

## DE EVOLUTIE VAN HET MENSELIJK GEBIT \*)

DOOR C. A. W. KORENHOF

Het is met grote schroom, dat ik het gewaagd heb op deze vergadering het woord te voeren over een onderwerp in het kader van de genese van het gebit. Deze schroom is voor een niet gering deel het gevolg van de omstandigheid, dat mijn voordracht is ingelast in een programma, waarvan mij in het begin niet volledig bekend was, welke gezaghebbende sprekers van grote wetenschappelijke ervaring en eruditie hiervoor een bijdrage zouden leveren.

Tegenover hun door veeljarige studie gerijpte inzichten kan ik slechts stellen mijn belangstelling voor het thema, dat gisterenavond en hedenmorgen aan de orde is gesteld en waarin ik het voorrecht heb mij in verband met mijn werkzaamheden aan de afdeling Paleontologie te kunnen verdiepen.

Ik hoop, dat U mij niet van aanmatiging zult hebben verdacht, doordat ik, niet zonder aarzeling, gevolg heb gegeven aan de voor mij zeer vererende uitnodiging van het bestuur om een beschouwing te houden over de evolutie van het menselijk gebit.

### *Inleiding*

William K. Gregory, de grote vertebraten-paleontoloog, zei eens tijdens een lezing op het eerste Internationale Orthodontische Kongres te New York het volgende: „Unfortunately the detailed labors of palaeontologists and of students of the major classification and evolution of the mammals are so little known to most of their own colleagues in other branches of the biological sciences that few can realize from first hand knowledge that the study of the evolution of human molar teeth is no longer in the vague stage of fog and uncertainty”.

Dit was in 1926. Sindsdien heeft de studie van de afleiding van het menselijke gebitspatroon weer belangrijke vorderingen gemaakt. Niet alleen door verder onderzoek, waarbij vooral het werk van Gregory en Hellman zo bekend geworden is, maar ook door nieuwe vondsten van de fossiele mens en zijn meest verwante vertegenwoordigers uit het dierenrijk: de mens-ape.

Immers, de resten van de Reuzenmensen van China en Java, de Pithecanthropus vondsten, de Peking-mens, de merkwaardige aap-mensen van Zuid-Afrika en zo nog andere ontdekkingen, zij werden bijna alle na Gregory's uitspraak gevonden. Het behoeft geen betoog, dat de

---

\*) Voordracht gehouden op de Voorjaarsvergadering der Ned. Ver. van Tandartsen, zaterdag 4 mei 1957. Zie voor discussie pag. 477 van dit nummer.

tot nu toe verkregen resultaten de kennis en het inzicht van dertig jaar geleden belangrijk overtreffen.

Bijna overal ter wereld wordt de paleontologische theorie der tand-differentiatie, die door C o p e in 1883 werd opgesteld, en door hem en O s b o r n in 1895 gepubliceerd, tegenwoordig dan ook aanvaard en toegepast, zij het in een gewijzigde vorm, die aan de meeste principes ervan echter geen afbreuk heeft gedaan. Men beschouwt de discussie Differentiatietheorie — Dimeertheorie dan ook bijna overal als gesloten, daargebleken is dat de laatste niet met de fossiele bevindingen overeenstemt.

Wanneer men wil trachten zich een voorstelling te maken omtrent het ontstaan en het wezen van het menselijke gebitspatroon, dan kan men dit probleem van verschillende zijden benaderen.

1. In de eerste plaats is daar de *embryologie*. In H a e c k e l's beroemde biogenetische grondwet van 1863 wordt er van uitgegaan, dat de ontogenetische ontwikkeling, dus die van het individu in utero van af het stadium van de bevruchte eicel, een versnelde weergave is van de fylogenetische geschiedenis van de soort. Men zou dus langs embryologische weg de gelegenheid hebben de moeizame evolutie gedurende de periode van de vele miljoenen jaren achter ons, zich a.h.w. als een versnelde film te zien herhalen in een zeer kort tijdsbestek, waarbij men dus ook wat betreft de ontwikkeling van het tandstelsel een inzicht zou kunnen krijgen omtrent de gang van zaken langs de lijnen der evolutie.

Hoewel H a e c k e l's opvattingen nog heden ten dage in principe als juist worden beschouwd, is het toch al te mooi om waar te zijn, te mogen geloven, dat wanneer men de fylogenetische ontwikkeling van een orgaan of deel van een orgaan wil nagaan, men eenvoudig maar de verschillende embryologische stadia hoeft te volgen om hieromtrent volledig te worden ingelicht.

C l a u s e n G r o b b e n, 1917, zeggen dan ook over deze parallel tussen de ontwikkelingsgeschiedenis van het individu en de prehistorische ontwikkeling van de soort, dat . . . „diese Parallele natürlich in einzelnen gar mancherlei grössere und geringe Abweichungen zeigt . . .”

Wanneer men er dus niet zeker van is, dat geringe bijzonderheden in de individuele ontwikkeling persé de gang van zaken in de fylogenie van een bepaald detail moeten reproduceren, dan kan het gevaarlijk zijn aan kleine verschillen in beide ontwikkelingen, hetzij chronologisch, hetzij graadueel, te grote waarde toe te kennen, waardoor men tot overschatting kan komen van een bepaalde observatie, die niet zou passen in de theorie van H a e c k e l.

