

## 10.2 Verschiedene Formen des Nahrungserwerbs

Möglichst effektiv die notwendigen Nährstoffe zu erlangen, ist offensichtlich ein Schlüsselkriterium für den evolutiven Erfolg einer Spezies. Tiere verfolgen ganz unterschiedliche Strategien der Nahrungsbeschaffung, welche sich ganz zwangsläufig im Verhalten und in der Körpergrundgestalt widerspiegeln. Man unterscheidet Absorbierer, Strudler, Filtrierer, Sauger, Substratfresser, Schlinger, Zerkleinerer, Weidegänger sowie Tiere, welche in Symbiose mit anderen Organismen leben. Die Parasiten werden gesondert besprochen (Kap. 9). Sie alle zeichnen sich durch spezialisierte Verhaltensweisen und/oder ernährungsbedingte anatomische und physiologische Anpassungen aus, wie Kiefer, Zähne, Saugrohre oder speziell konstruierte Extremitäten bis hin zu mächtig ausgebildeten Gärkammern, in denen Mikroorganismen die enzymatische Zersetzung ansonsten unverdaulicher Stoffe übernehmen.

### 10.2.1 Absorbierer

10

**Absorbierer** nehmen Nährstoffe aus dem umgebenden Medium direkt über ihre Körperoberfläche auf. Diese Art der Ernährung zeichnet viele Protisten, Endoparasiten und einige wasserlebende wirbellose Tiere aus. Einige Endoparasiten wie die Kinetoplastida (z. B. *Trypanosoma*, *Leishmania*), die Cestoden, die Mesozoen und einige Mollusken und Crustaceen leben in den nährstoffreichen Geweben oder Körperflüssigkeiten ihrer Wirte und nehmen viele Bausteine wie Aminosäuren und Zucker direkt über die Zell- oder Körperoberfläche auf. Dabei spielen Transportprozesse über die äußeren apikalen Zellmembranen der Parasiten hinweg eine wichtige Rolle, die denen im Darmsystem anderer Tiere entsprechen. Bei einigen vielzelligen Endoparasiten fehlt dementsprechend ein internes Verdauungssystem. So sind die Bandwürmer beispielsweise darmlos. Auch endoparasitische Crustaceen haben im Laufe ihrer Evolution ihr Darmsystem sekundär verloren (*Sacculina carciini*, S. 632). Auch frei lebende Wirbellose wie einige darmlose Pogonophoren sind in der Lage, die notwendigen Nährstoffe über ihre Oberfläche aufzunehmen. Dabei werden beispielsweise Aminosäuren mithilfe von Transportproteinen gegen einen steilen Konzentrationsgradienten absorbiert.

Neben dem direkten Transport organischer Moleküle über die Oberfläche nehmen Zellen das sie umgebende Medium auch über Einschnürungen der Zellgrenzmembran unter Bildung von Vesikeln auf (**Endozytose**). Wird in endocytotischen Vesikeln nur Flüssigkeit aufgenommen, spricht man von „Zelltrinken“ oder **Pinocytose**. Es können aber auch größere Partikel in Nahrungsvakuolen eingeschlossen und internalisiert werden (**Phagocytose**). Ciliaten haben an einer Stelle ihres Zellcortex eine „Mundöffnung“ (**Cytostom**, Zellmund), an der sich Nahrungsvakuolen bilden (S. 671). Von reinem Absorbieren kann bei vielen phagocytierenden Protis-

ten aber nicht immer die Rede sein. So strudeln sich viele Ciliaten Nahrungspartikel zu, und einige Phagocytose-Prozesse sind derart spektakulär, dass man eher von „Schlingern“ als von Absorbierern reden würde. So verschlingt der Ciliat *Didinium nasutum* Beute, die größer ist als er selbst, und einige Ciliaten sind ebenfalls in der Lage, gewaltige Mengen an Blaualgen auf einmal zu phagocytieren (z. B. *Chilodonna*).

Die oben beschriebenen grundlegenden Prozesse wie der Transport von Nährstoffen über die äußere Zellgrenzmembran hinweg, Pinocytose und Phagocytose finden sich auch in den Nahrung resorbierenden Epithelien höherer Tiere wieder. Phagocytose spielt zudem bei der unspezifischen Immunabwehr eine wichtige Rolle. So nehmen Makrophagen (Fresszellen) und neutrophile Granulocyten Fremdpartikel (z. B. Bakterien) phagocytisch auf (S. 784).

### 10.2.2 Strudler und Filtrierer

**Strudler** und **Filtrierer** nehmen kleine Nahrungspartikel oder Organismen aus dem sie umgebenden Wasser auf. Dabei wird mit **Cilien** und **Geißeln** oder durch Muskelbewegung ein Wasserstrom erzeugt, aus dem die Nahrungspartikel mithilfe von unterschiedlich gestalteten Filtereinrichtungen abgefangen werden. Diese Art der Nahrungsaufnahme findet sich in fast allen Tierstämmen von den Protisten bis hin zu den Wirbeltieren. Meistens handelt es sich um kleine und sessile Tiere (Ciliaten, Schwämme, Cnidarier, Brachiopoden, Mollusken, bestimmte Krebse), aber es gibt auch größere, freischwimmende Filtrierer (Walhai, Riesenhai, Bartewale).

