

VERÖFFENTLICHUNGEN
der
ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG
MÜNCHEN

MUSEUM OF ZOOLOGY
LIBRARY

JUN 23 1965

HARVARD
UNIVERSITY

Biologisch-anatomische Untersuchungen
über den Kauapparat der Säuger.

III. Die Stellung von *Chlamyphorus truncatus* Harlan 1825
in der Gürteltier-Spezialisationsreihe

Von Friedrich Kühlnhorn



Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 9	S. 1-53	München, 15. Februar 1965
------------------------------------	--------	---------	---------------------------

Biologisch-anatomische Untersuchungen über den Kauapparat der Säuger.

III. Die Stellung von *Chlamyphorus truncatus* Harlan 1825 in der Gürteltier-Spezialisationsreihe

Von Friedrich Kühlnhorn

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 9	S. 1-53	München, 15. Februar 1965
------------------------------------	--------	---------	---------------------------

(Aus der Zoologischen Sammlung des Bayerischen Staates, München)

Einleitung

Bekanntlich besteht im allgemeinen bei den Säugern eine Wechselbeziehung zwischen der Nahrungsart, der Kieferfunktion und dem Bau des Kauapparates. Nach der im Vordergrund stehenden Funktion lassen sich 2 Grundtypen, und zwar der „Greif-Typ“ und der „Kau-Typ“ (F. Kühlnhorn, 1938 c) unterscheiden, die sich durch gewisse Eigentümlichkeiten des Kauapparates auszeichnen (s. u.). Diese zeigen in Abstimmung auf die Vorzugsnahrung — wie vielfach auch auf den Umfang der Verteidigungsaufgaben der Kiefer — häufig weitgehende Abwandlungen und lassen sehr oft innerhalb einer Ordnung oder einer kleineren systematischen Kategorie eine deutliche Spezialisationsreihe erkennen. Eine solche besteht u. a. z. B. innerhalb der Ordnung *Xenarthra* in der Folge *Euphractus/Chaetophractus* — *Dasypus* — *Myrmecophaga/Tamandua* (F. Kühlnhorn, 1939). Über die sonstigen Zusammenhänge zwischen dem Körperbau und der Lebensweise der hier behandelten Gürteltiere wurde bereits an anderer Stelle eingehend berichtet (F. Kühlnhorn, 1937, 1938 a und b).

Ein 1957 der Zoologischen Sammlung des Bayerischen Staates überwiesenes, in Alkohol konserviertes Gürtelmaus-Männchen (*Chlamyphorus truncatus* Harlan) gab Gelegenheit, entsprechende Untersuchungen über diese in jeder Beziehung noch verhältnismäßig wenig bekannte Art durchzuführen und deren Stellung innerhalb der erwähnten Spezialisationsreihe zu ermitteln.

Für Auskünfte sowie für die Bestimmung der im Verdauungstrakt der untersuchten Gürtelmaus aufgefundenen Nahrungsbestandteile bin ich den Herren Dr. Brown, Dr. Förster, Dr. Hein und Prof. Dr. Peus zu besonderem Dank verpflichtet. Weiterhin habe ich den Herren Prof. Dr. Blechschmidt (Anatomisches Institut, Göttingen), Prof. Dr. Haring (Institut für Tierzucht, Göttingen) und Prof. Dr. Piepho (Zoologisches Institut, Göttingen) für die Erlaubnis zur Durchführung von Vergleichsuntersuchungen an Schädelmaterial verschiedener Säugerfamilien einschließlich des Menschen in den Sammlungen ihrer Institute und für die Gewährung eines Arbeitsplatzes zu danken.

Material

1. *Chlamyphorus truncatus* Harlan: Außer dem erwähnten Tier von 1957 standen mir vor dem Krieg ein vollständiges und ein unvollständiges Skelett mit Schädel, zwei einzelne Schädel, ein nicht zur anatomischen Untersuchung freigegebenes melanistisches Individuum in Alkohol (F. Kühlnhorn, 1940), sowie 3 Bälge und ein Stopfpräparat zur Verfügung. Da mir damals keine Kaumuskel-Untersuchungen möglich waren, wurden die bei der Art am Schädel erzielten biologisch-anatomischen Untersuchungsergebnisse nicht im Rahmen der oben erwähnten Arbeit (1939) veröffentlicht. Nach dem weitgehenden Verlust des bearbeiteten Gürteltiermaterials der Zoologischen Staatssammlung München bilden sie aber jetzt eine wertvolle Ergänzung der an dem Individuum von 1957 erhaltenen Befunde. Diese fanden ihre Bestätigung durch die mir in letzter Zeit durch das Entgegenkommen von Herrn Prof. Dr. Stammer mögliche Untersuchung des Schädels eines im Zoologischen Institut der Universität Erlangen aufbewahrten Skelettes.
2. *Euphractus sexcinctus* L.: 8 Schädel, 6 Skelette mit Schädel, der in Alkohol konservierte Kopf eines von mir bei Riograndense/Staat São Paulo (Brasilien) erbeuteten weiblichen Tieres, 15 Bälge und Stopfpräparate.
3. *Chaetophractus villosus* Desm.: 3 Schädel, 1 Individuum in Alkohol, 8 Bälge und Stopfpräparate, 3 Skelette mit Schädel.
4. *Dasypus novemcinctus* L.: 6 Schädel, 5 Skelette mit Schädel, 3 Individuen in Alkohol (von denen ein Stück anatomisch untersucht werden konnte), 11 Bälge und Stopfpräparate.
5. *Dasypus hybridus* Desm.: 4 Schädel, 2 Skelette mit Schädel, 2 junge Individuen in Alkohol (nicht zur anatomischen Untersuchung freigegeben), 7 Bälge und Stopfpräparate.

Neben diesem Material der Zoologischen Staatssammlung München wurden noch einzelne Stücke des Museums des Zoologischen Institutes Göttingen bei den Untersuchungen berücksichtigt.

Methodik

Die an den Schädeln vorgenommenen Messungen und die Berechnungen der Indices erfolgten nach den von U. Duerst (1926) und R. Martin (1928) gegebenen Richtlinien.

Die Kaumuskeln wurden bei längerer Zeit in Alkohol konservierten Tieren untersucht. Zu den Wägungen diente eine analytische Waage.

Hinsichtlich der Terminologie folge ich im wesentlichen Ellenberger & Baum (1943), Fr. Kopsch (1957), Nickel-Schummer-Seiferle (1954), Rauber-Kopsch (1940, 1941) und M. Weber (1927, 1928) soweit diese für den Schädel, die Kopfmuskulatur und die Zunge der hier behandelten Gürteltiere anwendbar ist. In anderen Fällen wurden Fachausdrücke aus einschlägigen Arbeiten benutzt, die im Literaturverzeichnis aufgeführt sind.

Fragestellung

Chlamyphorus (*Chl.*) zeichnet sich (wie *Burmeisteria*) im Gegensatz zu den anderen Gürteltieren durch eine vorwiegend unterirdische Lebensweise aus und ist in seinem Körperbau den damit im Zusammenhang stehenden Beanspruchungen weitgehend angepaßt. Um Mißverständnissen vorzubeugen sei betont, daß unter dem Ausdruck „Anpassung“ lediglich ein Abgestimmtsein der anatomischen Konstruktionen auf die von ihnen zu leistenden Aufgaben im Sinne Hesse-Dofleins (1935) zu verstehen ist.

Über die Grabanpassungen der Gürtelmaus wurde schon an anderer Stelle berichtet (F. Kühllhorn, 1937). In der vorliegenden Arbeit wird versucht, die sich zwischen dem Bau des Kauapparates und der Ernährungsweise andeutenden Beziehungen unter Berücksichtigung der entsprechenden Verhältnisse bei anderen Gürteltierarten *Euphractus*/*Chaetophractus* (*E/C*) und *Dasypus* (*D*) herauszustellen. Die zu deren Klärung vorgenommenen Untersuchungen beschäftigen sich mit den biologisch-anatomischen Besonderheiten der beim Ergreifen und der Verarbeitung der Nahrung wirksamen Einrichtungen des Kopfes. Auf eine funktionell-anatomische Analyse muß im allgemeinen verzichtet werden, weil mir keine Lebendbeobachtungen bei *Chlamyphorus* möglich waren.

Die Gürteltiere stellen hinsichtlich ihres Kauapparates einen in gewisser Richtung spezialisierten Typ dar. Eine Deutung der bei ihnen erzielten Befunde kann daher nur unter Berücksichtigung der entsprechenden Verhältnisse bei anderen Ernährungstypen versucht werden. Aus diesem Grunde müssen Erörterungen über Konstruktionsprinzipien allgemeineren Charakters in den folgenden Ausführungen vielfach im Vordergrund stehen.

Kurzer Überblick über die erzielten wichtigen Ergebnisse

1. Die Gürtelmaus (Schildwurf) steht in der Gürteltier-Spezialisationsreihe hinsichtlich der biologisch-anatomischen Konstruktionen des Kauapparates zwischen den Gattungen *Euphractus*/*Chaetophractus* und *Dasypus* mit im allgemeinen weitgehender Annäherung an erstere. *Chl.* gehört — wie die anderen hier behandelten Gattungen — dem Kau-Typ an.
2. *Chl.* darf wohl als vorwiegend insectivor bezeichnet werden. Seine Nahrung scheint im wesentlichen aus Insekten unter Bevorzugung von Ameisen, sowie aus Würmern zu bestehen. Vegetabilische Bestandteile spielen offenbar eine geringere Rolle bei der Ernährung.
3. Das Ergreifen und die Zerkleinerung der oftmals recht beweglichen und durch einen harten Chitinpanzer ausgezeichneten Nahrungsobjekte, wie auch die Aufnahme und Verarbeitung von Vegetabilien, erfordern besondere Einrichtungen im Bereich des Kopfes.

4. Für das Ergreifen der Nahrung sind bei *Chl.* u. a. folgende Einrichtungen von Bedeutung¹⁾:

- a) Der ausgezogene rostrale Kieferabschnitt ist besonders zum Aufspüren und Ergreifen von in Spalten (oder angeschlagenen unterirdischen Ameisengängen) verborgenen Insekten geeignet.
- b) Durch entsprechende Mundspaltentiefe ist auch für *Chl.* mit seinem, im Vergleich zu *E/C* relativ etwas längeren, zahnlosen Kieferabschnitt die Möglichkeit zum Nahrungsgreifen mit den Zähnen gegeben. Der die Mundspaltentiefe anhaltsweise wiedergebende Quotient aus der Strecke „vorderer Augenrand — Inion“ und der Mundspaltenlänge bewegt sich bei *E/C* zwischen 1,4 und 1,7 (23 Individuen), bei *Chl.* zwischen 1,7 und 2,1 (6 Individuen) und *D.* zwischen 1,7 und 2,8 (18 Individuen). Diesbezüglich deutet sich für *Chl.* eine Zwischenstellung in der Gürteltierreihe an.

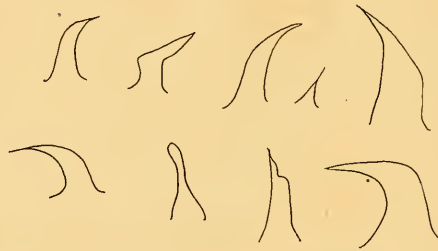


Abb. 1: Verschiedene Formen mechanischer Papillen der Zunge von *Chlamyphorus*.

- c) Gute Ausbildung der schleimproduzierenden Speicheldrüsen und Vorhandensein einer etwas vorstreckbaren Zunge mit besonders im Apikalabschnitt relativ dicht stehenden, rückwärts gerichteten, stärker verhornten mechanischen Papillen von außerordentlicher Gestaltverschiedenheit (Abb. 1). Diese Papillen scheinen im rostralen Abschnitt im allgemeinen starrer, länger und fester verhornt zu sein als auf der hinteren Zungenfläche, wo sie vielfach in biegsame, manchmal lappige oder mehrteilige, nicht selten stumpf endende Spitzen auslaufen. Die im Spitzenteil völlig fehlenden, am Mittelteil verhältnismäßig häufigen rundlichen Papillae fungiformis werden nach dem Zungengrund zu seltener.

¹⁾ Es sei bemerkt, daß manche dieser Einrichtungen nicht nur beim Beutegreifen, sondern auch bei der Verarbeitung der Nahrung im Bereich des Kieferapparates von funktioneller Bedeutung sind. Gleiches gilt umgekehrt auch von verschiedenen bei der Nahrungszerkleinerung wirksam werdenden Konstruktionen. Die getrennte Darstellung wurde gewählt, um auf die bei den einzelnen Funktionsvorgängen vermutlich in erster Linie wirksamen Funktionsfaktoren besonders hinweisen zu können.

Die Bewertung der Befunde ist stets im Rahmen der Gürteltier-Spezialisationsreihe zu verstehen, denn Greif- und Zerkleinerungsfähigkeit sind bei den Gürteltieren im Vergleich zu den in dieser Richtung hochspezialisierten Formen (z. B. u. a. *Carnivora* bzw. *Artiodactyla*) verhältnismäßig weit weniger entwickelt.

- d) Durch weitgehende Nahtverwachsungen im ganzen sehr stabil gebauter Schädel mit im Vergleich zu *D.* ziemlich weit oral verschobenem Jochbogensockel (Taf. I; II, Fig. a).
- e) *Chl.* ist phaenozyg (die Jochbogen überragen — von oben gesehen — die Schädelkapsel seitlich). Dadurch wird im Zusammenhang mit der Einwölbung der Temporalis-Ursprungsfläche am Hirnschädel genügend Raum für den Schläfenmuskel geschaffen (Taf. I).
- f) Der vordere Kieferabschnitt (Oberkiefer, Zwischenkiefer, harter Gaumen) zeichnet sich durch Knochenfestigkeit und weitgehende Nahtobliterationen aus (Taf. I).
- g) Der röhrenartig ausgezogene orale Oberkieferabschnitt zeigt in der Intermaxillarzone eine Divergenz der Randkonturen, durch die in Verbindung mit dem flach-querovalen Querschnitt eine leichte Verbreiterung der Greiffläche im Zwischenkieferbereich erzielt wird (Taf. I).
- h) Die Pars incisiva des Unterkiefers und das Os incisivum des Oberkiefers berühren sich in Verbindung mit den dicken Lippen bei Kieferschluß beinahe. Hierdurch dürfte ein Kiefergreifen verhältnismäßig kleiner Beutetiere begünstigt werden (Abb. 10 a).
- i) Der *E/C* nahe kommende Basalwinkel des Unterkiefers der Gürtelmaus deutet auf eine gegenüber *D.* relativ stärkere Beanspruchungsfähigkeit der Mandibula (Abb. 16).
- j) In Anlehnung an die Verhältnisse bei *E/C* berühren sich die Unterkieferhälften im Symphysenbereich weitflächiger als bei *D.* Ob bei *Chl.* wie bei *E/C* den festen Zusammenhalt fördernde, ineinandergreifende Rauigkeiten auf den Berührungsflächen vorhanden sind, kann nicht gesagt werden, weil auf eine Trennung der Unterkieferhälften verzichtet werden mußte. Bei *D.* fehlen derartige Rauigkeiten.
- k) Der kräftig und breit angelegte Proc. coronoideus des Unterkiefers bietet eine ausgedehnte Insertionsfläche für den M. temporalis (Abb. 14a), der den M. masseter gewichtsmäßig übertrifft. Dieser Befund deutet nach den von mir bei 222 Säugerarten (einschließlich des Menschen) gewonnenen Untersuchungsergebnissen auf eine Beanspruchung des vorderen Kieferabschnittes beim Nahrungserwerb (oder bei der Verteidigung) hin.

Die einzige mir bisher bekannt gewordene Ausnahme von dieser allgemeinen Erfahrung stellt unter den geprüften Arten der Elefant dar. Möglichkeiten zur Erklärung dieses Befundes werden in dieser Arbeit kurz angedeutet.

Im Vergleich zu carnivoren oder insectivoren Vertretern anderer Säugetierordnungen (*Carnivora*, *Insectivora* u. a.) freilich dürfte das Kiefergreifvermögen bei *Chl.* verhältnismäßig schwach entwickelt sein.

- l) Die Schädelseitenwand und der knöcherne Meatus ext. begrenzen die Rückfläche der Facies artic. temp. und bieten ein Widerlager für das Kieferköpfchen (Taf. II, Fig. b), eine Einrichtung, die für das Kiefergreifen und Festhalten von Nahrungsobjekten von Vorteil ist.

m) Wahrscheinlich ist *Chl.* — ebenso wie *E/C* — Nahrungsgreifen mit Hilfe der vordersten Zähne möglich, wie die Lage des Mundwinkels andeutet. Die Greifbewegung wird vermutlich in erster Linie nur von einer Kieferseite her durchgeführt.

Insgesamt gesehen wird das Kiefergreifen bei *Chl.* wohl noch eine größere Rolle als das Zungengreifen spielen, das dagegen bei *D.* vermutlich von größerer Bedeutung beim Nahrungserwerb sein kann. *E/C* scheinen demgegenüber — auch nach den Lebendbeobachtungen zu urteilen — die Nahrungsaufnahme im wesentlichen mit dem vorderen Kieferabschnitt oder den vordersten Zähnen einer Kieferseite zu bewerkstelligen.

5. Die Nahrungszerkleinerung dürfte bei *Chl.* durch Orthal- und Transversalbewegungen des Unterkiefers erfolgen und ist — wie der Zustand der im Magen und Darm gefundenen Beutereste beweist — bei Insektennahrung wohl nur bis zu einem gewissen Grade möglich. Den Seitenverschiebungen der Mandibula fehlt (wie Lebendbeobachtungen bei *C. vill.* andeuten) sehr wahrscheinlich die Flüssigkeit der Transversalbewegungen, wie sie z. B. bei Wiederkäuern u. a. mit ihren auf ein gleichmäßiges Niveau ausgerichteten Backenzähnen möglich ist. Ein völliges Zerreiben der Nahrungsobjekte scheint daher *Chl.* normalerweise nicht möglich zu sein. Es kann daher bei der Gürtelmaus wohl nur von einer unvollkommenen Kauleistung gesprochen werden.

Für die Nahrungszerkleinerung sind bei *Chl.* u. a. folgende Einrichtungen von Bedeutung:

- a) Das Vorhandensein ausgeprägter Gaumenstaffeln in Verbindung mit einer kräftigen Zunge (Andrücken der Nahrung gegen den Gaumen, Mithilfe bei der Hineinbeförderung der Nahrungsobjekte in den Zahnbereich).
- b) Knochenfestigkeit des Schädels und weitgehende Nahtobliteration.
- c) Verfestigung der Jochbogenkonstruktion durch Verwachsung seiner Teile und eine horizontal verlaufende, lange, meist völlig obliterierte Sutura zygomaticotemporalis. Demzufolge Bestehen einer beanspruchungsfähigen Ursprungsfläche für den *M. masseter*.
- d) Der Jochbogensockel befindet sich über den letzten Backenzähnen (Taf. II, Fig. a). Dadurch liegen diese unmittelbar im Wirkungsbereich des besonders für den Kauvorgang wichtigen *M. masseter*. Die Jochbogenwurzel befindet sich somit über dem beim Kauen am meisten beanspruchten Oberkieferbereich, ein funktionell sehr günstiger Tatbestand.
- e) Durch die Ausbildung eines *Proc. massetericus* („absteigender Fortsatz“ der Autoren) verläuft die Hauptzugrichtung der für die Vorschubbewegung wichtigen oberflächlichen *Masseterportion* horizontaler als es ohne diesen Fortsatz bei dem außerordentlich hohen *Proc. ascendens* möglich sein würde (Taf. II, Fig. a). Die Vorschubbewegung scheint (nach Lebendbeobachtungen bei *C. vill.* zu urteilen) beim Kauvorgang von Bedeutung zu sein. Vermutlich wird durch die sich anschließende Aufwärtsbewegung des Unterkiefers in vorteilhafter Weise das Einpressen

der Nahrung zwischen die bei *Chl.* z. T. an der Außen- und Innenwand meißelförmig gestalteten Zähne mit ihren zentral teilweise muldenartig geformten Kauflächen erreicht.

- f) Die annähernd querovale Gestalt der Facies artic. temp. (Abb. 15) deutet die Möglichkeit transversaler Kieferbewegungen an, die bei *C. vill.* beobachtet werden konnten.
- g) Das gut abgestützte Kieferköpfchen und die Facies artic. temp. berühren sich ziemlich weitflächig. Auf diese Weise wird das Kiefergelenk, das in besonderem Maße Druckwirkungen ausgesetzt ist, sehr beanspruchungsfähig für Kau- und Greifbewegungen. Da ein Discus articularis fehlt ist denkbar, daß die Einmuldung des Caput mand. und die von ihm (am mazerierten Schädel) umfaßte leichte Konvexität der Facies artic. temp. einer gewissen Führung des Kieferköpfchens dienen könnten.
- h) Die kräftige Entwicklung und die im Vergleich zu *D.* größere Divergenz beider Unterkieferäste, sowie deren im Querschnitt lateral ausgebuchtetes Corpus sind Hinweise auf die Funktionstüchtigkeit der Mandibula bei der Nahrungszerkleinerung.
- i) Der Index des aufsteigenden Unterkieferastes — der Insertionsfläche des M. masseter — und das Vorhandensein gut entwickelter Tuberositates massetericae (Taf. II, Fig. a, b) deuten auf eine kräftige Ausbildung und ein entsprechendes Funktionsvermögen des äußeren Kaumuskels hin.
- k) Vor allem im Hauptbelastungsbereich der Kiefer (im mittleren und hinteren Drittel) von *Chl.* befinden sich großenteils beiderseitig abgesschrägte, z. T. mehr oder weniger alternierend ineinandergreifende Zähne mit teilweise scharfen Kanten an der Facies buccalis und lingualis (Taf. II, Fig. b; Taf. III), die bei Orthalbewegungen der Mandibula zum Zerschneiden von Insekten geeignet sind. Das durch Transversalbewegungen des Unterkiefers erreichte Ausmaß der Nahrungszerkleinerung dürfte weitgehend vom Ausbildungsgrad der Kaukante und der damit zusammenhängenden Form der beiderseitigen Kauflächen abhängig sein. Wenn diese stark eingemuldet sind (wobei meist eine deutlich erkennbare Kaukante fehlt), werden die Seitenverschiebungen des Unterkiefers nur eine sehr unvollkommene Nahrungszerkleinerung gestatten, weil ein Schleifen der Kauflächen der Ober- und Unterkieferzähne kaum oder nur in beschränktem Umfange möglich ist. Im entgegengesetzten Fall findet ein weitgehendes Zerreiben der Nahrungsobjekte statt, freilich nie in dem Maße wie bei Säugern mit ausgesprochenen Mahlzähnen.
- l) Der Proximal (Wurzel-)Abschnitt der Zähne ist bei *Chl.* (und auch bei *E/C*) weit länger als das Distal (Kau-)Ende. Die Zähne sitzen dadurch tief in der Alveole und kommen nicht in die Gefahr des „Hebelns“ bei der Zerkleinerung größeren Widerstand bietender Nahrungsobjekte (z. B. Insekten).
- m) Im Vergleich zu den in größerem Umfange als *E/C* auf Insektennahrung eingestellten Gliedern der Gürteltier-Spezialisationsreihe (*Dasypus*, *Pri-*

odontes) sind bei *Chl.* die Einrichtungen für die Nahrungszerkleinerung z. T. relativ funktionstüchtiger ausgebildet. Hierin findet auch das bei der kleinen Gürtelmaus gegenüber den anderen, vorwiegend Insekten fressenden Gürteltieren ungünstigere Verhältnis zur Körpergröße der Beuteobjekte Ausdruck. Auf ähnliche Befunde bei anderen Säugerfamilien soll in späteren Arbeiten eingegangen werden.