Indien, om een voorbeeld te noemen, zou blijken dat de mesio-linguale knobbel der bovenmolaren in de fylogenie de eerst aangelegde kuspis van de later zich verder ontwikkelende kroon is, en de individuele tandkiem in het embryo als eerste de aanleg van de mesio-buccale knobbel van het overeenkomstige element te zien geeft, dan is het dus moeilijk te zeggen, dat op grond van deze laatste waarneming de opvatting in de fylogenie betreffende de vraag naar de oorspronkelijke knobbel in de bovenkaaksmolaren te niet wordt gedaan. Het is immers heel goed



denkbaar, dat ten gevolge van een verandering van de functie van die knobbel deze alleen maar het eerst aangelegd wordt bij de ontwikkeling van de tandkiem, omdat hij bijvoorbeeld een langere tijd van vorming nodig heeft of van vercalcificatie, tengevolge van secundair ontstane eisen die aan deze knobbel gesteld worden. Dit geheel afgezien van andere waarnemingen bij het vraagstuk naar de primaire knobbel in de bovenkaaksmolaren, waarop straks nog nader teruggekomen wordt.

2. In de tweede plaats staat de mogelijkheid open de hulp in te roepen van de *vergelijkende anatomie*, waarbij men bepaalde morfologische karakteristika in hun ontwikkeling tracht te begrijpen aan de hand van soortgelijke verschijnselen in andere diergroepen, die deze zelfde kenmerken in meerdere of mindere mate van specialisatie of primitivisme vertonen.

Hieraan zijn eveneens gevaren verbonden. Zo is het bijvoorbeeld vaak moeilijk een bepaalde verschijningsvorm te determineren als primair of secundair verkregen, daar het vergelijkingsmateriaal uit eindmomenten bestaat van reeksen, welke meestal geen onderling verband bezitten, en het gevaar in zich sluiten verkeerd geïnterpreteerd te worden, omdat zij langs geheel verschillende wegen ontstaan kunnen zijn.

Een zich als drieknobbelig manifesterende bovenmolaar zal in een bepaalde soort primitief zijn omdat hij zich nooit boven dit stadium uit ontwikkeld heeft, maar op het drieknobbelige niveau is blijven staan. Een zich morfologisch volkomen identiek voordoende dergelijke molaar in een andere vorm kan juist bijzonder gespecialiseerd zijn, doordat hij uit een vier- of meerknobbelig stadium ontstaan is door reductie en zo hetzelfde fenotype te zien geeft als de molaar die primair op dit stadium is blijven staan, terwijl hij dit juist secundair bereikt heeft.

Een ander gevaar van het zich te veel concentreren op eindstadia uit morfologische reeksen, is het te grote waarde toekennen aan teratologische en variabele bijzonderheden in het gebit, die fylogenetisch geen enkele betekenis hoeven te hebben.

3. Er is echter nog een derde methode van onderzoek, en wel die waarbij men het ontstaan van de recente verschijningsvormen tracht te reconstrueren aan de hand van min of meer bekende fossiele stadia uit de geschiedenis er van, of uit die van vergelijkbare vormen.

Hierbij zijn we aangeland op het terrein der *paleontologie*, de leer der uitgestorven planten en dieren.

Het zal duidelijk zijn, dat men bij het reconstrueren van de ontwikkelingsgeschiedenis zoveel mogelijk moet trachten te steunen op bekende tussenvormen uit de diverse geologische tijden, en door interpretatie hiervan, alsmede door vergelijking van soortgelijke vormen in groepen met min of meer parallele evolutie van de bepaalde eigenschappen die men vergelijkt, zo min mogelijk tracht over te laten aan speculatie over de tussen de bekende stadia liggende trajecten.

Wanneer men kennis maakt met de paleontologie en zich daar in verdiept, dan wordt al spoedig duidelijk dat alleen langs deze weg een verantwoorde studie betreffende de vraag naar het ontstaan van het huidige gebitspatroon geoorloofd is.

Echter, de paleontologie heeft de andere takken van wetenschap nodig. Zo maakt zij o.a. gebruik van de biologie, anatomie, embryologie en tandheelkunde, zonder welks hulp zij niet tot die verbazingwekkende resultaten zou zijn gekomen als tot nog toe het geval was.

Wanneer wij nu de tandontwikkeling in het licht der paleontologie wat nader beschouwen, dan kan het nuttig zijn allereerst een kort overzicht te geven van de geschiedenis van de aarde en het leven daarop, daar we steeds weer op termen terug zullen moeten komen, die hierop betrekking hebben.

Fig. 1 toont een geologische tijdschaal van de geschiedenis der aarde vanaf zijn eerste ontstaan, 2000 miljoen jaar geleden, tot aan de recente tijd.

Het eerste wat daarbij opvalt is wel, dat drie vierde deel van deze gehele tijd voor het Kambrium valt. Het is het Prekambrium, waaruit ons slechts spaarzame resten van plantaardig en dierlijk leven bekend zijn. De eerste bewijzen hiervan vindt men pas tegen het midden van het Prekambrium. Het waren zeer laag ontwikkelde organismen, en als de aarde de helft van zijn geschiedenis heeft doorgemaakt, zijn het nog pas algen, sponzen en andere invertebrate vormen die hem bevolken.

Tegen het einde van het Prekambrium ontstaan de verschillende fyła van hogere invertebraten. Daarna is ons echter veel meer bekend van de fauna der verschillende aardlagen.

