

O O R S P R O N K E L I J K E B I J D R A G E N

*Uit het Mineralogisch-Geologisch Instituut,
afd. Paleontologie te Utrecht
Hoofd: Prof. Dr. G. H. R. von Koenigswald*

DE EVOLUTIE VAN HET HERBIVORE MOLAARPATROON EN HET FYLOGENETISCH VERBAND MET DAT VAN DE MENS¹⁾

Met een inleiding over de differentiatietheorie

DOOR C. A. W. KORENHOF
Assistent aan het Tandheekkundig Instituut

I. *Inleiding*

Tussen de morfologisch zo zeer uiteenlopende recente molaarpatronen der verschillende zoogdieren bestaat een fylogenetisch verband, dat hoewel niet steeds op het eerste gezicht duidelijk, toch altijd aanwezig is.

Zo zijn de sterk in de diverse richtingen gespecialiseerde gebitten van carnivoren, herbivoren, omnivoren en insectivoren in de fylogenie alle, zij het ook nog min of meer onvolledig, te volgen en terug te voeren tot een stadium waarop een gemeenschappelijk grondpatroon bestond, en waaruit iedere soort een eigen variatie ontwikkelde. Zelfs de zo gecompliceerde molaarpatronen der knaagdieren heeft men sinds betrekkelijk korte tijd kunnen herleiden tot dit oerschema.

Ter illustratie van deze evolutie van het gebit nu, zullen we het herbivore molaarpatroon vergelijken met het omnivore patroon van de mens.

Als voorbeelden van het eerstgenoemde zijn de molaren van het paard en van de olifanten genomen. De keuze hiervan hing in de eerste plaats wel daarvan af, dat de recente vertegenwoordigers een sterk van het menselijke molaarpatroon afwijkend aspect vertonen. Zelfs nog onderling beschouwd ligt een verband tussen beide herbivoren op het eerste gezicht zeker niet voor de hand.

In de tweede plaats droeg tot deze keus het feit bij, dat hiervan fossiele stadia op de Paleontologische Afdeling van Professor von Koenigswald aanwezig waren, welke een afleiding der recente vormen van een gemeenschappelijk stadium in een ver verleden kunnen illustreren.

Alvorens nu tot een vergelijking en afleiding over te kunnen gaan, is het gewenst de differentiatie-theorie van het gebit te memoreren.

¹⁾ Uitgewerkte tekst van een bijdrage op de demonstratieavond van het Tandheekkundig Instituut te Utrecht, 31 mei 1956.

II. De Differentiatietheorie

Deze theorie, in de literatuur ook wel bekend onder de namen trituberculair-theorie, Cope-Osborn theorie, „cusp addition theory” of „paleontological theory”, is in principe bijna overal als de enig juiste aanvaard, en zulks wel hoofdzakelijk op grond van paleontologisch bewijsmateriaal, en van vergelijkend-anatomisch onderzoek. Zij werd in 1883 door E. D. C o p e (5) opgesteld en in 1895 door hem en H. F. O s b o r n (10—13) als zodanig gelanceerd. Later werd zij nog door andere onderzoekers verder uitgewerkt (4—6, 18).

Er wordt uitgegaan van een haplodont ¹⁾ gebit: bestaande uit enkelvoudige kronen met één spits en een cingulum. Dit beginstadium

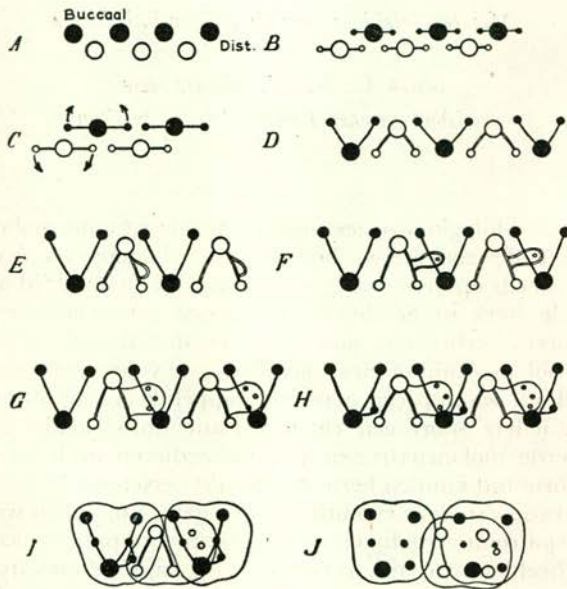


Fig. 1: Osborn's diagram van 1895, het mechanisme der knobbeladditie illustrerend (naar Gregory, 5)

¹⁾ Voor deze en andere in dit artikel voorkomende termen volgt hier een verklaring. — R e d.

Haplodont: met enkelvoudige kronen, niet verdeeld in meerdere knobbels of plooiën.

Cingulum: de linguale lobus van de fronttanden, of de bandachtige glazuur-rand langs de halzen der kronen der elementen.

Exoskelet: een harde structuur, ontwikkeld aan de buitenzijde van het lichaam, geproduceerd door de epidermis.

Circumductie: de passieve of actieve beweging van een deel, waarin een vrij eind een cirkel beschrijft om een aanhechtingspunt.

wordt voorgesteld in fig. 1 A. De bovelementen, welke zwart zijn aangegeven, staan buccaal van en alterneren met de benedenelementen (wit).

Bij de Ganoidea, een groep lagere beenvissen uit het Devoon¹⁾ kwamen dergelijke tanden al voor. Ze waren voor het eerst scherp gedifferentieerd van de rest van het exoskelet, en stonden vaak in duidelijke kassen of groeven in het kaakbot. Door differentiatie uit de hoofdknobbel of protoconus — protoconid²⁾ in de onderkaak geheten — van twee nevenknobbels, één mesiaal en één distaal van de oorspronkelijke gelegen, ontstaat in het Onder Jura een drieknobbelig molaartype. De drie knobbels liggen op een rechte, min of meer mesio-distaal gerichte lijn: het triconodonte stadium (fig. 1 B). De mesiale nevenknobbel is de paraconus, resp. — conid, de distale de metaconus, resp. — conid.

Na sterkere differentiatie en verder uitgroeien der nevenknobbels ontstaat de configuratie van een driehoekig patroon, doordat para- en metaconus naar buccaal, para- en metaconid naar linguaal verschuiven, hetwelk naar wel wordt aangenomen onder mechanische invloeden zou hebben plaats gevonden.

Er ontstaat hierdoor nu een geheel andere oclusie, waarbij de knobbels van boven- en onderelementen veel hechter ineengrijpen, en ook een gewijzigde articulatie (fig. 1 D). De omgekeerde V-vorm in de onderkaak past in de triangulaire ruimte tussen twee bovenmolaren, zodat het voorste been van de trigonid (pa^d-pr^d) articuleert met het achterste been (me-pr) van de bovenmolaar.

In fossiele vormen, gevonden in Boven Jura- en Onder Krijt-formaties kwam deze verandering reeds duidelijk tot uitdrukking. *Megaladapis* vertoont dit stadium nog in het Pleistoceen, waarin deze lemuroïde primaat uitsterft (pl. I, afb. 1). Terzijde moet evenwel opgemerkt worden, dat de differentiatietheorie op dit punt wel wordt aangevallen, aangezien het onwaarschijnlijk wordt geacht dat de circumductie van de para- en metaknobbels naar buccaal, resp. linguaal, inderdaad heeft plaats gehad.

O s b o r n beweerde echter reeds, dat er bewijsmateriaal bestaat, maar hij beschouwt dit niet als een essentieel punt, daar van het begin af aan deze nevenknobbels aan de buiten- resp. binnenkant van de hoofdknobbel ontstaan konden zijn.

Placentalia: Een subklasse der Mammalia, de grote meerderheid der levende zoogdieren bevattend. Gekarakteriseerd doordat het embryo zich ontwikkelt in een uterus, aangehecht aan de moederlijke weefsels door een hoog georganiseerde placenta.

Hypsodont: met lange kronen, in tegenstelling tot brachyodont.

Bunodont: met molaren die lage, conische knobbels hebben.

¹⁾ Voor deze en andere tijdperken raadplege men de stratigrafische hoofdindeling in fig. 2.

²⁾ de uitgang -us geldt steeds voor de benamingen in de bovenkaak, de uitgang -id voor die in de onderkaak.

Fig. 2: Stratigrafische hoofdindeling der aardgeschiedenis

Tijdperken		Tijd in mill. jaren *)	Enige der vermelde soorten
Kenozoïkum	Kwartair		
	Aluv. Diluv.		
	Holoceen	Recent	Equus
	Pleistocceen (ijstijd)	0.6—0.013	Equus Mammoet
	Pliocceen	7 —0.6	Nannipus
	Mioceen	19 — 7	Anchitherium } Merychippus } Dinotherium }
	Oligoceen	30 —19	Mesohippus
	Eoceen	45 —30	Eohippus, Orohippus } Moeritherium }
	Paleocceen	63 —45	Protungulata
Mezozoïkum			
	Secundair	140 —63 175 —140 200 —175	Optreden triconodont patroon
Paleozoïkum	Primair	240 —200 310 —240 350 —310 380 —350 540 —380	Oudste reptielen Ganoidea. Eerste beenvissen. Oudste amfibieën
Oertijd	Algonkium Archeikum	1000 —540 2000 —1000	Geen leven op aarde

Sterrentijd

*) De verschillende bronnen geven niet steeds geheel dezelfde tijden aan. Voor deze indeling zijn de tijden gekozen die
 F. I. S. L. i. n. e. r. v. e. r. m. e. l. d. t. i. n. m. i. n. b. o. e. k. M. e. e. n. e. n. H. u. i. n. d. i. e. n. *) (oo)

Bij de mens, zowel als bij alle andere placentalia, bestaat elke molaar eerst uit deze driehoek van conisch-pyramidale hoofdknobbels. Het is het trituberculaire stadium. Later kan distaal van de primaire trigon(-id) een hiel of talon(-id) optreden, als uitgroei van het distale cingulum. Fig. 1E toont deze schematisch voor de onderkaak, 1H ook voor de bovenkaak.

In de bovenkaak ontwikkelt zich hierop een vierde knobbel, de hypoconus, welke dus een produkt is van het cingulum, en niet meer van de trigon. Wanneer deze vierde knobbel zich niet uit het cingulum, maar als afsplitsingsprodukt van de distale helling van de protoconus — dus wel uit de trigon — ontwikkelt, spreekt men van een pseudo-hypoconus.

Een derde mogelijkheid, de vorming van een amficonus, zowel uit protoconus als cingulum ontstaan (*Necrolemur*), is hier niet van belang, en kan zodoende verder onbesproken blijven.

Het voorkomen van zowel echte als pseudo-hypoconus binnen een bepaalde groep heeft Prof. von Koenigswald (8) het dimorfisme genoemd, een belangrijk beginsel, aangezien men op grond hiervan bepaalde groeperingen als voorouders van andere, principieel kan uitsluiten of toelaten.

