-Graumull, Riesen-Graumull (Abbildung 5 g–i) und Nacktmull zählen alle zu den Hystricognathi (Stachelschweinverwandte) und zeigen das für dieses Subtaxon der Nagetiere typische Schmelzmuster: Radialer Schmelz in der *Portio externa* und multiseriale HSB in der *Portio interna* [7]. Eine Abweichung ist lediglich in der *Portio externa* bei Vertretern der Bathyergidae, also den Nackt- und Graumullen, zu finden. In der Regel

sind die Prismen bei anderen Nagetieren in diesem Bereich stark geneigt, in dieser Familie aber sind sie horizontal angeordnet [13]. Möglicherweise wird die Ausrichtung durch die stark abweichende Nutzung der Zähne bei den Mullen beeinflusst, die ihre Incisivi auch zum Graben verwenden. Bemerkenswerterweise zeigt der Coruro dieses Muster aber nicht, obwohl auch er ein Zahngräber ist [9]. Obwohl alle hier genannten Arten der Hystricognathi Pflanzenfresser sind, unterscheiden sie sich hinsichtlich

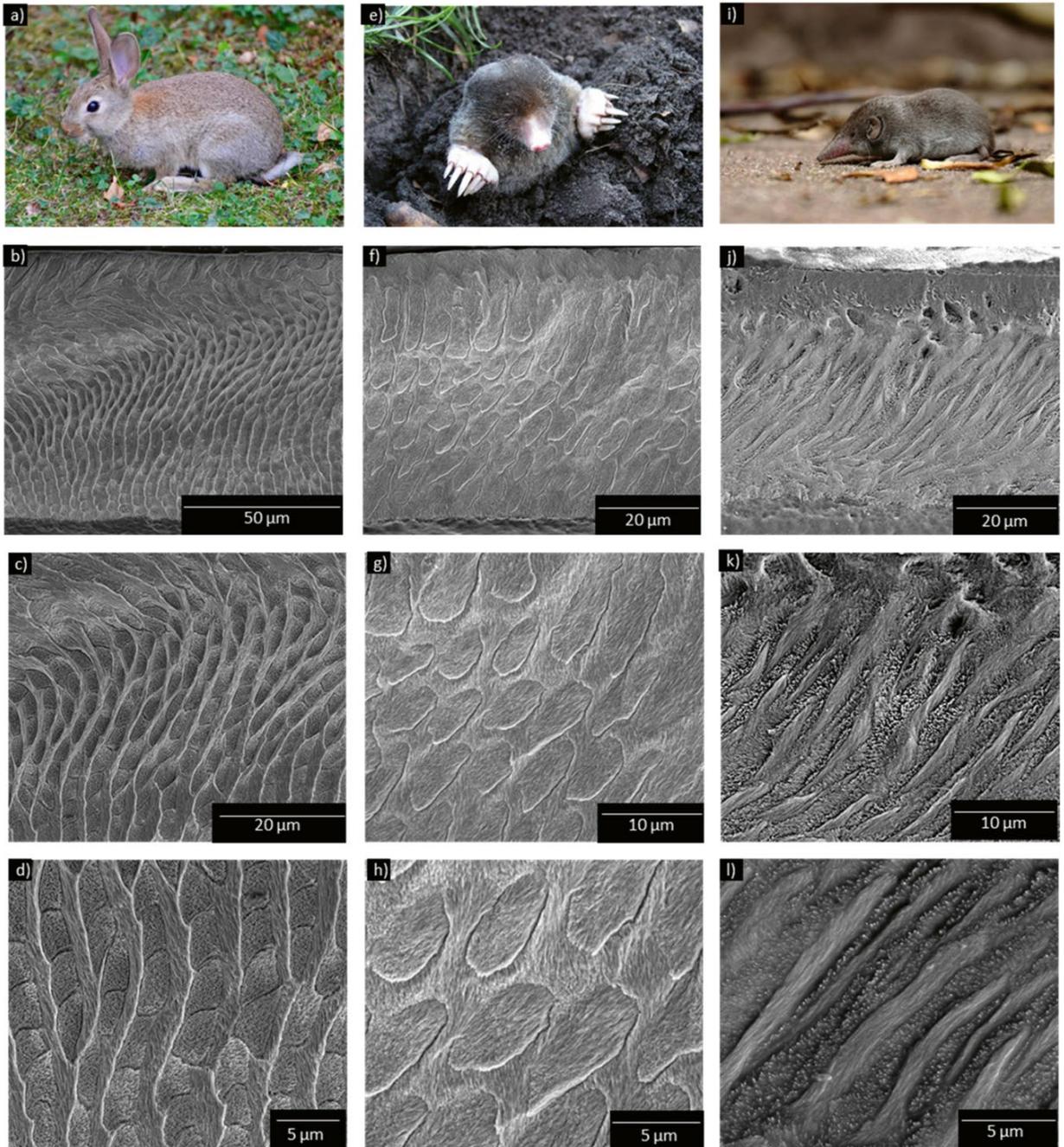


ABB. 6 Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme einschichtiger Hunter-Schreger-Bänder im Schmelz des Wildkaninchens (*Oryctolagus cuniculus*, a–d), sowie radialer Schmelz des Europäischen Maulwurfs (*Talpa europaea*, e–h) und der Spitzmaus, hier am Beispiel der Schabrackenspitzmaus (*Sorex coronatus*, i–l).

ihrer Nahrungspflanzen bzw. der bevorzugten Pflanzenorgane (Blätter, Stängel, Wurzeln, Knollen etc.). Jedoch wird die Schmelzstruktur eindeutig stärker von der Verwandtschaft als von ökologischen Faktoren bestimmt.

Das Kaninchen (*Oryctolagus cuniculus*, Abbildung 6 a–c) weist wie auch die Nagetiere ständig wachsende Schneidezähne auf. Oberflächlich erscheint die Bezahnung von Kaninchen und Nagern sehr ähnlich zu sein, aber die Ultrastruktur unterscheidet sich fundamen-