Fig. 2. geeft een indeling van de perioden vanaf het Kambrium tot heden. Het is voor een goed begrip van de rest van het relaas onvermijdelijk U de hoofdingeling van dit tijdvak te noemen. Ze beslaat de laatste 540 miljoen jaar der geologische geschiedenis van de aarde, en is onderverdeeld in drie tijdperken: het Primair of Paleozoïkum, dat tot 200 miljoen jaar geleden duurde, het Secundair of Mesozoïkum, van 200 miljoen tot ongeveer 60 miljoen jaar geleden, en het Kenozoïkum, dat het Tertiair en het Kwartair omvat, en de laatste 60 miljoen jaar in beslag neemt.

Het Primair bestaat uit vijf hoofdperioden: het Kambrium, Siluur, Devoon, Karboon<sup>1)</sup> en Perm. Het Secundair uit drie, U waarschijnlijk meer bekend voorkomende tijden: Trias, Jura en Krijt.

Het Kenozoïkum, dat Tertiair en Kwartair omvat, bestaat achtereenvolgens uit Paleoceen, Eoceen, Oligoceen, Mio- en Pliocene en het Pleistoceen of de ijstijd, waarna de recente tijd volgt.

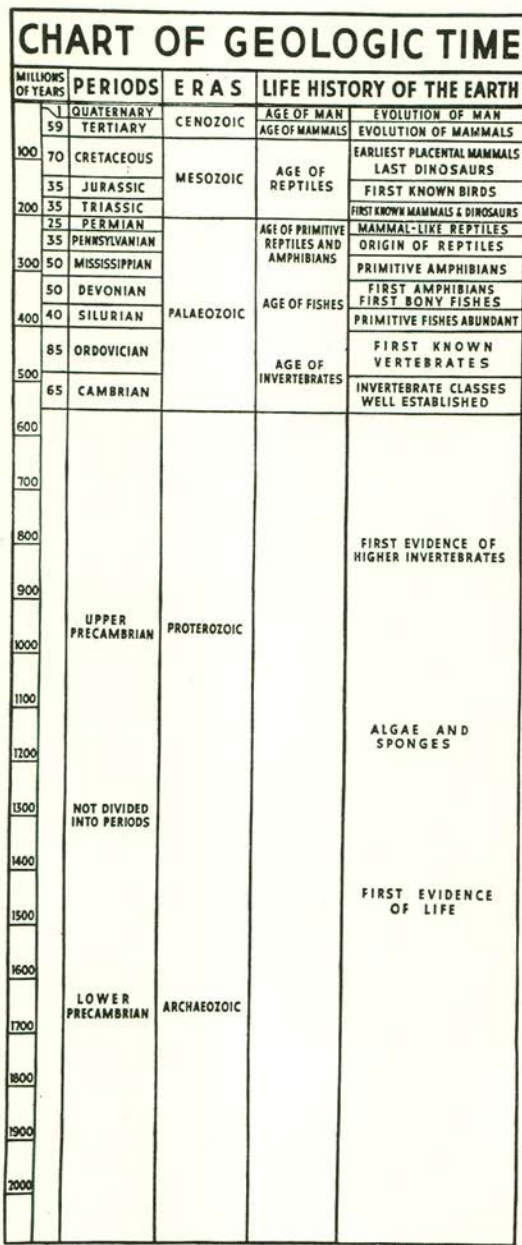
Wat nu het dierlijk leven gedurende deze tijden betreft, kan gezegd worden, dat de 14 fyła der invertebraten in het Kambrium alle aanwezig waren. De gewervelden ontstonden echter pas in het Siluur. De laagste, en eerst aanwezige klasse ervan waren de vissen.

De Ostrakodermen (= pantservissen) uit het Boven Siluur en het Devoon hadden noch tanden, noch verkalkte orale of branchiale bogen.

<sup>1)</sup> In fig. 2, een Amerikaanse indeling, komen het Mississippian en het Pennsylvanian samen overeen met het Karboon.



De eerste primitieve haaien uit het Boven Siluur waren de oudste vormen met tanden. Ze bezaten namelijk de ook nog bij recente vertegenwoordig-



gers aanwezige plakoidtanden, die de hele huid, het mond- en het keeloppervlak bezetten, en in principe overeenkwamen met de gebitselementen der hoge zoogdieren, daar ze net zo als deze laatsten opgebouwd waren uit derivaten van het ektoderm en het mesoderm. In het Devoon krijgen de meeste haaien al een zekere specialisatie in het gebit, maar ze blijven hierin echter primitief, want ze ontwikkelen nooit alveoli.

