

**De morphologische variaties der molaren van
het menschelijk gebit in het licht
der Bolk'sche theorieën,**

DOOR

J. A. W. VAN LOON.

Lector in de orthodontie aan de Rijksuniversiteit te Utrecht.

(Eerste vervolg.)

**De morphologie en morphogenie der molaren van het
menschelijk gebit.**

In de oudere odontographieën, zooals men die bij Cuvier, Owen, (1845) en Giebel (1855) vindt, worden de verschillende tandtypen nog geheel als afzonderlijke op zichzelf staande vormen opgevat. Sedert 1883 echter treedt met de palaeontologen Cope en Osborn eene nieuwe periode op. Deze onderzoekers stelden de bekende Cope-Osborn'sche **trituberculair-theorie** op, waarbij getracht wordt de verschillende tandvormen (molaren) der zoogdieren af te leiden van een bepaald standaardtype, dat op zijn beurt wederom afgeleid wordt van een bij de reptilia voorkomend prototype. Daar deze belangrijke theorie ook nu nog veel aanhangers heeft, dient zij allereerst besproken te worden.

Cope, die een aanhanger van de differentiatie-theorie is, ging bij zijn afleiding van den molarenvorm uit van den eenvoudigsten tandvorm, dien men zich kan voorstellen namelijk den kegelvorm, waarbij dus een kegelvormige kroon staat op een enkelvoudigen conischen wortel. Dit

*) In het vorige deel is bij vergissing plaat VII toegevoegd, terwijl dit plaat VIII had moeten zijn. Deze wordt daarom in dit deel geplaatst.

type noemt men **haplodont** en wordt bij de reptilia b.v. krokodil aangetroffen, terwijl het ook onder de recente zoogdieren b.v. dolfijn gevonden wordt. Dergelijke haplodonte elementen van boven- en onderkaak, voorkomend in een homodont gebit alterneeren dus regelmatig met elkander.

Waar men bij **Osborn** over dit haplodonte type als uitgangsvorm, de volgende beschrijving vindt: „A simple conical crown. The fang usually single and not distinguished from the crown”, vindt men bij **Max Weber**, die ook dit haplodonte type beschrijft, het volgende: „Zähne mit konischer Krone, einfacher Wurzel und einem Basalwulst, **Cingulum**, der die Basis der Krone umgibt”. Op die toevoeging van een cingulum wil ik nu reeds de aandacht vestigen, omdat dit cingulum naar mijne meening bij sommige onderzoekers bij hunne beschouwingen in de verdrinking geraakt is.

Uit dit haplodonte type ontstond nu het **protodonte** type, waarbij ter zijde van den hoofdknobbel, bijknobbels ontstaan en wel één mesiaal en één distaal van den hoofdknobbel. De drie knobbels staan in één rechte lijn, terwijl de hoofdknobbel, die in het midden geplaatst en meestal het grootst is de **protoconus**, de mesiale bijknobbel **paraconus** en de distale bijknobbel **metaconus** genoemd wordt. Deze terminologie is afkomstig van **Osborn**, hij noemt deze primaire knobbels bij de bovenmolaren „**conus**”, terwijl deze bij de ondermolaren „**conid**” genoemd worden en men daar dus spreekt van **protoconid**, **paraconid** en **metaconid**. Bij dit protodonte type treedt nu een overlansche groef op over den wortel, hetgeen men kan opvatten als een begin van splitsing in twee wortels. Men vindt dit protodonte type onder de mesozoïsche zoogdieren bij **Dromatherium** (Triasperiode). Wanneer men in **Osborn's**: „Evolution of Mammalian Molar Teeth” de afbeelding der onderkaak van **Dromatherium** beschouwt met zeven molaren op iedere zijde, dan blijkt, dat de grootte-verhouding tusschen de drie knobbels bij de verschillende molaren niet dezelfde

is. Bij allen is het **protoconid** het grootst en blijven metaconid en paraconid in grootte ver achter. Bij den derden molaar wordt echter het metaconid bijna even groot als het protoconid. Bij den tweeden molaar vindt men het paraconid in tweeën gesplitst en vindt men distaal van het metaconid nog een klein knobbeltje.

Ook bij het geslacht **Microconodon** (Trias) vertoonen de molaren de drie hoofdknobbels, maar hier vindt men bij alle molaren distaal van het metaconid duidelijk een klein kegeltje, zoodat de kroon vierknobbelig gelijkjt. Dit vierde kegeltje wordt beschreven als het achterste cingulum. Wie dan ook deze molaren der beide geslachten uit de Trias beschouwt, zal naar mijne meening eerder van een vier- of vijfknobbeligtype moeten spreken dan van een drie-knobbelig. Ook hier is het cingulum als 't ware mesiaal en distaal van de drie primaire knobbels, optredend als afzonderlijke knobbels.

Op het protodonte type volgt het **triconodonte** type, de kroon verlengt, de bijknobbels worden grooter en kunnen zelfs even groot worden als de hoofdknobbel b.v. bij **Triconodon** (Juraperiode). De wortel is bij dit type volkomen gespleten, zoodat wij twee wortels hebben. Dit triconodonte type vindt men volgens **Osborn** ook duidelijk bij **Amphilestes** (Jura). Als men echter de afbeelding van de ondermolaren van **Amphilestes** bij **Weber** beschouwt, fig. 276, dan blijkt het, dat de drie praemolaren ieder twee wortels bezitten en een drieknobbelige kroon, maar de vijf molaren zijn naar mijne meening weer duidelijk vijfknobbelig; de kroon staat op twee wortels en wel zoo, dat de middelste spits, die 't grootst is, juist met haar midden boven de bifurcatie der wortels staat, terwijl iedere wortel behalve de helft van de middelste spits nog twee spitsen draagt. Ook hier is het cingulum dus blijkbaar weer mesiaal en distaal tot spits verhoogd. Bij **Osborn** zelf vindt men over het triconodonte type aangegeven, dat er aan de linguale zijde der molaren een sterk ontwikkeld cingulum

optreedt. Prof. B o l k, die deze molaren uit de groep der **Triconodontae** niet persoonlijk onderzocht heeft, maar zich evenals ikzelf tevreden moet stellen met de afbeeldingen door O s b o r n gegeven, wijst ook met nadruk op dit linguale cingulum, dat in de dimeertheorie, zooals wij later zullen zien een belangrijke rol speelt. Het verwondert mij echter, dat Prof. B o l k geen aandacht schenkt aan het cingulum, dat ongetwijfeld zoowel mesiaal als distaal ook voorkomt en daar aanleiding geeft tot het ontstaan van een spits, waardoor het type bij vele molaren vijfspitsig wordt. Bovendien wil het mij voorkomen, dat bij sommige triconodontae zich ook buccaal van den molaar een cingulum bevindt, waarop ik echter terugkom.

Ook bij **Phascolotherium** (onderste Jura) vindt men dit triconodonte type. Tot aan de bovenste Jura blijft nu dit triconodonte type bij de mesozoïsche zoogdieren bestaan, maar in de krijtperiode treedt nu het volgende stadium op: het **trituberculaire type**, dat uit het triconodonte type ontstaat, doordát de drie primaire knobbels ten opzichte van elkaar gaan verschuiven (**transgressie hypothese**). Deze verschuiving geschiedt bij de bovenmolaren anders dan bij de ondermolaren. Bij de bovenmolaren verschuiven de para- en metaconus naar buccaal, bij de ondermolaren verschuiven para- en metaconid naar linguaal. De drie knobbels liggen dus niet meer in één lijn volgens de lengterichting der kaak, maar in een driehoek, waarvan de top bij de bovenmolaren door de protoconus gevormd wordt en linguaal ligt, terwijl de top bij de ondermolaren door het protoconid gevormd wordt en buccaal ligt. Deze driehoek heet bij de bovenmolaren het „**trigon**”, bij de ondermolaren het „**trigonid**”. Men noemt deze molaren volgens R ü t i m e y e r: **trigonodont**. Dezen vorm vindt men duidelijk bij de ondermolaren van **Spalacotherium** (bovenste Jura). Ook hierbij meen ik op de afbeelding linguaal een cingulum waar te nemen.

