

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

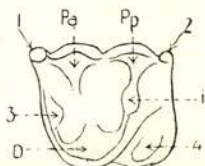
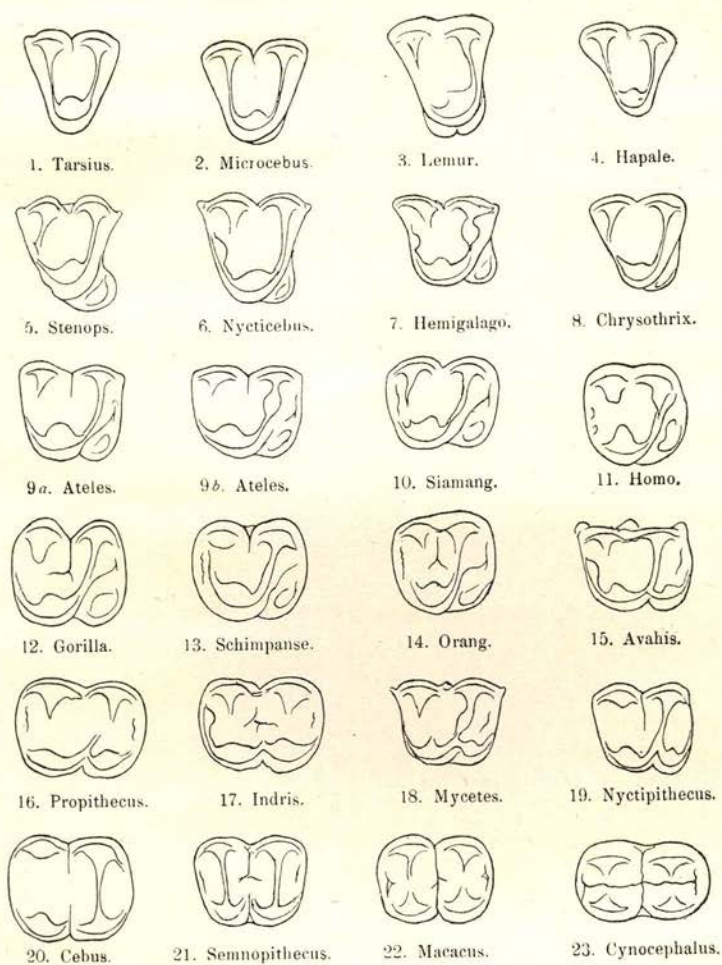
DOOR

J. A. W. VAN LOON.

Lector in de orthodontie aan de Rijksuniversiteit te Utrecht.

(*Tweede vervolg.*)

Een zeer belangrijke plaats bij het onderzoek van het kroonrelief wordt ingenomen door het kammensysteem. Bij een tand met de eenvoudige kroonformule $\frac{1 P 2}{D}$, vindt men dikwijls een kam, die van den knobbel D uitgaat, dan buccaalwaarts verloopt en in den knobbel P overgaat. Bolk noemt dien kam den **protopecten** en een tand, die slechts één dergelijken van D naar P verloopenden kam bezit **protopectinisch**. Wanneer nu de knobbel P van het protomeer verdubbeld is, dan treedt een ander kammensysteem op en vindt men bij een tand met de kroonformule $\frac{1 Pa Pp 2}{D}$ van uit D twee kammen ontstaan, die divergeerend buccaalwaarts verlopen en zich verbinden met de knobbels Pa en Pp. Het maakt den indruk, alsof de protopecten overlans in tweeën gesplitst is. Dit kammensysteem, dat dus V-vormig is, wordt door Bolk genoemd **schizopecten** en de tanden, die het vertoonen **schizopectinisch**. Wij hebben gezien, dat bij de apen de tendentie bestaat om bij de bovenmolaren, den distalen bijknobbel 4 van het deuteromeer gelijkwaardig te maken met de drie andere knobbels Pa, Pp en D. Vervolgt men de ontwikkeling van



24.

Fig. 1: ontwikkeling van het kammensysteem bij de bovenmolaren der Primaten. (Naar Bolk).

dezen knobbel 4 en van het kammensysteem (zie figuur 1: de verschillende nummers) dan gaan wij uit van den molaar met 3 knobbels, buccaal Pa en Pp, linguaal de knobbel D, met elkaar verbonden door een schizopecten, zoodat tusschen de beide kammen een centrale verdieping ontstaat, waarin de buccale fissuur, die de buccale knobbels Pa en Pp scheidt uitmond. Deze molaarvorm vindt men bij de halfapen Tarsius(1) en Microcebus (2) en onder de ware apen bij Hapale (4). Wanneer nu de deuteromere bijknobbel 4 optreedt, dan vindt men die eerst als een accessorium aan de linguale helft van den distalen rand der kroon. De hoofd-massa der kroon bestaat uit de drie knobbels Pa, Pp en D, terwijl de knobbel 4 (het talon) als meer zelfstandig deel buiten dezen driehoek ligt en er volkomen van gescheiden is door eene groeve, die B o l k „hintere Schrägfurche” noemt en die wij odontologen de fissura distolingualis noemen. Deze groeve wordt bij de vergelijking der molaren van groot belang. Men vindt dezen molaarvorm onder de halfapen bij Stenops (5), Nycticebus (6) en Hemigalago (7).

Bij Nycticebus en Hemigalago is de kroon meer vierhoekig geworden, de fissura distolingualis is nog compleet, trigon en talon zijn twee goed gescheiden componenten der kroon. Over het kamsysteem zegt B o l k: „was das Leisten-system betrifft, besteht auch hier noch die V-formige Gestalt, nur läuft die vordere Leiste nicht direct zum vorderen bukkalen Höcker Pa, sondern verbindet sich mit der vorderen Nebenspitze 3.” Reeds nu wil ik er op wijzen, dat naar mijne meening, deze kam, die B o l k beschrijft als loopende van D naar 3 niet dezelfde voorste kam is, die b.v. bij Tarsius, Microcebus van D naar Pa loopt. Uit de beschrijving van B o l k krijg ik den indruk, dat hij deze twee wel gelijk stelt. Bij Hemigalago vindt B o l k in het verloop van den achtersten kam nog een knobbeltje, dat bij de nu levende primaten zelden is, maar bij de eocene vormen dikwijls voorkomt; zoo bij Pelycodus, Notharctos, Hyopsodus en Microchaerus. Dit intermediaire

knobbeltje is volgens Bolk „auf keine der Grundspitzen des Zahnes zurück zu führen, sie ist lediglich ein Produkt der hinteren Leiste". Dit intermediaire knobbeltje vond Bolk als variëteit ook bij Ateles (9b) Cebus en **Mycetes** (18). In de theorie van Cope—Osborn hebben wij gezien, dat de met een talon voorziene bovenmolaar zesknobbelig kan worden, doordat op het trigon twee intermediaire knobbeltjes optraden, een voorste protoconulus genaamd en een achterste de metaconulus. In deze theorie zijn het secundaire knobbeltjes. Het door Bolk beschreven intermediaire knobbeltje in den achtersten kam, dat door hem aangeduid wordt met i (24) is nu niets anders dan de metaconulus van Cope—Osborn. De protoconulus van Osborn is volgens Bolk niets anders dan de mesiale bijknobbel 3 van het deuteromeer. Het verschil in de beide theorieën is dus, dat de beide intermediaire knobbels bij Osborn als secundair beschouwd worden, terwijl bij Bolk het voorste intermediaire knobbeltje een primaire knobbel is, en de achterste secundair. In de verdere ontwikkeling van den primatenstam heeft dit secundaire intermediaire knobbeltje volgens Bolk geen rol meer gespeeld, „die heutigen Primaten stammen entweder von solchen Formen ab, bei denen es nicht vorkam, oder es hat sich im Laufe der Zeit wieder ausgeglichen und die von D bis Pp ziehende Leiste ist wieder zu seiner primitiven Gestalt zurückgekehrt. Das es als Variation auch bei Mycetes, Cebus und Ateles angetroffen wird kann in zweierlei Weise gedeutet werden, entweder als Atavismus oder als Äusserung eines der Zahnentwicklung allgemein inwohnenden Vermögens die hintere Leiste zu einem Tuberkel zu konzentrieren". Onder de platyrrhine apen treft men bij Chrysothrix (8) nog een primitieven molaarvorm aan, ook hier is de fissura distolingualis volkomen en wordt de knobbel 4 afgegrensd van het kamsysteem op het trigon. „Das Leistensystem ist noch V-förmig, das vordere Bein nimmt den Vorderrand der Krone ein".

Ook bij *Ateles* (9) vindt men een volkomen *fissura distolingualis*, die den knobbel 4 van het trigon afgrenst. „Es ist allerdings das vordere Bein desselben sehr schwach, läuft im Vorderrand des Zahnes aus, wodurch dessen zentrale Depression bis zum Vorderrand reicht und hier nur einen schwach angedeuteten Abschluss findet. Die zentrale Depression erscheint dadurch im ganzen mehr auf den vorderen Teil des Zahnes verlegt, ein Merkmal, das allen anderen *Platyrrhinen* ebenfalls eigen ist.“ Als variatie vindt *Bolk* bij *Ateles* (9b) het intermediaire knobbeltje *i* in den achtersten kam. Als verschil met de hiervoor besproken vormen geeft *Bolk* nog aan, dat bij *Ateles* de *fissura distolingualis* den distalen rand van de kroon niet meer bereikt, maar op eenigen afstand daarvan eindigt, terwijl hij bij de vroegere vormen eindigt in het midden van den distalen rand. *Bolk* schrijft: „Die Abgrenzung des hinteren lingualen Tuberkels vom übrigen Teil der Krone ist somit nicht mehr eine absolut vollständige. Jedoch eine Beziehung zum Leistensystem ist noch nicht zustande gekommen.“

Het heeft bij de nauwkeurige bestudeering van *Bolk's* afbeeldingen, die trouwens schematisch zijn steeds mijn aandacht getrokken, dat bij *Tarsius*, *Microcebus*, *Hapale* de voorste kam *Pa* volledig verbindt met *D*. Bij *Stenops*, *Nycticebus*, *Hemigalago*, *Chrysothrix*, *Ateles* is dit niet het geval; de kam uitgaande van *Pa* eindigt blind en eveneens de kam uitgaande van *D*. *Bolk* wekt door zijne beschrijving den indruk, alsof deze voorste kammen bij de besproken apen en halfapen homoloog zijn, maar door de afbeeldingen is er bij mij twijfel ontstaan of dit wel juist is, waarop ik in het vierde deel nader terugkom.

