

**De onderzoekingen en opvattingen van
Prof. Dr. L. Bolk, Prof. Dr. P. Adloff,
H. Ahrens en H. Sicher
over tandontwikkeling,**

DOOR

J. A. W. VAN LOON.

Adloff, die, hoewel hij de waarde van Bolk's onderzoekingen erkent, toch een felle tegenstander van diens theorieën mag heeten, heeft in een zoo juist verschenen werk¹⁾, de nieuwe theorieën, die Bolk in zijn beide odontologische studies (2, 3) en in vele andere verhandelingen uiteengezet heeft, besproken. Waar Bolk in de inleiding van zijn eerste odontologische studie meent, dat door de verhandelingen van Adloff, voor zoover deze zich bezig houdt met de ontogenie van het primatengebit, ons oordeel over de ontwikkelingsgeschiedenis van ons gebit in verkeerde banen dreigt geleid te worden, is het voor Adloff daarentegen duidelijk, dat er juist gevaar dreigt door Bolk's theorieën. Adloff wijst er op, dat de grondig bewerkte verhandelingen van Bolk op dengene, die niet volkomen georiënteerd is op dit gebied, wel den indruk moeten maken, dat diens opvattingen juist zijn en toch houdt Adloff zelf deze theorieën voor onjuist. Hij meent, dat Bolk's theorieën verwarring kunnen stichten en de verdere ontwikkeling der onderzoekingen kunnen tegengaan, waarom hij het als zijn plicht beschouwt,

¹⁾ Prof. Dr. P. Adloff: Die Entwicklung des Zahnsystems der Säugetiere und des Menschen. Eine Kritik der Dimertheorie von Bolk. Berlin 1916.

hiertegen protest aan te teekenen en zijne verschillende bezwaren, die ook reeds elders tot uiting kwamen nogmaals in één werk samen te brengen. Aan het verzoek van de Redactie van het tandheelkundig tijdschrift om bovengenoemd werk van Adloff uitvoerig te bespreken, voldoe ik gaarne. Om echter de kritiek van Adloff op Bolk's theorieën te kunnen volgen, moeten deze theorieën aan den lezer grondig bekend zijn, niet alleen van dezen maar ook van andere onderzoekers o.a. van Ahrens, die een zeer grondig onderzoek verricht heeft over de tandontwikkeling bij den mensch. Nu zijn Bolk's theorieën aan den lezer van het tandheelkundig tijdschrift in groote trekken wel bekend uit mijn eigen publicatie over de morphologische variaties der molaren, maar de gronden, waarop de dimeertheorie van Bolk steunt, voorzover het de embryologische zijde betreft, zijn daarin niet behandeld en tot dusver in ons tijdschrift niet besproken. Het is mij dan ook een welkome gelegenheid, de ontwikkelingsgeschiedenis van ons tandenstelsel te kunnen bespreken naar aanleiding van de jongste onderzoekingen op dit gebied door Bolk, Adloff, Ahrens (4) en Sicher (5) verricht. Dit is hoog noodig, omdat van de oude begrippen, die men over tandontwikkeling nog steeds in de leerboeken over ontwikkelingsgeschiedenis en in de tandheelkundige leerboeken vindt, feitelijk niet veel meer is overgebleven. De meeste tandheelkundigen zullen dan ook van de nieuwere theorieën wel onkundig zijn, wat niet te verwonderen is, omdat de verhandelingen niet in tandheelkundige tijdschriften verschijnen, maar in de tijdschriften voor anatomie, anthropologie en ontwikkelingsgeschiedenis. Bovendien vereischen deze onderzoekingen grondige studie, men kan deze niet even doorbladeren en zoo gevoel ik wel het groote bezwaar voor den practiseerenden tandarts, om zich bij zijn drukke, vermoeiende bezigheden nog op de hoogte te houden van de wetenschappelijke vorderingen op een gebied, waartoe velen zich toch al niet in sterke mate aange-

trokken gevoelen. Ook de wijze van onderzoek aan microscopische doorsneden en met de reconstructie-methode, waarop ik nog terugkom, maken het voor hem, die deze methode zelf nimmer toegepast heeft, dikwijls uitermate lastig de onderzoekingen van anderen te volgen. Het schijnt mij echter zeer ongewenscht toe, dat al deze onderzoekingen zoo buiten de tandheelkundige wereld omgaan en ik wil gaarne de rol van tusschenpersoon op mij nemen, die de verschillende embryologische onderzoekingen der anatomen op ons gebied samenvat, om ze in beknopten vorm aan de tandheelkundigen mede te deelen. Deze taak wordt voor mij een aangename, omdat de redactie mij toestond een groot aantal afbeeldingen over te nemen uit de te bespreken werken, waardoor de bespreking in hooge mate aan duidelijkheid kan winnen.

Wanneer men de **oudere opvatting over de tandontwikkeling** bij den mensch nagaat, zooals die in de meeste leerboeken nog voorkomt, dan vindt men de volgende schildering van dit proces. Het epitheel der mondholte dringt zoowel in de bovenkaak als in de onderkaak als een lijst (tandlijst) in het embryonale cellenrijke bindweefsel. De plaats, waar dit epitheel in de diepte dringt kan men aan de oppervlakte der kaken waarnemen als een groeve (tandgroeve), die parallel met den kaakboog verloopt. Eerst is de tandlijst overal gelijkmatig dun en met een gladde oppervlakte van de omgeving afgegrensd. Op een dwarsche doorsnede is nog niets van een tandaanleg te zien. Dan beginnen aan de buccale (labiale) vlakte der lijst op enkele plaatsen de epitheelcellen te woekeren, waardoor op regelmatige afstanden van elkaar, zooveel verdikkingen gevormd worden als er later melktanden zullen zijn, bij den mensch dus 10 in iedere kaak. De verdikkingen nemen den vorm van een kolf aan (kolfvormig stadium) en geraken van de tandlijst los, behalve op één plaats, waar de verbinding blijft bestaan (hals van de kolf); deze kolfvormige verdikking is het glazuurorgaan. De hals, die het glazuur-

orgaan verbindt met de tandlijst, gaat van de lijst uit op eenigen afstand van haar vrijen rand, die verder in het embryonale bindweefsel dringt. Aan de basis van elk glazuurorgaan geraken de bindweefselcellen in sterke woekering en vormen de tandpapel. Deze papil dringt in het glazuurorgaan, dat daardoor eerst den vorm van een kap (kapvormig stadium) krijgt en later den vorm van een klok aanneemt (klokvormig stadium).

