

(Vergleichend-anatomisches und experimentell-zoologisches Institut  
der Lettländischen Universität, Riga. Dir.: Prof. Dr. N. G. LEBEDINSKY.)

# Über die funktionelle Bedeutung der verschiedenen Höhe des Ramus ascendens mandibulae bzw. des Unterkiefergelenkes bei Säugetieren.

Von

N. G. LEBEDINSKY (Riga).

(Mit 6 Abbildungen im Text.)

---

(Als Manuskript eingegangen am 14. Mai 1938.)

---

Die von der vergleichend-osteologischen und taxonomischen Forschung seit langem berücksichtigte Ausbildungshöhe des aufsteigenden Unterkieferastes bzw. die Lage des Unterkiefergelenks über der Kauebene bei Säugetieren sind bis jetzt nur selten Gegenstand vergleichend-physiologischer Betrachtungen gewesen. Da nun gerade von dieser Seite sich manche Zusammenhänge zwischen der Ernährungsweise und dem Kaumechanismus zeigten, erschien es als eine dankbare Aufgabe, diese Verhältnisse einer umfassenderen Untersuchung zu unterwerfen. Die vorliegende kurze Mitteilung stellt einen Auszug aus einer in Vorbereitung sich befindenden Abhandlung vor.

Die Ausnutzung des Säugetiergebisses zu mahlenden, reibenden oder sägenden Gleitbewegungen wird meistens durch freie Beweglichkeit des Condylus in seiner Gelenkpfanne ermöglicht. Ausser der Senkung und Hebung in der Vertikalebene gestattet ein solches m. o. w. universelles (TORNIER) Gelenk auch seitliche Exkursionen sowie Vorwärts- und Rückwärtsverschiebungen des Unterkiefers gegen den Oberkiefer. Zur grösseren Beweglichkeit kann ausserdem noch ein verschiebbarer Meniscus im Gelenk beitragen.

Auf die allgemein bekannten Beziehungen zwischen der Ernährungsart, dem Bau des Unterkiefergelenks, der Richtung der Kaubewegungen und dem Bau der Zahnkronen soll hier nicht näher eingegangen werden. Einige wenige Angaben in Anlehnung an M. WEBER mögen die bisherigen Einsichten illustrieren.

Im funktionell genommen einfachsten Fall besteht eine rein vertikale (gynglimische oder orthale) Bewegungsart des Unterkiefers. Sie begleitet die trituberkularen und manche bunodonten Gebisse und ist charakteristisch für insektivore und carnivore Tiere. Der hier quer gestellte Condylus ist walzenförmig, höchstens rundlich, und wird in der Gelenkgrube vorn und hinten derart umgriffen, dass nur Auf- und Abwärtsbewegungen des Unterkiefers möglich sind. Doch erwirbt bereits bei dieser Gebissform, beim Übergang zu omnivorer und schliesslich herbivorer Diät (bunodonte Ungulaten, Primaten) das Gelenk grössere Beweglichkeit, so dass Exkursionen zur Seite und solche von hinten nach vorn dadurch möglich werden, dass der Condylus nebenbei auch Gleitbewegungen ausführen kann.

Ist aber die Gelenkgrube in sagittaler Richtung rinnenförmig ausgezogen, so entsteht die Möglichkeit für antero-posteriore (propalinal) Bewegung der Nager und der Elefanten.

Das Umgekehrte findet bei den selenodonten Ungulaten statt, wo die laterale (ektal-entale) Bewegung des Unterkiefers, verschieden gut ausgeprägt, auftritt. Sie lässt die Kronen in transversaler Richtung übereinandergleiten. Ihr entspricht ein einigermaßen walzenförmiger Gelenkkopf, der aber ungehemmt in der flachen Gelenkgrube die seitlichen Bewegungen ausführt. Diese folgen dabei einer Ellipse oder einer Achtertour.