**Ciliaten** erzeugen mithilfe ihrer Cilien einen Wasserstrom, der Nahrungspartikel zu ihrem Zellmund (Cytostom) führt (Abb. 10.5). Auch bei Rotatorien, Molluskenlarven, Phoronida, Bryozoa, Brachiopoda, einige Polychaeten und Crinoiden sorgen Ciliien für einen Nahrungsstrom. Einen besonders interessanten Fall stellen die **Schwämme** dar. Sie nutzen den Bernoulli-Effekt: Der Druck einer Flüssigkeit sinkt, wenn sich die Strömungsgeschwindigkeit erhöht. Der Schwammkörper ist so geformt, dass das Wasser an der Ausströmöffnung (**Osculum**) schneller strömt als an anderen Stellen des Schwamms (Abb. 10.1a). Dadurch entsteht über dem Osculum ein Unterdruck, der Wasser aus dem Schwamm herauszieht. Über kleine Poren (**Ostien**) auf der Außenseite des Schwamms gelangt Wasser wieder in den Schwamm, es sammelt sich im zentralen Spongocoel. Schwämme „filtrieren“ auf diese Weise große Mengen Seewasser, ohne dafür zusätzliche Energie aufwenden zu müssen. Das hier beschriebene Prinzip funktioniert auch an einem Plastikmodell, wenn dieses in eine Strömung gehalten wird. Die Nahrungspartikel werden in Geißelkammern von **Choanocyten** (Kragengeißelzellen) phagocytiert. Diese Zellen erzeugen mit ihren Flagellen zusätzlich einen internen Wasserstrom. Die Verdauung erfolgt intrazellulär.

Viele Strudler/Filtrierer nutzen Schleimfilme oder Schleimnetze, um ihre Nahrung zu filtrieren und anzureichern (Abb. 10.1). Hierzu gehören beispielsweise Mu-

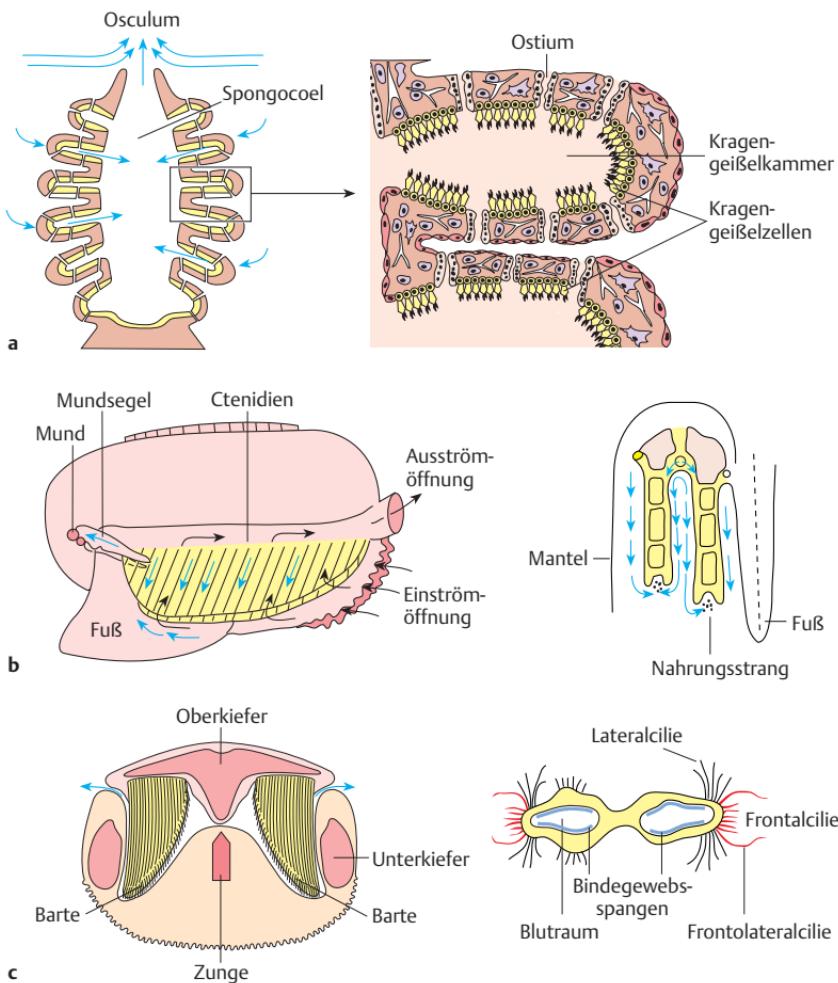


Abb. 10.1 **Filtrierer.** **a** Schwamm (Sycon-Typ, S. 14). Der Wasserstrom (blaue Pfeile) wird sowohl durch die Tätigkeit der Choanocyten als auch durch eine strömungs- und konstruktionsbedingte Herabsetzung des hydrostatischen Drucks am Osulum (Bernoulli-Effekt) erzeugt. **b** Muschel. Die Nahrungspartikel gelangen mit dem Schleim (rote Pfeile) an der Kammkieme und den Mundsegeln entlang zum Mund. Schnitt durch eine Kammkieme von *Mytilus*. Querschnitt, ciliäre Strukturen sind für den Transport der Nahrungspartikel verantwortlich. **c** Filtriermechanismus bei einem Bartenwal (*Balaenoptera*).