Dit trituberculaire of trigonodonte type is van groot

belang in de phylogenesis der molaren van de meeste zoogdieren en is bij verschillende recente zoogdieren nog behouden, zoo bij sommige Insectivora, Marsupialia, en Lemuridae. De driespitsige kauwvlakte is uiterst geschikt voor het vermalen van kleine buit, zooals insecten, en deze functie wordt nog beter, indien de protoconus (id.) met de twee andere knobbels verbonden wordt door scherpe kammen, waardoor dan een driehoek ontstaat, die bij de bovenmolaren naar buccaal en bij de ondermolaren naar linguaal open is.

De transgressie van metaconus (id) en paraconus (id), waardoor uit het triconodonte type het trigonodonte type ontstaat, is onder de mesozoïsche zoogdieren gradueel te vervolgen. Reeds bij **Phascolotherium** begint de transgressie, bij **Tinodon** is deze sterker uitgesproken, bij **Menacodon** nog sterker, terwijl bij **Spalacotherium** de transgressie volkomen is.

In een volgend stadium wordt de vorm der boven- en ondermolaren weer gecompliceerder, doordat zich aan het trigon resp. trigonid een hiel ontwikkelt, die bij de bovenmolaren distolinguaal en bij de ondermolaren distobuccaal gelegen is. Door deze toevoeging worden de molaren vierknobbelig of **quadrituberculair**. Deze molaarvorm noemt men het **tuberculair-sectoriale type**. Dit nieuwe deel, de vierde knobbel heet bij de bovenmolaren het „**talon**” en bij de ondermolaren het „**talonid**”. Het talon bij de bovenmolaren blijft een enkelvoudige knobbel en wordt ook wel **hypoconus** genoemd. Dit type vindt men onder de mesozoïsche zoogdieren bij **Amphitherium**. Bij de ondermolaren gaat het talonid zich compliceeren en kan twee afzonderlijke knobbels gaan vertoonen, waardoor de molaar vijfknobbelig of **quinquetuberculair** wordt of zelfs drie knobbels doen ontstaan, die van buccaal naar linguaal genoemd worden: **hypoconid**, **hypoconulid** en **entoconid**. De ondermolaar is dus ten slotte zesknobbelig geworden, **sexituberculair** met drie knobbels op het trigonid en drie knobbels op het

talonid. Van uit dit stadium ontwikkelen zich nu de ondermolaren der Ungulata, der Carnivora en der Primaten.

Ook de quadrituberculaire bovenmolaar kan sextituberculair worden maar niet, doordat zooals bij de ondermolaren het talon meerdere knobbels gaat vertoonen, maar juist het trigon. Hierop ontstaan namelijk twee secundaire zoogenaamde intermediaire knobbels, een voorste intermediaire knobbel, **protoconulus** genaamd, gelegen tusschen protoconus en paraconus en een achterste intermediaire knobbel, **metaconulus** genaamd en gelegen tusschen protoconus en metaconus. Deze zesknobbelige bovenmolaar vindt men b.v. bij de fossile Perissodactyli uit het eoceen, zooals de stamvorm van het paard en verder ook bij de fossiele eocene Primaten. Uit deze zesknobbelige boven- en ondermolaren kan men nu alle molaren vormen afleiden, waarbij niet alle zes knobbels tot ontwikkeling behoeven te komen. Bij de **carnivoren** (vleeschetende) blijft het snijdende karakter der kroon bestaan, waarom men dit het **sekodonte** (sectoriale of kreodonte) type noemt. Bij de **omnivoren** en **herbivoren** past de kroon zich aan tot het vermalen van het voedsel. Door het wegvallen van knobbels wordt de kroon quadrituberculair (tretragonodont), de knobbels stomp af, terwijl het trigon (id.) lager wordt en in gelijk niveau komt met het talon (id.) Dit type noemt men **bunodont**, waarbij de kroon dan vier ronde geïsoleerde knobbels draagt in een vierhoek geplaatst, zooals men die bij het varken aantreft. Gaan deze knobbels zich met elkaar verbinden b.v. de twee mesiale samen en ook de twee distale samen, dan ontstaan op de kroon twee kammen en heet het type van deze kroon: **lophodont** of **zygodont**. De mesiale kam wordt **protoloph**, de distale kam **metaloph** genoemd. Soms vereenigen zich de beide buccale knobbels ook nog tot een buccale kam, die dan **ektoloph** heet. Soms nemen de knobbels een V-vormige gedaante aan door divergeerende kammen, waaruit dan door afronding de halvemaanvormige knobbels ontstaan. Dit type heet: **selenodont** en wordt bij

de herkauwers aangetroffen. Deze hoofdtypen der molaren, zooals men ze bij de zoogdieren aantreft ontstaan dus deels door wegvallen van knobbels, deels door vergroeien van knobbels met elkaar en deels door vormverandering der knobbels. Door toevoeging van de hieronder te bespreken **styli**, die ook wederom met de knobbels vergroeien kunnen, wordt de kroon wederom gecompliceerder.

Wanneer wij deze Cope—Osborn'sche theorie nu op de molaren van den mensch toepassen, dan krijgen wij voor den vierknobbelligen bovenmolaar, voor den vier- en vijfknobbelligen ondermolaar het volgende schema:

Bovenmolaar	}	mesiolinguaal : protoconus	}	trigon.
		mesiobuccaal : paraconus		
		distobuccaal : metaconus		talon.
		distolinguaal : hypoconus		
Ondermolaar	}	mesiobuccaal : protoconid	}	trigonid.
		mesiolinguaal : metaconid		
		distobuccaal : hypoconid		
		distolinguaal : entoconid	}	talonid.
		5e kn. dist. : hypoconulid		

Volgens de Osborn'sche theorie is het paraconid bij den mensch in de ontwikkeling verdwenen.

Tegen deze Cope—Osborn'sche theorie zijn vooral van embryologische zijde bezwaren geopperd door Rösen en Taeker. Als de protoconus en protoconid werkelijk phylogenetisch de oudste knobbels zijn en dus gelijk te stellen met den haplodonten reptiliëntand, dan zou men verwachten, dat deze ook van alle knobbels embryologisch het eerst tot ontwikkeling kwamen en 't eerst calcificeerden. Nu dekken de phylogenetische ontwikkeling en de embryologische ontwikkeling der knobbels elkaar volkomen bij de ondermolaren maar niet bij de bovenmolaren. Dit moge blijken uit het volgende schema over de volgorde van het ontstaan der knobbels:

	Phylogenetische ontwikkeling	Embryologische ontwikkeling
Bovenmolaar }	1. mesiolinguaal	1. mesiobuccaal
	2. { mesiobuccaal	2. mesiolinguaal
	{ distobuccaal	3. distobuccaal
	4. distolinguaal	4. distolinguaal
Ondermolaar }	1. mesiobuccaal	1. mesiobuccaal
	2. mesiolinguaal	2. mesiolinguaal
	3. distobuccaal	3. distobuccaal
	4. distolinguaal	4. distolinguaal
	5. 5e knob. dist.	5. 5e knobbel distaal

De embryologen meenen nu, dat de Cope—Osborn'sche theorie niet juist is, omdat bij de bovenmolaren de protoconus d.i. de mesiolinguale knobbel embryologisch niet 't eerst wordt aangelegd en calcifeert, zooals men verwachten zou, maar dat dit juist de mesiobuccale knobbel is, die volgens bovengenoemde theorie een bijknobbel en wel de paraconus zou zijn. Er is dan ook een hypothesis ontstaan, dat de paraconus van Osborn de oudste knobbel is en dat de protoconus secundair ontstaan is, een opvatting, die zich dan zou dekken met de embryologische ontwikkeling (Tims, Woodward, Gidley).

Een belangrijke vraag is, hoe men zich de topografische ligging der drie knobbels van het trigon of trigonid als driehoek ontstaan moet denken. Hierover heerschen drie meeningen:

1°. de drie knobbels nemen direct bij het ontstaan den driehoeksstand aan. Bij Osborn heet het „the triangle originated as such, the denticles appearing from the outset on the inner and outer sides respectively of the lower and upper cones”.

2°. de zijdelingsche knobbels ontwikkelen zich eerst op de mesiale en distale vlakte van den hoofdknobbel en

gaan naderhand roteeren naar binnen of buiten, alnaarmate het een ondermolaar of bovenmolaar betreft. (transgressie of rotatie-hypothese).

