

De evolutie der Tand en bij de Mammalia.

DOOR

H. W. MARETT TIMS. B. A. Camb; M. D; M. Ch. Edinb.

Lector in Vergelijkende Ontleedkunde en Biologie.

Charing Cross Hospital. Medische School.

De oorsprong der samengestelde kronen van de kiezen der mammalia en hunne ontwikkeling uit den primitieven haplodont grondvorm is, onder de vele problemen in de vergelijkende odontologie, morphologisch en phylogenetisch, een van de meest belangwekkende. De belangrijkheid van dit vraagstuk ligt in het feit, dat de tanden, samengesteld als zij zijn uit de hardste weefsels in het lichaam, glazuur en dentin, de eenige overblijfsels leveren van menigen voorouderlijken vorm — althans voor zoover de tegenwoordige palaeontologie leert. Dit aangenomen zijnde, mag het niet onredelijk geacht worden, wanneer men verwacht, dat de geleidelijke evolutie der tandvormen licht werpen zal op den oorsprong en de onderlinge verwantschap der Mammalia. Dit laatste punt was een der onderwerpen van algemeene besprekingen, op het vierde Internationale Zoölogische Congres in 1899 te Cambridge aan de orde gesteld.

Men is het er vrijwel over eens, dat de reptiliën als de voorloopers van de mammalia beschouwd moeten worden, ofschoon verschillende schrijvers argumenten hebben aangevoerd, waaruit men zou moeten afleiden, dat hun afkomst amphibisch is.

De kenmerken van de pelvis der Mammalia en de homologen van de abdominale spieren der Monotremata besprekende, zegt Huxley in 1879:

„Het schijnt mij toe, dat wij in een pelvis als van de Salamandra nog eenen geschikten vertegenwoordiger hebben van het type, waaruit al de verschillende modificatiën, zooals wij die in de hoogere vertebrata aantreffen, hun oorsprong hebben gevonden.”

Eveneens vestigde Huxley de aandacht op het feit, dat de pectorale gordels der monotremata „evenzeer amphibisch als sauropsidisch zijn.” De carpus en tarsus van alle Sauropsida, met uitzondering van de Chelonia, zijn afgeweken van het urodele-type, terwijl die der Mammalia hiertoe direct terug te brengen zijn.

Professor Marsh wijst er eveneens op, dat de condylische schedel in geen enkel werkelijk reptiel gevonden wordt, „Ofschoon het tegendeel beweerd is geworden. Wat het dichtst hier nabij komt, is, waar een enkele bifide condyle gevonden wordt, hartvormig met de twee loben beneden ineenloopende, zooals bij enkele reptiliën en eenige weinige vogels gevonden wordt, doch niet gescheiden, zooals bij mammalia en amphibiën.” Daarenboven heeft Hubrecht aangetoond, dat het ei der mammalia meer het amphibische type nabij komt dan het reptilische. Dr. Gadow, daarentegen, acht het boven redelijken twijfel verheven, dat de mammalia ontstaan zijn uit de eene of andere reptiel-soort („de pogingen hen van amphibiën te doen afstammen, zonder tusschenkomst der reptiliën, zijn even ongegrond als zij waardeloos bleken”).

Dat de mammalia oorspronkelijk afstammen van vertebrata, die eene algeheele bedekking hadden in den eenen of anderen vorm van huid-aanhangsel, misschien gelijkende op die der bestaande elasmobranchen, is mijns inziens zeker. Dat

zulke aanhangsels de natuur van tanden hadden, blijkt uit hunnen vaso-dentinen bouw in verscheidene fossiele vormen. De oudste volwassene van de bekende, door longen ademende vertebrata zijn de Stegocephala, afkomstig uit de lagere steenkool-houdende lagen van West-Europa.

Deze vertoonen, zooals door Smith Woodward wordt opgemerkt, „Veel punten van overeenkomst met de palæozoische crossopterygische visschen, wat hun dentitie en den uitwendigen vorm van den schedel betreft.” Vele van de crossopterygii waren meer of minder volkomen bedekt met huid-aanhangsels, en een „soort van buik-pantser, bestaande uit kleine, elkander overdekkende schubben, is bijna algemeen onder hen, terwijl sommige zelfs van een rugpantser voorzien zijn.”

Bij de Mammalia wijst verder de aanwezigheid van haar of bont aan de buitenzijde van het lichaam terug op den oorspronkelijken toestand, want, zooals Huxley zegt: „het schijnt voor mij boven allen twijfel verheven, dat tanden en haren homologe organen zijn.”

Er is dus alle reden om aan te nemen, dat de Mammalia oorspronkelijk geenen visch-vormigen praecursor hadden, terwijl zij eene algeheele bedekking van tandvormige aanhangsels bezaten.

In den loop der evolutie hebben deze verschillende wijzigingen ondergaan, terwijl die, welke hun tanden-natuur behielden, meer beperkt bleven tot zeker gebied. Bij sommige bestaande vischsoorten worden deze laatste geenszins alleen in de kaken gevonden, maar ook, zooals bij sommige van de Teleosteana, aan alle beenderen van den bek en eveneens aan het tongbeen en de kieuw-bogen. Gaat men evenwel de gewervelde dieren na, dan worden zij zeldzamer en alleen gevonden aan de maxillae, de prae-maxillae, de mandible en aan het verhemelte (de vomerine tanden der

amphibiën); deze laatste zijn bijna verdwenen bij het fossiel Theriodontia en ontbreken bij de meeste bestaande reptiliën en mammalia.

Bij deze geleidelijke beperking van bestaans-gebied is er tevens eene specialiseering van de tanden zelve, welke terzelfdertijd nauwkeuriger wordt.