scheln, Ascidien, Salpen und Acranier. **Muscheln** erzeugen mit ihrem Mantel einen Wasserstrom. Dieser bringt sauerstoffreiches und Nahrungspartikel enthaltendes Wasser an den Kiemen (**Ctenidien**) vorbei. An den Ctenidien verlaufen Schleimstra-

ßen, welche die Nahrungspartikel abfangen. Durch Cilienbewegungen wird der Schleim zum distalen Ende der Ctenidie befördert und dort zu einem Nahrungsstrang geformt. Dieser wird von den Mundsegeln übernommen und schließlich zur Mundöffnung transportiert. Die Bildung des Nahrungsstranges wird durch die spezielle Form der Ctenidien und das Zusammenspiel unterschiedlich gestalteter Cilienstrukturen (Lateralcilia, Frontolateralcilia, Frontalcilia; Abb. 10.1) ermöglicht. Ein ähnliches Prinzip ist bei Ascidien und Acraniern verwirklicht. Diese besitzen als Filtriereinrichtung allerdings einen zum Kiemendarm umgestalteten **Pharynx**. Auch hier werden die Nahrungspartikel durch Schleim abgefangen und zu einem Nahrungsstrang aufkonzentriert.

Andere Filterer gebrauchen Borstenfilter (einige Crustaceen, manche Insektenlarven) oder anders gestaltete Filtriereinrichtungen, um Nahrung aus der Wasserströmung aufzunehmen (Bartenwale, Flamingos). Die Borstenfilter der **Arthropoden** sind Anhänge von Extremitäten. Bei manchen Krebsen werden die Nahrungspartikel in einer ventralen Rinne gesammelt und in dieser zur Mundöffnung befördert (Wasserfloh, Cephalocarida). **Bartenwale** leben von relativ kleinen Organismen (zumeist von Krill, eine planktonische kleine Krebsart, oder von kleinen Fischen), die sie mithilfe ihrer Barten aus dem Wasser filtrieren (Abb. 10.1c). Die Barten sind verhornte, keratinhaltige Platten, die im Oberkiefer entspringen. Der Wal nimmt einen kräftigen Schluck Seewasser, drückt dann mit der Zunge das Wasser durch die Barten wieder aus dem Maul heraus und der Krill bleibt an den Barten hängen. Der Buckelwal treibt kleine Fische häufig vorher noch zusammen. Er erzeugt hierzu einen Käfig aus Luftblasen, in dem die Beute gefangen wird.

### 10.2.3 Säftesauger

Viele Tiere ernähren sich hauptsächlich von einer oder wenigen Flüssigkeiten (Phloemsaft, Blut, Lymphe, Nektar, vorverdautes Gewebe). **Blutsauger** nehmen oft große Mengen bei einer Mahlzeit auf, die dann gespeichert werden. **Pflanzensaftsauger** wie Wanzen, Zikaden, Blatt- und Schildläuse nehmen ebenfalls viel Phloemsaft auf und filtern diesen. Dies ist darin begründet, dass der Phloemsaft zwar reich an Zucker, aber arm an Aminosäuren ist. Dementsprechend groß ist die Durchflussrate, und eine große Menge an zuckerhaltiger Flüssigkeit (z. B. „Honigtau“ der Blattläuse) wird wieder ausgeschieden. Manche Säftesauger besitzen komplexe anatomische Anpassungen an ihre Lebensweise. Zu diesen zählen die Cheliceren der Zecken, die saugenden Mundwerkzeuge vieler Insekten (Fliegen, Stechmücken, Bremsen, Wanzen, Schmetterlinge, Bienen, einige Käfer) oder auch die speziell geformten Schnäbel der Kolibris. Unterstützend sind oft Stech- oder Beißapparate ausgebildet.

Eine Besonderheit stellt die **extraintestinale Verdauung** der Spinnen dar. Auf das gelähmte Opfer werden Verdauungssäfte gespien und das vorverdaute, verflüssigte Gewebe wird dann eingesogen. Einige Käfer injizieren Verdauungssäfte in ihre Opfer und saugen diese dann aus. Eine andere extreme Form der extraintestinalen

Verdauung findet man bei Seesternen. Bevorzugte Beute dieser Tiere sind Muscheln. Mithilfe ihrer Ambulakralfüßchen öffnen die Seesterne die Schale der Muschel ein wenig, stülpen ihren Magen vollständig aus, „speien“ Verdauungssäfte in die Muschel und nehmen schließlich den vorverdaulichen Nahrungsbrei auf.

Alle **Säugetiere** sind am Beginn ihres Lebens auf flüssige Nahrung in Form von Milch angewiesen. Diese wird in speziellen Milchdrüsen produziert und die Zusammensetzung derselben kann je nach Lebensweise oder Wachstumsrate der betreffenden Spezies stark variieren: der Proteingehalt von 1% (Mensch) bis 15% (Hase), der Fettgehalt von 1% (Esel) bis 50% (Seehunde, Wale), der Kohlenhydratgehalt von fast nichts bis 7% (Pferd).