3°. opvatting door *Osborn* verkondigd en ondersteund door *Gregory*: „after the main cone had been established the lateral cups or denticles arose as **cingules** on the broad external cingulum of the upper molars and from the broad internal cingulum of the lower molars”. Deze laatste opvatting, waarbij dus de bijknobbels afgeleid worden van het cingulum is zeer merkwaardig en in 't oog te houden, als men bedenkt, dat de zuivere haplodonte tand volgens *Weber*, ook reeds een cingulum heeft. Uit dit cingulum zouden ontstaan de para- en metaconus (id.). Echter wees ik er op, dat men bij het protodonte type en bij het triconodonte type behalve de drie knobbels ook nog een cingulum aantreft, tengevolge waarvan de molaar dikwijls den indruk van vijfknobbelig maakt. Is het type trituberculair of trigonodont geworden, dan wordt de hypoconus (id.) ook wederom afgeleid van het linguale cingulum, dat den trigonodonten tand omvat. Het schijnt dus wel, dat dit cingulum een groote rol speelt maar tevens, dat er geen eenheid van opvatting bestaat over het ontstaan der knobbels. Trouwens *Osborn* schrijft zelf: „it is quite possible that the tritubercular or triangular stage arose independently in different groups of animals, by two or possibly three different modes of origin, on the principle of convergence of similar forms from dissimilar beginnings”. Er is dan ook een hypothesis ontstaan, dat bij de **Triconodontidae** (*amphilestes*, *triconodon*, *phascolotherium*, *spalacotherium*, *menacodon*) het para- en metaconid direct uit de kroon zelf ontstaan zijn, terwijl bij de **Amphitheriidae** en **Amblotheriidae** (*amphitherium*, *amblotherium*, *stylacodon*, *dryolestes*, *asthenodon*) het para-, meta- en hypoconid ontstaan uit het linguale cingulum.

De palaeontologie geeft naar mijn meening geen duidelijk antwoord op de vraag, waar de verschillende knobbels van

af te leiden zijn, maar nog ingewikkelder wordt deze afleiding, indien men zijn aandacht gaat schenken aan de zoogenaamde „styli”, waaronder *Osborn* perifeere knobbels (buiten de tot nu toe besproken) verstaat, die ontstaan zijn uit het cingulum. Deze styli worden door sommige onderzoekers bij hunne beschouwingen te veel verwaarloosd. De functie van deze styli is het verbrijzelende oppervlak der kroon te vergrooten. Zoo vindt men bij de bovenmolaren vooral bij de *Ungulata* mesiobuccaal van de paraconus het **parastyle**; buccaal tusschen paraconus en metaconus het **mesostyle**; distobuccaal van de metaconus het **metastyle**; bij de hypoconus ontwikkelt het **hypostyle**. Het door *Carabelli* genoemde: *tuberculus anomalus* (*Carabelli*'sche knobbel der bovenmolaren) heet bij *Osborn* het **protostyle**.

Waar de hypoconus zelf ook opgevat wordt als ontstaan uit het cingulum, is het dus eigenlijk ook een stylus, maar wordt nimmer zoo genoemd. Bijzondere aandacht wil ik nog vestigen op het feit, dat onder de marsupialia bij ***Perameles macrura*** de bovenmolaar een dubbel mesostyle bezit. Men vindt hier buccaal van den vierknobbeligen molaar vier styli, op den mesialen hoek het parastyle, in 't midden het voorste mesostyle, daar achter het achterste mesostyle en op den distalen hoek het metastyle. Er worden zoo buccaal twee driehoeken gevormd. De mesiale driehoek heeft tot top de paraconus, die verbonden is met het parastyle en voorste mesostyle, zoodat de driehoek naar buccaal open is, terwijl de distale driehoek tot top de metaconus heeft, die verbonden is met het achterste mesostyle en het metastyle en ook naar buccaal open is. Deze styli schijnen mij toe in de phylogenetische ontwikkeling der molaren een belangrijke rol te spelen, waarop ik echter later terugkom.

Bij de ondermolaren worden deze styli eveneens aange troffen. Ook onder de fossiele primaten treft men deze styli aan, zoo bij ***Notharetus*** (eoceen) een para-, meso- en meta-style.

Van belang is, dat deze styli evenals de protoconulus en metaconulus (intermediaire knobbels) zeer oude elementen van de molaarkroon zijn, daar zij reeds bij de mesozoïsche zoogdieren uit de bovenste Jura en krijtperiode voorkomen.

Hoewel deze Cope—Osborn'sche theorie door velen aangenomen is, hebben toch Ameghino, Röse, Forsyth Major e.a. bezwaren tegen deze theorie geopperd. In de eerste plaats is van embryologische zijde, zooals wij reeds besproken hebben de meening geuit, dat de theorie voor de bovenmolaren niet correct is. In de tweede plaats is door Ameghino tegenover de Osborn'sche theorie eene andere theorie geplaatst, waarvan de inhoud op het volgende neerkomt:

1°. het protodonte, triconodonte of trituberculaire type is niet het primitiefste type, maar wel het **plexodonte** type. Dit type was quadrangulair, quadrituberculair en quadriradiculair, had dus vier knobbels en vier wortels.

2°. deze plexodonte molaar is plotseling verschenen door fusie of concrescentie van de kiemen van enkelvoudige tanden.

3°. uit dit plexodonte type is secundair door vereenvoudiging, dus door verlies van knobbels het trituberculaire, triconodonte en protodonte type ontstaan.

4°. het plexodonte type is het uitgangspunt geworden van alle postcanine kiezen, dus zoowel van praemolaren en molaren.

5°. tanden met een enkelen wortel en enkelvoudige kroon zijn primitief. Molaren met twee, drie of vier wortels vertegenwoordigen in 't algemeen de fusie van twee, drie, vier tanden. De wortels kunnen echter coalesceeren evengoed als de kronen, zoodat het aantal van de oorspronkelijke tanden in vele gevallen grooter kan zijn dan het aantal wortels. Gecoalesceerde wortels vertoonen dikwijls een overlansche uitwendige groeve op de plaats der fusie en hebben dikwijls meerdere pulpakanalen, voor iedere component één. Zoo is de bovenmolaar van den mensch ontstaan door

fusie van vier oorspronkelijke tanden. De palatinale wortel is ontstaan door fusie van twee wortels.

6°. wat de multituberculaire molaren betreft heet het: „we have shown, that after the fusion, which produced the plexodont teeth (quadrituberculair) they soon became either still further complicated by the formation of new tubercles, or more simply by the gradual atrophy of the cuspids, tubercles. We do not share in the opinion, that multituberculate molars must be the result of the fusion of as many simple teeth as there are cuspids on their crowns; the number of fused teeth could only be four or five at most for each tooth.

Ook Forsyth Major heeft een theorie opgesteld, de zoogenaamde „polybuny theory” waarbij als uitgangspunt genomen wordt de veelknobbelige molaar en waaruit secundair door suppressie van meerdere knobbels het trituberculaire type ontstond.

Waar Cope en Osborn aanhangers zijn van de differentiatie theorie en de zoogdiermolaar, hoe gecompliceerd ook, homoloog gesteld wordt met een haplodonte reptiliëntand, is Ameghino een aanhanger der concrescientie-theorie, de gecompliceerde zoogdiermolaar is homoloog met meerdere haplodonte reptiliatanden. Wanneer men echter het hiervoor onder 6 aangehaalde beschouwt, dan wordt voor sommige knobbels door hem ook de differentiatie-theorie gehuldigd.

Indien de gebitten van alle reptilia ook de fossiele, homodont waren, bestaande uit slechts haplodonte elementen, dan zou de strijd tusschen de aanhangers der concrescientie-theorie en differentiatie, theorie zich bepalen tot het gebied van twee klassen der vertebrata onderling, de klasse der zoogdieren en de klasse der reptilia. De aanhangers der differentiatie theorie hebben, om het heterodonte gebit der zoogdieren met hunne plexodonte elementen af te leiden, voldoende aan een monostichisch, haplodont, homodont gebit der reptilia. De aanhangers der concrescientie theorie

hebben, om ditzelfde heterodonte plexodonte zoogdiergebit af te leiden noodig een polystichisch, haplodont, homodont gebit. Zoowel door transversale als longitudinale concrescentie wordt het element dan plexodont. Door het verminderen van het aantal rijen der tanden wordt de morphologie der tanden samengestelder. Zoo zou dus uit een diphodont, haplodont gebit kunnen ontstaan een monophodont plexodont gebit.

