

OORSPRONKELIJKE BIJDRAGEN

Uit het *Zoölogisch Laboratorium*
te Amsterdam

FUNCTIONELE ANATOMIE VAN HET KAUWEN

DOOR G. BECHT

A. Hoewel een uitgebreide literatuur bestaat over de anatomie en functie van delen van het kauwapparaat, ontbrak bij ons weten een vergelijkend biologisch-anatomisch onderzoek, waarbij skelet, gebit en kauwspieren in hun onderlinge relatie en in verband met de wijze van kauwen werden onderzocht. Als basis voor uitgebreider werk werd een onderzoek ingesteld naar de kauwfunctie en de bouw van het kauwapparaat bij een drietal typen van zoogdieren t.w. vleeseters (Carnivora), planteneters (Rodentia = knaagdieren) en graseters (Ungulata = hoefdieren).

Wat de spieren betreft, werd het onderzoek beperkt tot de kauwspieren in engere zin, de m.m. adductores mandibulae externi en interni, t.w. de m.m. masseter, temporalis en pterygoïdei.

Het materiaal bestond uit de koppen van de volgende dieren: tijger, bruine beer, hond; stekelvarken, konijn, hamster; zebu, wisent, paard. Bij al deze dieren en nog enige verwanten werd de wijze van kauwen bestudeerd en buitendien werd een filmpje gemaakt van het kauwen bij een zebu, wisent, paard en beverrat.

B. Het kauwen en het kauwapparaat bij verschillende diergroepen.

I. Carnivora.

a. *Het kauwen.* De kaak beweegt uitsluitend recht op en neer. De katachtigen liggen veelal met de prooi tussen de voorpoten. Ze likken veel aan het vlees, gebruiken incisivi en canini spaarzaam, de molaren veel.

Hondachtigen staan bij voorkeur, ze likken weinig, bijten allereerst en vooral met de incisivi en canini, later met de molaren.

Vlees, pezen, kraakbeen en ook kleine beenderen worden stukgeknipt met behulp van de z.g. „scheurkiezen”, de achterste molaren, die als bladen van een schaar langs elkaar glijden.

Beren hebben platte molaren, waardoor ze hun voedsel kneuzen in plaats van knippen.

b. *Anatomie van het kauwapparaat.* Gegeven de exclusieve mogelijkheid van een eenvoudige knipbeweging vertoont het apparaat o.m. de volgende bijzonderheden:

1. De condylus is bij de tijger conusvormig, blijkbaar als verzekering tegen zijwaartse bewegingen (zie fig. 1).

De beer heeft een cilindervormige condylus; een stijve kapsel maakt hier de zijwaartse beweging eveneens onmogelijk. Hierdoor zijn de kauwvlakken (zie ungulata) nauwkeurig gefixeerd, zelfs bij wijd geopende bek. Een goede schaarwerking wordt gegarandeerd, door de zijwaartse drukcomponent van de m.m. pterygoïdeï en masseter, een principe ons bekend uit de techniek. De toch aanwezige kleine speling (zie fig. 1) maakt, dat beide zijden niet gelijktijdig kunnen knippen; hij heeft vermoedelijk nut bij slijtage en groei en wordt ten dele opgevangen door de enigszins elastische kraakbeenbekleding van het gewricht.



Fig. 1a. Onderkaak van tijger met konische condylus; van caudaal

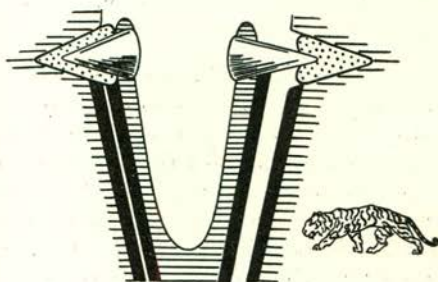


Fig. 1b. Schema van de werking van de konische condyli ter verzekering van goede schaarwerking. De onderkaak is in extreem linkse stand; alleen het gebit aan de linkerzijde is in functie

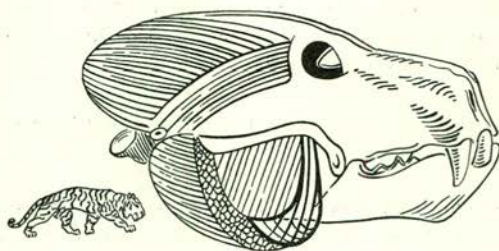


Fig. 2. Kop van een tijger van rechts. Let op de lus van de m. masseter, die in achterwaartse richting kan verschuiven

De conusvormige condylus vindt men bij vele katachtigen, die dan ook „knippers bij uitstek” zijn.