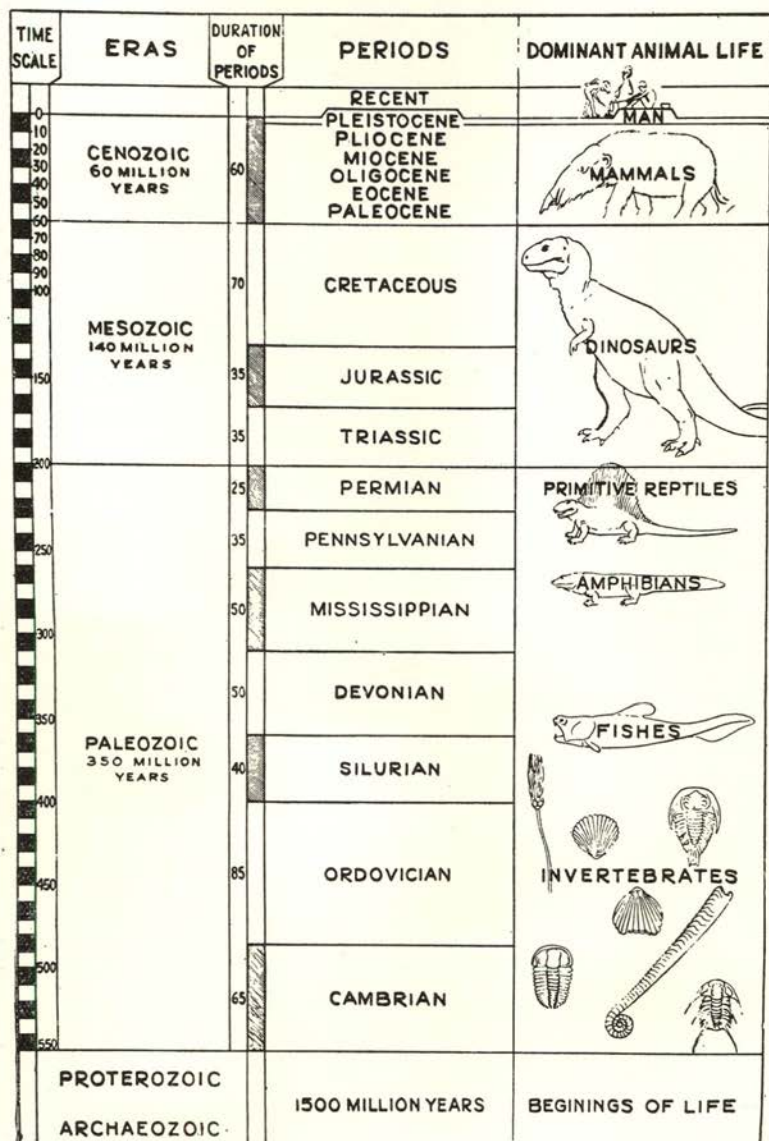


Fig. 2

Dit wordt anders bij bepaalde lagere beenvissen van het Devoon, waar de tanden scherp gedifferentieerd van de rest van het eksoskelet voorkomen en vaak in duidelijke kassen of groeven in het kaakbot staan. Later in het Paleozoikum ontwikkelen zich de amfibieën en de eerste reptielen, welke laatste in het Secundair een bloeiperiode doormaakten, en waarvan U de merkwaardige verschijningen zoals de reuzen-sauriers zeker wel bekend zijn. De zoogdieren komen ook al in het Mesozoikum voor, maar ze maakten eerst in het Tertiair een explosieve ontwikkeling door. Pas in de IJstijd verschijnt de mens ten tonele, althans zijn voor die periode geen resten van menselijke aanwezigheid bekend.

Voor een beschouwing van de verdere evolutie van het eenvoudige gebit van de besproken vissen met hun kegelvormige tanden, kan men uitgaan van het diagram van O s b o r n uit 1895<sup>1)</sup>.

Fig. 3 toont deze gang van zaken nog eens op een iets minder geschematiseerde wijze. Het eerste stadium geeft de *haplodonte*, enkelvoudige

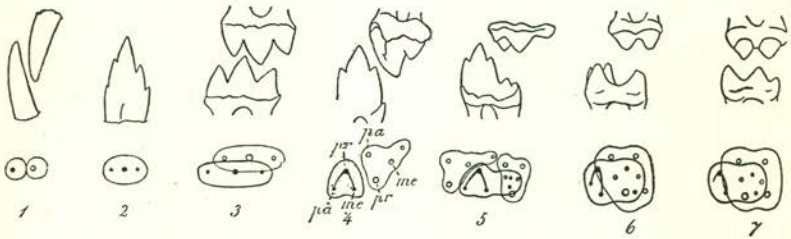


Fig. 3. Zeven stadia in de evolutie der menselijke molaren. Volgens G r e g o r y

kegeltand weer met één spits. Daarnaast heeft zich uit deze aan de mesiale en distale kant een nevenknobbel in eerste aanleg ontwikkeld: het *protodonte* stadium (2). Dit zien we bij de reptielen van het Trias.

In het Jura, treedt een zuiver drieknobbelig patroon op bij de zoogdierachtige reptielen, doordat de nevenknobbels zich sterker gedifferentieerd hebben, in die zin, dat ze zich verder van de oorspronkelijke spits hebben gesepareerd en hoger zijn uitgegroeid. Men spreekt hier van het *trikonodonte* stadium (3), waarbij dus een drieknobbelig patroon is ontstaan en de drie cuspes op een rechte, van mesiaal naar distaal gerichte lijn liggen.

In het vierde stadium is dan de *trituberkulaire* configuratie ontstaan waarbij het drieknobbelige rechthoekige stadium is overgegaan in een drieknobbelig driehoekig, en de driehoeken of trigons (in de onderkaak trigoniden geheten) een verschil in richting van  $180^\circ$  innemen.

Later ontstaan de hielen of talons (resp. taloniden) uit produkten van het distale cingulum (5), en wanneer de talons in de bovenkaak een voldoende sterk ontwikkelde disto-linguale knobbel dragen, gaat ten gevolge

<sup>1)</sup> Dit diagram en de bijbehorende tekst vindt men in aflevering II van het T. v. T., jaargang 1956, pag. 748-753.



hiervan de voorste linguale knobbel van de trigonid met de bijbehorende lijst reduceren (6). Deze verdwijnt tenslotte geheel als de bovenmolaar door een volledige ontwikkeling van de disto-linguale knobbel meer vierkant van vorm geworden is (7). Zo is dan tenslotte een vijfknobbelige ondermolaar ontstaan, waarbij men bedenken moet dat de voorste twee knobbels daarvan de middelste en de achterste van de oorspronkelijke trigonid zijn.