Uit een fylogenetische reeks met echte hypoconus kan zich niet plotseling een vorm met pseudo-hypoconus ontwikkelen en omgekeerd. Zo kan men bijvoorbeeld een dusdanig verstrekkende gevolgtrekking maken als het definitief uitsluiten van *Proconsul* (pseudo-hypoconus) als voorstadium van de mens (echte hypoconus).

Bij het vergelijken van sterk identieke molaarpatronen in de bovenkaak, waarbij het verschil hypoconus — pseudo-hypoconus aangetroffen

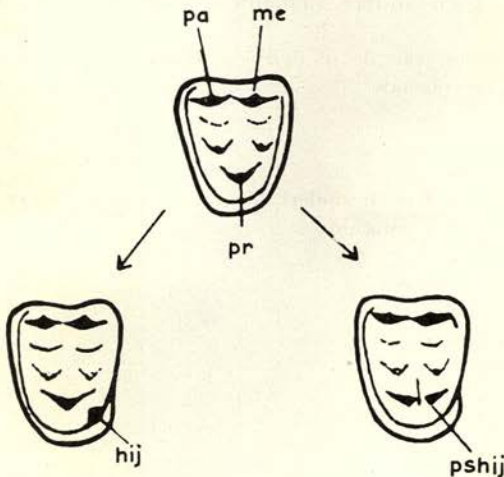


Fig. 3: Vorming van pseudo- en echte hypoconus uit een trituberculair stadium.
Volgens von Koenigswald

wordt, kan dan ook hoogstens van parallelle ontwikkeling worden gesproken.

Fig. 3 toont schematisch de twee belangrijkste mogelijkheden om van het trituberculaire stadium tot een vierknobbelig element in de bovenkaak te komen. De hypoconus (hy) maakt deel uit van het cingulum, de pseudohypoconus (pshy) ligt er steeds binnen en wordt er geheel door omvat¹⁾.

In de praktijk is dit verschil echter vaak zeer moeilijk te constateren. Fig. 4 geeft voorbeelden van de in fig. 3 getoonde mogelijkheden.

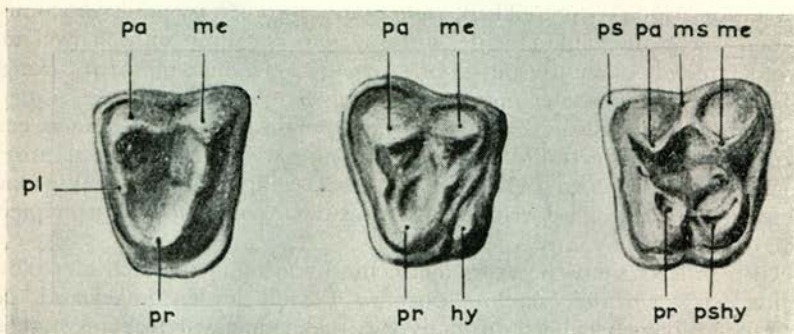


Fig. 4: Voorbeelden n.a.v. Fig. 3. Volgens Abel

Na deze zijsprong terugkerend tot de distaal van de oorspronkelijke driehoek ontstane hiel, ziet men, dat hierop in de bovenkaak, behalve de hypoconus, geen andere elementen voorkomen zowel bij de mens

¹⁾ De betekenissen van de in deze en andere afbeeldingen voorkomende afkortingen zijn de volgende:

Bovenkaak:

pr = protoconus	} in de onderkaak nog voorzien van een ^d voor de uitgang -id.
me = metaconus	
pa = paraconus	
hy = hypoconus	
pshy = pseudohypoconus	
pl = protoconulus	
ml = metaconulus	
ms = mesostyle	
mts = metastyle	

Onderkaak:

hyl^d = hypoconulid
en^d = entoconid

Voor de styles en styliden komen achter de afkortingen van de knobbels waar ze bij voorkomen de uitgangen s of st, resp. s^d of st^d.

als bij veel zoogdierfamilies. In de onderkaak evenwel differentiëren zich twee elementen¹⁾, de hypoconid (disto-buccaal) en de entoconid (disto-linguaal). Tussen deze kan zich nog de hypoconulid ontwikkelen, zodat in dit geval de talonid een veel sterker ontwikkelde partij wordt dan de talon, en drie knobbels bevat met centraal een bassin, dat in occlusie plaats biedt aan de protoconus (fig. 1G, H en I). De ondermolaar is tuberculo-sectoriaal geworden, doordat de talonid een aanzienlijke hoogte heeft bereikt. (Zie ook voetnoot 8).

In dit grondpatroon van boven vier, en beneden zes elementen in elke molaar kunnen zich nog verschillende wijzigingen manifesteren:

a) In de trigon kan zich op de benen, tussen protoconus — paraconus en protoconus — metaconus elk, een kleinere nevenknobbel ontwikkelen: de protoconulus, resp. paraconulus, fig. 1 I.

b) Van de trigonid verdwijnt bij de meeste meer recente vormen de paraconid. Uit fig. 1 I en J blijkt, dat dit het geval is onder invloed van het uitgroeien van de talon met de hypoconus. Dit laatste vindt plaats om een oppervlaktevergroting te bewerkstelligen, waartoe de interproximale bovendriehoek (niet de trigon, maar de intertrigonale ruimte) verder dichtgebouwd wordt.

c) In de boven- zowel als in de onderkaak kan het basale cingulum nu nog perifere knobbels afsplitsen: de styles, resp. styliden. Zij zijn in het schema van fig. 1 niet weergegeven, maar kunnen zich op vele plaatsen, hoofdzakelijk buccaal en linguaal, manifesteren. Zo zijn het tuberculum van Carabelli en het tuberculum paramolare produkten van dit cingulum, en geen resten van het tritomeer resp. temporaire gebit.

d) Er bestaat een duidelijk potentieel verschil tussen trigon(-id) en talon(-id). De eerste is primair en niet zozeer vatbaar voor verdere differentiatie nadat een zekere evolutie is doorgemaakt. De talon(-id) daarentegen is secundair, en heeft een opmerkelijke groeipotentie, die nu eens sluimert, dan weer zich tot het uiterste openbaart. Het eerste is het geval bij het paard, het tweede bij de olifant, zoals aanstonds zal blijken.

III. Recente vergelijking

Wanneer men naast de molaren van de mens (fig. 5) die van het recente paard (pl. II, afb. 4 bovenmolaar, pl. IV, afb. 3 ondermolaar) en van een ook bijna recente vertegenwoordiger van de olifantachtigen, n.l. de kort na de ijstijd uitgestorven mammoet, beziet (pl. VI, afb. 2), dan bemerkt men naast de verschillen in grootte als eerste het verschil in occlusaal aspect.

Deze drie voorbeelden zijn dan ook zeer hooggespecialiseerde eindprodukten, waarvan echter de specialisatie in verschillende richtingen plaats vond. Het recente menselijke molaartype is klein, kleiner dan bij zijn bekende voorgangers zoals bijv. *Sinanthropus pekinensis*, *Pithecanthropus*

¹⁾ Het woord „element” betekent in de paleontologie meestal knobbel, zulks in tegenstelling tot de tandheelkunde waar men er een tand of kies mee bedoelt.

erectus, *Meganthropus*, de *Heidelberg Mens* en vooral *Gigantopithecus* (9). Het gebit van de mens wordt nog steeds gereduceerd; een gevolg van de verschuiving van het functionele evenwicht tussen hersenschedel en aangezichtsschedel.

De molaren zelf zowel als de knobbels zijn afgerond en laag: omnivoor.

Bij het paard vond een sterke volumevermeerdering plaats van Eoceen tot recent, naast een magnifieke specialisatie in herbivore richting. Het zelfde kan gezegd worden van de olifantachtigen, alleen heeft het cingulum hier een veel groter aandeel gehad in beide processen, zodat een geheel ander beeld ontstond.

Toch hebben alle drie, mens, zowel als paard en olifant, een trituberculaire stadium doorlopen, hoe ongeloofwaardig dit ook moge schijnen, en thans zal worden nagegaan langs welke wegen de specialisatie in de diverse richtingen heeft plaats gevonden.

IV. Het menselijke molaarpatroon

Het menselijk molaarpatroon heeft zich, evenals dat van alle zoogdieren, uit een trituberculaire stadium ontwikkeld. De figuren 3 en 4 tonen duidelijk aan, dat voor de overgang van het trituberculaire naar het vierknobbelige type in de bovenkaak slechts het uitgroeien van de talon met de hypoconus nodig was, met eventuele reductie van andere, reeds ontstane knobbels (protoconulus, metaconulus).

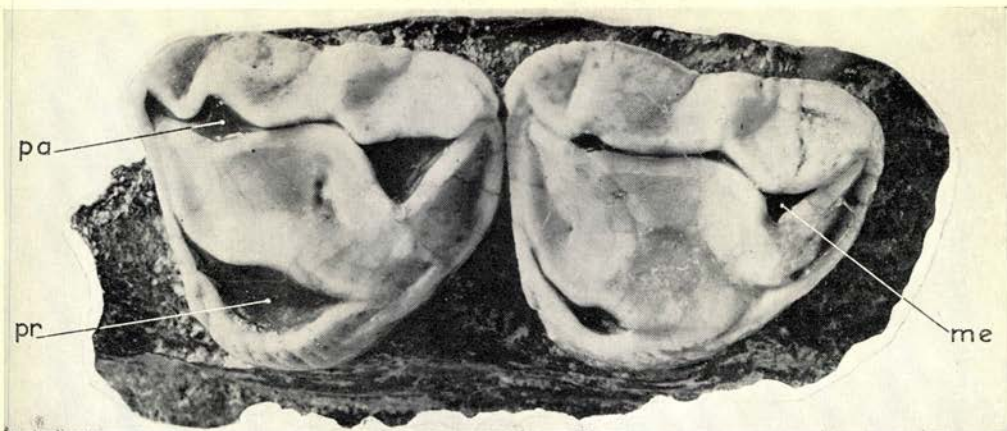
Er zijn evenwel geen directe voorgangers van de mens bekend, die een overgang vormen tot dit trituberculaire stadium, maar op grond van de kennis die er bestaat omtrent de fylogenie van de hypoconus bij verschillende diervormen, neemt men toch aan dat de bovenmolaar zich door ontwikkeling van de hypoconus op de talon uit het trituberculaire stadium als quadrituberculaire manifesteerde.

De eerste trituberculaire bovenmolaar van fig. 4 behoort aan *Tarsius* toe, een tarsioide primate, waarvan het niet onmogelijk zou zijn, dat één of andere fossiele vorm in de menselijke stam zou thuis horen, of vlak daarbij staan. *Tarsius*, niet groter dan een rat, is de meest primitieve levende primate, waarvan het gebit dicht bij het oorspronkelijke type staat.

