

DE BEWEGINGEN DER MANDIBULA BIJ DE CARNIVOREN

DOOR PROF. J. G. DE BOER

Gedurende lange tijd heeft men gemeend dat de carnivoren uitsluitend orthale onderkaak-bewegingen maken.

In 1922 schreef WORTHMANN: „ihr Kiefergelenk bewegt sich als reines Scharniergelenk ohne die für den Menschen typischen Wanderung des Köpfchens und ohne jede seitliche Bewegung, die ja auch durch die ineinander greifende Fangzähne vereitelt werden müsste” (p. 307).

Enige jaren later beschreven BREUER en na hem STARCK een transversale beweging van de onderkaak bij de beren. Bij laatstgenoemde auteur (1935) vinden wij vermeld: „Die Gelenkkapsel ist in den seitlichen Partien ausserordentlich schlaff, setzt also den Mahlbebewegungen keine Hemmung entgegen. Dass tatsächlich Seitwärtsverschiebungen im Kauakt der Bären eine grosse Rolle spielen, lehrten mich Lebendbeobachtungen im Köllner Zoo. Dafür sprechen übrigens auch eindeutig die Abschlifspuren im Gebiss (BREUER) (p. 138).

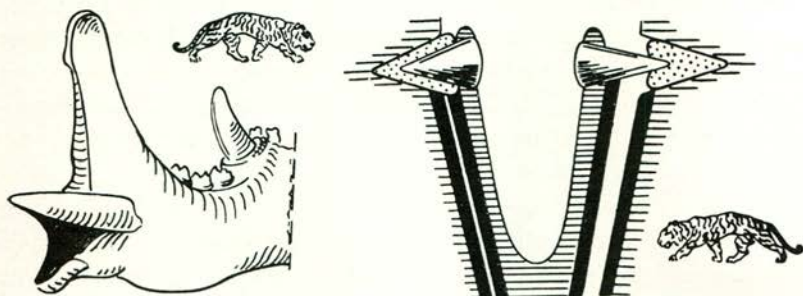
Ondanks deze en andere publicaties hield de mening, dat de transversale beweging bij carnivoren niet voorkomt, nog vele jaren stand. Zo vinden wij bij IJSELING en SCHEYGROND (1950): „Dit gewricht heeft een fraaie, cilindervormige knobbel en is zo gebouwd, dat het geen zijwaartse bewegingen toelaat” (p. 315).

In 1953 publiceerde BECHT de resultaten van een belangwekkend onderzoek van het kauwapparaat en de kauwfunctie van enige carnivoren, rodentia en ungulata. Hij kwam tot de conclusie dat, behoudens een enkele uitzondering, bij alle door hem onderzochte dieren de onderkaak tijdens het kauwen zijdelingse bewegingen maakt en hielp daarmede tevens het sprookje, dat de simplicidentate knaagdieren uitsluitend propaline maalbewegingen maken, de wereld uit.

Uit de aard der zaak zijn de transversale uitslagen bij de carnivora aanzienlijk kleiner dan bij de ungulata en de rodentia. Op dit punt echter, de

zijdelingse bewegingen bij de carnivoren betreffende, behoeven de mededelingen van BECHT enige correctie en aanvulling. Hoewel hij schrijft: „There are practically no real masticatory movements, the jaw moves exclusively in a vertical direction” (p. 512), blijkt elders uit de tekst en uit de desbetreffende illustratie (afb. 1), dat hij althans de met knipkiezen toegeruste roofdieren wel degelijk een geringe zijdelingse beweging toeschrijft, die nodig is om de „schaar” te spannen: „Satisfactory scissor action is guaranteed by the transverse pressure component of the pterygoid and masseter muscles” (p. 513). Dat echter naar zijn overtuiging deze transversale bewegingen zeer klein zijn, blijkt wel duidelijk uit de volgende zin: „The condyle in the tiger is cone-shaped and serves apparently as a security device against transverse movements” (p. 512).

In merkwaardige tegenstelling tot de boven geciteerde mededeling van



Afb. 1. Uit: G. BECHT, Comparative biologic-anatomical researches on mastication in some mammals. Links: caudaal aspect van de onderkaak van een tijger. Rechts: schematische weergave van het spannen van de schaar gevormd door de knipkiezen.