Dat deze specialiseering beperkt zou zijn tot die dieren, welke in rechte linie van vertebrata afstammen, is niet het geval, daar b. v. de tanden van de Labyrinthodont veel meer samengesteld zijn dan die van eenig zoogdier. Bij visschen worden de tanden zoowel aan de binnen- als aan de buitenzijde der kaken gevonden en, wanneer zij afgesleten zijn, vervangen door nieuwe, waardoor een polyphydontischen toestand geboren wordt. Bij de reptiliën zijn zij gewoonlijk pleurodont of acrodon in hun wijze van aanhechting, ofschoon bij de Crocodilia zoowel als bij de Mammalia de thecodontische aanhechting de gewone is.

Het type van den primitieven tand was de haplodont, of enkele kegel; en het doel van deze verhandeling is te trachten van dezen vorm uit, de evolutie na te sporen der samengestelde kronen van de kiezen der mammalia.

Samengestelde tanden worden volstrekt niet alleen bij Mammalia gevonden, daar men ze evenzeer bij visschen, reptiliën en amphibiën aantreft. Bij de eerste haaien vindt men samengestelde tanden, ontstaan door de samengroeiing van oorspronkelijk gescheiden tandpunten. Bij de Cochliodontidae van de Boven-Palaeozoische heeft, naar men gelooft, niet alleen een samengroeiing van deze rij plaats, maar ook van die der opeenvolgende rijen. Waarschijnlijk hebben in vroegere geologische perioden nog andere wijzen van aaneengroeiing der tanden plaats gevonden. De Notidanidae van de Jurassische, Krijt- en Pliocene perioden wijzen een zoodanige progressieve vermeerdering

in het aantal tandpunten aan, dat de concrescentie-hypothese hoogst onwaarschijnlijk wordt. Daarentegen heeft, van de bestaande vischsoorten, Semon aangetoond, dat samengroeiing van tandpunten plaats vindt bij den *Ceradotus*; en professor Graham Kerr zegt, dat hij, na onderzoek, de waarheid van deze bewering moet erkennen, hoewel hij geen sporen van concrescentie heeft kunnen ontdekken bij de *Lepidosiren*. En aan den anderen kant, bij de reptiliën, hoewel eene homodonte dentitie van een haplodont type hier regel is, zoo wordt toch bij den bestaanden *Sphenodon* en in verscheidene van de Permische en Triassische soorten, een heterodenten toestand aangetroffen.

Harrison heeft aangetoond (10) dat in de ontwikkeling van de tanden van den *Sphenodon* duidelijk sporen van concrescentie zijn waar te nemen. Onder Mammalia van lateren tijd wordt de haplodont, ofschoon samengestelde kiezen vrijwel algemeen zijn, aangetroffen in soorten als de *Delphinus*. Verschillende theoriën zijn in den loop der tijden opgeworpen, om de evolutie van de molaren der Mammalia uit dezen eenvoudigen oer-vorm te verklaren. De meeste dezer theoriën zijn te bekend om nadere toelichting te behoeven; wij zullen er dus alleen naar verwijzen, waar onze kritiek dit noodig maakt.

De eerste poging, om de tanden der Mammalia systematisch te beschrijven, werd gedaan door Cuvier (3) in 1825. Owen ging daarop met deze studie voort en vermeerderde onze wetenschap aanmerkelijk. Voor zoover ik heb kunnen nagaan was Gervais (8) de eerste, die een theorie opwierp en het licht deed zien ter verklaring van de molaire evolutie (1854). Feitelijk was zijn theorie die, welke thans bekend is als de concrescentie-theorie en die fusie aanneemt van een aantal reptiel-kegels, wier toppen gewijzigd zouden zijn in de verschillende punten van de

molaren der Mammalia. Andere onderzoekers gingen in dezelfde richting voort, met name Gaudry (7) in 1878 en Dybowski (4) in 1889. Ofschoon deze schrijvers veronderstelden, dat genoemde theorie gold voor de molaren der zoogdieren in het algemeen, hadden zij toch meer in het bijzonder het oog op de unguolata en de proboscidea. Onder de onderzoekers van jongeren datum moeten genoemd worden Röse, die beweert in de tanden van het Cameleon uitsteeksels gevonden te hebben, welke het fusie-proces ondergingen (23), en Kükenthal, die hetzelfde beweert van de rudimentaire molaren van den walrus (14). Deze laatste beschouwt het feit, dat de tanden der cetacea, wanneer de punten van elkaar gespleten worden, uiteenvallen, als een bewijs voor de juistheid van zijn standpunt, *het tegengestelde dus van het evolutie-proces*. Hij noemt ook de multituberculata, wier tanden waarschijnlijk door een samengroeiing zouden zijn ontstaan, niet alleen van tanden derzelfde dentitie, maar van verschillende dentities; hierin zou dan tevens een verklaring gevonden moeten worden voor de dwars-liggende drie rijen tandpunten, welke zoo vaak aangetroffen worden bij deze mesozoïsche soorten, terwijl hij de molaren der Mammalia van hooger orde, met hunne dwars-liggende rijen van twee tandpunten, zou willen beschouwen als voorbeelden van een fusie der melk- en der permanente dentities. Voor zoover ik kan nagaan, heeft men deze theorie niet aangenomen als een verklaring voor de samengesteldheid der praemolaren, tenzij men, doorredeneerende, deze wil houden voor een antero-posterieure fusie van de tandpunten eener enkelvoudige dentitie.

M. F. Woodward (31) komt tegen deze conclusies uit een embryologisch standpunt op. Hij zegt, dat deze opvatting „Geen steek houdt voor alle mammalia, want, waar beweerd wordt, dat linguale voortzetting der dentale lamina

de „anlage” der plaatsvervangende tanden is, daar kan men eveneens zien, hoe bij sommige mammalia dit deel geheel apart blijft van den volgroeiden molaar en ten slotte langzamerhand zich geheel afscheidt, omdat de groeikracht hem ontnomen wordt door den grooteren en eerder tot ontwikkeling komenden tand.”

Ieder, die practische ondervinding heeft op het gebied der tand-woording, zal de gegrondheid van Woodward's beweren terstond moeten erkennen.