De bovenste afbeeldingen laten de diverse stadia van opzij zien. In het protodonte stadium (2) zijn de twee onderste extensies aan de kroon het profiel van het cingulum, die primitieve structuur die zich als een bandje om het cervicale deel van de kroon bevindt, en waaruit zich later allerlei secundaire knobbels en lijsten kunnen ontwikkelen. In de latere stadia (3, 5) ziet men deze structuur wat duidelijker aangegeven.

In vroege tuberkulo-sektorale vormen, zoals de vijfde afbeelding vertegenwoordigt, komt het hoogteverschil tussen trigonid en talonid, en in de bovenkaak ook tussen trigon en talon, duidelijk tot uitdrukking. De derivaten van het distale cingulum vertegenwoordigen immers een jongere structuur.

Later wordt dit verschil geëgaliseerd door reductie van het trigonide deel en vertikaal uitgroeien van talon, resp. talonid (7).

Fig. 4 geeft een rechter bovenmolaar weer van een tarsioide lemuur, om het cingulum dat zo belangrijk is, nog eens duidelijk te demonstreren.



Fig. 4. Trituberculaire bovenmolaar met primair cingulum

Het is in veel primitieve vormen een drempelachtige structuur, in principe om de gehele kroon heen lopend, en kan misschien nog het best vergeleken worden met de schouder van een jacketkroon-preparatie. In dit voorbeeld ziet men duidelijk, dat het element eigenlijk niet meer zuiver trituberculair is, daar het disto-linguale deel van de basale band gaat aanzwellen en op het punt staat een talon te vormen.

Men vraagt zich nu af in hoeverre deze gang van zaken heden ten dage nog zijn geldigheid behouden heeft, en hoe de relatie met het recente menselijke gebitspatroon is.

De Differentiatie-theorie heeft zich voor een groot deel tot aan de huidige dag kunnen handhaven, al zijn enige details ervan onjuist gebleken. Tegenstanders hebben hierin wel een aanleiding gezien de hele theorie te verwerpen; ten onrechte, want de meeste stadia zijn door fossiele vondsten bevestigd. In de allereerste vormen met tanden — de



al eerder genoemde primitieve haaien van het Boven Siluur — vindt men uitsluitend de haplodonte kegeltanden. Vóór deze periode zijn helemaal geen gebitselementen bekend, zodat deze wel het uitgangsstadium moeten zijn geweest.

Later, in het Trias, ziet men het eerste begin van de twee nevenknobbels, die bij de in Jura-lagen ontdekte vormen zijn uitgegroeid tot volwaardige cuspes. Overgangsstadia zijn er voldoende gevonden, en er is geen twijfel mogelijk betreffende deze gang van zaken.

Anders wordt dit bij de overgang van het triconodonte, rechtlijnige stadium naar het trituberculaire, driehoekige patroon.

Dit is lang een kritiek punt van de theorie geweest, waarover veel meningsverschil geheerst heeft. De weinige nog overgebleven tegenstanders menen wel eens hier een principiële onaanvaardbaarheid aan te treffen.

De circumductie, dus de draaiing, van de twee nevenknobbels om de hoofdknobbel, in de bovenkaak naar buccaal, in de onderkaak naar linguaal, zou geschied zijn op grond van mechanische invloeden. De oorspronkelijke opvatting van Cope en Osborn, dat deze ontwikkeling dus zou zijn uitgegaan van een triconodont stadium door modifikatie van het rechtlijnige patroon, werd echter al door Osborn in 1907 voor min of meer dubieus gehouden. Hij zegt daar namelijk dat het heel goed mogelijk is, dat het trituberculaire stadium in verschillende groepen onafhankelijk ontstaan is langs twee, of eventueel drie verschillende wegen, te weten:

1. de driehoek ontstond als zodanig.
2. de dentikels verzezen aan de voor- en achterzijden van de conische reptilientanden, en roteerden secundair naar buiten, respectievelijk naar binnen.
3. de laterale knobbels verzezen als „cingules” aan het brede, externale cingulum van de bovenmolaren en aan het brede interne cingulum van de ondermolaren.

Er werd door Osborn dus al wel degelijk rekening gehouden met verschillende mogelijkheden, wat een belangrijk punt is, hetwelk veel van zijn tegenstanders of over het hoofd gezien of genegeerd moeten hebben.

Gregory heeft later inderdaad aangetoond, dat bij de zoogdieren de oorsprong van het trituberculaire patroon niet in de rotatie of migratie van de twee nevenknobbels ligt.

De zoogdierachtige reptielen en de zoogdieren van het Krijt en het Tertiair indiceren volgens hem, dat, tenminste in de lijnen die naar de latere zoogdieren leiden, de veronderstelde omkering van de relatie van de boven- en onderknobbels niet heeft plaats gehad, maar dat in tegendeel de oorspronkelijke knobbels aan de buccale kant gebleven zijn, zowel in de boven- als ook in de onderkaak. Het binnenste, basale deel van de kroon werd juist uitgebreid naar linguaal, om op die manier het knipmechanisme van de triconodonte gebitselementen doeltreffender te maken.

Hoe staat het gebit van de recente mens nu in dit geheel, en welke stadia heeft het naar alle waarschijnlijkheid doorlopen?

Gregory heeft een reeks van tien structurele stadia samengesteld in de ontwikkeling van het gebit van primitief reptiel tot mens, waarbij de voorbeelden zodanig zijn gekozen, dat zij zoveel mogelijk groepen vertegenwoordigen welks stadium de mens waarschijnlijk ook door gemaakt heeft. (Fig. 5 en 6).