Vervolgen wij met *Bolk* nu de kroonontwikkeling bij de *Hylobatidae*, de *Antropomorphae* en den mensch, dan blijkt, dat de bijknobbel 4 ongeveer van gelijke grootte geworden is als de drie overige knobbels. *Bolk* schrijft „eine Beziehung zum primitiven Leistensystem hat sie

jedoch noch niet erlangt, denn durch die hintere Schrägfurche wird sie vollständig vom hinteren Bein des Leisten-systems abgeschlossen. Das ist ein Merkmal der Molaren der höchsten Primatengruppe, das bestimmt als ein primitives betrachtet werden muss." Deze fissura distolingualis is niet bij alle groepen even diep, hoe krachtiger het achterste been van het schizopecten (de crista obliqua) ontwikkeld is, des te dieper en volkomener is de fissuur. De fissuur snijdt niet meer in den distalen rand der kroon maar eindigt op geringen afstand er van, niet zelden onder vorming van een korte transversale fissuur. Volgens Bolk is de fissuur 't sterkst bij Gorilla (12), dan volgt Siamanga (10), dan Schimpansee (13) en 't zwakste bij Orang (14). Ook bij den mensch is zij vrij diep. Wat verder het kammensysteem betreft, schrijft Bolk bij deze molaargroep: „die vordere Leiste ist aber immer weniger kräftig entwickelt, fehlt sogar beim Menschen meistens und erscheint nicht selten in zwei Stücke aufgelöst; das linguale zieht vom Höcker D zum Vorderrand, das zweite geht vom Höcker Pa aus, zieht den Vorderrand parallel und begrenzt die Fovea anterior des Zahnes."

Een hoogere ontwikkelingstrap in de kroonstructuur wordt nu volgens Bolk bereikt, indien de knobbel 4 verbinding verkrijgt met het kammensysteem. Deze progressie is meerdere malen in den loop der ontwikkeling tot stand gekomen, want men vindt haar, bij halfapen, bij platyrrhina en catarrhina.

Onder de halfapen treft men dezen hooger molaarvorm aan bij Avahis (15), Propithecus (16) en Indris (17) „welche in der genannten Reihenfolgen den Differenzierungsgang zur Schau bringen". Bij Avahis is de fissura distolingualis niet meer compleet, doordat de knobbel 4, die halvemaan-vormig geworden is zich met zijn voorste einde verbonden heeft met den achtersten kam, die van D uitgaat en zich met Pp verbindt. Zodoende is de knobbel 4 meer aan de andere drie knobbels gelijk geworden, alleen is hij nog iets

kleiner. Bij Propithecus en Indris gaat ook dit verschil verloren, terwijl de gelijkwaardigheid nog volkomener wordt, doordat de achterste kam gaat verdwijnen en wel bij Indris 't sterkst. De verbinding echter tusschen het voorste einde van 4 met D, die ook bij Avahis reeds bestond, blijft bestaan, zoodat bij Indris de kroon bestaat uit vier even groote halvemaanvormige knobbels, die met de toegespitste punten in elkaar overgaan. De knobbel 4 heeft dan zijn karakter als accessorium verloren, de fissura distolingualis is verdwenen, slechts een rudiment ervan vindt men op de linguale vlakke der kroon. Deze kroonvorm van Indris gelijkt iets op het selenodonte type. Ook H u x l e y wijst op dit bijzondere kammensysteem bij Indris: „Each pair of cusps is united by a transverse ridge, and there is no oblique ridge”. Met deze opvatting van B o l k ben ik het niet eens, maar kom daarop terug bij de bespreking van mijn eigen meening over dezen molaarvorm.

Een eenigszins andere ontwikkeling vindt men bij de Platyrrhina b.v. bij Mycetes (18), Nyctipithecus (19), Cebus (20) en Pithecia. Ook hierbij is het belangrijke de verhouding van de fissura distolingualis en den knobbel 4 tot het kammensysteem. Hetgeen B o l k over Mycetes en Nyctipithecus schrijft zal ik woordelijk weergeven, opdat men aan de hand van de schematische figuren van B o l k over de kammenontwikkeling en aan de hand van mijne afbeelding van een eersten blijvenden molaar van Mycetes, dien ik bij een jeugdigen Mycetes met melkgebit uit de alveole geprepareerd heb, en dus nog niet gefunctioneerd heeft en volkomen gaaf is, hetgeen B o l k waargenomen heeft kan controleeren. In het algemeen is het noodzakelijk de objecten in natura te bestudeeren, wil men zich een oordeel vormen over hetgeen anderen erover schrijven, omdat dikwijls noch de teekeningen noch de foto's duidelijk den toestand weergeven en verschillende onderzoekers aan hetzelfde object verschillend kunnen waarnemen. Het schijnt mij toe, dat dit het geval is bij My-

cetes; met de waarnemingen, die Bolk daaraan doet, ben ik het niet eens. Men vergelijke echter zelf. Bolk schrijft: „Bei *Mycetes* (18) durchquert das vordere Ende von 4 die Schrägfurche und verbindet sich mit den von D nach Pp verlaufenden Leiste. Auf die hintere Hälfte des Zahnes trifft man bei diesen Affen nicht selten das abgetrennte Stück der Schrägfurche noch an. Ich vermisste dasselbe bei *Nyctipithecus*. Wie bei *Mycetes* können auch bei diesem Geschlecht individuelle Variationen bestehen. Auffallend ist es jedoch, dass die hintere Leiste bei *Nyctipithecus* sehr deutlich die Neigung hat, sich hinterwärts zu verschieben.

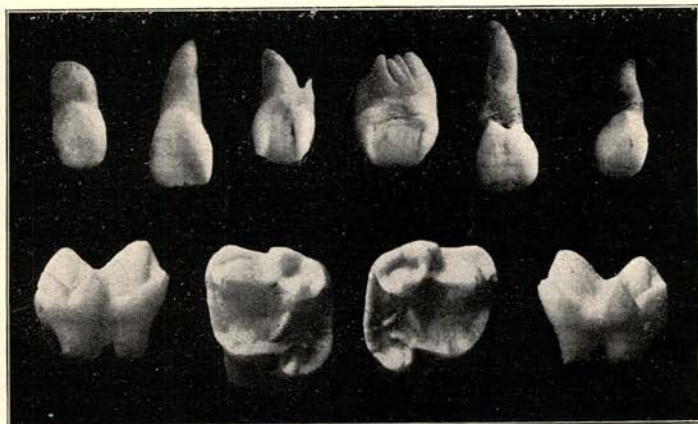


Fig. 2: bovenste rij: 6 incisivi verwijderd uit de bovenkaak (mensch).
 onderste rij: linker en rechter eerste blijvende
 bovenmolaar van *Mycetes*.

Während sie bei *Mycetes* noch deutlich vom Höcker D ausgeht und schräg nach hinten und bukkalwärts zum Höcker Pp zieht, scheint sie bei *Nyctipithecus* vom letzterem auszugehen, verläuft mehr transversal, und spaltet sich am lingualen Ende gabelförmig, ein Ast verbindet sich mit D, der zweite mit 4. Diese Struktur bildet die Vorstufe

zu jener, welche man beim Geschlecht Cebus und Pithecia antrifft."

In fig. 2 geef ik in de onderste rij in 't midden de afbeelding van de occlusale vlakke van den linker eersten blijvenden molaar van Mycetes (No. 2 van links, boven buccaal, links mesiaal) en van den rechter eersten molaar (No. 3 van links, boven buccaal, rechts mesiaal). Als men nu deze kauwvlakte nauwkeurig bestudeert dan schijnt het mij toe, dat de knobbel 4 met zijn voorste einde niet zooals Bolk meent overgaat in den kam die van Pp naar D verloopt (deze kam is duidelijk zichtbaar), maar dat deze overgaat in een kam uitgaande van D en die voorbij den achtersten kam loopt distaalwaarts. De toestand is niet, zooals Bolk die schematisch teekent in zijn fig. 18. Het komt mij voor, dat Bolk het kammensysteem niet nauwkeurig heeft weergegeven, dat door hem verschillende kammen met elkaar verward worden en dit ook al bij Bolk's vroegere beschouwingen plaats gevonden heeft. Dit verschil in meening wordt van groote beteekenis, zooals wij later zullen zien.

Bij Cebus (20) en Pithecia is de bijknobbel volkomen gelijkwaardig geworden met de overige drie knobbels, maar op andere wijze, als dat bij Indris onder de halfapen ontstond. Want nu blijft de achterste kam volkomen bestaan, wordt niet onderbroken, de achterste kam verbreekt echter wel zijn verbinding met D (wat bij Indris niet gebeurt), terwijl de achterste kam zelf sterk gaat ontwikkelen en nu zuiver transversaal loopt van Pp naar 4. Bolk schrijft: „Bei Cebus ist die hintere Schrägfurche jetzt als solche von der Kaufläche ganz verschwunden, der Abschnitt der sich auf der lingualen Fläche fand, hat eine transversale Richtung angenommen, und strebt den Furche zu, welche von der bukkalen Seite in die zentrale Depression ausmündet. Mit der abgeänderten Beziehung der hinteren Leiste zu den Kronenhügeln hat der Molar von Cebus ein ganz anderes Gepräge bekommen als jener von Mycetes oder Ateles. So lange die hintere Leiste von

D bis Pp ziehend, einen schrägen Verlauf hat, behält der Molar noch immer etwas in seinem Äusseren von der ursprünglichen Dreieckform der Mahlzähne, und haftet der Spitze 4 noch immer etwas an von ihrer ursprünglichen Bedeutung als Nebenspitze. Sobald jedoch die Leiste ihr linguales Ende von D auf 4 verlegt hat, ist sozusagen das Endziel des Differenzierungsganges der Mahlzähne bei den Primaten erreicht, und 4 ist als ein den anderen Höckern gleichwertiges Element in der Struktur des Kronenreliefs aufgenommen. Alle spuren seiner primitiven Natur sind verwischt."

Op nog volmaakter wijze als bij het geslacht Cebus onder de Platyrrhina komt de assimileering van den bijknobbel 4 tot stand bij de Cercopithecidae onder de Catarrhina, zooals bij Semnopithecus (21), Colobus, Cercopithecus, Cynocephalus (23), Inuus, Macacus (22). Bolk schrijft: „Alle diese Molaren stimmen darin überein, dass die Krone in vier gleichförmig gebaute Quadranten zerlegt werden kann; die vier Höcker Pa, Pp., D und 4 nehmen ungefähr die Mitte eines jeden Quadranten ein." Bij Semnopithecus (21) en Colobus vindt men nu twee kammen, die de beide mesiale respectiev. de beide distale knobbels met elkaar verbinden en zuiver transversaal verlopen. Tusschen de beide kammen bevindt zich een depressie, waarin de fissuren uitloopen, die de beide buccale resp. de beide linguale knobbels scheiden. Bij Cercopithecus is het midden der beide kammen iets verdiept, zoodat de verbinding der knobbels niet zoo geprononceerd is, terwijl bij Cynocephalus dit proces nog verder is gegaan en men een kruisvormige groeve krijgt, die de vier even groote knobbels van elkaar scheidt. Volgens de meening van Bolk: „haben somit die Molaren aller katarrhinen Primatengeschlechter mit Ausnahme der Anthropoiden und der Hominiden das Endziel des Entwicklungsganges: vollständige Äquivalierung der Spitze 4 an den drei übrigen und Verlust jeder Andeutung des

ursprünglichen Charakters von 4 als Nebenspitze erreicht. Sie sind gleichsam als Endformen zu betrachten”.

Bolk bespreekt nu de vraag in welke betrekking het symmetrische kammensysteem van *Semnopithecus* staat tot het V-vormige kammensysteem der primitief gevormde molaren. Dat de kam, die D met Pa verbindt dus de mesiale kam homoloog is met het voorste been van den schizopecten der primitievere vormen, daaraan twijfelt Bolk niet.