**Vogelmilch:** Einige Vögel füttern ihre Jungtiere mit milchähnlichen Sekreten. Tauben produzieren diese „Milch“ im Kropf (Kropfmilch). Sie besteht aus komplett abgestoßenen fetthaltigen Epithelzellen (holokrine Sekretion). Die Sekretion wird durch Prolactin, welches auch die Milchdrüsen der Säugetiere zur Sekretion anregt, reguliert. Auch der Königspinguin produziert milchähnliche Substanzen. Die Eiablage dieser Tiere findet im antarktischen Winter statt. Danach kehren die Weibchen zur Nahrungssuche ins Meer zurück, und die Männchen brüten die Eier über zwei Monate aus. Schlüpfen die Jungvögel, bevor das Weibchen wieder zurück ist, kann das Männchen die Jungen mit einer im Rachen produzierten fetthaltigen „Milch“ füttern. Obwohl es sich hierbei sicher nur um eine Übergangslösung handelt, können die Jungvögel mit dieser Kost an Gewicht zulegen.

## 10.2.4 Substratfresser

**Substratfresser** verschlingen große Mengen Erde, Schlamm oder Sand und entziehen diesen während der Passage durch den Darm die notwendigen organischen Materialien (Nährstoffe). Viele von ihnen fressen sich regelrecht durch ihre Umwelt hindurch. Zu den Substratfressern zählen beispielsweise die Regenwürmer (Lumbricidae,  Ökologie, Evolution), der Wattwurm (*Arenicola marina*) oder die Seewalzen (Holothurien). Da Substratfresser wesentlich zur Bodenbeschaffenheit beitragen, kommen ihnen in den jeweiligen Ökosystemen oft Schlüsselpositionen zu. Im Sediment fossilisierte Fraßspuren von Substratfressern sind für die Paläontologen meist die einzige Hinterlassenschaft ausgestorbener (wirbelloser) Tiere ohne fossilisierbare Hartteile. Solche Spurenfossilien (trace fossils) haben sehr charakteristische Formen und verraten viel über die Lebensweise dieser Tiere.

## 10.2.5 Schlinger und Zerkleinerer

Die meisten übrigen Tiere ernähren sich von anderen Tieren, Pilzen oder Pflanzen. Dabei werden diese entweder getötet und dann ganz oder in Stücken ingestieriht. (Eine Ausnahme stellen die Parasiten dar, die ihren Wirt in der Regel nicht töten und nur „teilweise“ auffressen, S. 626). Man unterscheidet Schlinger, Zerkleinerer und Weidetiere oder Sammler, Jäger, Fallensteller und Auflauerer, wobei die Übergänge zwischen den Kategorien fließend sein können.

Ausgesprochene **Schlänger** finden sich in vielen Tiergruppen. Bereits manche Ciliaten, wie *Didinium nasutum* (s. o.), verschlingen verhältnismäßig große Nahrungsbrocken. Unter den Cnidariern gehören Seeanemonen, Hydroïdpolypen und *Hydra* zu den Schlingern, unter den Wirbeltieren Amphibien, Schlangen, viele Vögel oder auch einige Tiefseefische. Die schlängende Ernährungsweise ohne vorhergehende Zerkleinerung der Nahrung ist oft eine Anpassung an Lebensräume oder Lebensweisen mit **unregelmäßiger** und unsicherer **Nahrungszufuhr**. Wenn Beute gemacht wird, muss diese möglichst schnell aufgenommen werden. Diese Art der Ernährung bedingt allerdings auch lange Verdauungszeiten (bei der Anaconda mehrere Wochen).

**Zerkleinerer** zermahlen oder zerkaulen ihre Nahrung in möglichst kleine Stücke, bevor sie in den Magen-Darm-Trakt gelangt. Im Laufe der Evolution haben sich vielfältige Hilfsstrukturen zum Zerkleinern der Beute herausgebildet. Die **Kiefer** einiger Polychaeten befinden sich im **Pharynx**. Dieser wird zur Nahrungsaufnahme ausgestülpt (*Nereis*, Abb. 10.2a). Die Tintenfische besitzen schnabelförmige Kiefer (Abb. 10.2c). Strukturen zum Zerkleinern der Nahrung können auch vor der Mund-