6. Die Gürtelmaus ist nicht nur durch eine Reihe von Einrichtungen auf die speziellen Anforderungen, die das Ergreifen und die Verarbeitung der bevorzugten Nahrungsobjekte an den Kieferapparat stellt abgestimmt, sondern als vorzüglich entwickelter Vertreter des „Scharrgräber-Typus“ (F. Kühlnhorn, 1938 a) auch im übrigen Körperbau hervorragend für das Aufspüren von Beutetieren im Erdboden und das Anschlagen dort befindlicher Ameisengänge und -nester geeignet.
7. Der vorliegende Überblick beschränkt sich im wesentlichen auf die Darstellung der Gesamtkonstruktion des Kieferapparates der Gürtelmaus und verzichtet auf eine eingehende Schilderung struktureller Feinheiten sowie auf eine spezielle funktionelle Analyse. Diese muß einerseits verbunden werden mit der direkten Beobachtung des Kauaktes. Andererseits erfordert die Beurteilung der speziellen Verhältnisse den Vergleich mit anderen Säugern. Die Zahl der dabei berücksichtigten Arten bzw. Gattungen muß sehr groß gewählt werden, um alle vorkommenden Konstruktionsprinzipien erfassen zu können.

Nahrung

In vielen einschlägigen Arbeiten werden nur sehr allgemein gehaltene, für das Verständnis der anatomischen Konstruktionen keineswegs ausreichende Hinweise über die Nahrung der Gürteltiere gebracht. Es finden hier selbstverständlich nur solche Angaben Berücksichtigung, welche die spezielle Nahrungszusammensetzung der einzelnen Ernährungstypen klar erkennen lassen, woher sich ergibt, daß die Gürteltiere nicht — wie H. Böker (1937) schreibt — durchgehend als reine Ameisenfresser zu betrachten sind. *Euphractus* und *Chaetophractus* stellen hinsichtlich ihres Kauapparates den gleichen Typus dar und dürften sich auch ernährungsmäßig entsprechen. Die Nahrungsangaben über alle zu diesen Gattungen gehörenden Arten werden deshalb zusammengefaßt gebracht. Entsprechend wurde bei *Dasypus* verfahren.

Nahrungszusammensetzung von *Euphractus* / *Chaetophractus*:

Blätter, Wurzeln, Ameisen, Termiten, Käfer und andere Insekten, Fliegenlarven, Reptilien, Vögel, Eier, Kleinsäuger (Meerschweinchen, Kampratten) und Aas nach M. Eisentraut (1933), H. Krieg (1929), F. Kühlnhorn (1939, 1954), H. Schmidt (1944) und M. zu Wied (1826).

Nahrungszusammensetzung von *Dasypus*:

Blätter, Wurzeln, bei Regenwetter auf dem Boden kriechende Würmer, Mollusken, Milben (wohl mit Blättern aufgenommen), Orthopteren, Ameisen, Käfer und andere Insekten, Insektenlarven, Batrachier, Reptilien und

Aas nach P. Grassé (1955), F. Kühlnhorn (1939, 1954), J. R. Rengger (1830) und M. zu Wied (1826). Hensel (zit. nach L. Heck, 1912) fand bei seinen Untersuchungen niemals Termiten als Nahrungsbestandteile. Die gleichen Feststellungen wurden von mir gemacht.

Nahrungszusammensetzung von *Chlamyphorus*:

Zum besseren Verständnis der ernährungsbiologischen Befunde zunächst noch eine kurze Schilderung der Biotopverhältnisse. Das Hauptverbreitungsgebiet der Gürtelmaus stellt nach H. Schmidt (1944) das von den Flüssen Diamante, Salado und Atuel sowie von einigen Sümpfen eingeschlossene, kaum 14000 km² große, regenarme und auch sonst z. T. recht unwirtliche Departamento General Alvear in der westargentinischen Provinz Mendoza dar. Hier lebt die Art — soweit die recht ungenügenden Schilderungen verschiedener älterer und neuerer Autoren erkennen lassen — vorwiegend unterirdisch in trockenen, sandigen und steinigen, mit Dornengebüsch und Kakteen bewachsenem Gelände und soll nur nachts gelegentlich an der Erdoberfläche erscheinen.

Über die Ernährung von *Chl.* finden sich in der mir zugänglichen Literatur folgende Angaben: Erdwürmer, Insektenlarven und weiche Insekten, die das Tier in der Erde aufsucht (H. Burmeister, 1861). A. Macalister (1873) fand im Magen Myriapoden, Flügeldecken von Käfern und Larvenfragmente. Klein (zit. nach H. Schmidt, 1944) stellte im Verdauungstrakt der von ihm untersuchten Tiere stets nur Ameisen fest. H. Schmidt (1944) fand in den untersuchten Exkrementen ihm lebend überbrachter Gürtelmäuse ebenfalls nur Ameisen. Über den Erhaltungszustand der in den einzelnen Abschnitten des Verdauungstraktes ermittelten Nahrungsbestandteile gibt keiner der vorstehend erwähnten Autoren Auskunft. Derartige Hinweise sind aber zum Verständnis der Konstruktionen von sehr großer Wichtigkeit. Die wenigen in Gefangenschaft gehaltenen Gürtelmäuse waren mit in Milch eingebrocktem Zwieback, rohem, geschabtem Fleisch, geschabten Möhren, Maismehl sowie mit gehackten Bananen gefüttert und bei dieser Ernährungsweise einige Zeit am Leben gehalten worden.

Nahrungszusammensetzung bei der von mir untersuchten Gürtelmaus:

Magen: Ameisen (649 Arbeiter und 80 Soldaten), eine leicht beschädigte, nicht näher bestimmbare *Anopheles*-Larve, 30 mehr oder weniger unverletzte Centrospermen-Samen (vielleicht *Chenopodium spec.*) sowie große Mengen stark zerkleinerter Schalenstücke dieser Samen ohne Reste des Sameninhaltes (Abb. 2). Dünndarm: Reste von Ameisen (Arbeitern und Soldaten) in geringer Zahl, einzelne unverletzte Centrospermen-Samen sowie mäßig viel Schalenreste. Blinddarm (dieser ist bei *Chl.* bekanntlich paarig): In beiden Blindsäcken (jeder 11 mm lang, 5 mm breit) einzelne Ameisentibien und sonstige Körperreste, wenige Centrospermen-Samen. Enddarm: Köpfe von 41 Ameisenarbeitern und 12 Soldaten neben sonstigen Körperteilen, Samenschalenstücken und einzelnen unzerstörten Centrospermen-Samen. In allen Abschnitten des Verdauungstraktes Steinchen, Sandkörnchen und erdige Bestandteile.

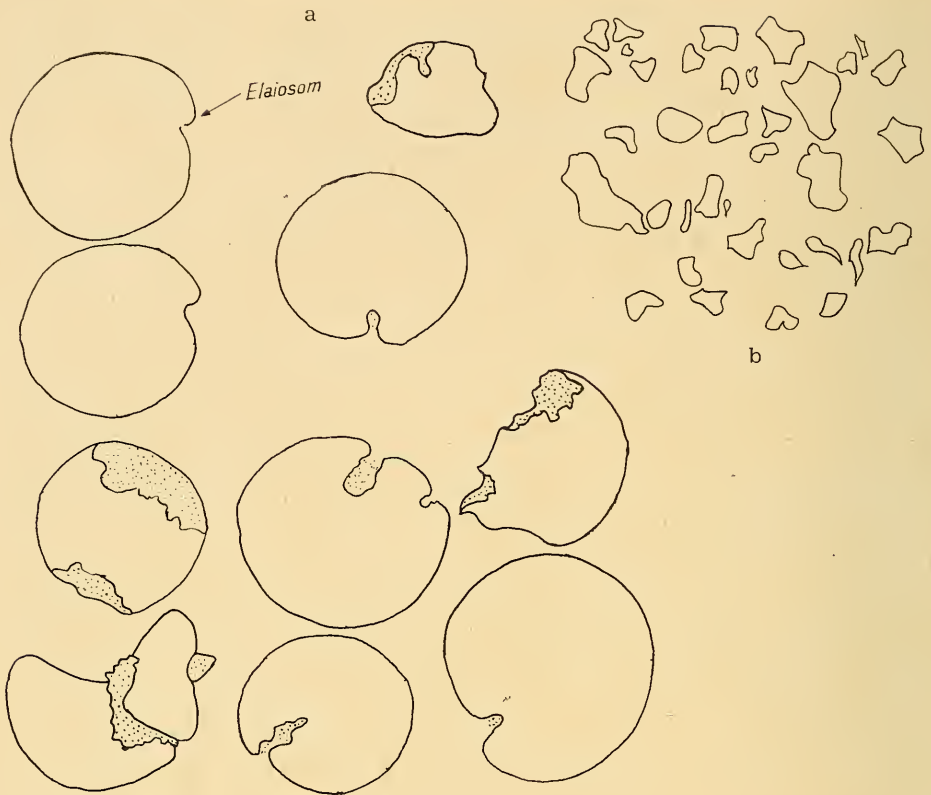


Abb. 2: *Chenopodium*-Samen aus dem Magen und Darm von *Chlamyphorus*. a) Vollständige und nur wenig zerkleinerte Samen; b) Schalenstücke. Punktiert = sichtbarer Sameninhalt.

Erhaltungszustand der Nahrungsbestandteile im Verdauungstrakt:

Von sämtlichen Ameisen fanden sich nur noch mehr oder weniger zerstörte (vielfach deutlich gequetschte, aber nicht zermahlene) Reste (Köpfe, Thorax, in einigen Fällen mit noch anhängendem Abdomen, Mengen von Extremitätenteilen, wie Mandibeln usw.). Der Erhaltungszustand der Ameisen ließ deutlich erkennen, daß die Nahrung nicht einfach verschluckt, sondern durch die Zähne bearbeitet worden war (lokal eingedrückte Köpfe usw.). Die Gestalt der Schalenreste deutete ebenfalls auf eine durch die Zähne erfolgte Zerkleinerung der aufgenommenen Centrospermen-Samen hin.

Die vorstehende Nahrungsanalyse zeigt, daß das untersuchte Individuum an tierischer Beute ausschließlich Ameisen aufgenommen hatte. Ein Befund, der mit den oben erwähnten Angaben von Klein und Schmidt übereinstimmt.

Der Erhaltungszustand auch der größeren zusammenhängenden Körperkomplexe erlaubte keine Artbestimmung der von dem Tier erbeuteten Ameisen, die nach Mitteilung von Herrn Dr. Brown der *megacephala-*

Gruppe der Gattung *Pheidole* angehören. Nach brieflicher Angabe von Herrn Brown haben alle Arten der *megacephala*-Gruppe neben Männchen und Weibchen Arbeiter und Soldaten. Letztere scheinen bei den sameneintragenden Formen teilweise die Funktion von Samenzerkleinern zu haben. Mitunter verlassen die Soldaten das Nest — z. B., wenn eine reiche Nahrungsquelle entdeckt ist — um ebenfalls Nahrung einzutragen. Die *megacephala*-Gruppe nistet hauptsächlich im Boden oder in Mauern und Fußböden menschlicher Behausungen. Die meisten — vielleicht alle — *Pheidole*-Arten können sich als Ernteameisen betätigen. Die Samen werden von ihnen in unterirdischen Kammern gespeichert und wohl erst nach dem Eintragen zerkleinert, wie das nach W. Goetsch (1930) auch bei den getreidesammelnden Ameisen der Gattung *Messor* geschieht.

Wie das oben angeführte Analysenergebnis zeigt, setzt sich die Ameisenausbeute im Magen aus 89% Arbeitern und 11% Soldaten, im Enddarm aus 77% Arbeitern und 13% Soldaten zusammen.

Der Dünndarm war in seinem oberen Teil verhältnismäßig arm an Ameisenresten, die erst in den unteren Abschnitten wieder an Häufigkeit zunahmen. Es ist daher zu vermuten, daß die im Magen und im unteren Dünndarm, Coecum und Enddarm befindlichen Ameisenüberbleibsel je einer Mahlzeit entsprechen. In diesem Falle hätte das Tier bei jeder der beiden Nahrungsaufnahmen Arbeiter und Soldaten in fast gleichem Verhältnis gefressen (vorausgesetzt natürlich, daß in den schon abgesetzten Exkrementen eine ähnliche Relation bestand.).

Es erhebt sich nun die Frage, wo die Ameisen erbeutet wurden. Da sich die Soldaten wohl nur in Ausnahmefällen weiter vom Nest entfernen (s. o.), kann der festgestellte prozentuale Anteil dieser Kaste für die Erbeutung der Ameisen am oder im Nest sprechen. Darauf weist auch die große Zahl der im Magen befindlichen Formiciden hin.

In diesem Zusammenhang ist das Untersuchungsergebnis über den Ernährungszustand der im Verdauungstrakt der Gürtelmaus aufgefundenen Centrospermen-Samen (Durchmesser 1,1 bis 1,3 mm) von besonderem Interesse. Ein kleiner Teil von ihnen erwies sich als mehr oder weniger verletzt und verschiedene hatten noch ein vollständiges Elaiosom („Ölkörper“, fett- und eiweißreiches Anhängsel am Samen). Von der Masse der in sehr großer Zahl aufgenommenen Samen konnten dagegen in allen Abschnitten des Verdauungstraktes nur noch kleinere und größere Samenschalenreste festgestellt werden (Abb. 2). Überbleibsel des Sameninhaltes waren nur in Einzelfällen zu beobachten. Diese Befunde deuten mit großer Wahrscheinlichkeit an, daß die Samen durch den Kauakt zerkleinert worden waren, wie schon erwähnt wurde. Wegen der Vielzahl von Schalenresten ist darauf zu schließen, daß die Gürtelmaus die Centrospermen-Samen in sehr großer Menge aufgenommen hatte. Da sich keine sonstigen Pflanzenüberbleibsel im Verdauungstrakt feststellen ließen, ist anzunehmen, daß diese sehr kleinen Samen nicht von fruchtenden Pflanzen abgefressen wurden. Nach allen geschilderten Umständen muß daran gedacht werden, daß der untersuchte Schildwurf unterirdische Speicherkammern der Ameisen angeschla-

gen und mit den heranstürmenden Formiciden auch deren Vorräte aufgenommen hatte. Natürlich wäre auch denkbar, daß das Tier seinen Fang an von ihm aufgegrabenen Gängen machte, durch die die von der Oberfläche kommenden sameneintragenden Ameisen den Vorratskammern zustrebten. Für eine unterirdische Erbeutung von Ameisen spricht auch die relativ große Zahl von Soldaten im Verdauungstrakt, die gelegentlich eines oberirdischen Ausfluges kaum in dieser Menge von der Gürtelmaus zu fangen gewesen wären. H. Schmidt (1944) gibt an, daß *Chl.* seine Baue fast stets in der Nähe von Ameisenhaufen anlege und meint, daß die Art, die sicher über einen guten Geruchssinn verfüge (hierauf weist u. a. die starke Ausbildung des Bulbus olfactorius hin; vgl. hierzu E. Smith (1896), d. Verf.), beim Graben auf die vielen unterirdischen Ameisengänge stoße und die zum Nest zurückkehrenden „Schlepper“ fresse.

Sehr überraschend war das Vorhandensein einer *Anopheles*-Larve im Magen des Tieres. In reinen Trockensavannen fehlt *Anopheles* in der Regel nach meinen in Süd-Mattogrosso gemachten Erfahrungen. Ähnliches mußte nach den mir bekannten Landschaftsbeschreibungen auch für das Hauptverbreitungsgebiet von *Chl.* angenommen werden. Wie die Ausführungen H. Schmidts (1944) aber zeigen, gibt es hier in Gestalt des Areal da und dort begrenzender Sümpfe und Wasserläufe stellenweise Möglichkeiten für das Auftreten von *Anopheles* in diesen sonst sehr wasserarmen Landstrichen. Das Vorhandensein einer *Anopheles*-Larve im Mageninhalt deutet darauf hin, daß die Gürtelmaus vermutlich nach der Aufnahme der Ameisen die Erdoberfläche aufsuchte und aus einer *Anopheles*-Brutstelle schöpfte. Dieser Befund erscheint sehr interessant, weil der mir zugänglichen Literatur zufolge noch keine Beobachtungen darüber vorliegen, wie die Gürtelmaus ihren Feuchtigkeitsbedarf deckt.

Ernährungsbiologisch steht *Chl.* vielleicht *D.* etwas näher als *E/C*, soweit sich das nach den wenigen speziell gehaltenen Angaben über die Zusammensetzung der Nahrung dieser Art überhaupt beurteilen läßt. Man darf allerdings nicht übersehen, daß der Art durch ihre Kleinheit bezüglich der Größe der Beuteobjekte Grenzen gesetzt sind und der Kauapparat vielleicht ähnliches oder sogar noch mehr bei der Nahrungsverarbeitung zu leisten hat, als bei den hier berücksichtigten, weit größeren Vertretern der anderen Gattungen.

Entoparasiten

Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß im Darmtraktus des von mir untersuchten Individuums durch Herrn Dr. Mendheim blutsaugende Trichostrongyliden (Nematoden) festgestellt wurden, deren Artzugehörigkeit noch nicht zu ermitteln war. Der allgemeine körperliche Zustand des Tieres ließ keine grob sichtbaren, durch diesen Parasitenbefall bewirkten Folgeerscheinungen erkennen. Dieser Befund ist deshalb von Interesse, weil in der gesamten von mir durchgesehenen Literatur über *Chl.* keinerlei Angaben über das Auftreten von Parasiten bei dieser Art zu finden sind.

Osteologische Untersuchungsergebnisse

Bemerkungen über die Zusammenhänge zwischen Form und Funktion am Schädel

D. Starck (1935) betont, daß sich zahlreiche Einzelheiten der Schädelbildung während der Individualentwicklung unter Einfluß der wachsenden Kaumuskulatur formen, also phänotypisch bedingt sind. Ähnliche Gedanken finden sich in anderen einschlägigen Arbeiten.

So erzielte M. R. Anthony (1903) experimentell durch Entfernung der einen Temporalanlage bei einem neugeborenen Hund das Ausbleiben der Bildung eines Sagittalkammes, was einen Kausalzusammenhang zwischen Muskelwirkung und Knochenkonstruktion vermuten läßt.

Einseitige Temporalis-Ektomie hatte (neben anderen Erscheinungen) bei einer Ratte das Fehlen der Linea temporalis und des Proc. coronoideus des Unterkiefers auf der operierten Seite zur Folge (L. Horowitz und H. H. Shapiro, 1951). Durch einseitige Masseter-Entfernung wurden bei einer Ratte u. a. asymmetrische Veränderungen am Schädel bewirkt. Die Unterkiefermolaren der operierten Seite standen seitlich heraus und hatten keine Okklusion mit den oberen. Außerdem fanden Verschiebungen der vertikalen Proportionen dieser Unterkieferhälfte statt (L. W. Pratt, 1943).

Es sei in diesem Zusammenhang noch auf Abwandlungen des normalen Schädelbildes bei in Gefangenschaft geborenen Füchsen (B. Klatt, 1921) und Wölfen (A. Wolfram, 1894) verwiesen, die u. a. in einer Verkürzung des facialis und einer Verbreiterung des hinteren Schädelabschnittes bestanden. A. Bachofen-Echt (1931) macht auf Verkümmern des Unterkieferknochenbaues bei in Gefangenschaft aufgewachsenen Braunbären (*Ursus arctos* L.) aufmerksam. Wolfram bringt diese Erscheinungen mit der mangelnden Beanspruchung des Kieferapparates bei solchen Gefangenschaftstieren in Zusammenhang. F. Weidenreich (1925) sieht dagegen die Ursache für derartige Modifikationen im wesentlichen in einer durch Störungen des Kalkstoffwechsels während der Hauptwachstumsperiode bedingten geringen Widerstandsfähigkeit des Knochens. Auf diese Fragen kann hier nicht weiter eingegangen werden.

Der „Greif-Typ“ und der „Kau-Typ“

Wie schon erwähnt, lassen sich bei den Säugern ganz allgemein im Zusammenhang mit der beim Nahrungserwerb im Vordergrund stehenden Funktion zwei durch Übergänge verbundene Typen, der „Greif-Typ“ und der „Kau-Typ“, unterscheiden.

Für den „Greif-Typ“ sind bei der Nahrungsaufnahme schnelles Zupacken (Schnappbewegung), Festhalten und Widerstand gegen den nach vorn gerichteten Zug der Beute durch festen Schluß (Kraftschluß) die wichtigsten Leistungen des Kauapparates.

Bei den Vertretern des „Kau-Typs“ besteht dagegen die Hauptaufgabe des Kieferapparates im Zerkleinern der meist schwer aufschließbaren Nahrung. Schnelle, schnappende Kieferbewegungen finden hier im allgemeinen nicht statt.

Bei einer ganzen Reihe der zwischen diesen beiden Typen auftretenden Übergangsformen spielt die Kaufunktion die führende Rolle. In Verbindung mit einer Wehrfunktion des vorderen Kieferabschnittes und dessen Belastung beim kraftsparenden, schnellen Abbeißen von Bissen aus zäheren oder härteren Nahrungsobjekten können sich hier aber Konstruktionen zeigen, die in ähnlicher oder gleicher Weise für den „Greif-Typ“ kennzeichnend sind. Beispiele hierfür sind z. B. viele Primaten und der Mensch. Bei manchen Primaten stellt tierische Beute (Insekten, Vögel usw.) einen wesentlichen Anteil der aufgenommenen Nahrung dar. Der Nahrungserwerb erfolgt hier vielfach nach Art des Kiefergreifens der Raubtiere, während die Nahrungszerkleinerung durch einen echten Kauvorgang geschieht. In diesen Fällen finden sich dementsprechend stark ausgeprägte, für den „Greif-Typ“ wie für den „Kau-Typ“ kennzeichnende Eigenarten im Kopfbereich.