De oppervlakkige cellen van de tandpapel worden de odontoblastenlaag, de latere vormers van het tandbeen. De laag cellen van het klokvormige glazuurorgaan, die direct op de tandpapel liggen wordt de laag der ameloblasten, die het glazuur zullen vormen. Deze laag heet de binnenste glazuurmembraan. Aan de basis der papil wordt dit epitheel der binnenste glazuurmembraan lager en gaat over in cubisch epitheel, dat de buitenvlakte der klok tegen het bindweefsel der omgeving afgrenst. Deze laag heet de buitenste glazuurmembraan. De cellen, tusschen de beide glazuurmembranen gelegen, ondergaan een metamorphose, worden stervormig en scheiden een slijmachtige vloeistof af. Deze massa tusschen de beide membranen wordt de glazuurpulpa genoemd. De cellen der glazuurpulpa, die direct over de binnenste glazuurmembraan gelegen zijn, vormen een afzonderlijke dunne laag, die stratum intermedium heet. De omslagrand van het glazuurorgaan, d.i. de plaats, waar de binnenste glazuurcellen in de buitenste glazuurcellen ombuigen, groeit nu verder in de diepte tot hij het ondereinde van den tandaanleg bereikt heeft.

Het glazuurorgaan vormt dus als 't ware de matrix, waarin zich de tand ontwikkelt; de eerste functie van het glazuurorgaan is dus een vormbepalende voor den tand, de tweede functie de glazuurvorming. Glazuurvormend is alleen dat gedeelte van de binnenste glazuurmembraan, dat de tandkroon omhult. Het onderste gedeelte van de binnenste glazuurmembraan, dat den wortel omvat, heeft niets te maken met glazuurvorming, deze cellen worden lager en daar de

glazuurpulpa hier ontbreekt, leggen zij zich direct tegen de cellen van de buitenste glazuurmembraan aan. De beide cellagen noemt men de epitheelscheede van den tandwortel. Het bindweefsel om den geheelen tandaanleg is rijk aan bloedvaten en vormt het tandzakje. De weeke tandaanleg vergroot zich, neemt den bijzonderen vorm aan van den tand, die er uit ontstaan zal en begint dan te verkalken. Er ontstaat een dentinkapje, waarover een glazuurkapje gelegen is, de glazuurpulpa atrophieert, de tandpapil wordt tot tandpulpa. Uit het bindweefsel van het tandzakje ontstaat op den wortel het cement.

Aan den vrijen rand van de tandlijst herhaalt zich nu hetzelfde proces, er ontstaan de glazuurorganen voor de blijvende tanden; de tandlijst wordt op verschillende plaatsen door het bindweefsel doorwoekerd, zoodat zij een zeef gelijk wordt en verdwijnt op deze wijze, waardoor de tandkiemen los komen te liggen.

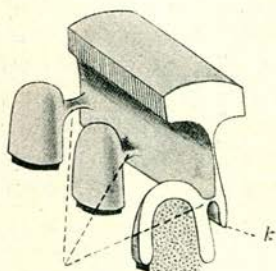


Fig. 1.

Schematische tekening van den aanleg van drie glazuurorganen, door den hals (bij stippellijn) nog met de tandlijst verbonden. Het voorste glazuurorgaan op doorsnede, gepunteerd is de tandpapil.

K = vrije rand van tandlijst.

(Naar P. Stöhr).

In fig. 1 vindt men schematisch aangegeven, hoe men zich de tandontwikkeling voorstelde.

Onderzoekmethode: Over de onderzoekmethode, waardoor de kennis van de tandontwikkeling verkregen was, moeten wij hier met enkele woorden uitweiden, omdat het ons zal blijken, dat daarin de oorzaak gelegen is van vele vergissingen. Wat er bij de ontwikkeling geschiedt bestudeerde men aan microscopische doorsneden. Het te onderzoeken deel b.v. de onderkaak met tandlijst en gla-

zuurorganen wordt na eenige voorbereiding in paraffine ingebed, zoodat men een rechthoekig blokje paraffine verkrijgt, waarin de kaak is ingesloten. Met den microtoom wordt nu een dergelijk blokje in zeer dunne plakjes gesneden, die een bepaalde dikte hebben b.v. ieder 15 micra (1 micron = $\frac{1}{1000}$ m.M.). Wanneer nu bij het snijden geen ongeluk plaats vindt, kan men het geheele blokje in een groot aantal plakjes snijden, die samen een volledige serie vormen. In elk plakje paraffine bevindt zich dus een doorsnede van de kaak. Deze plakjes paraffine met ingesloten weefsel worden nu op glas geplakt met eiwit, de paraffine wordt opgelost en het weefsel, dat op het glas achterblijft met reagentia gekleurd, waarna men de coupes onder het microscoop kan bestudeeren. Naarmate de plaats, waar men de kaak getroffen heeft zal men dus in de eene coupe alleen de tandlijst treffen, in een andere echter ook het glazuurorgaan en wel op verschillende hoogte. Wanneer men nu een goed ruimtevoorstellingsvermogen heeft, kan men de beelden, die men in de opvolgende coupes waarneemt, in gedachte achter elkaar plaatsen en zoo een indruk krijgen van den vorm van het geheele glazuurorgaan, dat b.v. 10 coupes inneemt. Niet iedereen bezit echter dit ruimtevoorstellingsvermogen in voldoende mate. Een groote aanwinst was het dan ook, toen B o r n zijn reconstructie-methode aangaf. Deze bestaat hierin, dat men met een teekenspiegel, die op het oculair van het microscoop bevestigd wordt, de omtrekken van het te onderzoeken orgaan, in casu de tandlijst met het glazuurorgaan, op papier teekent en dit bij iedere coupe van de serie doet. In fig. 2 vindt men de teekeningen van het mondepitheel, de tandlijst en den aanleg van een onderincisief bij den mensch van twaalf op elkaar volgende coupes, waarbij het epitheel zwart is aangegeven, terwijl het gestreepte gedeelte het mesoderm voorstelt.

