

- sowie Beiträge zur Lebensweise der solitären und sozialen Bienen (Hummeln, Meliponinen etc.), Leipzig 1903.
4. Buttel-Reepen, *Apistica*. Beiträge zur Systematik, Biologie, sowie zur geschichtlichen und geographischen Verbreitung der Honigbiene (*Apis mellifica* L.), ihrer Varietäten und der übrigen *Apis*-Arten. Mitt. a. d. zool. Samml. d. Mus. f. Naturk. in Berlin, p. 118—201, 1906.
 5. Friese, H., Die arktischen Hymenopteren mit Ausschluss der Tenthrediniden. Fauna arctica. Bd. 2, Jena 1902.
 6. — Neue oder wenig bekannte Hummeln des Russischen Reiches. Extr. d. l'Ann. Mus. Zool. d. l'Acad. Impér. d. Sc. d. St. Petersburg. T. 9, 1904, St. Petersburg 1905.
 7. Ihering, R. v. Biol. Beobachtungen an brasilianischen *Bombus*-Nestern. Allg. Ztschr. f. Entomologie 1903.
 8. Buttel-Reepen, Biologische und soziologische Momente aus den Insektenstaaten. C. R. du 6^{me} Congrès internat. d. Zool. Berne 1904, p. 462—479.
 9. Forel, Aug., Experiences et remarques critiques sur les sensations des Insectes. Riv. di Sc. Biologiche. Vol. II, 1900. Auch separat im Buchhandel, München, Reinhardt.
 10. Buttel-Reepen, Sind die Bienen Reflexmaschinen? Leipzig 1900, S. 68.
 11. Hensen, Beobachtung über das Honigsammeln der Bienen. Vereinsblatt d. Schleswig-Holstein. Zentralvereins für Bienenzucht, Nr. 1 u. 2, Kiel 1872.
 12. Andreae, Eugen, Inwiefern werden Insekten durch Farbe und Duft der Blumen angezogen? Beiheft z. Bot. Zentralbl. 15. Bd., 3. Heft, 1903.
 13. Detto, Carl, Blütenbiologische Untersuchungen. I. u. II. Teil, Flora oder Allg. Ztg. 1905, 94. Bd., 2. u. 3. Heft.
 14. Ziegler, H. E., Die Geschwindigkeit der Brieftauben. Jena 1897, auch in Zool. Jahrb., 10. Bd., 1897.
 15. Weismann, Aug., Wie sehen die Insekten? Deutsche Rundschau 1895.
 16. Lie-Pettersen, O. J., Neue Beiträge zur Biologie der norwegischen Hummeln. Bergen's Museum, Aarborg 1906, Nr. 9, 42 S.
 17. Bethe, A., Dürfen wir Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. 70, 1898.
 18. Bengtson, S., Studier och Jakttagelser öfver Humlor. Arc. f. Zool. Stockholm. Bd. 1 (nach Lie-Pettersen).
 19. Buttel-Reepen, Psychobiologische und biologische Beobachtungen an Ameisen, Bienen und Wespen. Naturwiss. Wochenschr. Nr. 30, 1907.

Universelle und spezialisierte Kaubewegungen bei Säugetieren.

Von Dr. Wilhelm Lubosch,

a.-o. Professor an der Universität Jena.

Die nachfolgende Betrachtung hat als vornehmsten Zweck denjenigen, am Beispiele des Squamoso-Dentalgelenks und hauptsächlich auch für dieses Gelenk nachzuweisen, dass man die „Entwicklung“ eines Organes wenn nicht ausschließlich, so doch vorzugsweise durch das Studium der Stammesgeschichte begreifen kann. — Da es keine Entwicklung — weder Differenzierung, noch Neugestaltung — gibt ohne gleichzeitige Modifikation der Funktion, sei es in weitergehender Arbeitsteilung, sei es im Neuerwerb von Leistungen; da eine Trennung anatomischer und funktioneller Verhältnisse für

