

Zeitschrift

für

Morphologie und Anthropologie

begründet 1899 von Gustav Schwalbe,
weitergeführt von Eugen Fischer, Hans Weinert
und Johann Schaeuble

herausgegeben von

Prof. Dr. Dr. Hans W. Jürgens
Anthropologisches Institut
der Universität Kiel

Prof. Dr. Christian Vogel
Institut für Anthropologie
der Universität Göttingen

Band 76

Mit 82 Abbildungen und 100 Tabellen im Text



E. SCHWEIZERBART'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG
(NÄGELE u. OBERMILLER) STUTTGART 1986

Inhalt

	Seite
Akbari, M. T., Papiha, S. S., Roberts, D. F. & Farhud, D. D.: Population genetics of the Persians and other peoples in Iran. With 4 figures and 8 tables in the text	197—217
Bhasin, M. K., Sharma, A., Singh, I. P. & Walter, H.: Morphological and metric dental study on Indians. With 3 figures and 4 tables in the text	77— 90
Bräuer, G. & Leakey, R. E.: A new archaic <i>Homo sapiens</i> cranium from Eliye Springs, West Turkana, Kenya. With 4 figures and 1 table in the text	245—252
Breul, R.: Die Auswertung der Dichteverteilung im Röhrenknochenquerschnitt von menschlichen Femora für die Bestimmung der Richtung der günstigsten Biegebeanspruchung. Mit 6 Abbildungen und 1 Tabelle im Text	63— 76
Chahal, S. M. S., Bansal, I. J. S., Sehgal, I. K. & Singh, P.: Distribution of adenylate kinase (AK) polymorphism in Indian populations. With 3 tables in the text	339—355
Degenhardt, A., Lengsfeld, W. & Jürgens, H. W.: Die Bedeutung aktueller Körperhöhenmeßdaten für die Definition von Hochwuchs. Mit 5 Tabellen im Text	131—137
Hirth, L., Lampe, S., Schmidt, R. & Goedde, H. W.: Palmar epidermal ridges in left-handers. With 3 tables in the text	107—112
Hitzeroth, H. W., Brehme, H. & Jantz, R. L.: Dermatoglyphic findings of a Coloured sample from the Transvaal, Republic of South Africa. With 3 figures and 19 tables in the text	219—238
Kobyliansky, E. & Livshits, G.: Differential fertility and morphological constitution of spouses. With 3 figures and 2 tables in the text	95—105
Kobyliansky, E. & Micle, S.: Handedness and dermatoglyphic directional and fluctuating asymmetry. With 2 figures and 7 tables in the text and 2 appendices	313—329
Lucas, P. W., Corlett, R. T. & Luke, D. A.: Patterns of postcanine tooth size in anthropoid primates. With 5 figures and 7 tables in the text and 1 appendix	253—276
Pickford, M.: Hominoids from the Miocene of East Africa and the phyletic position of <i>Kenyapithecus</i> . With 1 figure and 1 table in the text	117—130
Piechulek, H. & Rösing, F. W.: Zur Topologie des menschlichen Schädels. Mit 5 Abbildungen und 4 Tabellen im Text	169—188
Preuschoft, H., Demes, B., Meier, M. & Bär, H. F.: Die biomechanischen Prinzipien im Oberkiefer von langschnauzigen Wirbeltieren. Mit 14 Abbildungen und 5 Tabellen im Text	1— 24
Schneck, G. H.: Untersuchungen zum ontogenetischen Formwandel der Schädelbasis bei <i>Hylobates</i> . Mit 8 Abbildungen im Text	37— 48
Schutkowski, H.: Geschlechtsdifferente Merkmale an kindlichen Skeletten — Kenntnisstand und diagnostische Bedeutung. Mit 2 Abbildungen im Text sowie 2 Abbildungen und 9 Tabellen als Anhang	149—168
Seidler, H. & Timischl, W.: Bemerkungen zum Korrelationskoeffizienten als Maßzahl für psychophysische Zusammenhänge. Mit 5 Tabellen im Text	139—147
Singh, S. P., Sidhu, L. S. & Malhotra, P.: Age changes in arterial blood pressure and pulse rate in Gaddi boys, Himalays. With 2 tables in the text	91— 94
Singh, S. P., Sidhu, L. S. & Malhotra, P.: Body morphology of high altitude Spitians of North West Himalayas. With 1 figure and 3 tables in the text	189—195
Sharma, K.: Sib-pair correlations for morphological traits in a Punjabi population. With 3 figures and 2 tables in the text	331—338

	Seite
Sperwien, A. F.: Improved cephalometric measurements for the assessment of facial asymmetries using stereophotogrammetry. With 7 figures and 2 tables in the text . . .	49— 62
Theves, B.: Theorie einer thermisch motivierten Formanpassung bei Landsäugetieren, insbesondere Menschen. Mit 4 Abbildungen und 4 Tabellen im Text	277—311
Wolff, J. E. A.: Mechanik des Unterkiefers mit beweglicher Symphyse. Mit 5 Abbildungen im Text	25— 35

Bücherbesprechungen

Braune, W. & Fischer, O.: On the Centre of Gravity of the Human Body as Related to the Equipment of the German Infantry Soldier	242
Debrunner, H. U.: Biomechanik des Fußes	240
Göppinger, H. & Vossen, R. (Hrsg.): Humangenetik und Kriminologie	241
Gonick, L. & Wheelis, M.: Genetik in Cartoons	241
Hart, G. D. (ed.): Disease in Ancient Man	243
Helmer, R.: Schädelidentifizierung durch elektronische Bildmischung	240
Hofbauer, J. & Sigmund, K.: Evolutionstheorie und dynamische Systeme. Mathematische Aspekte der Selektion	115
Kapandji, I. A.: Funktionelle Anatomie der Gelenke, Bd. I—III	239
Koch, G.: Die Gesellschaft für Konstitutionsforschung. Anfang und Ende 1942—1965 .	243
Krüger, F. R.: Physik und Evolution. Physikalische Ansätze zu einer Einheit der Naturwissenschaften auf evolutiver Grundlage	114
Kühnel, W.: Taschenatlas der Zytologie und mikroskopischen Anatomie für Studium und Praxis	239
Kummer, B.: Einführung in die Biomechanik des Hüftgelenks	240
Lumsden, Ch. J. & Wilson, E. O.: Das Feuer des Prometheus	356
Mayr, E.: Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt. Vielfalt, Evolution und Vererbung	242
McMinn, R. M. H., Hutchings, R. T. & Logan, B. M.: Atlas der Anatomie des Fußes .	240
Renner, M.: Kükenthal's Leitfaden für das Zoologische Praktikum	116
Riedel, R.: Die Spaltung des Weltbildes. Biologische Grundlagen des Erklärens und Verstehens	113
Sachs, L.: Angewandte Statistik. Anwendung statistischer Methoden	116
Schwidetzky, I. (Hrsg.): Rassengeschichte der Menschheit. 10. Lfg., Asien III: Ostasien (China, Nepal)	243

Die biomechanischen Prinzipien im Oberkiefer von langschnauzigen Wirbeltieren

Von H. Preuschoft, B. Demes, M. Meier und H. F. Bär, Bochum

Mit 14 Abbildungen und 5 Tabellen im Text

Summary: In order to find the biomechanical principles which are realized in the upper jaw, the premaxilla, maxilla, palate and nasal skeleton of long-snouted vertebrates is seen as a "cantilever beam" in the sense of mechanics. This model is derived from the skull of crocodiles, but can also be applied to the skulls of pig, dog, or baboons. The shorter snouts of gorillas and chimpanzees are included into the comparison. The external loads acting against the jaws are in side view the bite forces, in top view the horizontal components of the chewing forces or the resistance which occurs if the animal has seized an object with its teeth and tries to move its head sideways. The magnitude of the external forces which can be applied to various teeth was calculated on the basis of the equilibrium of moments about the mandibular joint (side view) and about the occipital joint (top view).

The external forces evoke shearing forces in the "beam", that is the upper jaw, which are distributed over the entire cross sectional area. The shearing stresses are equal all over the length of the upper jaw. This element therefore seems to be a "body of equal strength" against the shearing forces.

The above mentioned external forces also cause bending in two planes. Numerous details of jaw shape can be explained as traits which provide the necessary resistance against bending in side view. The ability of the cross sections to resist bending in one of the two planes increases occipitally faster than the bending moments do. Therefore, the bending stresses decrease from the tip to the base of the snout.

Since chewing is done normally on one side alone, the upper jaw is exposed to torsion. The resistance of the cross sections against torsion increases occipitally, as do the maximal torsional moments. Thus, the torsional stresses remain at nearly the same level all over the jaw.

Torsional and shearing stresses add up on the biting side. If both are combined with the stresses derived from bending (to get a measure of total resistance), only slightly greater combined stresses are obtained for cross-sections near the tip of the snout than for points near the zygomatic arch.

The results obtained on the same basis for short snouted animals are very similar, which indicates the validity of our biomechanical model.

Zusammenfassung: Um eine Vorstellung über die mechanischen Prinzipien zu entwickeln, die im Oberkiefer realisiert sind, wird das Oberkieferskelett von langschnauzigen Wirbeltieren als frei tragender Balken i. S. der Mechanik aufgefaßt. Diese Vorstellung lehnt sich zunächst an den Schädel von Krokodilen an, ist aber auch auf Schweine-, Hunde- und Pavianschädel übertragbar. Zum Vergleich werden auch kurzschnauzige Formen wie Gorilla oder Schimpanse herangezogen.

Als äußere Kräfte kommen in der Seitenansicht die Beißkräfte zur Wirkung, in Ansicht von oben die Horizontalkomponenten der Kaukräfte oder die Widerstände, die auftreten, wenn das Tier mit verankerten Zähnen den Kopf seitwärts bewegen will. Die Größe der an verschiedenen Zähnen möglichen Beißkräfte wird aufgrund des Gleichgewichts der Drehmomente am Kiefergelenk (Seitenansicht) und am Hinterhauptsgelenk (Aufsicht) abgeschätzt.

Die äußeren Kräfte rufen praktisch gleich große „Querkräfte“ im Innern des Oberkiefers hervor, die sich auf die gesamte Querschnittsfläche verteilen. Die Scherspannung bleibt an allen Stellen des Oberkiefers annähernd gleich groß. Der Oberkiefer ist demnach ein „Körper gleicher Festigkeit“ gegenüber den Querkräften.