Wanneer men nu dunne wasplaatjes neemt, zooals wij die in den handel krijgen voor tandheelkundige doeleinden, dan kan men de teekeningen van de organen, die men

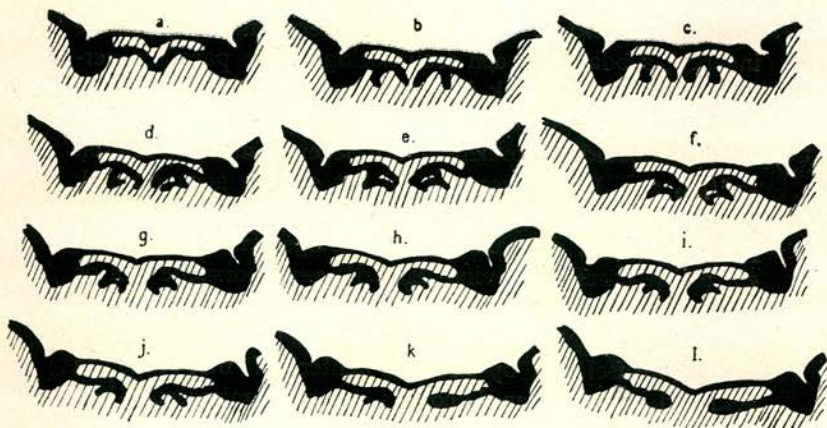


Fig. 2.

Twaalf op elkaar volgende doorsneden van den aanleg van een onderincisief bij den mensch. Let op de groote gelijkis der doorsneden *b* en *j*, waarvan toch de morfologische beteekenis zeer verschillend is. (Naar L. B o l k).

reconstrueeren wil, daarop leggen en in was uitsnijden b.v. de omtrekken van tandlijst en glazuurorgaan. Indien dus het microscopische praeparaat bij een zekere vergrooting geteekend is en men weet de dikte van de coupe, dan kan men de dikte van het wasplaatje berekenen en de teekening op het wasplaatje overbrengen, om zodoende als 't ware het microscopisch praeparaat in de drie afmetingen vergroot in was te verkrijgen. De verschillende wasplaatjes b.v. de twaalf naar de teekeningen uit fig. 2 vervaardigd, kan men nu op elkaar leggen en met een warme spatel aan elkaar vastsmelten, waardoor men een zoogenaamd reconstructiemodel verkrijgt, dat b.v. het microscopisch klein orgaan honderdmaal vergroot weergeeft. Om te voorkomen, dat de wasplaatjes willekeurig op elkander gelegd worden en dus de vorm van het te reconstrueeren orgaan niet juist zou zijn, brengt men zoogenaamde richtingsvlakken aan. Als het orgaan ingebed is in de paraffine en

dit een rechthoekig blokje vormt, beroet men twee aan elkaar grenzende vlakken van dit blokje. Elke paraffine coupe vertoont dus één zwarten rechten hoek, en dit zwarte lijntje blijft ook achter op het glas als de paraffine verwijderd is. Ten opzichte van dezen zwarten hoek neemt het praeparaat een bepaalde ligging in.

Men teekent nu bij iedere coupe behalve den omtrek van het praeparaat ook dezen zwarten hoek. Als men nu bij het opstapelen der wasteekeningen er voor zorgt, dat deze rechte hoeken precies loodrecht boven elkaar komen te liggen, dan is het reconstructiemodel juist en zijn de onderdeelen van het orgaan aan elkaar gezet, zooals het in werkelijkheid is.

Het reconstrueeren in was vereischt een bepaalde technische vaardigheid, vooral als het te reconstrueeren orgaan gecompliceerd is. Als nu de wasplaten op elkaar gesmolten zijn, kan men duidelijk de grenzen der verschillende samenstellende platen zien, zie fig. 3.



Fig. 3.

Reconstructiemodel van aanleg van M_1 op doorsnede. Door de glazuurpulpa loopt de glazuurstreng naar den buccalen knobbel van den molaar. Aan het glazuurorgaan, (rechts boven) hecht zich de laterale en de mediale tandlijst, de glazuurnis tusschen zich insluitend.

(Naar H. A h r e n s).

Men is gewoon de randen van de platen, wanneer deze op elkander gelegd zijn voorzichtig af te smelten, waardoor

het model glad wordt. Dit is echter zeer gevaarlijk, daar men zoo gemakkelijk kleine uitsteeksels wegsmeelt, die misschien eerst van geen waarde lijken, maar later van belang blijken te zijn. Het materiaal, dat tot vulling der verdiepingen tusschen de platen dient, neemt men hierbij van de randen af. In fig. 4 geef ik een afbeelding van een gladgemaakt reconstructiemodel.

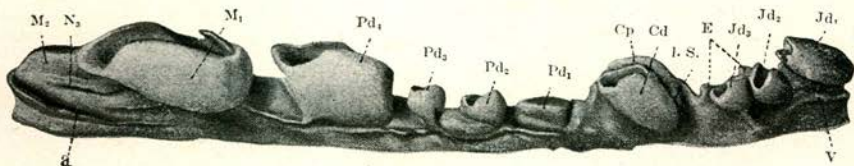


Fig. 4.

Reconstructiemodel van een bovenkaak van molembryo (*talpa europea*), gezien van buccaal. Tandlijst met tandkiemen. Jd = melkincisief; Cd = melkhoektand; Pd = melkmolaar; M₁ en M₂ = blijvende molaren; V = vestibulairlijst; a = accessorige lijst; N₃ = achterste bijlijst. (Naar H. S i c h e r).

Om dit wegsmelten te voorkomen brengt Broman de teekeningen niet over op wasplaten, maar op platen van karton, die hij met gom aan elkaar kleeft. De tusschenruimten der platen vult hij dan op met witte was, waardoor het model glad wordt. Het behoeft zeker geen betoog, dat de reconstructiemethode de methode is, om dergelijke ingewikkelde ontwikkelingsprocessen als de tandontwikkeling met vrucht te kunnen bestudeeren. Wordt deze studie verricht aan enkele coupes of slechts aan één microscopische doorsnede, zonder dat een model vervaardigd wordt, dan kunnen vergissingen niet uitblijven, wat dan ook inderdaad wel geschied is. Iemand, die b.v. van de serie, afgebeeld in fig. 2 alleen de coupe *b* onder het microscoop kreeg zou ongetwijfeld in de meening kunnen verkeeren, dat hij het kapvormige stadium van het glazuurorgaan voor zich had en toch is dit niet het geval, zooals wij later zullen zien, daar het eigenlijke glazuurorgaan eerst in de latere coupes

optreedt en het beeld, dat in coupe *b* verschijnt en verkeerd opgevat wordt, inderdaad eerst in de coupe *h* optreedt.