jeden Denkenden unmöglich ist: so erscheint gerade bei der Erforschung eines Problems, wie es das Kiefergelenk der Säugetiere umfasst, der Gegensatz zwischen den Leistungen phylogenetischer und ontogenetischer Untersuchungen besonders scharf. Denn wer jedes ontogenetische Stadium in der Entwicklung des Kiefergelenkes, z. B. des Kaninchens oder der Maus, auf ein phyletisches Stadium bezieht, kann unmöglich hiermit Vorstellungen irgendwelcher Funktion solcher Zustände verbinden, es sei denn, dass er sie sich in seiner Phantasie ersinnt. Denn diese ontogenetischen Zustände funktionieren nicht; sie treten durch Vererbung in der Embryologie des Tieres auf. Wir sollen aber gerade aus dem Studium erwachsener, lebender Formen uns unsere Vorstellungen über die Funktion von Organen bilden. In dem großen Werden des Säugetierstammes nimmt jedes Kiefergelenk eine bestimmte, kausal durch vererbte und angepasste Zustände motivierte Stellung ein, sei es als Ausgang, sei es als Ende, sei es mitten im Innern einer der speziellen vielfachen Entwicklungsrichtungen. Dieses Gelenk, das bei jeder Legion, Ordnung und Familie der Säugetiere in inniger, aber spezifisch verschiedener Beziehung zum Gehörorgan, zum Gaumen, zum Pharynx, vor allem zum Gebiss steht, bietet bei vergleichender Zusammenfassung aller einzelnen Befunde eine langsame, überaus komplizierte, aber deutliche und konsequente Veränderung dar, die sich uns schließlich zur phyletischen Entwicklungsreihe gestaltet. Ein Parallelismus zwischen dieser Entwicklungsreihe und der jeweiligen ontogenetischen, eine Wiederkehr aller Momente, die stammesgeschichtlich die Bildung des Gelenkes beeinflusst haben in der individuellen Embryonalentwicklung desselben Gelenkes ist um so unwahrscheinlicher, als es schließlich bei der Ontogenese nur immer darauf hinauskommt, einen Gelenkspalt entstehen zu lassen, um einen histogenetischen Vorgang also, der zwar an demselben Gewebematerial sich abspielt, das seit jeher das Gelenk der Säugetiere gebildet hat, der aber dies Material keineswegs in der stammesgeschichtlichen, durch die Funktion erzwungenen Gesetzmäßigkeit verwendet, sondern nach einer anderen, im Embryo selbst waltenden Gesetzmäßigkeit.

Man hat seit langer Zeit im Kiefergelenk nur die eine — allerdings die allerwichtigste Frage — enthalten gefunden, ob es sich aus dem Gelenk der Amphibien oder Reptilien direkt entwickelt habe, oder ob es eine Neubildung darstelle. Man hat völlig übersehen, dass, ehe wir diese Frage, von der die Beurteilung der Abstammung der Säugetiere mit abhängt, entscheiden wollen, zunächst untersucht werden muss, ob nicht innerhalb der Säugetiere selbst bereits eine Entwicklung des Gelenkes vorliegt. Man hat es als gleichgültig angesehen, welches Gelenk man als Anknüpfung an hypothetische ältere Zustände benützt, während es doch in allererster Linie not-

wendig ist, festzustellen, wie die Kiefergelenke der einzelnen Säugetiere zueinander stehen, und worin, oder wo wir primitive Merkmale erkennen können. Kein Hilfsmittel kann uns gleichgültig sein, wenn es uns methodisch brauchbar erscheint; und so schien mir auch die Untersuchung der Kautätigkeit lebender Tiere als eine förderliche Methode für unsere Aufgabe.

Wenn ich ihre Ergebnisse hier mitteile, so geschieht es weniger, um an dieser Stelle gründliche Belege für eine bestimmte Auffassung der Genese des Säugetiergelenkes zu geben, als vielmehr in der Meinung, dass diese Ergebnisse auch losgelöst von dem größeren Zwecke, dem sie dienen, biologisch viel Wertvolles enthalten. Schon als Zweck an und für sich ist die Beobachtung des Kauaktes bei Tieren fesselnd. Sind doch Liebesspiel und Nahrungsaufnahme die beiden Funktionen im Leben des Tieres, in deren Dienst einzig und allein sein gesamtes Erkenntnisvermögen steht. Sie aufmerksam zu verfolgen, gewährt nicht nur immer neuen Genuss, sondern auch Einblicke in die Psyche der Tiere: Gier und träge Ruhe, Stumpfsinn und Sagazität, Plumpheit und Geschmeidigkeit, Unbeholfenheit und Geschicklichkeit offenbaren sich uns in stets neuen Kombinationen. Das jeder Verstellung unfähige Tier offenbart sein geheimstes Wesen, wenn es sich der Befriedigung seines Hungers hingibt.

Es soll aber trotzdem wenigstens in großen Zügen auch eine theoretische Verwertung der Ergebnisse gegeben werden. Möge die nachfolgende kleine Betrachtung dadurch zu weiteren Mitteilungen über diese Fragen anregen, indem sie zeigt, in welchem Sinne scheinbar auch nebensächliche Beobachtungen verwertbar sind. Es werden nachstehend vor allem die Marsupialier, einige Edentaten und die Ungulaten berücksichtigt werden. Einige Angaben über das Kauen der Bären sollen dabei gleichzeitig ihre Erwähnung finden. Schauplatz der Beobachtungen war während der letzten Ferienzeiten der Zoologische Garten in Berlin, dessen Direktor Herr Prof. Dr. Heck nebst seinem Vertreter, Herrn Dr. Heinroth meine Studien freundlich gefördert hat. Ich will nicht verfehlen, beiden Herren meinen besten Dank dafür auszusprechen.