Die o. g. äußeren Kräfte verursachen im Oberkiefer auch Biegebeanspruchungen in zwei Ebenen. Zahlreiche Einzelheiten der Kieferform lassen sich dadurch erklären, daß sie dem Tragwerk die erforderliche Widerstandsfähigkeit gegen Biegung in der Seitenansicht verleihen. Die Widerstandsfähigkeit der Querschnitte gegen Biegung wächst in beiden Ebenen jedoch von vorn nach hinten schneller an, als es die Biegemomente erfordern würden. Die Biegespannungen nehmen infolgedessen von vorn nach hinten ab.

Weil die Beißkräfte häufig nur auf einer Seite ausgeübt werden, unterliegt der Oberkiefer auch einer Torsion. Die Widerstandsfähigkeit der Querschnitte gegen Torsion nimmt von vorn nach hinten ungefähr ebenso schnell zu wie die maximal möglichen Torsionsmomente, so daß die Torsionsspannungen ebenfalls auf etwa gleicher Höhe bleiben. Sie addieren sich auf der Beiß- oder Kauseite zu den Scherspannungen. Um die Gesamttragfähigkeit des Oberkiefers gegenüber den angeführten verschiedenen Beanspruchungen abschätzen zu können, wurde die „Vergleichsspannung“ berechnet. Sie ist an allen Stellen zwischen Wurzeln der Schneidezähne und der Basis des Jochbogens bzw. Ansatz des M. masseter in etwa gleicher Höhe.

Der entwickelte Denkanatz ergibt auch für die mäßig langen Schnauzen von Pongiden ähnliche Resultate wie für die sehr langen Schnauzen von Krokodilen, Pavianen oder Schweinen.

Einleitung

Eines der größten, bisher ungelösten Probleme in der funktionellen Morphologie besteht in einem Verständnis der biomechanischen „Funktion“ (sensu BOCK & v. WAHLERT, 1965) des Schädels. Wegen des großflächigen Kraftangriffs in Gestalt der Muskelinsertionen und wegen seiner Ausdehnung in drei Dimensionen hat sich das Cranium bisher fast allen Versuchen entzogen, die mechanischen Prinzipien seiner Konstruktion freizulegen. Das gilt in erster Linie für das Neurocranium. Einen neuartigen Versuch, den Hirnschädel als ein Schalentragwerk zu interpretieren, hat in letzter Zeit DEMES (1985) unternommen. In dieser Studie ist auch die umfangreiche Literatur zu dem Thema revidiert. Wir haben unsere Versuche zur Aufklärung der mechanischen Funktionen des Gesichtsschädels mit der Mandibel begonnen (DEMES, PREUSCHOFT & WOLFF, 1984; s. auch WOLFF 1982, 1984, 1985). Hier schlagen wir ein theoretisches Modell zum Verständnis des Oberkiefers vor. Dieses Modell hat den Charakter einer überprüfbaren Hypothese. Wenn PAUWELS' (1960) Theorie der kausalen Morphogenese für das Cranium ebenso wie für die Extremitätenknochen zutrifft, dann müßten die formabhängigen Festigkeitseigenschaften des Schädels ziemlich genau dem Muster der Spannungen entsprechen, welche beim Beißen und Kauen auftreten, wenn also der Kieferapparat seine normale „biologische Rolle“ erfüllt (BOCK & v. WAHLERT, 1965). Infolgedessen kann die aufgestellte Hypothese durch Vergleich mit den empirisch ermittelten Festigkeitseigenschaften des Oberkiefers überprüft werden (ähnlich wie für Extremitäten-Knochen bei PREUSCHOFT 1970, 1971, 1975, 1978, 1979).

Neben dem Zug der Nackenmuskeln dürften die Beiß- und Kaukräfte die wichtigsten mechanischen Faktoren (= äußere Kräfte) darstellen, denen der Kopf Widerstand leisten muß. Der Oberkiefer kann bei langschnauzigen Wirbeltieren in erster Annäherung als eine vorspringende, knöcherne Struktur verstanden werden, die über den größten Teil ihrer Länge ausschließlich durch Beißkräfte belastet wird. Die Muskelinsertionen sind auf den okzipitalen Abschnitt beschränkt. I. S. der Mechanik entspricht der Kiefer einem freitragenden Balken. Er muß den größten unter den normalerweise auftretenden Spannun-

gen standhalten. Ein Nachgeben, d. h. eine Fraktur des Oberkiefers wird die Lebenschancen eines Tieres erheblich vermindern. Den Spannungen leistet ausschließlich die Knochensubstanz des Oberkiefers Widerstand. Im Bereich von Prämaxilla, Maxilla und Nasenskelett existieren keine Weichteile, welche die Spannungen vermindern könnten. Im Bereich des Neurocraniums hingegen müssen die Muskeln sowie die Dura berücksichtigt werden, welche das Gesamtbild außerordentlich komplizieren.

Methoden, Material

Zur Konstruktion der mechanischen Modellvorstellung haben wir die Methoden der theoretischen Statik verwendet, die aus gängigen Lehrbüchern (z. B. SCHREYER-RAMM-WAGNER, 1964) entnommen werden können. Zur Überprüfung der Hypothese haben wir Knochen als ein homogenes Material behandelt und angenommen, daß die Festigkeit des Knochens gegenüber Druck, Zug, Schub und Torsion an allen Orten gleich ist. Die Festigkeit eines langgestreckten Bauelementes wie der Schnauze ist dann seinem Profil proportional. Um diese Profile zu bestimmen, wurden die Gesichtsskelette von

- einem mittelgroßen, erwachsenen Haushund (*Canis familiaris*),
- einem subadulten Hausschwein (*Sus scrofa*, mit gerader Schnauze),
- einem juvenilen Schimpansen (*Pan troglodytes*)

senkrecht zur Okklusionsebene in 5—12 mm dicke Scheiben zersägt. Die Schädel eines

- subadulten männlichen Gorillas (*Gorilla gorilla*),
- eines erwachsenen männlichen Bärenpavians (*Papio ursinus*) sowie
- eines jungen Leistenkrokodils (*C. porosus*, Länge der Zahnreihe 23 cm), und schließlich
- eines jungen Sunda-Gavials (*Tomistoma schlegeli*, Länge der Zahnreihe 27 cm)

wurden mit der Hilfe eines Computertomographen* „geschnitten“ und die weiteren Untersuchungen anhand vergrößerter Tomogramme durchgeführt.

Die untersuchten Querschnitte liegen zwischen den Alveolen der Incisivi und den distalen Zähnen. Reicht die Zahnreihe weiter okzipitalwärts als die Gaumenplatte (Krokodile) oder die Jochbogenwurzel (Primates, Hunde), so wurden diese Schnitte nicht mehr berücksichtigt.

Schnitte und CT-Aufnahmen wurden photographisch vergrößert (um den Ablesefehler klein zu halten) und anschließend mit einem Graphiktablett der Fa. Apple (Nr. 030-0076-00) auf einem MC Basis 108 digitalisiert. Für jeden Querschnitt wurden die folgenden Größen auf die Originalabmessungen des Schädels zurückgerechnet:

- die Querschnittsfläche (A),
- das polare Trägheitsmoment nach der Formel

* Die Gelegenheit, die Primatenschädel mit diesem Gerät zu untersuchen, verdanken wir der Freundlichkeit von Dr. M. SAKKA, Paris, und der Drs. AUTISSIER und BINNET, Dijon. Die Arbeiten wurden an dem CT des Hôpital Générale in Dijon durchgeführt. Die Krokodile wurden auf dem CT von Frau Dr. TING, Bochum, untersucht.

$$I_p = \Sigma (x^2 + y^2) \Delta F,$$

— die axialen Trägheitsmomente um eine Nullebene parallel zur Okklusionsfläche (x-Richtung, bei Biegung in der Seitenansicht) nach der Formel

$$I = \Sigma y^2 \times \Delta F$$

sowie um eine Nullebene senkrecht zur Okklusionsebene (y-Richtung, bei Biegung in der Aufsicht) nach der Formel

$$I = \Sigma x^2 \times \Delta F,$$

wobei ΔF = kleine Teilfläche,
 y = Abstand von der X-Achse,
 x = Abstand von der Y-Achse.

Weil der Alveolarfortsatz nach Verlust von Zähnen resorbiert wird, nehmen wir an, daß er für die Festigkeit der Kiefer nicht unentbehrlich ist. Wir haben also die Berechnungen zweimal durchgeführt, einmal mit, einmal ohne die Alveolarfortsätze. Wie in den Abb. 10 und 12 erkennbar ist, sind die Ergebnisse beider Berechnungen sehr ähnlich.

Eine vollständige Analyse erfordert die Projektion des dreidimensionalen Tragwerkes in drei Ebenen: Seiten-, Ober- und Vorderansicht.

Biomechanische Modellvorstellung: Seitenansicht

Die informativste Annäherung erlaubt die Seitenansicht einer langen, schlanken Krokodilschnauze (Abb. 1). Ein zwischen den Zähnen gepackter Gegenstand wird vom Unterkiefer gegen die Zahnreihen des Oberkiefers gepreßt. Hier übt er eine nach oben gerichtete Kraft aus, deren Größe sich aus dem Abstand des Bißpunktes vom Gelenk und aus dem Drehmoment der Muskeln ergibt (Abb. 2b).

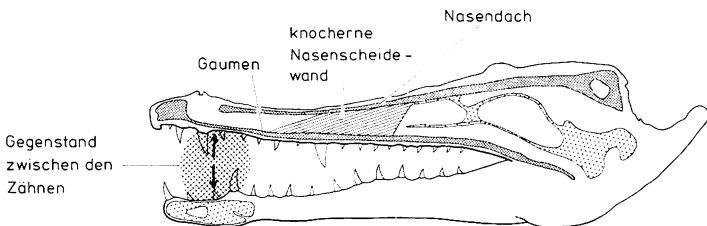


Abb. 1. Seitenansicht eines Krokodilschädels mit einem Objekt zwischen den Kiefern. Durch die Adduktion des Unterkiefers wird eine Bißkraft ausgeübt, die in gleicher Größe, aber umgekehrter Richtung auf den Ober- und Unterkiefer wirkt. Grob punktiert: Knochenanschnitte; fein punktiert: Nasendach und Gaumenplatte; schraffiert: knocherne Nasenscheidewand.

$$\text{Beißkraft} = \frac{\text{Muskelkraft} \times \text{deren Hebelarm}}{\text{Lastarm der Beißkraft}}$$

Wirkt die Beißkraft weiter okzipital, so kann sie einen größeren Wert annehmen, weil sie durch ein Moment begrenzt ist. Die Abb. 2a illustriert die Beißkräfte, die an verschiedenen Stellen des Kiefers aufgebracht werden können, ohne daß die Belastung des Gelenkes geändert wird.