Es leuchtet nun ein, dass alle diese m. o. w. komplizierten Gleitbewegungen des kauenden Unterkiefers vom entsprechenden Spiel bestimmter Muskelgruppen direkt abhängig sein müssen. Nebeneinander findet aber noch eine, *m e h r p a s s i v e* Art der mahlenden Gleitbewegungen statt, diejenige nämlich, die an die sagittalen (gynglimischen) pendelartigen Bewegungen eines gut entwickelten Ramus ascendens mandibulae gebunden erscheint. Bevor wir zu dieser wichtigen Komponente des Kauaktes übergehen seien einige, unser eigentliches Thema nahe berührenden Betrachtungen älterer Autoren hier angeführt.

«Eine Eigentümlichkeit der Säugerkopffzange», schrieb GRABER (1886), «besteht darin, dass der untere Hebel bei der Profilansicht keine gerade, sondern wie bei den Nussknackern und Zuckerbrechern eine m. o. w. rechtwinkelige Linie bildet, und zwar in dem Sinne, dass der vordere Teil, der die Zähne trägt, waagrecht liegt, während das hintere oder das Gelenkstück vertikal in die Höhe steigt. Der Vorteil dieser Einrichtung ergibt sich von selbst. Bei der Form mit geraden Backen stehen nämlich allfällige Zahnvorsprünge schief, bei der mit winkelligen Backen gerade aufeinander, und es ist klar, dass im letzteren Falle ein zwischen den Zähnen und überhaupt zwischen den Zangenbacken eingeklemmter Gegenstand bei Anwendung gleicher Kraft einen grösseren Druck erfährt und also auch, worauf es ja hier vor allem ankommt, leichter zerquetscht oder zerschnitten werden kann.»

Interessante Zusammenhänge betont in seinem bekannten Lehrbuch SCHIMKEWITSCH (1910). Nach ihm lässt der Säugerunterkiefer zwei Haupttypen erkennen:

Bei den Fleischfressern zeigen seine beiden Hälften fast keine Biegung oder winkelige Abknickung. Die Backenzähne sind hier seitlich zusammengedrückt und wirken als Schere, während das Gelenk, dessen Form keine seitlichen Bewegungen gestattet, auf gleicher Höhe mit der Zahnreihe liegt. Das Maul kann sehr weit geöffnet werden und die stärkste Leistung kommt den hinteren Backenzähnen zu.

Bei den Pflanzenfressern sind dagegen die beiden Unterkieferpartien deutlich winkelig abgeknickt, ja manchmal beinahe rechtwinkelig. Die Backenzähne weisen eine breite Kaufläche und die kauende Funktion auf. Das auch laterale Bewegungen zulassende Gelenk befindet sich bedeutend höher als die Kauebene, und der beim Kauen ausgeübte Druck wird viel gleichmässiger auf die einzelnen Zähne verteilt. Das Maul kann weniger weit als bei Fleischfressern geöffnet werden.

Über die Verkehrslinien der Zahnkronen während der sagitalen Bewegung eines winkelig gebogenen Unterkiefers ergeben sich lehrreiche Aufschlüsse bereits aus den Studien ELTNER's (1911) über den Scharnierbiss des Menschen. «Bestände reiner Scharnierbiss, dann würden bei der Kieferöffnung alle Zahnhöckerspitzen der unteren Seitenzähne Kreisbögen um die ruhende Kondylenachse zurücklegen. Aber diese Kreisbögen, in deren Verlaufsrichtung sich beim Kieferschluss auch die Kraftwirkung der einzelnen Zähne geltend machen muss, treffen auch nicht unter denselben Winkeln auf die Kauebene. Sie stossen im vorderen Abschnitt steiler, im hinteren schräger auf sie, und zwar wird der Gegensatz um so ausgeprägter sein, je höher der aufsteigende Kieferast ausgebildet ist, je tiefer also die Kauebene unter den Kondylen lagert» (BLUNTSCHLI und WINKLER, 1927). Aus ähnlichen Überlegungen heraus schien es uns nun, dass die hinteren Backenzähne bei genügender Höhe der Ramus ascendens eine nach vorne gleitende Bahn verfolgen und die Kaufläche der oberen Zahnreihe unter reibender oder sägender Wirkung erreichen müssen.

Zur Klärung dieser Verhältnisse sind in den Abbildungen 1—3 und 4—6 zwei Holzmodelle der Säugetierschädel in verschiedenen Stadien des reinen Scharnierbisses wiedergegeben. Bei den Abbildungen 1—3 handelt es sich um die Zahnbahnen bei gynlimi-

Abb. 1.