2. De ligging van de m. masseter met de orale rand nog caudaal van de achterste molaren (zie fig. 2) geeft ruimte voor een onbelemmerde functie van deze machtige kiezen. Deze mogelijkheid wordt nog vergroot, doordat een voorste gedeelte (bij de tijger) of buitenste laag van de m. masseter samen met de m. pterygoïdeus een min of meer vrij naar achteren verschuifbare spierlus vormen, waarin de onderkaak hangt. Hierdoor kan een geweldige prooi in de bek worden genomen.

1



27



1



6



37



12



20



44



24



Links. Foto's uit een vertraagde film van een kauwende zebu. De cijfers naast de foto's geven de plaats (en dus het tijdstip) aan in een opeenvolgende serie filmbestanden (24 is 1 seconde). De medianwaarts gerichte eigenlijke kauwbeweging neemt maar 1/6 tot 1/7 van de gehele cyclusduur in beslag. Daar de weerstand dan juist het grootst is, wijst dit op de aanzienlijke kracht, die door de kauwspieren wordt uitgeoefend

Rechts. Foto's uit een vertraagde film van het kauwen van een beverrat (*Myocastor*). De dwarse beweging is duidelijk zichtbaar; er is geen beweging in antero-posteriore richting

II. Rodentia.

a. Het kauwen

De vorm van het kaakgewricht, vooral van de min of meer gootvormige fossa glenoïdea en het kiespatroon (zie fig. 3) hebben veelal een regelmatige beweging in de richting der lengteas gesuggereerd, de z.g. propalinale *) (Ryder (1878), Weber (1940 en 1927)) of antero-posteriore beweging (Starck en Wehrli (1935)).

Dit is wel wonderlijk, want volgens Ryder was bij konijnen en caviae een duidelijk beurtelings zijwaartse beweging als bij kamelen te zien. Hoewel vele Rodentia zo snel eten, dat de kaakbewegingen nauwelijks met het oog zijn te volgen, krijgt men dan toch al de indruk, dat de onderste incisivi als een soort beetel of breekijszer eerst een stukje

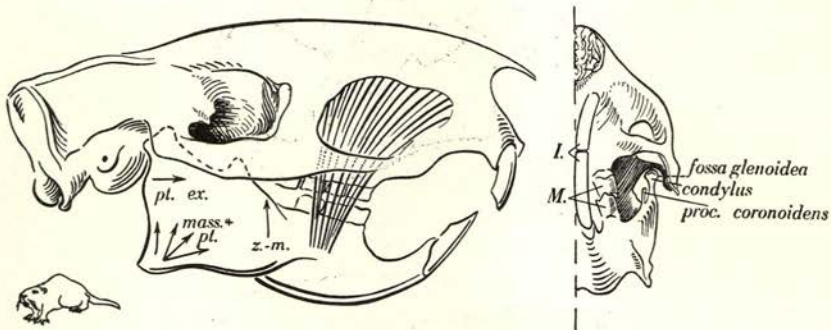


Fig. 3. Schedel van een knaagdier. Rechts, van oraal. Links, van lateraal, met m. maxillo-mandibularis. De pijlen geven de vezelrichting aan van de m.m. masseter, pterygoïdeus en zygomatiko-mandibularis

voedsel loswrikken, waarna snel gewoon op en neer of onregelmatig zijwaarts wordt gekauwd. Deze indruk werd geheel bevestigd door een vertraagde film, gemaakt van de beverrat (zie foto's).

Blijkbaar kan men drie bewegingsfasen onderscheiden:

1. Knagen: de onderkaak is vooruitgeschoven en de beetelvormige incisivi van de onderkaak staan tegenover die van de bovenkaak (zie fig. 4a). De laatste zijn vaak stomper van vorm en functioneren dan als tegenhouders. De molaren kunnen niet gesloten worden.