Bei den hier untersuchten langen Zahnreihen begrenzt eher die Gelenk- als die Muskelkraft die Höhe der Beißkraft. Auch bei Annahme einer konstanten (maximalen) Muskelkraft würden die Beißkräfte okzipitalwärts hyperbolisch zunehmen. Die Gelenkkräfte nehmen dann verschieden hohe Werte an, die besonders bei rostralem Biß ganz erheblich über den Beißkräften liegen. WOLFF (1982) postuliert deshalb, daß beim Biß zwischen den okzipitalen Zähnen die Muskelkraft, beim Biß mit den rostralen Zähnen die Gelenkkraft der begrenzende Faktor ist. Bei rostralem Biß kann also nicht die volle Muskelkraft ausgenutzt werden. Da wir keinen konkreten Anhaltspunkt dafür haben, von welchem Punkt der Zahnreihe an die Muskelkräfte absinken müssen, haben wir für die weiteren Berechnungen den einfacheren Weg gewählt, die Beißkräfte anhand konstanter Muskelmomente abzuschätzen.

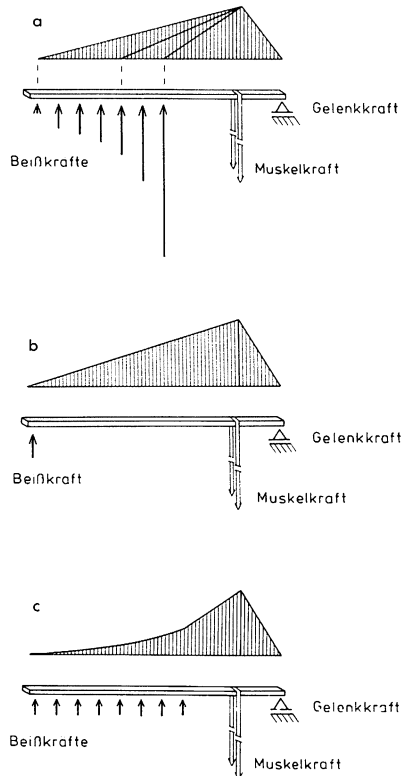


Abb.2. Oberkiefer vereinfacht als Balken, um die Größe und Wirkung der Beißkräfte zu zeigen.

- Bei vorgegebenem Drehmoment der Kaumuskeln um das Kiefergelenk können an verschiedenen Stellen der Zahnreihe unterschiedlich hohe Beißkräfte erzeugt werden.
- Bei Einwirkung einer (kleinen) Beißkraft auf einen der vorderen Zähne wachsen die Biegemomente über der Länge des Kiefers linear an.
- Bei Einwirkungen einer (großen) Beißkraft auf eine Reihe von Seitenzähnen wachsen die Biegemomente über der Länge des Kiefers parabolisch an. Sie erreichen in Höhe des Muskelansatzes den gleichen Wert wie in b).

Die hier vorgetragenen Überlegungen stimmen mit WOLFF (1982, 1984, 1985) sowie mit DEMES, PREUSCHOFT & WOLFF (1984) überein. WOLFF hat darauf hingewiesen, daß die Beißkräfte auf den hintersten Molaren u. U. wieder zurückgehen müssen, damit das Kiefergelenk nicht unter Zug gerät. Querschnitte in dieser Höhe liegen bei vielen Tieren bereits okzipital des Muskelansatzes, so daß sie unter den hier getroffenen Annahmen nicht mehr untersucht werden können.

Die am leichtesten verständliche Spannungsqualität in den Kiefern ist die Schub- oder Scherspannung. Querkräfte sind diejenigen Komponenten der Beißkraft, welche senkrecht zur Längsachse des Tragwerkes wirken; in diesem Fall diejenigen Kraftkomponenten, die senkrecht auf der Kau- oder Okklusionsebene stehen. Sie kommen den Beißkräften sehr nahe. Die Querkräfte bleiben jeweils über die gesamte Länge von der Krafteinleitung an den Zähnen bis zur Wurzel der Jochbögen gleich groß. Da okzipital die höheren Beißkräfte entwickelt werden, kommen hier höhere Querkräfte zur Wirkung als rostral.

Die Scherfestigkeit eines Tragwerkes hängt in jeder Höhe von seiner gesamten Querschnittsfläche ab (Abb. 5), denn Querkräfte verteilen sich mehr oder weniger gleichmäßig über die ganze Querschnittsfläche entsprechend

$$\text{Scherspannung} = \text{Querkraft}/\text{Querschnittsfläche}$$

Es ist demnach zu erwarten, daß die Querschnittsflächen von rostral nach okzipital anwachsen, und zwar proportional zu dem Zuwachs der maximal möglichen Beißkräfte. Diese Erwartung trifft auch zu. Die empirisch bestimmten Querschnittsflächen (= Schubfestigkeit) der Oberkiefer mehrerer Tiere sind in Abb. 3 dargestellt. Da beim Biß mit den Eckzähnen häufig nur eine Seite eingesetzt wird, muß diese Seite des Oberkiefers allein bereits die notwendige Festigkeit besitzen, um der gesamten Beißkraft Widerstand zu leisten. Wegen der Unterbrechung des Tragwerkes durch die Nasenöffnung können die inneren Kräfte nicht von der Gegenseite mit getragen werden. Für den Abschnitt des Kiefers, der die Eckzähne trägt (das ist der Abschnitt zwischen Vorderrand und Hinterrand der knöchernen Nasenöffnung), müßte also die Scherfestigkeit der ganzen Querschnitte um den Faktor 2 zu hoch liegen. In der Abb. 3 können deshalb die gemessenen Flächen der Querschnitte in Höhe der Nasenöffnung oder — was gleichbedeutend ist — in Höhe der Eckzähne durch 2 geteilt werden. Wie erkennbar, ergibt sich dann ein gleichmäßigerer, hyperbolischer Anstieg der Querschnittsflächen.

In der Tab. 1 sind für eine Reihe von Schädeln die Schubspannungen unter der Annahme eines konstanten Drehmomentes der Muskeln um das Kiefergelenk abgeschätzt worden. Wie man sieht, ergeben sich recht einheitliche Werte für die Spannungen, die Annahme gleicher Festigkeit gegen Scherbeanspruchungen wird also bestätigt.

Die Biegebeanspruchung hängt von der Krafteinleitung ab. Gemäß Abb. 2 sind zwei Arten der Krafteinleitung möglich:

1. als „Streckenlast“ verteilt über mehrere hintereinander liegende Zähne (c), oder
2. als „Punktlast“ auf einen Zahn konzentriert (b).

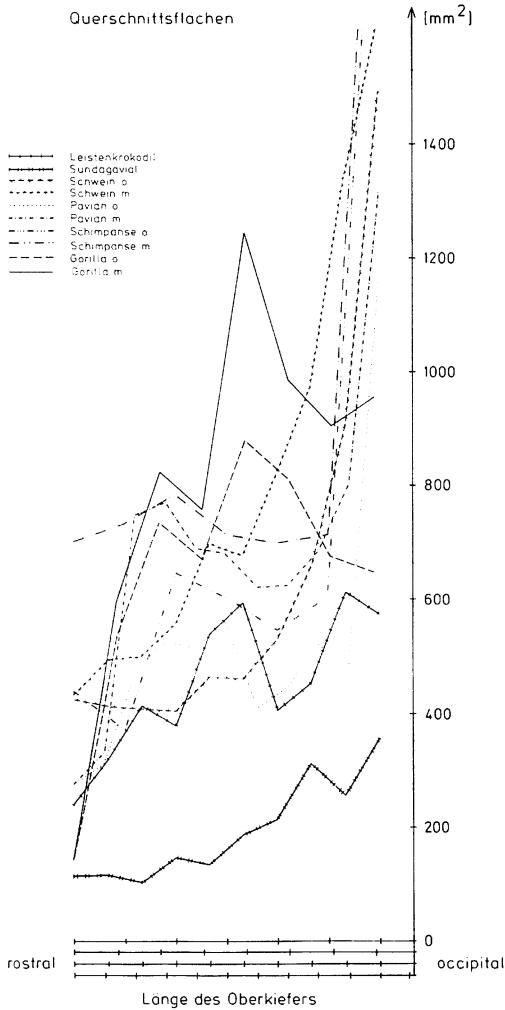


Abb. 3. Querschnittsflächen (Ordinate) gegen die Länge des Oberkiefers (Abszisse) abgetragen. Die Projektion der Entfernung Schneidezahn — Wurzel des Jochbogens bzw. Ende der Gaumenseite in die Okklusionsebene ist jeweils auf gleiche Länge gebracht. — Die Fläche jedes Querschnittes ist einmal mit (m) und einmal ohne (o) Berücksichtigung der Alveolarleiste bestimmt worden.

Im ersten Fall bewirkt die Bißkraft Biegemomente, die zunächst sehr langsam, dann immer schneller zunehmen und dabei einer hyperbolischen Kurve folgen. Im zweiten Fall ruft die Bißkraft Biegemomente im Kiefer hervor, die okzipitalwärts linear ansteigen. Ohne Rücksicht darauf, wie und wo die Bißkraft angreift, erreichen die Biegemomente in Höhe der Muskelansätze in allen Fällen den gleichen Wert.