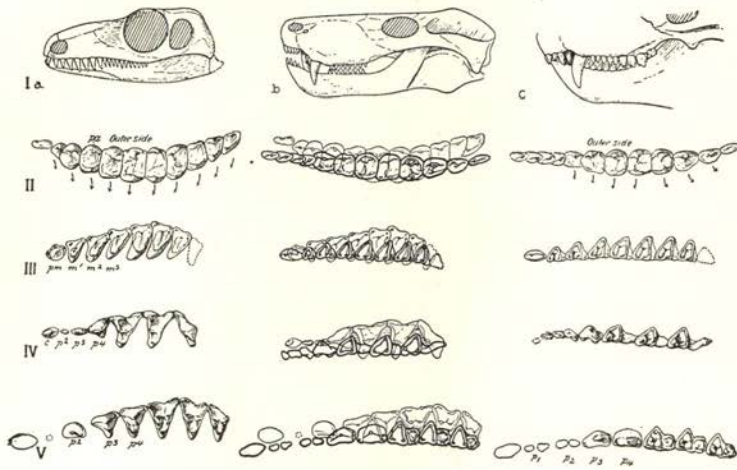


Fig. 5. Structurele stadia in de ontwikkeling van het gebit van de zoogdierachtige reptielen tot de primitieve Placentalia. Volgens Gregory

I. Het eerste stadium toont de schedels van enige zoogdierachtige reptielen. De eerste is:

- a. een PELYCOSAURIER, een primitief zoogdierachtig reptiel uit het Permo-Karboon, 300 miljoen jaar geleden. Deze vorm vertegenwoordigt het eerste stadium uit het oorspronkelijke schema van Osborn met zijn haplodonte en homiodonte tanden, want alle gebitselementen zijn enkelvoudig en er is nog geen onderscheid in de verschillende tandgroepen.
- b. Iets hoger staat een vorm, die uit het Perm bekend is. Er is voor het eerst een specialisatie in verschillende tandgroepen opgetreden, doordat zich snijtanden, hoektanden, premolaren en molaren gevormd hebben en dus de homiodontie in een heterodontie is overgegaan. De individuele elementen zijn echter nog haplodont.
- c. Bij de hoger ontwikkelde zoogdierachtige reptielen zijn de elementen van deze tandgroepen, behalve de cuspidaten, door het optreden van kleine nevenknobbels protodont geworden. Duidelijk is in de molaar- en premolaarreeksen van dit Zuid-Afrikaanse voorbeeld uit het Trias de beginnende differentiatie te onderkennen. De haplodontie heeft dus plaats gemaakt voor een plexodontie.



II. Bij *DIADEMODON*, een hoger ontwikkeld zoogdierachtig reptiel uit het Trias, zijn de boven- en ondermolaren in bucco-linguale richting verbreed, vooral in het midden van de tandrijen en meer boven dan onder.

Deze diademodonte reptielen waren, zo niet direkt verwant met, dan toch bijzonder dicht staande bij vormen, die de direkte voorlopers waren van de zoogdieren. De transversale verbreding is de eerste uitdrukking van de tendens boven een driehoekig patroon te vormen, want de extensie naar linguaal wordt later de naar binnen gekeerde top van de driehoek der bovenkaaks-molaren, en de eveneens naar linguaal gerichte basis van de molaren in de onderkaak.

III. *PANTOTHERIUM* is een primitieve voorloper van de Placentalia en verschijnt in het Jura. Daarom hebben de molaren in de bovenkaak zich al tot een driehoekige omtreksvorm kunnen ontwikkelen door verder naar binnen groeien van de linguale verbreding van de kronen en een verlenging van het buccale deel ervan. De oorspronkelijke buccale knobbel heeft zich echter nog niet gesplitst in een mesio-buccale en disto-buccale komponent, zodat alleen de omtrek van de kronen een driehoekig karakter hebben verkregen, maar er nog geen trituberculaire structuur van lijsten en knobbels is ontstaan. In de onderkaak is dit al wel het geval, doordat het linguale deel van de kronen zich gesplitst heeft in een mesio-linguale en een disto-linguale komponent. Zelfs een begin van de talonid is te zien als distaal produkt van het cingulum. In het occlusie-diagram ziet men, dat de boven- en onderdriehoeken omgekeerd gevormd moesten worden om een functionele aanpassing te verkrijgen in occlusie en articulatie. Tevens is er een alterneren van deze structuren blijven bestaan, precies zoals van de aanvang af het geval was met de conische, enkelvoudige reptieltanden.

Hierdoor is de occlusie bijzonder hecht geworden en is er een doeltreffend knipmechanisme ontstaan tussen de nu obliek verlopende benen van de onder- en bovenstructuren.

De hoofdknobbel, gelegen op de naar binnen gerichte top van de trigons der bovenmolaren verrees dus klaarblijkelijk al in het diademodonte stadium en ging gepaard met een bucco-linguale verwijding van de kronen.

Ook de taloniden begonnen zich al in dit vroege stadium te ontwikkelen.