## 10

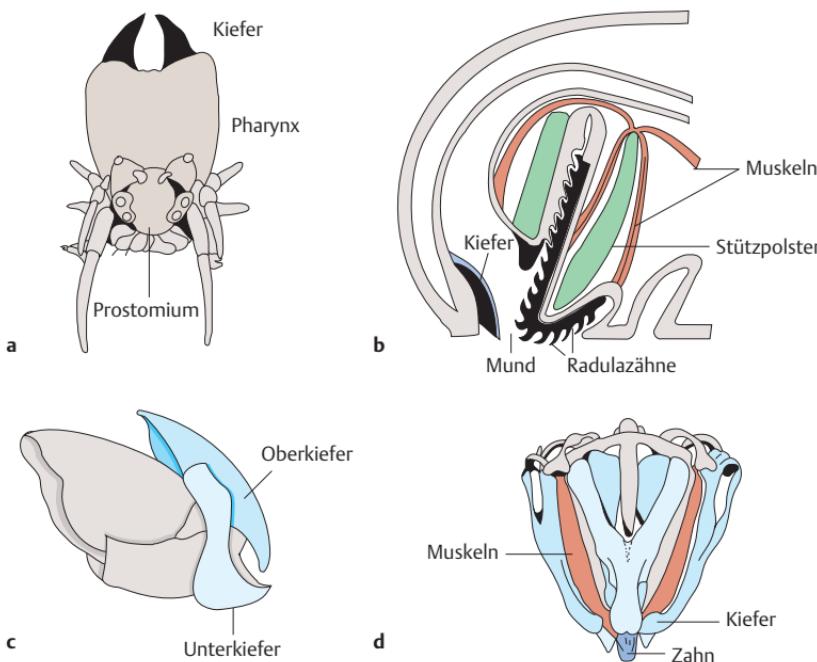
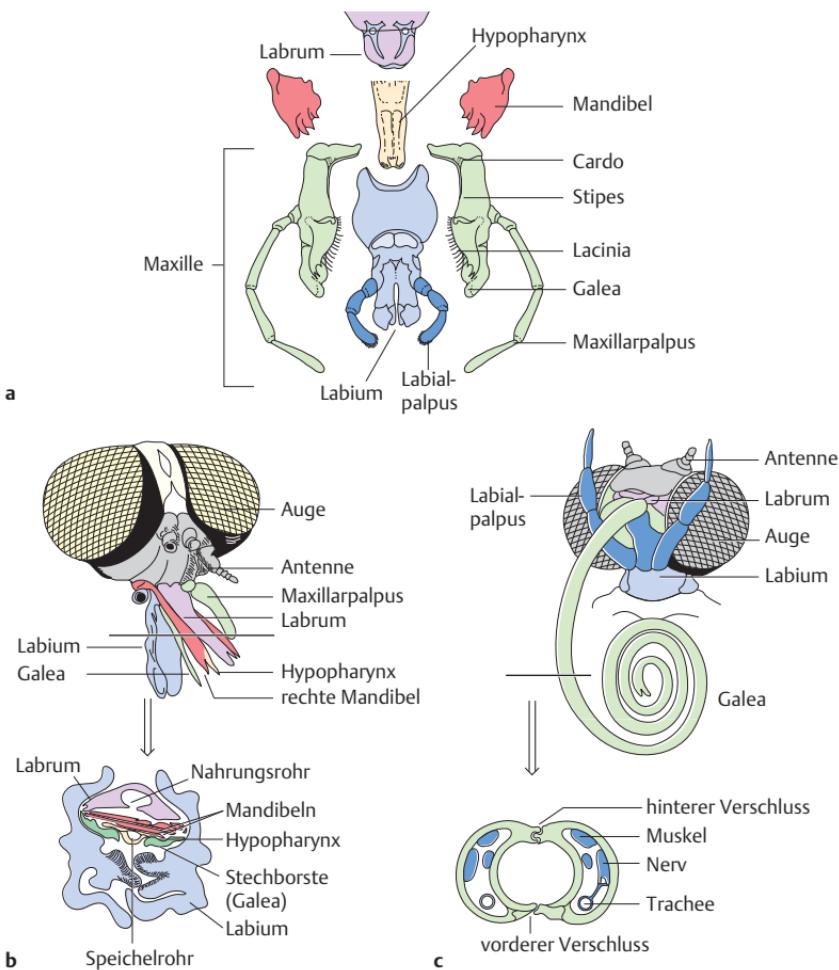


Abb. 10.2 **Kiefer- und Kauapparate einiger Wirbelloser.** a Vorderende des Polychaeten *Nereis* mit ausgestülptem Pharynx und Kiefern. b Sagittalschnitt durch den Radula- und Kieferapparat einer Lungenschnecke. Die Radulazähne reiben Nahrung vom Substrat ab. c Papa-geienschnabelartiger Kieferapparat eines Tintenfisches (*Loligo forbesi*). d Fünfteiliger Kieferapparat eines Seeigels („Laterne des Aristoteles“).

öffnung liegen, wie die großen Scheren der Hummer und Krabben und die Mundwerkzeuge der Arthropoden (**Mandibeln**, **Maxillen**, Abb. 10.3). Bei den Wirbeltieren befinden sie sich im Mundraum (**Zähne**, Abb. 10.4). Die **Schnäbel** der Vögel sind Derivate der Lippen und ersetzen die im Laufe der Evolution verloren gegang-



**Abb. 10.3 Mundwerkzeuge von Insekten.** **a** Ursprüngliche Anordnung von Mundwerkzeugen (beißend-kauend), wie sie bei der Schabe *Periplaneta americana* vorkommt. Als Mundwerkzeuge dienen die Extremitätenderivate Mandibel, Maxille und Labium. Anterior wird der Kauapparat von einer Oberlippe (Labrum) begrenzt. Abgewandelte Mundwerkzeuge einer Bremse (**b**) und eines Schmetterlings (**c**). Die stechend-saugenden Mundwerkzeuge der Bremse bestehen aus einer Stechborstenscheide (vom Labium gebildet) und einem Stechborstenbündel (von Teilen des Labrums, der Mandibeln, der Maxillen und des Hypopharynx gebildet). Der Saugrüssel des Schmetterlings wird von den beiden Galeae der Maxillen gebildet.

genen Zähne (Abb. 10.4). Durch den Einsatz dieser Hilfsstrukturen wird einerseits die Nahrung effektiver genutzt, und andererseits kann auch Beute gemacht werden, die relativ zur eigenen Körpergröße deutlich größer ist, als das bei Schlingern möglich wäre.