Ontwikkeling der tandlijst: Door R ö s e is de eerste aanleg der tandlijst voor den mensch aangetoond bij een embryo van 15 m.M. A h r e n s, die gelegenheid had zeer jonge menselijke embryonen te onderzoeken, vond den eersten aanleg reeds bij een embryo van 11 m.M. en beschrijft dien als volgt. Het epitheel, dat de mondholte bekleedt, bestaat uit:

1°. een enkelvoudige laag, zeer regelmatig gerangschikte cilindervormige cellen, het stratum germinativum met groote sterk kleurbare kernen. Naar het mesoderm toe wordt deze cellaag scherp afgescheiden door een duidelijke basaalmembraan.

2°. Naar de mondholte toe is deze laag cylindercellen bedekt door een enkelvoudige laag groote onregelmatige polygonale cellen met groote kernen.

De eerste aanleg der tandlijst bestaat nu volgens A h r e n s uit een vlakke epitheelwoekering, die op dwarsche doorsnede meer breed dan diep is. Op de plaats namelijk, waar het epitheel als eerste aanleg der tandlijst in het kaakmesenchym begint in te zinken, vertoonen de beide cellagen een sterke vermeerdering der cellen. De basaalmembraan der cylindercellen is op deze plaats niet meer zoo duidelijk, hoewel de epitheelinzinking toch nog duidelijk tegen het mesoderm is af te grenzen. De cylindercellen zijn sterk vermeerderd en liggen op de plaats der inzinking 3—4 lagen boven elkaar, terwijl ook de laag polygonale cellen sterke vermeerdering der elementen vertoont, die nu in verschillende lagen gerangschikt zijn en de ruimte, die door de inzinking der cylindercellen ontstaan zou, volkomen opvullen, zoodat de oppervlakte der mondholte daar ter plaatse bijna glad is. De tandlijst is dus als 't ware in dit stadium een vlakke streng, die zich in een boog van de mediaanlijn uit naar beide zijden over de geheele lengte der kaak naar achteren

uitbreidt. De aanleg der tandlijst ontstaat tegelijker tijd in bovenkaak en onderkaak, terwijl de boog der tandlijst in de bovenkaak met grooteren straal beschreven wordt dan in de onderkaak.

Op een later stadium vindt men deze epitheelwoekering als een plooi in het kaakmesenchym gegroeid, de cylindercellen zijn sterk vermeerderd en liggen dicht naast elkaar, terwijl de basaalmembraan niet meer duidelijk zichtbaar is. De cellen hebben zich afgeplat en waar de inzinking 't diepst is, hebben zij zelfs den cilindervorm verloren. Op sommige plaatsen heeft het epitheel het karakter van regelmatig cylinderepitheel geheel verloren, het cellenverband is hier geheel onderbroken, zoodat de inzinking van het epitheel niet goed meer tegen het mesoderm is af te grenzen. Deze eigenaardige waarneming van A h r e n s, waarvan de beteekenis nog niet duidelijk is, heeft mij zeer getroffen, omdat iets dergelijks op een later stadium nog eens door A h r e n s beschreven is, zooals wij later zullen zien, namelijk het doorwoekeren van de glazuurpulpa door de binnenste glazuurmembraan, een verschijnsel, dat door B o l k als een bewijs voor de juistheid van zijn dimeertheorie aangezien wordt. Over deze waarneming schrijft A h r e n s zelf: „Ich wage nun nicht, den Befund so zu deuten, alsob das Stratum germinativum an der betreffenden Stelle von einer Zellwucherung aus dem Innern der Zahnleiste heraus durchbrochen wird, sondern neige der Annahme zu, dass die Zellen des Stratum germinativum ihre ursprüngliche Form und regelmässige Stellung verloren haben, sodass die Grenzen der Einsenkung nicht mehr genau zu erkennen sind.”

Ook van de laag polygonale cellen zijn de elementen sterk vermeerderd, zoodat van een groefvormige inzinking op de oppervlakte der kaak nog niets te zien is.

De tandlijst is op dit stadium dus een epitheelplooi, die in het kaakmesenchym inzinkt, zoodat men aan haar een labiale en een linguale lamel kan onderscheiden. Dit

heeft natuurlijk slechts betrekking op het stratum germinativum, terwijl de laag polygonale cellen in de tandlijst als 't ware vulmateriaal is en geen plooivorming vertoont.

Ontwikkeling van het glazuurorgaan:

Waar de tandlijst in de besproken stadia overal gelijkmatig diep in het mesenchym inzonk, vindt A h r e n s in een volgend stadium, dat de tandlijst op sommige plaatsen, overeenkomende met den aanleg van tandkiemen, iets dieper inzinkt, terwijl de tusschenliggende gedeelten der tandlijst in ontwikkeling achter blijven. Zodoende krijgt de vrije rand der tandlijst, die eerst in eenzelfde vlak gelegen was, een golvend verloop. Op dwarsche doorsnede vertoonen deze dieper ingezonken gedeelten den vorm van kolfvormig verdikte aanhangsels en vormen het zoogenaamde „knopvormige stadium" der tandkiemen. Aan dit knopvormige stadium zal zich nu later aansluiten eerst het „kapvormige stadium" en daarna het „klokvormige stadium", ontstaan door een ontwikkelingsproces, dat in de litteratuur bekend is als het proces „der instulping der tandpapillen".