Bevor ich aber zu den Mitteilungen übergehe, soll eine kurze Erläuterung des Begriffes „kauen“ selbst vorangestellt werden.

I.

Man meint, dass das „Kauen“ eine den Säugetieren eigentümliche Art der Nahrungszerkleinerung sei. Hierfür hat sich Gegenbaur¹⁾,

1) Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. II (1901), p. 64 (Hauptbelegstelle).

in jüngster Zeit Fürbringer¹⁾ und später Fuchs²⁾ ausgesprochen. Nur bei den Säugetieren soll es zu einer besonderen Zerkleinerung der Nahrung in der Mundhöhle kommen, während die übrigen Gnathostomen die Beute, so wie sie sie in die Mundhöhle hineinbringen, auch verschlingen. Zahlreiche Einrichtungen in der Mundhöhle der Säuger erfahren von dieser Tätigkeit ihre funktionelle Erklärung. So hat Goepfert die Bildung des sekundären Gaumens aus der Funktion des Zungenrückens verständlich gemacht³⁾. Vor allem aber ist die Bildung der beweglichen Wangen die Voraussetzung jener wichtigen Sonderung der Zahnreihen in die hintere Region der zermahlenden und die vordere Region der schneidenden Zähne (Gegenbaur l. c. p. 73) — ganz gleich, wie man sich die Entstehung dieser komplizierten, korrelativen Anpassungen vorstellen mag.

Wenn nun so im allgemeinen der Bau der Organe des Cavum oris jene Vermutung, dass nur die Säugetiere kauen, rechtfertigt, so ist ein Beweis bisher noch nicht geliefert worden, dass ähnliche Bewegungen nicht auch bei anderen Gnathostomen vorkämen. So legt z. B. die Gaumenbildung bei Schildkröten und Krokodilen den Gedanken nahe, dass hier ähnliches wie bei Säugetieren stattfindet. Andererseits gibt es bei Säugetieren Bewegungen, die nur zur allerprimitivsten Zerkleinerung der Nahrung führen, z. B. bei gewissen fleischfressenden Marsupialiern, bei denen allerdings eine Differenzierung der Zahnreihen vorliegt, der Gebrauch der Backenzähne indes durchaus an den erinnert, den z. B. das Krokodil von seinem Gebisse macht. Nicht die Bewegung im ganzen also, sondern irgendeine Phase dieser Bewegung muss als für die Säugetiere charakteristisch betrachtet werden, und es leuchtet ein, dass wir in erster Linie die „Greifbewegung“ aus der gesamten Kautätigkeit aussondern müssen. Charakteristisch für die einfache Greifbewegung ist nun der ausschließliche Gebrauch des Kiefergelenkes als Scharnier. Dies ist die einzige Bewegung des Kiefergelenkes aller Gnathostomen außer den Säugetieren; aber auch bei den Säugetieren sehen wir die Scharnierbewegung bei allen Ordnungen auftreten, und zwar stets da, wo es sich um das Erfassen der Nahrung handelt. Alle Säugetiere verhalten sich hierin gleich, ob karnivor, ob herbivor, ob omnivor — gleichgültig, ob die

1) Zur Frage der Abstammung der Säugetiere. Festschr. f. Häckel, Jena, Gustav Fischer (Jenaer Denkschriften Bd. XI), 1904, p. 603.

2) Bemerkungen über die Herkunft und Entwicklung der Gehörknöchelchen bei Kaninchenembryonen (nebst Bemerkungen über die Entwicklung des Knorpelskelettes der beiden ersten Visceralbögen), Arch. f. Anatomie u. Physiologie, Anatomische Abteilung, Supplement 1905, p. 167.

3) Goepfert. Die Bedeutung der Zunge für den sekundären Gaumen und den Ductus naso-pharyngeus. Morpholog. Jahrb. Bd. 31, 1903, p. 311.

Schneidezähne in größerer Reihe eine scharfe Kante bilden, ob die Oberlippe das Gras abrufen hilft, oder ob zwei nagende Zähne die Baumrinde abschälen, gleichgültig, ob Poltophagen oder Psomophagen (Gegenbaur l. c. p. 90). Man könnte hierin einen primitiveren Zug in der Anordnung und im Gebrauche des Gebisses erblicken, so wie ja auch die Incisivi und Canini durch ihren Bau den konischen Zähnen der Reptilien näher verwandt sind, als die vielwurzeligen und vielspitzigen Mahlzähne.