Bei einigen Formen wird die mechanische Zerkleinerung noch im Magen-Darm-Trakt fortgesetzt. So besitzen Schaben beispielsweise einen mit Chitzähnen ausgekleideten **Kaumagen**. Ähnliche Kaumägen finden sich auch bei Rotatorien und dekapoden Krebsen. Körnerfressende Vögel und Krokodile schlucken Steine, die im Magen eine weitere Zerkleinerung der Nahrung bewirken (**Magensteine**). Ein weiteres Beispiel für das nachträgliche Zerkleinern zuvor verschlungener Nahrung ist die Eierschlange. Sie verschlingt ein Ei zunächst am Stück. Dann wird die Schale mithilfe von Wirbelfortsätzen, die durch die Oesophaguswand gewachsen sind, geöffnet. Die Schale wird schließlich wieder hervorgewürgt und ausgespien.

Es gibt ganz unterschiedliche Methoden, mit denen Zerkleinerer an ihre Nahrung herankommen. **Sammler** verwenden je nach Lebensraum einen guten Teil ihrer Zeit für die Suche nach Früchten, Nüssen und anderem Futter. **Jäger** erbeuten andere Tiere, wobei sie diesen entweder aktiv nachstellen (z. B. räuberische Insekten wie Libellen, Laufkäfer, Wespen oder Raubkatzen, Haie, Greifvögel), Fallen stellen (Spinnen, Ameisenlöwe) oder ihrer Beute auflauern (Rochen, Steinfisch, Fransenschildkröte).

Als Sonderfall werden manchmal die **Weidegänger** eingestuft. Diese nehmen als Nahrung Teile der Vegetation oder Stücke von sessilen Tieren oder Tierstücken auf. Sie verfügen hierzu über mechanische Hilfsmittel zum Abbeißen oder Abschaben der Nahrung. Hierzu zählen die **Radula** der Mollusken (Abb. 10.2b), die Mundwerkzeuge verschiedener Arthropoden, die Zähne der Wirbeltiere und der komplexe Kieferapparat („**Laterne des Aristoteles**“) vieler Seeigel (Abb. 10.2d). Mithilfe dieser Strukturen können insbesondere die Landformen höhere Pflanzen als Nahrungsquelle nutzen und die Cellulosewände der Pflanzenzellen mechanisch aufschließen. Typische Weidegänger sind z. B. die herdenbildenden Großsäugetiere der afrikanischen Savanne oder der nordamerikanischen Prärien. Seeigel weiden im Meer z. B. an Korallen, wo sie mit ihrem Kieferapparat einzelne Polypen herausrupfen.

## Die Zähne der Säugetiere

Säugetiere haben in Anpassung an ihre Ernährungsweise die unterschiedlichsten **Gebiss-** und **Zahntypen** entwickelt. Ein „typischer“ Säugetierzahn ist aus mehreren Substanzen zusammengesetzt (S. 386). Im Kiefer sichtbar ist meist nur die Krone aus Zahnschmelz, die das Zahnbein (Dentin) überzieht.

Sind die Zähne der übrigen Wirbeltiere gleich gestaltet (**Homodontie**), so sind die der Säuger meist unterschiedlich gebaut (**Heterodontie**, Abb. 10.4). Das ermöglicht eine Arbeitsteilung unterschiedlicher Zahntypen und eine Spezialisierung einzelner Zahntypen. Man unterscheidet Schneidezähne (**Incisivi**), Eckzähne (**Canini**)