De eenige vraag, waarover veel gestreden is, is deze, of bij dit instulpingsproces het epitheel òf het mesoderm een actieve rol speelt. Een groep onderzoekers meent, dat het mesoderm, dus het bindweefsel, actief is en in de ingezonken tandlijst inwoekert, waardoor het knopvormige stadium overgaat in het kapvormige. Een andere groep, waaronder R ö s e, meent, dat het mesoderm passief, het epitheel actief is, en dat dit laatste de tandpapil omgroeit. A h r e n s merkt echter terecht op, dat R ö s e niet consequent is, want hij spreekt ergens anders niet van een omgroeïing van „de papil", maar van een omgroeïing door het glazuurorgaan van meerdere papillen. Het glazuurorgaan omgroeit dus een mesoderm papil, die zich reeds zelfstandig tot meerdere papillen gedifferentieerd had en dus speelt het mesoderm toch weer een actieve rol. A h r e n s zelf heeft

over dit zoogenaamde instulplingsproces een geheel andere meening. De boven beschreven woekering der tandlijst, die aanleiding geeft tot het ontstaan van het knopvormige glazuurorgaan, is gelocaliseerd aan den vrijen rand en aan de naburige epitheelgedeelten op de labiale lamel der tandlijst. Hierdoor is de tandlijst daar ter plaatse knopvormig uitgestulpt. Deze uitstulping is door twee groeven afgegrensd van het overige deel der tandlijst, waarvan een groeve op de labiale en de andere groeve op de linguale zijde verloopt. De labiale groef is sterker ontwikkeld, omdat de uitbocht van den knop op deze zijde sterker is; het is de plaats, waaronder zich later de mesodermale papil ontwikkelt. De zwakkere linguale groeve verdwijnt later weder.

Op een later stadium van een embryo van 32 m.M. vindt A h r e n s belangrijke veranderingen, zie fig. 5.



Fig. 5.

Frontale doorsnede van tandlijst en tanaanleg in linker bovenkaak. Buccaal (rechts) de lipgroef en linguaal (links) de tandlijst met tanaanleg. Aan het glazuurorgaan ziet men twee ploovormige uitstulpingen van het epitheel en daartusschen de epitheelverdikking, die „Schmelzknoten” genoemd is. (Naar H. A h r e n s).

De in het vorig stadium besproken groef op de labiale zijde van het glazuurorgaan, die de toekomstige mesodermale papil zou opnemen is nu veel dieper en breder geworden en wel hierdoor, dat het epitheel van het glazuurorgaan op zijn labiale vlakke een tweede ploovormige uitstulping in het kaakmesenchym zendt, zoodat de labiale groeve aan weerszijden begrensd wordt door een epitheelplooi. Het epitheel in de labiale groef heeft zich verdikt, maar vooral in het midden, waar de beide epitheelplooiën zich met elkaar vereenigen. Deze epitheelverdikking was door

niemand nog waargenomen en is door A h r e n s genoemd „Schmelzknoten”. Merkwaardig is het, dat ook B o l k deze epitheelverdikking nooit heeft waargenomen en nergens vermeldt. A d l o f f heeft dezen „Schmelzknoten” ook waargenomen en geeft er een duidelijke afbeelding van bij den aanleg van een eersten melkmolaar bij den Amerikaanschen tapir.

Als men zich een voorstelling maakt van een glazuurorgaan op dit stadium, dan doet zich dit voor als eene kleine verdieping in de labiale lamel van de tandlijst, omgeven door twee opgeworpen randen (de beide uitstulpingen van het epitheel), die naar de zijden van het glazuurorgaan langzaam uitloopen om zich bij het volgend glazuurorgaan wederom te verheffen. Op den bodem van de kleine verdieping treft men dan den „Schmelzknoten” aan. Het geheele glazuurorgaan heeft een ellipsoiden vorm.

A h r e n s komt dus tot de conclusie, dat het knopvormige glazuurorgaan niet in het kapvormige stadium overgaat, doordat een deel van zijn wand, hetzij actief of passief instulpt, zooals men tot nu toe meende, maar dat er naast den knop als primaire uitbochtiging op de labiale lamel der tandlijst eene tweede uitbochtiging ontstaat (in fig. 5 de meest rechtsche plooï). Op doorsnede bestaat het glazuurorgaan dus uit twee door eene bocht gescheiden epitheelplooïen, een primaire linguale en eene later ontstane labiale plooï. De indeuking van het glazuurorgaan ontstaat dus niet aan de diepst ingezonken plaats der tandlijst aan den knop, maar meer naar de mondholte gekeerd op de labiale zijde. Bij de vorming van het glazuurorgaan is het epitheel dus volgens A h r e n s het actieve element. Daar de „Schmelzknoten” niet alleen naar den kant van de glazuurpulpa maar ook naar het mesoderm toe bolvormig uitsteekt, ontstaan op de ondervlakte van het glazuurorgaan twee groeven, die den „Schmelzknoten” van de beide epitheelplooïen scheiden.

Deze groeven, die bij de vorming der tandkroon een groote rol spelen noemt A h r e n s de glazuurgroeven. In

figuur 6 ziet men duidelijk den „Schmelzknoten“, de beide epitheelplooiën en de beide glazuurgroeven.

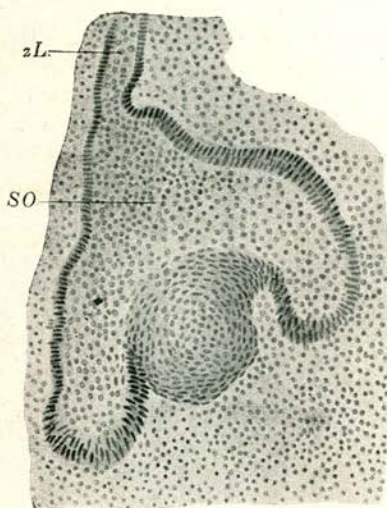


Fig. 6.

Horizontale doorsnede van aanleg M_1 in rechterbovenkaak van menschembryo. zL = tandlijst; SO = glazuurpulpa.

Links is linguale zijde van het object, rechts de buccale zijde. Schmelzknoten, door de beide glazuurgroeven gescheiden van de beide epitheelplooiën.

(Naar H. A h r e n s.)

De cellen in den „Schmelzknoten“ zijn concentrisch gerangschikt. Deze „Schmelzknoten“ en de beide glazuurgroeven komen volgens A h r e n s aan alle tandkiemen, zoowel van het melkgebit als van het blijvend gebit voor, zoodat het in dit stadium niet mogelijk is den aanleg van een fronttand te onderscheiden van den aanleg van een praemolaar of van een molaar.