Hingegen liefern die Bewegungen der Backenzähne bei Säugern eine Eigentümlichkeit, die, wie man aus der Stellung der Zahnreihen des Ober- und Unterkiefers zu entnehmen instande ist, nur den Säugetieren zukommen kann, das ist das Gleiten der Kronen aufeinander während längerer oder kürzerer Zeitdauer. Um diese Bewegungen zu ermöglichen, muss das Kiefergelenk also so eingerichtet sein, dass es nicht zerrissen wird, wenn die Zahnkronen in irgendeiner Richtung gegeneinander gleiten. Ja sogar vor dem Auftreten der Bezahnung ist es die Saugbewegung der Beutelt Jungen, die eine solche Einrichtung des Kiefergelenkes voraussetzt, so dass Fürbringer die stammesgeschichtliche Entstehung des Squamosodentalgelenkes geradezu auf die Säugetätigkeit zurückführt¹⁾. So ist es klar, dass das Kiefergelenk der Säugetiere neben der Scharnierbewegung, die ihm unter allen Umständen zukommt, noch anderer Bewegungen fähig sein muss; es ist, nach einem Ausdrucke Tornier's² u. ³⁾ ein universelles Gelenk gegenüber dem Kiefergelenk der übrigen Gnathostomen, das ein spezialisiertes Gelenk („monofunktionelles“ nach Tornier) ist. Auch diese physiologischen Gesichtspunkte müssen für die Vergleichung des Kiefergelenkes bei Säugetieren und Sauropsiden, Amphibien und Fischen maßgebend sein, da man sich vor die Frage gestellt sieht, ob ein universelles Gelenk aus einem bereits spezialisierten entstehen kann, wie es ja der Fall sein müsste, wenn das Gelenk bei allen Gnathostomen eine homologe Bildung wäre. Das Gegenteil, die Entstehung spezialisierter Gelenke aus universellen ist, wie Tornier gezeigt hat, sonst die Regel. Nach diesem Forscher bilden den Ausgang stets „universelle“ Gelenke mit „latenter“ Funktion. Aus solchen universellen Gelenken entwickeln sich dann Reihen, deren Enden „monofunktionell“ sind. So müsste diese allgemeine Erfahrung gerade hier, bei der Entstehung des Säugetierkiefersgelenkes eine bemerkenswerte Ausnahme erlitten haben, wofern wir es als

1) l. c. p. 603. (Vgl. auch meine Abhandlung über das Kiefergelenk der Monotremen. Jen. Ztschr. Bd. 41, 1906, p. 602, Anm. 15.)

2) Das Entstehen der Gelenkformen. Verhandl. d. anatom. Gesellschaft zu Straßburg 1894.

3) Das Entstehen der Gelenkformen. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. 1, 1894.

Homologie des Quadratoarticulargelenkes ansehen. Innerhalb des Säugetierstammes aber müsste die Törnier'sche Auffassung dann wieder zu Recht bestehen: denn es gibt eine große Anzahl von Säugern, bei denen sekundär wiederum die Scharnierbewegung vornehmlich herrschend geworden ist.

Durch diese Überlegungen gewinnen die Beobachtungen des Kauaktes mehr Wert, als wenn man sie zu rein beschreibenden Zwecken anstellt. Denn darum handelt es sich nun, festzustellen, ob wir bei einzelnen Ordnungen ein Fortschreiten von universellen zu speziellen Bewegungen erkennen können, ferner ob wir über die Art der primitiveren, am meisten universellen Bewegungen etwas auszusagen vermögen. Soweit ich bis jetzt urteilen kann, sind die drei großartigen Spezialisierungen des Kauaktes, nämlich die bei Carnivoren, Ungulaten und Nagern, aus solchen, universellen Bewegungen herleitbar, die wir noch heute bei gewissen Ordnungen und Familien deutlich antreffen können.

II.

Die bei der nun folgenden spezielleren Beschreibung zuerst berücksichtigten Marsupialier liefern einen indirekten Beweis für das eben Gesagte. Wir finden unter ihnen Tiere, die ihr Gebiss gebrauchen, wie plazentale Carnivoren; — ferner solche, die kauen wie die Wiederkäuer; — andere erinnern an das Kauen von Lemuriden und Pavianen; — andere endlich führen Bewegungen aus, die denen von Nagetieren ähnlich sind. Wir können nicht sagen, dass die Ordnungen der sogenannten Plazentaltiere, die jene spezielle Kautätigkeit zeigen, etwa Abkömmlinge jener Beuteltierfamilien seien; selbst eine polyphyletische Entstehung der höheren Säugetiere und eine mehrmalige Genese einer Plazenta angenommen — können wir doch die lebenden Marsupialier mit ihren speziellen Anpassungen nicht als Ausgangspunkte der höheren Säugetiere auffassen.