Hoe staat het echter met den kam, die 4 met Pp verbindt? Bolk schrijft: „Wir stehen hier vor einer Frage, welche für eine Einsicht in die verwandtschaftlichen Beziehungen der Primatengeschlechter sehr bedeutungsvoll ist, denn das Vorkommen des Leistenkomplexes auf den Molaren zeigt einen unverkennbaren Entwicklungsgang: die schon mehrfach betonte Tendenz der Assimilation von 4. Je weiter dieser Vorgang fortgeschritten ist, desto höhere Stufe nimmt das Gebiss ein. Aus diesem Grunde sind die Zähne der Anthropoiden und des Menschen gewiss primitiver als jene aller anderen katarrhinen Primaten”. Men vindt nu onder de recente primatengeslachten geen vorm, die een overgang vormt tusschen de Anthropoiden en de Cercopithecidae, geen geslacht leert iets over de ontstaanswijze van den distalen kam bij *Semnopithecus*. Bolk meent „es konnte somit möglich sein, dass diese hintere Querleiste zwischen Pp und 4 abzuleiten ist von der primitiven hinteren Schrägleiste zwischen Pp und D, wie das bei den Platyrrhinen (*Cebus*) zweifelsohne der Fall ist. Eine zweite Möglichkeit ist diese, die hintere Querleiste sei eine Neubildung, welche ganz unabhängig von der hinteren Schrägleiste, welche reduziert worden ist, sich entwickelt hat. Nun ist letzteres in der Tat der Fall.”

Bolk grondt deze meening op variaties, die hij waargenomen heeft aan de eerste molaren van *Siamanga*, en op de kroonstructuur van den fossielen *Dryopithecus*, die door *Branco* beschreven is. De variatie door Bolk bij *Siamanga* waargenomen geef ik weer in fig. 3, a. b. c. Het

zijn drie eerste molaren met verschillend kroonrelief. Bij **a** vindt men het normale relief, waarbij D verbonden is door een voorsten kam met Pa en door een schuin verloopenden achtersten kam met Pp, terwijl de fissura distolingualis den knobbel 4 volkomen afscheidt van het overige deel der kroon. Onder 40 eerste molaren van Siamanga nam Bolk 8 maal de variatie waar afgebeeld in b, „die hintere Schrägleiste ist noch entwickelt, in ihrer Mitte aber erniedrigt. Dagegen geht von dem Höcker Pp eine kurze Leiste aus in der Richtung des Höckers 4, welcher ebenfalls eine Leiste aussendet in der Richtung von Pp. Aber es ist noch nicht zu einer Zusammenfließung beider Leisten oder Kämmchen gekommen. Nur ist in ihrer Verbindungs-

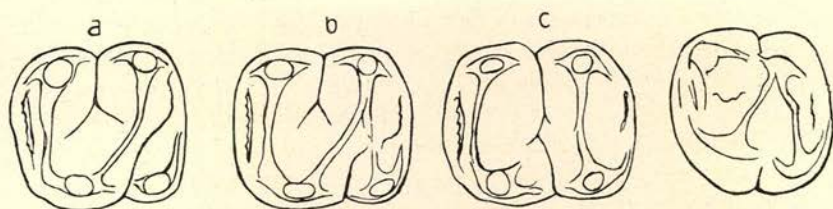


Fig. 3: a, b en c, drie eerste linkermolaren der bovenkaak van Siamanga (naar Bolk); de vierde rechtsche figuur: linker bovenmolaar van Dryopithecus (naar Branco).

linie die hintere Schrägfurche unterbroken. Das hintere, bukkale Ende ist zu einer selbständigen, dem Hinterrand des Zahnes dicht genäherten überwiegend transversal verlaufenden Furche geworden.” Onder de 40 eerste molaren vond Bolk verder 2 maal het kroonrelief als afgebeeld in c en zegt daarvan „die beiden von Pp und 4 ausgehenden Leisten haben sich mit einander verbunden und setzen eine hintere Querleiste zusammen, ganz wie wir sie bei den Semnopitheciden kennen gelernt haben; die ursprüngliche hintere Schrägleiste dagegen ist fast ganz verschwunden. Die hintere Schrägfurche ist noch in einer kurzen trans-

versalen Furche vor dem Hinterrande zu erkennen, und das linguale Stück derselben ist aus seiner ursprünglichen Bahn in eine mehr transversale abgelenkt worden, um sich ungefähr im Zentrum der Krone mit der von den bukkalen Seite herkommenden, die Höcker Pa und Pp trennenden Furche zu verbinden. In diesen Fällen hat der Molar von Siamanga die typischen Merkmale eines Semnopithecus-Zahnes angenommen." B o l k vond verder, dat bij het dier, waar hij deze variatie waarnam, „auch der zweite Milchmolar ebensoweit in der Richtung des Semnopithecusmolaren fortgeschritten war, als der erste Dauermolar. Solche Tatsachen weisen wohl darauf hin, dass die Persistenz primitiver Merkmale in Milchgebiss doch nicht so stark ist als es in der Literatur öfters vorgestellt wird. Wir haben es hier mit einer bestimmt gerichteten Variation von unzweifelhaft progressiven Natur zu tun, und sie äussert sich gleichzeitig im Milch- und Dauergebiss."

B o l k komt nu tot de volgende conclusie: „die Variationen van Siamanga werfen Licht auf die Beziehung der hinteren Querleiste der Cercopithecidae zu der hinteren Schrägleiste der Anthropoiden. Bei den Platyrrhinen (Cebus) ist die die Höcker Pp und 4 verbindende Leiste keine Neubildung, es ist die hintere Schrägleiste, welche seine linguale Endstätte von D auf 4 verlegt hat. Aber bei den Katarrhinen ist die scheinbar identische Leiste eine Neubildung, die entstanden ist unter gleichzeitigen Verlust der primitiven hinteren Schrägleiste. In dieser einfachen Reliefscheinung haben wir es somit wieder mit einem prägnanten Beispiel von Konvergenz zu tun. Die Variationen bei Siamang weisen uns somit den Entwicklungsweg, welchen die Molaren der Semnopitheciden zurückgelegt haben."

Belangrijk is de afbeelding en beschrijving, die B r a n c o geeft van den bovenmolaar van Dryopithecus zie fig. 3, die een door B o l k vereenvoudigde reproductie weergeeft van de B r a n c o'sche figuur. Aan deze tanden komen zowel „die hintere schräge Leiste als die hintere Querleiste

vor. Durch die Anwesenheit der letzteren fehlt die hintere Schrägfurche". **B r a n c o** zelf schrijft: „den schrägen Kamm, welcher von dem hinteren Aussen — zum vorderen Innenhöcker verläuft, und den Querkamm, welcher vom hinteren Aussen — zum hinteren Innenhöcker hinübergeht”.

B o l k geeft ten slotte als zijn meening weer „dass er sich nicht der Auffassung jener Autoren anschliessen kann, welche sich vorstellen, als sollte dieser Höcker 4 bei den höheren Primaten ein reduziertes Element in der Kronenstruktur darstellen. Der Molar der Anthropoiden und Hominiden ist ein primitives Gebilde. Nichts weist uns darauf hin, dass es einmal die höhere Entwicklungsstufe eingenommen hat, welche die Molaren der Cercopithecidae einnehmen.”

G. S c h w a l b e behandelt in zijn werk „Ueber den fossilen Affen **Oreopithecus Bambolii**” 1915 eveneens dit vraagstuk van het kammensysteem en de meening van **B o l k** daarover, maar komt tot een andere conclusie. Hij gaat bij de afleiding van de bovenmolaren uit van een trituberculair trigon, de distale kam op dit trigon noemt hij de **crista obliqua**, die door den **suleus obliquus** (onze fissura distolingualis) gescheiden is van den vierden knobbel. **S c h w a l b e** wijst er nog eens op, dat voor de molaren der anthropoiden als typisch opgegeven wordt het alterneeren der knobbels en meent, dat dit slechts voor de bovenmolaren geldt. Beter beschrijft men volgens hem den vorm als een ruit, waarvan de mesiobuccale en distolinguale hoeken scherp zijn en de mesiolinguale en distobuccale hoek stomp. Trekt men transversale lijnen loodrecht op de mediaanlijn dan wordt daardoor eerst de mesiobuccale knobbel getroffen, dan de mesiolinguale, dan de distobuccale en daarna de distolinguale knobbel. Voor de ondermolaren der anthropoiden is de knobbeltopografie anders, daar de beide voorste knobbels (mesiobuccale en mesiolinguale) op dezelfde transversale liggen, terwijl voor de drie achterste knobbels de beschrijving alterneerend past.

Bij de cercopithecidae echter bevinden zich zoowel bij de bovenmolaren als bij de ondermolaren telkens twee parige knobbels in dezelfde transversale.

Waar men dus bij de anthropoiden heeft een trigon, een **crista transversa anterior**, die de twee mesiale knobbels verbindt, een **crista obliqua**, die den mesiolingualen knobbel met den distobuccalen knobbel verbindt en een **suleus obliquus**, die het trigon scheidt van den distolingualen

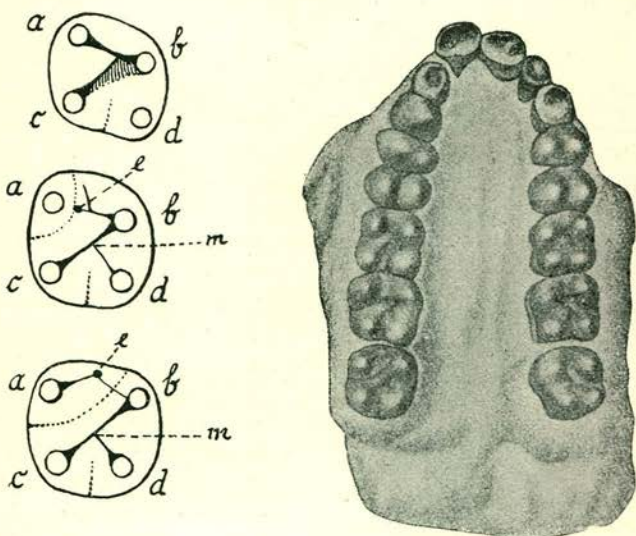


Fig. 4: bovenkaak van *Oreopithecus Bambolii*, met schematische teekening der knobbels der rechter bovenmolaren. (naar Schwalbe).

knobbel, terwijl men bij de Cercopithecidae een **crista transversa anterior** vindt, die de beide mesiale knobbels verbindt en een **crista transversa posterior**, die de beide distale knobbels verbindt, zoo vraagt Schwalbe: waar is het trigon gebleven, hoe is de crista obliqua verdwenen en hoe moet men het optreden van de crista trans-

versa posterior verklaren? Het zijn dus dezelfde vragen, die B o l k behandeld heeft. Volgens S c h w a l b e sluit de fossile **Oreopithecus** zich wat de knobbeltopografie betreft aan bij de Anthropoiden en niet bij de Cercopithecidae. In fig. 4 geef ik een reproductie van de afbeelding, die S c h w a l b e geeft van de bovenkaak van oreopithecus en een reproductie van de schematische teekening, die S c h w a l b e geeft van het kroonrelief der rechter bovenmolaren van deze bovenkaak. In deze figuur stelt a de mesio-buccale knobbel voor, b de mesiolinguale, c de distobuccale en d, de distolinguale knobbel. Bij den eersten molaar scheidt de crista obliqua bc het trigon van den knobbel d. De knobbels a en b zijn door de crista transversa anterior verbonden. Op 2.5 m.M. afstand van b wordt deze crista transversa anterior getroffen door de crista obliqua, die van c komt en zich dus niet direct verbindt met b. Deze verbinding ontstaat door een driehoekig veld, waarvan de top bij c ligt en de basis bij b. en dat door S c h w a l b e: trigonum cristae obliquae genoemd wordt. Bij den tweeden molaar loopt de crista obliqua direct van c naar b, eveneens bij den derden molaar. Zoowel bij den tweeden als derden molaar loopt nu van den knobbel d (in de B o l k'sche theorie 4) een **crista posterior** loodrecht op de crista obliqua. Tusschen de knobbels c en d bevindt zich een sagittaalverlopende sulcus posterior.