STARCK, vermeldt hij over de beer: „In the bear, on the contrary, the condylus is cylinder-shaped, but the capsule is so rigid that transverse movement is impossible. The planes of mastication are thus accurately fixed even when the molars are at a considerable distance from each other in the widely opened mouth” (p. 512-513).

Van het kauwen van enkele dieren (zebu, wisent, paard en nutria) vervaardigde BECHT een interessante film, die duidelijk de zijdelingse bewegingen bij deze dieren demonstreert. Dat deze methode zich tot een onderzoek bij de roofdieren minder goed leent is, gezien de wijze waarop deze dieren zich voeden, zonder meer duidelijk. Ook het gebruik van een aan de kop bevestigd apparaat om de onderkaak-bewegingen te registreren, zoals LEUE bij enkele „bedaarde kauwers” (paard, schaap) toepaste, is voor de carnivoren minder geschikt. Het gebit vormt echter een registratie-apparaat dat, door het ontstaan van slijffacetten, de kauwbewe-

gingen onuitwisbaar registreert. Deze registratie-facetten worden in de loop van de tijd steeds duidelijker, zodat bij oudere dieren de onderkaaks-bewegingen door middel van deze slijtvlakken met enige mate van nauwkeurigheid kunnen worden gereconstrueerd. Langs deze weg zijn de hier onder vermelde gegevens betreffende de kauwbewegingen bij enkele carnivoren verkregen.

De landroofdieren worden in 7 grote families verdeeld: honden, katten, beren, kleine beren, hyena's, marters en civetkatten. Lang niet alle carnivoren zijn uitsluitend vleeseters; verschillende zijn alleseters, enkele zelfs vrijwel geheel vegetariër. De levenswijze der dieren vindt haar weerspiegeling in het gebit. Alle carnivoren zijn in het bezit van tot slagstanden ontwikkelde hoektanden; echte scheurkiezen (ook knip- of breekkiezen genoemd) hebben zij niet allen.

Het meest carnivoor gespecialiseerde gebit zien wij bij de katten. Behalve een klein, gereduceerd eerste molaartje in de bovenkaak, dat geen antagonist heeft, vertoont het gebit geen kauwvlakken. Alle andere post-canineelementen, met name de knipkiezen (bij alle recente carnivoren P_4 sup. en M_1 inf.) zijn bucco-linguaal gecompriemd en voorzien van scherpe mesio-distaal verlopende snijranden.

De beren daarenten hebben knobbelkiezen, geschikt voor een omnivore levenswijze. Het verlies aan kauwoppervlak door de sterke reductie der premolaren wordt gecompenseerd door de forse ontwikkeling der molaren. P_4 sup. en M_1 inf. zijn niet tot scheurkies gespecialiseerd.

De honden nemen, ten aanzien van het gebit, een centrale positie in onder de roofdieren. Het gebit vertoont zowel carnivore als omnivore kenmerken; achter de krachtig ontwikkelde scheurkiezen bevinden zich enkele knobbelkiezen.

In tegenstelling tot de grote verscheidenheid van vorm en functie van de gebitten, vertoont zowel de kauwspiermusculatuur als het kaakgewricht der carnivoren een veel grotere eenvormigheid. De condyli zijn min of meer cilindervormig en kunnen aan de droge schedel vrijelijk over een aanzienlijke afstand door de fossa glenoidalis transversaal heen en weer worden geschoven (afb. 2). De aan de schedel waarneembare verschillen blijven beperkt tot een meerdere of mindere ontwikkeling van de processus retro-glenoidalis en het al of niet aanwezig zijn van een processus prae-glenoidalis.

Voor alle dieren geldt, dat de processus retro-glenoidalis groter en sterker is naarmate de *M. temporalis* krachtiger en meer caudaalwaarts ontwikkeld is. De sterke ontwikkeling van dit uitsteeksel bij de roofdieren, in de regel zelfs zodanig dat het zich aan de mediale zijde tot

onder de cilindervormige processus condyloideus ombuigt, behoeft daarom geen verwondering te baren. Bij contractie van het krachtige, horizontaal verlopende achterste deel van de *M. temporalis*, is een afsteuning van de mandibula aan de achter-onder-zijde noodzakelijk (DAVIS).