Differentieering van het glazuurorgaan:

Bij de verdere ontwikkeling van het glazuurorgaan begint de „Schmelzknoten“ zich op te lossen, hij is niet zoo sterk meer kleurbaar, terwijl de eerst scherpe grens tegenover de glazuurpulpa onduidelijk wordt. De ronding van den „Schmelzknoten“ tegenover het mesoderm blijft bestaan en hier neemt het binnenste glazuurepitheel wederom den cylindervorm aan. De labiale glazuurgroef wordt veel dieper,

terwijl de linguale glazuurgroef in diepte verliest. De labiale groef dringt dieper in het glazuurorgaan, onder haar vormt zich later de snijkant van den incisief; de linguale groef verstrijkt meer en meer, onder haar vormt zich het tuberculum coronae; de ronding van den „Schmelzknoden" wordt de fossa lingualis van den incisief. Men kan dus den vorm van den toekomstigen incisief reeds duidelijk herkennen aan het glazuurorgaan op dit stadium. In fig. 7 vindt men weergegeven het ontstaan van den volwassen incisiefvorm uit het glazuurorgaan op vroegere stadia.

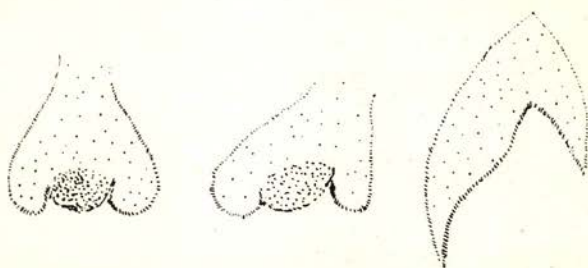


Fig. 7.

Afleiding van den incisiefvorm (rechts) uit den vorm van het glazuurorgaan (links en midden figuur). Onder de labiale glazuurgroef (rechts in de 3 afbeeldingen) ontstaat de snijkant; onder de linguale glazuurgroef (links) ontstaat het tuberculum coronae; met den „schmelzknoden" (linker en midden tekening) komt overeen de fossa op de linguale vlakke. (Naar H. A h r e n s).

De meening, dat de glazuurorganen bij den mensch slechts in verband staan met één tandlijst, gold ook nog na de grondige onderzoekingen van R ö s e, wiens beschrijving over de tandontwikkeling in vrijwel alle leerboeken over anatomie is opgenomen en wiens wasmodellen in ieder anatomisch en tandheelkundig instituut te vinden zijn. B o l k ontdekte bij zijn studie over de gebitsontwikkeling der apen eene tweede tandlijst, vond deze algemeen bij de apen voorkomend en ging den toestand bij den mensch opnieuw onderzoeken, waarbij hem bleek, dat deze tweede

tandlijst ook daar voorkomt en de beschrijving van R ö s e niet juist was.

In fig. 2 vindt men de teekeningen van 12 op elkaar volgende doorsneden van den aanleg van den eersten onderincisief bij den mensch, waarvan B o l k de volgende beschrijving geeft. In *a* is duidelijk het epitheel, dat de kaak bekleedt te herkennen, terwijl links en rechts de tandlijsten in het kaakmesenchym inzinken, die in de mediaanlijn nog niet van elkander gescheiden zijn. In *b* zijn de beide lijsten gescheiden, en blijkt, dat uit de ventrale vlakke van de tandlijst een aanhangsel ontstaat, dat even dik is als de tandlijst zelf. Als men niets van de nog volgende beelden wist, zou men het beeld uit de teekening *b* aanzien voor de tandlijst met een ingestulpte tandpapil. Alleen blijkt het, dat het mesenchym onder de kap niet den typischen kernrijkdom vertoont, dien men bij een ware tandpapil aantreft. In *c* is er weinig veranderd, de ruimte tusschen het mediale uiteinde der tandlijst en het ventrale (beter laterale) aanhangsel is iets nauwer geworden. In *d* treedt aan het laterale aanhangsel een dwarsche uitlooper op, die zich in de richting van het vrije einde der tandlijst begeeft. De toegang tot de ruimte tusschen de beide lijsten wordt hierdoor nauwer. In *e* heeft zich dit dwarsche uitsteeksel, dat naar onderen duidelijk concaaf is vereenigd met de tandlijst. Een deel van het mesenchym is nu rondom ingesloten door het epitheel van de tandkiem, mediaal door de tandlijst, lateraal door de laterale lijst en ventraal door den dwarschen uitlooper. Het mesenchym direct onder den dwarschen uitlooper is sterk verdicht en is de eigenlijke tandpapil. In *f* is het beeld weinig veranderd, alleen wordt de ingesloten ruimte iets kleiner; in *g* wordt deze ruimte nog kleiner (rechts reeds geheel verdwenen) terwijl in *h* op beide zijden de ruimte verdwenen is. In deze doorsnede heeft men het typische beeld van de tandlijst met het kapvormige ware glazuurorgaan. Dit beeld blijft in de doorsnede *i* en *j* bestaan, terwijl de doorsneden *k* en *l* door het distale einde der tandkiem gaan.

Wanneer men de coupes *b* en *j* vergelijkt dan treft de groote gelijkenis en toch hebben ze een geheel verschillende beteekenis, bij *b* is nog niets van het eigenlijke glazuurorgaan te zien.

Deze laterale lijst, die dus uit de tandlijst ontstaat en naar het glazuurorgaan verloopt, was dus een nieuwe ontdekking in de tandontwikkeling en is door B o l k „laterale Schmelzleiste” genoemd.

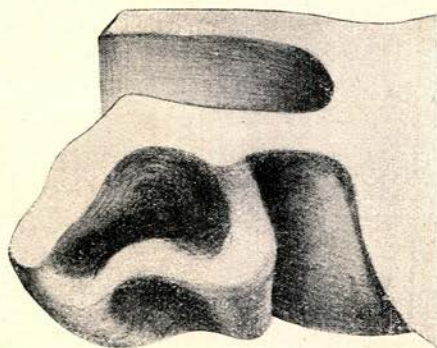


Fig. 8.

Wasmodel van den aanleg van eersten onderincisief bij den mensch, vervaardigd naar de teekeningen van fig. 2. Men ziet het glazuurorgaan van mesiaal. De mediale tandlijst en de laterale glazuurlijst omvatten de glazuurnis. Links linguaal, rechts buccaal. Op

den bodem der nis het eigenlijke glazuurorgaan.

(Naar L. B o l k).