S c h w a l b e meent nu, dat de vorm bij de Cercopithecidae uit den vorm bij Oreopithecus ontstaan is niet op de wijze, zooals B o l k afleidt uit de variaties van Siamanga maar als volgt: als men het punt waar de crista posterior de crista obliqua treft m noemt en men denkt nu, dat het stuk mb der crista obliqua kleiner wordt en verdwijnt, dan vormt c m d een crista, die naar mesiaal convex is; wordt deze dan rechter in zijn verloop, dan krijgt men de crista transversa posterior der Cercopithecidae en liggen de knobbels paarsgewijze tegenover elkaar, verbonden door twee transversale cristae. S c h w a l b e vindt zijn af-

leiding eenvoudiger en natuurlijker dan die van Bolk. Het schijnt mij toe, dat deze molaarvorm van *Oreopithecus* zeer bijzonder is en door Bolk in zijn theorie niet is opgenomen. Deze vorm heeft weinig van het *cercopithecus* type en weinig van het anthropoiden type. Vooral de verbinding van een crista posterior met de crista obliqua is zeer vreemd naar mijn meening. Wanneer ik vergelijk, wat Bolk over *Mycetes* schrijft en schematisch afbeeldt en wat ik zelf bij *Mycetes* meen waar te nemen, dan durf ik over de variaties bij *Siamanga* door Bolk vermeld geen oordeel uit te spreken, voordat ik de objecten zelf aanschouwd heb.

Zelf heb ik over het ontstaan van het verschil tusschen de Anthropoide molaren en de molaren bij *Cercopithecidae* een geheel andere meening dan Bolk en Schwalbe. Reeds op de Maartvergadering 1915 van het Genootschap van Tandheelkunde heb ik op grond van mijn studies over de variaties bij de molaren van den mensch als mijn meening medegedeeld, dat de mesiolinguale knobbel bij den mensch niet één primaire knobbel is, zooals tot dusver alle onderzoekers meenden (de protoconus van Osborn, de knobbel D van Bolk, de knobbel b van Schwalbe) maar dat dit een knobbel is, die ontstaan is door coalescentie van twee primaire knobbels, die door mij genoemd zijn de mesiale D, de distale D'. Deze knobbels D en D' zijn de hoofdknobbels van twee triconodonte deuteromere elementen. Volgens mijne meening is onze distolinguale knobbel (de knobbel 4 van Bolk, knobbel d van Schwalbe, de hypoconus van Osborn) de distale bijknobbel 4' van het distale deuteromeer, waarvan D' de hoofdknobbel is. Bolk en alle andere onderzoekers meenen, dat zij bij de bovenmolaren der anthropoiden en *cercopithecidae* 4 knobbels voor zich hebben, die bij de beide groepen homoloog zijn. Volgens mijne meening is dit niet het geval, maar heeft men bij de anthropoiden in den mesiolingualen knobbel te zien de gecoalesceerde (D + D') en in den distolingualen knobbel

den bijknobbel 4', terwijl bij de cercopithecidae, de mesiolinguale knobbel de knobbel D en de distolinguale knobbel de knobbel D' is, die eenvoudig niet gecoalesceerd zijn. Een bijknobbel 4 (Bolk) of 4' (mili) komt bij de cercopithecidae niet voor.

Hetzelfde geldt voor Indris onder de halfapen, voor Cebus onder de Platyrrhina en voor de cercopithecidae onder de

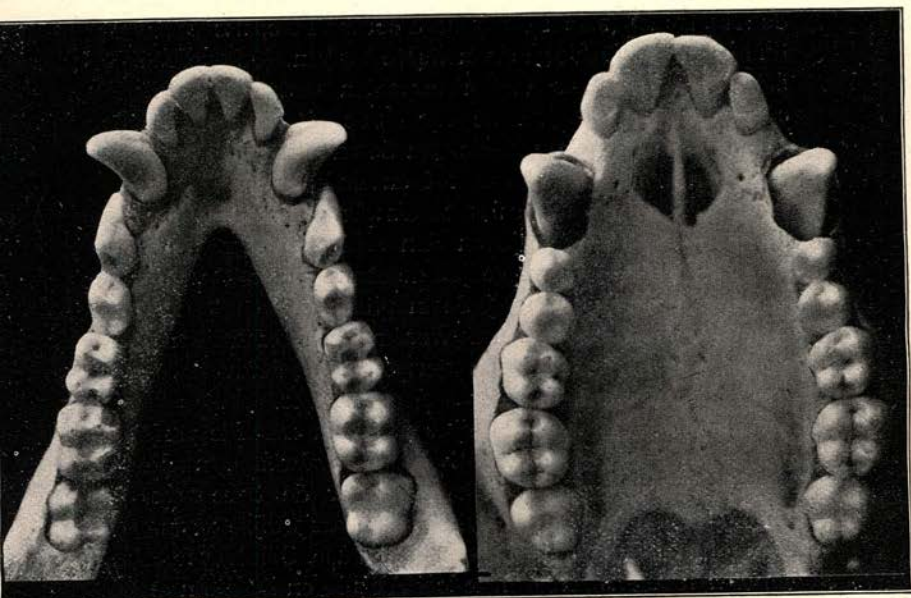


Fig. 5: onderkaak en bovenkaak van Semnopithecus.

Catarrhina. De beide linguale knobbels zijn hier D en D', beide primaire knobbels. Een groote steun voor mijn theorie zou ik vinden, indien ik bij een der cercopithecidae b.v. distaal van den normalen distolingualen knobbel (4 van Bolk) een bijknobbel zou vinden, die dan in de theorie van Bolk onverklaarbaar is. Inderdaad heb ik in de

verzameling van Prof. v. d. Broek een *Semnopithecus* aangetroffen, die bij de eerste blijvende bovenmolaren buccaal twee knobbels vertoont en linguaal drie en waarvan ik in fig. 5 een afbeelding geef. De groote linguale knobbels zijn de knobbels D en D' terwijl het kleine distolinguale knobbeltje de bijknobbel 4' is van het distale deuteromeer. De groeve tusschen de linguale knobbels D en D' (bij Bolk D en 4), die Bolk opvat als 't overblijfsel van de „hintere Schrägfurche" (sulcus obliquus Schwalbe, fissura distolinguale), heeft hiermede niets te maken. De werkelijke fissura distolinguale der anthropoiden bestaat niet bij de cercopithecidae, omdat de bijknobbel 4' zich daar niet manifesteert. Bij de variatie van *Semnopithecus*, die ik afbeeld en waar dus 4' wel tot ontwikkeling is gekomen, vindt men dan ook de fissura distolinguale tusschen het kleine distale knobbeltje en den middelsten grooten linguale knobbel. Men vergelijke de eerste ondermolaren met de eerste bovenmolaren bij *Semnopithecus*, welk een sprekende gelijkenis vertoonen de vier knobbels gescheiden door een zuiver kruisvormig fissurensysteem. Hierover echter later bij de bespreking der molaarvarianties.

Wij zullen later zien, dat bij den mensch dezelfde variatie voorkomt, als Bolk bij *Siamanga* waarnam, namelijk een vierknobbelige bovenmolaar, waar de twee mesiale knobbels en de twee distale knobbels paarsgewijze tegenover elkaar liggen, zooals bij de *Cercopithecidae*. Ook hier hebben wij dan voor ons linguaal de knobbels D en D' die nu niet gecoalesceerd zijn, terwijl de knobbel 4 van den gewonen normalen vorm niet tot ontwikkeling is gekomen en de fissura distolinguale niet bestaat.

Volgens mijne meening behoeft men niet te trachten het type der *cercopithecidae* af te leiden van het type der anthropoiden, en is het type der anthropoiden niet als meer primitief op te vatten, daar deze twee typen, direct van het eerste begin af naast elkaar ontstaan zijn uit dezelfde basis met twee deuteromere triconodonte elementen. Bij de eene

groep (anthropoiden) coalesceerden de beide deelen, bij de andere groep (cercopithecidae) bleven zij gescheiden.

Er zijn nu nog eenige molaarvormen, die Bolk bespreekt en die voor mijne theorie van veel waarde zijn. Onder de halfapen bij Galago en Stenops liggen de buccale bijknobbels 1 en 2 nog in één rechte lijn met de hoofdknobbels Pa en Pp. Bij Avahis fig. 6 (links) zijn de verhoudingen anders geworden en daar de afbeelding en de beschrijving van den eersten molaar van Avahis voor mij zeer belangrijk zijn, geef ik Bolk woordelijk weer: „Die Linie, welke die Nebenspitzen hier verbindet, zieht bukkal von der Längsachse des Doppelhöckers. Die beiden Nebenspitzen springen deutlich bukkalwärts vor. Und als eine Erscheinung, die uns bis jetzt noch nicht begegnete muss das Auftreten eines

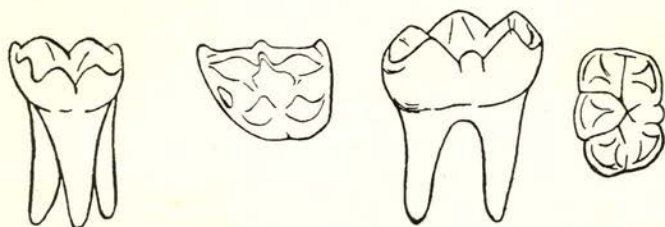


Fig. 6: Avahis laniger; links de eerste bovenmolaar van occlusaal en linguaal gezien. (naar Bolk).
Siamang: rechts de eerste ondermolaar met D' knobbel van linguaal en occlusaal gezien. (naar Bolk).

mittleren Höckerchens auf die bukkale Fläche des Zahnes genannt werden. Auf diese Bildung, die gelegentlich auch bei anderen Primaten auftritt, werde ich hier nicht eingehen, ich schalte sie vorläufig aus der Darstellung des Differenzierungsganges, für den sie auch bedeutungslos ist, aus. Hauptsache ist es, dass der Doppelhöcker P in bezug auf die Nebenspitze lingualwärts verschoben erscheint und jede Hälfte des Doppelhöckers bei Avahis ansehnlich niedriger und dazu breiter geworden ist.”