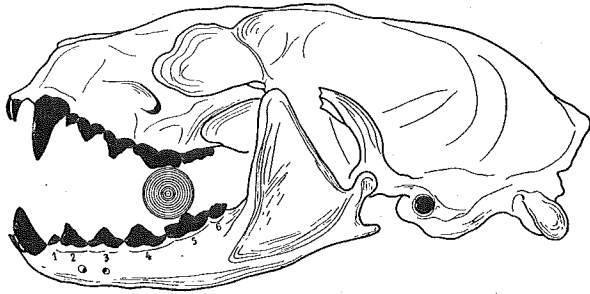


Abb. 2.

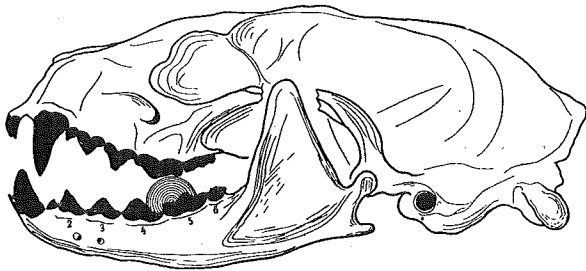


Abb. 3.



Abb. 1—3.

*Mustela foina*, Steinmarder. Holzmodell des Schädels in verschiedenen Stadien des Scharnierbisses. (Erklärungen im Text.)

scher Kieferführung des sehr tief gelegenen Condylus eines typischen Fleischfressers, des Steinmarders (*Mustela foina*). Man sieht hier, dass dieselben Zähne (nämlich der 4. und 5. Postcaninus im vorliegend angenommenen Fall), die ein bestimmtes Nahrungstück beim Zubeissen zuerst berührt haben, es auch im Aufschlagen auf die oberen Zähne endgültig zerschneiden. — In den Abbildungen 4—6 sind nun als ein entgegengesetztes Beispiel die entsprechenden Verhältnisse bei einem ausgesprochenen Pflanzenfresser, dem fossilen Riesengürteltier *Glyptodon* sp., dargestellt. Dank der enormen Entwicklung des aufsteigenden Kieferastes und der sich daraus ergebenden auffallend hohen Lage des Condylus samt

dem Unterkiefergelenk gestalten sich die uns interessierenden funktionellen Verhältnisse hier ganz besonders lehrreich. Als die ersten geraten hier auf das Nahrungsstück die Seitenzähne 3 und 4 (Abb. 4). Beim weiteren Zubeissen (Abb. 5) führt die schräge Bahn den 3. und 4. Zahn allmählich aus dem Bereiche des Nahrungsstückes vorne heraus, während der 5. Zahn jetzt den Hauptdruck ausübt. Kurz vor der Okklusion endlich (Abb. 6) hat sich auch dieser Zahn seiner Aufgabe entledigt und sie an den 6. Zahn abgetreten. Es haben sich somit im angenommenen Falle nicht weniger als vier Zähne der Reihe nach am Zerkleinerungsprozess beteiligt, wobei neben der dorsoventralen (gynglimischen) Bewegungsrichtung die nicht minder bedeu-

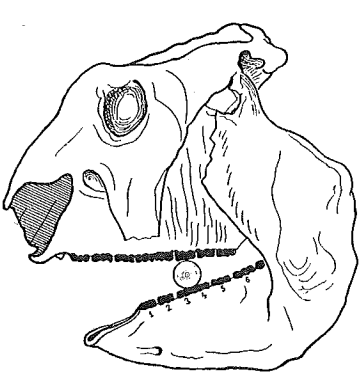


Abb. 4.