2. Kauwen: de onderkaak staat naar achteren geschoven. De kiezen kunnen sluiten zonder dat de incisivi elkaar hinderen, waarbij allerlei manieren van kauwen kunnen voorkomen. (zie fig. 4b).

3. Verstellen: door een antero-posterior gerichte verstelbeweging kan van knagen op kauwen worden overgegaan en omgekeerd.

*) pro, grieks: voor; palin, grieks: terug; -ale, latijn: suffix.

b. Anatomie van het kauwapparaat

1. De gootvormige fossa glenoïdea en de daarin passende condyli behoren geheel bij bovengenoemde verstelbeweging. Deze konstruktie volgt vermoedelijk uit de aanwezigheid van ver vooruitliggende hypselodonte incisivi, die — zoals beschouwing van schedels leert — zelden of nooit gelijktijdig met de molaren kunnen functioneren.

2. Dwarse lijsten op het kauwvlak van de molaren bij konijn en hamster maken uiteraard iedere antero-posteriore beweging tijdens kauwen geheel onmogelijk. Evenzo de anisognathie van het konijn (fig. 5).

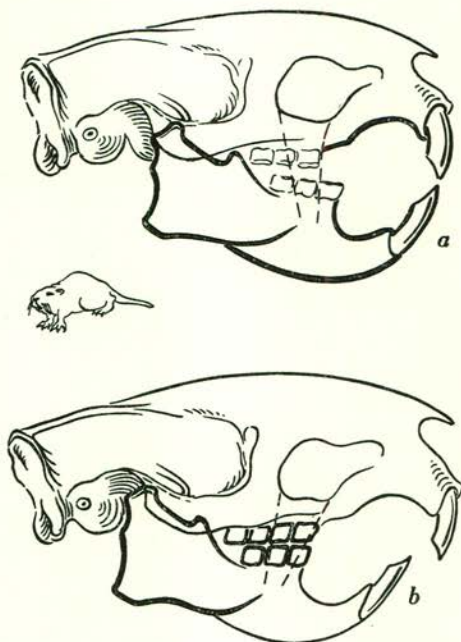


Fig. 4. Schedel van een knaagdier. (a) in voorste, knagende stand, (b) in achterste, kauwende stand. Let op de standen van condyli en m. maxillo-mandibularis (gebroken lijn)

Vele rodentia bezitten echter geen dwarse lijsten, zodat deze bedenking dan niet geldt.

3. Bijzondere aandacht vraagt de m. maxillo-mandibularis, een ver oraal gelegen spierelement, karakteristiek voor de rodentia (zie fig. 3 en 4). Hij ontspringt aan maxillare en praemaxillare bijna tot aan de nares en insereert aan de onderkaak ter hoogte van de voorrand van de m. masseter. Bij gebruik der molaren ontstaat zo een hefboom van de tweede orde (notenkraker) met grote kauwdruk.

Bij gebruik der incisivi werkt het geheel als pincet, waardoor een fijne beheersing der beweging mogelijk is.

III. Ungulata.

a. *Het kauwen*

Zoals bekend bevat de kauwbeweging der Ungulata (hoefdieren), in het bijzonder die der Ruminantia (herkauwers), een duidelijk zijwaartse component. (R y d e r (1878), L u b o s c h (1907)).