tal. Der Zahnschmelz dieser Zähne besteht nur aus einer Zahnschmelzschicht mit durchgehenden HSB [7]. Das illustriert, dass Schmelzmuster Verwandtschaftsbeziehungen gut nachzeichnen können. Die Nagezähne des Kaninchens müssen im Gegensatz zu denen einiger Nagetiere nicht so starken Belastungen standhalten. Sie werden ausschließlich zum Abschneiden und Halten von Pflanzenteilen verwendet oder in seltenen Fällen zum Abnagen von Rinde, aber beispielsweise nie zum Graben [10].

Die Schmelzmuster sind bei Insektivoren einfach, und die Belastbarkeit der Zähne ist – verglichen mit den anderen betrachteten Gruppen – gering. So ist der Zahnschmelz des Maulwurfs (Abbildung 6 d–f) aus radial angeordneten Prismen aufgebaut, zwischen denen leicht versetzt die interprismatische Matrix verläuft [7]. Der Maulwurf lebt, ähnlich wie die Mulle, hauptsächlich unter der Erde. Im Gegensatz zu diesen, ist er jedoch ein Handgräber und nutzt zum Graben ausschließlich seine speziell ausgebildeten Vorderextremitäten. Es finden sich deshalb keine besonderen Anpassungen an eine zahngrabende Lebensweise in den Zähnen des Maulwurfs [11].

Bei den Spitzmäusen zeigen sich ein- und zweischichtige Schmelzmuster, die typisch für die jeweiligen Gattungen sind. Der Zahnschmelz der untersuchten Hausspitzmaus (*Crocidura russula*) zeigt das *Crocidura*-Schmelzmuster, welches einschichtig ist. In Bereichen, in denen der Zahnschmelz dünn ist, findet man den radialen Schmelz, während in Bereichen dickeren Zahnschmelzes zwei Zonen zu erkennen sind. Die innere Zone zeigt dabei den typischen radialen Schmelz, in der äußeren Zone gehen die radial angeordneten Schmelzprismen in die interprismatische Matrix über [14].