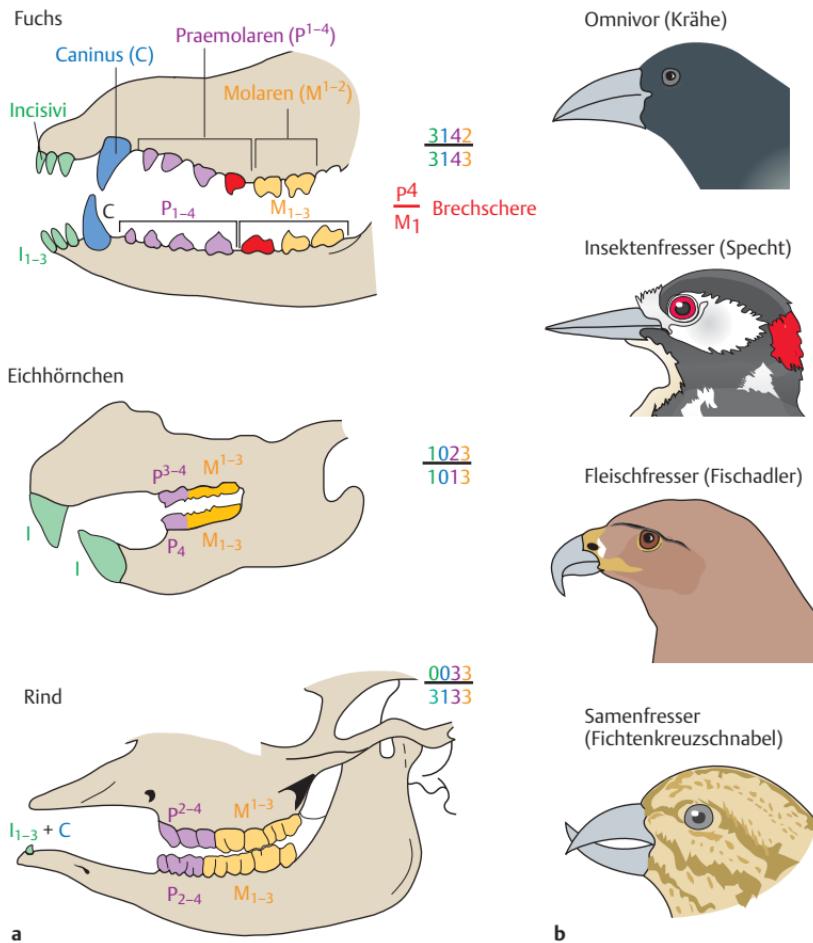


Abb. 10.4 **Kieferapparate bei Wirbeltieren.** **a** Gebisse verschiedener Säugetiere. Schematische Darstellung eines Fuchsgebisses mit der relativ urtümlichen Zahnformel  $\frac{3142}{3143}$ .  $P_4$  und  $M_1$  bilden die für Carnivoren charakteristische Brechscheren. Die Zahnausstattung ist im Laufe der Säugetierevolution vielfach abgewandelt worden, wie etwa beim Eichhörnchen oder beim Rind. **b** Vögel mit verschiedenen, an spezifische Ernährungsweisen angepassten Schnabelformen.

sowie vordere und hintere Backenzähne (**Praemolares** und **Molares**). Die Anzahl der verschiedenen Zahnformen in einem Gebiss wird durch die **Zahnformel** angegeben. Die ursprüngliche Zahnformel der Säugetiere lautet  $\frac{3143}{3143}$ . Dabei geben die Zahlen über dem Bruchstrich die Verhältnisse in einer Hälfte des Oberkiefers und die Zahlen unter dem Bruchstrich die Verhältnisse in einer Hälfte des Unterkiefers wieder. Die erste Zahl zeigt jeweils die Anzahl der Incisivi, die zweite die der Canini,

die dritte die der Praemolares und die vierte die der Molares an. Innerhalb der Säugetiere kann die Zahnformel stark variieren. So hat das Eichhörnchen die Zahnformel:  $\frac{1023}{1013}$ , die Maus (*Mus musculus*) die Formel:  $\frac{1003}{1003}$  und der Mensch die Formel:  $\frac{2123}{2123}$ .

Ein weiteres Charakteristikum bei Säugetieren ist das Vorhandensein von nur zwei **Zahngenerationen**. Die erste Zahngeneration wird als Milchgebiss bezeichnet und umfasst Schneidezähne, Eckzähne und die Praemolaren. Die zweite Generation ist das bleibende Gebiss. Von den Molaren gibt es nur eine Generation. Eine Besonderheit stellt der **horizontale Zahnwechsel** der Elefanten dar. Diese entwickeln im Laufe ihres Lebens nacheinander 6 Backenzähne. Sie werden jeweils von hinten nach vorne geschoben und zwar in dem Maße, wie sich der in Gebrauch befindliche Backenzahn vorne abnutzt. Somit sind in jeder Kieferhälfte ein Backenzahn und ein mehr oder weniger weit vorgerücktes Stück des horizontal nachfolgenden Backenzahns zu finden. Ein horizontaler Zahnwechsel kommt auch bei den Seekühen vor.

Zur besseren Verwertung unterschiedlicher Nahrungsressourcen kann die Form einzelner Zahntypen stark variieren. Das gilt insbesondere für die **Backenzähne**, welche für die Zerkleinerung der Nahrung von entscheidender Bedeutung sind. So sind die Backenzähne von Grasfressern hochkronig (**hypodont**), während die der Fleischfresser eher niedrigkronig (**brachydont**) sind. Hochkronige Molaren sind bei Grasfressern als Anpassung an den hohen Kieselsäuregehalt der Nahrung und die damit einhergehende stärkere Abnutzung der Zähne zu verstehen. Manche Backenzähne können auch zeitlebens nachwachsen (Hasen und Wühlmäuse). Die Kaufläche der Molaren zeigt bei vielen Pflanzenfressern ein kompliziertes Relief, wobei die Oberflächenstrukturen von Ober- und Unterkiefermolaren jeweils genau zueinanderpassen (**Occlusion**). Beim Kauen werden die Backenzähne aber auch gegen die des Gegenkiefers bewegt, sodass für derartige Mahlbewegungen ein gewisser Spielraum vorhanden sein muss. Bei Wiederkäuern bewegt sich beim Kauen der Unterkiefer quer zur Schädelachse, und die Backenzähne des Oberkiefers sind breiter als die des Unterkiefers. Bei Ratten und Mäusen dagegen werden beim Kauen die Zähne von hinten nach vorne bewegt, die Backenzähne von Ober- und Unterkiefer sind annähernd gleich breit. Die Richtung der Mahlbewegung spiegelt sich auch in der Orientierung der **Schmelzfalten** wider, die bei Mäusen und Ratten quer und bei Wiederkäuern längs zur Schädelachse verlaufen. Insgesamt ermöglicht die ausgeklügelte Architektur der Backenzähne eine gründliche Zerkleinerung der Nahrung, bevor diese in den Magen-Darm-Trakt gelangt. Unterstützt wird das gründliche Zerkauen durch die Bewegungen der muskulösen Zunge und der Wangen, die beide dafür sorgen, dass die Nahrung mehrmals zwischen die Molaren gelangt. Zusammen mit der Entwicklung eines sekundären Gaumens, durch welchen gleichzeitiges Kauen und Atmen ermöglicht wird, sowie der Backentaschen und des Wärme isolierenden Haarkleides stellen die Zähne eine der Grundvoraussetzungen für die energieaufwendige homiotherme Physiologie der Säugetiere dar (S. 771).