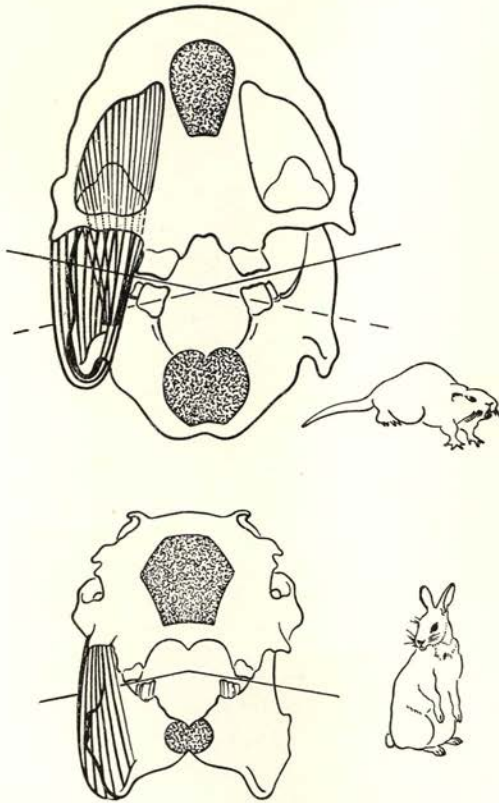


Fig. 5. Dwarse doorsnede ter hoogte van de middelste molaren van schedel van beverrat en konijn, ter verduidelijking van de anisognathie en de stand der kauwvlakken. De getekende spieren zijn m. masseter en bij de beverrat bovendien de m. maxillo-mandibularis

Gehakt voer, zoals bieten, haksel, zemelen enz. worden meer op en neer gekauwd dan gras of hooi, waarbij de zijwaartse richting overheerst. bij een aantal hoefdieren werd voorkeur voor kauwen aan één zijde waargenomen; bij een aantal schedels uit de museumcollectie was van éénzijdige slijtage evenwel niets te vinden. Dromedaris en alpacca kauwen met regelmatig alternerende bewegingen. (L u b o s c h).

Fig. 6 stelt de beweging der onderkaakspunt voor, ontleend aan de filmopname (zie plaat). De onderkaak zakt rustig uit gesloten stand eerst naar beneden, gaat opzij en beweegt zich dan met een snelle ruk naar het midden, waarbij de kiezen over elkaar glijden.



Fig. 6. Schema van de beweging van de punt van de onderkaak van een herkauwer (zebu). De aangegeven hoek is die tussen de kauwvlakken (vgl. fig. 7 en 8)

Het laatste deel neemt maar $1/6$ à $1/7$ van de duur van de gehele cyclus in beslag. Bootst men met een schedel de kauwbeweging na, dan blijkt dat bij het naar het midden bewegen van de onderkaak, een stukje papier zonder enige moeite wordt doorgeknipt; in tegengestelde richting lukt dat in het geheel niet.

b. Anatomie van het kauwapparaat

De genoemde bewegingen spiegelen zich op talrijke wijzen af in de bouw. De volgende bijzonderheden hebben betrekking op zebu en wisent.

1. De condylus is horizontaal sterk zijwaarts verbreed, enigszins tafelvormig, om goed te kunnen glijden bij de zijwaartse excursie; ook echter min of meer zadelvormig om te kunnen scharnieren bij het openen.

2. De schedel is anisognaath (R y d e r (1878)), d.w.z. de onderkaak is i.c. aanmerkelijk smaller dan de bovenkaak. In normaal gesloten stand staan de kiezen dus nauwelijks op elkaar (fig. 7).

3. Bij het kauwen glijden de eindvlakken der kiezen in een plat vlak, kauwvlak te noemen, over elkaar. Het linker en rechter kauwvlak sluiten een hoek van ca. 130° in.

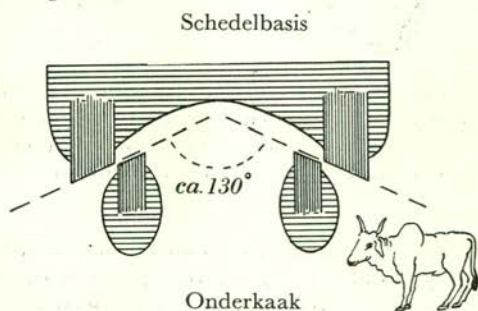


Fig. 7. Schematische dwarse doorsnede van de schedel van een herkauwer, ter verduidelijking van de anisognathie en de helling van de kauwvlakken

4. Van de selenodonte molaren is één zijkant cilindervormig gewelfd. De andere, van scherpe plooiën voorziene zijkant ligt zodanig, dat hij bij het kauwen de scherp geplooiëde kant van de kiezen der andere kaak tegemoet komt. Zo werken ze als „vasthouders” voor het te knippen vezelvormige voedsel.