Bijzonderen aandacht wensch ik verder nog te vestigen op de afbeelding van het bovengebit van **Hapale** (*Platyrrhina* fig. 61 blz. 175 bij B o l k). Daarbij neem ik zoowel bij den derden melkmolaar als bij den eersten molaar aan de buccale zijde tusschen de beide knobbels Pa en Pp een klein knobbeltje waar, hetgeen mij voorkomt hetzelfde knobbeltje te zijn, dat B o l k bij den eersten molaar van *Avahis* besproken heeft en door hem van weinig waarde geacht wordt bij het differentiatie proces. Voor mij is dit knobbeltje, dat ook bij *Mycetes* voorkomt van bijzonder belang. Wanneer men de kauwvlakte van den eersten bovenmolaar van *Mycetes* (fig. 2) bestudeert, dan neemt men vier hoofdknobbels waar, waarvan de mesiolinguale allen in grootte overtreft. B o l k geeft voor dezen molaar als kroonformule:

$$\frac{1 \text{ Pa Pp } 2}{D \ 4 \ (i)}$$

Men ziet nu echter aan de buccale zijde van de knobbels Pa en Pp duidelijk drie knobbeltjes, een mesiobuccaal van Pa, een tweede tusschen Pa en Pp en een derde distobuccaal van Pp. In fig. 2 onderste rij geef ik 't meest links een afbeelding van de buccale vlakke van den linker eersten bovenmolaar (links distaal), welke men daarnaast van de occlusale vlakke ziet, terwijl men 't meest rechts de buccale vlakke van den rechter eersten molaar vindt (links mesiaal) met daarnaast het occlusale vlak. Van de drie buccale knobbeltjes is ongetwijfeld de middelste, die gelegen is tusschen Pa en Pp, de meest prominente en het scherpst afgegrensd. Het is mij dan ook niet duidelijk, waarom B o l k juist dezen middelsten knobbel van geen waarde acht, mij schijnt het toe, dat dit knobbeltje een integreerend bestanddeel van de geheele kroon vormt en dat, als B o l k de uiterste knobbeltjes wel opvat als de bijknobbels 1 en 2 zeker deze middelste knobbel niet als van geen waarde mag gequalificeerd worden. Naar mijne meening vindt men hier bij *Mycetes* tusschen den knobbel Pp en de beide buccale

bijknobbels (de middelste en de distale) een fossa gevormd, die buitengewoon veel overeenkomst heeft met de door mij genoemde fossa paramolaris bij den mensch. Men vergelijk de afbeelding op Pl. I, 11, alleen ligt hier de fossa bij den mesiobuccalen knobbel, terwijl zij bij *Mycetes* bij den distobuccalen knobbel ligt. Voor *Bolk* is dit middelste buccale knobbeltje door zijne theorie niet te verklaren, omdat er tusschen *Pa* en *Pp* geen knobbeltje meer kan voorkomen, daar hij het geheele buccale deel der kroon afleiden moet van één triconodont protomeer $1 P 2$, dat als hoogste differentiatie zijn hoofdknobbel verdubbelt tot $1 Pa Pp 2$. Voor mij is dit middelste knobbeltje een der verschijnselen geweest, die mij hebben doen twifelen aan de juistheid van *Bolk's* dimeertheorie.

Wij kunnen nu overgaan tot de bespreking van *Bolk's* opvatting over de ondermolaren. *Bolk* begint met er op te wijzen, dat waar men bij de boventanden de verschillende ontwikkelingsfasen logisch op elkaar zag volgen en deze gemakkelijk in overeenstemming waren te brengen met het principe der dimeertheorie, men bij de ondertanden groote moeilijkheden ondervindt en er zelfs de vraag ontstaat of ditzelfde principe wel voor de ondertanden geldt. *Bolk* kon echter ontogenetisch de dimerie bij de ondertanden aantonen en heeft nu getracht de knobbels der ondertanden volgens dit principe der dimertheorie te verklaren. Bij de boventanden hebben wij gezien, dat bij den opbouw van de kroon het protomeer steeds belangrijker aandeel had dan het deuteromeer en de hoofdknobbels *P* en *D* belangrijker aandeel dan de bijknobbels 1 en 2 of 3 en 4. De kroon werd meer volkomen door het achtereenvolgens toevoegen van nieuwe knobbels; deze completeering in de eerste ontwikkelingsfase geschiedde nu volgens *Bolk* in buccolinguale richting dus in transversale richting. Bij de ondermolaren is de ontwikkeling anders gegaan, hier vond de differentieering eerst in sagittale richting plaats en eerst

daarna ontstond de differentieering in transversale richting. In de eerste ontwikkelingsfasen treedt bij de bovenmolaren dus de breedteontwikkeling op den voorgrond, bij de ondermolaren de lengteontwikkeling. Bolk heeft nu getracht de oorzaak van dit verschil in ontwikkeling op te sporen en gaat daarbij uit van het gebit in zijn geheel. Men moet zich voorstellen, dat bij den stamvorm der Primaten een gebit bestond, zooals bij de meest recente reptilia voorkomt, namelijk een **isognaat** gebit, waarbij de bogen der beide tandenrijen even breed waren en de tanden bij het sluiten der mond tusschen elkaar grepen. Als grijporgaan was dit gebit uitstekend geschikt, maar een hoogere mechanische beteekenis heeft het niet. Dit wordt anders indien het gebit **anisognaat** wordt, de bogen der beide tandenrijen zijn niet meer gelijk breed, maar de bovenboog is breder en hangt buccaal over de onderboog bij gesloten mond. De mechanische verhoudingen worden nu geheel anders en hierin ziet Bolk de reden niet alleen van de verdere complicatie der kronen maar ook van het verschil in de differentiatie van boven- en ondertanden. De functie van het gebit wordt door de anisognathie eene hoogere, er bestaat nu niet meer een tandradwerking maar een werking als een schaar. Bij deze schaarwerking zijn de linguale vlakken der boventanden en de buccale vlakken der ondertanden de wrijvingsvlakken, maar deze vlakken zijn genetisch niet homoloog, immers op de linguale vlakke hebben wij de latente potentie van het deuteromeer, terwijl deze op de buccale vlakke niet bestaat. Door de wrijving van de ondertanden tegen de linguale vlakke der boventanden werd de latente potentie actief en ontwikkelde zich de hoofdknobbel van het deuteromeer D bij de boventanden. Aan de labiale wrijvingsvlakke der ondertanden treft men een dergelijke reactie niet aan, omdat hier geen latente potentie sluimert.

In fig. 7 neem ik een afbeelding over uit het werk van Bolk, waarin Bolk het ontstaan der knobbels schematisch weergeeft. Bij A vindt men den eenvoudigsten

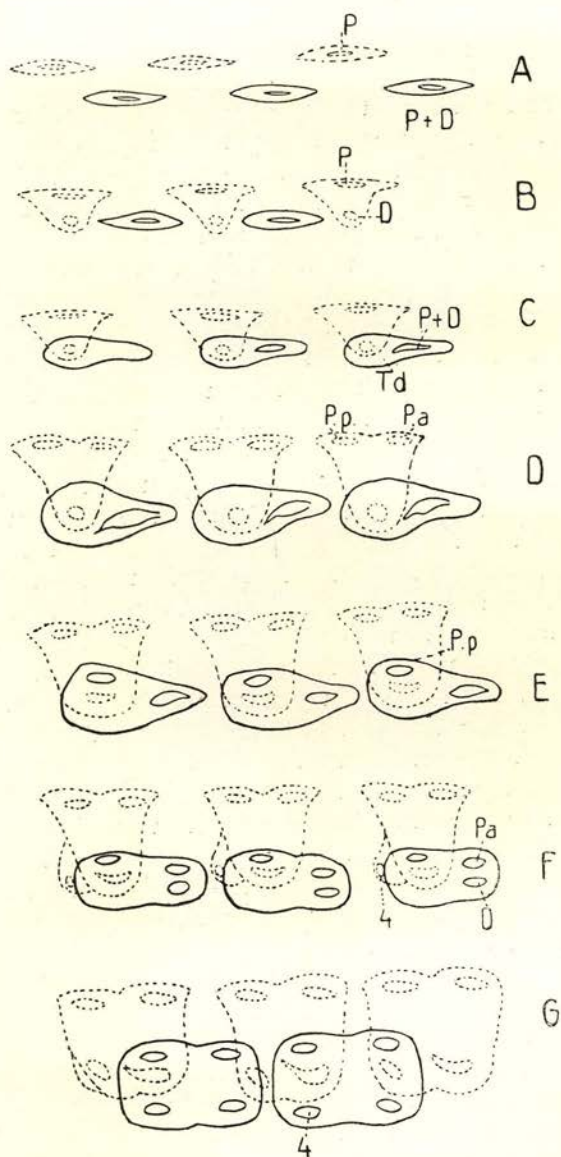


Fig. 7: schematische voorstelling van het ontstaan der knobbels.
(naar Bolk).

toestand van een anisognaath gebit, de boventanden zijn gepuncteerd weergegeven, de ondertanden doorgetrokken, terwijl de hoofdknobbel P door een kringetje in de tand is weergegeven. Er bestaan dus nog spatia interdentalia als overblijfsel van het primitieve isognathe voorstadium. Wanneer nu door de wrijving der ondertanden tegen de linguale vlakke der boventanden, de deuteromere hoofdknobbel D ontstaat, krijgen wij den toestand weergegeven in B. Daar de tanden van boven- en onderkaak met elkander alterneeren zal bij gesloten kaken de knobbel D komen te liggen in de ruimte tusschen twee tanden der onderkaak. Men ziet dan ook dikwijls, dat bij de bovenincisivi de knobbel D krachtig ontwikkelt, terwijl hij bij de onderincisivi niet tot ontwikkeling komt. In het alterneeren der elementen en in de anisognathie, ziet Bolk de oorzaak van de anisomorphie tusschen boven- en ondertanden. In een volgend ontwikkelingsstadium (c) reageeren de ondertanden op de vorming van den knobbel D bij de boventanden door distaalwaarts te gaan verlengen en een uitsteeksel te gaan vormen, dat den D-knobbel opneemt en hem tot wrijvingsvlak dient; het is het talonid uit de Osborn'sche theorie. Dit talonid der ondertanden is volgens Bolk niet met een bepaalden knobbel te homologiseeren, terwijl bij alle Primaten het talonid articuleert met den knobbel D der boventanden. Het talonid ontwikkelt zich niet uit den mesialen rand der ondertanden om met den D-knobbel van een mesiaal staanden boventand te articuleeren, maar het ontwikkelt uit den distalen rand der ondertanden en articuleert met den D-knobbel van een distaal staanden boventand. Ook bij de boventanden vindt de verlenging der kroon in sagittale richting plaats naar distaal (D), immers de knobbel Pp ontstond uit den distalen rand van P. Waar nu in de Cope—Osborn'sche theorie aan de bovenmolaren een talon onderscheiden wordt, dat overeenkomt met het talonid der ondertanden, meent Bolk, dat bij de boventanden een deel, dat met het talonid homolog zou zijn ontbreekt.

Het verschil, dat Bolk maakt tusschen de ontwikkeling der boven- en ondertanden blijkt uit het volgende: „Beiden oberen Zähnen hat immer ein sukzessiver Höckerzusatz am schon bestehenden stattgefunden, während das Talonid eine ganz eigentümliche Bildung ist, welche nicht mit einem einzigen Höcker identifiziert werden darf. Es stellt einen, vom dimeren Zahnkeim als Ganzes ausgehenden, nicht differenzierten distalen Zusatz am Zahn dar, welcher zwar potentia die Anlage bestimmter Höcker enthält, dieselbe aber erst a posteriori zur morphologischen Differenzierung bringt.”