De processus prae-glenoidalis vertoont enige variabiliteit. Zo bezitten alle katten een goed ontwikkelde processus prae-glenoidalis, behalve de cheetah of jachtluipaard (*Acinonyx jubatus*) bij wie hij geheel ontbreekt.



Afb. 2. Kaakgewricht van een tijger; fossa glenoidalis (ventraal aspect) en condylus (dorsaal aspect).

Dit is een van de vele gelijkenissen, die dit merkwaardige dier met de honden vertoont. Zoals in een vorig artikel (2) werd uiteengezet, worden processus prae-glenoidales alleen aangetroffen bij dieren met slag tanden. Niet echter vertonen alle dieren met slag tanden processus prae-glenoidales. Zij vormen een der mogelijkheden om beschadiging van slijmvliezen of overmatige afslijting van de laterale snijtanden in de bovenkaak door de onderslag tanden te voorkomen. Hun aanwezigheid dwingt de condyli tot vrijwel zuiver transversale bewegingen en sluit rotaties van de mandibula met voorwaartsverschuiving van een der condyli uit, waardoor met name de zijdelingse bewegingen van het onderfront worden beperkt.

Gaan wij thans de verhoudingen na bij de katten, de honden en de beren, dan blijkt allereerst, dat de beschrijving die BECHT geeft van het kaakgewricht der Felidae, niet juist is. Noch de condylus, noch de fossa glenoidalis zijn kegelvormig. Het oppervlak van de condylus is een deel van een cylinder (afb. 2) en als het caudale aspect van de condylus de

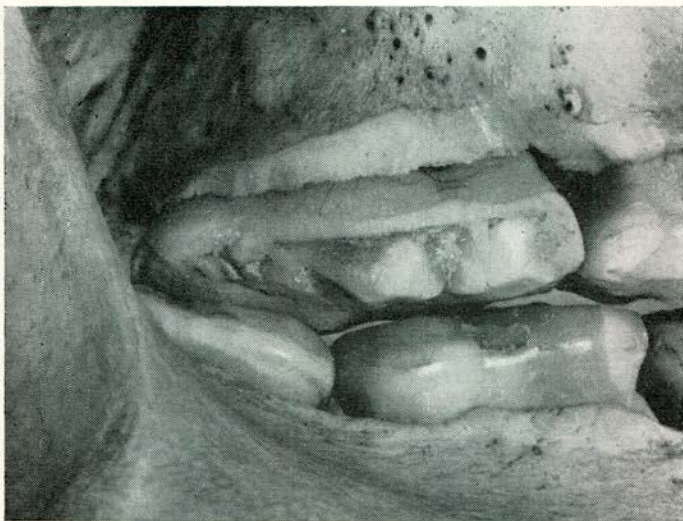


Afb. 3. Kaakgewricht en scheurkiezen van dezelfde tijger bij slotocclusie.

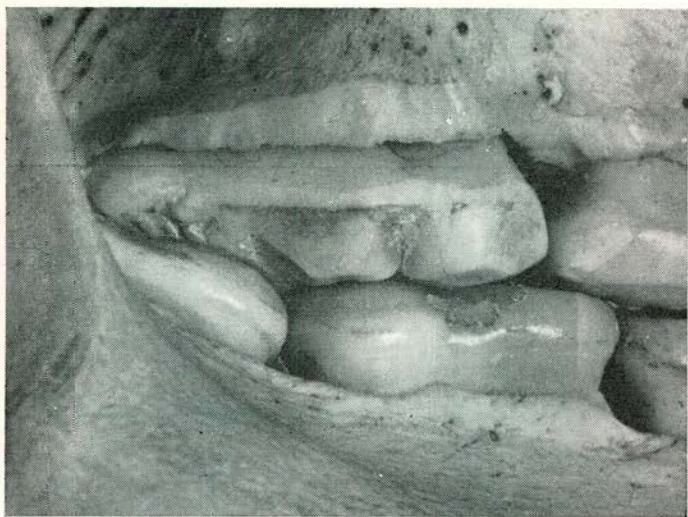


Afb. 4. Kaakgewricht en scheurkiezen van dezelfde tijger bij lateraal verschoven onderkaak.

indruk wekt, dat deze kegelvormig is (afb. 1), dan komt dit, doordat de cylindermantel zich, in overeenstemming met de vorm en de plaats van de processus retro-glenoidalis, van lateraal naar mediaal steeds verder naar onderen uitbreidt. Ook de fossa glenoidalis is bijna zuiver cilindrisch (afb. 2) en de condyli kunnen dan ook vrijelijk in de fossae heen en weer worden bewogen. Natuurlijk vormt bij het levende dier de gewrichtskapsel een beperking van deze zijdelingse bewegingen, doch dat een ruime mate van beweeglijkheid mogelijk kan zijn, bewijzen de afb. 3 en 4.