Nu vindt men echter bij de fossiele reptilia namelijk onder de **Theriodontia**, volgens **O s b o r n** reeds vier tandtypen:

1°. het haplodonte type; kroon enkelvoudig, wortel enkel.
2°. het protodonte type; kroon bestaande uit hoofdknobbel en mesiaal en distaal bijknobbel, wortel overlans gegroefd.

3°. het tuberculaire type, de kroon der molaren is voorzien van irregulaire knobbels.

4°. het multituberculate type, waarbij de kroon regulare rijen van knobbels vertoont, zooals bij de multituberculata onder de zoogdieren (fossiel).

Het blijkt dus, dat de fossiele reptilia reeds een heterodont gebit hadden evenals de primitieve mesozoïsche zoogdieren met plexodonte elementen. De strijd over differentiatie en concrescentie bestaat dus alreeds bij de reptilia onderling en zelfs reeds bij de fossiele reptilia en staan wij dus voor de vraag, hoe het protodonte, het tuberculaire en multituberculaire type reeds bij de reptilia ontstaan is, door differentiatie of concrescentie of door combinatie van deze twee. Deze vragen dienen dus gesteld te worden zoowel voor de kroon als voor de wortels.

Wij kunnen nu overgaan tot de bespreking van de **B o l k**'sche **dimeertheorie**. Zooals wij gezien hebben wordt door velen aangenomen, dat de kegeltand de oervorm van den zoogdiertand is. **B o l k** beschouwt dezen kegeltand echter als een vorm, die zich aangepast heeft aan een bepaalde functie, zoodat men hem daar vindt, waar de buit slechts gegrepen dient te worden. Hij meent dan ook, dat

de kegeltand niet den oorspronkelijksten vorm weergeeft, maar reeds een gespecialiseerde vorm is. Van een driespitsigen tand kunnen door reductie de kleinere zijdelingsche spitsen verdwijnen en alleen de middelste grootste spits overblijven, die dan den vorm van een kegeltand heeft, een reductie, die B o l k bij de haaien waarnam. Er blijkt dus uit, dat de kegeltand wel de eenvoudigste denkbare vorm is, maar dat hij ontstaan kan door reductie uit meer gecompliceerden vorm. B o l k en K ü k e n t h a l meenen dan ook, dat het haplodonte gebit bij krokodil (reptiel) en dolphijn (zoogdier) slechts een secundair opgetreden vorm is, als aanpassing aan het leven in het water. De grondvorm voor den zoogdier tand is nu volgens B o l k niet de kegeltand maar de driespitsige tand, dien men ook bij de reptilia zoo dikwijls ontmoet en die bestaat uit een middelste groote spits en twee zijdelingsche kleine spitsen. De strijd over differentiatie of concretescentie doet zich natuurlijk niet alleen voor bij de afleiding der molaren van enkelvoudige tanden, maar ook reeds bij den driespitsigen tand. Volgens R ö s e, K ü k e n t h a l, A d l o f f zou deze ontstaan zijn door concretescentie van drie enkelvoudige tanden, terwijl B o l k meent, dat de zijdelingsche spitsen ontstaan zijn door differentiatie uit de basis der hoofdspits. B o l k meent, dat bovenstaande onderzoekers nimmer het bewijs geleverd hebben, dat deze longitudinale vergroeiing plaats gevonden heeft en schrijft: „wir konstatieren somit, dass bis jetzt noch kein einziger Beweis erbracht worden ist, dass jemals eine longitudinale Verwachsung von Zähnen zu Individuen einer höheren Ordnung stattgefunden hat. Alles was man darüber bis jetzt in der Litteratur findet, ist reine Hypothese” Behalve nu de hypothese, dat de bijknobbels door differentiatie ontstaan of de hypothese, dat de driespitsige tand ontstaan is door concretescentie van drie kegelvormige tanden, schijnt het mij toe, dat er nog een mogelijkheid is namelijk, dat direct van den begin af dus ook reeds bij de mesozoische zoogdieren en de fossiele reptilia, de daarbij voorkomende

protodonte en triconodonte tanden ontstaan zijn door longitudinale concretescentie van twee triconodonte tanden, waarbij dan van den mesiaalstaanden tand de metaconus, van den distaalstaanden tand de paraconus is verdwenen, terwijl van de beide middelste spitsen, de protoconi ieder een helft is ontleend en deze beide helften tot een groote protoconus zijn samengesmolten. Bij de wortelbespreking kom ik hierop terug. De drie spitsen zijn niet gelijkwaardig, de middelste is genetisch de oudste en ook meestal de grootste, het is het hoofdbestanddeel van den tand en homolog met den eenvoudigen zonder bijspitsen voorzienen kegeltand. Al zijn de bijspitsen meestal kleiner dan de hoofdspits, moet men wel onthouden, dat reeds bij de mesozoïsche zoogdieren deze bijknobbels even groot kunnen worden als de hoofdknobbel, zie Triconodon.

Volgens Bolk is nu elke zoogdiertand ontstaan door de transversale vereeniging der kiemen van twee primaire trikonodonte tanden, waarvan de één een oudere en de andere een jongere generatie voorstelt. Door de vereeniging van twee zulke elementen kreeg de zoogdiertand het karakter van een „dimeer” orgaan, het homologon van de oudere generatie die aan de buccale zijde van den tand gelegen is, noemt Bolk **protomeer**; het homologon van de jongere generatie, dat aan de linguale zijde van den tand gelegen is noemt hij **deuteromeer**. De vraag, die ons zal bezighouden is nu, welk gedeelte van een bepaalden zoogdiertand behoort tot het protomeer en welk deel tot het deuteromeer en met welke spitsen der oorspronkelijke trikonodonte elementen komen de knobbels der tanden overeen. Bij de differentieering van den zoogdiertand heeft volgens Bolk het protomeer steeds een belangrijker rol gespeeld dan het deuteromeer, bij progressieve ontwikkeling gaat het protomeer vooraan, terwijl het bij regressie het meest resistente element is. Bij de differentieering der knobbels van de beide den zoogdiertand samenstellende deelen zijn de middelste spitsen de hoofdbestanddeelen, bij progressieve ontwikkeling

openbaart deze zich 't eerst aan hen en eerst daarna aan de zijdelingsche spitsen, terwijl bij regressie de middelste spits steeds resistenter is dan de zijdelingsche spitsen. De zijdelingsche spitsen verhouden zich dus tot de middelste spits, zooals het deuteromeer zich verhoudt tot het protomeer. Het hoofdelement van den tand is de middelste spits van het protomeer, zelfs bij den hoogsten graad van reductie blijft deze spits bestaan, hetgeen niet zoo bevreedend is, daar het protomeer de oudste generatie is. Bolk noemt de hoofdspits van het protomeer P, de hoofdspits van het denteromeer D, de zijdelingsche spitsen van het protomeer 1 en 2 (de mesiale 1, de distale 2), de zijdelingsche spitsen van het denteromeer 3 en 4 (de mesiale 3, de distale 4) en heeft kroonformules ingevoerd, waarbij de symbolen der knobbels, afkomstig van het protomeer door een horizontale lijn gescheiden worden van de symbolen der knobbels afkomstig van het deuteromeer. Zoo luidt de kroonformule van een tand, die alleen uit de middelste spits van het protomeer bestaat P; van een tand bestaande uit de middelste spits van het protomeer en van het deuteromeer $\frac{P}{D}$; van een tand bestaande uit de drie spitsen van het protomeer en uit de middelste spits van het deuteromeer $\frac{1 P 2}{D}$; van een tand bestaande uit de drie spitsen van het protomeer en uit de drie spitsen van het deuteromeer $\frac{1 P 2}{3 D 4}$.

Deze schrijfwijze is zeer aan te bevelen, daar men terstond een juist indruk verkrijgt van het relief der kroon.