Vielmehr liegt die eigentümliche Tatsache vor, dass innerhalb des Beuteltierstammes sich die Kautätigkeit in dieselben Spezialbewegungen zerlegt hat, wie später noch einmal bei dem großen Phylum der plazentalen Säugetiere. Wenn uns für die Plazentaltiere zweifelhaft sein könnte, dass es sich um einseitige Spezialisierungen der Kautätigkeit, ausgehend von einer älteren universellen Bewegung handle, so ist dies für die Marsupialier nicht zweifelhaft; denn hier weist uns die Paläontologie und vergleichende Anatomie auf eine ursprünglichere Form frugivorer, fakultativ insektivorer Tiere hin.

Es sollen von den Marsupialiern zunächst die fleischfressenden Familien der *Dasyuridae* und *Didelphyidae* Beschreibung finden. Die wesentlichsten Charaktere im Kaugeschäft dieser Tiere finden

wir bei dem größten Vertreter dieser Familie vereinigt: dem Beutelwolf, *Thylacinus*. Dieses Raubtier, in einem Käfighaus mit den echten plazentalen Raubtieren vereinigt, zeigt gerade dadurch die Kontraste zwischen sich selbst und den anderen Carnivoren aufs deutlichste. Am meisten wird der Beschauer durch die vollendete Teilnahmslosigkeit dieses Tieres in Erstaunen versetzt, aus der es selbst Hunger und Gier nicht aufscheuchen. Wenn bei den Vorbereitungen zur Fütterung das Geheul der Feliden weithin vernehmlich ertönt, bringt es der Beutelwolf höchstens zu einem etwas lebhaften Tempo im Umkreisen seines Käfigs. Wird ihm sein Futter vorgeworfen, so legt er sich nicht, wie Hunde, Wölfe und Katzen zum Fraße nieder, sondern bleibt aufrecht stehen. Die Pfoten werden weder zum Zuschieben, noch zum Festhalten der Nahrung verwendet; hin und wieder tritt der Vorderfuß wie in vergeblichem Bemühen, auf die Fleischstücke. Das Tier sucht zunächst die kleinen Stücke, die es des Abbeißen überheben. Diese fasst es mit den Schneidezähnen und wirft sie nach hinten in den Rachen. Schwieriger ist das Zerkleinern größerer Stücke, z. B. mehrerer aneinanderhängender Rippen zu einem mundgerechten Bissen, das ohne Hilfe der Extremitäten nur mit den Zähnen, also sehr unbeholfen, erfolgt. Das Tier benutzt hierzu die Reihe der Prämolares und Molares einer Seite, die es nach Art einer Schere verwendet.

Das Kauen selbst bietet mehrere Eigentümlichkeiten. Hier finden wir die vorher erwähnte, ganz primitive Art der Kieferbewegung. Sie ist ausgezeichnet durch ganz geringen Gebrauch der Zunge und der übrigens kaum vorhandenen Wangen. Das „Kauen“ besteht in einem andauernden senkrechten Aufeinanderklappen der Kiefer. Seitliche Verschiebungen sind nur in ganz geringem Grade wahrzunehmen, insofern nämlich gelegentlich die Eckzähne derselben Seite aufeinander prallen. In Wirklichkeit werden wohl Verschiebungen so weit stattfinden, dass die innerhalb der Zähne des Oberkiefers eingefassten Zähne des Unterkiefers nach rechts und links Spitze gegen Spitze treten können; doch dies lässt sich am lebenden Tier nicht feststellen. Da das Tier keine weiteren Hilfsmittel als nur seine Zähne hat, so dauert das Kauen ziemlich lange. Oft lässt das Tier den halb zerkauten Bissen fallen, wie um den ermüdeten Kiefermuskeln Ruhe zu gewähren, läuft im Käfig umher und setzt dann den Fressakt fort. Auch andere Zwischenfälle treten ein: ist der Bissen zu groß, so kaut der Beutelwolf rechts und links das aus dem Maul Hängende durch und lässt es fallen, während sonst die Raubtiere durch geschickten Gebrauch des Unterkiefers, der Zunge und der Lippen dieses oft drohende Ereignis zu vermeiden wissen. Alles in allem bietet der Beutelwolf ein Bild außerordentlich hoher Ungeschicklichkeit und ge-

ringer tierischer Intelligenz dar, worin sich für unser Empfinden die primitive Einrichtung seiner Kauapparate ausprägt.