In vroegere geschriften heb ik de juistheid van de crescentie-hypothese niet kunnen toegeven; later evenwel ben ik er toe gekomen haar te aanvaarden, zij het dan ook niet in die zelfde mate als Kükenthal e. a. Een antero-posterieure fusie van de tanden derzelfde dentitie schijnt thans voor mij de eenigste oplossing, waar het geldt den tweevoudigen aard der ware molaren van de meeste mammalia en dien der samengestelde kiezen van de knaagdieren en fossiele multituberculata te verklaren. De herhaling, om zoo te zeggen, van de ontwikkeling der anterieure en posterieure helften van de molaren der knaagdieren maakt deze verklaring voor mij hoogst waarschijnlijk, ofschoon ik tot nu nog geene werkelijke fusie van glazuur-kiemen heb waargenomen. Het is zeer goed mogelijk, dat men op dit vroegere stadium voorheen weinig acht heeft geslagen, zoodat er thans alle sporen van verloren zijn gegaan. Hetzelfde geldt wellicht voor de ungulata en de proboscidia.

Kükenthal's toepassing van deze hypothese op de molaren der mammalia van hooger orde is, voor zooverre zij betrekking heeft op de fusie van tanden van verschillende dentities, naar mijn oordeel onhoudbaar.

De aanhaling van Woodward, hierboven gegeven, bewijst genoeg tegen de linguale benedenwaartsche groeiingen der dentale lamina en dezelfde opmerking geldt met gelijke

kracht voor de labiale benedenwaartsche groeiingen, waar deze duidelijk afgescheiden zijn en geen deel nemen in de formatie van een uitwendig cingulum, waarvan verscheidene gevallen zijn aan te wijzen. Bij de concentrische epitheliale lichamen van *Cavia*, *Canis*, *Gymnura* en *Ornithorynchus* hebben wij, naar het mij voorkomt, de laatste sporen eener verdwijnende dentitie, die aan de kiezen moet zijn voorafgegaan, hetgeen valt op te maken uit hunne labiale positie. Deze lichamen blijven geheel afgescheiden van de tanden zelve en toonen geen neiging tot fusie.

Men behoeft weinig of geen gewicht te hechten aan het afscheidings-proces van de molaren der cetacea als bewijsgrond. Dat er in de concrescentie-theorie op zich zelf niets bepaald onwaarschijnlijk is, is waar; zelfs zou het korter worden der kaken, hetwelk zoo algemeen voorkomt, gemakkelijk kunnen wijzen op eene antero-posterieure fusie, ofschoon het moeielijk is zich krachten te denken, welke eene laterale fusie van eene opeenvolgende dentitie zouden teweegbrengen.

Dat fusie wel plaats vindt bij de tanden van andere gewervelde dieren, is reeds aangetoond. En ook mag men de bewijsstof door *A m e g h i n o* bijgebracht geenszins veronachtzamen, aangezien de overeenkomst tusschen het aantal punten van de tanden der mammalia en het aantal tanden afzonderlijk, treffend is (1).

Ik voor mij, wanneer ik alle voorhanden zijnde bewijsmateriaal naga, ben geneigd de concrescentie-theorie aan te nemen in zooverre het betreft eene antero-posterieure fusie der tandpunten in het werkelijke molaar-gebied alleen, maar ik kan op het oogenblik, in deze of in andere vormen nog geen voldoende bewijs vinden voor eenige laterale fusie.

De Trituberculaire theorie werd in 1873 door *C o p e* opgeworpen (2) en is sinds dien tijd de meest algemeen be-

kende theorie, aangaande de tand-wording geworden, hetwelk voornamelijk te danken is aan de groote openbaarheid, die H. F. Osborn, Scott, Earle, Allen, Wortman en andere Amerikaansche morphologen er in hunne geschriften aan hebben gegeven. Ook op het Europeesche continent heeft zij veel aanhangers gevonden met name in Zittel, Rutimeyer en Schlosser. De schrijvers Röse, Leche en Tæker hebben haar van een embryologisch standpunt bekeken en schijnen haar ook aangenomen te hebben, hoewel onder eenige meerdere reserve. In Engeland is deze theorie niet zoo geredelijk als juist aangenomen. Sir William Flower en Lydekker schijnen wel aanhangers er van te zijn, doch bij de meerderheid der Engelsche auteurs, waaronder Forsyth Major, Smith Woodward, M. F. Woodward en E. S. Goodrich, heeft het Trituberculisme geen genade kunnen vinden.

Bij het onderzoek naar de houdbaarheid van deze hypothese kan men van tweëerlei standpunt uitgaan: het embryologische en het palaeontologische.

Men heeft de tand-wording nagegaan bij afzonderlijke leden van een groot aantal familiën der zoogdieren, waarbij men bijzondere aandacht wijdde aan de wijze van ontwikkeling der tandpunten. Röse heeft de primaten (21) en de buideldieren (22) nagegaan. Tæker de ungulata (25), terwijl ik zelf de tand-wording onderzocht heb bij de carnivoren (27), knaagdieren (28) en meer onlangs bij den mensch; M. F. Woodward heeft hetzelfde gedaan bij de insectivoren (32). De resultaten vertoonen eene opmerkswaardige overeenkomst.