De primitieve tandvorm (trikonodont) met de kroonformule 1 P 2 was éénwortelig, deze wortel noemt Bolk A. Deze wortel splitst zich in tweeën, een vorm, dien men reeds bij de primitiefste zoogdieren en ook bij de reptilia aantreft. Bolk noemt deze twee wortels A₁ en A₂ waarvan de voorste A₁ is. De term „voorste" kan aanleiding tot verwarring geven en moet vermeden worden. Zoo spreekt

Bolk naar aanleiding van deze twee wortels, dat het voorkomt, dat de blijvende onderhoektand bij den mensch twee wortels heeft, een buccale en linguale en dat bij sommige apen b.v. macacus en siamang en ook bij den mensch, de hoektand van het melkgebit wel eens tweewortelig is, een voorste en achterste wortel. Het verschijnsel der wortelverdubbeling heeft hier echter een geheel andere beteekenis, bij den melkhoektand is het de splitsing van den wortel A, in A_1 en A_2 , bij den blijvenden hoektand is het de samenstelling uit den protomeren en deuteromeren wortel. Het geeft verwarring de termen voorste en achterste te gebruiken, daar voor en achter bij de fronttanden juist buccaal en linguaal en bij de praemolaren en molaren mesiaal en distaal is. Bij de fronttanden zijn de termen voor en achter juist hetzelfde als labiaal (buccaal) en linguaal. Bolk wil dus met zijn wortels A_1 en A_2 aanduiden, dat de wortel A zich splitst in een mesialen wortel A_1 en een distalen wortel A_2 .

Bolk wijst er zeer terecht op, dat er een nauw verband bestaat tusschen kroon en wortel en dat er veel te weinig aandacht geschonken wordt aan de wortelafwijkingen. Wie de pathologie der tanden kent, weet dat bijna steeds anomalïën aan de kroon samengaan met anomalïën in de wortels, hetgeen alreeds een bewijs is voor de nauwe betrekking tusschen kroon en wortel.

De aanhangers der concreescentie theorie, waartoe ik mij zelf reken, zouden dus uit het feit, dat de trikonodonte tand dikwijls tweewortelig is, kunnen opmaken, dat deze tand ontstaan is door vergroeiing van twee elementen (zie mijne meening boven). Bolk ontkent dit beslist, deze twee wortels zijn ontstaan uit den oorspronkelijken enkelen wortel. De kroon werd mesiodistaalwaarts breder en hiermede platte de wortel zich af, vertoonde daarna een overlansche groeve en splitste zich ten slotte in twee wortels, het zijn dus geen primaire maar secundaire wortels. De verlenging en afplatting der kroon is het aetiologisch moment voor de wortelverdubbeling. De kauwdruk bij de zoogdieren

werd grooter en hierop reageerden de tanden met verandering van vorm; door de verdubbeling van den wortel kregen zij steviger bevestiging in de kaak. Bolk waarschuwt er echter voor, niet alle wortels zoo te verklaren, want dan zouden alle wortels af te leiden zijn van den primairen wortel A en dit is niet het geval. Ook het wortelcomplex is ontstaan deels door differentiatie, deels door concrescentie en dient afzonderlijk onderzocht te worden.

Naar aanleiding van deze opvatting van Bolk over het ontstaan der beide wortels van den trikonodonten tand zou ik de vraag willen stellen, welke de beide wortels A_1 en A_2 als de accessoire moet opgevat worden, de mesiale of de distale of zijn deze twee volkomen gelijkwaardig. Uit de studie van Bolk, blijkt mij hieromtrent weinig en toch schijnt mij dit van zeer veel belang, daar in het eene geval de vergrooting der kroon mesiaalwaarts heeft plaatsgevonden en in het andere geval distaalwaarts. Volgens deze opvatting van Bolk moet naar mijn meening dit proces van wortelverdubbeling gepaard gegaan zijn met kaakvergrooting en wel verlenging. Ook bij Osborn vindt men reeds moeilijkheden aangegeven, wat de positie der wortels betreft en worden deze in hunne relatie tot de knobbels beschouwd. Men vindt daar reeds: „In Spalacotherium and Menacodon the fangs are paired and placed beneath the para- and metacones. In the Stylacodonts the external fang is directly beneath the protocone; the question is, does this represent the anterior or posterior, or an additional fang?”

Daar nu deze driespitsige, tweewortelige tand volgens Cope—Osborn bij de oudste zoogdieren uit de bovenste trias en ook bij de reptilia dikwijls gevonden wordt, schijnt dit te pleiten tegen de theorie van Bolk, dat de zoogdier-tand een dimeer orgaan is. Bolk neemt echter aan de afbeeldingen dier tanden der oudste zoogdieren aan de linguale zijde een cingulum waar, dat ook in den text vermeld wordt en neemt nu aan, dat dit cingulum het rudimentaire

nog niet gedifferentieerde deuteromeer is. Dit cingulum bevat dus potentia een driespitsigen tand. Hoe leidt Bolk nu **den vorm der incisivi** af van den dubbelen trikonodonten grondvorm der primatentanden. De drie knobbels van het protomeer hebben bij de vorming van een incisief ongeveer een gelijk aandeel gehad, terwijl het deuteromeer weinig deelneemt aan de vorming en niet zelden schijnt te ontbreken. Niet altijd is dit het geval en zoo wijst Bolk op het merkwaardige verschijnsel, dat als bij de primaten een der spitsen van het protomeer gereduceerd is, dit meestal de middelste spits is, dus de oorspronkelijke hoofdknobbel P, terwijl de zijdelingsche spitsen in zulke gevallen den tand samenstellen. Dit verschijnsel is volgens Bolk van zeer veel belang, ter verklaring van sommige variaties bij de incisiven. (Odontol. Studie II. blz. 41). Deze opvatting over de vorming der incisiven moet ons wel bevreemden, daar Bolk op blz. 2 als algemeen geldenden regel opgesteld heeft „dass die beiden Haupthöcker sowohl jener des Protomer als jener des Deuteromer, immer den Karakter vom Hauptbestandteile des Zahnes bewahren; bei regressiver Entwicklung erweisen sie sich immer resistenter als die Nebenspitzen”.

Dat de drie knobbels van het protomeer zich bij de incisiven zoo gelijkmatig ontwikkelen is te verklaren als eene functioneele aanpassing, de tand wordt daardoor beetelvormig en geschikt voor atbijten. Ook bij de reptilia vindt men bij de fronttanden, dat de drie knobbels van het protomeer gelijk zijn en Bolk stelt deze drie knobbels bij de reptilia dan ook homoloog met de drie knobbels bij de primatenincisiven. Deze drie knobbels van het protomeer, zien wij bij den mensch aan de incisiven als zij juist doorbreken, later worden zij afgeslepen door de functie, door de articulatie der beide tandenrijen.

In gebitten waar de boven- en onderincisivi elkander nimmer aanraken b.v. in gevallen van open beet, blijven de drie ontwikkelingsknobbeltjes van het protomeer be-

staan. Aan de incisale rand bij de incisivi van den mensch vindt men dus twee inkervingen, terwijl men dikwijls op de labiale vlakke twee overlansche groeven waarneemt, overeenkomende met de twee inkervingen. Niet alleen het glazuur, maar ook het dentin vormt drie knobbels, terwijl de pulpaholte drie cornua vertoont.

De ontwikkelingsgraad van de drie knobbels van het protomeer kan nu bij de primaten zeer verschillend zijn, zoo beschrijft Bolk een incisief van Inuus, waarbij de distale knobbel (2) slechts een klein gedeelte van de kroon vormt, terwijl de middelste knobbel (P) en de mesiale knobbel (1) bijna de geheele kroon vormen. Bij een *Semnopithecus* nam Bolk waar, dat de knobbel P zeer klein wordt en de knobbels 1 en 2 het grootste deel der kroon vormen, ja zelfs kan P geheel verdwijnen, zoodat de incisief alleen bestaat uit 1 en 2. Men vindt dan op den incisalen rand slechts één inkerving en op de labiale vlakke één overlansche groeve. Deze toestand komt voor bij *Cebus* en *Ateles*.

Het blijkt dus, dat de zijdelingsche knobbels (1 en 2) even groot kunnen worden als de hoofdknobbel (P) en dat deze laatste zelfs geheel verdwijnen kan.