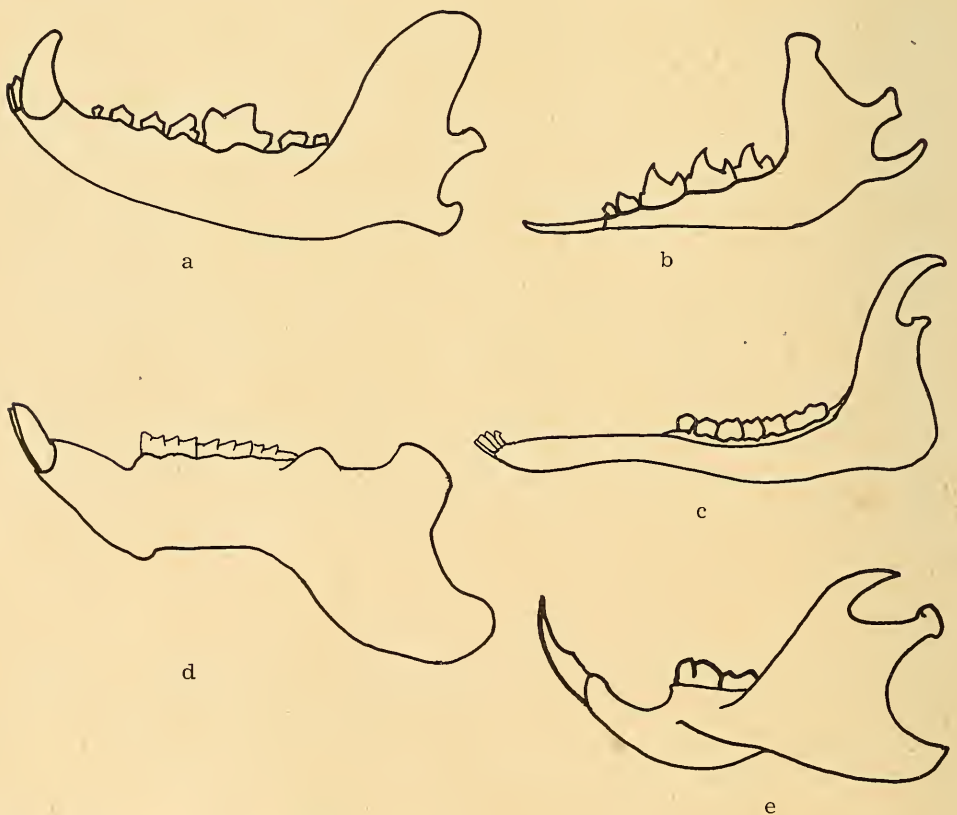


Abb. 3: Beispiele für die Gestalt des Unterkiefers bei Vertretern des „Greif-Typus“ (a, b) und des „Kau-Typus“ (c, d, e); stark schematisiert; a) Wolf; b) Hausspitzmaus; c) Giraffe; d) Wasserschwein; e) Wanderratte.

Beide Funktionstypen unterscheiden sich durch Eigenheiten des Schädels — vor allem am Kauapparat — und durch die Relation zwischen dem Masseter- und Temporalisgewicht. Dieser ganze Fragenkomplex wurde früher an anderer Stelle eingehender behandelt (F. Kühlnhorn, 1938). Die Abbildung 3 veranschaulicht einige Charakterzüge dieser Typen, die in Abstimmung auf die Besonderheiten in der Zusammensetzung der Nahrung bei verschiedenen Säugern Abwandlungen zeigen können. Das wird z. B. beim Vergleich (Abb. 3 d, e) der Wanderratte (*Rattus norvegicus* [Berk.]), einem Allesfresser, der auch lebende Beutetiere ergreift, mit dem vor allem weiche Pflanzen fressenden Wasserschwein (*Hydrochoerus hydrochaeris* [L.]) deutlich (F. Kühlnhorn, 1954; A. Müller, 1933).

In der Regel übertrifft der *Musculus temporalis* bei Tieren mit vorwiegender Greiffunktion oder sonstiger durch die Ernährungsweise wie auch durch Wehrfunktion bedingter besonderer Belastung des vorderen Kieferabschnittes den *M. masseter* an Massenentwicklung. Diese allgemeine Erfahrung bleibt aber nicht ohne Ausnahme, wie die von mir an 222 Arten mit über 1080 Individuen vorgenommenen Kaumuskelwägungen zeigten.

Einen solchen Ausnahmefall stellt der Elefant (*Elephas maximus* L., *Loxodonta africana* Blb.) dar, dessen Temporalis den Masseter gewichtsmäßig erheblich übertrifft, wie aus Tabelle 1 zu ersehen ist.

Tabelle 1

Gewicht des *Musculus temporalis* und des *M. masseter* (unter Einschluß des von G. H. Schumacher (1961) diesem funktionell zugeordneten *M. zygomatico-mandibularis*) und das Verhältnis des Temporalis(T)- zum Masseter(M)-Gewicht (T:M) bei 3 erwachsenen (1 ♂, 2 ♀♀) und einem jungen (♀) Indischen Elefanten (*Elphas maximus* L.). Das Muskelmaterial wurde in frischem Zustande untersucht, Muskelgewichte abgerundet.

Individuum	Temporalis-Gew.	Masseter-Gew.	T:M
♂ (16 Jahre)	7,850 kg	3,310 kg	2,4
♀ ad.	6,300 kg	3,000 kg	2,1
♀ (ca. 50 Jahre)	6,100 kg	2,450 kg	2,5
♀ (Jungtier)	1,150 kg	0,510 kg	2,4

Auf diesen Tatbestand haben auch H. Chang (1929) und L. Stöcker (1957) hingewiesen. Hier stellt das ungeheuerere Gewicht der massiven Mandibula der dem „Kau-Typ“ angehörenden Arten große Anforderungen an die Muskulatur, die nach L. Stöcker (1957) nur durch eine entsprechende Entwicklung des Temporalis erfüllt werden können. L. Stöcker betont im Hinblick auf diesen Befund, daß die bei Carnivoren allgemein übliche Relation — stark entwickelter Temporalis und schwacher Masseter — keine Klassenspezifikation der Raubtiere darstellt (wie ja auch oben näher ausgeführt wurde), sondern als funktionell bedingt anzusehen sei. Es muß vorläufig dahingestellt bleiben, ob der Erklärungsversuch Stöckers bezüglich des hohen Temporalisgewichtes beim Elefanten den Zusammenhängen gerecht wird. Hierzu kann erst Stellung genommen werden, wenn ent-

sprechende Untersuchungen bei anderen pflanzenfressenden Großsäugern, wie z. B. Flußpferd^{1a)} und Nashorn, gemacht und die Relationen zwischen dem Knochengewicht des Unterkiefers und des Oberschädels sowie die Gewichtsverhältnisse der Kaumuskulatur geprüft worden sind.

Es könnte andererseits auch an eine stammesgeschichtliche Bedingtheit des Befundes beim Elefanten gedacht werden.

Zu den ältesten bekannten Proboscidiern gehört nach *Thenius-Hofer* (1960) das etwa tapirgroße *Moeritherium lyonsi* Andrews mit der Zahnformel

$$\frac{3 \ 1 \ 3 \ 3}{2 \ 0 \ 3 \ 3}$$

zahnpaar vergrößert, der vordere Kieferteil ist also — im Gegensatz zum Elefanten — sichtlich mit besonderen Funktionen betraut gewesen. In der Stammesreihe der rezenten Elefanten wird dann von *Thenius-Hofer* *Palaeomastodon* mit der Zahnformel

$$\frac{1 \ 0 \ 3 \ 3}{1 \ 0 \ 2 \ 3}$$

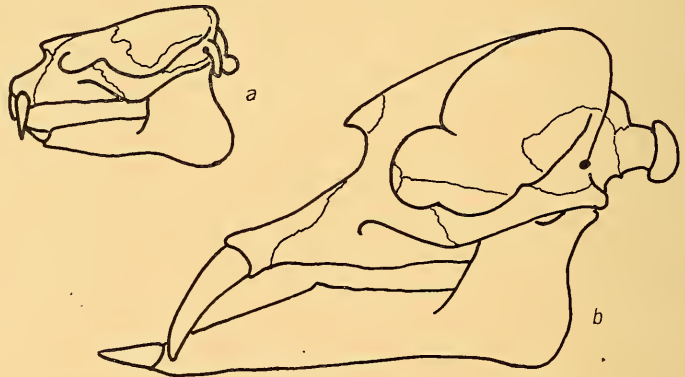
wähnt. Die oberen Schneidezähne sind nach v. Zittel relativ kurz, seitlich komprimiert und säbelförmig, die unteren als lange Schaufeln entwickelt. Das dann in der Proboscidier-Reihe von *Thenius-Hofer* genannte *Mastodon* hat die Zahnformel

$$\frac{1 \ 0 \ 3-0 \ 3}{1-0 \ 0 \ 2-0 \ 3}$$

Der obere Schneidezahn ist meist gerade und seltener gebogen, während die unteren Incisiven kürzer sind und bei den späten Arten vom Oberpliozän fehlen können oder nur bei den Männchen vorkommen (K. v. Zittel,

Abb. 4:

Schädel von *Moeritherium lyonsi* Andrews (a) und *Palaeomastodon* sp. (b), 2 Vertreter aus der Stammesreihe der rezenten Elefanten (aus M. Weber, 1928).



1923). Der vor der Jochbogenwurzel gelegene Abschnitt des Unterkiefers ist (nach den von *Thenius-Hofer* gegebenen Zeichnungen zu urteilen) bei *Palaeomastodon* und *Mastodon* relativ länger als bei *Moeritherium*. Beim rezenten Elefanten überragt der vordere Unterkieferabschnitt den Bereich der Jochbogenwurzel verhältnismäßig noch weniger. Bei dem von K. v. Zittel abgebildeten *Palaeomastodon*-Schädel (Oligozän/Fayum,

^{1a)} Während der Drucklegung ergab sich die Gelegenheit zur Untersuchung der Kaumuskulatur eines Zwergflußpferdes (*Chaeropsis liberiensis* Mort., ♂). Das Gewichtsverhältnis Temporalis : Masseter betrug 0,4 und entsprach damit etwa den bei Wildschweinen ermittelten diesbezüglichen Werten.

Ägypten; nach A n d r e w) überragen die Unterkieferschneidezähne die des Oberkiefers beträchtlich, und die Ursprungsfläche des Temporalis zeigt eine stärkere Einmuldung, die auf eine kräftige Entwicklung des Schläfenmuskels deutet. Wie bei dem rezenten Elefanten ist auch bei den hier erwähnten Gliedern seiner Stammesreihe ein hohes Kiefergelenk vorhanden (vergleiche hierzu und zu dem oben Gesagten Abb. 4).

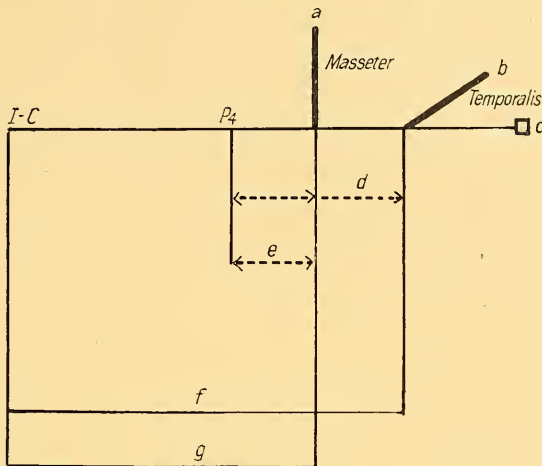


Abb. 5: Bei Kontraktion von Temporalis und Masseter auf den Unterkiefer gegebene Wirkungsmöglichkeiten (nach R. T u c k e r, 1954). a = Masseter, b = Temporalis, c = Kiefergelenk, I—C = Incisive und Caninus, P₄ = Reißzahn, d = Hebelarm bei Kraftwirkung auf den P₄, e = Hebelarm des Masseter bei Kraftwirkung auf den P₄, f = Hebelarm des Temporalis bei Kraftwirkung auf die Incisiven, g = Hebelarm des Masseter bei Kraftwirkung auf die Incisiven.

In dem von R. T u c k e r (1954) entworfenen Schema wurden der Übersichtlichkeit halber P₁—P₃ und M₁—M₂ weggelassen, für die das Diagramm in entsprechender Weise angelegt werden kann.

Ob und in welcher Weise bei *Moeritherium*, *Palaeomastodon* und *Mastodon* geschilderten Befunde in besonderer Beziehung zu den vom vorderen Kieferabschnitt zu leistenden Aufgaben standen, kann hier nicht näher untersucht werden. Es sollte lediglich auf eine m. W. noch nicht diskutierte Deutungsmöglichkeit für das von der allgemeinen Norm bei reinen Pflanzenfressern sehr stark abweichende Temporalis/Masseter-Verhältnis beim Elefanten hingewiesen werden.

R. T u c k e r (1954) hat die Wirkungsmöglichkeiten von Masseter und Temporalis funktionsanalytisch untersucht und auf Grund seiner Überlegungen ein Funktionsschema für diese beiden Muskeln entworfen. (Abb.5), das die im allgemeinen zu beobachtende charakteristische Relationstendenz zwischen dem Masseter- und Temporalisgewicht bei den erwähnten Funktionstypen (F. K ü h l h o r n, 1938 b) verständlich macht. Die meisten Fasern des Temporalis liegen weiter okzipital als die des Masseter. Letzterer wird daher in erster Linie bei der Nahrungszerkleinerung wirksam, wäh-

rend die besondere Aufgabe des Temporalis bei entsprechender Entwicklung vor allem in der Fähigkeit zum Einleiten einer schnellen Mandibelpbewegung (Schnappbewegung) liegt.

Die hier behandelten Gürteltiere gehören dem „Kau-Typ“ an. Sie sind — nach Lebendbeobachtungen bei *Chaetophractus villosus* und Konstruktions-eigenarten am Kauapparat zu urteilen — wohl nur in geringem und nicht bei allen berücksichtigten Gattungen gleichem Maße zu wirksamen Greifbewegungen mit ihrem vorderen Kieferabschnitt fähig.

R. T u c k e r (1954, 1955, 1956, 1957) hat den Schädel der Säuger funktionsanalytisch untersucht und unterscheidet den breviarcuaten, den longoarcuaten und den planoarcuaten Typ. Er berücksichtigt in seinen Arbeiten die *Xenarthra* nicht. Doch dürften die hier behandelten Gürteltiere nach brieflicher Mitteilung von ihm dem planoarcuaten Typ zuzurechnen sein, dessen Merkmale u. a. auch die meisten *Marsupialia* zeigen (R. T u c k e r, 1954). Eine nähere Charakteristik dieser Typen gibt T u c k e r u. a. in seinen 1954 und 1955 erschienenen Arbeiten.

Bau des Schädels und seiner einzelnen Teile

Der Bau des Schädels der Gürtelmaus (Taf. II, Fig. a) ist von J. H y r t l (1855) und A. M a c a l i s t e r (1873) nur in allgemeinen Zügen beschrieben worden. Da eine genauere Darstellung seiner sämtlichen Teile den Rahmen dieser Arbeit überschreiten würde, sollen hier nur die Schädelbezirke eingehender behandelt werden, die im Zusammenhang mit der Aufnahme und Verarbeitung der Nahrung von besonderem Interesse sind.

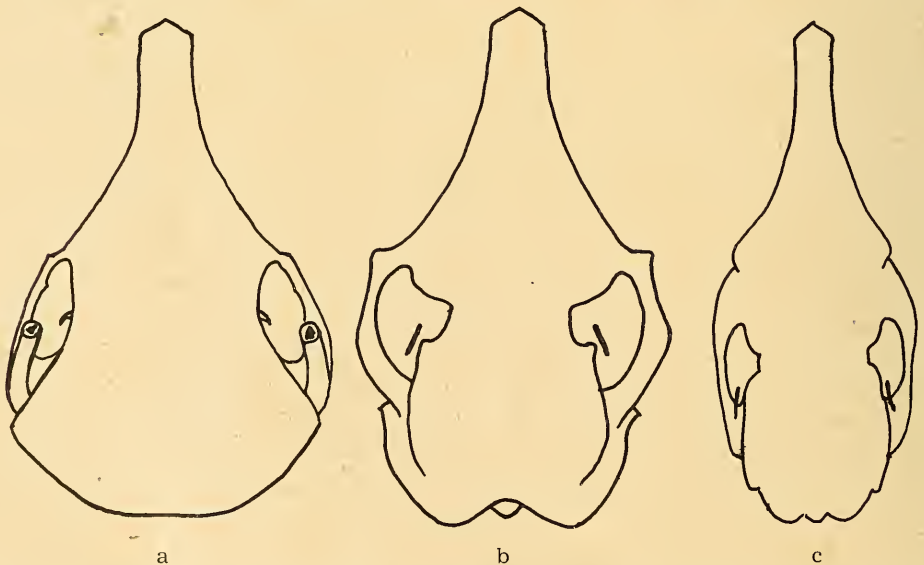


Abb. 6: Aufsicht auf den Schädel von *Chlamyphorus* (a), *Euphractus* (b) und *Dasyurus* (c) mit Eintragung der Lage des Proc. coronoideus des Unterkiefers (stark schematisiert; sämtliche Schädel auf gleiche Länge gebracht).

Allgemeine Schädelform

Verschiedene Merkmale deuten darauf hin, daß *Chl.* den Kopf beim Graben mitbenutzt, wie ich das auch bei im Zoologischen Garten gehaltenen Individuen von *E/C* und *Euphractus sexcinctus* L. in freier Wildbahn beobachten konnte.

Hinsichtlich der Schädelform (Abb. 6) liegt *Chl.* mit seiner außerordentlich breiten Schädelkapsel am Anfang der Scharrgräber-Spezialisationsreihe, die von ihm aus über *E/C* zu den im Vergleich dazu verhältnismäßig schlecht grabenden Arten von *D.* führt (Abb. 6). Hierin zeichnet sich vielleicht in erster Linie (neben anderen extremen Grabanpassungen) ein besonderes Abgestimmtsein auf die mit dem Scharrgraben zusammenhängende Funktionsfolge ab (F. Kühlnhorn, 1938 a).

Interessant ist die Tatsache, daß der Schädel von *Chrysochloris* (*Insectivora*), dessen Kopf nach W. Leche (1907) ebenfalls bei der Grabarbeit tätig ist, einen ähnlichen Umriß wie der von *Chl.* aufweist (Abb. 7).

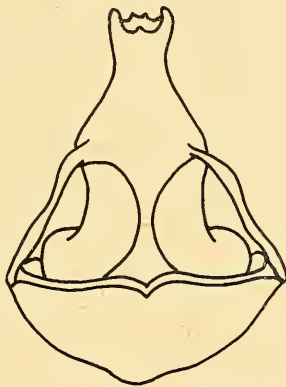


Abb. 7: Aufsicht auf den Schädel von *Chrysochloris aurea* Pall. (aus: W. Leche, 1907).

Stabilität des Schädels

Wie schon J. Hyrtl (1855) betonte, muß die Schädelkapsel von *Chl.* als sehr stabil bezeichnet werden, obwohl sie Licht durchscheinen läßt. Infolge des Fehlens ausgeprägter Nähte bildet der Schädel eine Einheit. Außen- und Innenwand (Lamina externa und L. interna) liegen nach Hyrtl an den meisten Stellen ohne spongiöse Zwischensubstanz (Diploë) dicht aufeinander. Die gleiche Wahrnehmung konnte ich am Schädel des von mir untersuchten (mir im enthäuteten Zustand übergebenen) Exemplares machen, bei dem durch das Abhäuten ein Teil des Planum parietale und der die Stirnhöcker tragende Abschnitt des Frontale entfernt worden waren.

Biologisch-anatomische Bemerkungen: Durch seine allgemeine Stabilität bietet der Gürtelmausschädel sehr beanspruchungsfähige Anheftungsflächen für die Kaumuskeln und ermöglicht durch die feste Zusammenfügung seiner Teile aktionsfähige Kieferbewegungen.

Der Oberschädel

Das Scheitelbein (*Os parietale*)

Das Scheitelbein von *Chl.* bildet mit seinem flach konvexem Planum parietale die Dorsalfläche des Hirnschädels (Taf. II, Fig. a). In der Höhe der zum Frontale gehörenden Stirnhöcker wendet sich das Parietale mit seinem Planum temporale ventralwärts. Beide Abschnitte sind durch eine deutlich erhabene, an der Umbiegungsstelle gelegene Linea temporalis getrennt. Auch *E/C* besitzen ein allerdings relativ etwas weniger breit entwickeltes Planum parietale und eine ebenfalls deutlich ausgeprägte Linea temporalis. Bei *D.* findet sich diese — nach dem bisher untersuchten Schädelmaterial zu urteilen — höchstens gelegentlich andeutungsweise.

Durch die Entwicklung einer klar abgesetzten Linea temporalis steht *Chl. E/C* nahe.

Biologisch-anatomische Bemerkungen: Nach den Untersuchungen von B. Klatt (1921) am Haushund ist die Ausbildung eines Planum parietale, bzw. einer Crista sagittalis offenbar weitgehend von dem zwischen der Temporalmasse und der Hirnschädelgröße herrschenden Verhältnis abhängig. Inwieweit dieses Ergebnis allgemeingültig auf andere Säuger übertragen werden kann, ist m. E. noch nicht zu übersehen.

Das Schläfenbein (*Os temporale*)

Das Schläfenbein bildet den unteren Abschnitt der Seitenwand des Schädels und greift auch auf dessen Basalfläche über. Die Schläfenbeinschuppe (*Pars squamosa*) beteiligt sich mit ihrem schalenförmigen basalen Abschnitt an der Bildung der Schädelhöhlenwand. Ihre gewölbte Außenfläche (*Facies temporalis*) entläßt nach lateral und rostral den Jochbogenfortsatz (*Proc. zygomaticus*).

Das Jochbein (*Os zygomaticum*)

Aus dem Jochbeinkörper strahlt bei allen hier besprochenen Gattungen der relativ kräftig entwickelte *Proc. temporalis* (Taf. II, Fig. a) aus, an dessen Rostralfläche verschiedene Schnauzenmuskeln ihren Ursprung nehmen, (nach A. Ueckermann [1912] bei *E. sexcinctus* z. B. *M. levator labii superioris alaeque nasi*, *M. lev. lab. inferioris*, *M. zygomatico-labialis*).

Der Jochbogen (*Arcus zygomaticus*)

Der sich über die Temporalgrube wölbende, das Temporale mit dem Maxillare verbindende Jochbogen ist bei den *Dasypodidae* gut entwickelt (Abb. 10). Bei den hier besprochenen Arten wird er durch den *Proc. zygomaticus* des Temporale und den *Proc. temporalis* des Zygomaticum gebildet. Am Aufbau des Jochbogensockels ist der *Proc. zygomaticus* des Oberkieferbeines (*Os maxilla*) der lateral mit dem *Proc. temporalis* des Zygomaticum ausschwingt, beteiligt. Infolge weitgehender Obliteration der Nähte sind die den Jochbogen der von mir untersuchten Gürtelmäuse zusammensetzenden Teile nicht so klar wie bei den von mir geprüften Schädeln anderer Arten voneinander zu trennen.

Bei *Chl.* streben die beiden Jochbogen in oraler Richtung im spitzen Winkel (bei einem vermessenen Individuum ca. 45°) ziemlich geradlinig aufeinander zu und schwingen mit ihrer vorderen Wurzel kaum aus, wie das im Gegensatz bei *E/C* und in weit geringerem Maße bei *D.* der Fall ist. Dadurch konvergieren die Jochbogen dieser Gattung nicht in oraler, sondern in okzipitaler Richtung und treffen sich z. B. bei einem Individuum von *E. sex.* und *D. nov.* in einem Winkel von ca. 57° bzw. 20° . Alle untersuchten Arten sind phaenozyg (Abb. 6).