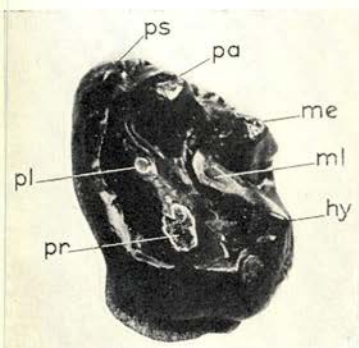
In de onderkaak van de mens is bij de molaren uit de trigonid + basale band een vijfknobbelig patroon ontstaan doordat zich drie knobbels op de talonid ontwikkelden en de paraconid onder invloed van de opkomst van de hypoconus gereduceerd werd en tenslotte geheel verdween, zoals dit bij verschillende fossiele vondsten van diverse soorten zo mooi kan worden gevolgd ¹⁾.

Over de relatie van de verschillende knobbels van de menselijke

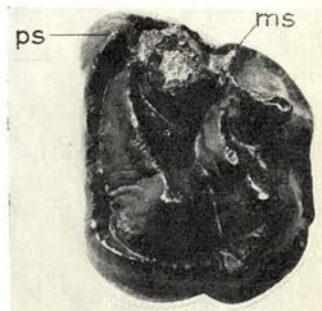
¹⁾ *Apidium phiomensis* vertegenwoordigt waarschijnlijk een primitief stadium in de lijn der catarrhine apen, uit het Onder Oligoceen van Egypte. Hiervan is een fragment van de onderkaak bekend, en deze vertoont aan M_1 nog een kleine gereduceerde paraconid, welke aan de M_2 en M_3 geheel ontbreekt.



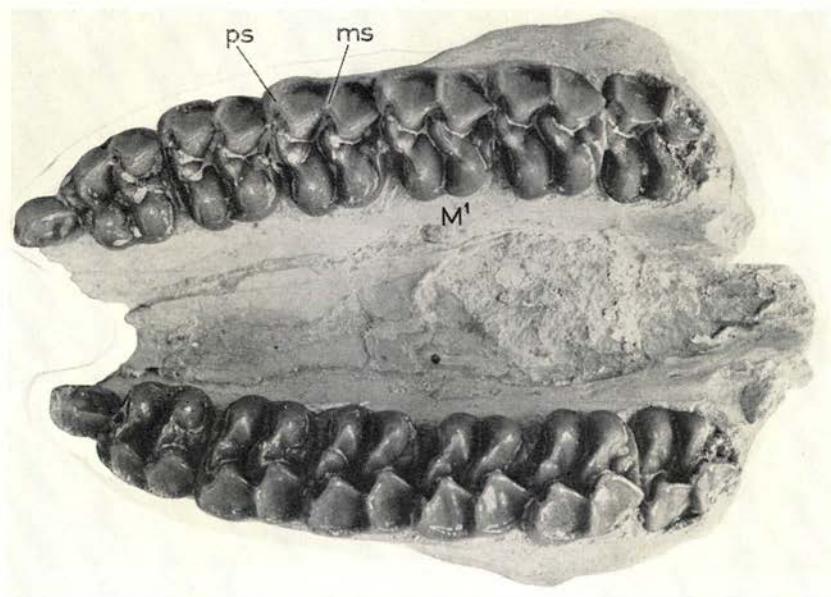
Pl. I, afb. 1; *Megaladapis edwardsi* (Madagascar).
Bovenkaak



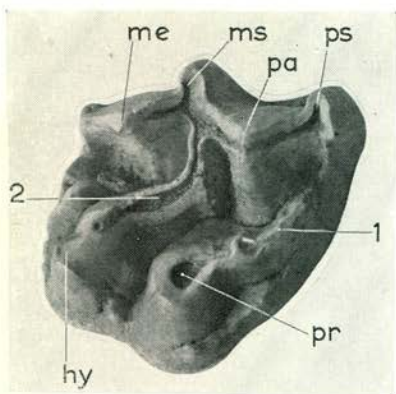
← Pl. I, afb. 2: *Eohippus*.
Linker bovenmolaar.
Werkelijke lengte
7.8 mm.



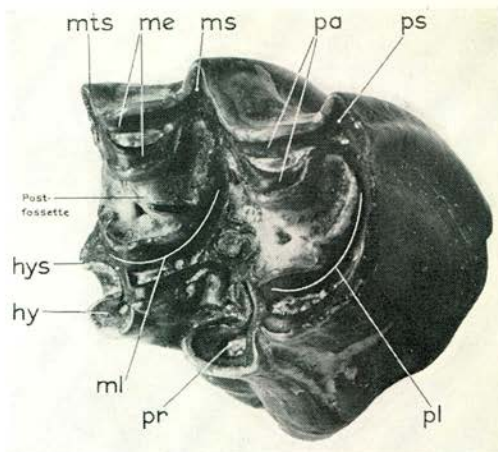
Pl. I, afb. 3: *Orohippus*. →
Linker bovenmolaar.
Werkelijke lengte
9.1 mm.



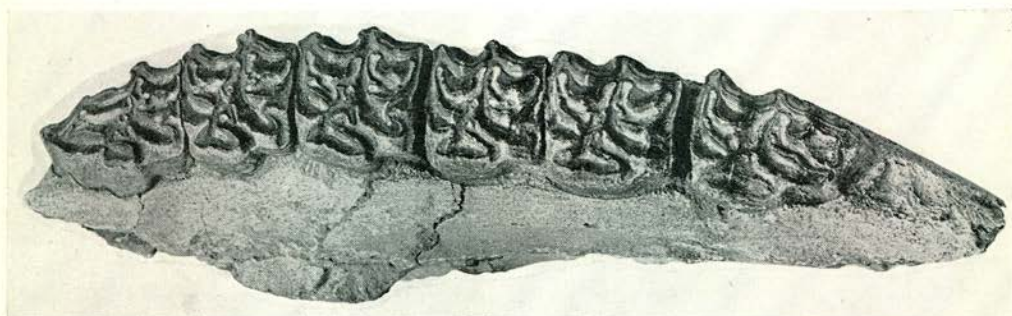
Pl. I, afb. 4: *Mesohippus*. Bovenkaak



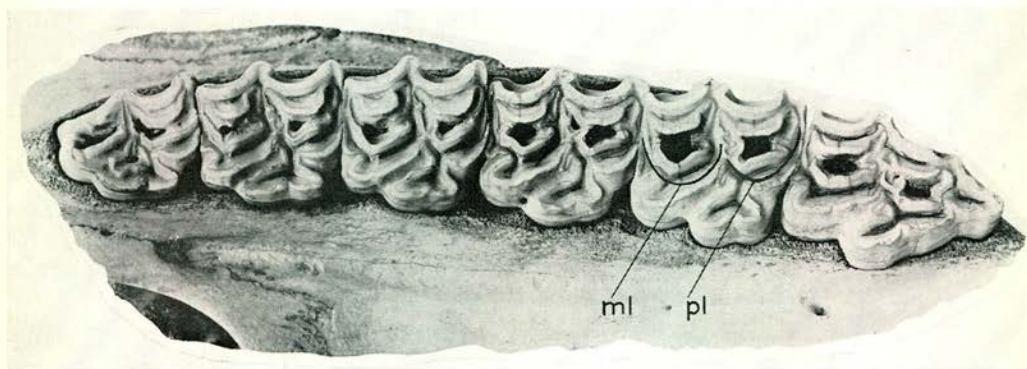
Pl. II, afb. 1: Anchitherium. Rechter bovenmolaar. Werkelijke lengte 14.3 mm.



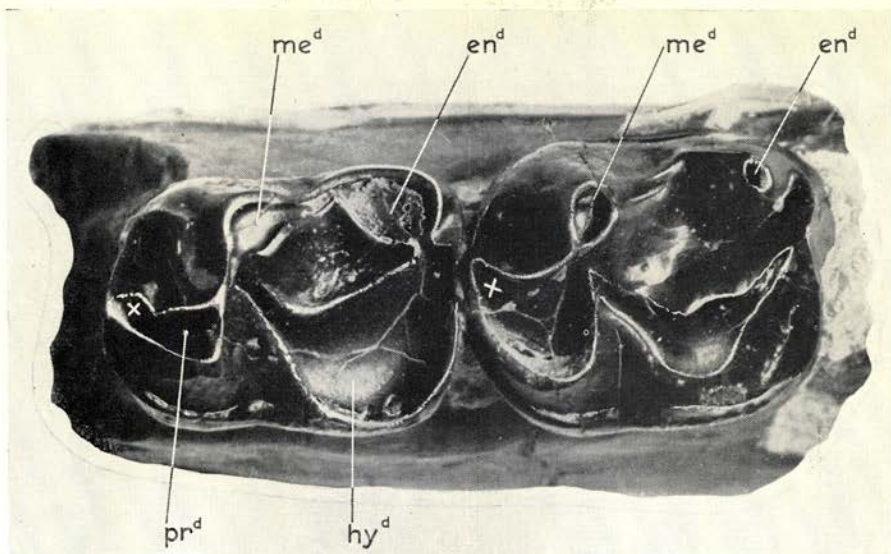
Pl. II, afb. 2: Merychippus. Rechter bovenmolaar. Lengte 21 mm.



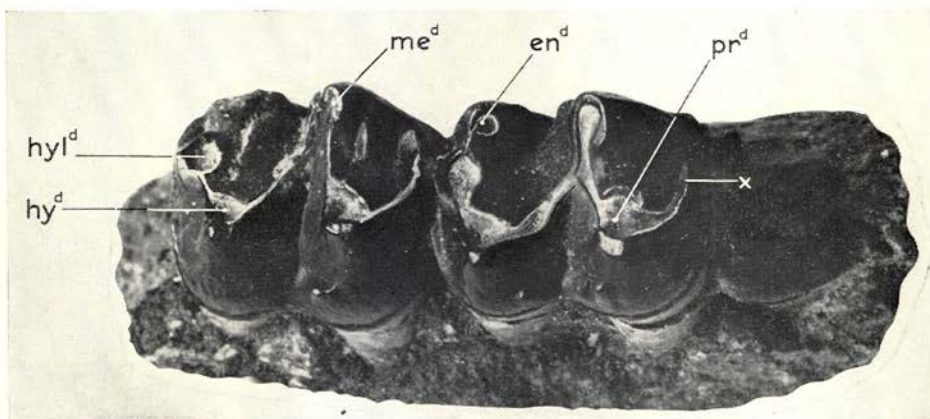
Pl. II, afb. 3: Equus, pleistocéen. Werkelijke lengte der molaren 33 mm. (M_1).