Wat het deuteromeer betreft, zoo is het tuberculum dentis, dat men op de linguale vlakke der incisivi aantreft van het deuteromeer afkomstig en dit is sterker ontwikkeld bij de bovenincisivi dan bij de onderincisivi. Indien dit deuteromeer zeer sterk ontwikkeld is, vindt men op de linguale vlakke der incisivi drie bijna even groote knobbeltjes, zoodat de incisief dan zes knobbeltjes heeft, en men den grondvorm van den dimeren tand voor zich heeft. In andere gevallen vormt het deuteromeer slechts twee knobbels en Bolk meent dan, dat, evenals bij het protomeer de middelste knobbel (P) verdwenen is, bij het deuteromeer ook de middelste knobbel (D) is verdwenen.

In de meeste gevallen openbaart zich het deuteromeer op de linguale vlakke door slechts één knobbel; deze kan

met de linguale vlakke van het protomeer vergroeid zijn, waardoor de kroon een T-vorm krijgt, terwijl men aan den wortel niets van een overlansche groeve waarneemt, òf de knobbel wordt geheel zelfstandig en is dan gescheiden van het protomeer, in welk geval de wortel duidelijk neiging vertoont tot splitsing in tweeën. Deze splitsing van den wortel in tweeën is hetzelfde verschijnsel, als vroeger bij den blijvenden onderhoektand vermeld, het is het zelfstandig optreden van den wortel van het protomeer en van het deuteromeer. Bolk meent nu, dat het zelfs tot een volkomen scheiding der beide componenten komen kan, dus dat de beide odontomeren zich individueel ontwikkelen en zoo ontstaat dan schijnbaar een overtollige incisief; de overtollige incisief (deuteromeer) staat dan steeds linguaal van de incisief (protomeer), waartoe hij behoort. Nu kan een overtollige incisief volgens Bolk ook op de volgende wijze ontstaan. Waar bij sommige apen, de middelste knobbel (P) van het protomeer constant ontbreken kan, zoodat de zijdelingsche knobbels (1 en 2) met de naar elkander gekeerde randen vergroeien en zoo samen de geheele kroon vormen, zoo is het mogelijk, dat de beide knobbels (1 en 2) door het niet ontwikkelen van den middelsten knobbel (P) zelfstandig worden, zoodat de kroon in het midden gespleten is. De beide deelen van de kroon zijn de knobbels 1 en 2, terwijl de spleet tusschen beiden de regressie van den knobbel (P) aantoont. Zulke tanden vindt men en worden in de litteratuur verklaard als vergroeiing van twee tanden, hetgeen volgens Bolk geheel onjuist is. Van deze partieele splinging laat zich nu gemakkelijk de volledige splitsing afleiden, waarbij dus twee incisivi ontstaan, de wortel wordt ook gesplitst, maar de groeve loopt nu over de labiale en linguale vlakke en niet zooals in het eerste geval op de mesiale en distale vlakke. Deze variaties noemt Bolk „**schizogene variaties**”. Er ontstaan door reductie uit de oorspronkelijke incisief, twee, incisivi die de knobbels 1 en 2 voorstellen. De overtollige incisief

(1 of 2) verhoudt zich topografisch tot de incisief, waartoe hij behoort (2 of 1) als een mesiale en distale, terwijl de verhouding in de eerst besproken wijze van het ontstaan van overtollige incisivi was als buccale tot linguale.

Het is duidelijk, dat de overtollige incisief op deze wijze ontstaan, nimmer normaal gevormd kan zijn, men zal in de tandenrij naast elkander moeten vinden twee zeer onvolledig gevormde incisivi, het is immers niet mogelijk, dat iedere zijdelingsche knobbel den vorm kan aannemen van een incisief met mesiaal en distaal een duidelijk hoekenmerk, tenzij deze verhouding zich werkelijk reeds voordoet bij de zijdelingsche knobbels van den oorspronkelijken trikonodonten tand, dus bij de oerprimaten. Evenzoo bij de overtollige incisief, ontstaan door splitsing in de beide odontomeren, kan de labiaal staande incisief nimmer een tuberculum dentis vertoonen; immers dit tuberculum is het deuteromeer (de overtollige incisief).

Hoe ontstaan nu uit den zesknobbeligen tand, die een dubbele trikonodonte tand is met twee hoofdknobbels en vier bijknobbels, de hooger gedifferentieerde tanden de **praemolaren** en **molaren**? Als een tand eenmaal den zesknobbeligen vorm heeft, kan het kroonrelief niet meer gecompliceerder worden door toevoeging van nieuwe primaire knobbels. Hoogere vormen kunnen van nu af slechts ontstaan door differentiatie van bestaande knobbels. Als men nu bij de lagere recente primaten of bij de oerprimaten de kiezen der bovenkaak onderzoekt, dan blijkt het, dat soms reeds de laatste praemolaar maar meestal de eerste molaar een anderen vorm heeft dan de voorgaande kiezen. Aan de buccale zijde vindt men niet één hoofdknobbel met twee kleine bijknobbels maar twee, meestal evengroote hoofdknobbels en twee kleine knobbels. Er heeft dus een verandering plaats gevonden in het gedeelte van den tand, afkomstig van het protomeer. Het deuteromeer is onveranderd gebleven en vormt één knobbel. De tand heeft dus drie hoofdknobbels, terwijl er ook drie wortels zijn,

de twee secundaire wortels A_1 en A_2 voor het protomeer en de primaire wortel B genoemd, voor het deuteromeer. Bolk heeft nu een verklaring moeten zoeken voor het optreden van dezen trituberculair vorm. Ook in de bekende differentiatietheorie van Cope—Osborn komt deze trituberculair vorm voor. Voor deze onderzoekers luidde de vraag, hoe ontstaat uit de trikonodonte tand, waarvan de drie knobbels in één lijn liggen, de trigonodonte tand, waarbij de drie knobbels zich bevinden op de hoeken van een driehoek. Ter verklaring stelden zij hunne transgressie hypothese op, de middelste hoofdknobbel van den trikonodonten tand zou in den bovenkaak naar linguaal verschoven zijn, en in de onderkaak juist naar buccaal. Door Bolk moet de trituberculair vorm geheel anders verklaard worden.

Er heeft volgens hem geen verschuiving van de oorspronkelijke drie knobbels van den trikonodonten tand plaats gehad, deze drie vindt men nog aan de buccale zijde van den tand op één lijn; het zijn de knobbels 1 P 2, terwijl de linguaal gelegen knobbel van het deuteromeer afkomstig is, dus de knobbel D is. Bij Cope—Osborn wordt dus de bovenmolaar afgeleid van één trikonodonten tand, bij Bolk van twee trikonodonte tanden. Voor Bolk was de moeilijkheid nu te verklaren, waar de tweede groote knobbel aan de buccale zijde zijn ontstaan aan te danken heeft. Immers aan de buccale zijde treft men twee groote knobbels aan en twee kleine bijknobbeltjes en aan de linguale zijde één grooten knobbel. De tand is dus eigenlijk vijfknobbelig, maar niet altijd vindt men de bijknobbeltjes aanwezig, zoodat de tand dan werkelijk trituberculair is. Bolk meende dan ook eerst, dat een der beide bijknobbeltjes van het trikonodonte protomeer in grootte gelijk geworden was aan den middelsten knobbel en de andere bijknobbel gereduceerd was. Dit proces komt bij het deuteromeer, zooals wij later zien zullen voor en kan dus ook wel mogelijk zijn voor het protomeer. Deze verklaring

gaat niet op voor den vorm, waar men de beide bijknobbeltjes nog buccaal op één rij vindt met twee groote middenknobbels en zoo kwam Bolk tot de conclusie, dat deze twee groote middenknobbels ontstaan zijn door splitsing van den oorspronkelijken middenknobbel van het protomeer, den knobbel P. Deze phase in de ontwikkeling der hoogere tandvormen, noemt Bolk de „doppelhöckerphase”. De beide knobbels samen vormen het homologon van den oorspronkelijken knobbel P en zoo noemt hij den mesialen knobbel Pa, den distalen knobbel Pp. Het is dus eenzelfde proces als het proces, waarbij uit den wortel A ontstonden de wortels A₁ en A₂, die samen homoloog zijn met A. Er vindt niet een ware splijting, eene halveering van den oorspronkelijken knobbel P plaats, maar de nieuwe knobbel Pp ontwikkelt zich uit den distalen rand van den knobbel P, waardoor de spits van P wordt tot Pa. Pp is dus een progressieve vorming van den distalen rand van P. Bij reductie aan de molaren verdwijnt dan ook Pp, terwijl Pa bestaan blijft. De bijknobbels 1 en 2 van het protomeer spelen bij de molaren der hoogere primaten volgens Bolk geen rol meer; zij verdwijnen meestal geheel en treden als variatievorm nog op. De kroonformule van de tot nu besproken tanden luidt dus $\frac{1 P 2}{D}$, waaruit door de verdubbeling van den protomeren hoofdknobbel ontstaan is de vorm $\frac{1 Pa Pp 2}{D}$. Als de twee protomere bijknobbels verdwijnen, dan wordt de kroonformule $\frac{Pa Pp}{D}$ en is het dus een trituberculaire tand. In het systeem van Cope—Osborn zou van een dergelijken tand de kroonformule luiden $\frac{1 2}{P}$, waaruit men duidelijk het verschil ziet tusschen de theorie van Bolk en van Cope—Osborn. Bij de reductie der protomere bijknobbels verdwijnt het eerst de knobbel 2

en daarna de mesiale knobbel 1. Gaat de reductie nog verder dan ontstaat de vorm $\frac{P}{D}$, die bij derde molaren voorkomt.