Met uitzondering van twee insectivoren, de Centetes en de Eriacus, ontwikkelt de protofoon zich nergens het eerst, zooals zou moeten gebeuren, indien ontogenie op eenigerlei wijze van phylogenie een herhaling was, zoodat, behalve

bij de genoemde beide uitzonderingen, de paracoon en de protoconide m. a. w. de voorste uitwendige kegel altijd het eerst te voorschijn komt. Deze opmerkenwaardige uniformiteit kan geen zuiver toeval zijn, en kan, naar het mij voorkomt slechts tot ééne gevolgtrekking leiden nl., dat de paracoon en de protoconide homologe tandpunten zijn, en dan moeten opgevat worden als de primitieve reptiel-kegel, zooals het eerst door R ö s e is verondersteld (21); voor zoover ik dit bij W i n g e (30) kan nagaan, komt ook hij tot deze gevolgtrekking. Wat de boven genoemde beide uitzonderingen betreft bij de insectivoren, de Centetes en de Ericulus beweert men, dat de protocon der molaren zich het eerst ontwikkelt. Deze tandpunt wordt zoo genoemd van een trituberculair standpunt, maar er is alle reden tot twijfel of zij in werkelijkheid de homologe is van den protocon der meeste andere Mammalia. Wanneer men de tanden van die beide soorten onderzoekt, blijkt het, dat de zoogenaamde paracoon en metacoon aan de buitenzijde van den protocon liggen en van denzelfden aard schijnen te zijn als de uitwendige cingulum-tandpunten, zooals men die sterk ontwikkeld vindt bij den Otocyon onder de carnivoren en bij de Talpa en Chrysochloris onder de insectivoren.

Van de drie laatstgenoemde dieren heeft men alleen bij de Talpa de tand-wording nagegaan en bij deze is het de paracoon, die het eerst te voorschijn komt. Een vergelijking tusschen de molaren van de Talpa en de Centetes maakt het voor mij waarschijnlijk, dat de zoogenaamde protocon van deze laatste werkelijk de homologe tand is van den paracoon van de Talpa, welke conclusie volkomen overeenstemt met wat Woodward leert, en slechts een wijziging is van de opvatting door Mivart in 1868 gehuldigd (15); deze conclusie heeft men evenwel tot nu toe nog verre van algemeen aangenomen. Blijkt het, dat deze

interpretatie de juiste is, dan vallen alle molaren der insectivoren in één lijn met die van andere Mammalia, welke men tot nu toe van een embryologisch standpunt heeft bestudeerd.

Het was noodzakelijk een weinig langer bij dit punt te blijven stilstaan, omdat Professor Osborn in een geschrift, getiteld „Trituberculisme” en gewijd aan de nagedachtenis van Professor Cope, in Woodward's werk over de tandwording bij de insectivoren verder bewijs vindt voor deze theorie. Professor Osborn citeert uit het eerste gedeelte van Woodward's werk, waar deze de wijze van ontwikkeling der tandpunt bij de Centetes en Chrysochloris behandelt, en waarin hij beweert, dat de z. g. n. protocon het eerst te voorschijn komt; maar hij vergeet er bij te vermelden, dat Woodward verder in zijn werk zich vrij lang bezig houdt met de kwestie der homologie van den protocon bij deze soorten met den paracon bij andere insectivoren, en waarbij hij o. a. zegt (pag. 588): — „Wat betreft de trituberculaire boven-molaar van de Centetidae moet ik aannemen, dat de belangrijkste kegel van deze tandensoort, gewoonlijk als protocon aangeduid, in werkelijkheid de paracon was”; en iets verder, bij de recapitulatie zijner conclusie, verklaart hij duidelijk, dat „De voorste buitenste kegel of paracon boven en de protoconide beneden, de primitieve kegel is zoowel bij molaren als bij praemolaren.” Zoodat de conclusie door Osborn getrokken uit de insectivoren niet overeenkomt met die van Woodward zelve, welke lijnrecht tegenover de Cope-Osborn theorie stond.

Daarbij, reeds vroeger heb ik aangetoond (27), dat in d. pm. 4 van den hond en m. 1 van een soort als de *Cyon rutilans*, de protocon afwezig is. En ik heb nog verschillende andere bewijzen hieraan toegevoegd, ontleend aan embryo-

logy en vergelijkende morphology, welke beide, naar het mij toeschijnt, gekant zijn tegen de trituberculaire theorie. Bovendien komt het mij voor, dat de palaeontologie, waar de voorstanders van bedoelde theorie hunne grootste kracht in vinden, bijzonder ontoereikend is. In de eerste plaats zijn de fossiel-vormen hoofdzakelijk alleen te onderkennen aan de onderkaken, en nochtans is men het er algemeen over eens, dat de tanden aan de bovenkaak het best hun primitieve karakter behouden.

Het grootste gedeelte van deze fossielen is gevonden in dezelfde lagen en de bewijsvoering, dat de phylogenetische gevolgtrekking die is, welke door de aanhangers der trituberculaire theorie wordt voorgestaan, schijnt mij aan grooten twijfel onderhevig. In vroegere geschriften heb ik deze kwestie meer in bijzonderheden behandeld en het is dus niet noodig hier in herhaling te treden; maar ik ben nog steeds van meening, dat de palaeontologische bewijsvoering even gebrekkig is als de embryologische nadeelig, en de afwezigheid van elk bewijs ten gunste van de veronderstelde opeenvolging der tandpunten, hetwelk het fundament is van bedoelde theorie, is eene onoverkomelijke moeilijkheid, althans bij den tegenwoordigen stand onzer wetenschap.

De *Multituberculaire-theorie*, opgeworpen door For-syth-Major (5) in 1893, over de evolutie der molaren bij de knaagdieren, heeft maar weinig aanhang gevonden. Dat deze theorie zou gelden voor de praemolaren van de orden als buideldieren, carnivoren, insectivoren en primaten met hunne voltallige dentitie is nauwelijks aan te nemen.

Wat er tegen deze theorie is aan te voeren, is reeds vroeger door mij weêrgegeven (17), met deze beperking evenwel, dat zij wel zou kunnen gelden voor monotremen, rodentia en ungulata. Sedert heb ik de tand-wording bij de rodentia nagegaan en ben tot de conclusie gekomen, dat

de multituberculaire oorsprong voor hen moet worden aangenomen. Het schijnt, dat Tæker's werk over de tandwording bij de ungulata tot eene gansch andere uitkomst voert en het zou belangwekkend zijn de kwestie nogmaals in zijn geheel na te gaan in het licht van meer recente ontdekkingen.