5. De m.m. masseter en pterygoïdeus zijn sterk ontwikkeld; de laatste zelfs het best van alle onderzochte groepen. De richting van de spiervezels ten opzichte van de kauwvlak is nu zo, dat in de ontwikkelde kracht behalve een component voor de kauwdruk steeds ook een mediaanwaarts

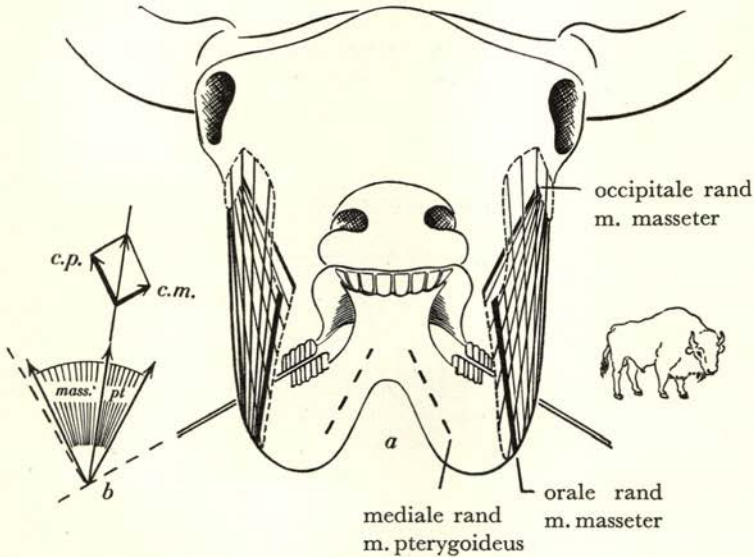


Fig. 8. Schedel van een Europese bison. (a) van oraal, met vezelrichting van m.m. masseter en pterygoïdeus. (b) Vezelrichting en kauwvlak in één figuur geprojecteerd. c.m. is kauwbeweging. c.p. is kauwdruk

gerichte component aanwezig is (zie fig. 8a). Niet alleen aan de kauwende, ook aan de niet-kauwende kant is dit zo, hetgeen wordt aange- toond door een projectie (zie fig. 8b), d.w.z. het nuttig effect der kauw- spieren is bij de gegeven beweging groot.

6. De tamelijk zwak ontwikkelde m. temporalis, die werkt op de relatief korte proc. coronoïdeus, is als adductor weinig geschikt (zie fig. 11).

Dit geldt temeer, daar de onderkaak als geheel zeer zwaar is gebouwd. Voor een zijwaartse beweging kan de m. temporalis echter over een veel langere hefboom werken, t.w. de kaakbreedte tussen de condyli, en hij heeft dan een aanzienlijk groter nuttig effect.

Uit genoemde punten blijkt wel, dat de constructie zodanig is, dat een andere dan de voorkomende beweging bij herkauwers misschien wel mogelijk, maar zeker niet effectiever is.

Bij het paard is de constructie in grote trekken gelijk. De kieuzen hebben een ander patroon en dienovereenkomstig is de zijwaartse beweging niet zo uitgesproken. Het effect is meer kneuzend en malend.

C. Vergelijking van de gewichten der kauwspieren.

Van de onderzochte dieren werden de gewichten der afzonderlijke kauwspieren bepaald. In tabel 1 zijn de gewichten in grammen als gemiddelden van links en rechts gegeven.

In tabel 2 zijn deze gewichten nu als procenten van het totaal uitgedrukt.

Met misschien wat vrijmoedige generalisatie staan naast de aldus gevonden waarden de gemiddelden (onderstreept) voor resp. graseters, vleeseters en knaagdieren.

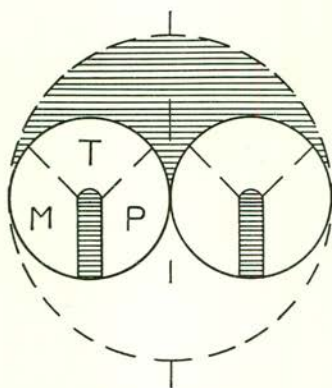


Fig. 9. Schematische dwarse doorsnede van een kop. Schedelbasis en onderkaak gearceerd. M is masseter, T is temporalis en P is pterygoideus

Neemt men in aanmerking, dat de m.m. adductores anatomisch vrij moeilijk scheidbaar zijn en kennelijk een min of meer gesloten functionele eenheid vormen, dan kan men op grond daarvan de laatstgevonden getallen rangschikken volgens nevenstaande figuur (9), die de schematische dwarsdoorsnede van een kop voorstelt.