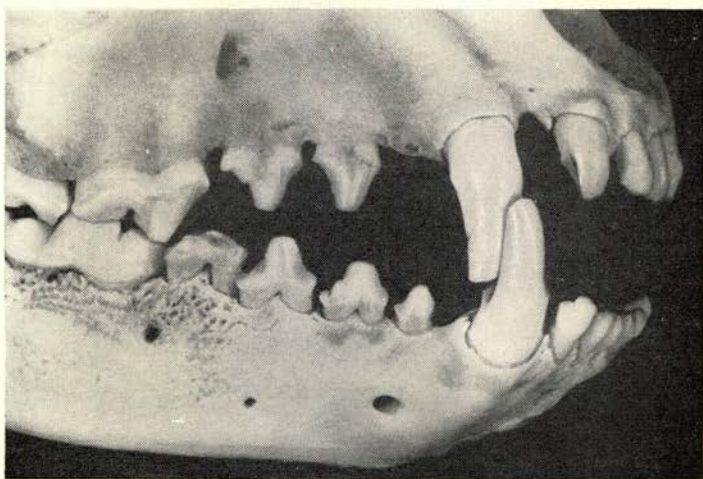
Afb. 5. Achterste molaren van de rechter zijde van een beer bij maximale excursie van de onderkaak naar links.



Afb. 6. Achterste molaren van de rechter zijde van dezelfde beer bij maximale excursie van de onderkaak naar rechts.

Afb. 3 toont de condylus in de fossa glenoidalis bij slot-occlusie, afb. 4 bij een relatie, die blijkens de afslijtingsfacetten veelvuldig werd gereali-seerd. De condylus maakte naar deze zijde uitslagen van bijna een halve centimeter (de werkelijke afmetingen zijn ruim tweemaal zo groot als op de afbeeldingen).

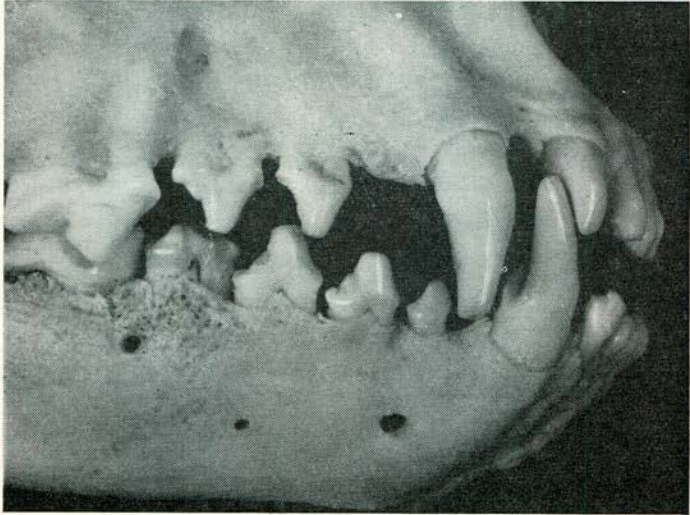
Bij jonge dieren zijn de uitslagen beduidend kleiner; de knipkiezen fungeren nog als een schaar met bijna verticale bladen. Bij het voort-schrijden der abrasio echter, worden de afslijtingsfacetten steeds schuiner en de transversale component van de bewegingen der mandibula steeds groter. Doordat zelfs bij sterke afslijting de geleidingsvlakken toch nog