Die dargestellte Biegebeanspruchung bewirkt an der Gaumenseite des Oberkiefers Zug, im Dach der Nasenhöhle hingegen Druck. In einem auf Biegung beanspruchten Balken treten „Längsschubspannungen“ auf. In einem Oberkiefer unterliegt das Nasen-

Tab. 1. Scherspannung (τ_q) durch max. Querkraft (Beißkraft, B); Beißmoment = 50 kpcm; Lastarm (l); Querschnittsfläche (A); Relative Scherspannungsänderung

$$\tau_{qrel} = \frac{\tau_{max} - \tau_{min}}{\tau_{max}} \cdot 100.$$

(r) rostrales Ende der Zahnreihe, (M) Mitte der Zahnreihe, (o) okzipitales Ende der Zahnreihe.

		l cm	B kp	A cm ²	τ_q kp/cm ²	τ_{qrel} %
Schimpanse	r	9,2	5,5	7,02	0,78	12
	M	8,0	6,3	7,32	0,86	
	o	7,1	7,0	7,84	0,89	
Gorilla	r	13,2	3,8	5,96	0,64	11
	M	11,6	4,2	7,58	0,55	
	o	9,2	5,4	9,06	0,60	
Pavian	r	13,4	3,7	3,36	1,10	35
	M	10,2	4,9	6,80	0,72	
	o	7,0	7,1	8,02	0,88	
Hund	r	8,5	5,9	3,20	1,84	36
	M	6,3	7,9	5,93	1,34	
	o	3,2	15,6	7,41	2,11	
Schwein	r	17,5	2,9	4,33	0,67	8
	M	12,7	3,9	4,99	0,78	
	o	9,8	5,1	6,99	0,73	
Sunda-Gavial	r	25,3	2,0	1,18	1,70	21
	M	18,9	2,7	1,40	1,93	
	o	12,5	4,0	2,61	1,53	
Leistenkrokodil	r	29,6	1,7	2,40	0,70	17
	M	20,0	2,5	4,17	0,60	
	o	15,0	3,3	5,73	0,58	

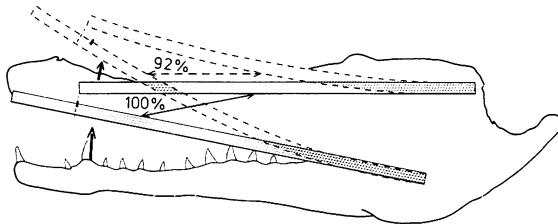


Abb. 4. Seitenansicht eines Krokodilschädels, in dem Gaumenplatte und Nasendach vereinfacht als Balken dargestellt sind (längs schraffiert). Bei Einwirkung einer Beißkraft (Pfeil) unterliegt der Oberkiefer einer Tendenz zur Verbiegung (quer schraffiert). Dabei bleiben Punkte auf der Gaumenplatte gegenüber denen auf dem Nasendach zurück. Die Entfernung zwischen zwei korrespondierenden Punkten (Doppelpfeil) müßte sich deutlich verkürzen. Eine druckfeste Strebe in Richtung des Doppelpfeiles (entsprechend der knöchernen Nasenscheidewand) verhindert die Verbiegung.

dach der Tendenz, der Gaumenplatte gegenüber rostralwärts verschoben zu werden. Umgekehrt unterliegt die Gaumenplatte der Tendenz, im Verhältnis zum Nasendach okzipitalwärts verschoben zu werden. Dieser Längsschub kann durch eine Zuggurtung oder durch eine druckfeste Strebe aufgenommen werden, die in einem Winkel von etwa 45° zwischen den zwei Knochenplatten steht (Abb. 4). In der Tat existiert eine Strebe in Gestalt der knöchernen Nasenscheidewand (Abb. 1), die eine solche Verschiebung verhindern kann.

Diese Grundüberlegungen können ohne weiteres auf langschnauzige Säugetierschädel wie Schwein, Hund oder Pavian übertragen werden. Wenn wir uns nun weiteren Einzelheiten der Seitenansicht zuwenden, vernachlässigen wir einen Teil der Formenvielfalt und konzentrieren uns auf Primaten.

Die Schneidezähne sitzen in der Prämaxilla, deren vorderer Abschnitt einer einfachen Platte oder Konsole entspricht (Abb. 6). Die Beißkräfte wirken mehr oder weniger auf die Schneiden der Incisivi. Die Biegemomente nehmen entsprechend dem in Abb. 2 b dargestellten Muster von rostral nach okzipital linear zu. Diese prämaxillare Platte oder Konsole kann ein Optimum an Widerstandsfähigkeit mit einem Minimum an Gewicht verbinden, wenn die Spannungen an allen Stellen gleich groß gehalten werden:

$$\text{Biegespannung} = \text{konst.} = \text{Biegemoment/Widerstandsmoment,}$$

wobei das Widerstandsmoment der Querschnittsfläche

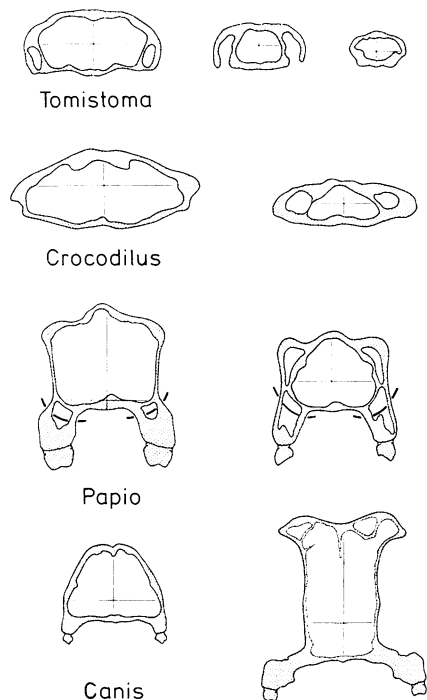


Abb. 5. Querschnitte durch verschiedene Schädel mit den Flächenschwerpunkten und den X- bzw. Y-Achsen. Die Bogenlinien bei dem Pavian bezeichnen die Grenze, bis zu der die Alveolarleisten gerechnet wurden.

$$W = I_3 / y_{\max}$$

und y_{\max} der größte Abstand eines Profiltails vom Schwerpunkt des Querschnittes ist, gemessen in der Ebene, in welcher die Biegebeanspruchung auftritt (Abb. 5).

Der oben genannte Ausdruck charakterisiert einen „Körper gleicher Festigkeit“. In einer Platte oder einem Balken ergeben sich die Widerstandsmomente aus

$$W = \text{Breite} \times \text{Höhe}^2 / 6$$

Die Prämaxilla stellt einen Körper gleicher Festigkeit gegenüber punktförmig an ihrem vorderen Rand angreifenden Lasten dar, wenn ihre Breite konstant bleibt und ihre Höhe okzipitalwärts gemäß einer Quadratwurzelfunktion ansteigt. In einem Oberkiefer ist die Gaumenfläche ziemlich eben, während die obere oder nasale Fläche bei den meisten Tieren tatsächlich eine parabolische Krümmung aufweist.

In Höhe der Eckzähne wird die Gaumenplatte durch zwei „Streben“ in Gestalt der Seitenwände der Nasenöffnung unterstützt (Abb. 7). Für mechanische Zwecke ist es unerheblich, ob diese aus der Prämaxilla oder der Maxilla gebildet werden. Die auf einen Eckzahn einwirkenden Beißkräfte sind in der Regel über eine gewisse Strecke, nämlich über die gesamte mesiodistale Länge des Zahnes selbst verteilt. Solange die „Streben“ von gleicher Breite sind, müssen ihre Höhen linear anwachsen, um den Biegemomenten, die aus einer Streckenlast entstehen (obige Formel), gleiche Festigkeit entgegenzusetzen. Der mehr oder weniger lineare Verlauf der Umrisslinie in Höhe der Nasenöffnung ist abermals ein sehr häufiges morphologisches Merkmal. Es sichert die erforderliche Festigkeit gegenüber Beißkräften, die auf die Eckzähne wirken.

Hinter dem Caninus bzw. okzipital der knöchernen Nasenöffnung kann der Oberkiefer von langschnauzigen Wirbeltieren am besten mit einem kurzen, weiten Rohr verglichen werden (Abb. 8). Wenn das Tier die größte mögliche Beißkraft mit den Schneide-

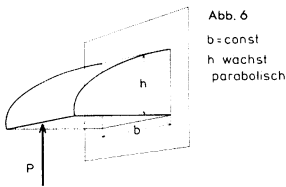


Abb. 6
b = const
h wächst
parabolisch

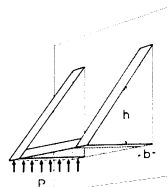


Abb. 7
b = const
h wächst
linear

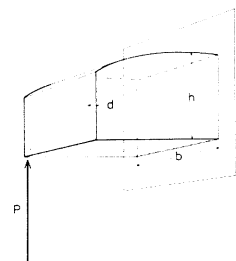


Abb. 8
b = const
h wächst
parabolisch
d = const

Abb. 6. Konsolle mit gleicher Festigkeit an allen Stellen gegenüber Kräften, die entlang der Vorderkante angreifen. b = Breite, h = Höhe der Konsolle, P = Beißkraft.

Abb. 7. Platte auf 2 Stützen mit gleicher Festigkeit an allen Stellen gegenüber Kräften, welche über den rechten oder linken Seitenrand verteilt angreifen. b = Breite, h = Höhe, P = Beißkraft.

Abb. 8. Vierkantrohr mit gleicher Festigkeit an allen Stellen gegenüber Kräften, die an seiner Vorderkante angreifen. b = Breite, h = Höhe des Rohres, d = Dicke der Wand, P = Beißkraft.

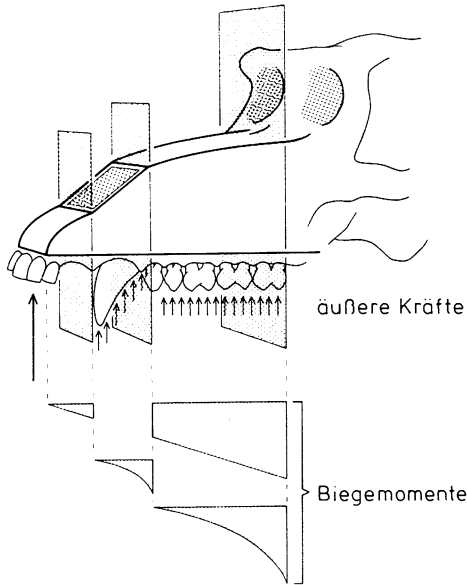


Abb. 9. Oberkiefer eines Pavians, zusammengesetzt aus Konsole, Platte auf 2 Stützen und Vierkantrohr gemäß den Abb. 6, 7, und 8. Die Pfeile stehen für mögliche Beißkräfte, die 1. konzentriert auf die Schneidezähne, 2. verteilt über die Länge des Eckzahnes oder 3. verteilt über die Seitenzähne angreifen können. Sie bewirken dann Biegemomente, die 1. linear ansteigen, 2. über dem Eckzahn parabolisch, dahinter linear anwachsen, oder 3. parabolisch zunehmen.

zähnen oder mit den Eckzähnen ausübt, dann wachsen die Biegemomente über dem ganzen Kiefer linear an (Abb. 2 a, b) und besitzen unmittelbar hinter dem Eckzahn einen Wert, der größer ist als 0 (Abb. 9). Im mittleren Teil der Schnauze sind dann die Biegemomente größer als im anderen möglichen Lastfall, wenn nämlich die Beißkraft über mehrere Prämolaren oder Molaren verteilt angreift (Abb. 2 c). Auch auf den Seitenzähnen kann die Beißkraft auf einen Zahn konzentriert werden. Hieraus ergeben sich aber keine wesentlichen Unterschiede. Die Größe der Beißkräfte kann auf den Molaren wesentlich höher anwachsen als auf den vorderen Zähnen (vgl. Abb. 2 a). Im Gegensatz zum vorderen Abschnitt (vgl. oben) wird in diesem Bereich die beim Kauen ja auch nur auf einer Seite einwirkende Beißkraft über das gesamte Tragwerk, also den ganzen Oberkiefer abgetragen.