Tekent men nu de oppervlakken, die de spieren representeren, evenredig aan de uit de betreffende gewichten gevonden gemiddelden en past men hun vorm enigszins aan bij de anatomische verhoudingen, dan krijgt men figuren (10), waaruit de voornaamste bewegingscomponenten — althans voor de eerste twee — duidelijk zijn af te lezen. Zij karakteriseren de arbeidsverdeling in de kauwspiermusculatuur van resp. het type graserter, vleeseter en knaagdier.

Enige indruk van de krachtenverdeling geeft tenslotte fig. 11, waarin bij verschillende dieren de relatieve afstanden der gebitselementen worden vergeleken met de hefbooms lengten der twee voornaamste kauwspieren.

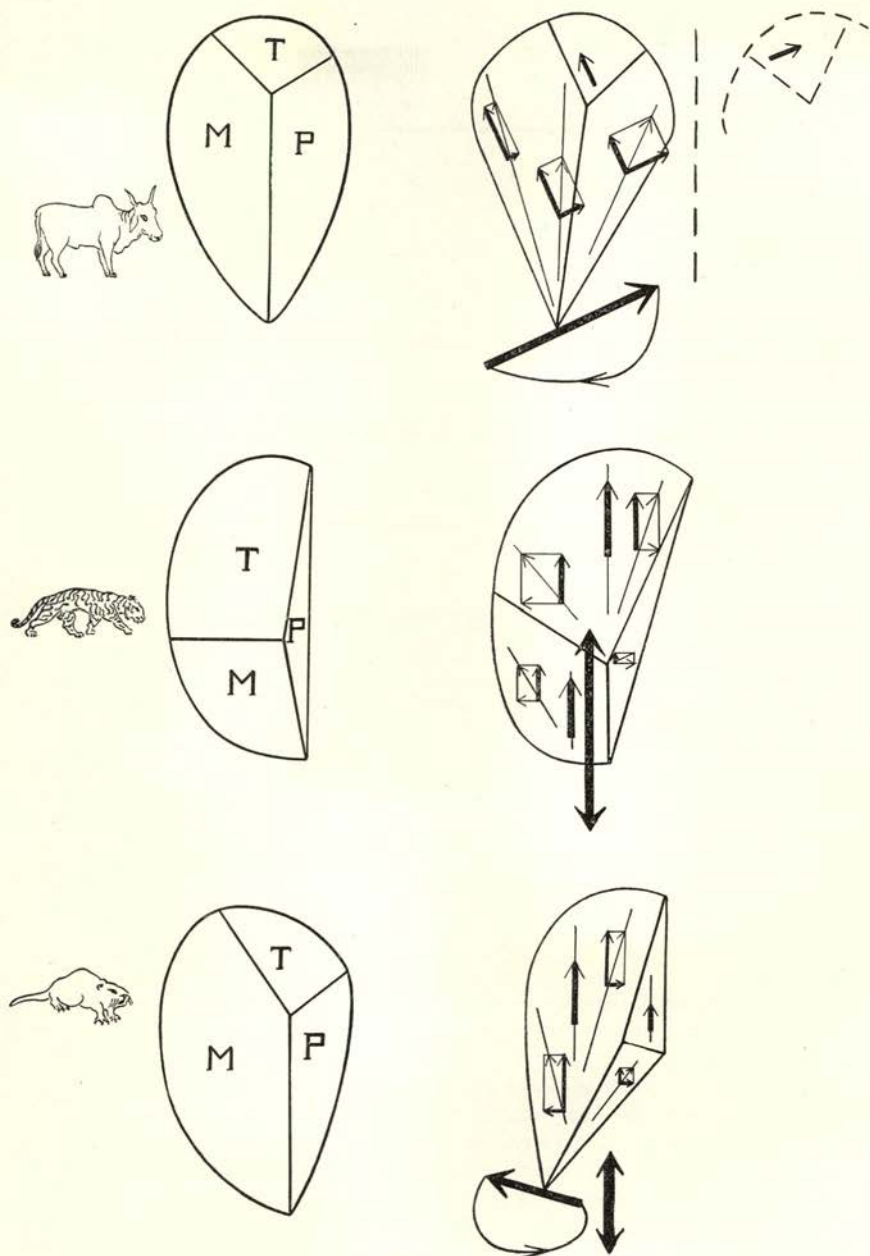


Fig. 10. Arbeidsverdeling en vezelrichting in de kauwspiergroep. Links het gewicht (— arbeid) voorgesteld door evenredige oppervlakken. Rechts de voornaamste vezelrichtingen met de ontbonden krachten (vectordiagrammen), mogelijke bewegingsrichtingen (middelzware pijlen) en de werkelijke kauwbeweging (zware pijlen)

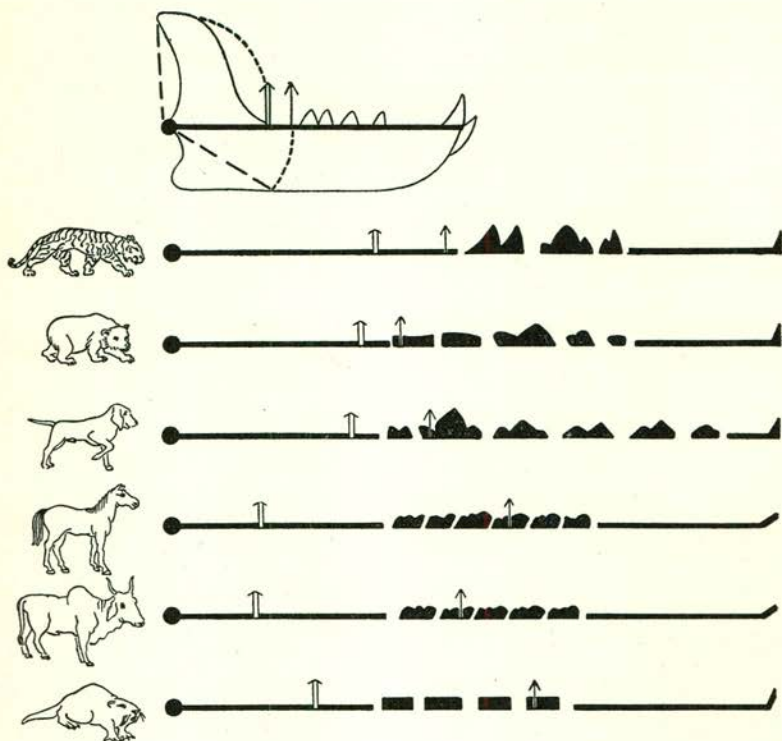