Die besonders bei *E/C* weit herausragende orale Jochbogenwurzel scheint in gewissem Umfange mit der Ausbildung der teilweise an ihr entspringenden Schnauzenmuskeln (*M. levator labii superior alaeque nasi*, *M. lev. lab. inferioris*, *M. zygomatico-labialis*, *M. maxillo-labialis* [vergl. hierzu A. Ueckermann, 1912]) im Zusammenhang stehen. Nach A. Macalister (1873) sind die Gesichtsmuskeln bei *Chl.* weniger zahlreich und nicht besonders entwickelt (letzteres konnte ich ebenfalls feststellen). Vielleicht hängt damit auch das nur relativ geringe laterale Ausschwingen der vorderen Jochbogenwurzel bei *Chl.* zusammen (Taf. II, Fig. a). Von hier entspringend wurden bei *Chl.* nur zwei Muskeln, und zwar der *M. lev. lab. sup. alae nasi* (nach A. Macalister [1873] der stärkste Gesichtsmuskel) und der *M. maxillo-labialis* festgestellt (J. Hyrtl, 1855; A. Macalister, 1873; A. Ueckermann, 1912). Die gegenüber *E/C* und *D.* andersartige Stellung der Jochbogen wird aber weniger durch die in seitlicher Richtung nur wenig abstehende Jochbogenwurzel als vielmehr durch die im Vergleich zu anderen Gattungen ungeheuerere Breitenentwicklung des hinteren Hirnschädels bewirkt (Abb. 6).

Der orale Abschnitt des Jochbogens der Gürtelmaus ist kaum ausgewölbt, ein Befund, der vermutlich mit der verhältnismäßig geringen Ausbildung des Augapfels im Zusammenhang stehen dürfte (vergl. hierzu die Ergebnisse der von L. Fick [1857] durchgeführten Experimente). Auch im okzipitalen Teil behält der *Arcus zygomaticus* seine geradlinige Verlaufsrichtung bis in die Höhe des Kiefergelenkes bei und wendet sich erst hier hirsnschädelwärts. Demgegenüber zeigen *E/C* einen weit lateral gewölbten Jochbogen, während *D.* in dieser Beziehung mehr *Chl.* angenähert erscheint.

Bei den zwischen *Chl.* einerseits und *E/C* sowie *D.* andererseits herrschenden erheblichen Größenunterschieden (s. u.) begegnen Vergleiche hinsichtlich der Entwicklung der Kaumuskulatur gewissen Schwierigkeiten. Doch läßt sich vielleicht durch folgende Überlegungen ein brauchbarer Weg zur Darstellung dieser Verhältnisse finden.

Die beiderseitigen Jochfortsätze des Schläfenbeines konvergieren bei *E/C* und (in weit geringerem Maße) bei *D.* in okzipitaler Richtung, während sie dagegen bei *Chl.* eine oralwärts gerichtete Konvergenz zeigen. Parallel mit diesem Befunde entfernt sich der *Proc. zygomaticus* des Squamosums bei *E/C* ziemlich weit vom *Proc. coronoideus* des Unterkiefers und trifft mit dessen Achse in einem größeren spitzen Winkel zusammen als bei *D.* Der für den *Temporalis* bei *E/C* zur Verfügung stehende Raum übertrifft damit

den von *D.* beträchtlich (Vergleich von Individuen gleicher Basilarlänge). Das kommt auch im Überwiegen des absoluten Schläfenmuskengewichtes von *E.* gegenüber *D.* bei zwei hinsichtlich ihrer Basilarlänge ziemlich gleichen Individuen zum Ausdruck (F. Kühlnhorn, 1939). Bezüglich der Bewertung des Muskelgewichtes als Leistungsausdruck sei auf die Ausführungen im Abschnitt über die Kaumuskulatur verwiesen.

Bei der Gürtelmaus wird der Raum für einen — auf die hier behandelten Arten bezogen — relativ gut entwickelten Temporalis im Jochbogenbereich auf eine etwas andere Weise als bei *E/C* und *D.* erreicht (Taf. I). Im Gegensatz zu *E/C* und *D.* findet sich hier die größte Breitenerstreckung des Oberschädels nicht in Höhe der Sutura zygomaticotemporalis des Jochbogens, sondern bei dessen weit lateral ausschwingender okzipitaler Wurzel. In Verbindung mit der starken Einwölbung des Squamosums entsteht auf diese Weise ein verhältnismäßig weiter Temporalisraum. Bezüglich dessen relativer Ausdehnung dürfte die Gürtelmaus den von *E/C* wohl nicht erreichen (bei der Kleinheit von *Chl.* sind diese Verhältnisse meßtechnisch nicht exakt zu erfassen).

In der relativen Massenentwicklung des Temporalis wird *Chl.* vermutlich zwischen *E/C* und *D.* (vielleicht letzterem mehr angenähert) liegen. Es sei noch bemerkt, daß das Verhältnis Temporalisgewicht : Massetergewicht in diesem Zusammenhang aus verschiedenen Gründen keine Vergleichsmöglichkeiten bietet. Zusammenfassend läßt sich sagen, daß auch bei *Chl.* der Jochbogenverlauf (bzw. der vorhandene Temporalisraum) auf die Fähigkeit der Durchführung wirksamer Greifbewegungen hindeutet.

Bezüglich der Lage und Ausdehnung der den Proc. zygomaticus des Squamosums und den Proc. temporalis des Zygomaticus trennenden Sutura zygomaticotemporalis unterscheiden sich *E/C* und *Chl.* grundsätzlich von *D.*

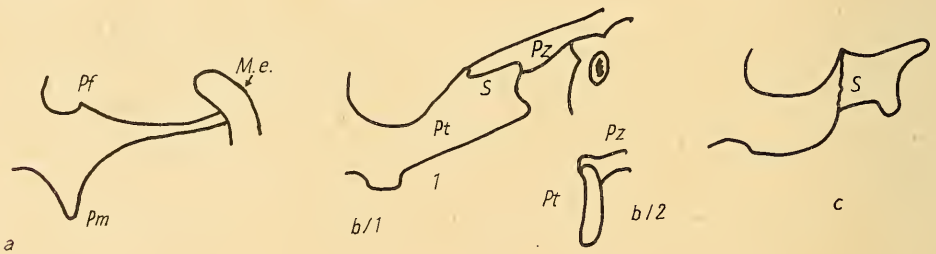


Abb. 8: Schematische Darstellung der Lateralfläche des Jochbogens von *Chlamyphorus* (a), *Euphractus* (b) und *Dasypus* (c). b/2 Verbindung des Pz mit dem Pt von *Euphractus*, S = Sutura zygomaticotemporalis von hinten gesehen, Pz = Proc. zygomaticus des Temporale, Pt = Proc. temporalis des Zygomaticum, M. e. = Meatus externus. Bei *Chlamyphorus* hat Nahtobliteration im Jochbogenbereich stattgefunden, bei *E/C* liegt die Sutura zygomaticotemporalis horizontal und verbindet den Proc. zygomaticus und temporalis sehr fest miteinander, bei *D.* stoßen der Proc. zygom. und temp. im Bereich der vertikal gestellten Sut. zygomaticotemporalis ohne festere Verbindung aufeinander. Pm = Proc. massetericus („absteigender Fortsatz“), Pf = Proc. frontalis.

Bei ersteren hat diese schuppenartigen Charakter. Beide Fortsätze greifen weitflächig übereinander (Abb. 8). *E/C* lassen die Nahtbildung im allgemeinen sehr deutlich erkennen, während sie bei den Gürtelmäusen infolge weitgehender Obliteration meist nur angedeutet ist. Hier gehen Proc. temp. und Proc. zygom. in der Regel nahezu völlig ineinander über. Dadurch dürfte eine Erhöhung der Jochbogenstabilität bewirkt werden.

Die Länge der Sutura zygomaticotemporalis übertrifft bei *E/C* und *Chl.* (soweit ihr angedeuteter Verlauf bei einigen Individuen erkennen ließ) die größte Höhe im Berührungsbereich der beiden genannten Fortsätze erheblich (Abb. 8). Im Gegensatz dazu liegt diese Naht bei *D.* nicht mehr oder weniger horizontal, sondern vertikal, und die beiden Proc. stoßen mit glatten Rändern in meist sehr wenig fester Verbindung aufeinander. Dieser Nahtverlauf ist nach Definition von R. Fick (1904) als „Harmonie“ zu bezeichnen. Der Jochbogen von *D.* bildet also keine so innig verbundene Einheit wie bei *E/C* und *Chl.* und ist daher — wie auch seine allgemein verhältnismäßig schwache Ausbildung zeigt — sicher weit weniger beanspruchungsfähig als bei letzteren.

Bei *Chl.* bildet der Proc. temporalis dorsal im Berührungsbereich mit dem Proc. zygomaticus einen aufwärtsstrebenden, klar ausgeprägten Proc. frontalis (Abb. 8 u. Taf. II, Fig. a) aus. Dieser fehlt den anderen Gattungen ebenso wie der sogenannte „absteigende Fortsatz“ (Bezeichnung nach M.

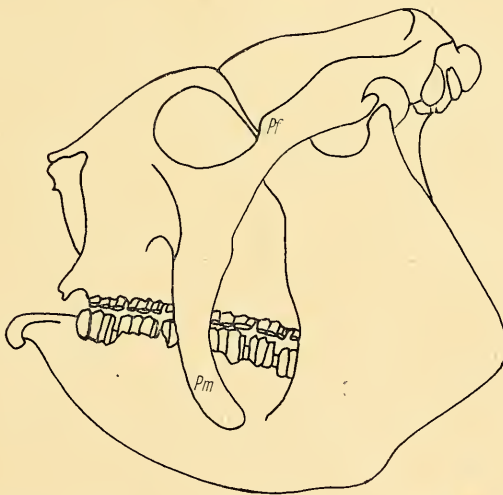


Abb. 9: Schematische Seitenansicht des Schädels von *Glyptodon asper* Nobis (nach H. Burmeister, 1870). Pf = Proc. frontalis, Pm = der außerordentlich entwickelte Proc. massetericus. Deutlich erkennbar ist das „hohe Kiefergelenk“.

Weber, 1928; M. Schlosser in: K. v. Zittel, 1923), der — allerdings nicht besonders entwickelt — vom Ventralrand des Zygomaticum in der Verbindungszone mit dem Proc. zygomaticus des Oberkiefers seinen Ursprung nimmt. Ich schlage vor, diesen Fortsatz wegen seiner Beziehung

zum *M. masseter* „**Processus massetericus**“ zu nennen (Abb. 8 u. Taf. II, Fig. a).

Das Vorhandensein eines weit herabgezogenen *Proc. massetericus* ist z. B. charakteristisch für *Glyptodon asper* Nobis, *Hoplophorus ornatus* Nobis, *Doedicurus giganteus* Serres und *Panochthus tuberculatus* Owen (H. Burmeister, 1870; C. B. Reichert, 1865). Bei diesen tritt der *Proc. zygomaticus* des Stirnbeines mit dem *Proc. frontalis* des Zygomaticum in Verbindung. Bei den übrigen Arten ist letzterer gut entwickelt, bildet aber mit dem Stirnbeinfortsatz keine Knochenbrücke (Abb. 9). Es sei in diesem

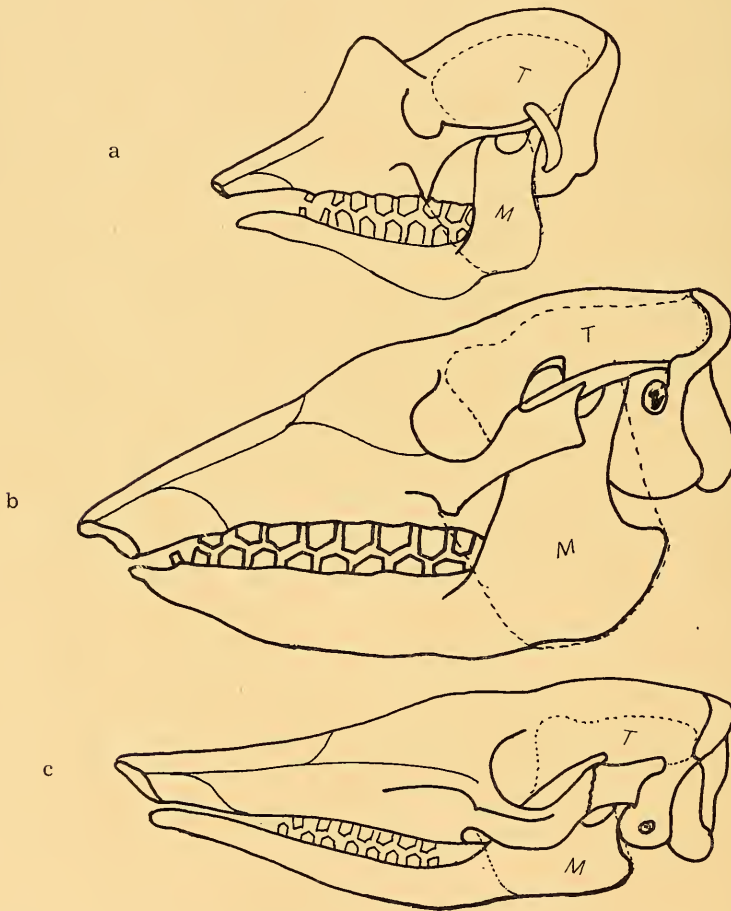


Abb. 10: Seitenansicht der Schädel von *Chlamyphorus* (a), *Euphractus* (b) und *Dasypus* (c), stark schematisiert. Punktierter Linie = Flächenerstreckung des Temporalis (T) und Masseter (M).

Zusammenhänge erwähnt, das *Chl.* nach O. Klinkowström (1895) den *Glyptodontidae* phylogenetisch näher zu stehen scheint als die übrigen *Dasypodidae* (vergl. hierzu E. Thénius u. H. Hofer, 1960).

Bei *Chl.* und *E/C* endet der Jochbogen rostral etwa über dem drittletzten Zahn, während er bei *D.* noch okzipital vom letzten Oberkieferzahn in die

Maxilla eintritt. Somit liegt der Jochbogensockel bei *Chl.* und *E/C* funktionell günstiger als bei *D.* (vergl. hierzu R. T u c k e r, 1954, 1957), (Abb. 10).

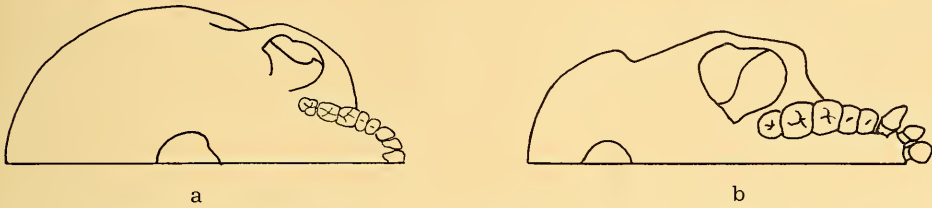


Abb. 11: Schematische Darstellung der Jochbogenweite beim Menschen ♂ (a) und Gorilla ♂ (b), von unten gesehen. Beide Schädel auf gleiche Länge gebracht.

Insgesamt gesehen steht *Chl.* hinsichtlich der Konstruktion des Arcus zygomaticus im allgemeinen *E/C* näher als *D.*, weicht darin aber in mancher Beziehung von diesen Gattungen beträchtlich ab.

Biologisch-anatomische Bemerkungen: Bezüglich der Faktoren, von denen die Jochbogenweite abhängig ist, bestehen verschiedene Auffassungen, auf die zum Verständnis der vorstehend mitgeteilten Befunde noch in großen Zügen hingewiesen werden soll.

Eine differenziertere Behandlung dieser Fragen erfolgte u. a. durch W. Marinelli (1919, 1931), R. Martin (1928) und D. Starck (1935). Nach Martin hängt die Ausbildung der Jochbogen mit der Kieferentwicklung und der Ausdehnung des Temporalis zusammen. *Homo* ist kryptozyg, während die erwachsenen Anthropomorphen alle in extremem Maße phänozyg sind (Abb. 11). Ein Vergleich der von mir ermittelten Gewichtswerte des Temporalis von Mensch²⁾ und Schimpanse weist deutlich auf die beträchtlich stärkere Massenentwicklung des Schläfenmuskels des letzteren hin (Tabelle 2). Die untersuchten Kaumuskeln von *Homo* waren in Alkohol konserviert, bei den Schimpansen dagegen frishtoten Individuen entnommen. Der absolute Gewichtsunterschied entspricht daher nicht genau den tatsächlichen Verhältnissen. Der prinzipielle Unterschied in der Massenentwicklung des Temporalis wird bei Muskeln dieser Größe nach meinen Erfahrungen dadurch nicht in Frage gestellt.

W. Marinelli hat das Problem u. a. bei Carnivoren mit Brechschere gebissen und ganz speziell beim Höhlenbären unter Berücksichtigung verschiedener rezenter Bärenarten untersucht (vergl. hierzu auch D. Starck, 1935). Er vertritt aus verschiedenen einleuchtenden Gründen, auf die hier nicht eingegangen werden soll, die Auffassung, daß die Jochbogenweite kein Maß für die Stärke des Temporalis, und der Arcus zygomaticus in seiner Ausgestaltung sicher dem Einfluß des Masseter unterworfen ist.

Wie weitgehend die Unterschiede hinsichtlich der Jochbogenweite und der Massenentwicklung der Kaumuskeln (Temporalis und Masseter) zwi-

²⁾ Herrn Dozent Dr. K. Hinrichsen (Anatomisches Institut der Universität Göttingen) bin ich für die Beschaffung des Kaumuskels-Materials von *Homo* zu besonderem Dank verpflichtet.

schen erwachsenen Vertretern (etwa gleicher Basilarlänge) des „Greif“- und „Kau-Typus“ sein kann, zeigt der Vergleich eines Hundes (Rottweiler-Rasse ♂; Basilarlänge des Schädels 196 mm) mit einer Gemse (*Rupicapra rupicapra* (L.), ♂; Basilarlänge 185 mm). Die Mittelwerte (aus beiden Seiten errechnet) der Kaumuskelgewichte (frischtoten Material) und die Jochbogenbreite dieser Individuen im Temporalisbereich betragen:

	T:M	Masseter (M)	Temporalis (T)	Jochbogenbreite
Hund	2,9	27,9 g	85,7 g	132 mm
Gemse	0,2	31,6 g	7,7 g	89 mm

Hinsichtlich des Masseter-Gewichtes verhalten sich beide Tiere nahezu gleich, im Temporalisgewicht differieren sie entsprechend der Zugehörigkeit zu verschiedenen Funktionstypen beträchtlich. Beim Hund entspricht dem höheren Temporalisgewicht eine die der Gemse weit übertreffende Jochbogenbreite. Die zwischen Caniden und Wiederkäuern bestehenden Unterschiede im Jochbogenverlauf sind in Abb. 12 zum Ausdruck gebracht.

Die Verschiedenheit der Ansichten über die die Jochbogenweite beeinflussenden Faktoren weist auf die Notwendigkeit einer umfassenden Untersuchung dieses Problemkomplexes unter Berücksichtigung aller Spezialisierungstypen hin. An Hand der Gürteltier-Spezialisationsreihe allein lassen sich derartige Erkenntnisse nicht gewinnen. Aus diesem Grunde mußten sich die über den Jochbogen gemachten Ausführungen vielfach lediglich auf die für die einzelnen Gürteltierrarten typischen Konstruktionseigenarten dieser das Temporale mit dem Maxillare verbindenden Knochenspange beschränken.

Tabelle 2

Gewicht des Musculus temporalis und des M. masseter und das Verhältnis des Temporalis(T)- zum Masseter(M)-Gewicht bei 7 erwachsenen männlichen Individuen von *Homo* und bei 4 erwachsenen oder älteren Schimpansen (2 ♂ ♂, 2 ♀ ♀)

Homo	Temporalis-Gew.	Masseter-Gew.	T:M
♂ (42 Jahre)	22,05 g	16,17 g	1,4
♂ (23 Jahre)	33,20 g	29,65 g	1,1
♂ (49 Jahre)	32,10 g	22,15 g	1,4
♂ (44 Jahre)	22,70 g	18,13 g	1,2
♂ (54 Jahre)	34,71 g	27,30 g	1,3
♂ (50 Jahre)	23,22 g	21,22 g	1,4
♂ (35 Jahre)	15,45 g	12,18 g	1,3

Das Muskelmaterial wurde in konserviertem Zustande gewogen, Muskelgewichte abgerundet.

Pan	Temporalis-Gew.	Masseter-Gew.	T:M
♂ (n. erwachsen)	140,00 g	59,50 g	2,4
♂ (16 Jahre)	177,00 g	83,00 g	2,1
♀ (8 Jahre)	49,40 g	24,70 g	2,0
♀ (17 Jahre)	94,00 g	40,00 g	2,4

Das Muskelmaterial wurde in frischem Zustande gewogen, Muskelgewichte abgerundet.

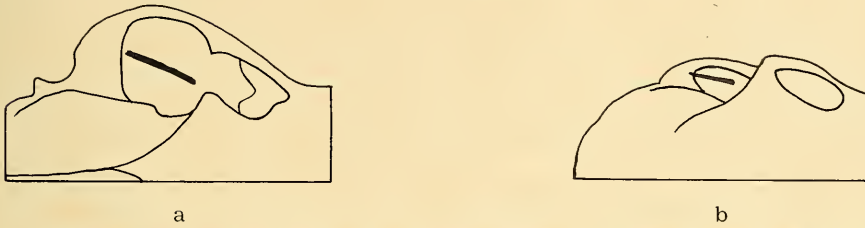


Abb. 12: Schematische Darstellung der verschiedenen Jochbogenweite beim Wolf (a) und Reh (b). Im Jochbogenraum (stark ausgezogen) der Proc. coronoideus des Unterkiefers sichtbar.

Oberkieferbein (Maxilla)

Die Oberkieferbeine, die mit den Nasalia die Nasenhöhle umschließen, bilden den größten Teil der Seitenwand der Schnauzenregion. Sie sind bei *Chl.* ähnlich kräftig wie bei *E/C* gebaut und besitzen — wie bei diesen — tief eingesenkte Zahnfächer (Alveoli dentalis). Im Gegensatz zu *D.* läßt die Maxilla von *Chl.* und *E/C* kaum oder nur wenig Strahlen einer stärkeren Lichtquelle durchscheinen. Ein Hinweis auf die Dichte des Knochens bei den letzterwähnten Gattungen.

Bei *E/C* konvergieren die Konturen beider Maxillae, während sie bei *Chl.* und *D.* nach anfänglicher Konvergenz etwa in Höhe des aboralen Endes der Nasalia beginnen, einen annähernd parallelen Verlauf zu zeigen und sich von hier an der Bildung der röhrenartigen Gestalt des oralen Oberkieferabschnittes beteiligen. *Chl.* steht also in dieser Beziehung *D.* näher als *E/C* (Abb. 6).