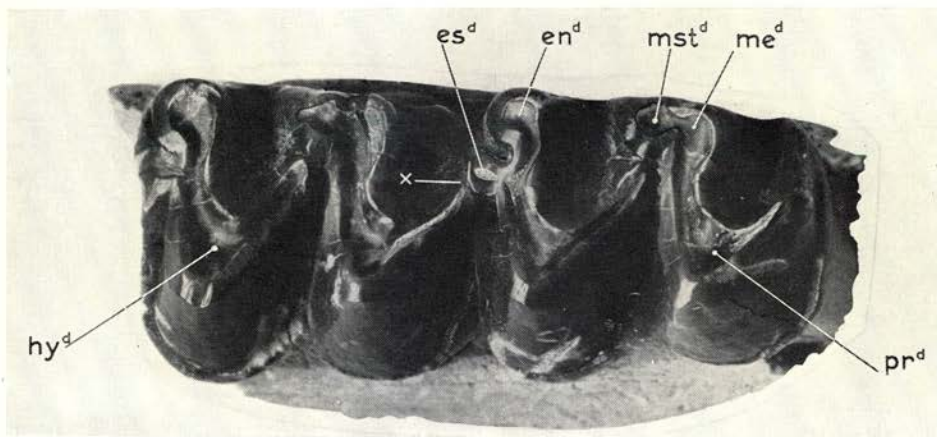
Pl. II, afb. 4: Equus, recent. Rechter boven premolaar-molaarreeks. Werkelijke lengte der molaren 23 mm. (M_1)



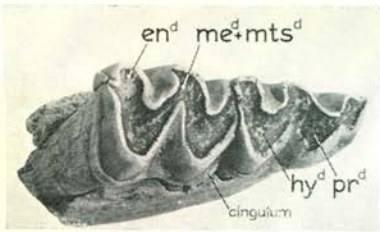
Pl. III, afb. 1: Eohippus. Fragment van een linker onderkaak. Werkelijke lengte der molaren 7.1 mm.



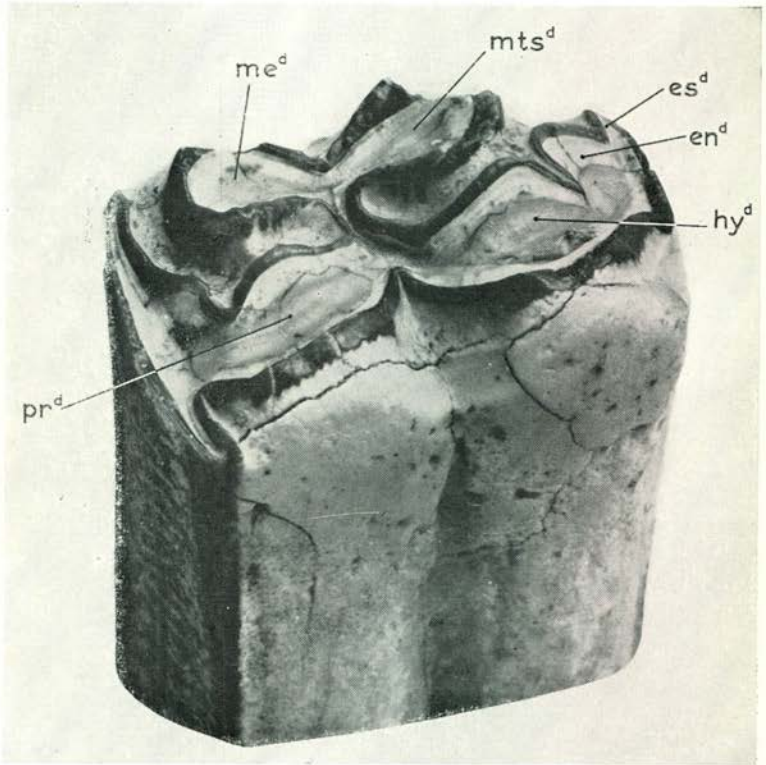
Pl. III, afb. 2: Orohippus. Fragment van een rechter onderkaak. Werkelijke lengte der molaren 7 mm.



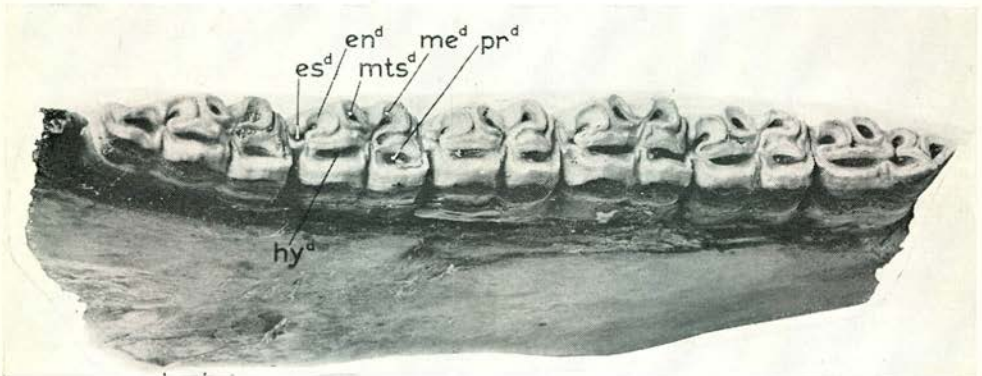
Pl. III, afb. 3: Mesohippus. Fragment van een rechter onderkaak. Werkelijke lengte der molaren 13.5 mm.



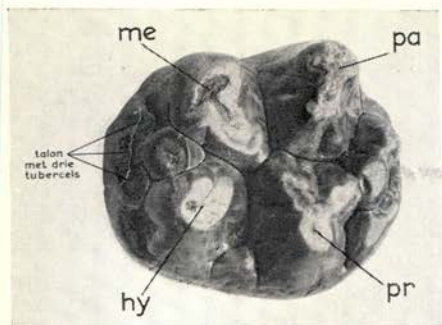
Pl. IV, afb. 1: Anchitherium. Fragment van een rechter onderkaak. Werkelijke lengte der molaren 16.8 mm.



Pl. IV, afb. 2: Nannipus. Linker ondermolaar. Werkelijke lengte 17.9 mm.

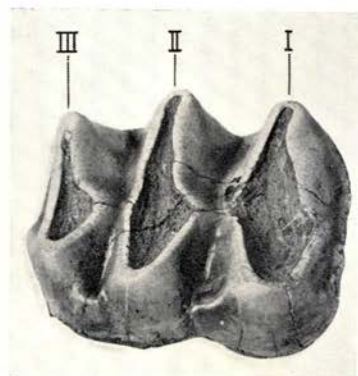
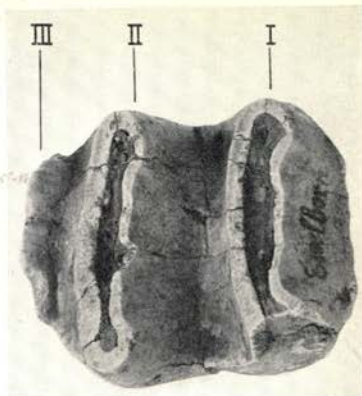


Pl. IV, afb. 3: Equus, recent. Rechter onder premolaar-molaarreeks. Werkelijke lengte der molaren 30.6 mm (M_1)

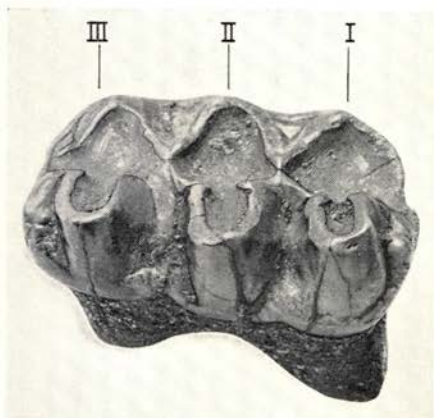


Pl. V, afb. 1: Rechterboven P_4 van Mastodon. Werkelijke lengte 5,5 cm.

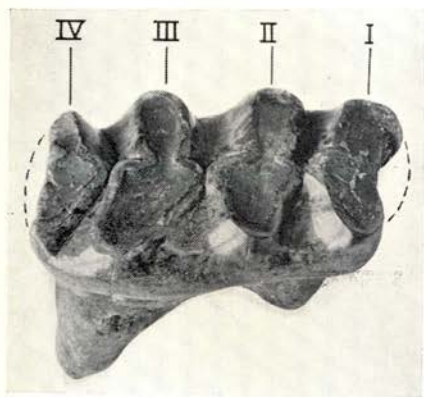
Pl. V, afb. 2: Tweede bovenmolaar van Dinotherium. Werkelijke lengte 8 cm.



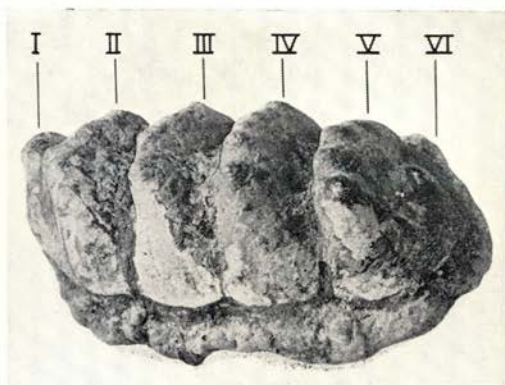
Pl. V, afb. 3: Eerste ondermolaar van Dinotherium. Werkelijke lengte 8 cm.



Pl. V, afb. 4: Mastodontenmolaar. Trilofodont. Werkelijke lengte ruim 9 cm.



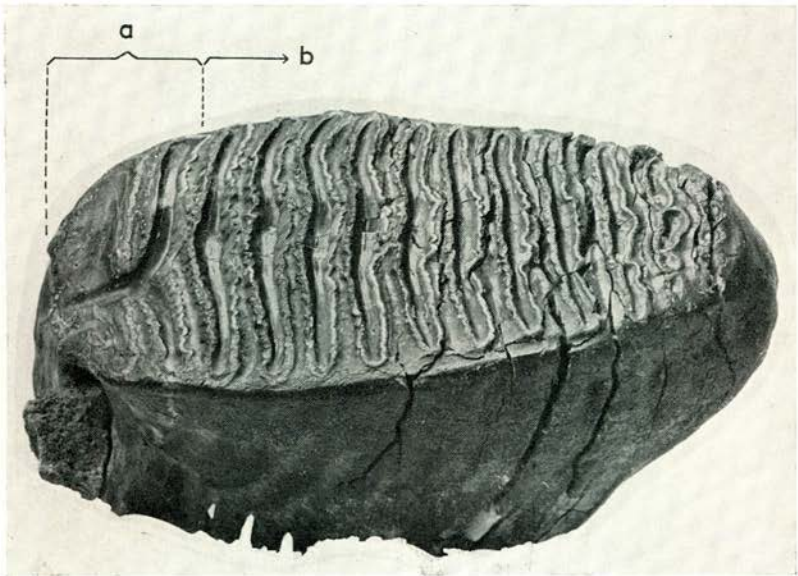
Pl. V, afb. 5: Mastodontenmolaar. Tetralofodont. Werkelijke lengte 8 cm.



Pl. V, Afb. 6: Bovenmolaar van Stegodon. Werkelijke lengte 12,5 cm.



Pl. VI, afb. 1: Bovenmolaar van Stegodon. Werkelijke lengte 17.5 cm.