Na aldus in het kort de meest belangrijke hypothesen met betrekking tot de evolutie der molaren en praemolaren te hebben nagegaan, zonder dat wij een van deze als afdoende hebben kunnen aannemen, waag ik het eene nieuwe theorie op te werpen, welke, naar het mij voorkomt vrij wat dichter staat bij eene juiste interpretatie van de bekende feiten.

Deze hypothese is gegrond op de belangrijke rol, die het cingulum speelt bij de voortbrenging zoowel als bij de ontwikkeling der tandpunten. Dat dit cingulum een bijzonder oude vorm is, valt niet te betwijfelen, gelijk dit ook zoo goed uitkomt bij de Anomodontia, b. v. de Nythosaurus.

Bovendien in de eerste ontwikkeling der tanden van bestaande Mammalia, is het naar verhouding van grooten omvang. In den primitieven reptiel-toestand schijnt het het grondvlak van den oorspronkelijken haplodont-kegel omgeven te hebben, maar in het evolutie-proces is dat gedeelte van het cingulum, hetwelk aan de buitenzijde van den primairen kegel lag, het buitenste cingulum dus, bij de meeste mammalia grootendeels verdwenen, ofschoon zijn positie gewoonlijk aangegeven kan worden door eene kleine, in de lengte gevormde, ronde verhevenheid. De uiteinden van het binnenste cingulum vertoonen kleine tandpunten, van voren en van achteren, een triconodont-tand, zooals aangetroffen wordt bij het Triassische *Dromatherium Amphilestes* en den *Microconodon*, en bij de praemolaren van de *Amphitherium Prevostii* van de Stonesfield Slate, zooals deze door Owen (19) en

Goodrich (9) beschreven zijn. Een volkomen gelijksoortigen tand vindt men in de melksnijtanden van den hond, zooals hierboven reeds aangegeven is. (27). Bij een vergroting van deze voorste en achterste tandpunten zou er een tand ontstaan met drie, bijna gelijke in dezelfde rij geplaatste tandpunten, zooals die bestaat bij het fossiel Triconodon en bij de praemolaren van de bestaande felidae (fig. 1 en fig. 2 B). De oorsprong van deze en andere tandpunten en vervolgens hun groei is waarschijnlijk het gevolg van mechanische oorzaken.

In den loop der verdere evolutie en specialiseering der kiezen is er bij sommige soorten een neiging om de voorste cingulum-tandpunt te doen verdwijnen, zooals bij den boven-slagtand van den hond en den beer (fig. 2 A), terwijl bij den tijger de voorste en achterste cingulum-tandpunt beide zeer groot zijn. De voorste wordt aangetroffen en wel zeer groot bij den beneden-slagtand van *Ursus* en *Meles*; zij is in verhouding kleiner bij *Lutra*, *Herpestes*, en *Canis*, terwijl zij bij *Felis* geheel ontbreekt. De zogenoemde protocoon der praemolaren, waar hij bestaat, rust op het binnenste cingulum; hij is in werkelijkheid een binnenste cingulum-tandpunt, ontwikkeld door mechanische krachten; waar dit cingulum geheel of bijna geheel verdwenen is, daar wordt geen protocoon gevonden, zooals b. v. bij pm 4 van *Cyon rutilans* en bij de voorste praemolaren der meeste mammalia.

Het buitenste cingulum verdwijnt gewoonlijk, terwijl het slechts eene geringe, in de lengte gevormde verhevenheid langs den buitenkant van den tand achterlaat om zijn ligging aan te geven; maar bij *Peralestes*, *Otocyon* en de *Centetidae* blijft niet alleen het buitenste cingulum bestaan, maar vertoont zelfs duidelijk gevormde tand-punten. De oorzaak hiervan is zeer moeielijk te vinden. Men heeft verondersteld (32),

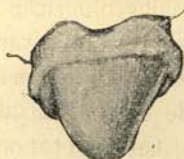


Fig. 1.

Hyaena boven derde praemolaar. Buccale zijde vertoonende uitwendig cingulum en kleinen voorsten en achtersten cingulum-knobbel.

(Zoöl. Mus. Univ. Cambr.)

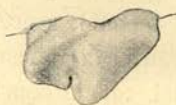


Fig. 2A.

Boven vierde praemolaar. Canis fam. met uitwendig cingulum en slechts achtersten knobbel. (Zoöl. Mus. Univ. Cambr.)

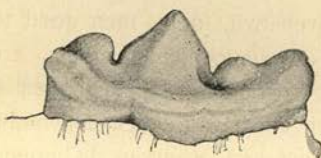


Fig. 2B.

Boven vierde praemolaar. Felis tigris met uitwendig cingulum en buitengewoon ontwikkelden voorsten en achtersten cingulum-knobbel.

(Zoöl. Mus. Univ. Cambr.)

dat dit „voor insectenetende dieren van nut was.” Maar dit zou niet van toepassing zijn op den carnivoor *Otocyon*; en aangezien deze toestand bij de meeste insectivoren *niet* wordt aangetroffen, schijnt deze samenstelling niet gelukkig. En ook kan het zijn oorzaak niet vinden in de mechanische stimulatie veroorzaakt door het in elkander sluiten der tanden bij gesloten kaken, daar de buitenste cingulum-tandpunten bij deze dieren even sterk geprononceerd zijn bij de tanden der boven- als bij die der benedenkaak.

Tot zooverre is er overeenstemming waar te nemen tusschen

deze theorie en de embryologische en palaeontologische bewijsvoering in zake de evolutie van de praemolaren der Mammalia, n.l., dat de paracoon den reptilischen haplodontand voorstelt en in de tanden van alle soorten, welke tot nu toe bestudeerd zijn, het eerst tot ontwikkeling komt. Ten slotte heeft ook Scott (24) nog aangetoond, door een vergelijking van de fossiel-soorten, dat deze kegel ook phylogenetisch de oorspronkelijke kegel is.