Auf die Mitwirkung des Proc. zygomaticus der Maxilla bei der Bildung der rostralen Jochbogenwurzel wurde oben schon hingewiesen. Die Maxilla hat mit ihrem Proc. palatinus, der vom zahntragenden Alveolarrand (Proc. alveolaris) nach innen vorspringt, auch Anteil an der Bildung des knöchernen Gaumens. Das Gaumendach ist hier, wie auch im Bereich des Gaumensbeines (Os palatinum) bei *Chl.* und *E/C* sehr stabil, während es bei *D.* schwächer angelegt ist. Ein Befund, der sich gut in die übrigen Untersuchungsergebnisse einfügt.

Ein Proc. frontalis des Maxillare, der z. B. bei Wolf, Löwe und Mensch entwickelt ist, fehlt den hier besprochenen Gürteltiergattungen. Dieser Befund ist als Hinweis auf den normalen Beanspruchungsgrad des Kieferapparates vermutlich nicht ohne Bedeutung.

Zwischenkieferbein (Os incisivum)

Das Zwischenkieferbein ist aboral mit dem Oberkiefer und Nasenbein verbunden und beteiligt sich mit an der Gestaltung des Naseneinganges und des knöchernen Gaumendaches.

Bei *Chl.* hat der vordere Oberkieferabschnitt im Bereich des Incisivums ähnlich wie bei *D.* röhrenförmigen Charakter. Die Konturen dieses Kno-

chens divergieren bei *Chl.* und *E/C* vorn etwas. Dadurch wird der Querschnitt in der Intermaxillarzone bei diesen flach queroval, während er bei *D.* wegen der höchstens angedeuteten Divergenz des lateralen Zwischenkieferrandes eine mehr rundlichquerovale Form hat. In der relativen Breite der Ventralfläche des rostralen Incisivumendes zeigen *E/C* und *Chl.* ähnliche Verhältnisse, während diese Zone bei *D.* im Verhältnis dazu in der Regel etwas schmaler zu sein scheint. Ein Proc. nasalis fehlt allen Gattungen

Der Unterkiefer (Mandibula)

Das Bestehen enger Beziehungen zwischen der Ernährungsform sowie der Art des Gebisses mit der Ausbildung des Unterkiefers zeigen nicht nur die zahnlosen Säugetiere wie z. B. *Myrmecophaga*, *Tamandua* und *Echidna*, sondern auch die Rückbildungsvorgänge am Unterkiefer des Menschen (Abb. 13). Auch in der Gürteltier-Spezialisations-Reihe lassen sich klar Korrelationen zwischen der Gestalt der Mandibula und dem Entwicklungsgrad der Bezahnung sowie der Ernährungsweise erkennen (F. Kühlnhorn, 1939).



Abb. 13: Unterkiefer von *Homo* (a = Mann von 20 Jahren; b = Mann von 72 Jahren) und von *Myrmecophaga tridactyla* L. (c) in Seitenansicht (stark schematisiert). Darstellung der Ausbildung des Corpus mandibulae beim Vorhandensein von Zähnen und bei Zahnlosigkeit.

In der allgemeinen Form und Entwicklung der Mandibula kommt *Chl.* *E/C* sehr nahe. Das zeigt sich sehr deutlich in den Werten der Indices des aufsteigenden Astes (Ramus mandibulae):

Chl. 56,9; *E.* 77,0; *D.* 298,0 — und in dem die Unterkiefergestalt ausdrückenden Index (Berechnungsweise s. b. I. Krumbiegel, 1930):

Chl. 6,8; *E.* 4,7; *D.* 11,7.

a) Unterkieferkörper (Corpus mandibulae)

Das Corpus mandibulae ist der zahntragende Teil des Unterkiefers. Bei *Chl.* und *E/C* ist es kräftig und in seinem aboralen und mittleren Abschnitt sehr hoch, sowie im Kehlrandbereich breit angelegt. *D.* verhält sich hierin weitgehend gegensätzlich.

Im Bereich der Pars molaris ist der Kehlrand bei *Chl.* stark ventralwärts ausgebogen, während dieser bei *E/C* geringer gekrümmt ist und bei *D.* nur einen schwach bogigen Verlauf hat (Abb. 14).

Im Querschnitt zeigt die Lateralfläche dieses Corpusteiles bei *Chl.* und *E/C* eine deutliche konvexe Wölbung, während die Medianwand ziemlich geradflächig verläuft. Bei *D.* findet sich dagegen höchstens eine angedeutete Konvexwölbung der lateralen Corpusfläche, und die dorsale Breite des Unterkieferkörpers bleibt im Bereich des Zahnbogens außerordentlich weit hinter der von *E/C* und *Chl.* zurück. Die Querschnittsform des Corpus mand. von *Chl.* und *E/C* ist ein Hinweis auf die sich im Kieferknochen ausprägende kräftige Entwicklung der Bezahnung bei diesen Gattungen. Die Septa interalveolaria sind in der Regel ziemlich schmal und erreichen nicht immer die Höhe des Margo alveolaris. Das gilt mehr oder weniger für alle hier behandelten Gürteltiere. Der Halt der Zähne im Kiefer wird infolge der Tiefe der Zahnfächer dadurch vermutlich nicht beeinträchtigt.

Durch die ausgezogene Pars incisiva des Corpus mandibulae tendiert *Chl.* bezüglich der Gestalt seines oralen Unterkieferabschnittes nach *D.*, ohne aber dessen Extrem zu erreichen (Abb. 14).

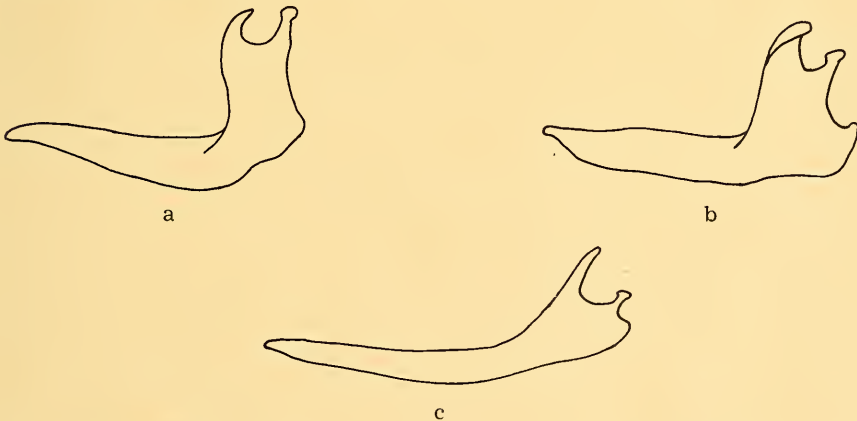


Abb. 14: Unterkiefer von *Chlamyphorus* (a), *Euphractus* (b) und *Dasypus* (c) in Seitenansicht (stark schematisiert, Bezahnung der Übersichtlichkeit wegen weggelassen). Vergleichende Darstellung der Ausbildung des Corpus mandibulae und des Ramus mandibulae bei den hier behandelten Typen der Gürteltier-Spezialisationsreihe.

Bei allen Gürteltieren verwachsen die beiden Ossa mandibularum nicht und es bleibt daher zeitlebens eine Symphysis mandibularis bestehen. Die Festigkeit des Zusammenhaltens der beiden Unterkieferhälften scheint in der Reihenfolge *E/C*, *Chl.*, *D.* abzunehmen.

b) Unterkieferast (Ramus mandibulae)

Der Unterkieferast ist bei *Chl.* und *E/C* sehr steil gegen die Alveolarebene gestellt (Abb. 14) und im Gegensatz zu *D.* schmaler als hoch. Das zeigen die oben erwähnten Indices des Proc. mand. sehr deutlich (*Chl.* 59,9; *E.* 77,0; *D.* 298,0).

E/C besitzen einen deutlich ausgeprägten, hakenförmig nach oben gekrümmten, spitz auslaufenden Winkelfortsatz (Proc. angularis) am Unterkieferwinkel. Bei *D.* erscheint dieser Processus als stumpfes Höckerchen. *Chl.* läßt von dieser Bildung noch weniger erkennen, wobei allerdings zu bemerken ist, daß ein Vergleich in dieser Beziehung mit den anderen Gattungen infolge der Körpergrößenunterschiede Schwierigkeiten bereitet.

Chl. hat aber mit *E/C* — wenn auch nur in geringerem Maße — gemeinsam, daß der Kieferwinkel (Angulus mandibulae) in relativ größerer Fläche okzipital vom Kiefergelenk liegt, als das bei *D.* der Fall ist. (Abb. 14). Dieser Befund stellt *Chl.* eindeutig in die Nähe von *E/C* (vergl. hierzu auch *Glyptodon asper* Nobis, Abb. 9).

Biologisch-anatomische Bemerkungen: Der Besitz eines Winkelfortsatzes vergrößert nach C. Toldt (1905) die Flächenausdehnung des Unterkieferastes und bewirkt, daß bestimmte Fasergruppen des M. masseter und M. pterygoideus int. durch ihn eine den jeweiligen funktionellen Erfordernissen entsprechende Zugrichtung erhalten. Ein Proc. angularis kann selbst bei Säugern noch deutlich erkennbar auftreten, deren Unterkiefer Reduktionserscheinungen zeigt (*Manis*, *Myrmecophaga* [Abb. 13c], *Dasypus*). Nach D. Starck (1935) scheint die Kaumuskulatur für das Zustandekommen dieses Fortsatzes wesentliche Bedeutung zu haben. Der Winkelfortsatz fehlt nach Toldt den Säugetieren, deren Unterkieferast höhen- und breitenmäßig eine allen Anforderungen angepaßte Muskelansatzfläche besitzt.

Ein Proc. subangularis fehlt den *Dasypodidae* ganz allgemein und die Incisura praeangularis ist nur bei *E/C* deutlicher ausgeprägt.

Wie *E/C* besitzt auch *Chl.* auf der lateralen hinteren Angulusfläche gut entwickelte Tuberositates massetericae. Diese sind bei den mir vorliegenden Stücken von *Chl.* höckerartig (Taf. II, Fig. b), während sie bei *E/C* mehr leistenartigen Charakter haben. *D.* fehlen im allgemeinen derartige Bildungen. Auch in diesem Befund prägt sich die anzunehmende größere Leistungsfähigkeit des Kauapparates von *Chl.* und *E/C* aus.

Eine Fossa masseterica ist bei allen Gattungen entwickelt. Entsprechend der allgemeinen Form des Ramus mandibulae zeigt sie bei *Chl.* und *E/C* vorwiegend eine Vertikal-, bei *D.* dagegen eine Horizontalerstreckung und bleibt bei diesem ersteren gegenüber an Tiefe zurück. Die Fossa musculi pterygoidei ist bei *Chl.* und *E/C* stärker eingemuldet. *D.* zeigt kaum eine Andeutung davon.

Neben der Gestalt und Ausdehnung der Lateralfäche des Unterkieferastes sind die Ausbildung des Kronenfortsatzes (Proc. coronoideus) und des

Gelenkfortsatzes (Proc. condylaris) sowie dessen Caput mandibulae von großer funktioneller Bedeutung.

Richtung und Ausbildung des Proc. coronoideus (= Proc. mandibularis) stehen unter dem Einfluß des Schläfenmuskels (M. temporalis). Bei *Homo* zeigt nach R. Martin (1928) ein breiter, wenig hoher einen starken, ein hoher und spitzer Proc. coron. dagegen einen relativ schwach entwickelten Temporalis an. Entsprechende eigene Feststellungen bei Säugern verschiedener Gruppen bestätigen diesen Befund.

Der ziemlich steil gestellte, als Hebelarm für den M. temporalis dienende Kronenfortsatz von *E/C* und *Chl.* ist breit und kräftig angelegt (*Chl.* entspricht darin *E/C* nicht völlig). Im Gegensatz dazu stellt er bei *D.* nur einen in aboraler Richtung geneigten, schwach zugespitzten Fortsatz dar, der — wie bei *E/C* — den Proc. condylaris verhältnismäßig weit überragt. *Chl.* fällt in dieser Beziehung aus dem Rahmen aller hier untersuchten Gattungen; denn bei ihm enden Kronen- und Gelenkfortsatz etwa in gleicher Höhe. Bei manchen Individuen wird letzterer vom Proc. coron. etwas überragt.

Nach dem oben Gesagten erscheint es nicht abwegig, in dem eben beschriebenen Befund einen Zusammenhang zwischen der Lage der Ursprungsfläche des Temporalis und dessen Hauptzugkomponente zu vermuten. Dafür bestehen folgende Anhaltspunkte:

Bei *Chl.* liegt die Ursprungsfläche des Temporalis vom Planum parietale aus steiler abwärts gerichtet als bei *E/C*, und die Hauptzugrichtung dieses Muskels verläuft vertikaler als bei letzteren. Wenn durch diese Befunde auch die bei *Chl.* gegenüber *E/C* relativ geringere Längenentwicklung des Proc. coron. verständlich erscheint, darf nicht übersehen werden, daß die Lateralfläche des Kronenfortsatzes bei der Gürtelmaus verhältnismäßig etwas schmaler als bei *E/C* angelegt ist und daher vergleichsweise nicht die entsprechende Beanspruchungsfähigkeit wie bei letzteren erreichen dürfte. Außerdem sei darauf hingewiesen, daß der Proc. coron. bei *Chl.* in eine aboral abgebogene Spitze ausläuft und relativ weniger Ansatzfläche für den Temporalis in diesem Bereich als bei *E/C* mit dem breitgerundeten Kronenfortsatz (Abb. 14) bietet.

Daß bei den Gürteltieren Grund zur Annahme von Beziehungen zwischen der Ausbildung und Stellung des Proc. coronoideus zur Lage der Ursprungsfläche des Temporalis und dessen Ausbildungsgrad gegeben ist, zeigen die diesbezüglichen Verhältnisse bei *D.* (Abb. 14), dessen langer, dünner, schräg aufwärts-aboral gerichteter Kronenfortsatz deutlich auf eine vorwiegend horizontal gerichtete Zugkomponente und eine nicht besonders kräftige Entwicklung des Schläfenmuskels hinweist. Besonders klar ist das auch beim Riesengürteltier (*Priodontes giganteus* E. Geoffroy) zu erkennen (F. Kühlhorn, 1938 b).

Im Bereich des Coronion des Proc. coronoideus von *Chl.* und *E/C* ist der Rand auf der Lateralseite zu einer schmalen, abwärts ziehenden abgesetzten Fläche verbreitert, die dem M. temporalis gute Ansatzmöglichkeiten bietet. Bei *D.* findet sich höchstens eine Andeutung davon.

Bei mir vorliegenden Stücken von *Chl.* und *E/C* ist eine an der seitlichen Außenfläche (parallel dem Vorderrand des Kronenfortsatzes) herabziehende Linea obliqua höchstens andeutungsweise feststellbar. *D.* scheint sie zu fehlen.

Eine kräftige Beanspruchung des Kieferapparates ist aber nur möglich, wenn auch der Proc. condylaris stabil ist und die das Kiefergelenk bildenden Elemente eine entsprechende Ausbildung aufweisen. Derartige Voraussetzungen sind bei *Chl.* und *E/C* gegeben. *D.* hat dagegen einen nur wenig hervortretenden, schwach entwickelten Gelenkfortsatz, der sich kaum über die Alveolarebene erhebt (Abb. 14).

Das Kiefergelenk (Articulus mandibularis)

Das Kiefergelenk besteht bei den Gürteltieren im wesentlichen aus dem Caput mandibulae (=Capit. mand.) des Proc. condylaris (=Proc. articularis bzw. condyloideus) und der Facies articularis des Proc. zygomaticus des Os temporale (Begründung für diese hier verwendete Bezeichnung s. u.).

W. Lubosch (1908) nimmt bei den Marsupialiern das Bestehen einer Beziehung zwischen der Schädelform und der Breite des Kiefergelenkes in der Weise an, daß dolichocephale Formen schmalere Kiefergelenke als brachycephale haben. Die gleichen Feststellungen konnte ich ganz allgemein bei den von mir bisher untersuchten Gürteltiergattungen *Euphractus*, *Chaetophractus*, *Chlamyphorus*, *Tolypeutes*, *Dasypus* und *Priodontes* machen.

Topographie der Gelenkregion

E/C (wie auch *Chl.*) besitzen ein stark ausgedehntes, aufgeblähtes Tympanicum, das sich mit einem verknöcherten Teil des Hyoidbogens zu einem knöchernen Meatus vereinigt (W. Lubosch, 1908), der den okzipitalen Rand der Facies articularis bildet³⁾ (Gelenkfläche am Proc. zygom. des Temporale). Bei *Chl.* ist der rückwärtige Teil dieser Gelenkfläche ebenfalls — wenn auch wohl in etwas geringerem Maße — von dem sich oralwärts über den Proc. zygom. des Temporale krümmenden knöchernen

³⁾ Die auf der Basalseite des Proc. zygom. des Temp. befindliche Gelenkfläche ist bei den untersuchten Gürteltieren mehr oder weniger konvex, in keinem Falle aber in irgendeiner Weise konkav gemuldet. Wohl aus diesem Grund vermeidet W. Lubosch (1908) in seiner umfassenden Arbeit über das Kiefergelenk bei den Edentaten die allgemein übliche Bezeichnung „Fossa mandibularis“ oder „Cavitas glenoidalis“ und verwendet stattdessen durchlaufend das Wort Gelenkfläche. Ich möchte mich dieser Verfahrensweise bei der Beschreibung des Kiefergelenkes der hier behandelten Gürteltierarten anschließen und benutze dafür in Anlehnung an Ellenberger-Baum (1943) und Nickel-Schummer-Seiferle (1954) den Fachausdruck „Facies articularis“. R. Fick (1904) spricht davon, daß der Unterkiefer bei allen Säugern eine konvexe und das Schläfenbein meist eine konkave Gelenkfläche besitze. Die hier berücksichtigten Gürteltiere fügen sich nicht in dieses allgemeine Schema, wie die in diesem Abschnitt gemachten Darlegungen zeigen.

Gehörgang begrenzt (Taf. II, Fig. b). Auch Lubosch betont, daß die Form des Meatus von *Chl.* direkt mit der von *E/C* vergleichbar sei und die Lage der Facies articularis ähnlich erscheinen lasse. Es sei hier noch erwähnt, daß M. Weber (1928) den äußeren Gehörgang der *Dasypodidae* höchstens in ganz untergeordneter Weise als eine Fortsetzung des Tympanicums ansieht. Der Hauptsache nach entsteht er seiner Meinung nach aus der Verknöcherung des knorpeligen Gehörganges, wofür auch eine Verbindung mit der knorpeligen Ohrmuschel spräche.

D. hat unter den hier betrachteten Gattungen die am geringsten verknöcherte Bulla. Sein Tympanicum ist klein und ringförmig. Es stützt sich okzipitalwärts auf einen winzigen Proc. posttympanicus. Ein knöcherner Gehörgang fehlt. So kommt es, daß die Facies articularis frei und sehr weit außen liegt.

Die Gelenkflächen

Ganz allgemein betrachtet sind die Formen der Gelenkflächen, die Beschaffenheit der Kapsel sowie des Discus articularis Ausdruck der Bewegungsmöglichkeiten in diesem Gelenk (D. Starck, 1935).

a) Facies articularis des Temporale

Bei den hier behandelten Gattungen gehört diese Gelenkfläche allein dem Temporale an. Sie ist bei *Chl.* (wie bei *E/C*) konvex und hat einen angenähert querovalen Umriß (Abb. 15 a/2). Bei *E/C* ist sie dagegen in okzipitaler Richtung mehr eiförmig ausgezogen. Hinter der Facies articularis findet sich das Foramen postglenoideum, das in einen, das Temporale durchziehenden Kanal führt (M. Weber, 1927).

Im okzipitalen Bereich hat der Proc. zygom. des Temporale bei *E/C* lateral eine nahe an die Gelenkfläche tretende knöcherne Verbindung zum Meatus hin. Auf diese Weise erhält das Caput mandibulae hinten ein sich noch etwas schräg nach vorn ziehendes, lückenloses nischenartiges Widerlager, an dessen Bildung medial das Alisphenoid beteiligt ist. Die von mir untersuchten Gürtelmäuse ließen eine solche Knochenbrücke nicht eindeutig erkennen. Doch ist auch hier weitgehender Einbau des rückwärtigen Gelenkbereiches in den Schädel gegeben.

D. hat als okzipitale Begrenzung seiner freiliegenden Facies articularis einen in der Jugend oftmals auffallenderen, im Alter jedoch (bei den von mir untersuchten Stücken) nur verhältnismäßig gering entwickelten Proc. retroglenoidalis, dem keine wesentliche Widerlagerwirkung zuzuschreiben sein dürfte. Die Facies articularis ist bei den mir vorliegenden Individuen im rostralen Bereich schwach bis nur angedeutet konvex oder nahezu geradflächig und besitzt vor dem Proc. retroglenoidalis eine leichte Konkavität.

Hinsichtlich der Lage und Gestalt zeigt die Facies articularis von *Chl.* demnach ein stark *E/C* angenähertes Verhalten.

b) Caput mandibulae (Kieferköpfchen)

Wie schon erwähnt, liegt das Caput mandibulae bei *Chl.* und *E/C* im Gegensatz zu *D.* weit über der Alveolarebene des Unterkiefers (Abb. 14). Bei ersterem ist also in besonderem Maße der Status eines „Hohen Kiefergelenkes“ (W. Marinelli, 1931) gegeben. Bei allen hier behandelten Arten ragt das Unterkieferköpfchen (*E/C* und *Chl.* übertreffen *D.* in dieser Beziehung) über den Ramus mandibulae in lateraler und medialer Richtung hinaus. Sein medialer Anteil entfernt sich bei *E/C* (bei *Chl.* in etwas geringerem Maße) im allgemeinen seitlich weit stärker als der laterale von der Mittelachse des Proc. condylaris. Bei *D.* war in der Regel — allerdings oft nicht besonders auffallend ausgeprägt — ein entgegengesetztes Verhalten festzustellen.

Diese Befunde stehen mit der Formgestaltung der Facies articularis in enger Beziehung. Entsprechend der ausgezogenen Gestalt dieser Gelenkfläche (s. o.) ist der mediale Anteil des Caput mandibulae bei *E/C* verhältnismäßig kurz (parallel der Schädelmedianen betrachtet), der laterale dagegen ziemlich lang angelegt. *Chl.* zeigt keine derartig großen Unterschiede in der Kontur der Caput-Fläche beider Seiten. Medialer und lateraler Abschnitt sind gestaltlich ziemlich ähnlich und nicht besonders lang. Das Caput hat hier eine abgerundete rechteckige Form mit etwas stärker ausgeprägter distaler Schmalseite, während der Umriß bei *D.* mehr rund-oval ist (Abb. 15).