IV. Een volgende stap naar de hogere specialisatie kan gedemonstreerd worden aan de hand van *DELTAETHERIUM*, een klein insektivoor zoogdier uit het Krijt. De bovenmolaren in deze vorm kan men pretrituberculaair noemen, want de oorspronkelijke buccale knobbel, die zich nu midden op het occlusale vlak bevindt doordat de gehele buccale partij ervan een produkt van het cingulum is, staat op het punt zich te splitsen. Het aantal postkanine tanden is tot zes stuks gereduceerd. Verder merkt men op, dat de interdentale ruimtes tussen de bovenmolaren vergroot zijn, hoewel men zou verwachten, dat juist het om-

gekeerde het geval zou zijn, daar toch tenslotte deze ruimtes volkomen dichtgebouwd worden, zoals uit de onderste stadia te zien is (VIII, IX, X). De oorzaak van deze kontroverse ligt echter in de verlengde taloniden van de onderkaak, waarvoor in occlusie ruimte gemaakt moet worden, om het alterneren van de boven- en ondertrigoniden te kunnen handhaven. Hiertoe wordt het bukkale cingulum sterk actief en verlengt het buccale deel van de kronen in de bovenkaak. De basislengte van de boven- en ondertrigoniden komt nu weer met elkaar overeen.

In latere stadia wordt het door een andere voorziening toch mogelijk, dat de triangulaire interkoronaire ruimtes dichtgebouwd worden.

Uit het occlusie-diagram kan men nog lezen, dat de taloniden een bassin gevormd hebben en daarin de top van de boven-driehoek opvangen.

V. *DIDELFODUS* uit het Beneden Eoceen is de primitieve vertegenwoordiger van de Placentalia. Het is een Insektivoor.

Op dit stadium is het patroon van de bovenmolaren eindelijk zuiver trituberculaair geworden, daar de twee buitenste knobbels, die weer midden op het occlusale vlak liggen, nu goed gesepareerd zijn. De premolaren komen in hun differentiatie wat achter bij de molaren. Deze hebben in de onderkaak een sterker ontwikkeld talonid gevormd, vooral door een expansie hiervan in bucco-linguale richting, en we mogen ze nu wel tuberculo-sectoriaal gaan noemen. Dit stadium is zeer belangrijk, want de patronen van alle latere zoogdieren zijn er van af te leiden.

VI. Wat later, in het Boven Eoceen, leefde *PRONYCTICEBUS* (fig. 6), in deze reeks de eerste vertegenwoordiger van de Primaten, de hoogste orde der zoogdieren, welke de halfapen, de apen en de mensen bevat.

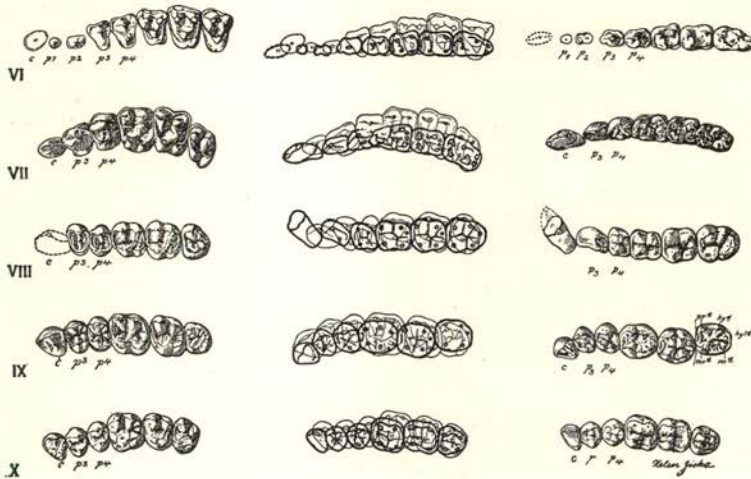


Fig. 6. Structurele stadia in de ontwikkeling van het gebit van vroege Primaat tot recente mens. Volgens Gregory



We zien hier voor het eerst een gebit, waarvan de molaren min of meer aan die van de mens doen denken. In die van de bovenkaak heeft het distale cingulum, net zo als dit in het vorige stadium al in de onderkaak het geval was, nu ook een nieuwe partij ontwikkeld: de talon, de eerste uitdrukking van de vierde knobbel. Hierdoor wordt de intercoronaire ruimte belangrijk gereduceerd. Hoewel de onderkaaks-molaren deze ruimte nodig hadden ten gevolge van de expansieve groei van de taloniden, is dit toch mogelijk, en wel door een andere oplossing: de voorste knobbel van de onder-driehoek gaat namelijk reduceren door het uitgroeien van de disto-linguale knobbel boven, welke met deze anders in conflict zou komen.

Een tweede oorzaak van deze reductie is het opdringen naar achteren van de taloniden van de voorliggende molaren. Deze expanderen vooral weer in bucco-linguale richting en beginnen in deze vroege lemuur de breedte van de trigoniden zelfs te overtreffen.

Een nauwlettend beschouwer zal kunnen opmerken, dat in de afbeelding van de onderkaaks-elementen wel aan  $M_2$  en  $M_3$  een reductie van het voorste deel van de trigoniden te zien is, maar dat bij de eerste molaar hiervan niets blijkt en deze nog duidelijk de gehele structuur van de drie knobbels en de twee bijbehorende lijsten te zien geeft.

Dit is inderdaad het geval, maar het is geheel in overeenstemming met de theorie. Het voorste deel van de eerste ondermolaar artikuleert en occludeert namelijk, precies zoals dit bij de mens ook nog het geval is, met de eventueel aanwezige distale structuur van de voorganger van het overeenkomstige element in de bovenkaak. Deze is in het onderhavige geval te zwak ontwikkeld om een reductie aan de eerste molaar inferior te bewerkstelligen. Men ziet inderdaad, dat de vierde premolaar in de bovenkaak linguaal geen distale knobbel heeft ontwikkeld of ook maar enige andere structuur, die er de aanleiding toe zou kunnen zijn, dat een gedeelte van het trigonid van de eerste molaar in de onderkaak gaat reduceren.