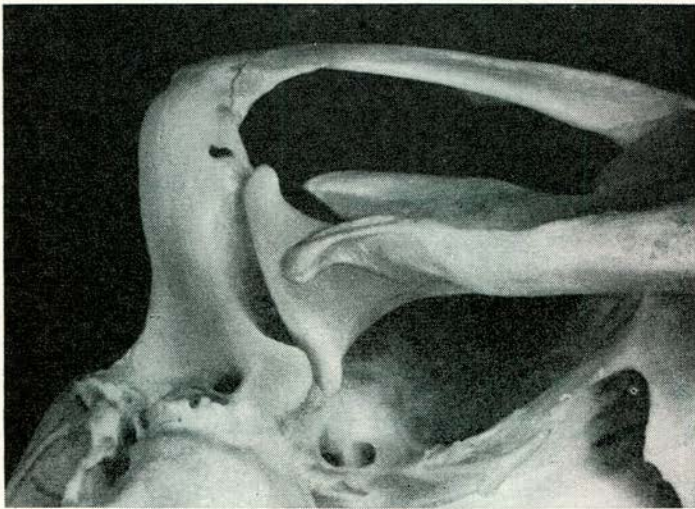
Afb. 7. Gebit van een hyenahond bij naar rechts gerooteerde onderkaak.

steil zijn, blijft de zijdelingse beweging onverbrekelijk verbonden aan de orthale beweging. Daarbij wordt het „slot” der slagstanden geopend, waardoor de transversale beweging op zichzelf beschouwd een nagenoeg parallelle verschuiving der gehele mandibula is.

Enigszins andere verhoudingen vinden wij bij de beren. Ook bij deze dieren is, bij geheel gesloten bek, de onderkaak in het front vaak (niet altijd) vast verankerd door de langs elkander grijpende slagstanden. Scheurkiezen ontbreken echter; alle postcanine elementen zijn knobbel-kiezen. Een onderzoek van de slijtfacetten aan de gebitselementen leidde tot de conclusie, dat niet alle beren zijdelingse bewegingen van enige betekenis maken. Zowel de waarnemingen van STARCK als die van BECHT schijnen, wat betreft de kauwbewegingen bij de beren, juist te



Afb. 8. Gebit van dezelfde hyenahond bij naar links geroteerde onderkaak (zie afb. 9).



Afb. 9. Het rechter kaakgewricht van dezelfde hond bij naar links geroteerde onderkaak (zie afb. 8).

zijn. Naast schedels waarvan de gebitten duidelijk de sporen van transversale bewegingen tonen, ziet men ook gebitten waarin geen enkele slijtfacet er op wijst, dat deze bewegingen werden gemaakt. Worden ze wel gemaakt, dan gebeurt dit ten dele ongetwijfeld, evenals bij de katten, in combinatie met de orthale beweging. Slijtfacetten op de laatste molaren maken het echter waarschijnlijk, dat óók transversale bewegingen worden gemaakt bij weinig of niet geopende bek, wellicht als eindfase van de sluitbeweging (afb. 5 en 6). Wordt door de slagstanden een zijdelingse beweging in het front verhinderd, dan maken de condyli de grootste uitslagen; de onderkaak roteert om een verticale as, die zich even voor de fronttanden bevindt, zoals reeds door DAVIS werd beschreven.

De processus prae-glenoidalis is bij de beren minder sterk ontwikkeld dan bij de katten (met de reeds vermelde uitzondering van de jachtluipaard), of ontbreekt geheel. Bij de hondachtigen is een processus prae-glenoidalis in het geheel niet aanwezig. Daardoor is een voorwaartse verschuiving van de condylus mogelijk. Aan de knipkiezen kan men waarnemen, dat door deze dieren, evenals door de katten, de onderkaak transversaal wordt verschoven ter spanning van de „schaar”, die door deze kiezen wordt gevormd. Daarnaast werden bij enige schedels slijtfacetten aangetroffen aan de onderhoektanden en aan de laterale snijtanden boven, die er op wijzen dat deze dieren ook transversale bewegingen maakten, die gepaard gingen met een rotatie van de onderkaak, waarbij de contra-laterale condylus voorwaarts schoof. Zeer duidelijk wordt dit geïllustreerd door de afbeeldingen 7-9 van gebit en kaakgewricht van een hyenahond (*Lycaon pictus*).

Slijtfacetten die het gevolg zouden kunnen zijn van propaline bewegingen werden niet aangetroffen. Of deze bewegingen bij wijder openen van de bek in combinatie met de orthale bewegingen worden gemaakt, kan natuurlijk aan het gebit niet worden nagegaan.