Pl. VI, afb. 2: Bovenmolaar van Mammoet. Werkelijke lengte 16.5 cm.

boven- en benedenmolaren t.o.v. de differentiatietheorie licht ons verder figuur 5 nog in.

V. Het Paard. (*Equus*)

A. de bovenkaaksmolaren

Het oudste paard uit het Onder Eoceen van Noord-Amerika, ontstaan uit de grote groep der Portungulata, behield de oorspronkelijke placentalia tandformule :

$$\frac{3^{143}}{3^{143}}$$

Het gebit was aan een insectivoor-omnivore voeding aangepast. Dit oudste lid van de familie is *Eohippus*, een zeer klein type met een schofthoogte van slechts 20—45 cm.

Terwille van een overzichtelijk geheel zal eerst de ontwikkeling van de bovenmolaren, daarna die van de benedenmolaren besproken worden.

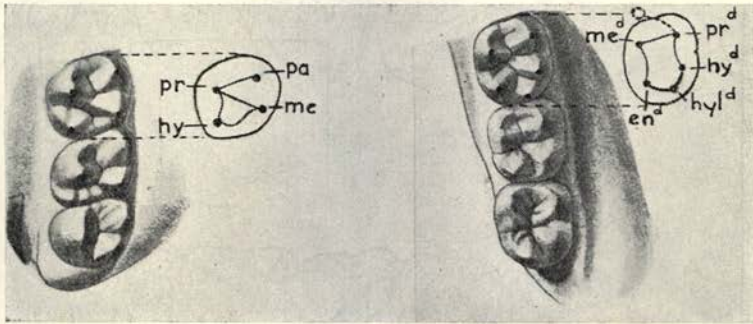


Fig. 5: Recente mens. Afdeling der verschillende elementen.
Gedeeltelijk volgens R ö s e

Zoals de geschematiseerde onderste afbeelding (A) van fig. 6 laat zien hebben de boven premolaren van *Eohippus* nog een trituberculair patroon zonder hypoconus. Bij de molaren kan men echter van een quadri-tuberculaire configuratie spreken door de aanwezigheid van een duidelijke vierde knobbel.

Opvallend is de overeenkomst met de huidige menselijke bovenmolaar. In latere stadia wordt deze gelijkenis steeds minder door lofodonte en hypsodonte specialisatie zoals aanstonds blijken zal. In feite is het enige verschil met de recente menselijke bovenmolaar het voorkomen van de twee extra knobbels in de trigon: de protoconulus en de metaconulus, welke het duidelijkst te zien zijn aan de derde molaar vanwege de nog geringe abrasie in het genomen voorbeeld. Deze proto- en metaconulus hebben ieder reeds een kleine crista, naar mesio-buccaal verlopend en liggend tussen de twee hoofd binnen- en buitenknobbels. Plaat I, afbeelding 2 geeft een originele linker bovenmolaar weer. De vier hoofdknobbels zijn duidelijk te onderscheiden, terwijl de er tussen

gelegen proto- en metaconulus (de laatste met sterke abrasie), eveneens aanwezig zijn, en de kleine, naar mesio-buccaal verlopende, cristae goed doen uitkomen. Het cingulum heeft mesio-buccaal van de paraconus een parastyle gevormd. Een indruk van de werkelijke grootte geven de maten van lengte en breedte, welke 7.8, resp. 9.7 mm bedragen.

Bij *Orohippus* (fig. 6 B), een iets grotere vorm, ook uit het Eoceen, maar jonger dan *Eohippus* waaruit hij zich ontwikkelde, zijn de elementen al iets robuuster. Proto- en metaconulus hebben zich al meer kamvormig geformeerd. De para- en metaconus zijn ook iets groter (paraconus gefractureerd) en bevatten tendenties in U-vormige richting door het ontwikkelen van lijsten die mesiaal- en distaalwaarts van de top van de conus verlopen. Plaat I, afbeelding 3 toont een originele

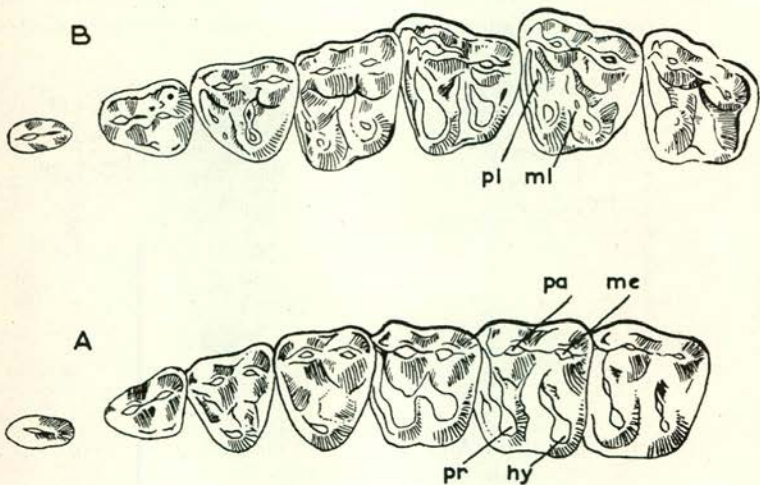


Fig. 6: Linker boven premlaar-molaarreeks van A: *Eohippus* en B: *Orohippus*. Volgens Gregory

linker bovenmolaar. Lengte 9.1 mm, breedte 10.1 mm. Prachtig is het cingulum te volgen langs de mesiale en palatinale basis, abrupt eindigend mesiaal van de hypoconus die er immers in opgenomen moet zijn om geen pseudo te zijn.

Het cingulum heeft hier een grotere parastyle gevormd en tussen paraconus en metaconus een begin van een mesostyle (ms).

Het doel van al deze tendenties van de ontwikkeling van conuli en styli wordt al duidelijker bij het beschouwen van de fraai geconserveerde bovenkaak van *Mesohippus* (Pl. I, afb. 4), een opvolger van de twee zo juist besproken vormen, die geleefd heeft in het Oligoceen. De door protoconulus en metaconulus gevormde lijsten zijn nu sterk ontwikkeld. Aan de buccale rand van het occlusale vlak zijn duidelijk twee V-vormige cristae ontstaan, gevormd door — van mesiaal naar distaal — de para-

style, paraconus, mesostyle, en metaconus, onderling verbonden door de reeds in Orohippus aangelegde en hier veel sterker ontwikkelde lijsten mesiaal en distaal van de top van de para- en metaconus uitgaand. Door deze buccale kam-knobbel configuratie en door de van proto- en metaconulus op het midden van het occlusale vlak verlopende kammen, wordt het karakter van het gebit sterk in lofodonte richting beïnvloed.

Anchitherium uit het Mioceen staat eigenlijk niet direct in de rechte lijn van Orohippus naar modern paard, maar op een zijtak. Voor het aantonen van een verdere herbivore specialisatie doet dit evenwel niet veel terzake. De afgebeelde rechter bovenmolaar toont deze namelijk zeer fraai (Pl. II, afb. 1). Behalve de toename in grootte (lengte 14.3 mm, breedte 16.2 mm) valt vooral de sterkere ontwikkeling van de twee oblique kammen op (1 en 2), waarvan de achterste, dus die gevormd door de metaconulus, door de sterkere abrasie in de afbeelding het duidelijkst naar voren komt.

Deze kammen hebben geen enkele relatie ten opzichte van de in de bovenmolaren van het menselijke gebit voorkomende crista obliqua, welke het distale been is van de oorspronkelijke trigon, en juist verloopt in een richting bijna loodrecht op die van de crista gevormd door de metaconulus en eveneens die van de protoconulus der besproken hoefdieren.

Bij de oudste *Anchitherium*-vertegenwoordigers uit het Onder Mioceen van Europa vindt men kleinere molaren dan bij latere vormen (tot Onder Pliocene). Het patroon evolueert hier wel in grootte, maar niet in morfologisch opzicht. De wet van Cope wordt dus alleen toegepast voor toename in grootte, en niet voor een sterkere specialisatie van knobbels, kammen of lijsten. We zullen later zien, dat dit bij een groep der Proboscidea ook het geval is.

De herbivore specialisatie gaat echter verder in *Merychippus*, een volgende, jongere vorm uit het Mioceen (Pl. II, afb. 2). Dit paard was al 90—100 cm hoog en de bovenmolaren meten dienovereenkomstig in lengterichting 21 mm, in breedterichting 23 mm. Voor het eerst springt een duidelijke overeenkomst met de molaren van het moderne paard in het oog. Toch is het verband met en de afleiding van *Mesohippus* hier nog goed aantoonbaar: de twee oblique kammen welke uit proto- en metaconulus ontstaan waren en in mesio-buccale richting verlieden, hebben zich ontwikkeld tot formidabele, enigszins halvemaanvormige configuraties met gekartelde grenzen. Ze omvatten iets lager gelegen dentine partijen, de medi- en postfossette, in de angelsaksische literatuur wel met „cement lakes” aangeduid (anterior and posterior lake). Van onbetekenende conuli in Eo- en Orohippus, waar ze bijna verloren gingen in het totale beeld van het nog zo sterk op menselijke molaarpatronen gelijkende occlusale aspect, zijn ze geworden tot dominerende partijen die het grootste gedeelte van het occlusale vlak in beslag nemen. Het bunodont patroon is radicaal gewijzigd, en heeft plaats gemaakt voor een lofodont. Naast een para- en metastyle is nu ook duidelijk distaal van de metaconus een metastyle aanwezig, en achter de hypoconus een hypostyle.

Al deze accessoirische knobbels van het cingulum geven aanleiding tot het vormen van nieuwe kammen en groeven, zodat aan een herbivore voeding steeds meer tegemoet gekomen wordt.

Vergelijken we nu dit patroon met dat van het paard uit het Pleistoceen (ijstijd) — zie pl. II, afb. 3 — waarbij dus een periode wordt overgeslagen, dan blijken verdere veranderingen slechts van ondergeschikt belang. Wel is er nog een sterke toename in grootte (lengte zowel als breedte der kronen bedragen nu ongeveer 33 mm), maar behalve de verdere uitbreiding van het protoconide aspect en de plaatswijziging van de hypoconus-kammen is de architectuur van de Meryc-hippismolaar bijna als zodanig in het paard van de ijstijd terug te vinden. Zien we nog even naar pl. II, afb. 4, dan is terstond duidelijk, dat ook hier essentiële wijzigingen niet meer hebben plaats gevonden.

B. de onderkaaksmolaren

Van *Eohippus* (pl. III, afb. 1) staat ons slechts een linker onderkaaksfragment ter beschikking met twee sterk afgesleten molaren, zodat van de — hoofdzakelijk buccale — knobbels de gehele bases zich aftekenen.