Dit talonid wordt nu volgens Bolk niet door één odontomeer gevormd, maar zoowel het protomeer als het deuteromeer nemen deel aan de vorming van het talonid, beide deelen verlengen zich naar distaal. Bij de verticale beweging der onderkaak, die men als de meest primitieve beweging beschouwen moet, is de linguale vlakte van den P-knobbel der boventanden de wrijvingsvlakte voor den buitenrand van het talonid en nu meent Bolk, dat de functie van het gebit beter wordt, indien dit wrijvingsvlak zich distaalwaarts gaat verlengen, hetgeen dan ook werkelijk gebeurt, immers de knobbel P gaat zich verdubbelen in Pa en Pp, onder invloed van het talonid, dat nu tusschen twee knobbels der boventanden gevat wordt zie fig. 7 D. Uit het buccale deel van het talonid, dat dus zoowel uit protomeer als deuteromeer materiaal bestaat, ontstaat nu een knobbel, die homoloog is met den Pp knobbel der boventanden, zie fig. 7 E.

Waar het mesiale deel der ondertanden eerst ook uit slechts één knobbel bestond, die volgens Bolk ook reeds de potentie van het protomeer en deuteromeer draagt, ziet men deze knobbel zich splitsen in een buccaal en een linguaal deel, die beiden even groot zijn. Bolk vat nu deze twee knobbels van het mesiale deel der ondertanden op als de hoofdknobbels der beide odontomeren, de buccale is de P knobbel van het protomeer, de linguale de D knobbel

van het deuteromeer, zie fig. 7 F. Het verschil in de ontwikkeling van de boven- en ondertanden is volgens Bolk: dat bij de boventanden de D knobbel eerst optreedt als kleine linguale welving aan den krachtigen P knobbel van het protomeer, hij heeft direct een zekere zelfstandigheid. Langzamerhand wordt de D knobbel krachtiger tot hij even groot wordt als P. Bij de ondertanden bestaat het mesiale deel eerst uit één kegelvormige spits, die grooter wordt en ten slotte in twee helften, een buccale en linguale splitst. Deze eene spits heeft de potentie der beide odontomeren „Bei den unteren Zähnen nehmen beide Odontomeren sofort einen gleichen Anteil an der Bildung des Zahnes, ohne dass es vorläufig zu einer morphologischen Abgrenzung zwischen den Anteilen beider Odontomeren kommt. Erst nachdem der Zahn einen bestimmten Entwicklungsgrad erreicht hat, tritt eine Trennungsfurche zwischen den Bezirken beider Odontomeren auf. Beim oberen Zahn dagegen bildet zuerst das Protomer die Hauptmasse des Zahnes und das Deuteromer erscheint anfänglich als eine Nebenknospe, ein Akzessorium, an dessen linguale Seite, dass allmählich zur Grösse des protomeren Höckers emporkommt.“ Hetzelfde ontwikkelingsproces als bij het mesiale praetalonid gedeelte treft men nu aan bij het talonid, ook dit bestaat zoowel uit een protomeer als een deuteromeer deel, zonder dat deze beide deelen gescheiden zijn, eerst later treedt ook hier de scheiding op in twee deelen. Bolk geeft zijn meening nog eens duidelijk weer als volgt: „Der Unterschied in der Differenzierungsgeschichte unterer und oberer Zähne kommt somit darauf zurück, dass die letztgenannten sich komplizieren infolge eines sukzessiven Zuwachses von Tuberkeln, die latenten Potenzen der Höcker werden nacheinander aktiviert; bei den unteren Zähnen dagegen wächst der Zahnkeim als Ganzes zunächst bis zu einem gewissen Grade unter Beteiligung sämtlicher Höckerpotenzen aus und es erfolgt die morphologische Differenzierung erst nachher.“

Zoo bestaat dus de ondertand uit een praetalonid gedeelte, dat twee knobfels draagt, de buccale Pa en de linguale D, terwijl het talonid breed ontwikkeld is en reeds buccaal een knobfel vertoont, die B o l k homoloog stelt met Pp. Het komt voor, dat de knobfel Pp reeds ontwikkeld is, terwijl Pa en D zich nog niet van elkaar gescheiden hebben; maar niet zelden is, dat Pa en D reeds gescheiden zijn, terwijl Pp nog niet ontwikkeld is.

Bij de verdere ontwikkeling ontstond nu bij de bov tanden de bijknobfel 4 van het deuteromeer, die even groot werd als D zelf. Ook bij de ondertanden ontwikkelt uit het linguale deel van het talonid een vierde knobfel, die B o l k opvat als een deel van het deuteromeer en wel de bijknobfel 4 zie fig. 7 G. Zoo is de ondertand vierknobfelig en passen bij het sluiten van het gebit de beide linguale knobfels der bov tanden tusschen de vier knobfels der ondertanden. Voor dezen vierknobfeligen ondermolaar, zooals wij die bij den mensch dikwijls aantreffen luidt dus de kroonformule volgens B o l k: $\frac{Pa Pp}{D 4}$. Niet zelden treft men vijfknobfelige

ondermolaren aan, waarbij de vijfde knobfel gelegen is in den distobuccalen hoek, zoo bij de anthropomorphen en mensch bij alle ondermolaren en bij de Cercopithecidae bij de derde ondermolaren. Deze vijfde knobfel ontstaat volgens B o l k uit den talonidrand en is de bijknobfel 2 van het protomeer, die bij den bovenmolaar nimmer groote beteekenis krijgt.

Verder komen assessorische knobfeltjes nog voor in den mesialen rand der ondermolaren, soms één, soms twee; dit zijn dan de mesiale bijknobfels 1 en 3 van het protomeer en het deuteromeer, waardoor de mesiale rand opgeworpen wordt en in het mesiale deel van den ondermolaar tusschen de knobfels Pa, 1, 3 en D een groeve gevormd wordt, de fovea **anterior**. B o l k geeft een afbeelding van een tweeden ondermolaar van den mensch, waar de 7 knobfels en bijknobfels tot ontwikkeling zijn gekomen en meent, dat deze

molaarvorm „den meist vollständigen Unterkieferzahn vorstellt, der überhaupt bei den Primaten denkbar ist”. Men vindt hierbij buccaal vier knobbels, van mesiaal naar distaal 1, Pa, Pp, 2 terwijl linguaal drie knobbels staan 3, D, 4. De kroonformules van den vierknobbelligen, vijfknobbelligen en zevenknobbelligen ondermolaar luiden dan

volgens Bolk: $\frac{Pa Pp}{D 4}$; $\frac{Pa Pp 2}{D 4}$; $\frac{1 Pa Pp 2}{3 D 4}$.

Nog maakt Bolk op een bijzonderheid opmerkzaam, namelijk de ondermolaren bij den halfaap: *Avahis laniger*, waar men bij alle drie ondermolaren een extra knobbeltje vindt aan de linguale zijde tusschen den distalen rand van den knobbel D en de mesiale rand van den bijknobbel 4. Dit extra knobbeltje noemt Bolk D'. Het behoort regionaal tot den D knobbel, maar is volgens Bolk geen primaire knobbel „denn zwischen dem D-Höcker und dem 4 Höcker ist ein solcher nicht denkbar”. Hij verklaart dit D' knobbeltje aldus: bij het protomeer ontstonden uit P de knobbels Pa en Pp en nu laat Bolk bij het deuteromeer op dezelfde wijze uit D de knobbel D' ontstaan, zoodat D' het deuteromere homologon is van den protomeren Pp knobbel. Ook bij Gorilla, *Siamanga* (fig. 6 rechts) en den mensch treft men dezen knobbel D' aan. Bij den mensch kan de ondermolaar dan zesknobbellig worden, drie buccaal en drie linguaal zie Pl. II 12 (linker ondermolaar, boven buccaal, rechts mesiaal). Deze zelfde knobbel komt ook voor bij den tweeden ondermelkmolaar bij den mensch zie Pl. II 15 (linker onder melkmolaar).

De kroonformule van een dergelijken ondermolaar luidt dan volgens Bolk: $\frac{Pa Pp 2}{D D' 4}$. Waarom Bolk deze

knobbel niet Dp genoemd heeft evenals de homologe knobbel van het protomeer Pp is mij niet duidelijk, alleen moet ik er op wijzen, dat deze D' knobbel van Bolk niet verward moet worden, met den knobbel D' uit mijne theorie, daar ik hiermede aangeef den hoofdknobbel van het distale

deuteromeer. Bij de bovenmolaren zagen wij, dat volgens Bolk de deuteromere knobbel D zich onder invloed van de sterke ontwikkeling van het tritomeer (Carabelli'sche knobbel) verdubbelt in Da en Dp. Waar men nu bij de ondermolaren ook deze verdubbeling van D ziet (tenminste zoo begrijp ik de meening van Bolk) en de knobbel D' ontstaat, is het wel merkwaardig, dat hier een sterke ontwikkeling van het tritomeer geheel afwezig is. Men vindt dit nooit ontwikkeld, terwijl de knobbel D' in het geheel niet zeldzaam is.

Ook de wortelontwikkeling bij de ondertanden wijkt af van die bij de boventanden. Bij de boventanden was de triconodonte tand eerst eenwortelig, A genoemd. Deze wortel behoort bij het protomeer en splitst zich in twee secundaire wortels A₁ en A₂. Indien nu verder het deuteromeer zich ontwikkelt ontstaat tevens de wortel, die bij dit odontomeer behoort, het is de linguale wortel B. Volgens Bolk splitst deze wortel zich bij den mensch soms ook in twee deelen B₁ en B₂ als variëteit.

Bij de ondertanden is de tand eerst ook éénwortelig en deze wortel draagt de kegelvormige kroon, die zoowel het materiaal van het protomeer als van het deuteromeer bevat. Deze wortel is dan ook niet volkomen homolog met den protomeren wortel der boventanden. Indien nu het talonid zich ontwikkelt wordt dit gedragen door een afzonderlijken wortel, den talonidwortel, die tot de beide odontomeren behoort. De ondertand rust nu op twee wortels een mesialen en distalen wortel, een toestand, die bij de ondermolaren bestaan blijft. Soms splitst deze mesiale wortel zich in tweeën, volgens Bolk, „eine Erscheinung, die vielleicht zu deuten ist als eine Auflösung dieser Wurzel in seinem proto- und deuteromeren Komponent". Over de wortelsplitsingen bij de ondermolaren van den mensch, heb ik in het eerste deel uitvoerig gehandeld en als mijn meening gegeven, dat in deze molaren de potentie aanwezig is van acht wortels.