En nu doet de vraag van zelf zich voor: Ontwikkelen de molaren zich volgens hetzelfde proces als de praemolaren? Scott (loc. cit.) komt, alleen door bestudeering van palaeontologisch bewijs-materiaal, tot de conclusie, dat dit niet het geval is. Deze gevolgtrekking schijnt op het eerste gezicht in strijd met de embryologische resultaten.

Wanneer men de ontwikkelings-geschiedenis van de ware molaren beschrijven wil, doet men goed te beginnen met een studie van de verschillende stadia, zooals die bij de rodentia worden gevonden. Deze tanden komen eerst te voorschijn in den vorm van eenen eenvoudigen kegel, omgeven door een cingulum, waarvan de buitenste en binnenste deelen het krachtigst uitkomen.

De primaire kegel roept ten slotte het voorst-buitenste gedeelte van den volgroeiden tand te voorschijn, die dus op morphologische gronden beschouwd kan worden als de paracoon, ofschoon de afzonderlijke tandpunten van den tand verdwijnen, zelfs vóór deze is uitgekomen. De tandkiem groeit zoodanig, dat zij eene achterste helft doet ontstaan, die gelijkvormig is aan de voorste helft, doch niet van gelijke grootte; er is, feitelijk, eene antero-posterieure reduplicatie. Hiermede wordt naar alle waarschijnlijkheid een bewijs geleverd ten gunste van de concrecentie-theorie, ofschoon ik nog nimmer werkelijk de fusie heb waargenomen van twee afzonderlijke glazuur-kiemen; niettemin is het zeer

goed mogelijk, dat bij zulke primitieve vormen als gevonden worden bij de rodentia, welke bijna onveranderd teruggaan naar het onder-Eoceen tijdperk, de eerste phases in de tandwording verkort zijn geworden.

De rodentia-molaren zijn volgens de hypothese, die wij thans behandelen, een eenvoudig oer-type, waarin twee primaire kegels, met hun binnen- en buitencingulum, samengegroeid zijn; het buitenste cingulum verdween na eenigen tijd, vóór de tand was doorgebroken. De molaren van het meerendeel der rodentia schijnen afkomstig te zijn van de fusie van twee primitieve kegels, maar in zeer enkele gevallen, zooals bij de *Arvicola Amphibius*, mag men, te oordeelen naar den volgroeiden tand, aannemen, dat er oorspronkelijk vier bij betrokken waren; als een overgangstoestand, daar tusschenin, leveren de achterste bovenmolaren van de *Mus* en *Cricetus* en de achterste tanden van de mandibulairen ramus van den *Gerbillus indicus* bewijs voor de samengroeiing van drie primaire kegels. Het zou van zeer groot nut zijn de tandwording bij zulke soorten na te gaan.

Bij de *Multituberculata*, die ik met *Forsyth-Major*, beschouw als de voorloopers der rodentia (1), schijnt er volgens deze hypothese een fusie te zijn van hetzelfde primitieve tand-type, maar hierbij is, zooals verwacht kon worden, het buitenste cingulum bij de meeste soorten nog niet verdwenen, hoewel bij sommige soorten der *Polymastodontidae* het proces reeds begonnen is, b.v. bij de *P. tabensis* en in m. 2. van *Meniscoessus* (18). De verdere complicatie bij bestaande rodentia vindt haar grond in de involutie van het glazuur; hetgeen bij de *Multituberculata* niet gevonden wordt, daar hier de verdere samengesteldheid van tandvormen is teweeggebracht door een vermeerdering van het aantal tanden; die samengegroeid zijn. Het aantal van

zoodanige hierbij betrokken tanden schijnt voor verschillende gevallen niet hetzelfde te zijn. Bij de *Ctenacodonpotens* schijnen er vier te zijn, terwijl er bij den *Polymanstodon attenuatus* op zijn minst zeven of acht worden gevonden, zoodat de zoogenaamde ware molaren van de Rodentia en de Multituberculata met hetzelfde algemeene type overeenstemmen als de praemolaren van de overige Eutheria; immers alle hebben de neiging het buitenste cingulum te doen verdwijnen. Het verschil is alleen, dat bij de praemolaren de



Fig. 3A.

Kroonvlakte eerste bovenmolaar *Cyon rutilans*.
(Zoöl. Mus. Royal Coll. Sci. London.)

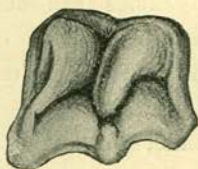


Fig. 3B.

Kroonvlakte met afgeslepen molaar *Anchitherium*.
(Naar Flower en Lydekker.)

voorste en achterste tandpunten ontwikkeld zijn uit resp. achterste en voorste gedeelten van het omringende cingulum; bij de molaren heeft eene antero-posterieure fusie van oorspronkelijk gescheiden tanden geleid tot de verdwijning van deze deelen en het multituberculaire-model te voorschijn geroepen.

Bij vergelijking van Tæker's verklaring der ontwikkeling van den ungulaat-molaar (26) met hetgeen mijn eigen onderzoekingen bij de Cavüdae mij geleerd hebben,

komt het mij voor, dat de bedoelde hypothese ook hier evenzeer van toepassing is. Bij het grootste deel der ungulata kunnen de molaren eveneens voortgekomen zijn uit de samengroeiing van twee oorspronkelijk gescheiden tanden. Zulk een primitief type met slechts geringe verdere complicatie vindt men bij de niet afgeslepen molaren van den *Anchitherium* van de Onder Eoceen (fig. 3B) terwijl de corresponderende ongebruikte tanden van het tegenwoordige paard slechts geringe verdere wijzigingen vertoonen, behalve wat aangaat vergrooting en meerdere ontwikkeling van het binnenste cingulum. Een vergelijking van deze tanden met die van de rodentia *Cavia* en *Lepus* wijst op eene algemeene gelijkheid van type, ofschoon bij deze laatste soorten de tanden veel meer antero-posterieur ineengedrukt zijn. Van de grootere samengesteldheid der kiezen van het knaagdier *Muridae*, door email-involutie veroorzaakt, vindt men een



Fig. 4A.