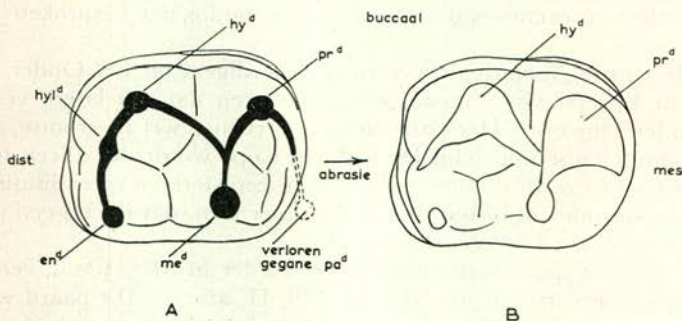


Fig. 7: *Eohippus*. A: Linker ondermolaar schematisch
B: Idem n.a.v. Plaat III, afb. 1, laatste molaar

Toch is het oorspronkelijke patroon van de trigonid en de distaal daaraan verbonden talonid niet te miskennen. Vooral aan de achterste molaar is de V-vorm van de trigonid nog duidelijk te onderscheiden, ofschoon het voorste been ervan verkort is (X). Dit loopt mesiaal a.h.w. uit het occlusale vlak, ten teken, dat de paraconid verdwenen is. Dit is geheel in overeenstemming met de bovenmolaren, waar immers al een hypoconus aangetroffen werd. Van de talonid zijn de drie hoofdknobbels eveneens nog terug te vinden.

Fig. 7 toont een en ander nog schematisch ter verduidelijking. Van *Orohippus*, dus de iets jongere vorm, eveneens uit het Eoceen, staat ons een soortgelijk kaakfragment ter beschikking, alleen M_2 en M_1 zijn aanwezig (pl. III, afb. 2). Door de voor demonstratie juist gunstige graad van abrasie komen trigonid en talonid, vooral bij M_2 zeer duidelijke

lijk tot uitdrukking. Bijzonder fraai en overtuigend komt de amputatie van het mesiale trigonid heen naar voren (X).

Ook is het verschil in hoogte tussen trigonid en talonid op de foto wel bewaard gebleven. Door de sterke mate van abrasie kwam dit bij Eohippus niet tot uitdrukking. Hoe primitiever de subfamilie of zelfs wel de leden ervan, hoe groter het verschil tussen trigonid- en talonid-hoogte. ¹⁾

Ook van *Mesohippus* (pl. III, afb. 3) zijn ons slechts twee onderkaaks-elementen bekend. Ze zijn al veel groter dan die van hun voorgangers en hebben een lengte van ongeveer 13 mm, welke bij Eo- zowel als Orohippus ongeveer 7 mm bedraagt. Een plotseling sterke vergroting dus, welke een uitdrukking is van de hogere specialisatie. Andere gevolgen daarvan zijn de verhoging en versterking van de kamvorming, het optreden van een metastylid (mts^d), distaal van en vervloeiend met de metaconid, en het begin van een entostylid (es^d).

Van *Anchitherium*, waarvan ook weer slechts een gedeelte van de onderkaak voor ons ligt, zijn het waarschijnlijk de P₂ en P₃ die afgebeeld zijn (Pl. IV, afb. 1). Dit maakt voor een vergelijking geen verschil, daar premolaren en molaren al bij *Mesohippus* praktisch gelijk in grootte en morfologie zijn. (pl. I, afb. 4). Tengevolge van de sterke abrasie in ons voorbeeld kan hier niet zo op details ingegaan worden. Het distale element toont hier duidelijk dat de paraconid verloren gegaan is; het voorste been van de trigonid wordt abrupt afgebroken voor zijn eindontwikkeling in mesio-linguale richting. Prachtig komt op deze afbeelding het buccale en distale cingulum tot uitdrukking. De elementen vertonen nog steeds dezelfde bouw als bij de bovenbeschreven voorouders.

Heel anders is dit bij *Nannipus* een Pliocene vorm (Pl. IV, afb. 2), welke niet alleen een veel hogere kroon heeft, maar ook een veel meer complex occlusaal patroon vertoont.

De hoogte der kroon is aanmerkelijk. Het hypsodonte karakter der recente paardemolaren komt hier al volledig tot zijn recht. In het Onder Pliocene namelijk, vond bij de paarden, runderen en vooral antilopen deze specialisatie plaats, als gevolg van de alpine plooiing en de daarmee gepaard gaande klimaatveranderingen, waardoor een groot deel van de bossen verdween.

¹⁾ Van de hand van S e n y ü r e k (17) verscheen in 1951 een publikatie n.a.v. een onderzoek betr. het egalisatieproces van de hoogten van talonid en trigonid. De talonid is een jonger produkt dan de trigonid, en bij oudere of primitievere vormen dus minder ontwikkeld dan bij jongere of hoger gespecialiseerde. S e n y ü r e k werkt met een index voor de buccale en linguale trigonid-talonid hoogterelatie: $\frac{\text{talonid hoogte}}{\text{trigonid hoogte}} \times 100$. De index drukt de hoogte van de talonid dus uit als een percentage van de hoogte van de trigonid. Bij halfapen bijv. is dit voor M₁ buccaal 70—90. De echte apen kenmerken zich door hogere waarden. Gorilla, orang en chimpansee zelfs ongeveer 95. De mens (recent) gemiddeld 97.

Hierdoor werd het paard van bladeter graseter, en moesten premolaren en molaren steviger in de kaak komen te staan. De kronen werden hiertoe sterk verhoogd en bleven voor een groot deel door kaakbot omvat, waardoor een grotere weerstand aan de horizontale componenten van de kauwkracht kon worden geboden.

Op de foto is een gedeelte van de aanzienlijke hoogte der kroon zichtbaar. In vergelijking tot de lengte en breedte van de kroon bedraagt de hoogte veel meer dan bij de hiervoor beschreven oudere vormen:

TABEL I

Soort	kroonbreedte	kroonlengte	kroonhoogte ¹⁾
Eohippus	5.7 mm	7.1 mm	4.1 mm
Orohippus	5.8	7.-	5.1
Mesohippus	11.6	13.5	7.7
Anchitherium	13.-	16.8	8.8 ²⁾
Nannipus	11.5	17.9	31.-
Aluv. Paard	16.5	30.6	68.8

1) Linguaal gemeten ter hoogte van de metaconid.

2) Abrasie geschat.

Of in verhoudingsgetallen t.o.v. de individuele kroonbreedtes:

TABEL II

Soort	kroonbreedte	kroonlengte	kroonhoogte
Eohippus	1	1.25	0.72
Orohippus	1	1.21	0.88
Mesohippus	1	1.16	0.66
Anchitherium	1	1.29	0.68
Nannipus	1	1.56	2.80
Aluv. Paard	1	1.85	4.17

Uit de tweede tabel blijkt tevens dat de jongste vormen een langere maar vooral hogere kroon krijgen. Van Anchitherium tot Nannipus lijkt een grote stap, wanneer men de afb. 1 en 2 van plaat IV oppervlakkig beschouwt. In werkelijkheid is het occlusale patroon slechts wat gewijzigd, waarbij tevens een sterker ontwikkeld metastylid en een beginnend entostylid zijn opgenomen. Om zulks nog te illustreren geeft fig. 8 van beide kauwvlakken schematisch een onderling verband weer. De pijlen geven de richting aan in welke migratie plaats vond. Uit een vergelijking der beide schemata blijkt welke veranderingen hebben plaats gehad. Het occlusale vlak is in lengterichting vergroot en in breedterichting zelfs iets verkleind (tabel I). De omtrek is rechthoekiger geworden. In overeenstemming daarmee hebben zich de lijsten der verschillende knobbels getransformeerd.

De metastylid is een belangrijke plaats gaan innemen. Dit is een mooi voorbeeld omtrent de sterk functionele rol die een accessorische knobbel van het cingulum kan gaan spelen in het gehele occlusale verband. De metastylid is hier morfologisch en functioneel gelijkwaardig aan de metaconid geworden, welke laatste door plooiing van de glazuurmantel zelf eveneens een belangrijke vergroting van de oppervlakte heeft ondergaan.

Volledigheidshalve moge nu nog naar pl. IV, afb. 3 worden verwezen, het recente onder molaarpatroon van het paard. Hoewel hier een Amerikaans voorbeeld (*Nannipus*) met een Europees (recent paard) wordt vergeleken, mag toch wel geconstateerd worden, dat bij de laatste de oppervlakte aanmerkelijk groter is (recente lengte M_1 : 29 mm, breedte: 20 mm). Behalve de verdere ontwikkeling van de entoconid en entostylid hebben geen ingrijpende veranderingen meer plaats gevonden.

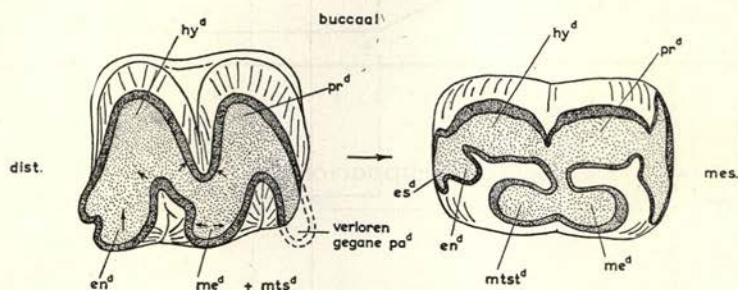


Fig. 8: Vergelijking benedenmolaarpatroon van *Anchitherium* met *Nannipus*

Tenslotte geeft fig. 9 een overzicht van de samenhang der vermelde voorgangers van het paard en zijn recente vertegenwoordigers.

VI. *Proboscidea* ¹⁾

De olifanten behoren tot de *Proboscidea*, waarvan alle molaren van een vierknobbelig type zijn afgeleid, zowel boven als onder. Dit tetra-bunodonte type wordt nog gevonden in *Moeritherium*, de oudste tak der slurfdieren uit het Boven Eoceen van Egypte, in het Oligoceen ter plaatse uitgestorven.

Zoals fig. 10 toont, bestaan de *Proboscidea* uit vier superfamilies: *Moeritherioidea*, *Dinotherioidea*, *Mastodontoidea* en *Elephantoidea*.

Zij liggen niet in een rechte lijn, doch heeft wel elke volgende groep in een jongere tijd zijn zwaartepunt gehad.

Helaas staat ons geen materiaal van *Moeritherium* ter beschikking. Als voorbeeld van dit stadium kan evenwel een rechter boven premolaar van *Mastodon* dienen (Pl. V, afb. 1).

¹⁾ De *Proboscidea* of slurfdieren zijn een suborde van de grote orde der *Ungulata* (hoefdieren) en bevatten de olifantachtigen en hun verwanten en voorgangers.