In fig. 8 vindt men een afbeelding van het reconstructie-model van het glazuurorgaan met de beide lijsten, vervaardigd naar de twaalf teekeningen uit fig. 2. Op den bodem vindt men het licht naar boven gewelfde glazuurorgaan, waaronder de tandpapil zich vormt. Boven het glazuurorgaan bevindt zich eene ruimte, die linguaal (links) door de tandlijst, buccaal (rechts) door de laterale glazuurlijst en naar onderen door het glazuurorgaan wordt begrensd. Deze ruimte heeft eene breede ingangsoopening, die bij de incisieven mesiaal gelegen is, terwijl zij distaal gesloten is, daar de beide lijsten hier in elkaar overgaan. Deze ruimte noemt B o l k „Schmelzkrypte” of „Schmelznische”. Deze twee lijsten heeft B o l k bij alle tanden van de

verschillende primaten gevonden, zoowel bij de halfapen als bij de ware apen. Wat de topografie der lijsten tot het glazuurorgaan betreft, zoo verbindt zich de tandlijst steeds met de mediale vlakke van het glazuurorgaan, haar aanhechtingsplaats blijft steeds op de mediale vlakke. De laterale glazuurlijst ligt met haar voorsten rand tegen de laterale vlakke van het glazuurorgaan, doch hoe meer men naar achteren gaat, des te meer verschuift zij haar aanhechtingsplaats naar den top van het glazuurorgaan, ja kan zelfs tot op de mediale vlakke schuiven.

Ook bij sommige primaten, zooals bij *semnopithecus*, waar de kiemen der melktanden zich niet door tusschenkomst van eene tandlijst ontwikkelen, maar direct uit het mondholte-epitheel ontstaan, nam *Bolk* de laterale glazuurlijst waar. Deze laterale glazuurlijst ontstaat bij deze primaten niet uit de tandlijst, zooals beschreven werd voor den mensch, maar hier ontstaat zij evenals de tandkiem zelf direct uit het mondepitheel.

Bolk vestigt er nog de aandacht op, dat in het allervroegste ontwikkelingsstadium, waarin de tandaanleg nog slechts eene aanzwelling aan den vrijen rand der tandlijst is, van de laterale glazuurlijst niets waar te nemen valt.

De toegang tot de glazuurnis ligt bij de incisivi, de cuspidaten en de eerste melkmolaren op de mesiale vlakke, terwijl men bij de molaren, zooals wij later zullen zien eene andere verhouding aantreft. De nis strekt zich hoofdzakelijk uit boven de voorste helft van het glazuurorgaan, dat zich zelf nog verder naar achteren uitstrekt, als de glazuurnis reeds verdwenen is.

Bolk kent aan de beide lijsten een gelijke waarde toe en meent, dat zij een gelijk aandeel hebben in de vorming van het glazuurorgaan, wat de tandlijst voor het linguale deel van het glazuurorgaan is, is de laterale glazuurlijst voor het buccale deel.

Ook bij den aanleg der molaren heeft *Bolk* de laterale glazuurlijst waargenomen, maar hier zet zij zich niet zooals

bij de antemolaren vast aan het voorste deel van het glazuurorgaan maar aan het achterste deel. De glazuurnis is bij de molaren niet naar voren open, zooals bij de antemolaren maar naar achteren.

Bolk geeft nu het volgende beeld van de tandontwikkeling. Het mondepitheel zinkt als een lijst — de tandlijst der vroegere onderzoekers — in het kaakmesenchym. Hij noemt deze lijst de „generale tandlijst”. De tandkiemen verschijnen nu als verdikkingen aan den vrijen rand der tandlijst, zoodat de melktandkiemen terminale producten van deze generale tandlijst zijn; eerst later schuiven de tandkiemen op de buccale vlakte der tandlijst, die dan de mediale vlakte van het glazuurorgaan vormt. Terwijl dit geschiedt, treedt eene tweede verbinding der tandkiem met de generale tandlijst op, die van de buccale vlakte der generale tandlijst ontstaat en zich vasthecht aan de buccale vlakte van het glazuurorgaan. Deze „laterale glazuurlijst” is een speciale lijst, daar zij telkens slechts met één glazuurorgaan in verbinding treedt. Deze tweede lijst ontstaat niet als een eerst vrije uitstulping der generale tandlijst, die zich secundair met het glazuurorgaan verbindt, maar is een primaire verbinding. Men moet zich het ontwikkelingsproces aldus voorstellen. De eerste verdikking der generale tandlijst, die aanleiding zal geven tot het ontstaan van een tand, bevat niet alleen het materiaal voor het glazuurorgaan maar ook voor de beide lijsten. Deze eerste verdikking, die Bolk „primaire tandkiem” noemt, differentieert zich dan later in het glazuurorgaan en het lijstensysteem, doordat zich bij sommige tandkiemen aan de voorvlakte, bij anderen aan de achtervlakte een groefje vormt, dat zich bij den groei der tandkiem al meer en meer verdiept. De celmassa onder dit groefje wordt het glazuurorgaan, het groefje wordt tot „glazuurnis”, die dus aan weerszijden begrensd wordt door de beide lijsten. Als de primaire tandkiem, zooals bij *semnopithecus* direct uit het mondepitheel ont-

staat, dan ligt de nis direct onder dit mondepitheel en ontstaat de laterale glazuurlijst onafhankelijk van de generale tandlijst, zelfstandig uit dit mondepitheel. Zoodra het glazuurorgaan en het lijstensysteem zich gedifferentieerd hebben, spreekt Bolk van de „secundaire tandkiem”.