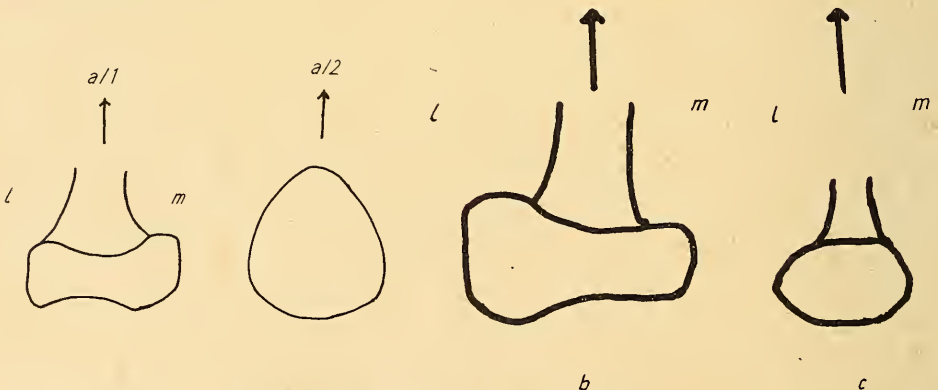


Abb. 15: Schematische Darstellung der Form der Facies articularis des Caput mandibulae von *Chlamyphorus* (a/1), *Euphractus* (b) und *Dasypus* (c) und der Form der Facies articularis des Temporale von *Chlamyphorus* (a/2) in Aufsicht. l = lateral, m = medial, Pfeile in oraler Richtungweisend.

Eine parallel der Fläche des Caput mandibulae von *E/C* und *Chl.* in Richtung der Unterkieferachse gelegte Linie schneidet die Mandibula meist mehr oder weniger im mittleren Drittel der Backzahnreihe. Die Gelenk-

fläche besitzt also bei diesen Gattungen eine stärker ventralwärts gerichtete Neigung, während sie bei *D.* im Vergleich dazu vielfach annähernd horizontal liegt. Diese Befunde stehen mit dem Neigungswinkel der Facies articularis im Zusammenhang. Bei *E/C* und *Chl.* verläuft die Querachse des Caput mand. schräg zur Schädelmedianen, während sie bei *D.* oftmals nahezu senkrecht zu dieser steht.

Hinsichtlich der Lage der Gelenkfläche des Unterkiefers sind sich *Chl.* und *E/C* demnach ziemlich ähnlich.

Ein gleiches Verhältnis läßt sich auch bezüglich der Stellung der Facies articularis der Mandibula zur Medianachse des Schädels feststellen (Abb. 16).

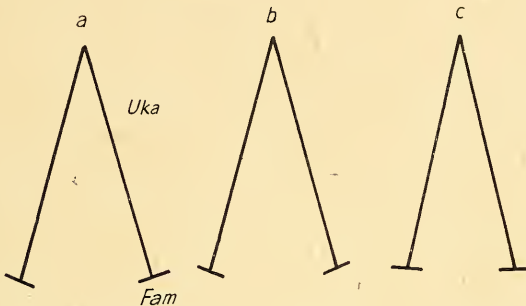


Abb. 16: Stellung der Gelenkfläche des Unterkiefers zur Medianachse des Schädels bei *Chlamyphorus* (a), *Euphractus* (b) und *Dasypus* (c). Uka = Unterkieferachse, Fam = Facies articularis der Mandibulae.

Ob damit funktionelle Vorteile im Zusammenhang stehen, läßt sich noch nicht übersehen, weil m. W. noch umfassende Untersuchungen darüber bei anderen Ernährungstypen ausstehen.

Entsprechend der Konvexität der Facies articularis ist das Caput mandibulae bei *E/C* und *Chl.* quer zur Unterkieferachse gemuldet. Wie schon erwähnt, ist die Facies articularis bei *D.* nur gering oder gar nicht gewölbt und dann fast geradflächig gestaltet. Ihr steht ein nur schwach konkaves, bzw. ziemlich ebenflächiges Caput mand. gegenüber. Im Vergleich zu *E/C* und *Chl.* sind die knöchernen Bauelemente des Kiefergelenkes von *D.* normalerweise weit geringer entwickelt. Infolgedessen dürfte dessen Beanspruchungsfähigkeit bei *D.* nicht das Ausmaß wie bei den erwähnten Gattungen erreichen. Darauf deuten auch die Unterschiede in der Ausdehnung der Gelenkfläche bei bezüglich ihrer Basilarlänge gleichen Individuen von *E/C* und *D.* hin (Abb. 15b, c).

Die knöcherne Begrenzung des rückwärtigen Teiles der Facies articularis bei *E/C* und (in geringerem Maße) bei *Chl.* bietet eine massive Stütze gegen nach hinten oben wirkenden Druck und schränkt vielleicht auch die seitlichen Verschiebungsmöglichkeiten des Unterkiefers etwas ein.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß *Chl.* in Bau und Ausbildung des Articularis mandibularis *E/C* im Prinzip außerordentlich nahe steht und kiefergelenkmäßig relativ zu ähnlichen Leistungen wie diese befähigt sein

dürfte. Insgesamt gesehen ist die Kiefergelenk-Konstruktion bei *D.* wesentlich unvollkommener und schwächer. Sie bietet daher auch nicht die bei *E/C* und *Chl.* für den Kauapparat bestehenden Leistungsvoraussetzungen.

Die Bezahnung

Alle *Xenarthra* außer den *Myrmecophagidae* besitzen ein durch Reduktionserscheinungen charakterisiertes Gebiß. Die schmelz- und wurzellosen Zähne (E. Ballo witz, 1892) der Gürteltiere haben eine ständig offene Pulpahöhle und gleichen durch ständiges Wachstum die Abnutzungerscheinungen aus (A. Keil, 1942; M. Weber, 1928).

Je weniger spezielle Anforderungen an die einzelnen Zahnregionen gestellt werden, desto geringer ausgeprägt sind nach W. Leche (1907) die Unterschiede zwischen den Zahnarten. Das trifft auch für die hier behandelten Gürteltiere zu, deren Gebiß im wesentlichen als sekundär (B. Klatt, 1933) homodont (s. hierzu M. Weber, 1927) und im Sinne von J. A. Ry der und E. D. Scope (zit. M. Weber, 1927) anisognath bezeichnet werden kann (die Zahnreihen beider Kiefer liegen einander gegenüber).

Dem Vorschlage von H. Winge (1882) folgend, wird in der nachstehenden Übersicht für die Zähne eine seriale Zahl angegeben, weil eine eindeutige Homologisierung besonders hinsichtlich der Praemolaren und Molaren bei den Gürteltieren Schwierigkeiten bereitet.

<i>Chlamyphorus</i>	$\frac{8}{8}$	(P. Grassé, J. Hyrtl, 1855; eigene Feststellungen)
<i>Chlamyphorus</i>	$\frac{8}{9}$	(P. de Terra, 1911)
<i>Euphractus</i>	$\frac{9}{10}$	(M. Weber, 1928; eigene Feststellungen)
<i>Euphractus</i>	J $\frac{1}{2}$ M $\frac{8}{8}$	(C. Röse, 1892)
	$\frac{9}{11}$	Ein von mir untersuchtes Individuum besaß Zähne (F. Kühlnhorn, 1939)
<i>Chaetophractus</i>	$\frac{8}{8}$	im Zwischenkiefer kein Zahn (L. Heck, 1912)
<i>Dasypus</i>	$\frac{7}{7} - \frac{9}{9}$	(P. de Terra, 1911; M. Weber, 1928)
<i>Dasypus</i>	$\frac{8/8}{10/8}$	Ein von mir untersuchtes Individuum hatte (r. und l. Oberkiefer) Zähne (r. und l. Unterkiefer)

Der Proc. alveolaris des Ober(OK)- und Unterkiefers(UK) trägt die Backzähne. Bei *E/C* und *Chl.* liegt der Jochbogensockel etwa in Höhe des drittletzten Backzahnes, während sich die orale Jochbogenwurzel bei *D.* noch hinter dem letzten Oberkieferzahn befindet. Der Jochbogen überdeckt also bei den ersterwähnten Gattungen einen Teil der Oberkieferzahnreihe, und es kann daher in funktionell günstiger Weise eine Druckübertragung vom mittleren und hinteren Oberkieferabschnitt auf das Jochbogensystem erfolgen. Außerdem stehen die Backzähne auf diese Weise bei *E/C* und *Chl.* unter unmittelbarer Einwirkung des Masseter als es bei *D.* der Fall ist (s. o.). Es sei hier ergänzend u. a. auf entsprechende Verhältnisse bei Wolf und Fischotter hingewiesen, bei denen die Jochbogenwurzel über dem Molaren- und Reißzahnbereich liegt.

Durch die Entwicklung eines Schneidezahnes bei *E.* und vor allem infolge der bei *E/C* fehlenden rostralen Verlängerung des Maxillare erstreckt sich die Oberkieferzahnreihe (und parallel damit auch die des Unterkiefers) weiter rostralwärts als bei *D.* Der schneidezahnlose *Chl.* liegt zwischen diesen beiden Typen (Abb. 10 u. Taf. II, Fig. a) unter starker Annäherung an die Verhältnisse bei *E/C*; denn sein erster Backzahn befindet sich kurz hinter der Sutura incisiva, bei *D.* dagegen erst ungefähr am aboralen Ende des vorderen Maxilla-Drittels. Die Oberkieferbezahnung von *E/C* kann daher beim Greifen besser mitwirken als bei *Chl.* und *D.*

Die Unterkieferzahnreihe beginnt bei *E/C* nahe dem Infradentale. Bei den anderen Gattungen liegt der Anfang entsprechend den Verhältnissen im Oberkiefer aboraler. Bezüglich der Okzipitaler Streckung der Pars alveolaris zeigen sich bei den behandelten Gattungen ebenfalls Unterschiede, wie schon erwähnt wurde. Der letzte Backzahn von *E/C* ist noch völlig, bei *Chl.* nicht ganz von der Linea obliqua des Unterkiefers überdeckt. Bei *D.* befindet sich dagegen der letzte Unterkieferzahn noch ein Stück vor dem Vorderrand des Ramus mandibulae.

Bei allen hier verglichenen Gattungen nehmen die Zähne des Ober- und Unterkiefers im allgemeinen in okzipitaler Richtung an Größe zu. Die letzten zeigen dann meist wieder eine Größenabnahme, die bei *E/C* (und wohl auch bei *Chl.* (Taf. II, Fig. a, b), soweit man das bei der Kleinheit des Objektes beurteilen kann) geringer als bei *D.* ist.

Im Querschnitt sind die vorderen Backzähne der Vertreter der hier betrachteten Gattungen in der Regel mehr oder weniger flachoval, während die mittleren und hinteren meist rundovaler sind und eine größere Querschnittsfläche besitzen. Im Ober- und Unterkiefer entsprechen sich diese Verhältnisse weitgehend. Das gilt auch hinsichtlich der Querschnittslängachsen der Zähne, die vorwiegend — aber nicht immer — parallel der Achse des Proc. alveolaris verlaufen. Unregelmäßigkeiten zeigten in dieser Richtung die letzten Backzähne verschiedener Individuen von *E/C* und 2 der untersuchten Gürtelmäuse (Taf. III).

In der Längsansicht (Facies buccalis und Facies lingualis) erscheinen die Zähne der untersuchten Gattungen (bei *D.* nicht immer extrem ausgeprägt) meist dachförmig nach der Facies contactus zu abgeschrägt. Die Ab-

schrägung des freien Zahnendes kann (in beiden Kiefern) eine gleichseitige sein. Vielfach zeigen aber die vorderen Zähne in dieser Beziehung Neigung zur Ungleichseitigkeit oder zur alleinigen Ausbildung einer aboralen Schrägfläche. Der letzte Zahn besitzt (vor allem bei *Chl.* [Taf. II, Fig. a, b] und *D.*) häufig nur eine mehr oder weniger waagerechte Kaufläche (*Facies masticatoria*). Eine Regel läßt sich aber bezüglich dieser Verhältnisse nicht aufstellen.

Bei *E/C* haben die Zähne (oft mit Ausnahme des ersten und letzten) einen zur Schädelmedianen quer liegenden, von der höchsten Erhebung des distalen Zahnendes in buccal-lingualer Richtung ziemlich ausgeprägten (in der Regel manchmal eingebuchteten), nicht besonders scharfen Grat und erhalten dadurch eine meißelförmige Arbeitsfläche. *D.* zeigt im Prinzip ähnliche Verhältnisse in relativ geringerer Ausbildung.

Hinsichtlich der Gestalt der Kaufläche der Zähne von *Chl.* finden sich verschiedene Angaben. Nach C. G. Giebel und W. Leche (1874—1900) besitzen die Backzähne dieses Tieres eine „schiefdachförmige“ *Facies masticatoria*. P. de Terra (1911) bezeichnet die beiden ersten Zähne als „spitzig“. Die übrigen seien durch eine glatte Kaufläche ausgezeichnet, wie auch die von P. Grassé (1955) gegebene Schädelzeichnung anzudeuten scheint.

Bei den von mir untersuchten Gürtelmäusen fehlt den meisten Zähnen ein durchlaufender Quergrat. *Facies buccalis* und *lingualis* zeigen wohl meist auch eine Abschrägung, deren Spitze aber vielfach gerundet ist. Anstelle einer durchgehenden Kaukante findet sich beim größten Teil der untersuchten Zähne eine zentrale Einmuldung (die bei den Vertretern der übrigen hier berücksichtigten Gattungen gelegentlich schwach ausgeprägt auftritt), und die Abschrägung der Buccal- und Lingualfläche läuft — möglicherweise infolge größerer Härte der randlichen Zahnschubstanz — scharfkantig aus (Taf. II, Fig. a, b; Taf. III). Die Funktionstüchtigkeit einer solchen Bezahnung ist durch das oben geschilderte Ergebnis der Untersuchungen des Inhaltes des Verdauungstraktes einer Gürtelmaus genügend unter Beweis gestellt; denn das betreffende Individuum erwies sich als fähig, sehr kleine Centrospermen-Samen in viele Einzelstücke zu zersprengen und die in Massen aufgenommenen Ameisen weitgehend zu zerkleinern.

Die Leistungsfähigkeit der Zähne wird aber nicht nur durch ihre Größe und äußere Gestalt, sondern auch in sicher nicht geringem Maße durch die Festigkeit ihrer Einzapfung im Kiefer und das Längenverhältnis zwischen dem freien und dem im Zahnfach befindlichen Zahnabschnitt bedingt. Wie groß hier die Unterschiede sein können, zeigt der Vergleich bezüglich der Basilarlänge gleichgroßer Individuen von *E.* und *D.*. Verglichen wurden die Längenverhältnisse am 4. Oberkieferzahn (von vorne gerechnet). Bei *E.* betrug der Quotient aus Zahnfachtiefe zu freier Zahnlänge (0,97 cm und 0,32 cm) etwa 3,0, bei *D.* dagegen (0,25 cm und 0,2 cm) nur etwa 1,1. Da es wegen der Gefahr von Verletzungen des Schädels nicht möglich war, derartige Untersuchungen in größerem Umfange durchzuführen und da-

durch die Variationsbreite zu ermitteln, können die genannten Zahlen nur als Hinweis auf die bestehenden Verhältnisse gewertet werden. Doch läßt schon allein die Kiefergestaltung und die freie Zahnlänge bei der Durchsicht größerer Schädelserien erkennen, daß die Unterlänge der Zähne von *E/C* die des freien Zahnabschnittes in der Regel in höherem Maße als bei *D.* übertrifft. Die Zähne von *E/C* müssen daher im Vergleich zu denen von *D.* als statisch günstiger (weniger hebelnd) im Kiefer liegend betrachtet werden. Bei *Chl.* waren mir derartige Untersuchungen nicht möglich. Doch läßt die allgemeine Form der Kiefer und die kräftige Ausbildung der Zähne auf *E/C* angenäherte Verhältnisse schließen.

Hinsichtlich der Bezahnung und der ihr möglichen Zerkleinerungsleistung schließt sich *Chl.* (natürlich relativ gesehen) ziemlich eng an *E/C* an, während *D.* in dieser Richtung weit weniger funktionstüchtig sein dürfte.

Die Kaumuskulatur

Aus präparationstechnischen Gründen war es bei dem vorliegenden Individuum von *Chl.* nur möglich, den Musculus temporalis und den M. masseter näher zu untersuchen. Hinsichtlich des M. pterygoideus lateralis und medialis mußte ich mich auf eine orientierende Prüfung ihrer Besonderheiten beschränken.

Musculus temporalis (Schläfenmuskel)

Wie bei *E/C* setzt der Schläfenmuskel auch bei *Chl.* an der Linea temporalis, dem Lateralrand des Planum parietale, an (Abb. 10). Sein Ursprung bedeckt die ventral davon gelegene Fläche des Parietale und des Temporale bis zu dessen Proc. zygomaticus hin. Er erstreckt sich in rostraler Richtung auf dem Frontale bis zur rückwärtigen Basis der Stirnhöcker. Die Ursprungsfläche dieses Muskels dehnt sich bei *Chl.* entsprechend der tieferen Lage der Linea temporalis nicht so weit am Schädel hinauf wie bei *E/C*. Dieser Befund mag mit der erheblichen relativen Größenentwicklung des Hirnschädels in Beziehung stehen. Auf diese Zusammenhänge kann hier nicht näher eingegangen werden, weil sie nur durch spezielle und differenzierte Untersuchungen von Säugern verschiedener Schädeltypen klärbar sind.

Es sei in diesem Zusammenhang nur darauf hingewiesen, daß die meisten der von mir im Südmatto-Grosso erlegten erwachsenen Männchen von *Cebus apella* L. eine deutlich erkennbare, nicht besonders stark entwickelte Crista sagittalis besaßen, während einige Individuen entsprechender Größe lediglich ein mehr oder weniger ausgeprägtes Planum parietale hatten (Taf. V). Dieser Tatbestand deutet darauf hin, daß die Ausbildung einer Crista sagittalis bzw. eines Planum parietale möglicherweise nicht bei allen Säugern die gleichen Voraussetzungen hat, die beim Hund dafür angenommen werden (B. Klatt, 1921; Nickel-Schummer-Seiferle, 1954).

Den von mir untersuchten Stücken von *D.* fehlt ein deutlich erkennbares Planum parietale, und der Temporalisursprung liegt ziemlich weit unten an der seitlichen Hirnschädelwand, obwohl die Schädelkapsel eine relativ weit geringere Breitenentwicklung als *Chl.* und auch *E/C* aufweist (Abb. 6). Dieser Befund ist für Vergleiche hinsichtlich des Temporalisvolumens bei den einzelnen Gattungen nicht ohne Bedeutung.

Die Insertion des Temporalis erfolgt bei allen Gürteltiergattungen im Spitzenbereich des Proc. coronoideus des Unterkiefers (wo sich bei *E/C* und *Chl.* eine deutlich abgesetzte Insertionsfläche findet), sowie an der Außen- und Innenfläche dieses Fortsatzes.

Der Muskel zeigt bei *Chl.*, *E.* und *D.* keine durchgehende Teilung in eine oberflächliche und eine tiefe Portion.

Musculus masseter (Äußerer Kaumuskel)

Bei allen hier behandelten Gürteltieren ist der Masseter in seinem aboralen Teil deutlich zweischichtig (J. Hyrtl, 1855; Windle & Parsons, 1899 u. a.; eigene Untersuchungen) und entspringt am Jochbogen (Abb. 10). Seine Insertion erfolgt an der Lateralfäche des Ramus mandibulae und an den Tuberositates massetericae (*E/C*, *Chl.*) des Unterkiefers. Die oberflächliche Schicht (Masseter lateralis) entspringt bei *Chl.* an der aboralen Kante des vom Zygomaticum ventralwärts strebenden Proc. massetericus (s. o.; = „absteigender Fortsatz“ der Autoren). Sie hat eine schräg ventral verlaufende Faserrichtung. Diese wird vor allem durch den Proc. massetericus ermöglicht, der den Ursprung der oberen Masseterportion von dem hoch ansetzenden Jochbogen weit ventral verschiebt. Es kann daran gedacht werden, daß bei den Gürteltieren ein Zusammenhang zwischen der Schädelkonstruktion und der Ausbildung eines solchen Fortsatzes besteht. Das läßt sich z. B. bei den Glyptodonten mit ihrem sehr hoch ansetzenden Kiefergelenk und der ziemlichen Höhenentwicklung des Oberkieferabschnittes erkennen (Abb. 9). Der Proc. massetericus erreicht bei den Vertretern dieser Familie eine beträchtliche Ventraler Streckung und endet noch unterhalb des auslaufenden Vorderrandes des Ramus mandibulae.

Die innere Portion des Masseter (*M. masseter medialis*) nimmt bei *Chl.* ihren Ursprung im wesentlichen im mittleren und hinteren Jochbogenteil. Ihre Faserrichtung ist ziemlich senkrecht.

Hinsichtlich der Verlaufstendenz der Faserrichtung bei den beiden Portionen ergeben sich bei den hier behandelten Arten nur (mit der Schädelkonstruktion im Zusammenhang stehende) graduelle, aber keine prinzipiellen Unterschiede. *Chl.* ist *E/C* in dieser Beziehung sehr nahestehend.

Vergleichende Betrachtungen über das zwischen Temporalis und Masseter bestehende Stärkeverhältnis

Gewichtswerte lassen nur relative Schlüsse auf die Kraftleistung von Muskeln zu, die im allgemeinen wesentlich mit deren Gehalt an kontraktilem Elementen zusammenhängt, wie A. Müller (1933) sehr richtig

betont. Doch läßt der Vergleich von Muskelgewichten wenigstens andeutungsweise einen gewissen Eindruck vom Stärkeverhältnis der einzelnen Kraftkomponenten gewinnen.

Die nachstehend mitgeteilten Gewichtsprozente entsprechen also nicht der tatsächlichen Stärke der Temporalis und Masseter, sondern stellen lediglich eine Relation dar, die im Zusammenhang mit anderen geschilderten Befunden einen Hinweis auf die Wirkungsmöglichkeiten des Kauapparates der hier betrachteten Gürteltiere gibt. Die Prozentwerte sind auf das Gesamtgewicht der aus Temporalis und Masseter bestehenden Muskelmasse bezogen. Der Quotient aus Temporalis- und Massetergewicht gibt das Gewichtsverhältnis in einer anderen, vielfach üblichen Form wieder.

Art	Temporalis (T)	Masseter (M)	T:M
<i>Euphractus sexcinctus</i>	59,8%	40,2%	1,6
<i>Chlamyphorus truncatus</i>	54,8%	45,2%	1,2
<i>Dasypus novemcinctus</i>	66,2%	33,8%	2,0

Diese Übersicht zeigt, daß der Temporalis dem Masseter bei allen 3 Arten gewichtsmäßig überlegen ist. *Chl.* liegt in dieser Beziehung *E.* sehr nahe. Beide werden darin vom *D.* erheblich übertroffen. Vielleicht kommt hierin ein Ausgleich für die besonderen Anforderungen zum Ausdruck, die dem Schläfenmuskel durch die außerordentliche Längenausdehnung des Kieferschädels und die große Länge des zahnlosen Teiles des vorderen Kieferabschnittes gestellt werden.

Die bisher üblichen Methoden zur Berechnung der Muskelkraft sind für so kleine Tiere wie die hier berücksichtigten nicht geeignet. Verschiedene Befunde weisen darauf hin, daß *E/C* gleichgroßen Individuen von *D.* hinsichtlich des absoluten Gewichtes von Temporalis und Masseter überlegen sein dürften. *Chl.* eignet sich wegen seiner Kleinheit nicht für solche Vergleiche. Doch kann auf Grund seines relativ größeren Schädels (F. Kühlnhorn, 1939), der Weite des Jochbogenraumes und der Ausbildung des Jochbogens vermutet werden, daß mit den verhältnismäßig ausgedehnteren Muskelansatzflächen auch die Kaumuskeln relativ schwerer als bei *D.* sind. Man wird nicht fehl gehen, hierin ein gewisses Maß für die anzunehmende Leistungsfähigkeit der Kaumuskeln bei den Vertretern der einzelnen hier besprochenen Gattungen zu finden.