De volgende tabel geeft dekroonformules weer, zooals Bolk die voor de elementen van het menselijk gebit opgeeft, waarbij die van het melkgebit met kleine letters zijn gedrukt:

| | $\frac{P_1}{m_1}$ | $\frac{P_2}{m_2}$ | M_1 | M_2 | M_3 |
|------------|---|---|--------------------------|-----------------------|--------------------------|
| Bovenkaak: | $\frac{P}{D}$ $\frac{l\ pa\ pp}{d}$ | $\frac{P}{D}$ $\frac{pa\ pp}{d\ 4}$ | $\frac{Pa\ Pp}{D\ 4}$ | $\frac{Pa\ Pp}{D\ 4}$ | $\frac{Pa\ Pp}{D\ 4}$ |
| Onderkaak: | $\frac{P}{D}$ $\frac{pa\ pp\ 2}{d\ 4}$ | $\frac{P}{D}$ $\frac{pa\ pp\ 2}{d\ 4}$ | $\frac{Pa\ Pp\ 2}{D\ 4}$ | $\frac{Pa\ Pp}{D\ 4}$ | $\frac{Pa\ Pp\ 2}{D\ 4}$ |

Voor de boven- en ondermolaren der Cercopithecidae, waartoe ook Semnopithecus behoort, zie fig. 5, geeft Bolk de volgende formules:

| | M_1 | M_2 | M_3 |
|------------|-----------------------|-----------------------|--------------------------|
| Bovenkaak: | $\frac{Pa\ Pp}{D\ 4}$ | $\frac{Pa\ Pp}{D\ 4}$ | $\frac{Pa\ Pp}{D\ 4}$ |
| Onderkaak: | $\frac{Pa\ Pp}{D\ 4}$ | $\frac{Pa\ Pp}{D\ 4}$ | $\frac{Pa\ Pp\ 2}{D\ 4}$ |

Ten slotte verklaart B o l k met zijne theorie een molaarvorm, die door de aanhangers van de concretescentie-theorie dikwijls als bewijs aangehaald wordt tegen de differentiatie-theorie, namelijk de molaarvorm der Multituberculata, zie fig. 8 (links). Hoe moet men dezen gecompliceerden molaarvorm, waarbij drie rijen knobbels gerangschikt zijn volgens de lengterichting der kaak, terwijl iedere rij uit

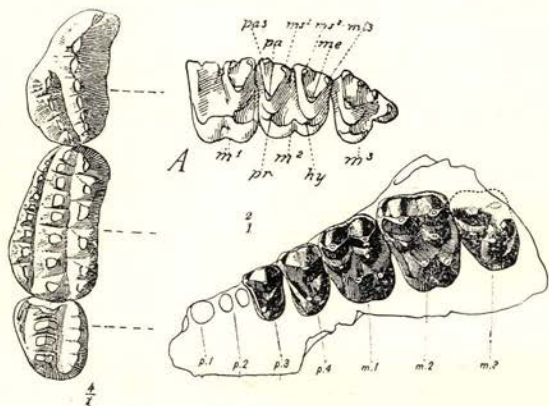


Fig. 8: links: multituberculaire tandvorm bij vierde praemolaar, eerste en tweede bovenmolaar van *Ptilodus*;

rechts boven: bovenmolaren van *Perameles macrura* met dubbel mesostyle (ms^1 en ms^2), parastyle (pas) en metastyle (mts), paraconus (pa), metaconus (me), protoconus (pr), hypoconus (hy);

rechts onder: bovenmolaren van *Hyopsodus* met 6 knobbels: buccaal paraconus en metaconus; linguaal protoconus en hypoconus; midden de twee intermediaire knobbels protoconulus en metaconulus. (naar Osborn).

een groot aantal knobbels bestaat, verklaren? B o l k wijst erop, dat ook zijn theorie, waarbij de zoogdiertand door concretescentie van twee reptiliëntanden zou ontstaan zijn, niet den multituberculairen vorm kan verklaren, vooral niet, indien deze tandvorm niet twee maar drie rijen knobbels vertoont. Het komt B o l k zeer onwaarschijnlijk voor, dat deze tandvorm zou ontstaan zijn door concretescentie

van evenveel kegeltanden als er knobbels zijn en meent, dat er twee mogelijkheden zijn:

1°. de multituberculaire tand is ontstaan door vergroeiing van twee of als er drie rijen knobbels zijn van drie generaties van reptiliëntanden, waarvan de snijkant niet met drie maar met vele spitsen voorzien was;

2°. daar de meest volkomen vorm van een multituberculair tand, die is met drie rijen knobbels, meent Bolk, dat men uit moet gaan van een stamvorm, waarbij de elementen triconodont waren, en waarbij de elementen van opvolgende generaties met elkaar concreseeren „ohne dass das Zahnleistenende schon jedes Stadium von Latenz erreicht hat wie bei den späteren Säugetieren.“ De productiviteit der tandlijst was nog niet onderdrukt, zoodat er niet twee generaties ontstonden, zooals bij de hoogere vormen, maar er ontstonden veel meer generaties. De tand, die zoo ontstond moest dus met zijn lengterichting loodrecht op de lengterichting der kaak staan, immers door het concreseeren van de vele generaties neemt de buccolinguale afmeting sterk toe. Nu meent Bolk: „dass ein mechanischer Einfluss eingegriffen hat“, waardoor de tand 90° draait en met zijn lengteas opgenomen wordt in de lengterichting der kaak. De oorspronkelijke linguale rand van den tand (jongste generatie) werd zoo tot distalen rand, terwijl de verschillende generaties, die eerst in een frontaalvlak naast elkaar gelegen waren nu in een sagittaalvlak achter elkaar komen te liggen. De mesiale vlakke van den multituberculair tandvorm is dan homoloog met de buccale vlakke der molaren der hoogere zoogdieren, terwijl de drie mesiale knobbels overeenstemmen met de drie knobbels van het protomeer. Bolk acht deze ontstaanswijze de meest waarschijnlijke.

Op dezelfde wijze als de multituberculaire molaarvorm worden de molaren der olifanten verklaard. Een derde dentitie of postpermanent gebit kan volgens Bolk niet voorkomen; als de tandlijst weder zijn oorspronkelijke

productiekracht terugkrijgt, dan openbaart deze zich niet in het ontstaan van een derde en vierde dentitie, maar in complicatie van den reeds bestaanden tand. Aan het deuteromere deel van den tand zullen zich de nieuwe tandgeneraties toevoegen en op die plaats zullen zich nieuwe knobbels voegen bij de reeds bestaanden; en dit geval vindt men bij den olifantenmolaar. Deze molaarvorm bestaat uit eenige

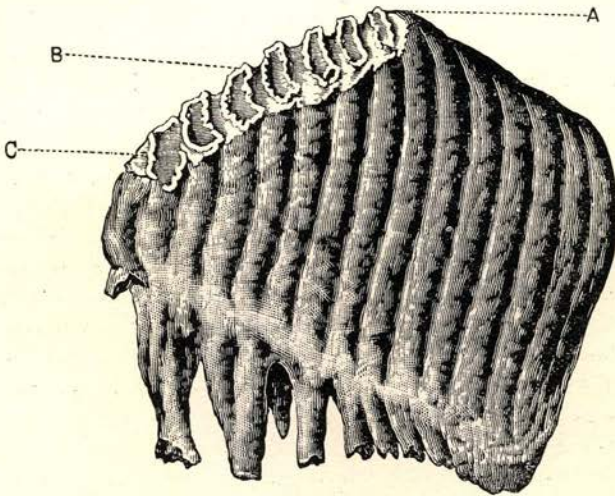


Fig. 9: Bovenmolaar van Aziatische olifant. Van C—A de voorste doorgebroken en reeds afgeslepen platen. Distaal van A nog niet doorgebroken platen. B glazuur. (Naar W. C. Barrett.)

platen, die met hunne lengteas transversaal in de kaak staan, die bestaan uit een kern van dentine omgeven door glazuur, terwijl de verschillende platen onderling door cementum verbonden zijn tot één geheel, zie fig. 9.

Elke plaat van een olifantenmolaar wordt door Bolk beschouwd als een generatie van een tandfamilie. Van deze tandfamilie komen meerdere generaties tot ontwikkeling (dus niet zooals bij de andere zoogdieren slechts twee),

die allen met elkaar concreseeren. Dit product, door de vergroeiing ontstaan, had buccolinguaalwaarts geen plaats in de kaak (want de nieuwe generaties ontstaan linguaal), en draait zich nu 90° , zoodat de oorspronkelijke linguale zijde distaal wordt en de tand zich met zijn lengteafmeting plaatst in de lengterichting der kaak. De mesiale rand van den olifantenmolaar is dus gelijk te stellen met het proto-meer der molaren der andere zoogdieren. Bolk meent dan, dat een dergelijke progressieve ontwikkeling der molaren gepaard moet gaan met vermindering van aantal der tanden, omdat deze ontwikkeling den aanleg van al de oorspronkelijke tanden onmogelijk maakt. Bolk stelt dus den olifantenmolaar homoloog met een geheele tandfamilie der reptilia, iedere plaat is een generatie, een lid van deze familie. Als men nu de jongste leden dezer tandfamilie, die distaal geplaatst zijn bij den meer primitieven Afrikaanschen olifant onderzoekt, dan vindt men daar volgens Bolk weer een driespitsige kroon, een grootere middenspits en twee kleinere bijspitsen. Door de afslijping bij het kauwen vloeien zij spoedig tezamen tot één dwarskam."

Deze theorie van Bolk komt mij zeer onwaarschijnlijk voor en wordt door niets bewezen, vooral de rotatie van 90° is zeer gezocht naar mijne meening. Bolk moet deze verklaring wel geven, omdat hij beslist concreseentie in longitudinale richting ontkent, niettegenstaande men herhaaldelijk longitudinale concreseentie ziet bij het tegenwoordige gebit tusschen elementen, die elkaar's naburen zijn in longitudinale richting. De theorie, dat de molaar der olifanten, eenvoudig ontstaat door longitudinale concreseentie van oorspronkelijke kegelvormige elementen, die geplaatst waren in de lengterichting der kaak, is dan ook veel waarschijnlijker, daar dan de rotatie ter verklaring achterwege kan blijven.

Bolk gaat echter niet diep op dezen vorm der olifantenmolaren in, toch is dit wel noodig. Zooals bekend, krijgt de olifant in iedere kaakhelft zes molaren, waarvan telkens

één functioneert; terwijl deze molaar in zijn mesiaal gedeelte afslijt ontwikkelt zich achter dezen molaar een tweede, die dan den eersten uitstoot, er vindt zoo een horizontale tandwisseling plaats. De drie eerste molaren, die de olifant krijgt worden opgevat als melkmolaren, de drie laatsten als blijvende molaren. Nu hebben deze zes molaren niet evenveel platen. Volgens Owen bestaat de eerste molaar uit 4 platen, de tweede uit 8—9, de derde uit 11—13, de vierde uit 15—16, de vijfde uit 17—20,

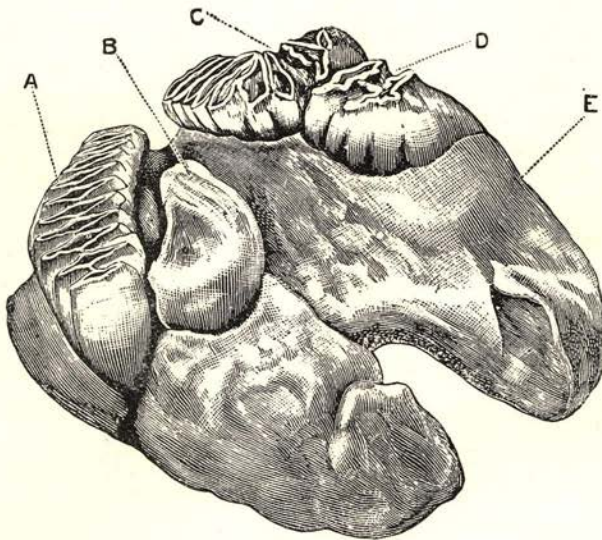


Fig. 10: Bovenkaak van „Jumbo”, (Afrikaansche olifant).
A vierde, B vijfde rechtermolaar. C vierde, D vijfde linkermolaar.
E, alveolus, die de nog niet doorgebroken platen van vijfde molaar bevatten.
(Naar Barrett.)