Samenvatting

Het kaakgewricht der carnivora fissipedia is cilindervormig, in die zin, dat zowel het oppervlak van de condylus als dat van de fossa glenoidalis een deel van een cylindermantel vormt. De fossa glenoidalis wordt ten dele, in meerdere of mindere mate, naar gelang de ontwikkeling van dat uitsteeksel, gevormd door de processus retro-glenoidalis en, indien aanwezig, eveneens in meerdere of mindere mate door de processus prae-glenoidalis.

Het benige kaakgewricht van alle carnivoren staat een scharnierbeweging en een transversale verschuiving van de condylus vrijelijk toe; bij afwezigheid van een processus prae-glenoidalis ook een voorwaartse verschuiving.

Een onderzoek van de slijtfacetten van het gebit leerde, dat bij de meeste, wellicht

alle carnivoren, de onderkaakbewegingen uit orthale en transversale bewegingen zijn samengesteld. Slijtfacetten, die door propaline bewegingen zouden kunnen zijn veroorzaakt, werden niet aangetroffen. Dit sluit de mogelijkheid niet uit, dat deze bewegingen door dieren die geen processus prae-glenoidalis bezitten, bij wijder openen van de bek worden gemaakt.

Bij de Felidae zijn, tengevolge van de aanwezigheid van scheurkiezen en processus prae-glenoidales, de transversale bewegingen min of meer parallelle verschuivingen van de onderkaak.

Bij de Ursidae, al of niet voorzien van processus prae-glenoidales, doch zonder scheurkiezen, komen naast transversale verschuivingen ook rotaties om een verticale as vóór de fronttanden voor.

Bij de Canidae, met scheurkiezen doch zonder processus prae-glenoidales, blijken naast transversale verschuivingen van de onderkaak ook rotaties om een verticale as door of in de omgeving van de ipsi-laterale condylus voor te komen, waarbij de contra-laterale condylus voorwaarts schuift.

Summary

In the mandibular articulation of the Carnivora fissipedia the surfaces of both the condyle and the glenoid fossa form part of a cylinder. The retro-glenoid process and, when present, a pre-glenoid process take part in forming the glenoid fossa.

The bony articulation in all carnivores allows the condyle to move freely in vertical rotations and in transverse gliding movements; in the absence of a pre-glenoid process a forward shift is also possible.

An examination of the attrition on the teeth showed that in most, possibly all carnivores, the mandibular movements are composed of orthal and transverse movements. No attrition was found which could be indicative of propalinal movements. This fact however does not exclude the possibility that these movements occur in more extensive opening movements in animals in which a forward shift of the condyles is not prevented by pre-glenoid processes.

In the Felidae, as a result of the presence of carnassials and well developed pre-glenoid processes, the transverse movements are limited to transverse shifts of the mandible.

In the Ursidae, with or without pre-glenoid processes but having no carnassials, in addition to transverse shifts of the mandible rotations around a vertical axis in front of the incisors occur.

In the Canidae, having carnassials but no pre-glenoid processes, the transverse movements of the mandible consist of transverse shifts and rotations around a vertical axis through or near the ipsi-lateral condyle, the contra-lateral condyle moving forward.

Literatuur

1. BECHT, G. Comparative biologic-anatomical researches on mastication in some mammals.
Proc. Kon. Ned. Ak. v. Wet., Series C, 56, No. 4, 1953.
2. BOER, J. G. DE. Diastemen.
Tijdschrift v. Tandheelkunde, 67, p. 87, 1960.
3. DAVIS, D. D. Masticatory apparatus in the spectacled bear.
Fieldiana: Zoology, 37, p. 25, 1955.

4. LEUE, P. Kaubildkunde.
Deutsche Tierärztl. Wochenschrift, 46, p. 737, 1938.
5. STARCK, D. Kaumuskulatur und Kiefergelenk der Ursiden.
Gegenbaurs Morph. Jahrb., 76, p. 104, 1935.
6. WORTHMANN, F. Zur Mechanik des Kiefergelenkes.
Anat. Anzeiger, 55, p. 305, 1922.
7. IJSELING, M. A. en SCHEYGROND, A. De Zoogdieren van Nederland.
Thieme en Cie, Zutphen, 1950.