Alle anderen fleischfressenden Beuteltiere übertreffen *Thylacinus* in Geschicklichkeit. Allen voran *Sacrophilus*, der Beutelteufel, der ebenso wie *Dasyurus* und die verschiedenen Beutelratten sich zum Fressen niederlegt, die Beute mit den Vorderpfoten festhält und geschickt im Abbeißen und Zerkleinern ist. Besonders zierlich und geschickt kauen die *Peramelidae*. Sie halten selbst Semmelstücke mit den Pfoten fest, während sie abbeißen. Die mundgerechten Bissen werfen sie durch schleudernde Bewegungen des Kopfes nach hinten in das Spatium intermolare. Die Kaubewegungen sind bei *Perameles* sehr schnelle, bei den *Didelphyidae* und *Dasyuridae* gemächlichere Scharnierbewegungen mit seitlichen Exkursionen.

Ein ganz anderes Bild des Kauens bieten die *Macropodidae*. Das Känguruh schneidet den ihm gebotenen Bissen (Äpfel, Rüben, Zwieback, Eicheln) mit den Vorderzähnen ab. Die so merkwürdige, von Bartlett und Murie¹⁾ beschriebene Erscheinung, dass das Känguruh die beiden Hälften des Unterkiefers selbständig gegeneinanderbewegt und durch die scharfen inneren Ränder seiner unteren Incisivi Halme und Gräser zerschneidet, habe ich aus der Literatur erst später kennen gelernt und zur Zeit meiner Beobachtungen nicht darauf geachtet; später darauf aufmerksam geworden, versuchte ich vergeblich, sie zu sehen. Die Autoren selbst geben an, dass es nur sehr schwer und selten gelinge, die Bewegung der Schneidezähne zu beobachten, da die Lippen des Tieres die Bezahnung verhüllten. Beim Abbeißen größerer Stücke halten die Pfoten das Futter; das Stück wird mit den Lippen erfaßt, der Bissen abgeschnitten und unter Beihilfe der Zunge von der engen Mundspalte aus gegen die Mahlzähne geschoben. Die erste gröbere Zerkleinerung erfolgt durch Scharnierbewegungen. Hingegen treten bei der feineren Zermalmung sehr charakteristische Bewegungen auf, die lebhaft an gewisse Phasen beim Kauen der Lamas erinnern. Es wird nämlich der Unterkiefer von hinten nach vorn geschoben, aber abwechselnd dazwischen auch von hinten nach rechts oder nach links außen. Neben dem lebhaften Spiel der Wangen kann diese seitliche Exkursion jederzeit leicht gesehen werden. Man kann sie auch fühlen, wenn man die Hand auf die Schläfe des Tieres auflegt.

Eine dritte Art der Kaubewegung zeigen die *Phalangeridae*, von denen ich *Petaurus* und *Phalungista* in einigen Arten beobachten konnte. Der Beutelfuchs hält den Bissen, wie ein Kaninchen kauend, zwischen den Vorderpfoten fest. Das Abbeißen erfolgt mit den Incisivis. Die Zerkleinerung findet unter starker Beteiligung

1) Proc. Zool. Society London 1886, p. 28 ff.

der Zunge durch Scharnierbewegungen statt, bei denen der Unterkiefer gleichzeitig kreisende Bewegungen macht. Besonders deutlich sind diese Mahlbewegungen bei *Petaurus*, wo sie schnell und hastig erfolgen und lebhaft an das Kauen eines kleinen Äffchens erinnern, wie überhaupt die ganze Haltung dieser Tiere, wenn sie auf einem Aste sitzen und einen Apfel oder eine Nuss vor sich in den Pfoten halten, zu solchen Vergleichen führt.

Bei den Marsupialiern haben wir mehrere scharf voneinander unterschiedene Typen der Kautätigkeit kennen gelernt und sind zunächst im Unklaren über den gemeinsamen Ausgangspunkt dieser Typen. Das Gegenteil davon finden wir nun im Stamme der Huftiere: Eine im großen und ganzen einheitliche Form der Bewegung, daneben aber gerade das, was bei den Marsupialiern fehlte, nämlich bei gewissen Familien eigentümliche Modifikationen der Ungulatenbewegung, in denen wir die spezifische Wiederkäuerbewegung nur verhüllt und vermischt mit anderen, allgemeineren Bewegungen finden.