Um den linear anwachsenden Biegemomenten mit einem Minimum an Material hinreichenden Widerstand entgegenzusetzen zu können, muß deshalb bei einem Rechteckrohr entweder die Breite (= Durchmesser in der Ebene der Zahnreihe) linear anwachsen oder seine Höhe mit der Quadratwurzel (Abb. 8). Tatsächlich kann der Umriß des Pavian-Oberkiefers (Abb. 9) recht gut als eine Quadratwurzelfunktion beschrieben werden, die ihren Nullpunkt an den Schneiden der Incisivi hat.

Maßgeblich für die Biegefestigkeit sind indessen nicht die Umrißformen, sondern die Trägheitsmomente der Querschnitte — welche allerdings von der Umrißform stark be-

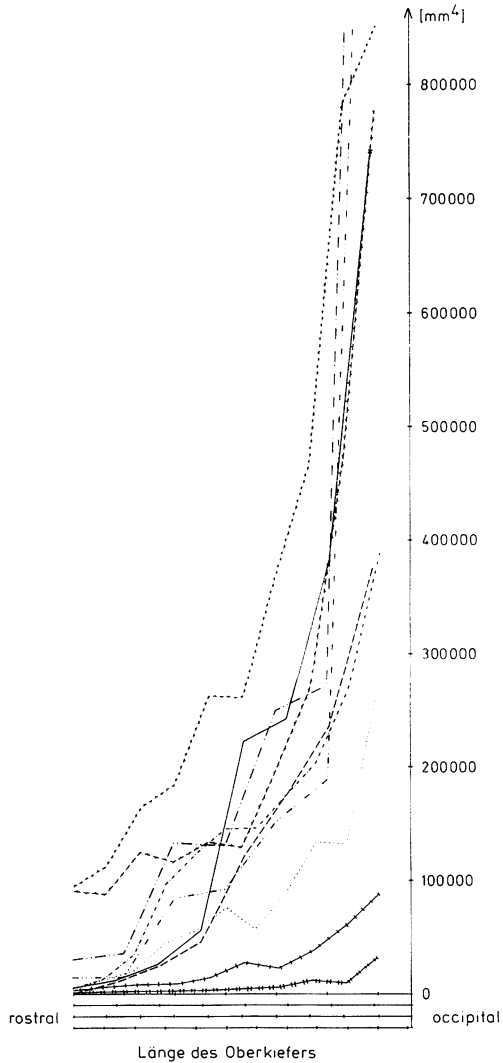


Abb. 10. Ordinate: Trägheitsmomente der Kieferquerschnitte um eine X-Achse parallel zur Okklusionsebene als Ausdruck der Biegefestigkeit in der Seitenansicht. Abszisse: Oberkieferlängen wie in Abb. 3 auf den gleichen Wert gebracht. Legende wie in Abb. 3.

einflußt werden. In der Abb. 10 sind die empirisch ermittelten Trägheitsmomente von Querschnitten durch die Oberkiefer einer Reihe von Tieren dargestellt. Wie man sieht, verlaufen die Kurven stets in ähnlicher Form, d. h. sie steigen nach Art einer Hyperbel an.

In Tab. 2 sind für eine Reihe von Schädeln die Biegespannungen unter der Annahme eines konstanten Drehmomentes der Muskeln um das Kiefergelenk errechnet worden. Weil der Rechnung einheitliche Beißkräfte und Beißmomente zugrunde liegen, ohne Rücksicht auf die tatsächliche Größe und Stärke der Tiere, sind keine einheitlichen Werte

Tab. 2. Normalspannungen ($\sigma_{d,z}$) durch Biegung in der Sagittalebene bei Biß auf die Schneidezähne: Beißmoment = 50 kpcm; axiales Trägheitsmoment (I) senkrecht zur Okklusionsebene; Widerstandsmoment am Nasendach (W_o); Widerstandsmoment an der Gaumenplatte (W_u); Biegemoment durch Beißkraft der Schneidezähne (M_B); relative Normalspannungsänderung $\sigma_{rel} = \frac{\sigma_{max} - \sigma_{min}}{\sigma_{max}} \cdot 100$. — Weitere Abkürzungen wie in Tab. 1.

		I	W_o	W_u	σ_d	σ_z	M_B	σ_{rel}	
		cm ⁴	cm ³		kp/cm ²		kpcm	d	z
								%	
Schimpanse	r	3,12	2,70	1,97	4,32	5,92	11,68		
	M	3,69	2,87	2,14	5,81	7,79	16,68	33	58
	o	13,36	5,26	6,24	3,88	3,27	20,43		
Gorilla	r	1,23	1,26	1,41	6,89	6,16	8,68		
	M	5,65	3,28	3,36	4,20	4,10	13,77	67	76
	o	38,31	9,27	14,81	2,30	1,44	21,28		
Pavian	r	1,33	0,99	1,22	6,85	5,56	6,78		
	M	14,55	6,53	5,80	2,62	2,95	17,12	62	55
	o	26,64	6,78	11,04	4,05	2,49	27,46		
Hund	r		1,50	2,39	11,55	7,25	17,33		
	M		2,40	5,13	10,75	5,03	25,80	70	70
	o		11,16	17,77	3,42	2,15	38,12		
Schwein	r	9,35	3,47	5,06	2,95	2,02	10,22		
	M	16,35	5,48	6,86	3,85	3,08	21,11	23	34
	o	26,35	8,02	9,76	3,50	2,88	28,06		
Sunda-Gavial	r	0,23	0,30	0,34	30,59	27,00	9,18		
	M	0,47	0,42	0,50	46,10	38,72	11,76	58	42
	o	1,74	1,53	1,32	19,47	22,57	14,33		
Leistenkrokodil	r	4,00	0,42	0,65	5,36	3,46	2,25		
	M	2,74	2,03	1,75	8,67	10,06	17,60	40	66
	o	8,85	4,83	4,77	5,27	5,31	25,28		

zu erwarten. Dennoch liegen alle Werte im Bereich gleicher Größenordnungen, und die geschätzten Biegespannungen werden auf dem okzipitalen Schnitt meist kleiner.

Biomechanische Modellvorstellung: Ansicht von oben

Wenn ein Tier einen Gegenstand mit den Zähnen gepackt hat, können die Kiefer und darüber hinaus der ganze Kopf einer Biegebeanspruchung in der Okklusionsebene unterworfen werden. Das kann — z. B. bei Raubtieren — durch Bewegungen eines ergriffenen Beutetieres geschehen, oder — wie bei Pavianen oder Gorillas — durch den Versuch des Tieres, Zweige oder Rinde von einem Stamm abzureißen. Aus den Arbeiten von HJEMAE (1967, 1978, 1984), KAY & HJEMAE (1974), HYLANDER (1979), MAIER (1984), MAIER & SCHNECK (1981) wissen wir, daß auch die beim Kauen aufgewendeten Kräfte erhebliche Komponenten in der Okklusionsebene aufweisen.

Besonders bedeutungsvoll scheint solch ein Kraftangriff in der Okklusionsebene beim Beißen mit den Eckzähnen zu sein. Der Lastangriff ist dann auf die Schnauzenspitze konzentriert, und die Muskeln, welche die Bewegungen des Kopfes auf der Halswirbelsäule kontrollieren, haben ihre Ansätze weit hinten am Hirnschädel. Damit ist der ganze Kopf Biegemomenten ausgesetzt, die wie in Abb. 2 a, b linear ansteigen. Die Querkomponenten der Beißkräfte, welche in dieser Ebene balanciert werden, sind von mäßiger Größe, wenn sie nahe des rostralen Kieferendes angreifen. Okzipitalwärts können sie — ebenso wie in der Seitenansicht — viel größere Werte annehmen. Die Widerstandsfähigkeit gegen Scherkräfte hängt von den gleichen Querschnittsflächen ab, wie oben für die Seitenansicht erörtert. Die Biegefestigkeit steigt mit der Quadratwurzel des Querdurchmessers parallel zur Okklusionsebene.

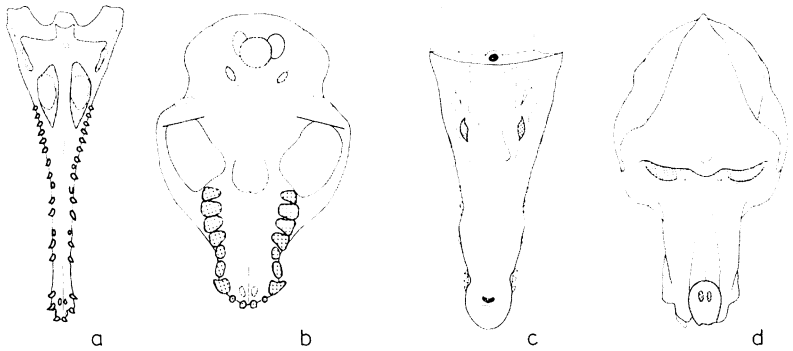


Abb. 11. Die Schädel verschiedener Tiere in Ansicht von unten (a, b) bzw. von oben (c, d), auf etwa gleiche Länge gebracht. Man beachte die Form der Zahnbögen und die Umrißform der Oberkiefer. a: Sundagavial, b: Galago, c: Leistenkrokodil, d: Pavian.

Die Umrißlinien der Oberkiefer folgen bei vielen Tieren den genannten Funktionen (Abb. 11), aber bei anderen ist das nicht der Fall. Es sind eben nicht die Umrisse des Schädels für die Erfüllung seiner mechanischen Funktion maßgeblich, sondern seine Widerstandsmomente (Abb. 12, vgl. oben). Die allgemeine Form einer Schnauze dürfte von den biologischen Rollen (*sensu* BOCK & v. WAHLERT, 1965) vorgeschrieben sein, die Kopf und Schnauze bei dem untersuchten Tier zu spielen haben.