Weitere **Spezialisierungen** stellen die **Schneidezähne der Nagetiere** dar. Diese sind sehr hochkronig und schärfen sich durch die spezielle Anordnung von Zahnschmelz, Dentin und Zahnzement selbst nach. Die **Stoßzähne der Elefanten** sind die umgebildeten Schneidezähne des Oberkiefers. Auch das „**Einhorn**“ des **Narwals** ist ein Schneidezahn. Bei Carnivoren bilden der 4. Praemolar des Oberkiefers und der 1. Molar des Unterkiefers die sogenannte **Brechschiere** ( $P_4/M_1$ , Abb. 10.4a), und die Eckzähne einiger Säugetiere können zu regelrechten **Fangzähnen** (Säbelzahntiger) oder **Hauern** (Warzenschwein) umgebildet sein. Zahnwale haben sekundär wieder ein homodontes Gebiss mit vielen einfach gestalteten kegelförmigen Zähnen entwickelt. Zuweilen spielen speziell geformte Zähne auch bei Paarungs- oder Revierverteidigungsverhalten eine Rolle (z. B. Zahndimorphismus bei Hundsaffen). Diese Beispiele verdeutlichen, dass die Form von Zähnen, insbesondere von Backenzähnen, viel über die Ernährungs- und Lebensweise des betreffenden Tieres verrät. Da Zähne aufgrund ihres harten Schmelzüberzugs außerdem sehr beständig sind und oft das einzige Überbleibsel ausgestorbener Säugetiere darstellen, sind sie in der **Paläontologie** eine der wichtigsten, häufig sogar die einzigen Informationsquellen.

## 10.2.6 Symbiose

Viele Tiere leben mit anderen Organismen auf einer trophischen, d. h. ernährungsbedingten, Basis in **Symbiose** (☞ Ökologie, Evolution). Dabei werden die Wirte von ihren Symbionten entweder direkt mit Nährstoffen oder aber mit Enzymen zum verbesserten Aufschluss der ingestirnten Nahrung versorgt.

Einzelzellige Eukaryoten, Schwämme, Cnidaria, Plathelminthen und Mollusken zeichnen sich oft durch einzellige intrazellulär lebende endosymbiotische Algen aus. Dabei kann es sich um Grünalgen handeln (Zoochlorellen, z. B. in der „grünen“ *Hydra* (*Chlorohydra*) oder im Plattwurm (*Convoluta roscoffensis*) oder um Dinoflagellaten (Zooxanthellen in Korallen oder Muscheln). Die Endosymbionten können **Photosynthese** betreiben und versorgen ihre Wirte mit verschiedenen Metaboliten (Sauerstoff und organische Verbindungen, hauptsächlich Kohlenhydrate). Sie erhalten ihrerseits  $\text{CO}_2$  und Stickstoffverbindungen (aus dem Protein- und Purinstoffwechsel). Bei Korallen und bestimmten Muscheln (*Tridacna*) fördern die Endosymbionten die Kalkskelettbildung. Die Bildung von ausgedehnten Korallenriffen wäre ohne die symbiotische Beziehung von Korallen und Zooxanthellen nicht möglich!

**Pogonophoren und chemolithoautotrophe Bakterien:** Generell gilt, dass das meiste Leben auf dieser Erde direkt oder indirekt von der Energie der Sonne abhängt. Diese wird durch die photosynthetische Aktivität mikrobieller und pflanzlicher Organismen nutzbar und über Nahrungsketten den heterotrophen Organismen zugänglich gemacht (☞ Ökologie, Evolution). Es gibt allerdings Ausnahmen von dieser Regel. Eine davon stellt die Lebensgemeinschaft um die in der Tiefsee gelegenen **hydrothermalen Quellen** dar. Das Wasser in der unmittelbaren Umgebung solcher hydrothermaler Quellen kann sehr heiß sein (bis zu 350 °C) und ist reich an  $\text{H}_2\text{S}$ . Hier siedeln sich  $\text{H}_2\text{S}$ -metabolisierende Bakte-