Door het ontstaan van de glazuurnis heeft het glazuurorgaan dus eene dubbele verbinding met de tandlijst verkregen, beide verbindingen zijn volgens Bolk volkomen gelijkwaardig, de mediale of generale tandlijst heeft voor de mediale helft van het glazuurorgaan dezelfde beteekenis als de laterale glazuurlijst voor de laterale helft. Bolk komt nu op grond van de twee lijsten tot de volgende belangrijke conclusie, dat het glazuurorgaan bij de primaten niet eene enkelvormige kiem bevat maar twee kiemen, een buccale en een linguale m.a.w. dat het glazuurorgaan de potentie bevat van twee tanden en ontstaan is door concretescentie van twee elementaire elementen, die zich topografisch als een buccaal en linguaal element verhouden. Wat geschiedt er nu tijdens de verdere ontwikkeling met de beide glazuurlijsten? In de eerste ontwikkelingsstadia hechten de beide lijsten zich aan de mediale en laterale vlakke van het glazuurorgaan tot aan den onderrand daarvan, zie fig. 8 en houden gedurende eenigen tijd gelijken tred met de toename in groei van het glazuurorgaan. De mediale lijst gaat zich scherper tegenover het glazuurorgaan differentieeren, zoodat er tusschen den onderrand van het glazuurorgaan en de lijst een groef ontstaat. Dit is niet het geval met de laterale lijst, die zich bij de verdere vergrooting van het glazuurorgaan van den onderrand der laterale vlakke terugtrekt, zoodat de aanhechtingsplaats meer naar den top van het glazuurorgaan verschoven wordt. Op een later stadium, wanneer het glazuurorgaan al breeder wordt, raakt het onder-einde van de mediale lijst geheel vrij van het glazuurorgaan; met zijn convexe bovenzakke stulpt het glazuurorgaan al meer en meer in de glazuurnis, zoodat de binnenvakke van de laterale glazuurlijst met de buitenvakke van het

eigenlijke glazuurorgaan in aanraking komt en op sommige plaatsen de beide epitheelagen met elkander vergroeien. In latere stadia ligt dan ook de laterale glazuurlijst voor een deel op het buccale gedeelte van de buitenste epitheelmembraan van het glazuurorgaan, er ontstaan epitheliale woekeringen tusschen de laterale lijst en het glazuurorgaan, die men later zoo dikwijls op de buccale vlakte van het glazuurorgaan aantreft. De laterale glazuurlijst degenerereert later op dezelfde wijze als de generale tandlijst, er ontstaan talrijke gaten in, en ten slotte verdwijnen zij. Meestal houdt de generale (mediale) tandlijst langer stand dan de laterale, maar soms heeft het omgekeerde plaats en blijft de laterale verbinding van het glazuurorgaan het langst bestaan.

De glazuurnis zelf verdwijnt tijdens de verdere ontwikkeling. Bij sommige tanden wordt de nis relatief kleiner, de laterale tandlijst wordt doorboord en vormt epitheelwoekeringen en epitheelstrengen, die in de nis woekeren en deze opvullen. Bij andere tanden ontstaat er een gat in den achterwand van de nis door resorptie van het materiaal van de laterale lijst en zoo wordt de nis tot een trechtervormig kanaal. zie fig. 9.

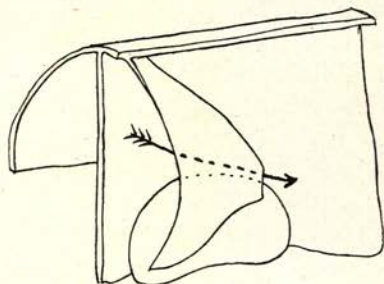


Fig. 9.

Glazuurorgaan met de beide tandlijsten van een incisief van *Chrysothrix*. De pijl in de glazuurnis maakt duidelijk, dat de achterwand doorboord is. (Naar L. Bolk.)

De laterale glazuurlijst krijgt zoo eene grootere zelfstandigheid, daar zij een vrijen achterrand verkregen heeft. Bij den tweeden melkmolaar van den mensch ontstaat dit gat reeds vroeg, zoodat de glazuurnis hier een kanaal vormt, dat bijna even lang is als het glazuurorgaan zelf.

Hiermede hebben wij de onderzoekingen en opvattingen van Prof. Bolk over de laterale glazuurlijst besproken. Ook door Ahrens was deze tweede lijst bij menschembryonen reeds waargenomen, maar hij kent aan deze lijst niet die groote beteekenis toe, zooals Bolk gedaan heeft. Reeds door Leche is bij *Erinaceus europaeus* (egel) eene lijst waargenomen, die door hem „als oberflächliche labiale Leiste Oll” aangegeven wordt en als een praelactale kiem aangezien wordt. Ahrens neemt nu boven het glazuurorgaan bij den mensch een labiale lijst waar, die naar achteren in het glazuurorgaan uitloopt, die hij aangeeft met Olli en volgens hem volkomen overeenkomt met de lijst Oll van Leche. Wanneer wij de afbeelding van het reconstructiemodel in fig. 3 volgens Ahrens beschouwen, dan blijkt het duidelijk, dat deze labiale lijst (links) in den rechter bovenhoek van het glazuurorgaan, die Ahrens met Olli aangeeft, niets anders is dan de laterale glazuurlijst van Bolk, men vergelijkte slechts fig. 3 met fig. 8. Eene diepe beteekenis hecht Ahrens echter niet aan deze lijst Olli, want hij schrijft er over: „es handelt sich hier um eine einfache Faltung im Schmelzorgan. Derartige Faltungen finden wir unendlich häufig an den Schmelzorganen.”

Sicher, die het gebit van *Talpa europaea* (mol) onderzocht, trof ook daar de laterale glazuurlijst en de glazuurnis van Bolk aan. Zij komen echter niet aan alle tanden voor en ontbreken b.v. aan de snijtanden.

Zeer duidelijk vindt Sicher de laterale glazuurlijst bij den boven melkcuspidaat, terwijl hier de glazuurnis in tegenstelling met den toestand bij den mensch naar distaal open is. Dat Bolk de laterale glazuurlijst ook gevonden heeft bij blijvende tanden van den mensch, wordt door Sicher van groot belang geacht. Hij schrijft: „die Nachprüfung gerade dieses Befundes, der meines Wissens bisher stillschweigend übergangen wurde, erscheint besonders bedeutungsvoll”. Ook Sicher vond bij *talpa* aan den

blijvenden bovenspidaat de laterale glazuurlijst en put daaruit, zooals wij later zullen zien een argument tegenover de opvatting, die A d l o f f over deze laterale glazuurlijst verkondigt. Wanneer men de bekende wasmodellen door R ö s e vervaardigd nauwkeurig beschouwt, dan vindt men ook daar reeds bij enkele de laterale glazuurlijst en de glazuurnis duidelijk gemodelleerd.

Na deze bespreking van het tandlijstensysteem hebben wij in de volgende verhandeling de verdere differentiatie van het eigenlijke glazuurorgaan te behandelen.

(Wordt vervolgd.)