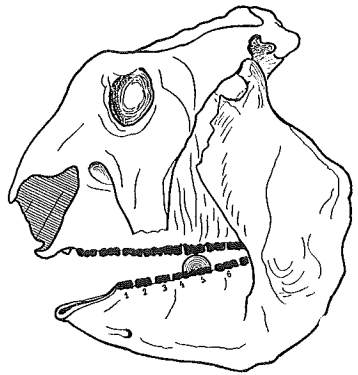


Abb. 5

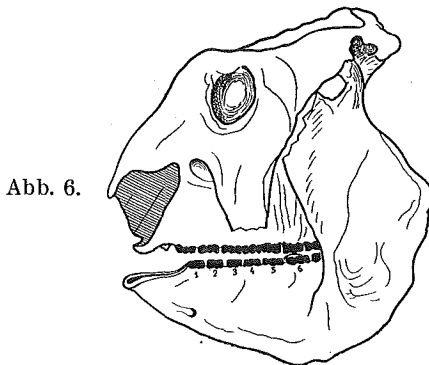


Abb. 6.

Abb. 4—6.

*Glyptodon* sp., Riesengürteltier. Holzmodell des Schädels in verschiedenen Stadien des Scharnierbisses. (Erklärungen im Text.)

tende antero-posteriore Komponente in Erscheinung deutlich getreten ist. Die so entstandene mahlende Bewegung der unteren Zahnreihen muss bei dem direkt unter dem Condylus liegenden 7. und 8. Zahn zur stark dominierenden, wenn nicht gar der einzigen werden.

Da der aufsteigende Ast des Unterkiefers bei den meisten in Frage kommenden Tiergattungen merklich kürzer ist und weniger steil sich aufrichtet als bei Riesengürteltieren, ist auch die funktionelle Bedeutung der in verschiedenen systematischen Gruppen stark wechselnden Höhenlage des Unterkiefergelenks eine weniger ausgeprägte. Dass eine solche Bedeutung dennoch besteht, lässt sich ohne weiteres feststellen durch Betrachtung der Bewegungsbahnen der Zahnkronen während der künstlichen Bewegung des Unterkiefers an skelettierten Schädeln.

Das scherenartige Funktionieren der Zahnreihen kommt eigentlich nur bei reiner Fleischnahrung in Frage. Darum findet sich die tiefe, ungefähr dem Niveau der Zahnreihen entsprechende Lage des Unterkiefergelenks regelmässig nur bei reinen Fleischfressern unter den Carnivoren und Marsupialia vor. (Derselbe Zustand bei *Monotremata*, *Myrmecophagidae* und anderen zahnlosen, bzw. nur Fangzähne besitzenden Tierformen gehört nicht hierher, sondern in das Kapitel des Funktionsausfalles.) Sobald jedoch die Kost eine gemischte wird, richtet sich der hintere Abschnitt des Unterkiefers m. o. w. auf, wodurch, wie wir es nunmehr wissen, die mahlende oder reibende Bewegung der Seitenzähne ermöglicht wird. Einige näheren Angaben mögen das Gesagte illustrieren.

An den Anfang unserer Betrachtungen wollen wir die hundeartigen Raubtiere stellen. Das Gebiss der Caniden hat meistens durch seine verbreiterten Molaren einen omnivoren Charakter, der jedoch zwischen den Grenzen ausschliesslicher Karnivorie und der vorwiegenden Frugivorie und Insectivorie schwankt. Das Unterkiefergelenk liegt im allgemeinen höher als bei den Katzenartigen. Der nun zu den *Cuoninae* zählende, im Schädelbau an die Marder erinnernde Buschhund *Speothos (Icticyon) venaticus* weist in der Struktur seiner zahlenmässig reduzierten Seitenzahnreihen und durch auffallend kurzes Coecum auf die besonders stark vorwiegende Fleischdiät hin. Und der Condylus befindet sich dementsprechend tiefer als bei den mehr omnivoren Wölfen und Füchsen. — Andererseits ist der in der Nähe der *Cuoninae* und dennoch recht isoliert

stehende Löffelhund, *Otocyon*, zum vorwiegenden Insekten- und Fruchtfresser geworden, der unter rezenten heterodonten Monodelphia mit 46—50 Zähnen die höchste Zahl von Backenzähnen erreicht. Es sind kleine, spitzige Zähne, geeignet zum Insektenfang (WEBER). Bezeichnenderweise sehen wir bei *Otocyon* den aufsteigenden Unterkieferast ganz auffallend hoch für einen Vertreter der Hundartigen entwickelt. Bereits der alte GIEBEL weist darauf hin, dass der «*Otocyon* den queren, schwach gewundenen Condylus hoch über die Zahnlinie hinaufrückt.»