Wenden wir uns zunächst der Wiederkäuerbewegung im eigentlichen Sinne zu, wie sie uns unsere Haustiere zeigen. Als typisches Beispiel mag die Giraffe gelten, die in zwei Exemplaren zur Beobachtung gelangte. Die Giraffe bewegt ihren Unterkiefer deutlich und mit größter Exaktheit in einer dreizeitigen Bewegung. (Vgl. Textfigur 1 a.) Die drei durch diese Bewegung beschriebenen Linien bilden die Seiten eines rechtwinkeligen Dreiecks. Die Bewegung *I* öffnet den Mund; *II* führt den Unterkiefer in der Diagonale von rechts unten nach links oben bis unter das Auge des Tieres. Diese beiden Bewegungen können als „Vorbereitungsbewegung“ zusammengefasst werden. Die „Hauptbewegung“ *III* führt jetzt mit schlagartiger Wucht die Zähne des Unterkiefers an denen des Oberkiefers vorbei, bis beide Zahnreihen in Schlusstellung stehen. Niemals wird die Hauptbewegung, etwa wie *II*, über die Zahnreihe des Oberkiefers nach außen geführt. Von dieser Grundform kommen nun sehr zahlreiche Abweichungen vor. Indem die Richtung der drei erwähnten Bewegungen, die Ausdehnung jeder einzelnen, ihre Abgrenzung gegeneinander wechselt, indem Tempo und Rhythmus sich ändern und indem der Wechsel zwischen den beiderseitigen Bewegungen sich verschieden gestaltet, kommen fast ebensoviel Formen der Bewegung zustande wie es Arten, ja vielleicht Individuen unter den Wiederkäuern gibt. Wir sehen die so merkwürdige Erscheinung, dass eine spezialisierte Bewegung, als welche man gewöhnlich die Wiederkäuerbewegung schildert, wieder in hoher Mannigfaltigkeit auftritt. Gemeinsam ist allen Wiederkäuern nur die Zusammensetzung der Bewegung aus Vorbereitungs- und Hauptbewegung — sowie der streng taktmäßige Rhythmus, mit dem jedes Individuum seine Be-

wegung vollendet. Niemals kommt eine willkürliche Zwischenbewegung hinein, wie wir sie etwa bei Affen finden, wenn eine Nusschale oder ein Stück Holz Widerstand leistet und das Tier ärgerlich darauf losbeißt. Es handelt sich bei den Ruminantiern

Fig. 1.

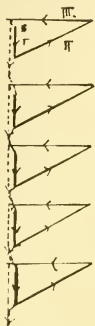
*Giraffe.*

Fig. 2.

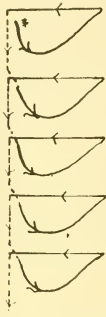
*Bibos sondaicus.*

Fig. 3.

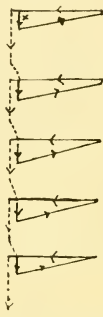
*Anoa depressicornis.*

Fig. 4.

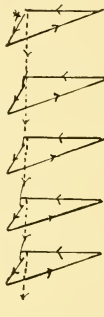
*Elefantilope.*

Fig. 5.

*Zahmer Büffel.*

Fig. 6.

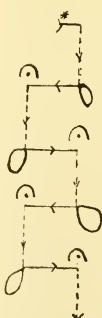
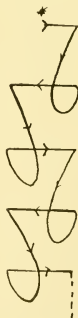
*Alpaca.*

Fig. 7.

*Dromedar.*

Dargestellt ist die Bewegung, die der Mittelpunkt der Zahnreihe des Unterkiefers, zwischen den mittleren Incisivis beschreibt, wobei die aufeinanderfolgenden Bewegungen hier untereinander gezeichnet sind.

um uralte, spezialisierte Bewegungen, die, man möchte beinahe sagen, reflektorisch erfolgen, innerviert in stark ausgefahrenen Assoziationsbahnen. Steht man vor einem Gehege, in dem Wiederkäuer sich zum Fressen niedergelegt haben, so hat man oft den Eindruck von sich bewegenden Automaten.

Dennoch ist jeder „Automat“ vom anderen verschieden. Die nebenstehenden sieben Schemata sollen die wesentlichen Differenzen zeigen, die durch Richtung, Ausdehnung und Abgrenzung der drei Bewegungen herbeigeführt werden. Was die Richtung anlangt, so sieht man, dass die Elenantilope und in stärkerem Maße der Büffel, die erste Bewegung nach seitwärts ausführen, wie um hiermit stärkeren Schwung für die zweite Bewegung zu gewinnen. Fast alle Cavicornier und viele Cerviden holen derartig nach der Seite aus; auch das *Alpaca* und *Lama*. Die Weite der öffnenden Scharnierbewegung (1) ist verschieden groß. Auffällig klein ist sie bei *Anoa depressicornis*; auffällig groß bei Kamel und Dromedar. Es scheint, dass die Ausdehnung der zweiten Vorbereitungsbewegung hiervon abhängig ist. Offenbar ist für die Hauptbewegung eine stärkere lebendige Kraft nötig. Wird der Kiefer nur wenig geöffnet, so tritt er weiter nach lateral (*Anoa*); wird weit geöffnet, so genügt die hierdurch gegebene Entfernung der Zahnreihen und die Verschiebung nach lateral ist gering. Letzteres habe ich beim Renntier sehr auffällig gefunden. — Eine weitere Unterscheidung liefert die Abgrenzung der drei Bewegungen gegeneinander. Deutlich gegeneinander abgesetzt sind sie bei der Giraffe, bei *Anoa*, Hippotragus, Damaliscus, bei der Rappenantilope, Elenantilope, bei vielen Rindern und Hirschen. Die beiden ersten Bewegungen verschmelzen zu einer im Bogen geführten Vorbereitungsbewegung bei *Bibos sondaicus*, Schirrantilope, Säbelantilope, *Oryx calotis* u. a. Alle drei Bewegungen fließen zusammen beim Kamel, Dromedar und Alpaca. Auch im Tempo und vor allem im Rhythmus kommt es zu scharfen Unterscheidungen. Bei *Bibos* z. B. erfolgt die Bewegung taktmäßig, etwa jede Sekunde eine vollständige Kette der drei Bewegungen; beim Alpaca erfolgen die Bewegungen ruckweise, mit langen Pausen. Besonders ist es nun der Rhythmus, der die Kaubewegung der Wiederkäuer charakteristisch gestaltet. Bei ein und demselben Tier kommt indes niemals die geringste Abweichung innerhalb des gegebenen Rhythmus vor.