Die Kieferbewegungen

Nach W. Lubosch (1907) stellen die Besonderheiten der Kaubewegung nichts anderes als die Wirkung der Anpassung an eine bestimmte Nahrung dar.

R. Fick (1911) betont, daß aus dem Verhalten der Gelenkteile am mazerierten Schädel skelett keine Schlüsse auf die beim Lebenden möglichen Bewegungen gezogen werden dürfen und gibt an, daß nach Walker der

Unterkiefer durch Austrocknen so schrumpfen kann, daß er nicht mehr an den Schädel paßt.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß der Modus der Kieferbewegungen nur durch Kombination anatomischer Untersuchungsbefunde mit Lebendbeobachtungen ermittelt werden kann. Letztere waren mir nur bei im Zoo gehaltenen Borstengürteltieren (*Chaetophractus villosus* Desm.) und — aus größerer Entfernung — einige Male ganz kurz bei *Euphractus sexcinctus* L. in freier Wildbahn möglich. Bei den weitgehenden Ähnlichkeiten, die der Kauapparat von *Chl.* mit dem von *E/C* zeigt, darf vermutet werden, daß die Kieferbewegungen bei der Gürtelmaus in ähnlicher Weise erfolgen und daher Beobachtungen über deren Verlauf bei den obengenannten Arten Anhaltspunkte für den allgemeinen Bewegungsablauf bei *Chlamyphorus* zu geben vermögen. Aus diesem Grunde soll nachstehend ein Überblick über die wichtigsten Kieferbewegungsweisen bei den diesbezüglich von mir aus großer Nähe beobachteten Gefangenschaftstieren von *Chaetophractus* gegeben werden.

Diese wurden mit Pferdehackfleisch, Weißbrot, Reis und Mais gefüttert. Hackfleisch wurde bevorzugt gefressen, Weißbrot noch verhältnismäßig gern genommen. Zwei der Borstengürteltiere fraßen Keks mit Vorliebe und verschmähten auch Rosinen nicht.

Leider war es mir nicht möglich, die Tiere zum Fressen an einer offenen Futterstelle zu bringen, weil sie nur das in einer Blechschüssel angebotene Futter annahmen. Aus diesem Grunde, sowie wegen der geringen Körperhöhe der Tiere war es vielfach nur unvollkommen möglich, die Kieferbewegungen im einzelnen zu beobachten. Daher muß auf eine eingehendere Schilderung der funktionell-anatomischen Verhältnisse am Schädel verzichtet werden. Die nachstehenden Ausführungen können deshalb nur Hinweise in dieser Richtung geben.

Die Tiere nahmen von mir flache Kekse und Rosinen an, so daß die Kieferbewegungen bei der Aufnahme dieser Nahrungsstoffe genauer untersucht werden konnten.

a) Ergreifen der Nahrung:

Der zahnlose vordere Kieferabschnitt war nicht in der Lage, ein Stück Keks abzuquetschen. Das konnte nur dann geschehen, wenn der Keks gleichzeitig mit den vordersten Zähnen (meist durch seitliches Erfassen) ergriffen wurde. Ähnlich verfahren die Tiere bei der Aufnahme von Hackfleisch, von dem auf diese Weise aus einem Klumpen eine kleine Menge herausgelöst wurde. Kleinere, geschnittene Fleischstücke ließen die Tiere während der Beobachtungszeit stets unbeachtet. Rosinen wurden mit dem zahnlosen vorderen Kieferabschnitt gefaßt. Doch war auch hier vielfach die Tendenz zu einer Mitwirkung der vorderen Zähne bei diesem Vorgang zu bemerken. Es ist daher anzunehmen, daß aus großer Beute nur mit Hilfe der Zähne Stücke abgetrennt werden können, während bei der Aufnahme kleinerer Nahrungsobjekte (Insekten usw.) im wesentlichen lediglich mit dem zahnlosen Kieferabschnitt zugefaßt wird. Die anatomischen Konstruktionen von *Chl.* deuten auf ein ähnliches Verhalten beim Ergreifen der Nahrung.

b) Nahrungszerkleinerung:

Bei Keksfütterung ließen sich folgende Kieferbewegungen erkennen.

1. Phase:

Vorwärts-Aufwärtsbewegung des Unterkiefers bis zum Kieferschluß mit Druck auf den Nahrungsstoff.

Dieser Bewegungsablauf steht mit dem bei *E/C* und *Chl.* weit mehr als bei *D.* entwickelten „hohen Kiefergelenk“ (W. Marinelli, 1931) im Zusammenhang, das u. a. auch der Elefant in starker Ausprägung besitzt (H. Chang, 1929; L. Stöcker, 1957). Wie schon erwähnt, spricht man von einem „hohen Kiefergelenk“, wenn sich das Caput mandibulae oberhalb der Kauebene der Oberkieferzahnreihe befindet (z. B. auch bei *Homo*). Wie L. Stöcker (1957) betont, ergibt sich bei dieser Konstruktion eine bedeutend ausgiebigere Längsverschiebung des Unterkiefers gegen den Oberkiefer als es bei einem einfachen Hebelgelenk möglich ist (Abb. 17).

Die Wirkungsweise dieser Einrichtung erklärt L. Stöcker in Anlehnung an W. Marinelli (1931) folgendermaßen:

Die Projektion eines beliebig gewählten Punktes der Kaufläche eines Unterkiefermolaren verschiebt sich beim Biß zunehmend nach vorn. Nahrungsteile, die sich zwischen den Zahnreihen befinden, erfahren so neben der Druckwirkung einen Schub in rostraler Richtung (Abb 17). Die Größe

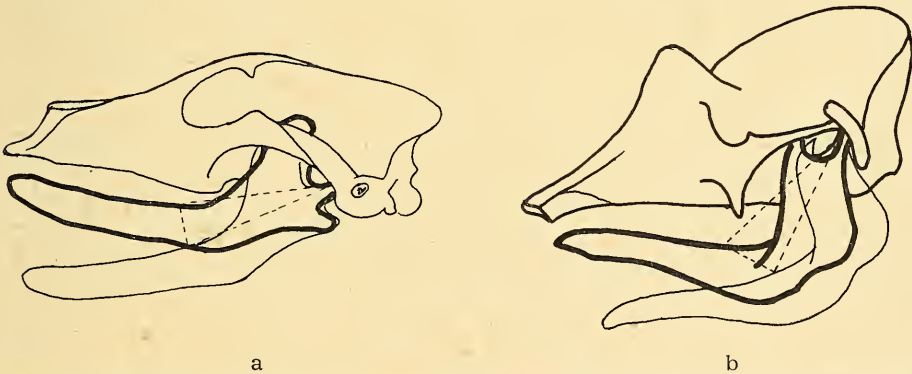


Abb. 17: Längsverschiebung des Unterkiefers gegen den Oberkiefer a) beim einfachen Hebelgelenk (Hund) und b) beim „hohen Kiefergelenk“ (*Chlamyphorus*), stark schematisiert. Aus der gestrichelten Linie ist erkennbar, daß diese bei „b“ weit ausgiebiger möglich ist als bei „a“ und bei ersterem anstelle des Hebens und Senkens (a) ein Vor- und Rückwärtsschwingen der Mandibel erfolgt.

dieser Horizontalverschiebung ist abhängig von der Lage des Drehpunktes zur Projektionsebene, d. h. zur Ebene der Kaufläche der Oberkiefermolaren. Im Rahmen dieser Arbeit kann nicht näher auf diese Dinge eingegangen werden. Eine Erklärung dieser Zusammenhänge findet sich in den Veröffentlichungen von W. Marinelli (1931) und L. Stöcker (1957). Es sei hier nur erwähnt, daß beim Öffnen und Schließen anstelle des Hebens und Senkens ein rhythmisches Vor- und Rückwärtsschwingen

der Mandibel erfolgt, das nach Marinelli eine bedeutende Energieersparnis mit sich bringt.

2. Phase:

Nach dem Zusammenpressen des Nahrungsbrockens durch die Orthalbewegung erfolgt eine Seitwärtsverschiebung des angedrückt bleibenden Unterkiefers nach links, bzw. rechts. Dabei findet ein wohl als teilweise schneidend (bei Vorhandensein meißelförmiger Zähne) zu bezeichnendes Zerreiben der Nahrung statt, das sich bei Keksfütterung in einem kurzen, schleifend knirschenden Geräusch äußerte. Hierbei bewegt sich die Unterkieferspitze bis etwa unter den lateralen Außenrand der Nasenöffnung der Seite, nach der die Transversalexkursion der Mandibula führte.

Zerkleinerungsbewegungen dieser Art wurden beim gleichen Bissen oftmals mehrfach wiederholt. Vor jeder Transversalverschiebung schien der Unterkiefer etwas gesenkt und dann ruckartig wieder angehoben zu werden. Es war erkennbar, daß Nahrungsteile, die bei dem Zerkleinerungsvorgang aus dem Zahnbereich gerieten, durch Mitwirkung der Zunge wieder in diesen gebracht wurden.

Krümel, die sich aus dem zahnlosen Vorderabschnitt des Maules herauszubewegen begannen, wurden durch die Zunge erneut in die Mundhöhle befördert.

W. Lubosch (1908) gibt an, daß kein insektivores Tier ohne mahlende Seitenbewegungen des Unterkiefers auskommen könne, weil durch keine andere Bewegung eine Zermahlung der harten Chitinschalen herbeigeführt werden könne. Diese Ansicht deckt sich auch mit der Vorstellung, die sich E. Lönnberg (1902; zit. nach W. Lubosch, 1908) vom Kauvorgang der *Phalangeridae* gebildet hat. H. Böker (1937) spricht dagegen bei insektenfressenden Tieren (Spitzmäuse, Maulwurf, Igel) von einem Zerdrücken und Zerquetschen der Nahrung, das er als die einfachste und primitivste Art der mechanischen Nahrungszerkleinerung ansieht. Seitenbewegungen des Unterkiefers erwähnt der Autor bei diesem Zerkleinerungstyp nicht. W. Fiedler (1953) schreibt: „So weit Beobachtungen am Skelett zeigten und sich aus der Gebißform herleiten läßt, spielen Lateralbewegungen (des Unterkiefers; d. Verf.) unter den Insectivoren keine große Rolle, am ehesten wohl bei den *Macroscelidae*, während anteroposteriore Bewegungen durchaus möglich sind“. Es würde zu weit führen, auf diese Dinge, die noch einer besonderen Untersuchung bedürfen, hier näher einzugehen.

Wie die Beobachtungen bei *Chl. villosus* und der Zustand der Insekten im Magen der untersuchten Gürtelmaus zeigten, ist diesen Gürteltieren mindestens bei im Verhältnis zu ihrer Körpergröße kleineren Nahrungsobjekten eine mäßige zerreibende (bei Vorhandensein schärferer Kaukanten an den Zähnen mit gewisser Schneidwirkung vorsichgehende) Zerkleinerung und damit nach Definition von H. Böker (1937) vielleicht ein beschränktes „Kauen“ möglich. Die vielfach meißelförmige Gestalt der Zähne wird vermutlich den Wirkungsgrad dieser Zerkleinerungsmechanik bei der Bewältigung größerer Nahrungsbrocken, die wegen ihres Umfanges zwischen mehrere Zähne zu liegen kommen, stärker einschränken. Darauf deuten die Ergebnisse von Mageninhalts-Untersuchungen bei Individuen von *E.* und *C.* aus freier Wildbahn hin. Es fanden sich hier verschiedentlich fingernagelgroße, nicht gut zerkleinerte Fleischstücke mit noch deut-

lich erkennbaren Muskelbündeln sowie zerquetschte, größere Pflanzenteile.

D. mit seiner wohl nicht sehr funktionsfähigen Bezahnung zerkleinert die Nahrung offenbar durch Zerquetschen (mir war keine Lebendbeobachtung möglich); denn bei einem Freilandtier von mir gefundene Nahrungsreste zeigten, daß Flügeldecken, Halsschilde und andere Körperteile größerer Käfer lediglich zerbrochen waren, während sich von kleineren Käfern fast stets nur die unverletzten, wohl durch Verdauungsvorgänge aus dem Gesamtverband gelöst, unzerstörten einzelnen Körperbestandteile fanden.

Schlußbemerkungen

In der vorliegenden Arbeit werden die für das Ergreifen und mechanische Zerkleinerung der Nahrung am Kopf von *Chlamyphorus truncatus* Harlan vorhandenen wichtigsten biologisch-anatomischen Konstruktionen mit Hinweisen auf ihre mutmaßliche funktionelle Bedeutung behandelt.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß *Chl.* — insgesamt gesehen — hinsichtlich der für das Greifen und die Nahrungszerkleinerung wichtigen Einrichtungen *Euphractus* und *Chaetophractus* sehr nahe steht und bezüglich der damit möglichen Leistungen (auf seine Körper- und Beutegröße bezogen) einen ähnlichen Wirkungsgrad wie diese erreichen dürfte.

Literatur

Es werden nur die Publikationen angeführt, die in der vorliegenden Arbeit Erwähnung finden oder für die Beurteilung der Untersuchungsbefunde von wesentlichem Interesse waren.

- Adloff, P. (1930): Tomes'sche Körnerschicht, Interglobulardentin und Vasodentin in einigen Säugetierzähnen, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Gebisses von *Orycteropus* und zur Stammesgenese dieser Tierform. Vjsch. Zahnheilk. 46, 207—258.
- Allen, H. (1880): Temporal and Masseter Muscles of Mammals. Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., 385—396.
- Anthony, M. R. (1903): Introduction a l'étude expérimentale de la morphogénie. Bull. Soc. d'Anthrop. de Paris 4, 119—145.
- Arendsen de Wolff, E. (1951): On Differences in the Lower Jaw of animalivorous and herbivorous Mammals I. Proc. Sect. Sci. Kon. Nederl. Akad. Wetensch. 54.
- Arsuffi, E. (1938): Beiträge zur Kenntnis des Vasodentins. Z. Anat. 108, 749—760.
- Bachofen-Echt, A. (1931): Beobachtungen über die Entwicklung und Abnutzung der Eckzähne bei *Ursus spelaeus* und seiner Urform. Speläol. Monograph. 7/8, 574—580.
- Baecker, R. (1931): Zur Histologie des Kiefergelenkmeniskus des Menschen und der Säuger. Z. mikr. anat. Forsch. 26, 223—268.

- Ballowitz, E. (1892): Das Schmelzorgan der Edentaten, seine Ausbildung im Embryo und die Persistenz seines Keimrandes bei dem erwachsenen Tier. Arch. mikr. Anat. 40, 133—155.
- Becht, G. (1953): Comparative Biologic-Anatomical Researches on Mastication in some Mammals II. Proc. Sect. Ser. C. Kon. Nederl. Akad. Wetensch. 56, 518—527.
- Benninghoff, A. (1949): Lehrbuch der Anatomie des Menschen, I. Berlin-München.
- Bluntschli, H. (1926): Rückwirkungen des Kieferapparates auf den Gesamtschädel. Z. Zahnärztl. Orthop. 18, 1—24.
- Bluntschli, H. (1929): Die Kaumuskulatur des Orang-Utan und ihre Bedeutung für die Formung des Schädels, 1. Teil. Morph. Jb. 63 (Maurer-Festschrift, Teil II), 531—606.
- Bluntschli, H. (1929): Von den Kräften, welche die Kiefer bewegen und gestalten. Paradentium 1, Nr. 3.
- Bluntschli, H. und H. Schreiber (1929): Über die Kaumuskulatur. Aus: Musch „Die Fortschritte der Zahnheilkunde“ 5, 1—32.
- Böker, H. (1935, 1937): Einführung in die vergleichende Biologische Anatomie der Wirbeltiere, 1 und 2, Jena.
- Bolk, L., E. Göppert, E. Kallius u. W. Lubosch (1936, 1937): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, 3 u. 4. Berlin und Wien.
- Breuer, R. (1931): Zur Anatomie, Pathologie und Histologie der Zähne und Kiefer von *Ursus spelaeus*. Speläol. Monograph. 7/8, 581—610.
- Burmeister, H. (1861): Reise durch die La Plata-Staaten. 1, Halle.
- Burmeister, H. (1870): Monografia De Los Glyptodontes En El Museu Publico De Buenos Aires. Ann. Mus. Publ. Buenos Aires, Entrega septima, 2, 1—411.
- Chang, H. (1929): Die Funktion des Kauapparates bei den Proboscidiern. Palaeobiologica 2, 34—48.
- Cool, E. K. P. (1952, 1953): The Correlation between Muscle Attachment and Skull Structure in *Rana esculenta* L., I. u. II. Proc. Acad. Sci. Amst. (C), 55: 635—643. 56: 229—243.
- Davis, D. D. (1961): Origin of the Mammalian Feeding Mechanism. Americ. Zool. 1, 229—234.
- Duerst, U. (1903): Experimentelle Studien über die Morphogenie des Schädels der Carnivoren. Vierteljahresz. Nat. Ges. Zürich 48, 360.
- Ehrenberg, K. (1931): Über die ontogenetische Entwicklung des Höhlenbären. Speläol. Monograph. 7/8, 624—710.
- Eidmann, H. (1926): Die Ameisenfauna der Balearen. Z. Morph. Ök. 6, 694—742.
- Eisentraut, M. (1933): Biologische Reisestudien im Bolivianischen Chaco. Z. Säugetierk. 8, 47—69.
- Ellenberger, W. u. H. Baum (1943): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. Berlin.
- Exner, R. u. R. Routil (1958): Die Kephalisation der Wirbeltiere. Ann. Naturhist. Mus. Wien 62, 25—56.
- Fick, L. (1857): Über die Ursachen der Knochenformen. Experimentaluntersuchungen. Göttingen.
- Fick, R. (1904): Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke, Teil I, Jena.
- Fick, R. (1910): Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke, Teil II, Jena.
- Fick, R. (1911): Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke, Teil III, Jena.
- Fiedler, W. (1953): Die Kaumuskulatur der Insectivora. Acta Anat. 18, 101—175.
- Frick, H. (1951): Über die Trigemini-muskulatur und die tiefe Facialismuskulatur von *Orycteropus aethiopicus*. Z. Anat. Entwicklungsgesch. 116, 202—217.
- Freye, R. A. (1961): Beiträge zum Problem des Gestaltwandels bei Säugerschädeln unter besonderer Berücksichtigung der Nager (*Lagomorpha* et *Rodentia*). Morph. Jahrb. 102, 137—149.

- Gaupp, E. (1911): Beiträge zur Kenntnis des Unterkiefers der Wirbeltiere. Anat. Anz. 39, 433—473.
- Gegenbaur, C. (1895): Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Leipzig.
- Giebel, C. G. u. W. Leche (1874—1900): Säugetiere, Mammalia, Bd. 1. In: L. Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreiches, 6, Leipzig.
- Goetsch, W. (1930): Körnerverwertung, Arbeitsteilung und Benachrichtigung bei getreidesammelnden Ameisen. Forsch. Fortschr. 6, 42—43.
- Görke, O. (1910): Beiträge zur funktionellen Gestaltung des Schädels bei den Anthropomorphen und beim Menschen durch Untersuchungen mit Röntgenstrahlen. Arch. Anthr. 29, 91—108.
- Grassé, P. (1955): Ordre des Édentatés. In: P. Grassé, Traités de Zoologie 27, Paris.
- Grunewald, J. (1921): Über die Beanspruchung und den Aufbau des menschlichen Unterkiefers und die mechanische Bedeutung des Kinns. Arch. Anthropol. 8, 100—113.
- Heck, L. (1912): Die Säugetiere. In: Brehms Tierleben, herausgeg. von O. zur Strassen, 1, 1912. Leipzig und Wien.
- Herre, W. (1958): Einflüsse der Umwelt auf das Säugetiergehirn. D. Med. Wochenschr. 83, 1—18.
- Hesse, R. u. F. Doflein (1935): Tierbau und Tierleben, I, Jena.
- Hilzheimer, M. (1913): Beiträge zur Formbildung bei unseren Haustieren, insbesondere in bezug auf den Schädel. Arch. Rassenbiolog. 10.
- Hofer, H. (1960): Studien zum Problem des Gestaltwandels des Schädels der Säugetiere, insbesondere der Primaten, I. Z. Morph. Anthropol. 50, 299—316.
- Honigmann, H. (1935): Beobachtungen am großen Ameisenbären (*Myrmecophaga tridactyla* L.). Z. Säugetierk. 10, 78—104.
- Horowitz, L. u. H. H. Shapiro (1951): Modifications of Mandibular Architecture following removal of Temporalis Muscle in the Rat. J. Dent. Res., 30, 276—280.
- Hyrtl, J. (1855): Chlamyphori truncatu cum Dasypode gymnuri comparatum examen anatomicum. Denkschr. Kais. Akad. Wiss. Wien 9, 8—66.
- Jeuken, M. (1958): Function in Biology. Acta Biotheoretica 13, 29—46.
- Jungkuz, W. (1955): Über die Zähne der Wirbeltiere. D. Zahnärztl. Z. 10, 1341—1347.
- Kallenborn, J. (1913): Zwei Fälle von angeborenem Defekt des Masseter. Diss. Bonn.
- Keil, A. (1942): Grundzüge der Zahnforschung bei den Wirbeltieren und beim Menschen. Berlin.
- Keil, A. (1954): Zahnhöckerneigung und Kaukraftwirkung. D. Zahnärztl. Z. 9, 1303—1305.
- Kieffer, J. (1908): Beiträge zur Kenntnis der Veränderungen am Unterkiefer und Kiefergelenk des Menschen durch Alter und Zahnverlust. Z. Morph. Anthropol. 11, 1.
- Klaaw, C. J. van der (1948—51): Size and Position of the functional Components of the Skull. A. Contribution to the Knowledge of the Architecture of the Skull, based on literature. Arch. Néerl. Zool. 9, 1—559.
- Klatt, B. (1913): Über den Einfluß der Gesamtgröße auf das Schädelbild, nebst Bemerkungen über die Vorgeschichte der Haustiere. Arch. Entw. Mech. 36.
- Klatt, B. (1919): Zur Methodik vergleichender metrischer Untersuchungen, besonders des Herzgewichtes. Biol. Zbl. 39.
- Klatt, B. (1921): Studien zum Domestikationsproblem. Untersuchungen am Hirn. Bibliotheca genetica, 2, Berlin.
- Klatt, B. (1921): Mendelismus, Domestikation und Kraniologie. Arch. Anthropol. N. F. 18, 225—250.
- Klatt, B. (1928): Vergleichende Untersuchungen an Caniden und Procyoniden. Zool. Jb. Abt. Allg. Zool. 45, 217—292.