Fig. 11. Relatieve afstanden van gebitselementen, vergeleken met die van de voorrand van de m. masseter (enkele pijl) en van het midden van de m. temporalis (dubbele pijl). Let op de betrekkelijk ver achterwaartse positie van de masseter bij carnivora, welke wordt gecompenseerd door de lange hefboom van de m. temporalis. Let ook op de korte hefboom van de m. temporalis bij de hoefdieren

Samenvatting

1. Bij een aantal Carnivora, Rodentia (knaagdieren) en Ungulata (hoefdieren) werden de wijze van kauwen en de functionele anatomie van het kauwapparaat onderzocht.

2. De arbeidsverdeling tussen de drie belangrijkste componenten van de kauwspiergroep, de m.m. masseter, pterygoïdeus en temporalis is voor de drie verschillende typen van kauwen in fig. 10 weergegeven.

3. Bij Carnivora wordt een gunstige schaarwerking verkregen door een zeer goed sluitend b.v. conusvormig gewricht. Een om de onderkaak verschuifbare spierlus, gevormd door m.m. masseter en pterygoïdeus, staat bijzonder wijd open van de bek toe, maar dit is ongunstig voor het ontwikkelen van verticale kauwdruk. Dit „tekort” wordt gecompenseerd door een machtige m. temporalis, die aan een meestal sterk ontwikkelde processus coronoïdeus insereert.