Bei allen untersuchten Schädeln nimmt die Biegefestigkeit des Oberkiefers okzipitalwärts schneller als linear zu (Abb. 12). Der Anstieg der Kurven erfolgt weniger harmonisch als in der Seitenansicht (Abb. 10).

Biomechanische Modellvorstellung: Vorderansicht

Um die Analyse zu vervollständigen, betrachten wir das Tragwerk Oberkiefer noch von vorn. Hierbei sind Querschnitte aussagekräftiger als die Ansicht des ganzen Schädels.

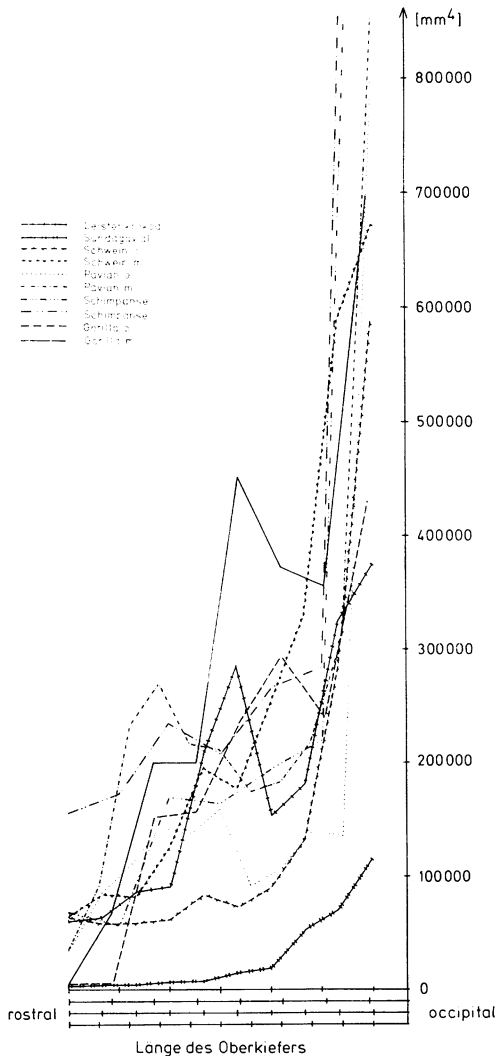


Abb. 12. Ordinate: Trägheitsmomente der Kieferquerschnitte um eine Y-Achse senkrecht zur Okklusionsebene als Ausdruck der Biegefestigkeit in Ansicht von oben. Abszisse: Oberkieferlängen wie in Abb.3 auf den gleichen Wert gebracht.

Die o. g. Komponenten der Kaukräfte in der Okklusionsebene sind überwiegend medialwärts gerichtet. Folgerichtig sind auch die Oberkieferzähne mit ihren Wurzeln oft medialwärts geneigt, so daß die höchsten Kaukräfte in der Phase II des power-stroke in Längsrichtung der Zähne wirken. Hiermit stimmt auch die Situation im Unterkiefer überein. Die Kaukraft, die in der Mandibel zur Wirkung kommt, ist ja dieselbe wie im Oberkiefer, aber umgekehrt gerichtet. Sie hat also eine lateralwärts gerichtete Komponente. Die Wurzeln der Unterkieferzähne sind infolgedessen nach lateral geneigt (vgl.

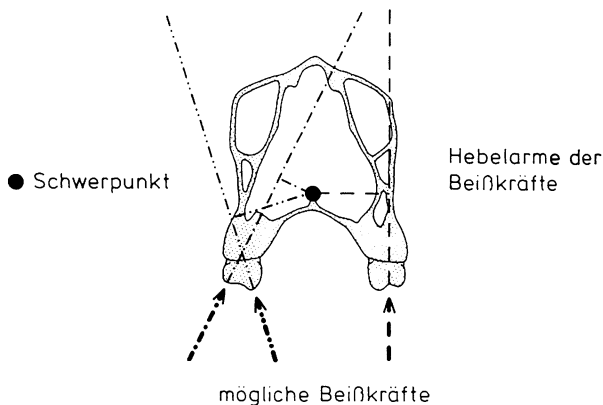


Abb. 13. Querschnitt durch den Oberkiefer eines Gorilla mit Schwerpunkt. Je nach der Richtung, welche die Beißkräfte annehmen (Pfeile), werden deren Hebelarme, und damit die Torsionsmomente, größer oder kleiner.

DEMES, PREUSCHOFT & WOLFF, 1984). Da Säugetiere regelmäßig nur auf einer Seite kauen und häufig auch nur einseitig beißen, rufen die Beiß- und Kaukräfte ein Torsionsmoment im Oberkiefer hervor. Dieses ergibt sich aus

$$\text{Beißkraft} \times \text{Abstand des Zahns von der Medianebene.}$$

Es ist auf einem Querschnitt besonders gut zu erkennen (Abb. 13). Das Torsionsmoment bleibt gering, wenn der Abstand der Zahnreihen von der Medianebene (= Schwerpunkt der Querschnittsfläche) klein ist.

Die o. g. Medialneigung der Kaukräfte führt ebenfalls zu einer Verminderung der Torsionsmomente (Krokodile, Schwein, Hund, unter Primaten bes. Prosimier).

Die Widerstandsfähigkeit der betrachteten Profile gegen eine Verformung durch Torsionsmomente ergibt sich in erster Annäherung aus

$$W_p = I_p / r_{\max},$$

wobei $I_p = \Sigma (x^2 + y^2) \times \Delta F$.

Die größte Torsionsfestigkeit findet sich also bei Kiefern, deren Knochenmaterial in gleichen und möglichst großen Abständen vom Schwerpunkt der Querschnittsfläche angeordnet ist. Das wären kreisförmige Rohre von großem Durchmesser. Tatsächlich zeigen Querschnitte durch Oberkiefer oft Annäherungen an solche kreisförmigen Profile (Abb. 5). Sogar die Gaumenplatte kann, wie bei einem unserer Krokodile, gegen die Zunge schwach konvex gewölbt sein.

Auch die Torsionsfestigkeit der untersuchten Schädel (Abb. 14) ist wieder den geschätzten Beißkräften annähernd proportional, so daß der Oberkiefer auch in bezug auf die Torsionsspannungen ein Körper gleicher Festigkeit zu sein scheint. In Tab. 3 finden

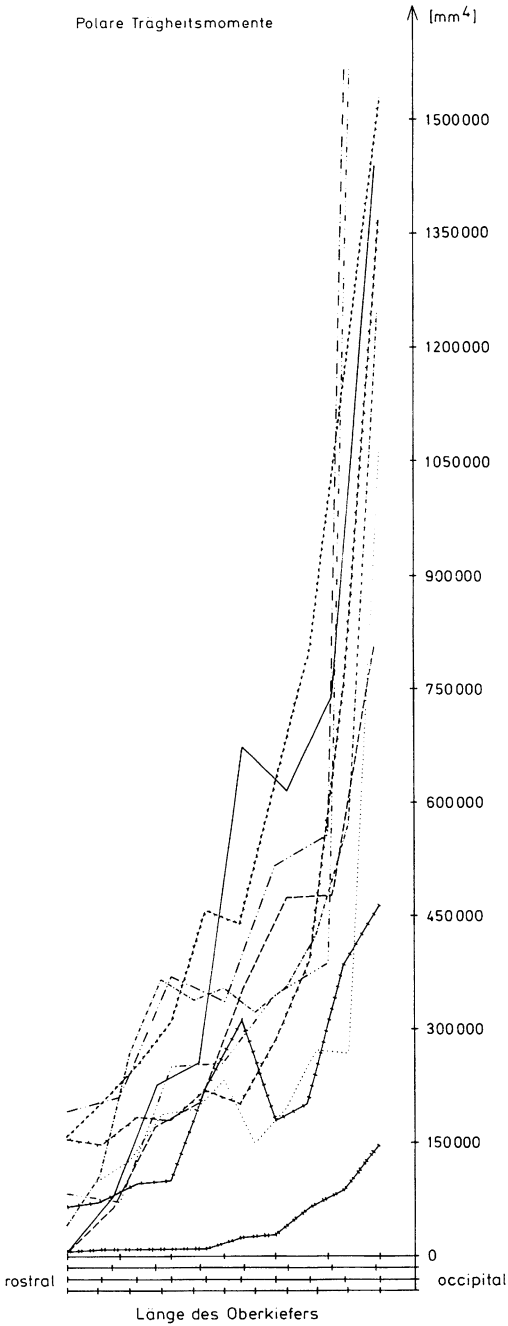


Abb. 14. Ordinate: Polare Trägheitsmomente der Kieferquerschnitte als Ausdruck der Torsionsfestigkeit um die Flächenschwerpunkte, Abszisse: Oberkieferlängen wie in Abb. 3 auf den gleichen Wert gebracht. Legende siehe Abb. 12.

Tab. 3. Schubspannung (τ_t) durch Torsion (Torsionsspannung) in der Frontalebene; Beißmoment = 50 kpcm; Hebelarm in der Frontalebene (h); Torsionsmoment (M_t) = B · h; polares Flächenträgheitsmoment (I_p); polares Widerstandsmoment (W_p); relative Torsionsspannungsänderung $\tau_{trel} = \frac{\tau_{tmax} - \tau_{tmin}}{\tau_{tmax}} \cdot 100$. Weitere Abkürzungen wie in Tab. 1.

		h cm	M_t kpcm	I_p cm ⁴	W_p cm ³	τ_t kp/cm ²	τ_{trel} %
Schimpanse	r	2,3	12,65	18,76	7,08	1,79	28
	M	2,1	13,23	20,98	8,05	1,64	
	o	2,1	14,91	36,74	11,67	1,28	
Gorilla	r	2,3	8,74	8,01	3,74	2,34	65
	M	2,7	11,34	25,74	8,00	1,42	
	o	2,7	14,58	73,89	17,87	0,82	
Pavian	r	2,5	9,25	10,31	4,08	2,27	55
	M	2,3	11,27	35,76	10,08	1,12	
	o	2,1	14,91	57,54	14,65	1,02	
Hund	r	1,5	8,70				
	M	2,3	18,17				
	o	3,0	46,80				
Schwein	r	1,8	5,22	15,88	5,87	0,89	29
	M	2,5	9,75	24,61	7,80	1,25	
	o	2,5	12,75	46,20	12,32	1,04	
Sunda-Gavial	r	0,9	1,80	0,65	0,60	3,00	48
	M	1,2	3,24	1,14	0,92	3,52	
	o	1,5	6,00	8,80	3,28	1,83	
Leistenkrokodil	r	2,0	3,40	6,53	2,77	1,23	25
	M	3,5	8,75	17,98	5,31	1,65	
	o	4,0	13,20	46,35	10,02	1,32	

sich in der Tat ungefähr gleich hohe, oder okzipitalwärts nur wenig abnehmende Torsionsspannungen für jeden Querschnitt durch die Kiefer.