de zesde uit 22—27 platen. Hoe ouder het dier dus wordt, des te actiever wordt de productiekracht der tandlijst en des te meer generaties ontstaan er volgens de theorie van Bolck. Deze platen der molaren staan transversaal

in de kaak, terwijl de lengterichting der molaren ligt in de lengterichting der kaak. Nu vind ik bij W. C. B a r r e t t, een beschrijving van de bovenkaak van „Jumbo”, een Afrikaanschen olifant, die behoorde aan B a r n u m en B a i l y en die zeer merkwaardig is, zie fig. 10. Hij stierf op 25 jarigen leeftijd en had in iedere kaakhelft boven twee molaren, de vierde en de vijfde. De rechter 4de molaar is het meest normaal, maar is gekromd, zoodat het buccale vlak convex is naar buccaal „Instead of lying longitudinally in the jaw, it stands at an angle of about thirty degrees”. De platen zijn normaal ontwikkeld. Linguaal van de achterste helft van den vierden molaar ligt de vijfde molaar met 5 platen. Ook deze molaar staat niet longitudinaal maar maakt een hoek van 30° met de kaak. „The plates are markedly distorted, some of them lying almost longitudinally instead of transversely”. De linker 4de molaar is nog abnormaler, daar de convexe zijde linguaal is, terwijl de buccale vlakke concaaf is naar buccaal. „At about the junction of the fifth and sixth plates the tooth makes a sharp bend, the posterior plates standing at an angle of nearly ninety degrees to the rest”. De platen van den linkervijfden molaar staan transversaal en drukken tegen de achterste longitudinaal staande platen van den vierden molaar.

Deze hoogst merkwaardige variatie wordt door F l o w e r aldus verklaard: hij meent, dat het voedsel in de menagerie niet ruw genoeg is, dat zoodoende de vierde molaar niet genoeg afgeslepen werd, niet op tijd uitviel en nu gedrukt werd door den vijfden molaar, die doorbrak. Daar echter de onderkaak normaal is, wat de molaren betreft, meent B a r r e t t, dat deze verklaring niet juist is, hij zoekt de oorzaak dan ook in een accident. Of B o l k deze variatie kent en hierin een bewijs kan zien voor zijn rotatie hypothese is mij onbekend. Het is in ieder geval hoogst merkwaardig, dat bij den linker vierden molaar een deel der platen transversaal en een ander deel longitudinaal staat. Het maakt op mij den indruk, dat dit geschied is door druk van den

vijfden molaar, hoewel dit dan moet plaats gevonden hebben, terwijl de platen der vierde molaar nog niet verbeend waren en men dan veronderstellen moet, dat de vijfde molaar reeds verbeend was, wat onwaarschijnlijk is. Een verklaring te vinden is zeer moeilijk.

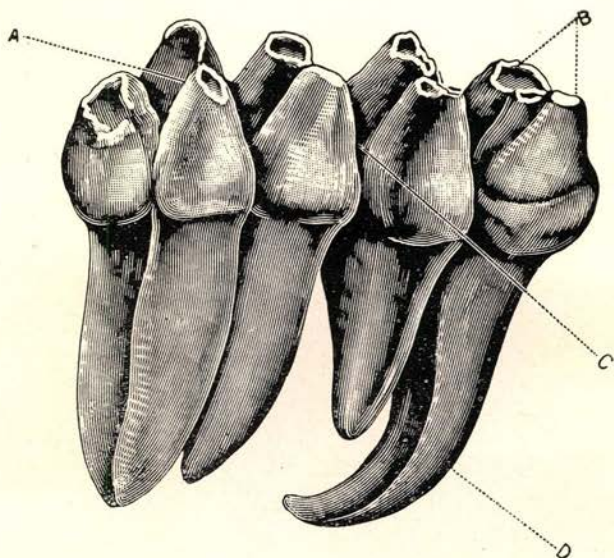


Fig. 11: Molaar van *Mastodon giganteus*.

A distale knobbels; B mesiale knobbels; C depressie tusschen de knobbels; D lange gekromde mesiale wortel. (Naar Barrett.)

Wanneer men onder de **Proboscidea**, waartoe de olifant behoort de molaren van een andere diersoort bestudeert, namelijk van den **Mastodon giganteus**, die fossiel is, dan krijgt men een juist begrip van het ontstaan dezer molaren, zie fig. 11. Deze molaren bestaan niet uit platen, maar uit duidelijk oorspronkelijk afzonderlijke kegelvormige elementen met eigen wortel, die vergroeiden maar niet omhuld werden met een gemeenschappelijken cementmantel.

Bolk behandelt dezen molaarvorm niet, maar zal ook dezen molaar opvatten als samengesteld uit vele generaties van eenzelfde tandfamilie, waarvan het mesiale deel met den grooten mesialen wortel gelijk is aan het protomeer. Nu ziet men echter, dat deze molaar duidelijk bestaat uit twee rijen kegelvormige tanden, die transversaal naast elkaar liggen. De twee mesiale kegels waren volgens Bolk's hypothese eerst buccaal en vormden het protomeer. Wij hebben hier dus duidelijk een protomeer, dat niet triconodont was, zooals Bolk beschrijft van den Afrikaanschen olifant, maar twee gelijkwaardige even groote kegels op het protomeer. Bolk kan deze twee kegels niet opvatten als behorend tot twee protomeren, daar hij longitudinale concrecentie ontkent en zal deze molaar moeten verklaren óf door één der beide groote kegels te verklaren als een sterk ontwikkelde bijknobbel van één protomeer (zeer onwaarschijnlijk), óf als een verdubbeling van den hoofdknobbel van één protomeer, zooals Bolk in zijn theorie meermalen aanneemt onder invloed van het sterk ontwikkelde deuteromeer, tritomeer etc. etc.

Eene andere opvatting, die ik zelf als aanhanger van de concrecentie theorie huldig is, dat deze mastodonmolaar ontstaan is door concrecentie, zoowel in transversale als longitudinale richting van oorspronkelijke kegelvormige tanden, die in twee rijen in de lengterichting der kaak geplaatst waren; de buccale rij is de rij der protomeren, de linguale de rij der deuteromeren. Terwijl bij den Mastodon de knobbels kegelvormig zijn, geïsoleerd en met eigen wortel, vindt men, dat bij den olifant deze knobbels en wortels zich meer vereenigd hebben tot platen, terwijl ook de cementmantel, die bij Mastodon coronaal ontbreekt bij den olifant alle deelen omhult. Ook de wisseling bij den mastodon verloopt niet uitsluitend horizontaal als bij de olifanten, maar tevens verticaal, bij sommigen worden de twee achterste melkmolaren verticaal vervangen door praemolaren, terwijl de eerste melkmolaar niet vervangen

wordt. Bij andere mastodonten vindt de verticale wisseling in 't geheel niet plaats. In het volgende deel zal ik de bovenmolaren van den mensch bespreken en de variaties behandelen, die daarbij voorkomen.

Ter aanvulling van hetgeen in het vorige tweede deel behandeld is, geef ik hier nog eenige afbeeldingen, die het daarin besprokene illustreeren. Fig. 12 geeft een beeld van de ontwikkeling der ondermolaren volgens de Osborn—Cope'sche theorie.

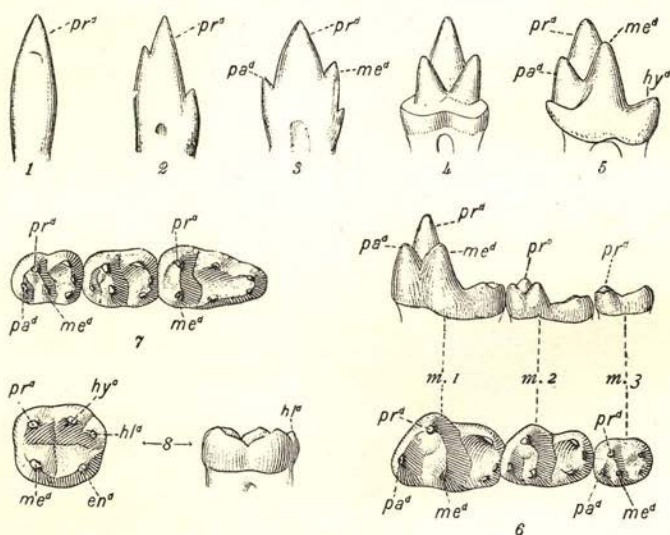


Fig. 12: 1. haplodonte reptilietand. 2. protodonte type van Dromatherium. 3. triconodonte tand van microconodon. 4. trigonodonte tand van Spalacotherium. 5. tand met trigonid en talonid van Amphitherium. 6. ondermolaren van Miacis. 7. ondermolaren van Anaptomorphus. 8. ondermolaren van Homo. protoconid (pr^d), paraconid (pa^d), metaconid (me^d), hypoconid (hy^d), hypoconulid (hl^d), entoconid (en^d). (Naar Osborn).

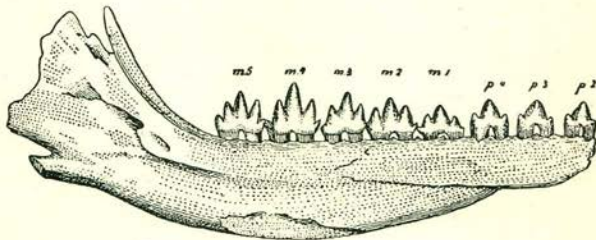


Fig. 13: onderkaak met triconodonte praemolaren, en molaren van *Amphilestes* (Jura). (Naar H. F. Osborn).

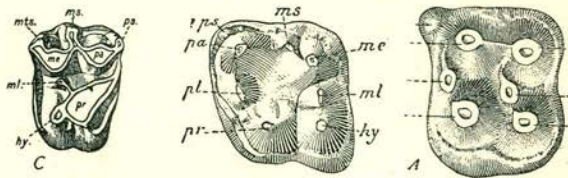


Fig. 14: links: bovenmolaar van *Notharctus* met metastyle (mts), mesostyle (ms) en parastyle (ps).

midden: bovenmolaar van *Phenacodus* (eocéen) met 6 knobbels: paraconus (pa), metaconus (me), protoconulus (pl), metaconulus (ml), protoconus (pr), hypoconus (hy) en twee styli, mesostyle (ms) en parastyle (ps).

rechts: bovenmolaar van *Hyracotherium* (eocéen) met paraconus, metaconus, protoconulus, metaconulus, protoconus, hypoconus en links boven een duidelijk parastyle. (Naar Osborn).

In fig. 13 geef ik een afbeelding van de onderkaak van *Amphilestes*. De molaren schijnen veel meer vijfspitsig dan triconodont.

In fig. 14 en fig. 8 (rechts boven en rechts onder) geef ik een afbeelding van bovenmolaren met de intermediaire knobbels en de verschillende styli.

(Wordt vervolgd.)