Kroonvlakte molaar en praemolaar. *Nemorhadus gora*.
(Zoöl. Mus. Univ. Cambr.)



Fig. 4B.

Kroonvlakte eerste bovenmolaar *Canis aureus*.
(Zoöl. Mus. Royal Coll. Sci. London.)

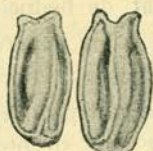


Fig. 5A.

Kroonvlakte molares Konijn $\times 4$. (Zoöl. Mus. Univ. Cambr.)

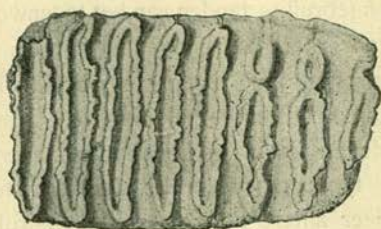


Fig. 5B.

Kroonvlakte molaar *Elephas antiquus* gevonden Cambridge mergel $\times \frac{1}{2}$.
(Zoöl. Mus. Univ. Cambr.)

analoog geval bij de tanden van die buitengewoon belangwekkende soort *Hyrax Capensis* en bij die van den rhinoceros, terwijl de meer bunodonte molaren der Suidae vergeleken kunnen worden bij de onversleten tanden der Hystricidae. Het model van tand, zooals dit gevonden wordt bij de Bovidae en de Cervidae schijnt bij de knaagdier-soorten weinig aangetroffen te worden, maar de wijze, waarop zij zich ontwikkelen schijnt ongeveer gelijk te zijn aan die van de meer samengestelde tanden der Carnivoren, gelijk duidelijk blijkt bij den *Canis aureus* (fig. 4), en waarop wij later nog terugkomen.

Bij de molaren der Proboscidea vinden wij analogie tusschen de tanden van het fossiel *Polymastodon* en de tegenwoordige Caviidae en Leporidae; n.l. eene samengroeiing van een aantal tanden met belangrijke antero-posterieure samendrukking, doch geene verdere complicatie als gevolg van het

ontstaan van cingulum-tandpunten of van email-plooiingen. De welbekende molaren van den Olifant en den Mastodon (fig. 5 B) hebben verscheidene overdwarse rijen, twee aan twee, waarvan men ieder kan beschouwen als het complete cingulum te zijn van een oorspronkelijk gescheiden tand, in de lengte samengedrukt en in de dwarse doorsnede aanmerkelijk verlengd.

Gaat men de molaar-wording bij den hond na in het licht der kennis bij het bestudeeren der rodentia verkregen, dan schijnt dezelfde verklaring volkomen gerechtvaardigd.

De verklaring van den toestand der praemolaren bij de carnivoren is met de cingulum-tandpunt-hypothese gemakkelijker genoeg; maar grooter moeilijkheid baarde het, deze ook toe te passen op de molaren. De twee voornaamste buitenste kegels zouden aldus verklaard kunnen worden, wanneer niet tegelijkertijd afzonderlijke en duidelijk gevormde voorste en achterste cingula aanwezig waren.

Wanneer men echter de antero-porterieure fusie van afzonderlijke haplodont-kegels derzelfde rij met hun cingula aanneemt, verdwijnt, naar het mij voorkomt, dit bezwaar. De twee voornaamste buitenste kegels der molaren, welke zoo algemeen aangetroffen worden bij de mammalia, wijzen op twee oorspronkelijk gescheiden haplodont-tanden, waarbij de tegenoverliggende cingula samengegroeid zijn en den tand tusschen de voornaamste kegels hebben doen ontstaan; het voorste cingulum van de voorste, en het achterste cingulum van de achterste helft zijn blijven bestaan als corresponderende deelen van den volgroeiden tand. Bij de insluiting van de overlansche rij tandpunten in de tanden der boven- en onderkaken zijn de binnenste cingula binnenwaarts ingedreven, waardoor zij een meer in overdwars verlengden tand vormden, die dienovereenkomstig een oppervlak bezat, dat zich beter tot vermalen leende. Zulk een eenvoudigen

vorm van tand vindt men nog bij de *Perameles*, de *Perigale* en een groot aantal andere buideldieren; zoo ook bij den primitieven molaar van den *Cyon rutilans* (fig. 3 A.)

Tegelijk met de meerdere verwijdering van het binnenste cingulum van de primaire kegels in eene mesiale richting, valt er eene geleidelijke vermeerdering van het aantal tandpunten waar te nemen, welke alle zich ontwikkelen in de tusschenliggende ruimte; de oorzaak van hun ontstaan moet zeker gezocht worden in de mechanische stimulatie, die in het leven geroepen wordt, wanneer de tanden der beide kaken met elkander in contact komen.

Onder de honden wordt dit bijzonder sterk aangetroffen bij de molaren van den jakhals (*Canis aureus*) (fig. 4 B).

Het is onnoodig nog verder na te gaan, in hoeverre deze theorie ook van toepassing is op de andere zoogdieren, Ik kan volstaan met te zeggen, dat ik, wat mij het moeilijkst te verklaren toescheen, heb behandeld, en dat de tanden der Insectivoren, Cheiroptera en Primata geene bijzondere moeilijkheden opleverden.

Thans moeten wij andermaal terugkeeren tot de vraag, door *Scott* opgeworpen: Maken de molaren en de praemolaren eenzelfde proces van evolutie door? Het antwoord, dat op deze vraag in verband met het hierboven aangevoerde gegeven moet worden, is, dat dit wel het geval is, zoolang zij in hunne eerste periode van ontwikkeling verkeeren, doch dat zij later eene verschillende richting inslaan.