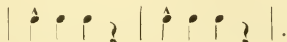
Der regelmäßige Rhythmus, wie er sich bei der Giraffe, *Bibos sondaicus*, Zebu, vielen Rindern und Hirschen findet, ist



Dagegen kaut z. B. die Elenantilope und der zahme Büffel nach folgendem Rhythmus



und *Bibos gaurus*



Die accentuierten Bewegungen werden kräftiger ausgeführt und werden an ihrem Ende durch einen kleinen Halt gedehnt. Stärkere Verschiebung im Rhythmus zeigt *Auoa depressicornis*.



Cervus caschmirianus



und ganz besonders *Alpaca*



Diese Beispiele mögen anstelle vieler einzelner genügen, da sie zeigen, worauf es ankommt. Es ist schließlich noch zu bemerken, dass alle Wiederkäuer beide Seiten des Gebisses gleichmäßig benützen, allerdings in verschiedener Einteilung. Regelmäßig alternierend kauten zwei Dromedare. Ein *Camelus bactriacus* kaute gelegentlich alternierend, zu anderen Zeiten aber auch nicht. Alternierend kaute auch das *Alpaca*. Die Giraffe kaute etwa 14–20mal rechts, dann wurde gewechselt, ohne dass die Anzahl beim jedesmaligen Wechseln gleich war. Nach längerer Beobachtung glich sich indes diese Ungleichheit zu einer Gleichheit für beide Seiten aus. Viele Cavicornier benutzen beim Wiederkäuen eine Seite so lange, bis der Bissen hinuntergeschluckt ist. Beim nächsten Bissen, der aus dem Magen emporkommt, wird dann häufig mit der nächsten Seite begonnen, doch besteht eine Regelmäßigkeit hierbei nicht.

Die im System der Artiodactyla den eigentlichen Ruminantiern am nächsten stehenden Flusspferde und Schweine zeigen eine Seitenbewegung des Kiefers nur in ganz geringem Maße; die antero-posteriore Bewegung herrscht hier vor und bietet wenig Charakteristisches dar¹⁾. (Schluss folgt.)

1) Nicht unterlassen aber möchte ich es, hierbei eine kurze Schilderung der Art und Weise folgen zu lassen, in der das Flusspferd seine Nahrung zu sich nimmt. Ein großes männliches Tier empfängt einen Haufen von Rüben, Kartoffelschalen, Kleie und Reis, der in der Mitte des Käfigs aufgehäuft auf den Boden geschüttet wird. Das Tier, das seine mächtigen, breiten, fast zu Schneiden verhornten Lippen in der Freiheit zum Abreißen derber Gräser benutzt, weiß dieser Gefangenenkost gegenüber nichts damit zu beginnen. So schnappt es denn mit den Lippen vom Boden, soviel es fassen kann, während ihm bei jedem Zufassen das vorher Ergriffene wieder entfällt. Mit jedem Zuspappen füllt es das Maul mehr, bis es schließlich den Kopf emporreckt, die Unterseite des Unterkiefers gegen eine Mauerwand des Käfigs lehnt und mit Schluckbewegungen den ganzen Inhalt der Mundhöhle in den Ösophagus fallen lässt. Das Tier verfährt hierbei mit solchem Geschick, dass es schließlich die kleinsten Reste vom Boden zu sich genommen hat. Dieses Beispiel schien mir sehr bedeutsam für die Fähigkeit der Tiere, sich ganz heterogener Nahrung anzupassen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [27](#)

Autor(en)/Author(s): Lubosch Wilhelm

Artikel/Article: [Universelle und spezialisierte Kaubewegungen bei Säugetieren. 613-624](#)