Mastodon — als latere vorm — heeft een veel hoger ontwikkeld gebit dan Moeritherium zoals hieronder blijken zal. Premolaren zijn in het algemeen meestal primitiever dan molaren, en zo komt het, dat het molaar-

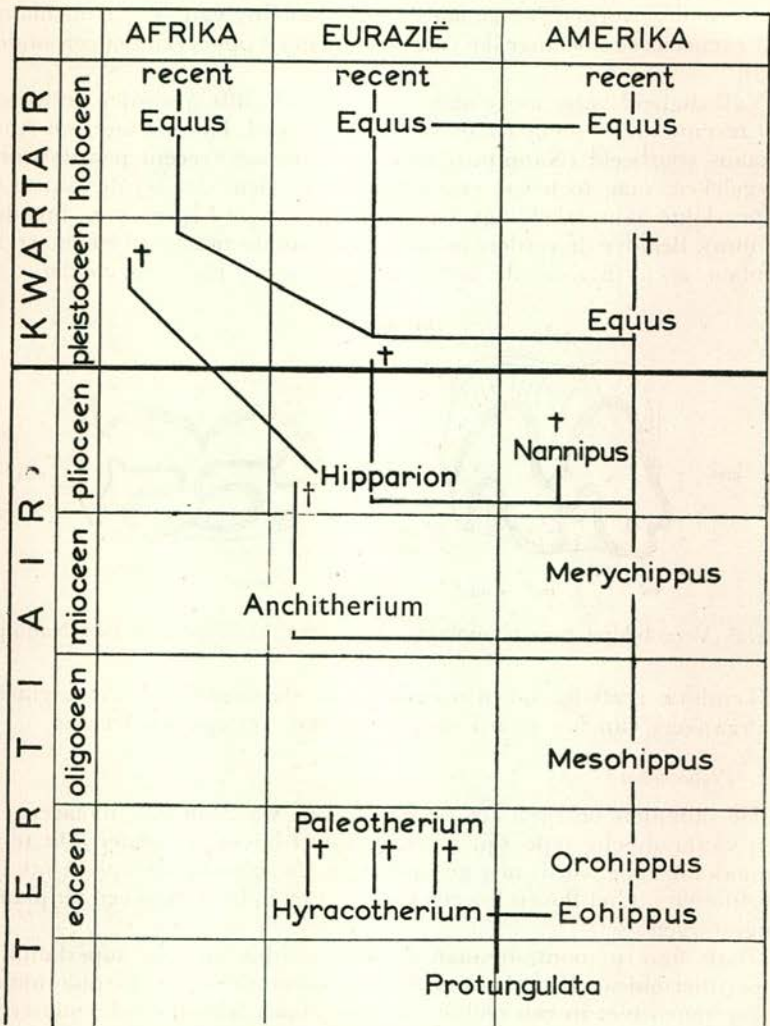


Fig. 9: De afstammingsgeschiedenis van het paard, (vereenvoudigd). Volgens von Koenigswald

stadium van Moeritherium nog in principe teruggevonden wordt in de premolaren van Mastodon. De oorspronkelijke trigon is duidelijk waarneembaar, evenals de distaal ontwikkelde hypoconus. Maar zelfs deze premolaar vertoont geen zuiver quadrituberculaire beeld meer, gezien

de talon distaal waarop drie extra tubercels voorkomen, welke evenwel nog in een stadium van ontwikkeling zijn. Het gehele occlusale aspect doet weer, evenals dit het geval was bij de oudste vormen van het paard (Eo- en Orohippus), sterk aan het menselijke bovenmolaarpatroon

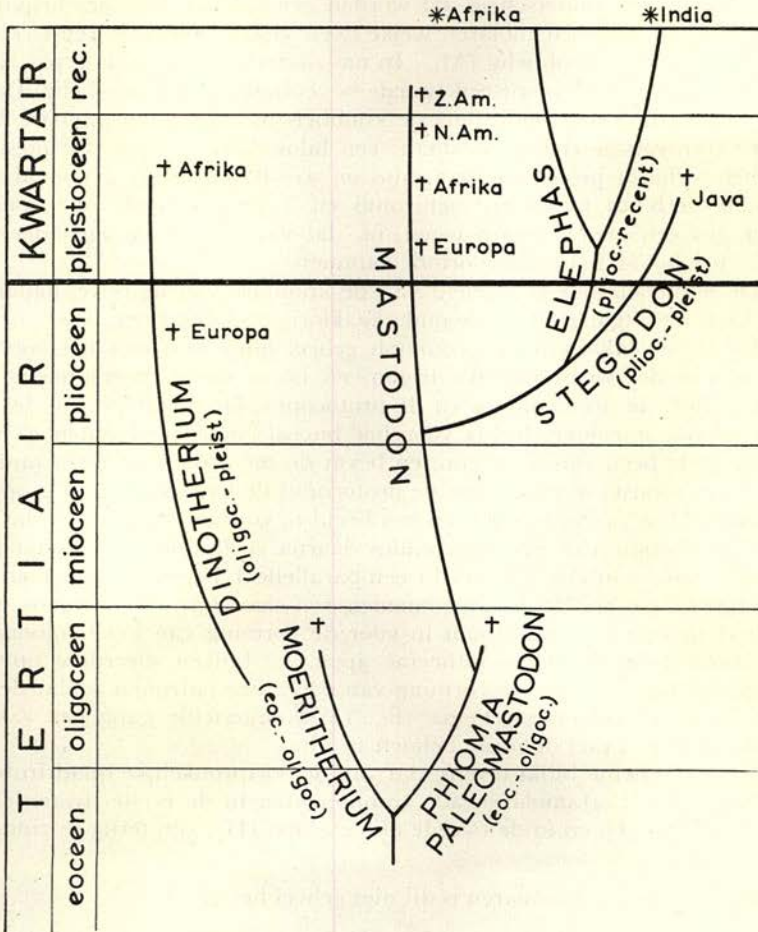


Fig. 10: De afstammingsgeschiedenis van de olifant, (vereenvoudigd). Volgens von Koenigswald

denken, afgezien dan van het mesiale en distale cingulum met extra randtubercels. Ook hier zullen we echter weer zien dat deze gelijkenis bij jongere, en meer in lofodonte richting gespecialiseerde vormen steeds geringer wordt, waarbij de omnivore knobbels door kammen en lijsten vervangen worden.

Bij de *Dinotherioidea*, de volgende, in het Pleistoceen uitgestorven en al aanmerkelijk hoger gespecialiseerde superfamilie, is dit al in zekere mate het geval.

Bij deze en volgende molaartypes zijn de verschillen tussen boven- en ondermolaren zo gering, en zelfs vaak zo moeilijk te herkennen, dat hiertussen geen onderscheid zal worden gemaakt in deze beschrijving.

Dinotherium bezat molaren welke deels vierknobbelig waren (M_2 en M_3), deels al zesknobbelig (M_1). In ons materiaal zijn beide types aanwezig; pl. V, afb. 2 toont een tweede bovenmolaar, vierknobbelig. Door een verbinding der beide buccale knobbels met de beide linguale zijn twee transversale richels ontstaan: een bilofodont patroon. De mesiale richel verbindt proto- en paraconus en wordt protoloph genoemd, de distale verbindt hypo- en metaconus en is de metaloph. We komen hier dus een nieuw begrip tegen, nl. dat van de benamingen der uit primaire hoofdknobbels gevormde kammen.

De nomenclatuur is afgeleid van de knobbels van de bovenmolaren en heeft de uitgang -id bij de onderkaakformaties gekregen.

In de bovenkaak is de protoloph geheel homoloog met het voorste been van de oorspronkelijke trigon, en bevat dienovereenkomstig de paraconus, de protoconulus en de protoconus. De metaloph, de distale dwarskam, is echter slechts voor het buccale gedeelte homoloog met het distale been van de trigon, en bevat de metaconus en metaconulus hiervan, waarna in plaats van de protoconus de hypoconus erin is opgenomen. Men kan zich, om zich een beeld te vormen, voorstellen dat de knik ter hoogte van de metaconulus daarna geëlimineerd is, zodat het patroon dus van een V-vorm in een parallelle I I-vorm overgegaan is. Schwalbe en Remane nemen een dergelijk — overigens niet geheel hetzelfde — standpunt in voor de vorming van het bilofodonte molaarpatroon der Cercopithecine apen. Er blijken meerdere opvattingen te bestaan over de vorming van dergelijke patronen, zodat de in het hiernaast volgende schema (fig. 11) voorgestelde gang van zaken strikt genomen niet de juiste behoefte te zijn.

Uit het schema blijkt tevens, dat van de oorspronkelijke quadrituberculaire bovenkaaksmolaren alle componenten in de eerste dwarsrichel of protoloph (I), en in de tweede of metaloph (II), zijn terug te vinden.

Bij de onderkaaksmolaren is dit niet geheel het geval:

1°. De paraconid is hier weer verdwenen onder invloed van de hypoconus. Dit is de gewone gang van zaken bij opkomst van deze vierde knobbel in de bovenkaak.

2°. De metaconid is door verschuiving in mesiale richting dientengevolge niet in de metalophid, doch in de protolophid terug te vinden.

3°. De metalophid bevat wel de hypoconid en entoconid van de talonid, zulks homoloog aan het voorkomen van de hypoconus — als produkt van de talon — in de metaloph, maar niet de hypoconulid. Deze laatste knobbel ligt distaal van de metalophid, op het hierachter liggende overige deel van het distale cingulum en is in principe het

begin van de vorming van een derde kam. Deze nog enigszins rudimentaire derde kam is in de onderkaak van *Dinotherium* in de M_1 het duidelijkst (Pl. V, afb. 3).

De *Dinotherioidea* leefden behalve in het Mio- en Pliocene ook in het Pleistoceen nog, waarin ze uitstierven. Een periode dus van een 20.000.000 jaren. Evenals we dit bij *Anchitherium* gezien hebben treedt ook hier het

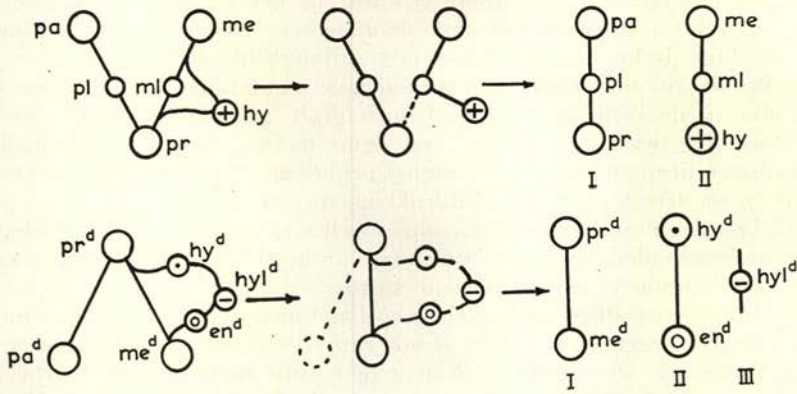


Fig. 11: Afeiding van het *Dinotherium* molaarpatroon

verschijnsel op, dat de molaren in deze lange periode morfologisch niet evolueren. Ze nemen slechts nog in volume toe, maar hebben wat hun voorkomen betreft een eindstadium bereikt.