In der Familie der Bären sind es hauptsächlich die *Procyonidae*, die uns die Korrelation zwischen der Ernährungsweise und der Höhenlage des Unterkiefergelenkes deutlich machen. Das Gebiss dieser Kleinbären zeichnet sich insofern aus, als der letzte obere Prämolare und der erste untere Molar nicht als typische Reisszähne entwickelt sind. Der obere sogenannte Reisszahn ist viereckig und hat vier stumpfe Höcker; alle Molaren sind verbreitert, höckerig, oder sogar flach (Wickelbär). Ausgesprochen omnivore Tiere mit stärkerer Neigung zur vegetabilischen Diät, als es bei Grossbären der Fall ist. Dementsprechend finde ich bei Katzenfrett (*Bassariscus astutus*), Waschbär (*Procyon lotor*) und Nasenbär (*Nāsua* sp.) einen ziemlich hoch über den Zahnreihen gelegenen Condylus, während er bei unserem Braunbär nur wenig die Kauebene übertritt. Der tibetanische Katzenbär, *Ailurus fulgens*, zeichnet sich durch mächtig breite vielhöckerige Backenzähne aus, die eine vollständige Anpassung an Pflanzennahrung erkennen lassen. Sie besteht auch fast ausschliesslich aus Pflanzenstoffen: Wurzeln, Früchten, Gräsern, Eicheln, Bambusschossen usw. Nur gelegentlich werden junge Vögel und Insekten verzehrt. Interessanterweise ist der aufsteigende Unterkieferast hier auch deutlich höher als bei andern Kleinbären. (Eine unerklärliche Ausnahme bildet der Wickelbär, *Potos flavus* s. *Cercoleptes caudivolvulus*. Nach Abbildungen in BRONN'S «Klassen und Ordnungen» zu urteilen kommt dieser Kleinbärenart eine tiefe Lage des Kiefergelenkes zu.)

Was nun die Grossbären anbetrifft, so lässt sich entsprechend der ernährungsphysiologischen Reihe ausschliessliche Karnivorie, Omnivorie mit vorwiegender Karnivorie, fast vegetarische Diät eine folgende Lage des Kiefergelenkes feststellen. *Ursus (Thalzarctos) maritimus*, der Eisbär — der Condylus befindet sich unter dem Niveau der Kauebene; *Ursus arctos*, der braune Bär — Condylus über der Kauebene; die etwas abseits stehende, durch ihre gewaltigen Mahlzähne auffallende tibetanische Form *Ailuropoda (Ailu-*

*ropus) melanoleuca* — Condylus für einen Bären auffallend hoch gelegen.

Schliesslich weist unter den von mir daraufhin untersuchten Schleichkatzen: *Mungos (Herpestes) paludinosus*, *Viverra zibetha* und *Paradoxurus hermaphroditus*, die letztere, als die omnivore, eine höhere Lage des Kiefergelenkes auf.

Bei der ähnlichen Untersuchung anderer Säugetierordnungen ergab sich ganz allgemein dieselbe strenge Abhängigkeit der Grösse des aufsteigenden Astes des Unterkiefers und der Höhenlage des Condylus von der Ernährungsweise, wie wir jene soeben bei den Raubtieren kennengelernt haben, wobei die Erfordernis nach mahlenden bzw. sägenden Gleitbewegungen deutlich in Erscheinung trat. Es zeigte sich auch, dass das Zermahlen harter Chitinskelette der Insekten von ähnlichem gestaltenden Einfluss auf den Unterkiefer ist wie das Zerreiben harter Pflanzenstoffe.

Der Ausbildungsgrad des Ramus ascendens, bzw. die Höhenlage des Condylus verglichen mit dem Niveau der Kauebene, gestattet, ähnlich wie das Gebiss, bestimmte Schlüsse über die Ernährungsweise der ausgestorbenen Tierformen.

Der Stiftung für wissenschaftliche Forschung an der Lettländischen Universität spreche ich für die Unterstützung dieser Untersuchung meinen besten Dank aus.

---