Waldspitzmaus (*Sorex araneus*) und Schabrackenspitzmaus (*Sorex coronatus*, Abbildung 6 g–i) zeigen ein gattungstypisches Schmelzmuster aus zwei Schichten. Die äußere Schicht besteht aus prismenlosem, die innere aus lamellarem Schmelz. Lamellarer Schmelz entspricht uniserialen HSB, wobei der Gebrauch des letztgenannten Begriffs bislang den Rodentia vorbehalten wurde [12, 14]. Die relativ einfachen Schmelzmuster der Insektivoren scheinen für Säugetiere ursprünglich zu sein [15].

Wir zeigen hier, dass der Zahnschmelz in Kleinsäugetern vielfältig aufgebaut ist. Er spiegelt zu einem gewissen Grad die Ernährungs- und Lebensweisen wider, wird aber vor allem durch die phylogenetische Verwandtschaft bestimmt. Die Anordnung der Prismen und der interprismatischen Matrix beeinflussen dabei vor allem die Stabilität des Zahnschmelzes. Durch die unterschiedliche Prismenausrichtung wird der Schmelz widerstandfähiger und einem Aufsplittern vorgebeugt. Trotzdem ist er nicht vor Abrieb geschützt. Wird der Zahnschmelz besonders abrasiver Nahrung ausgesetzt oder anderweitig stark abgenutzt, so wird dem Verschleiß bei verschiedenen Säugetieren mit einem Dauerwachstum der Zähne entgegenge wirkt. So wachsen die Nagezähne der Rodentia und Lagomorphen – und bei manchen Arten (z. B. Meerschweinchen, Coruro, Kaninchen) auch die Molaren – zeitlebens nach.

Zusammenfassung

Der Zahnschmelz von Säugetieren ist aus einzelnen Schmelzprismen aufgebaut und bildet die härteste Substanz des Körpers. Die Anordnung dieser Prismen kann sich von Art zu Art unterscheiden. Für die vorliegende Studie wurden die Schneidezähne von 18 Arten der Nagetiere,

Hasenartigen und Insektenfresser ausgewählt. Mittels Rasterelektronenmikroskopie kann der Aufbau des Zahnschmelzes offengelegt werden. Nahe Verwandte wie Maus und Ratte zeigen ein sehr ähnliches Bild. Vergleicht man dagegen den Schmelz entfernt verwandter Taxa wie Meerschweinchen oder Waldmurmeltier, so wird deutlich, dass innerhalb der Nagetiere deutlich abweichende Schmelzmuster zu finden sind. Eine andere Ultrastruktur zeigen die Zähne der Insektenfresser wie Maulwurf oder Spitzmaus. Dies illustriert den Einfluss von Ernährung, Lebensweise und vor allem der Phylogenie der Tiere auf die Struktur des Zahnschmelzes.

Summary

Insight into the tooth enamel structure of rodents and insectivores

Dental enamel consists of enamel prisms and forms the hardest substance in the mammalian body. The arrangement of these prisms can differ from species to species. The incisors of 18 species of rodents, lagomorphs, and insectivores were selected for the present study. Scanning electron microscopy reveals the inner structure of tooth enamel. Close relatives such as mice and rats show a very similar enamel pattern. However, when the enamel of distantly related taxa such as guinea pig and woodchuck is compared, it becomes apparent that distinctly different enamel patterns can be found in rodents. The teeth of insectivores, such as moles or shrews, show a different enamel morphology. These observations illustrate the influence of diet, lifestyle, and in particular the phylogeny of the animals on the structure of the tooth enamel.

Schlagworte:

Zahnschmelz, Schmelzmuster, Nagetiere, Insektenfresser

Literatur

- [1] H. F. Osborn (1888). The evolution of mammalian molars to and from the tritubercular type. *The American Naturalist* 22, 1067–1079.
- [2] S. Hillson (2005). *Teeth*, 2 ed., Cambridge University Press, Cambridge.
- [3] A. Nanci (2013). Chapter 1 – Structure of the Oral Tissues, in: A. Nanci (Ed.), *Ten Cate's Oral Histology (Eighth Edition)*, Mosby, St. Louis (MO), 2013, 1–13.
- [4] M. Epple, J. Enax (2018). Moderne Zahnpflege aus chemischer Sicht, *Chemie in unserer Zeit* 52(4), 218–228.
- [5] L. M. Moss-Salentijn, M. L. Moss, M. Sheng-Tien Yuan (1997). The ontogeny of mammalian enamel, in: W. v. Koenigswald, P. M. Sander (Ed.), *Tooth Enamel Microstructure*, CRC Press, London.
- [6] J. Tomes (1850). XXVIII. On the structure of the dental tissues of the order rodentia, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 140, 529–567.
- [7] W. v. Koenigswald (1997). Brief survey of enamel diversity at the schmelzmuster level in Cenozoic placental mammals, in: W. v. Koenigswald, P. M. Sander (Ed.), *Tooth Enamel Microstructure*, CRC Press, London, 137–161.
- [8] S. Begall, M. H. Gallardo (2006). *Spalacopus cyanus* (Rodentia: Octodontidae): an extremist in tunnel constructing and food storing among subterranean mammals, *Journal of Zoology* 251(1), 53–60.

- [9] R. Hutterer (2015). Rodentia, in: W. Westheide, G. Rieger (Ed.), *Spezielle Zoologie Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere*, Springer Spektrum, Berlin, Heidelberg, 551–566.
- [10] R. Angermann (2015). Lagomorpha, in: W. Westheide, G. Rieger (Ed.), *Spezielle Zoologie Teil 2: Wirbel- und Schädeltiere*, Springer Spektrum, Berlin, Heidelberg, 544–550.
- [11] G. Storch, R. J. Asher (2015). Laurasiatheria, in: W. Westheide, G. Rieger (Ed.), *Spezielle Zoologie Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere*, Springer Spektrum, Berlin, Heidelberg, 567–574.
- [12] W. v. Koenigswald, P. M. Sander (1997). Glossary of terms used for enamel microstructures, in: W. v. Koenigswald, P. M. Sander (Ed.), *Tooth Enamel Microstructure*, CRC Press, London, doi: 10.1201/9781003077930-15.
- [13] T. Martin (1997). Incisor enamel microstructure and systematics in rodents, in: W. v. Koenigswald, P. M. Sander (Ed.), *Tooth Enamel Microstructure*, CRC Press, London, 163–175.
- [14] W. v. Koenigswald, J. W. F. Reumer (2020). The enamel microstructure of fossil and extant shrews (Soricidae and Heterosoricidae, Mammalia) and its taxonomical significance, *Palaeontographica Abteilung A* 316(1–6), 79–163.
- [15] W. v. Koenigswald, J. M. Rensberger, H. U. Pretzschner (1987). Changes in the tooth enamel of early Paleocene mammals allowing increased diet diversity, *Nature* 328, 150–152.

Verfasst von:



Jana Storsberg studierte Biowissenschaften an der Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt am Main und Anthropologie an der Johannes Gutenberg-Universität Mainz. Ihre Bachelor- und Masterarbeit absolvierte sie am Senckenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum in Frankfurt in der Abteilung für Paläoanthropologie. Seit 2020 arbeitet sie in der Anorganischen Chemie an der Universität Duisburg-Essen bei Prof. Epple als Doktorandin.

Korrespondenz

Prof. Dr. Matthias Epple
Anorganische Chemie
Universität Duisburg-Essen
Universitätsstraße 5–7
45117 Essen
E-Mail: matthias.epple@uni-due.de

Anzeige



Verband | Biologie, Biowissenschaften
& Biomedizin in Deutschland

Gute Gründe, dem VBIO beizutreten:

- Werden Sie Teil des größten Netzwerks von Biowissenschaftlern in Deutschland
- Unterstützen Sie uns, die Interessen der Biowissenschaften zu vertreten.
- Nutzen Sie Vorteile im Beruf
- Bleiben Sie auf dem Laufenden – mit dem VBIO-Newsletter und dem Verbandsjournal „Biologie in unserer Zeit“
- Treten Sie ein für die Zukunft der Biologie



www.vbio.de

GEMEINSAM FÜR DIE BIOWISSENSCHAFTEN

Jetzt beitreten!