Bij de praemolaren is er geen voldoende bewijs van samengroeiing, maar bij den groei van het cingulum en het ontstaan daarop van secundaire tandpunten, specialiseeren zij zich in hun eigen rij, vooral aan den voor- en aan den achterkant, ofschoon de vermeerdering van tandpunten plaats vindt op het binnenste, zeldzamer op het buitenste cingulum. Bij de molaren vindt de samengesteldheid van het tand-model zijn

oorzaak voornamelijk in de overlangsche fusie van den oorspronkelijk eenvoudigen tand, terwijl verdere complicaties, zooals die, welke door glazuur-involuties veroorzaakt worden, geheel secundair zijn en zich hebben ontwikkeld binnen de grenzen van afzonderlijke groepen.

Eene zoodanige slotsom brengt eenige kwesties van minder belang naar voren, die evenwel niet mogen overgeslagen worden.

(1) Wanneer de beide buitenste kegels der molaren twee tanden voorstellen in dezelfde rij en dus, om zoo te zeggen, van gelijke phylogenetische waarde zijn, hoe komt het dan, dat volgens alle gepubliceerde resultaten van onderzoek naar de tand-wording de voorste kegel het eerst zich ontwikkelt, en dus ontogenetisch den voorrang heeft? Hierop zou ik willen antwoorden, dat dit geheel in overeenstemming is met het erkende feit, dat de molaren zich achtereenvolgens van voor naar achteren ontwikkelen, zoodat de achterste verstandskiezen het allerlaatst uitkomen.

(2) Welke verklaring moet er gegeven worden van de tanden, die, gewoonlijk als praemolaren beschouwd, bij sommige der multituberculata gevonden worden, b. v. de drie achterste onder-praemolaren bij den *Plagiaulax minor*? Elders (29) heb ik twijfel geopperd omtrent de juistheid van de algemeen aangenomen onderscheiding tusschen molaren en praemolaren; maar gesteld, dat deze juist is, zoo verzekert toch Smith Woodward (33), dat bij den *Plagiaulax* „men niets weet van de wijze van opeenvolging, doch dat deze tanden gewoonlijk praemolaren genoemd worden.” Hoogstwaarschijnlijk moet de oorzaak gevonden worden in een poging om de dentale formules — 4 praemolaren en 2 molaren — overeen te laten stemmen met die van de thans bestaande mammalia.

Dit is evenwel onnoodig, omdat Osborn (16) in zijn

geschrift: „On the Structure and Classification of mesozoic mammalia” heeft aangetoond, dat de dentale formules van het primitieve heterodonte zoogdier moet aangenomen worden als te zijn: i. 4, c. I, pm. 4, m. 8. Volgens mijn oordeel hebben de drie achterste praemolaren van den *Plagiaulax* veel meer van het molaar-model, en ik zou dan ook zeer zeker geneigd zijn, ze als zoodanig te beschouwen.

De voorste praemolaar is tot te geringe afmeting teruggebracht dan dat er eenig bepaald oordeel over uit te spreken zou zijn.

(3) Indien de geheele molaar-tand zou zijn voortgekomen uit de fusie van tanden derzelfde rij, zooals beweerd wordt, wat is er dan gebeurd met de voorafgegane melk-dentitie? Er is reeds op gewezen, dat de verdedigers van de crescentie-theorie *per se* de molaren beschouwen als het resultaat van de samengroeiing van tanden uit drie verschillende rijen.

De aanwezigheid van concentrische epitheliale lichamen, zooals bij den *Canis*, *Gymnura* en *Ornithorhynchus*, schijnt geheel in te druischen tegen de opvatting, dat de melktanden het buitenste deel der functioneerende molaren vormen. Nu is het welbekend, dat de wisseltanden vóór en aan de buitenzijde van hun opvolgers zich weinig ontwikkelen. Het is dus gemakkelijk aan te nemen, dat bij een antero-posterieure fusie, als boven beschreven, de rij melktanden weinig of geen ruimte zou hebben om zich te ontwikkelen, terwijl de molaren hoe grooter en meer funtioneerend zij werden, des te meer voedsel tot zich trokken en aldus op dubbele wijze medehielpen den wisseltanden hunnen vollen groei te beletten. Ten slotte dringen zich twee vragen van zelf aan ons op: Welke zijn de oorzaken, dat er wel een fusie in het molaar-en niet in het praemolaar-gebied heeft plaats gevonden, en waarom hebben de praemolaren een bijzonder evolutie-proces

gevolgd? De voornaamste oorzaak is waarschijnlijk geweest het korter worden der kaken, vooral aan het achtereinde van het been, gepaard aan den meerderen omvang en het grooter getal van de daar aanwezige tanden; in het praemolaar-gebied toch zijn de tanden minder in aantal, terwijl het vroegtijdige verlies bij vele dieren van enkele tanden een diastema veroorzaakte, waardoor directe opeenhooping voorkomen werd en een meer overlansche groei van elken tand afzonderlijk kon plaats vinden, in verband met de verschillende physiologische eischen.

Het is tot op zekere hoogte onmogelijk na te gaan in hoeverre deze hypothese geldt voor alle zoogdier-families. Naar ik hoop is door mij genoeg aangevoerd om mijn theorie over de tand-wording bij de Mammalia voldoende te verklaren; en ofschoon er bezwaren mogen zijn, wanneer men haar overal wil toepassen, zoo komt het mij toch voor, dat zij eerder voor algemeene toepassing vatbaar is, zoowel wat betreft de nog bestaande als de reeds verdwenen soorten, dan een van de vroeger genoemde theoriën, terwijl zij terzelfder tijd zich meer aansluit aan hetgeen embryologie en palaeontologie leeren.

BIBLIOGRAPHIE.

- (1) Ameghino, F., „Sur l'évolution des Dents des Mammifères.” *Boll. Acad. Nac. Ciencias en Cordoba*, 1894, p.p. 381—517.
- (2) Cope, E. D. „The Homologies and Origin of the Types of Molar Teeth in the Mammalia Educabilia,” *Journ. Acad. Nat. Sci.*, Philadelphia, 1874, en verschillende latere geschriften.