Kombination der Spannungen, Diskussion

An den Angriffspunkten der Lasten ist eine Materialverstärkung notwendig (SZABO, 1975). Diese lokale Materialverstärkung existiert tatsächlich in Gestalt des Alveolarfortsatzes. Besonders ausgeprägt müssen die Verstärkungen an der Verankerung des Eckzahnes sein, der wegen seiner Lage im Kiefer und seiner Größe einerseits sehr früh mit jedem gebissenen Objekt in Kontakt kommt, andererseits hohen Momenten ausgesetzt ist.

Bei Betrachtung der Querschnitte gewinnt man allerdings den Eindruck, daß die Alveolarleiste an das Tragwerk Oberkiefer gewissermaßen angesetzt ist, ohne ein integraler Teil desselben zu sein. Dafür spricht zweierlei:

1. In Kiefern, aus denen ein oder mehrere Zähne verloren gegangen sind, so daß an ihrer Stelle keine Beißkraft mehr einwirken kann, wird auch der Alveolarfortsatz zurückgebildet (Abb. 5).
2. WOLFF (1982, 1984, 1985), HYLANDER (1975, 1979) auch DEMES, PREUSCHOFT & WOLFF (1984) sowie LUCAS et al. (1984 im Druck) haben die Anordnung der Zahnreihen mit Ursachen wie Erhöhung der Kaukraft, Steigerung der Effizienz des Kauvorganges in Verbindung gebracht, die von der Widerstandsfähigkeit des Oberkiefers unabhängig sind. Die Form des Zahnbogens kann anscheinend ohne Rücksicht auf die Form des Oberkiefers variieren. Dennoch hat die Alveolarleiste einen Einfluß auf die Widerstandsfähigkeit des Oberkiefers. Die Flächen sowie die Trägheitsmomente bleiben stets geringer, wenn die Alveolarleiste nicht mitgerechnet wird (Abb. 10, 12). In der Ansicht von oben ist der Einfluß der Alveolarleiste geringer als in der Seitenansicht.

Eine andere Überlegung steht jedoch hiermit nicht völlig in Einklang: Bei vielen Tieren liegen die Zahnreihen im vorderen Abschnitt der Schnauze dicht nebeneinander (z. B. Abb. 11). In diesen Fällen bleiben die Torsionsmomente niedrig, einfach weil die Hebelarme der Beißkräfte keine hohen Werte annehmen. Es ist anzunehmen, daß ein Selektionsdruck in Richtung auf eng nebeneinander liegende Zahnreihen im rostralen Abschnitt des Oberkiefers vorherrscht. Erst in den okzipitalen Abschnitten nehmen dann die Hebelarme, also die Abstände der Zähne von der Mittellinie wieder zu (Hunde, Prosimier) (Abb. 11). Bei diesen Tieren mit beweglicher Unterkiefersymphyse werden die Zähne möglichst nahe an die aktive Muskulatur auf der Beißseite gebracht. Bei geschlossenen Unterkiefersymphysen ist es jedoch möglich, die Kraft der Kaumuskeln auf beiden Seiten zur Erzielung besonders hoher Kaukräfte einzusetzen, wenn umgekehrt die Backenzähne der Mittellinie nahe sind (HYLANDER, 1975; WOLFF, 1982, 1984). Das bringt dann z. B. bei höheren Primaten die okzipitale Verengung der Zahnbögen mit sich.

Die untersuchten Seiten- und Oberansichten entsprechen in aller Regel ziemlich genau (d. h. mit Abweichungen von weniger als 6° , selten bis zu 9°) denjenigen Ebenen, in denen die größten bzw. kleinsten Trägheitsmomente auftreten. Beim Pavian, Schimpanse und Gorilla werden die Abweichungen zwischen der Ebene der größten Trägheitsmomente und der Vertikalen auf die Okklusionsebene vereinzelt größer, sie nehmen 10° bis 40° an. Die für die Biegefestigkeit maßgeblichen Widerstandsmomente zeigen in diesen geneigten Ebenen keine besonders hohen Werte. Die Abweichungen der größten Trägheitsmomente von den Hauptbiegeebenen fallen in den Querschnitten ohne Alveolarleisten fast immer kleiner aus, als wenn diese mitgerechnet werden. Wir gehen von der Annahme aus, daß sich die Besonderheiten der Trägheitsmomente als zufällige Begleiterscheinungen der Oberkieferform ergeben und keine eigene Bedeutung haben.

Die äußere knöcherne Nasenöffnung ist bei den meisten Tieren viel weiter, als für den Durchtritt der Atemluft erforderlich wäre. Der für Ein- oder Ausatmung erforderliche Querschnitt ist derjenige der Nüstern, vielleicht auch der inneren Nasenöffnungen, der Choanen. Beide sind deutlich kleiner als die knöcherne äußere Öffnung der Nase. Deren Weite wäre nach dem hier vorgeschlagenen Erklärungsmodell eine Neben- und Begleiterscheinung der mechanischen Tragfähigkeit des Kiefers in dieser Region (Abb. 9).

Die Trägheitsmomente gegen Biegung steigen in beiden Ansichten nicht gleichmäßig an. Insbesondere in Höhe der Eckzähne (oder der Nasenöffnung) zeigen sie bei manchen Tieren erhöhte Werte. Da die auf die Eckzähne wirkenden Beißkräfte häufig nur auf einer Seite angreifen und die Nasenöffnung die Verteilung der Spannungen auf die Gegenseite einschränkt, muß auch die Festigkeit jeder Kieferhälfte groß genug sein, um den entstehenden Biegemomenten Widerstand entgegen zu setzen. Die für den gesamten Querschnitt berechnete Festigkeit ist deshalb zu hoch.

Die Unregelmäßigkeiten des Anstiegs können ihre Ursache auch in den großen Alveolen zur Aufnahme der langen Eckzahnwurzeln haben, bzw. Verstärkungen des Kiefers zur Abtragung von lokalen Spannungskonzentrationen darstellen. Zudem zieht die Breite des Oberkiefers, die sich aus der seitlichen Lage des Eckzahns (Primaten) oder anderer Zähne (Leistenkrokodil) ergibt, eine Erhöhung der Trägheitsmomente als Nebeneffekt nach sich.

Auch in Höhe des Hirnschädels können die Biegebeanspruchungen vom Schädel selbst und nicht von den Weichteilen getragen werden. Jedenfalls liefern die weit nach den Seiten hin ausladenden Jochbögen dank ihrer abgeplatteten Form erhebliche Widerstandsmomente gerade in dem Abschnitt des Schädels, in dem die postorbitale Einschnürung die Biegefestigkeit in der Okklusionsebene zu vermindern scheint. Sehr aufschlußreich ist hierzu die Gestalt der langgestreckten Schädel von Spitzmäusen, bei denen die Jochbögen zurückgebildet sind: Hier nehmen an der Stelle der postorbitalen Einschnürung die Querdurchmesser des Schädels kontinuierlich zu, obgleich weder die Nasen- noch die Schädelhöhle mit dem Gehirn Raum fordern.

Das lineare Anwachsen der Biegemomente bei schneller als linear steigenden Trägheitsmomenten der Querschnitte führt dazu, daß meistens die Biegespannungen nach okzipital kleiner werden.

Nach den Erfahrungen der Mechanik sind die Quer- und Torsionsspannungen in langen Balken meist niedriger als die aus der Biegung resultierenden Normalspannungen. Je kürzer der Balken wird im Verhältnis zu seiner Dicke, um so höher werden die Querspannungen. Auch in den untersuchten Oberkiefern sind die Biegespannungen in beiden Ebenen erheblich größer als die Scher- und Torsionsspannungen (Tab. 1 bis 3).

In der Konstruktionstechnik wird die Sicherheit eines Tragwerkes gegen Bruch durch Bestimmung der „Vergleichsspannung“ abgeschätzt, d. h. einer Kombination aus Normalspannungen und in der Querschnittsfläche wirkenden Spannungen. Je nach Art des Bruchverhaltens wird die Vergleichsspannung nach unterschiedlichen Hypothesen berechnet (MEYER ZUR CAPELLEN, 1966). Betrachtet man Knochen als spröden Werkstoff, der gegen Scherspannungen empfindlicher ist als gegen Normalspannungen (gemäß YAMADA, 1973), sollte man die „Hypothese der größten Schubspannung“ benutzen. Nach ihr werden die Scherspannungen 4mal so hoch gewichtet wie die Normalspannungen:

$$\sigma_v = \sqrt{\sigma^2 + 4 \tau^2};$$

Sowohl die Scher- als auch die Torsionsspannungen wirken in der Querschnittsfläche (Tab. 4, 5). Sie addieren sich auf der Beißseite, subtrahieren sich aber auf der Balanceseite.