4. Anderzijds wordt de verticale kauwdruk begunstigd door ver oraal aangehechte m.m. masseter en pterygoïdeus; er ontstaat dan een hefboom van de

tweede orde (notekraker). Deze situatie komt voor bij Ungulata, maar vooral bij Rodentia.

5. Hypselodonte incisivi der Rodentia verhinderen gelijktijdig sluiten der incisivi en molares. De gootvormige fossa glenoïdea staat een verstellbeweging toe, waardoor beurtelings knagen en kauwen kan plaatsvinden.

6. Bij Ungulata, in het bijzonder bij de Ruminantia, wordt vezelig voedsel verkleind door een bijna horizontaal verlopende knipbeweging, die ondersteund wordt door de scherpe emailplooiën op de zijkanten der molaren. Ook de vorm der condyli, de anisognathie en de stand der spieren dragen op bijzonder zinvolle wijze tot deze constructie bij.

Voor de wetenschappelijke suggesties, hulp en interesse komt allereerst veel dank toe aan Prof. Dr. E. J. Slijper, die tevens van de literatuur nog een aantal pas na 1953 bekend geworden titels verschafte.

Evenzeer dank aan Dr. A. G. Vorstman en Dr. P. J. van der Feen van het Zoöl. Lab. en Zoöl. Museum te Amsterdam en verder aan Dr. A. L. J. Sunier, de toenmalige directeur van de dierentuin te Amsterdam voor de geboden gelegenheid al de genoemde dieren in leven waar te nemen. De film werd opgenomen door de heer J. van der Hoeven; Mej. C. van der Voorn verzorgde de tekeningen; de oppassers Ekelshot en van der Tuin assisteerden — ook aan hen veel dank.

Enige literatuur

a. Algemene functionele anatomie.

- Böcker, H., *Vergleichende Biologische Anatomie der Wirbeltiere I en II.* Jena, Gustav Fischer (1935, 1937).
Dullemeijer, P., *Enige aspecten van de functionele anatomie van Vertebrata.* *Vakbl. v. Biol.* 37, 1—12 (1957). (overzicht en literatuurlijst)
Klaauw, C. J. van der, *Size and position of functional components of the skull.* *Arch. Néerl. Zoöl.*, 9, 1 (1948—1951).

b. Constructie van de menselijke schedel en mechanica van het kaakgewricht.

- Loos, S., *Die Mechanik des Kiefergelenkes.* Urban und Schwarzenberg, Wien (1946).
Worthmann, F., *Zur Mechanik des Kiefergelenkes.* *Anat. Anz.* 55, 305—316 (1922).

c. Constructie en mechanica van het kauwapparaat bij verschillende diergroepen.

- Becht, G., *Comparative biologic-anatomical researches on mastication in some mammals.* *Verh. Kon. Ned. Ak. Wetensch. Ser. C.*, 56, 508—527 (1953) (literatuurlijst).
Bemmel, A. C. V. van, *Voordracht over de beweegbare plaatsing en het slijpen der incisivi bij herkauwers.* *Med. Ver. Zgd.kunde* 1, 6 (1952).
Boyle, H. H., *Design of the natural dentition.* Staples Press London.
Gardner, E., *Physiology of movable joints.* *Physiol. Rev. Cambridge*, 30, 127—176, (1950) (ter vergelijking met Washburn).

- K ü h l h o r n, F., Anpassungserscheinungen am Kauapparat bei ernährungsbiologisch verschiedenen Säugetiere. *Zoöl. Anz.* 121, 1 (1938).
- L u b o s c h, W., Universelle und spezialisierte Kaubewegungen bei Säugetiere. *Biol. Zentr. bl.* 27, 613—624; 652—665 (1907).
- R y d e r, J. A., On the mechanical genesis of tooth-forms. *Proc. Ac. Nat. Sci. Philad.*, 79, 45—80 (1878).
- W a s h b u r n, S. L., The relations of the temporal muscle to the form of the skull. *Anat. Rec.* 99, 239—248 (1947).
- d. Over domesticatie.
- S m i t, P., Domesticatieverschijnselen. *Vakbl. v. Biol.* 31, 101—114 (1951).
(o.a. over verval van gebit en vervorming van hoofd en kaken; met uitvoerige literatuurlijst).