Behalve deze kennen we een tweede tendentie bij de *Proboscidea*, nl. die waarin het cingulum doorwerkt, en de kies vooral in horizontale richting uitgroeit door het vormen van nieuwe dwarskammen.

Dit is het geval bij de derde en meest aan de groep der echte olifanten verwante superfamilie: de *Mastodontoidea*. Ze waren veel sterker verbreid, en de meeste subfamilies leefden in het Pliocene, waarin ze ook uitstierven.

Mastodon zelf heeft het Pleistoceen overleefd en is pas daarna, in sub-recente tijden, uitgestorven.

Terwijl het zwaartepunt van de *Dinotherioidea* derhalve in het Mioceen ligt, valt dit voor de *Mastodontoidea* meer in het Pliocene. Ze zijn dan al zeer hoog gespecialiseerd en ook in de molaren komt het verschil met de *Dinotherioidea* tot uitdrukking.

Waar in *Dinotherium* de derde dwarskam (*Tritoloph*—id) nog niet een hoogte van ontwikkeling bereikt die gelijkwaardig is aan de daarvoor liggende kammen, is dit bij de *Mastodonten* reeds wel het geval. De in plaat V, afbeelding 4 weergegeven molaar heeft drie gelijkwaardige kammen, ja zelfs een rudimentaire aanleg van een vierde: het toekomstige *tetartoloph* is al zichtbaar. In afbeelding 5 van plaat V, ook nog een *mastodontoide* vorm is dit *tetartoloph* reeds in functie en vertoont een bijna even grote, door abrasie veroorzaakte, dentine kern gelijk

dit bij de mesiale kammen het geval is. Helaas is hier geen actief distaal resttalon te zien vanwege breuk. Ware dit niet het geval dan zou hier ongetwijfeld een aanduiding zijn van het pentaloph, de vijfde kam.

Wanneer we ons nu tenslotte tot de hoogst ontwikkelde groep der echte olifanten wenden, de vierde en laatste superfamilie der Proboscidea, dan blijkt dat hier de ontwikkeling van het molaarpatroon aansluit op de tot nu toe besproken reeks: Moeritherioidea — Dinotherioidea — Mastodontoidea. Door verdere evolutie, in het molaarpatroon hoofdzakelijk tot uitdrukking gekomen door sterkere activiteit van het distale cingulum, is het aantal cristae nog aanmerkelijk toegenomen.

Bij de in het Pliocéen voorkomende subfamilie der *Stegodonten*, welke in de ijstijd uitstierven komen grote aantallen kammen voor. Afbeelding 6 van pl. V is een nog kleine molaar, welke vier duidelijke kammen heeft en een aanleg van het pentaloph. Duidelijk komt hier ook de bijzondere formatie tot uitdrukking in de vorming van de cristae. Zij bestaan nl. uit rijen kleine conules welke aan het trito- en tetartoloph te onderscheiden zijn. De kammen zijn tevens dakvormig. De naam van deze subfamilie is hier uit afgeleid (stegos = dak).

Op de eerste afbeelding van plaat VI ziet men dat het aantal kammen tot negen toegenomen is. Het is nog een voorbeeld van een stegodonte bovenmolaar. De vorming van dergelijke grote molaren (ons voorbeeld heeft een mesiodistale lengte van 174 mm) heeft niet in zijn geheel plaats in de mondholte. Zij breken door met een roterende beweging, waardoor een circulaire weg afgelegd wordt, zodat eerst alleen de mesiale cristae aan de oppervlakte komen en een kauwfunctie hebben, terwijl meer distale partijen nog in de kaak liggen. Dit is mede mogelijk door de curvatuur van de kroon, welke ook in de afbeelding herkenbaar is. Wanneer men deze enorme specialisatie vergelijkt met de *mammoetmolaar* van de laatste afbeelding (pl. VI, afb. 2) dan blijkt hier in een zelfde grondslag te liggen, echter met een fijnere structuur en een zo mogelijk nog hogere specialisatie. Het verband met de molaren van het paard en van de mens is hoogstens te zoeken in de eerste twee cristae. Ten opzichte van de gehele kroonlengte beslaan deze slechts een klein onderdeel van enkele centimeters (a).

De gehele daarachterliggende partij (b) is het produkt van het distale cingulum, waaruit wel de enorme plasticiteit en potentie blijkt welke in dit deel van de primitieve tand sluimeren.

De lengte-afmetingen van de beschreven molaren zijn als volgt:

Dinotherium	I:	81 mm
„	II:	80 „
Mastodon	I:	93 „
„	II:	— (breuk)
Stegodon	I:	126 mm
„	II:	174 „
Mammoet	:	165 „

Deze maten zijn alleen bedoeld om een indruk te geven van de absolute lengte der beschreven exemplaren. Het betreft hier geen vergelijking

van elementen met dezelfde plaats in de kaak, zodat de getallen dus niet gehanteerd mogen worden als maatstaf voor de evolutie.

SAMENVATTING EN CONCLUSIES:

Elk molaarpatroon van elke diersoort is te herleiden tot een zelfde grondpatroon, waarbij gebruik gemaakt wordt van de differentiatietheorie van Cope en Osborn, welke zich, zeker na het trituberculaire stadium, als de enig juiste heeft bewezen. Ter illustratie van dit verband bij alle molaarpatronen viel de keus op enkele herbivore vertegenwoordigers en de omnivore mens; dit laatste om een uitgangspunt te hebben op het voor de algemeen praktizerend tandarts vertrouwde terrein.

Na een bespreking van de differentiatietheorie en verschillende hierbij voorkomende facetten wordt deze theorie toegepast op het menselijke molaarpatroon en op dat van de andere voorbeelden, hierbij hun fylogenetische ontwikkeling nagaand. Tevens wordt aandacht besteed aan de relatie der verschillende componenten waaruit het molaarpatroon is opgebouwd bij de besproken vormen.

Er blijkt, dat bij herbivore specialisatie zoals dit het geval is bij de paarden- en olifantengroep een minder in het oog springende herkenning blijft bestaan van het oorspronkelijke quadri- of quintituberculaire molaarpatroon dat dit bij de mens het geval is.

Bij het paard vindt specialisatie hoofdzakelijk plaats door modificatie van de oorspronkelijke knobbels, en van enige, hoofdzakelijk buccale produkten van het cingulum, zonder evenwel het totale beeld te gaan overheersen.

Bij de olifant ontstaat een in hoge mate gespecialiseerde en gemodificeerde structuur, eveneens ontstaan uit de oorspronkelijke knobbels, maar daarnaast in veel sterkere mate dan bij het paard het geval is, vanuit het cingulum, en wel het distale deel hiervan.

Bij de mens nu speelt het cingulum in vergelijking met de twee andere voorbeelden een zeer ondergeschikte rol. Komen hier extra knobbels voor, dan zijn het meestal produkten van dit cingulum en hebben zij niets te maken met van andere dentities stammende resten. (Bolk).

Voor de hulp en het beschikbaar stellen van de fossielen ben ik Prof. von Koenigswald veel dank verschuldigd. Al de afgebeelde exemplaren behoren tot diens verzameling in het Geologisch Instituut.

Voor de bereidwilligheid van Prof. Buisman mij met raad en daad van advies te dienen dank ik hem ten zeerste.

SUMMARY:

After an introduction about the differentiation theory of Cope-Osborn, this theory is applied to the phylogenetic development of the molar teeth of the Proboscidae and the Equinae from Eocene to recent, such in comparison with the human molars.

In the Horse specialisation mainly takes place by modification of the original cusps, and by some, mainly buccal, products of the cingulum without being predominating.

In the Elephants we find a highly specialised and modified pattern, not so much derived from the principal cusps, but — this in contrast to the conditions observed in the horses — mainly due to the increasing distal part of the cingulum.

In Man the cingulum in comparison to the two other examples, plays a very inferior role; extra cusps are (mostly) products of the cingulum and have nothing to do with other generations of teeth, as suggested by Bolk and others.

Literatuur:

- | | |
|------------------------------|---|
| 1. Abel, O. | 1914 Die Vorzeitlichen Säugetiere. Jena. |
| 2. Abel, O. | 1931 Die Stellung des Menschen im Rahmen der Wirbeltiere. Jena. |
| 3. Barrett, W. C. | 1892 A Brief Study of the Molar Teeth of the Proboscidae. Buffalo, New York. |
| 4. Gregory, W. K. | 1922 The Origin and Evolution of the Human Dentition. Baltimore. |
| 5. Gregory, W. K. | 1934 A Half Century of Trituberculy. The Cope-Osborn Theory of Dental Evolution. Proc. of the Am. Phil. Soc. Vol. 73, No. 4, April. |
| 6. Gregory, W. K. | 1951 Evolution Emerging. New York. |
| 7. Guide, A. | 1922 To the Elephants (recent and fossil). London. |
| 8. Koenigswald, G. H. R. von | 1956 De Betekenis van het Dimorphisme van de Bovenste Molaren voor de Systematiek der Primaten. Kon. Ned. Akad. van Wetensch. — Amsterdam, 65, no. 1. |
| 9. Koenigswald, G. H. R. von | 1956 Les Premiers Hommes sur la Terre. Paris. |
| 10. Osborn, H. F. | 1892 The History and Homologies of the Human Molar Cusps. Anat. Anzeiger, VII. Jahrg. No. 23 und 24. |
| 11. Osborn, H. F. | 1895 The History of the Cusps of the Human Molar Teeth. Intern. Dent. Journ., July. |
| 12. Osborn, H. F. | 1907 The Evolution of Mammalian Molar Teeth, to and from the Triangular Type. New York. The Macmillan Company. |
| 13. Osborn, H. F. | 1897 Trituberculy. A Review dedicated to the late Prof. Cope. Am. Naturalist, XXXI, pp. 993—1016. |

14. Osborn, H. F. 1936 Proboscidea. New York, Two Volumes.
15. Romer, A. S. 1933 Vertebrate Palaeontology. Chicago.
16. Romer, A. S. 1947 Men and the Vertebrates. Chicago.
17. Senyürek, M. S. 1951 Trigonid-Talonid Height Relation Indices of the Permanent Lower Molars of Primates. Ankara Üniv. Dil ve Tarih-Cografya Fakültesi Dergisi, Vol. IX, No. 4, Dec.
18. Simpson, G. 1936 Studies of the Earliest Mammalian Dentitions. Dent. Cosmos, Aug., Vol. 78, No. 8, pp. 791—800, No. 8, pp. 940—953.
19. Simpson, G. 1945 The Principles of Classification and a Classification of Mammals — Bull. of the Am. Mus. of Nat-Hist., Vol. 85, New York.
20. Slijper, E. J. 1948 Mens en Huisdier. — Zutphen.
21. Weber, M. 1928 Die Säugetiere. Jena. I: 1927, II: 1928.
22. Zittel, K. A. von, 1911 Grundzüge der Paläontologie. II. Abt.: Vertebrata. München und Berlin.