Bij de ware apen komt de kroonformule $\frac{1 Pa Pp 2}{D}$ zeer zelden voor, meestal is het deuteromeer vollediger ontwikkeld. Als de bijknobbels ook hier ontwikkelen krijgt men de kroonformule $\frac{1 Pa Pp 2}{3 D 4}$, een vorm, die men in het blijvend gebit bij de apen nooit vindt, maar wel bij de halfapen. Men vindt dezen vorm het meest bij den eersten molaar, die den meesten druk opvangt en waarom de kroon zooveel spitsen heeft. Uit de kroonformule $\frac{1 Pa Pp 2}{3 D 4}$ volgen nu door reductie der bijknobbels verschillende andere vormen als $\frac{1 Pa Pp 2}{D 4}$, $\frac{1 Pa Pp}{D 4}$, $\frac{1 Pa Pp}{3 D 4}$. Ten slotte ontstaat de vorm, die bij de ware apen en mensch veelvuldig voorkomt namelijk $\frac{Pa Pp}{D 4}$. De bijknobbels 1, 2, en 3 kunnen dus ontbreken en zoo nu en dan als overtollige knobbeltjes wederom optreden. Bij den mensch is dus bij de bovenmolaar de mesiobuccale knobbel Pa, de distobuccale Pp, de mesiolinguale D, de distolinguale 4.

Hiermede heeft Bolk de morphologische ontwikkeling der bovenmolaren bij de Primaten systematisch vervolgd, en heeft hij aangetoond, dat de oorspronkelijke driehoekige vorm overgaat in een meer regelmatigen vierhoekigenvorm. Voor de bovenmolaren moet nu nog verklaard worden, vanwaar het Carabelli'sche knobbeltje komt. In een afzonderlijk werk „Das Carabelli'sche Höckerchen" (1915) heeft Bolk dezen knobbel uitvoerig besproken en daarbij zijn dimeertheorie van 1914 uitgebreid op grond van waarnemingen, die ook door mij reeds gedaan waren en in het begin van 1915 op de Genootschapsvergadering

besproken werden en waarvan ik toen reeds voorspelde, dat zij door Bolk in eene bepaalde richting zouden uitgelegd worden, wat inderdaad het geval is geweest. De ontwikkelingsgraad van dit Carabelli'sche knobbeltje, dat slechts bij de bovenmolaren voorkomt en dan steeds linguaal van den mesiolingualen knobbel is zeer verschillend. Soms heeft het niet eens een vrije spits, maar is volkomen met den mesiolingualen knobbel vergroeid en slechts aangeduid door één of twee groefjes op dezen mesiolingualen knobbel. In andere gevallen is het een goed ontwikkelde knobbel, die echter volgens sommigen nooit het niveau van de andere knobbels zou bereiken, hetgeen naar mijne meening onjuist is, daar ik de Carabelli'sche knobbel zich even hoog zag ontwikkelen als de overige knobbels. Deze Carabelli'sche knobbel komt aan alle drie bovenmolaren voor, verder zeer dikwijls aan de tweede bovenmelkmolaar, terwijl Bolk hem ook bij de eerste melkmolaren boven aangetroffen heeft. Welmerkwaardig, dat het Carabelli'sche knobbeltje en de radix prae-molarica (Bolk), die tot voor kort nog beschreven werden als slechts voorkomend aan bepaalde molaren, nu blijken voor te komen aan alle melkmolaren en blijvende molaren. Over het Carabelli'sche knobbeltje bij de tweede melkmolaar maakt Bolk nog de volgende opmerking: „es muss betont werden, dass ein absolutes fehlen jeder Andeutung des Tuberculum impar (Carabelli) beim zweiten Milchmolaren der Menschen fast nicht vorkommt. Auch an jenen Zähnen, an welchen eine eigentliche Grübchenbildung fehlt, findet sich fast immer noch eine minimale Vorwölbung in der Mitte der Zungenfläche der Krone, welche als die allererste Vorstufe oder den allerletzten Rest des Höckerchen zu betrachten ist.”

Ook bij de Anthropoïden vond Bolk de Carabelli'sche knobbel, zoo aan de tweede melkmolaar, en de eerste molaar van Chimpanseë, en waarschijnlijk ook bij Gorilla. Ook bij Siamanga nam Bolk het knobbeltje waar aan

de tweede melkmolaar en eerste blijvende molaar. Ook bij de halfapen komt het voor en daar bij de eerste molaar van Hapalemur aan de buccale zijde van het protomeer de beide knobbels Pa en Pp aanwezig zijn, en het deuteromeer drie knobbels vertoont 3, D, 4 terwijl linguaal van D de Carabelli'sche knobbel zit, zoo is het volgens Bolk onmogelijk de Carabelli'sche knobbel te verklaren als een bijknobbel van het deuteromeer, die zijn plaats veranderd heeft. De Carabelli'sche knobbel ontstaat dus onafhankelijk van het deuteromeer. Onder de ware apen vertoont Chrysothrix de Carabelli'sche knobbel ook aan de tweede en derde praemolaar. Volgens sommigen b.v. Batujeff, is het Carabelli'sche knobbeltje een progressief vormsel, volgens anderen is het een primitief bestanddeel der primatentanden, dat gereduceerd wordt. Bolk verklaart de Carabelli'sche knobbel als volgt: de tandlijst bevat als een matrix een geheele familie van op elkaar volgende generaties van enkelvoudige tanden, waarvan slechts twee in verbinding met elkaar treden, het protomeer en het deuteromeer. Als er een derde generatie tot ontwikkeling zou komen, dan zou die liggen linguaal van het deuteromeer, de tand is dan niet meer een dimeer maar een **trimeer** orgaan. Dit derde odontomeer wordt door Bolk het **tritomeer** genoemd en nu wordt de Carabelli'sche knobbel door hem als tritomeer opgevat. Hiervoor zou pleiten in de eerste plaats zijn linguale ligging van den hoofdknobbel D van het deuteromeer. Nu heeft Bolk waargenomen, „dass von dem Höckerchen wenn stark entwickelt, ein sehr eidenter Einfluss auf das weitere Relief der Krone ausgeht.“ Deze invloed neemt men waar bij de tweede melkmolaar, maar ook bij de blijvende molaren en bestaat hierin, dat de mesiolinguale knobbel zich gaat verbreedden, dan door een fissuur in twee deelen, een kleinere mesiale en een grotere distale knobbel wordt verdeeld, die ten slotte twee even groote knobbels worden. Dit zou volgens Bolk de reactie

van den deuteromeren hoofdknobbel D zijn op de krachtige ontwikkeling van den Carabelli'schen knobbel, hij verdubbelt zich.

Ook bij de eerste blijvende molaren vindt men, ditzelfde proces van verdubbeling van den deuteromeren knobbel D onder invloed van een sterk ontwikkelde Carabelli'schen knobbel. Men krijgt dan eigenaardige molaarvormen, die door dengeen, die het voorafgaande niet kent, onmogelijk begrepen kunnen worden. Als voorbeeld geef ik op Pl. X 8 en 9 twee linker bovenmolaren (boven buccaal, links mesiaal) ieder met 6 knobbels. Bij 8 bestaat de buccale rij knobbels uit Pa en Pp, van het protomeer, de daaronder volgende rij bestaat uit drie knobbels, volgens Bolk van links naar rechts de dubbele knobbel D en dan de bijknobbel 4 van het deuteromeer, terwijl de derde rij uit één knobbel bestaat het tritomeer, de Carabelli'sche knobbel. Bij 9 is de toestand precies dezelfde, alleen is deze molaar iets te veel naar links gedraaid. Volgens Bolk zou de palatinale wortel bij dezen vorm, indien hij bij eerste molaren voorkomt niet verdubbelen, terwijl hij dit wel doet als deze kroonvorm voorkomt bij tweede molaren.