- Klatt, B. (1933): Säugetiere (Mammalia). In: Handwörterbuch der Naturwiss. 8, Jena.
- Klinckowström, A. v. (1895): Zur Anatomie der Edentaten. Zool. Jb. Abt. Anat. 8, 481—519.
- Koch, W. (1950): Kurzköpfigkeit als Domestikationsmerkmal beim Fuchs. Berl.-Münchn. Tierärztl. Wochenschr. 1950, 92—93.
- Kopsch, Fr. (1957): Nomina Anatomica, bearb. von K. H. Knesse. Stuttgart.
- Kraft, H. (1956): Vergleichende Betrachtungen über den harten Gaumen der Haus-säugetiere. Tierärztl. Umschau 4, 1956, 129—140.
- Krumbiegel, I. (1930/31): Mammalia. Säugetiere. In: P. Schulze „Biologie der Tiere Deutschlands, 7 (Teil 52), 1—377, Berlin.
- Krieg, H. (1929): Biologische Reisestudien in Südamerika (Gürteltiere). Z. Morph. Ök. 14, 166—190.
- Kühlhorn, F. (1938a): Die Anpassungstypen der Gürteltiere. Z. Säugetierk. 12, 245—303.
- Kühlhorn, F. (1938b): Anpassungserscheinungen am Kauapparat bei ernährungsbiologisch verschiedenen Säugetieren. Zool. Anz. 121, 1—17.
- Kühlhorn, F. (1938c): Das Riesengürteltier *Prionodontes giganteus* E. Geoffr. als Anpassungsform. Zool. Gart. 10, 107—114.
- Kühlhorn, F. (1939): Beziehungen zwischen Ernährungsweise und Bau des Kauapparates bei einigen Gürteltier- und Ameisenbärenarten. Morph. Jb. 82, 55—85.
- Kühlhorn, F. (1940): Ein Fall von Melanismus bei der Gürtelmaus (*Chlamyphorus truncatus* Harlan). Zool. Anz. 132, 191—193.
- Kühlhorn, F. (1951): Termitenfeinde. Nat. u. Volk 81, 49—53.
- Kühlhorn, F. (1954): Säugetierkundliche Studien aus Süd-Mattogrosso. Ordnung Edentata. Säugetierkundl. Mitt. 2, 66—69.
- Kurz, H. (1922): Die Form des Säugerunterkiefers. Diss. Frankfurt.
- Leche, W. (1902, 1907): Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystemes der Säugetiere. Zoologica, H. 37 u. H. 49.
- Leche, W. (1907): Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystemes der Säugetiere, zugleich ein Beitrag zur Stammesgeschichte dieser Tiergruppe. Biol. Zbl. 27, 550—557.
- Loos, S. (1946): Die Mechanik des Kiefergelenkes. Wien.
- Lubosch, W. (1907): Universelle und spezialisierte Kaubewegungen der Säugetiere. Biol. Zbl. 27, 652—665.
- Lubosch, W. (1908 a): Das Kiefergelenk der Edentaten und Marsupialier. Denkschr. Med. Nat. Ges. Jena 7, 521—556.
- Lubosch, W. (1908 b): Das Kiefergelenk der Säugetiere. Verh. Ges. deutsch. Naturf. Ärzte 79, Vers., 458—460.
- Macalister, A. (1873): A Monograph on the Anatomy of *Chlamyphorus truncatus* with Notes on the Structure of other Species of Edentata. Transact. Ir. Acad. 25, 219 ff.
- Marinelli, W. (1929): Grundriß einer funktionellen Analyse des Tetrapoden-schädels (1. Mitteilung). Paläobiologica 2, 128—141.
- Marinelli, W. (1931): Der Schädel des Höhlenbären. Speläologische Monograph. 7/8, 332—497.
- Martin, R. (1928): Lehrbuch der Anthropologie, 2. Jena.
- Meyer, G. H. (1865): Das Kiefergelenk. Arch. Anat. Physiol. Anat. Abt. 1865, 719—731.
- Mollison, Th. (1919): Die Bedingung zur Bildung von Knochenkämmen am Schädel der Primaten. Festschr. f. Max Fürbringer, Heidelberg.
- Mollison, Th. (1919 b): Bildung von Knochenkämmen am Schädel der Primaten. Festschr. f. Max Fürbringer, Heidelberg.
- Müller, A. (1933): Die Kaumuskulatur des *Hydrochoerus capybara* und ihre Bedeutung für die Formgestaltung des Schädels. Morph. Jb. 72 (1), 1—59.
- Nauck, E. Th. (1925): Gelenkflächenform und Muskelzugrichtung. Verh. Anat. Ges., Erg. H. z. 60. Bd. d. Anat. Anz., 173—180.

- Neubauer, G. (1925): Experimentelle Untersuchungen über die Beeinflussung der Schädelform. Z. Morph. Anthropol. 23.
- Nickel, R., A. Schummer u. E. Seiferle (1954): Lehrbuch der Anatomie der Haustiere, I. Berlin u. Hamburg.
- Oboussier, H. (1958): Zur Kenntnis der Wuchsform von Wolf und Schakal. Morph. Jb. 99, 65—108.
- Oppel, A. (1899): Über die Zunge der Monotremen, einiger Marsupialier und von *Manis javanica*. Denkschr. Med. Naturw. Ges. Jena 7, 107—170.
- Piltz, H. (1952): Die postembryonale Entwicklung des Schädels zweier extremer Rassetypen des Hundes (Franz. Bulldogge und Whippet.) Z. Morph. Anthropol. 63, 21—60.
- Pratt, L. W. (1943): Experimental Masseterectomy in the Laboratory Rat. J. Mammal. 24, 204—211.
- Rapp, W. v. (1852): Anatomische Untersuchungen über Edentaten. Tübingen.
- Rauber-Kopsch (1940): Lehrbuch und Atlas der Anatomie des Menschen. Leipzig.
- Reichert, C. B. (1865): Über ein Schädelfragment des *Glyptodon*. Arch. Anat. Phys. Anat. Abt. 1865, 336.
- Rengger, J. R. (1830): Naturgeschichte der Säugetiere von Paraguay. Basel.
- Romer, A. S. (1959): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Hamburg-Berlin.
- Röse, C. (1892): Beiträge zur Zahnentwicklung der Edentaten. Anat. Anz. 7, 495—511.
- Rummel, G. (1928): Einfluß der Kaumuskelausschaltung auf die Kiefer- und Schädelbildung. Z. Zahnärztl. Orthop. 2.
- Scott, H. J. (1954): The Growth and Function of the Muscles of Mastication in relation to the Development of the Facial Skeleton and of the Dentition. Amer. J. Orthodont. 40, 429—449.
- Schmidt, H. (1944): Argentinische Säugetiere. Buenos-Aires.
- Schmidt, W. J. u. A. Keil (1958): Die gesunden und die erkrankten Zahngewebe des Menschen und der Wirbeltiere im Polarisationsmikroskop. München.
- Schuchard, E. (1952): Über Wachstumsrelationen an Schädel und Gehirn von Säugetieren in Ontogenese und Phylogenese. (Ein Beitrag zur Festlegung der Organisationshöhe der Säuger auf Grund genetischer Bedingungen). Z. Morph. Anthropol. 45.
- Schumacher, G. H. (1961): Funktionelle Morphologie der Kaumuskulatur. Jena.
- Senka, W. u. A. Zenker (1955): Die Tätigkeit der Kiefermuskeln und ihre elektromyographische Analyse. Z. Anat. Entwicklungsgesch. 119, 174—200.
- Sernander, R. (1906): Entwurf einer Monographie der Europäischen Myrmekochoren. Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. 41, Nr. 7.
- Smith, G. E. (1898): The Brain in Edentata. Trans. Linn. Soc. 7.
- Sonntag, Ch. F. (1924): The comparative Anatomy of the Tongues of the Mammalia. Proc. Zool. Soc. London 3, 725—755.
- Spoettel, W. (1927): Schädelasymmetrie als Folge einseitiger Kautätigkeit. Zool. Anz. 71, 303.
- Stadtmüller, F. (1936): Kraniaum und Visceralskelett der Säugetiere. In Bolck, Göppert, Kallius, Lubosch „Handbuch der vergl. Anat. d. Wirbeltiere“ 4, Berlin-Wien.
- Stäger, R. (1929): Die samensammelnden Ameisen und das Ernährungsproblem. Z. wiss. Insektenbiol. 24, 199—203.
- Starck, D. (1935): Kaumuskulatur und Kiefergelenk der Ursiden. Morph. Jb. 76, 104—147.
- Starck, D. (1953): Morphologische Untersuchungen am Kopf der Säugetiere, besonders der Prosimier, ein Beitrag zum Problem des Formwandels des Säugetierschädels. Z. wiss. Zool. 157, 169—219.
- Stellmach, R. (1959): Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Funktion und Knochenbildung. Forum Parodont. 9, 373—385.

- Stöcker, L. (1957): Trigeminusmuskulatur und Kiefergelenk von *Elephas maximus* L. Morph. Jb. 98, 35—76.
- Strasser, H. (1908—1917): Lehrbuch der Muskel- und Gelenkmechanik. Berlin.
- Strassen, O. zur (1912): *Xenarthra*. In: Brehms Tierleben, Säugetiere I. Leipzig-Wien.
- Stursberg, H. (1912): Kranker mit angeborenem Fehlen des rechten Masseter. Dtsch. med. Wschr. 38, 389.
- Terra, P. de (1911): Vergleichende Anatomie des menschlichen Gebisses und der Zähne der Vertebraten. Jena.
- Teutleben, E. v. (1874): Kaumuskeln und Kaumechanismus bei Wirbeltieren. Arch. Natgsh., 40, 78—111.
- Thenius, E. u. H. Hofer (1960): Stammesgeschichte der Säugetiere. Berlin-Göttingen.
- Toldt, C. (1904): Der Winkelfortsatz des Unterkiefers beim Menschen und bei den Säugetieren und die Beziehung der Kaumuskeln zu denselben, I. Teil. Sitzber. Kais. Akad. Wiss. Math. Naturw. Kl. 113, 43—108.
- Toldt, C. (1905): Der Winkelfortsatz des Unterkiefers beim Menschen, II. Teil. Sitzber. Kais. Akad. Wiss. Math. Naturw. Kl. 114, 315—476.
- Toldt, C. (1906): Asymmetrische Ausbildung der Schläfenmuskeln bei einem Fuchs infolge einseitiger Kautätigkeit. Zool. Anz. 29, 176—191.
- Tomes, Ch. S. (1874): On the Existence of an enamel Organ in an Armadillo (*Tatusia peba*). Quart. J. Microsc. Sci. 24.
- Tucker, R. (1954): Studies in Functional and Analytical Craniology. Austr. J. Zool. 2, 381—430.
- Tuckerman, F. (1890): On the Gustatory Organs of the Mammalia. J. Morph. 6, 152—193.
- Tuckerman, F. (1890): On the Gustatory Organs of some Edentata. Internat. Monatsschr. Anat. Physiol. 7, 335—339.
- Ueckermann, A. (1912): Untersuchungen über die Gesichtsmuskulatur der *Xenarthra*. Z. wiss. Zool. 102, 337—423.
- Vaart, H. R. van der (1958): Some remarks on the application of engineering science to biology. Arch. Neerl. Zool. 13, 146—166.
- Washburn, S. L. (1947): The Relations of the Temporal Muscle to the Form of the Skull. Anat. Rec. 99, 239—248.
- Weber, M. (1927): Die Säugetiere, I. u. II. Jena.
- Weidenreich, F. (1922a): Über formbestimmende Ursachen am Skelett und die Erblichkeit der Knochenform. Arch. Entwicklungsmech. 51, 436—481.
- Weidenreich, F. (1922b): Über die Beziehung zwischen Muskelapparat und Knochen und den Charakter des Knochengewebes. Verh. Anat. Ges. 31. Vers. Erlangen 1922, Erg. H. z. Anat. Anz. 55, 28—53.
- Weidenreich, F. (1925): Domestikation und Kultur in ihrer Wirkung auf die Schädelform und Körpergestalt. Z. Konstitutionsl. 11, 1—52.
- Weidenreich, F. (1940): The Brain and its Role in the phylogenetic Transformation of the Human Skull. Trans. Am. Phil. Soc. 31, 321—442.
- Wied, M. z. (1826): Beiträge zur Naturgeschichte Brasiliens. Weimar.
- Windle, B. C. A. u. F. G. Parsons (1899): On the Myology of the Edentata. Proc. Zool. Soc. London P. I (314—338) u. P. II (990—1017).
- Winge, H. (1882): Om Pattedyrenes Tandskifte isaer med Hensyn til Taenders Former. Vid. Meddel. Nat. For., Kjøbenhavn.
- Wolff, J. (1892): Das Gesetz der Transformation der Knochen. Berlin.
- Wolff-Exalto, E. A. de (1951): On Differences in the Lower Jaw of animalivorous and herbivorous mammals, I. Proc. Acad. Sci. Amst. (C) 54, 237—246.
- Wolfgram, A. (1894): Die Einwirkung der Gefangenschaft auf die Gestaltung des Wolfsschädels. Zool. Jb. Abt. Syst. 7, 773—882.

- Worthmann, F. (1922): Zur Mechanik des Kiefergelenkes. Anat. Anz. 55, 305—316.
Zey, A. (1939): Funktion des Kauapparates und Schädelgestaltung bei den Wiederkäuern (Schaf). Diss. Frankfurt a. M.
Zittel, K. v. (1923): Grundzüge der Paläontologie, Vertebrata. München u. Berlin.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Friedrich Kühlhorn,
Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates,
München 19, Schloß Nymphenburg, Nordflügel.

Tafel I



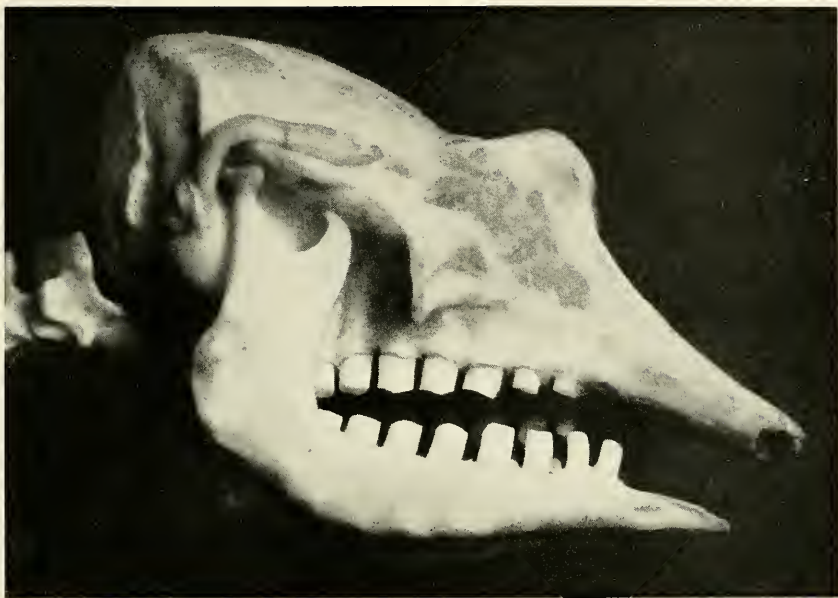
Aufsicht auf den Schädel von *Chlamyphorus truncatus* Harlan. Erkennbar sind u. a. das Planum parietale, die starke, dem Temporalis raumgebende Einmuldung des Squamosums und der Jochbogenverlauf.

Erklärung zu Tafel II

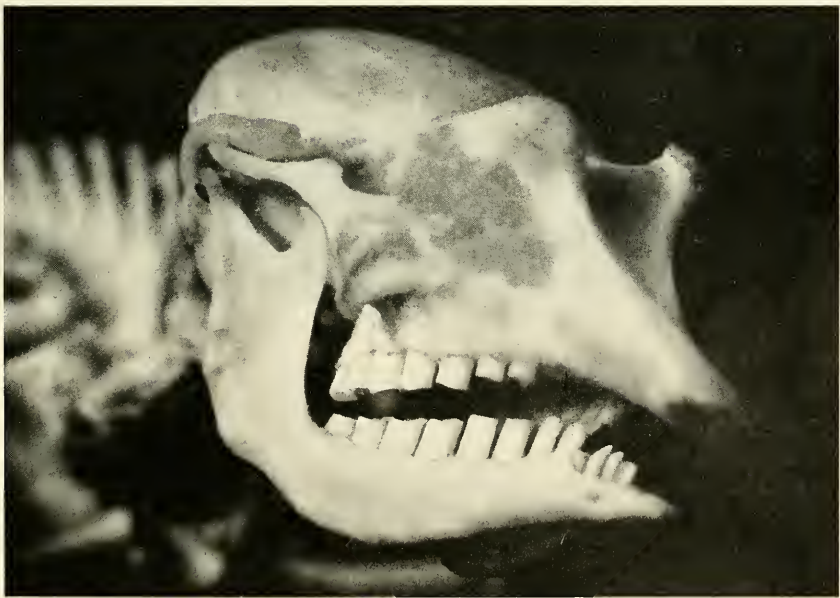
Fig. a: Schädel der Gürtelmaus (*Chlamyphorus truncatus* Harlan) von der Seite.

Fig. b: Schädel von *Chlamyphorus* schräg von vorn. Auf dem Ramus mandibulae sind deutlich die höckerartigen Tuberositates massetericae zu erkennen. Weiterhin werden aus dieser Abbildung die Größenverschiedenheit der Zähne in den einzelnen Abschnitten des Zahnbogens im Ober- und Unterkiefer, die teilweise dachförmige Abschrägung der Zähne und deren zentrale Einmuldung sowie die durch den knöchernen Meatus externus gegebene hintere Begrenzung des Kiefergelenkes deutlich.

Tafel II



a



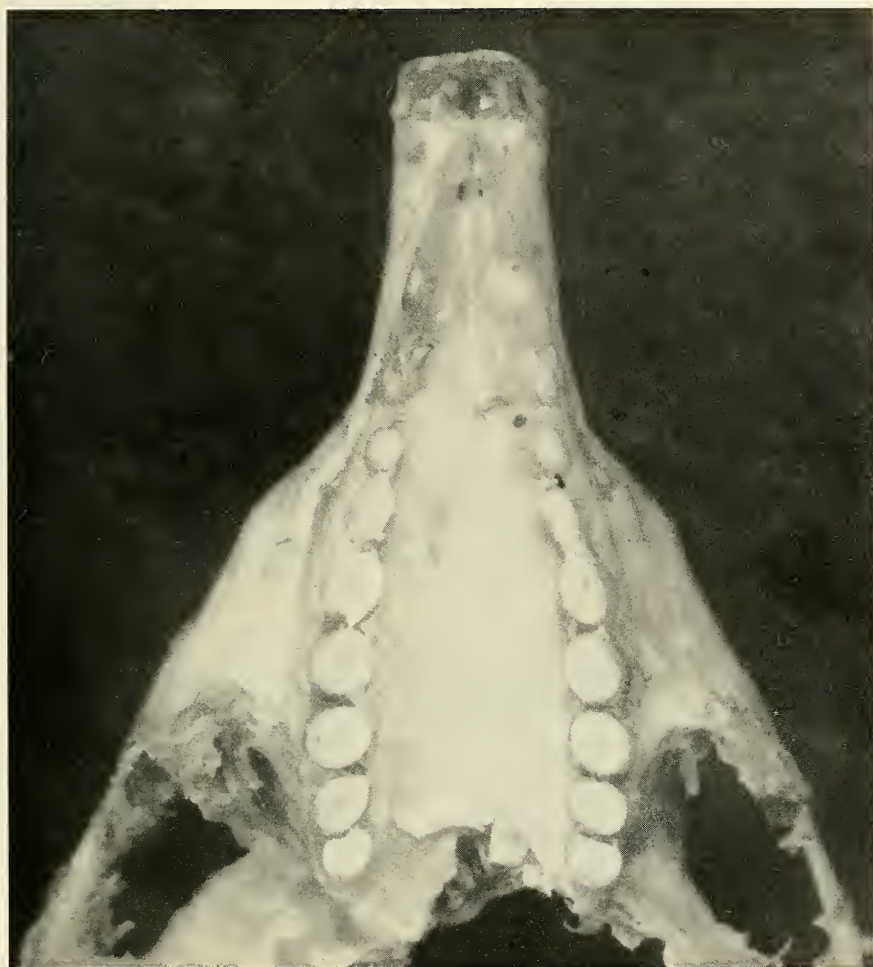
b

Tafel III



Zahnreihe im Unterkiefer von *Chlamyphorus* in Aufsicht. Neben den großen Unterschieden bezüglich der Zahnform und der Stellung der Zahnachse zur Kieferachse ist deutlich eine Einmuldung im Zahnzentrum zu erkennen.

Tafel IV



Zahnreihe im Oberkiefer von *Chlamyphorus* in Aufsicht.

Erklärung zu Tafel V

Schädel von *Cebus apella* L. (Kapuziner-Affe)

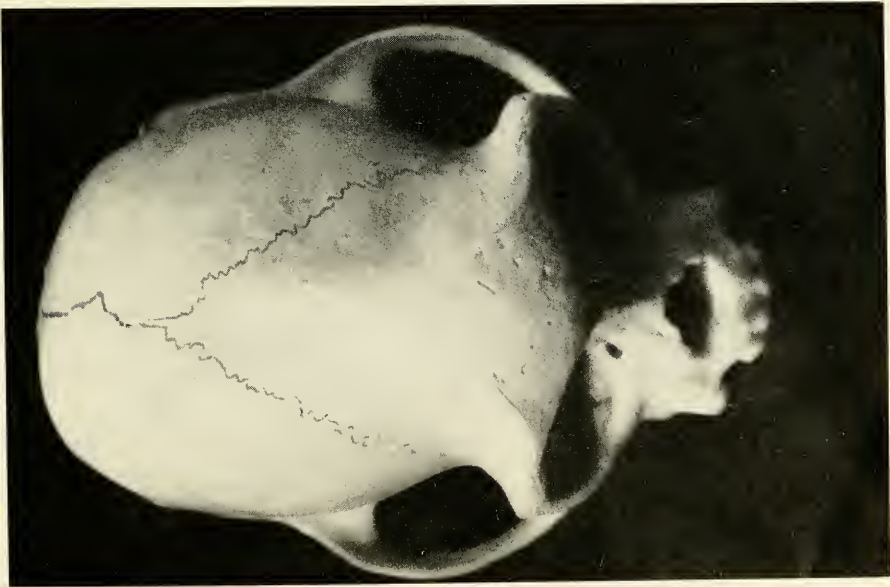
Fig. a: Männchen mit deutlich ausgebildeter Crista sagittalis.

Fig. b: Männchen von annähernd gleicher Körpergröße aus dem gleichen Vorkommensgebiet (Rio Paraná/Süd-Mattogrosso) ohne Crista-Bildung mit deutlich erkennbarem Planum parietale und abgesetzter Linea temporalis des Parietale.

Tafel V



a



b

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Veröffentlichungen der Zoologischen Staatssammlung München](#)

Jahr/Year: 1965

Band/Volume: [009](#)

Autor(en)/Author(s): Kühlhorn Friedrich

Artikel/Article: [Biologisch-anatomische Untersuchungen über den Kauapparat der Säuger. 1-53](#)