Tab. 4. Vergleichsspannung ($\sigma_{vd,z}$). Größte Biegemomente beim Biß auf die Schneidezähne, kombiniert mit den maximal möglichen Querkräften. $\sigma_{vd,z} = \sqrt{(\sigma_{d,z})^2 + 4 \cdot (\tau_{ges})^2}$
 Scherspannung (τ_q); Torsionsspannung (τ_t); resultierende Schubspannung (τ_{ges}); Normalspannung ($\sigma_{d,z}$) s.a. Tab. 2; relative Vergleichsspannungsänderung

$$\sigma_{vd,zrel} = \frac{\sigma_{vd,zmax} - \sigma_{vd,zmin}}{\sigma_{vd,zmax}} \cdot 100. \text{ -- Weitere Abkürzungen wie in Tab. 1.}$$

		τ_q	τ_t	τ_{ges} kp/cm ²	σ_d	σ_z	σ_{vd}	σ_{vz}	$\sigma_{vd,zrel}$ %	
Schimpanse	r	0,77	1,79	2,52	4,32	5,92	6,64	7,77	25	42
	M	0,86	1,64	2,50	5,81	7,79	7,67	9,26		
	o	0,89	1,28	2,15	3,88	3,27	5,79	5,40		
Gorilla	r	0,64	2,34	2,98	6,89	6,16	9,11	8,57	60	63
	M	0,55	1,42	1,97	4,20	4,10	5,73	5,69		
	o	0,60	0,82	1,42	2,30	1,44	3,64	3,18		
Pavian	r	1,10	2,27	3,37	6,85	5,56	9,61	8,74	53	48
	M	0,72	1,12	1,84	2,62	2,95	4,52	4,72		
	o	0,88	1,02	1,90	4,05	2,49	5,55	4,54		
Hund	r	1,84			11,55	7,25				
	M	1,33			10,75	5,03				
	o	2,11			3,42	2,15				
Schwein	r	0,67	0,89	1,56	2,95	2,02	4,29	3,72	23	27
	M	0,78	1,25	2,03	3,85	3,08	5,60	5,10		
	o	0,73	1,04	1,77	3,50	2,88	4,98	4,59		
Sunda- Gavial	r	1,70	3,00	4,70	30,59	27,00	32,00	28,59	57	41
	M	1,93	3,52	5,45	46,10	38,72	47,37	40,22		
	o	1,53	1,83	3,36	19,47	22,57	20,60	23,55		
Leisten- krokodil	r	0,70	1,23	1,93	5,36	3,46	6,61	5,18	33	53
	M	0,60	1,65	2,25	8,67	10,06	9,77	11,02		
	o	0,58	1,32	1,90	5,27	5,31	6,50	6,53		

Da die Beißseite zufällig, die Kauseite regelmäßig gewechselt wird, müssen beide Seiten den erhöhten Spannungen Widerstand leisten können. Tab. 4 und 5 zeigen die sich ergebenden Vergleichsspannungen. Die Werte liegen durchweg in der gleichen Größenordnung und bestätigen die eingangs getroffene Annahme, daß auch der Oberkiefer ein Körper gleicher Festigkeit ist.

Das geringe Absinken der Vergleichsspannungen nach okzipital könnte auf 5 Ursachen zurückgehen:

1. Die Schwelle für Anpassungen an Scher- und Torsionsspannungen liegt niedriger als die Schwelle der Anpassungen an Normalspannungen. Der Oberkiefer wird in seiner Form damit von Scherspannungen bestimmt.
2. Der Übergang zwischen Schnauze und Gehirnschädel erfolgt allmählich, ohne größere Stufen. Das ist auch aus mechanischen Gründen sinnvoll, weil Stufen und Knicke

Tab. 5. Vergleichsspannungen ($\sigma_{vd,z}$) bei Punktlast in der Mitte der Zahnreihe. Abkürzungen wie in Tab. 4.

		τ_q	τ_t	τ_{ges}	σ_d kp/cm ²	σ_z	σ_{vd}	σ_{vz}	$\sigma_{vd,zrel}$ %	
Schimpanse	r	—	—	—	—	—	—	—		
	M	0,86	1,64	2,50	—	—	5,00	5,00	20	21
	o	0,80	1,13	1,93	1,08	0,91	4,01	3,97		
Gorilla	r	—	—	—	—	—	—	—		
	M	0,55	1,42	1,97	—	—	3,94	3,94	38	42
	o	0,46	0,63	1,09	1,09	0,68	2,44	2,28		
Pavian	r	—	—	—	—	—	—	—		
	M	0,72	1,12	1,84	—	—	3,68	3,68	2	16
	o	0,61	0,77	1,38	2,31	1,42	3,60	3,10		
Hund	r	—	—	—	—	—	—	—		
	M	1,34	—	—	—	—	—	—		
	o	1,07	—	—	2,19	1,38	—	—		
Schwein	r	—	—	—	—	—	—	—		
	M	0,78	1,25	2,03	—	—	3,74	3,74	19	22
	o	0,56	0,78	1,34	1,41	1,16	3,03	2,92		
Sunda- Gavial	r	—	—	—	—	—	—	—		
	M	1,93	3,52	5,45	—	—	10,90	10,90	9	20
	o	1,03	0,99	2,02	11,29	13,09	11,99	13,70		
Leisten- krokodil	r	—	—	—	—	—	—	—		
	M	0,60	1,65	2,25	—	—	4,50	4,50	20	19
	o	0,44	0,87	1,31	2,46	2,52	3,60	3,64		

in einem Tragwerk zu lokal begrenzten Spitzenspannungen führen können („Kerbwirkung“). Sozusagen als Nebenprodukt dieses Übergangs nehmen die axialen und die polaren Trägheitsmomente besonders schnell zu, weil der Abstand vom Schwerpunkt quadratisch eingeht.

3. Beim Übergang zwischen Schnauze und Gehirnschädel ruft das Torsionsmoment der Beißkraft zusätzliche Normalspannungen hervor, da „reine Torsion“, also Torsion ohne Verwölbung des Querschnitts nur bei kreisförmigen Querschnitten vorkommen kann (SZABO, 1975). Dieser Effekt muß mit der Annäherung an die Basis des Balkens immer deutlicher werden, da dort die Verwölbung zunehmend behindert wird. Über die Höhe dieses Effektes kann wegen der groben Vereinfachungen in unserer Berechnung einerseits und wegen der Kompliziertheit der untersuchten Querschnitte andererseits hier keine Aussage gemacht werden.
4. Der Zunahme der formabhängigen Festigkeit könnte eine Abnahme der materialabhängigen Festigkeit gegenüber stehen. Wenn die Knochensubstanz keine einheitliche Widerstandsfähigkeit besitzt, kann ihre Form auch nicht das Beanspruchungsmuster widerspiegeln.

5. Die rostralen Beißkräfte sind in unserem Rechenansatz überschätzt, weil ihre Begrenzung durch die höchste zulässige Gelenkkraft nicht berücksichtigt worden ist. Mit einer Verminderung der Beißkräfte nehmen dann auch die Biegespannungen ab.

Literaturverzeichnis

- BOCK, W. J. & v. WAHLERT, G., 1965: Adaptation and the form-function complex. — *Evolution* 19/3: 269—299.
- DEMES, B., 1985: Biomechanics of the primate skull base. — *Advances in Anatomy, Embryology and Cell Biology* 94. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg/New York.
- DEMES, B., PREUSCHOF, H. & WOLFF, J. E. A., 1984: Stress-strength relationships in the mandibles of hominoids. — In: Food acquisition and processing in primates; D. J. CHIVERS, B. A. WOOD & A. BILSBOROUGH (eds.), 369—390. Plenum Press, New York.
- HIEMAE, K., 1967: Masticatory function in the mammals. — *J. dent. Res.* 46: 883—893.
- 1978: Mammalian mastication: a review of the activity of the jaw muscles and the movements they produce in chewing. — In: Development, function and evolution of teeth; P. M. BUTLER & K. A. JOYSEY (eds.), 359—398. Academic Press, London.
- 1984: Functional aspects of primate jaw morphology. — In: Food acquisition and processing in primates; D. J. CHIVERS, B. A. WOOD & A. BILSBOROUGH (eds.), 257—281. Plenum Press, New York.
- HYLANDER, W. L., 1975: The human mandible, lever or link? — *Amer. J. Phys. Anthropol.* 4: 227—242.
- 1979: The functional significance of primate mandibular form. — *J. Morph.* 160: 223—240.
- KAY, R. F. & HIEMAE, K., 1974: Jaw movement and tooth use in recent and fossil primates. — *Amer. J. Phys. Anthropol.* 40: 227—256.
- LUCAS, P. W., CORLETT, R. T. & LUKE, D. A., 1984: Plio-Pleistocene hominid diets: an approach combining masticatory and ecological analysis. — Paper, read at the IPS-Congress in Nairobi, in press: *Proc. 10th Congr. IPS, Cambridge Univ. Press.*
- MAIER, W., 1984: Tooth morphology and dietary specialization. — In: D. J. CHIVERS, B. A. WOOD & A. BILSBOROUGH (eds.), 303—330. Plenum Press, New York.
- MAIER, W. & SCHNECK, G., 1981: Konstruktionsmorphologische Untersuchungen am Gebiß der hominoiden Primaten. — *Z. Morph. Anthropol.* 72: 127—169.
- MEYER ZUR CAPELLEN, W., 1966: Festigkeitslehre. — In: *Dubbels Taschenbuch für den Maschinenbau, Bd. 1*, SASS, BOUCHE & LEITNER (eds.), 328—413. Springer, Berlin.
- PAUWELS, F., 1960: Eine neue Theorie über den Einfluß mechanischer Reize auf die Differenzierung der Stützgewebe. — In: *Gesammelte Abhandlungen zur funktionellen Anatomie des Bewegungsapparates*, 480—518. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg/New York.
- PREUSCHOF, H., 1970: Functional anatomy of the lower extremity. — *The Chimpanzee* 3: 221—294.
- 1971: Body posture and mode of locomotion in early pleistocene hominids. — *Folia primat.* 14: 209—240.
- 1975: Body posture and mode of locomotion in fossil primates: Method and example. — In: *Symp. 5th Congr. Int. Primat. Soc.*; S. KONDO, M. KAWAI, A. EHARA & S. KAWAMURA (eds.), 345—359. Japan Science Press, Tokyo.
- 1978: Recent results concerning the biomechanics of man's acquisition of bipedality. — In: *Recent advances in primatology*; D. J. CHIVERS & K. A. JOYSEY (eds.), 435—458. Academic Press, London.
- 1979: Motor behavior and shape of the locomotor apparatus. — In: *Environment, Behavior and Morphology: Dynamic Interactions in Primates*; M. E. MORBECK, H. PREUSCHOF & N. GOMBERG (eds.), 263—275. Fischer, New York.

- SCHREYER, L., RAMM, H. & WAGNER, W., 1964 Teil 1; 1960 Teil 2: Praktische Baustatik. — Teubner, Stuttgart.
- SZABO, I., 1975: Einführung in die technische Mechanik. — Springer, Berlin.
- WOLFF, J. E. A., 1982: Die funktionelle Gestalt der menschlichen Unterkiefersymphyse. — Minerva-Press, München.
- 1984: A theoretical approach to solve the chin problem. — In: Food acquisition and processing in primates; D. J. CHIVERS, B. A. WOOD & A. BILBOROUGH (eds.), 391—405. Plenum Press, London.
- 1985: Mechanik des Unterkiefers mit beweglicher Symphyse. — Z. Morph. Anthropol. **76**: 25—35.
- YAMADA, H., 1973: Strength of biological materials. — R. E. Krieger Publ. Co., Huntington, New York.

Anschrift der Verfasser:

Ruhr-Universität Bochum, Institut für Anatomie, Arbeitsgruppe für Funktionelle Morphologie, Postfach 102148, 4630 Bochum 1