Bij de tweede molaren, waar vormvariëaties buitengewoon talrijk zijn, treedt nu de verdubbeling van den deuteromeren knobbel D ook op onder invloed van den Carabelli'schen knobbel, maar hier gaat de Carabelli'sche knobbel iets bijzonders vertoonen, hij wordt volgens Bolk meerknobbelig. In onze verzameling komen zulke exemplaren ook voor, maar komt het nooit verder dan tot verdubbeling van den Carabelli'sche knobbel, zoodat de molaar dan bestaat uit 7 knobbels: zie de M_2 op Pl. X 25; de buccale rij bestaat uit de protomere deelen Pa en Pp, de middelste rij uit de deuteromere deelen: dubbele D knobbel en 4; de palatinale rij uit: de tritomere dubbele Carabelli'sche knobbel. Men vindt echter ook herhaaldelijk gevallen, waar de Carabelli'sche knobbel wel dubbel voorkomt en toch de deuteromere D knobbel

niet verdubbelt, zoodat de molaar slechts 6 knobbel heeft zie Pl. X 6 en 7. In een halve maan zijn dan om den mesiolinguale knobbel gegroepeerd de dubbele Carabelli'sche knobbel en de denteromere bijknobbel 4. Bolk geeft in fig. 8 echter een afbeelding van een exemplaar, dat wij in onze verzameling niet bezitten, het is een molaar, waar de Carabelli'sche knobbel uit drie deelen bestaat en de mesiolinguale knobbel verdubbeld is, de molaar is dus 8 knobbelig. Hoe Bolk dit exemplaar opvat, wordt echter niet uiteengezet, ik meen te mogen begrijpen, dat volgens Bolk hier de Carabelli'sche knobbel uit drie deelen bestaat.

Bij de bespreking der variaties bij de molaren kom ik op den invloed van den Carabelli'schen knobbel op het kroonrelief nog uitvoerig terug, evenals op de wortelverdubbeling palatinaal, die men dikwijls bij de tweede molaren aantreft.

Bij de derde molaren komt de Carabelli'sche knobbel eveneens voor en heeft volgens Bolk grooten invloed op het kroonrelief. Men vindt hem zelfs aan gereduceerde derde molaren, waar de kroon niets anders is dan een centrale verdieping met een opgehoogden rand omgeven, maar waaraan linguaal zich de zelfstandige Carabelli'sche knobbel verheft. Bolk legt hier den nadruk op, omdat het bewijst, dat de Carabelli'sche knobbel groote individualiteit bezit en in zijn ontwikkeling eenigszins onafhankelijk is van het overige deel der kroon. Bolk schrijft: „Es verhält sich also als ein den normalen Konstituenten der Krone fremdes Element, in seiner Entwicklung ist es noch nicht dem allgemeinen Entwicklungsgang der Zahnkrone untergeordnet geworden”. Bolk is dan verder van meening, „dass Vermehrung der Höcker einer Zahnkrone verursacht werden kann als Reaktion auf die kräftige Entwicklung eines anstossenden Höckers”. Verder merkt Bolk op, dat men bij gebitten, waar de Carabelli'sche knobbel bij de molaren voorkomt, het

deuteromeer van de meer naar voren liggende elementen ook sterk ontwikkeld vindt, het deuteromeer bij de frontanden verhoudt zich dus als het tritomeer bij de molaren. Daar Bolk den Carabelli'schen knobbel aangeeft met het symbool T (tritomeer), worden de drieknobbelige molaar en de vierknobbelige molaar met Carabelli'schen knobbel, weergegeven door de formules:

$$\frac{\text{Pa Pp}}{\text{D}} \text{ en } \frac{\text{Pa Pp}}{\text{D 4}}$$

$$\text{T} \qquad \text{T}$$

Soms komen de bijknobbels van het protomeer 1 en 2 en de bijknobbel van het deuteromeer 3 ook nog tot ontwikkeling, zoodat dan de formules luiden:

$$\frac{\text{Pa Pp}}{\text{3 D 4}} \text{ en } \frac{\text{1 Pa Pp 2}}{\text{3 D 4}}$$

$$\text{T} \qquad \text{T}$$

Bolk geeft in zijn werken geen afbeelding van dergelijke tanden, waarvan hij echter wel exemplaren bezit. Indien de deuteromere hoofdknobbel D verdubbelt, dan wordt de formule:

$$\frac{\text{Pa Pp}}{\text{Da Dp}}$$

$$\text{T}$$

Indien bij den gewonen 4-knobbeligen molaar, door den Carabelli'schen knobbel de mesiolinguale knobbel verdubbelt, dan wordt de formule:

$$\frac{\text{Pa Pp}}{\text{Da Dp 4}}$$

$$\text{T}$$

Wij komen nu tot de formules als de Carabelli'sche knobbel verdubbelt: zie Pl. X 6 en 7. Bolk zelf geeft deze formules niet maar deze zullen luiden:

$$\frac{\text{Pa Pp}}{\text{D 4}}$$

$$\text{T 6}$$

of als de mesiolinguale knobbel ook nog verdubbeld is: zie Pl. X 25:

$$\frac{\text{Pa Pp}}{\text{Da Dp 4}} \\ \text{T 6}$$

Ten slotte komt dan de molaar uit de afbeelding fig. 8 van Bolk, waar de Carabelli'sche knobbel uit drie deelen bestaat en dus de formule luidt:

$$\frac{\text{Pa Pp}}{\text{Da Dp 4}} \\ \text{5 T 6}$$

tenminste zoo vat ik dezen molaar op volgens de beschrijving van Bolk. Een andere mogelijkheid is deze, dat de Carabelli'sche knobbel niet driedeelig is, maar dat de bijknobbel 3 van het deuteromeer ontwikkeld is, terwijl de Carabelli'sche knobbel dubbel is:

$$\frac{\text{Pa Pp}}{\text{3 Da Dp 4}} \\ \text{T 6}$$

Er komen nog geheel andere kroonvarianties voor bij aanwezigheid van den Carabelli'schen knobbel, waarop ik bij de bespreking van mijn eigen onderzoek zal ingaan.

Aan het slot van zijn artikel over den Carabelli'schen knobbel schrijft Bolk: „Die an den Objecten in regelmässiger Progression zu verfolgende Verdoppelung des Höckers D, unter dem Einfluss des lingual von ihm sich entwickelnden Höckers T, gibt einen unzweideutigen Hinweis bezüglich der Ursache, warum in einer früheren Epoche der Zahnentwicklung der Höcker P sich in einen vorderen und hinteren geteilt hat. Solange der Höcker D noch gering entfaltet war, wie an den meisten Prämolaren, blieb auch P einfach. Aber die kräftige Entfaltung von D ging mit einer Verbreiterung und schliesslich Verdoppelung des P-Höckers gepaart, in ganz gleicher Weise, wie jetzt auch beim Menschen eine kräftigere Entfaltung des T-Höckers

(Carabelli) den D-Höcker zwingt, sich zu verbreitern und zu verdoppeln. Die Geschichte des D-Höckers in der molarenkrone des Menschen beweist, dass meine Auffassung und Homologisierung bezüglich des Pa- und Pp-Höckers der Primatenmolaren eine richtige war. Wir haben hier eine Art von Höckervermehrung vor uns, welche imstande ist, die Homologisierung der Einzelhöcker schwieriger zu gestalten. Denn es sind jetzt zwei Höcker zusammen einem Primarhöcker homolog zu stellen".

In het volgende deel zal ik van de bovenmolaren der primaten nog te bespreken hebben het verloop der cristae en eenige bijzondere bovenmolaarvormen onder de primaten, om dan over te gaan tot de opvatting van Bolk over de ondermolaren.

(Wordt vervolgd).