VII. Bij een andere halfaap uit het Eoceen, de hooggespecialiseerde *MICROCHOERUS*, is dit echter wel het geval. De hogere ontwikkeling van het gebit komt o.a. tot uitdrukking in de premolaren van de bovenkaak. Men ziet, dat de voorste twee hiervan na hun sterke reductie in het vorige voorbeeld nu geheel verdwenen zijn, zodat alleen nog  $P_3$  en  $P_4$  overgebleven zijn welke twee men ook nog bij de recente mens terug vindt, maar die we daar vreemd genoeg  $P_1$  en  $P_2$  noemen. In de lijn die naar de mens leidt blijkt dus paleontologisch voor de premolaarreeks *niets* van een terminale reductie in de zin van Bolk!

De laatste premolaar in de bovenkaak is zelfs sterk gemolariseerd bij deze lemuur en de daarbij ontstane disto-linguale structuur, die de intercoronaire ruimte heeft dichtgebouwd, is er de oorzaak van, dat men in de onderkaak nu ook een gedeelte van de trigonid aan de éérste molaar mist.

VIII. We komen vervolgens aan een zeer belangrijke vorm uit het Mioceen van midden Europa en ook van Rusland. Het is *DRYOPITHECUS*, een pri-

mitieve mensaap uit de subfamilie der Dryopithecinae, waarvan men tegenwoordig vrij algemeen gelooft, dat ze een centrale plaats inneemt in de stam van waaruit zich zowel mensaap als mens zou hebben gedifferentieerd.

De bovenmolaren hebben een rondere vorm gekregen; de kammen en de spitse knobbels zijn sterk terug gegaan in hun geprononceerdheid, kortom het gehele patroon is bijzonder menselijk geworden. De buccale knobbels zijn ver aan de buitenkant van de kronen terecht gekomen en hebben het buccale cingulum verdrongen en doen reduceren, eventueel ook gedeeltelijk met het buccale vlak doen versmelten.

Ook de benedenmolaren zijn haast typisch menselijk. Wat men bij de recente mens evenwel haast niet meer aantreft is hier echter nog in zijn volle omvang aanwezig, namelijk de toename in grootte van  $M_1$  tot  $M_3$ . De fovea anterior is de laatste aanduiding van het bassin tussen de benen van de oorspronkelijke triconiden.

Het fissuurpatroon van deze ondermolaren vertoont een specifiek kenmerk. Het vormt namelijk het patroon van de letter Y, wat in de tweede en derde molaar duidelijk te zien is. Hierbij is er steeds een contactvlak tussen de mesio-linguale en de disto-buccale, of, in geval van een vijfknobbelig element, de middelste buccale knobbel. Dit karakteristiekum is een belangrijke faktor bij de studie van fossiele en recente vertegenwoordigers van de groep der Primaten. Het nog aanwezig zijn van dit patroon, dat door de publikaties van Gregory en Hellman zo bekend geworden is onder de naam „Dryopithecus-pattern” of „Y-pattern”, kan wijzen op een zekere mate van primitivisme in de bestudeerde groep. In minder primitieve en meer gereduceerde dentities wordt bij  $M_2$  en  $M_3$ , en zelfs ook al bij de  $M_1$ , dit patroon gewijzigd in een zogenaamd „plus-pattern”, doordat tengevolge van de reductie der verschillende knobbels het contactvlak tussen de mesio-linguale en de disto-buccale knobbel steeds kleiner wordt en tenslotte tot een punt teruggebracht wordt.

IX. Dit laatste is te zien in het voorlaatste voorbeeld: het gebit van de NEANDERTALER. In dit geval betreft het de bij Le Moustier gevonden resten van een jonge man, waarvan het gebit de oudst bekende volledige dentitie is van de fossiele mens.

De bovenmolaren hebben hetzelfde aantal knobbels als Dryopithecus, de molaren in de onderkaak eveneens. Boven was in Dryopithecus de tweede molaar het grootst, maar door reductie van deze en de laatste molaar is nu de  $M_1$  het langst en het breedst geworden. Tevens zijn de buccale knobbels nog verder naar de buccale zijde van het occlusale vlak verschoven. Bij de molaren in de onderkaak ziet men, dat ook hier een belangrijke reductie is opgetreden en wel vanaf terminaal, zodat ook hier de  $M_1$  nu het grootste element van de kaak is geworden. De derde molaar heeft al een door extra glazuurplooien ontstaan gevarieerd aspect, en is op weg naar de degeneratie.

Wat de premolaren betreft, in de bovenkaak zijn beide nu bicuspide en vrijwel gelijk van vorm geworden. De hoektand is hier zo sterk gereduceerd,



dat hij het niveau der premolaren niet meer overschrijdt, zoals dit bij de vorige vorm nog sterk het geval is, maar morfologisch en functioneel zich volledig bij de premolaren aansluit.

In de onderkaak is door de reductie der bovenhoektand de eerste premolaar veel menselijker geworden, zodat hij nu korter dan de tweede is. Ook hier zijn beide nu tweeknobbelig en is de hoektand in het verband opgenomen.

X. Het gebitspatroon van de RECENTE MENS tenslotte, verschilt slechts in gradueel opzicht met dat van de mens uit de IJstijd. De verdere reductie van de tweede en derde molaren doet het verschil in volume van de eerste tot de derde nog sterker uitkomen. De premolaren zijn kleiner geworden en ook de hoektanden hebben een verdere reductie ondergaan. Reductie is het woord, dat de hele morfologische beschrijving van het recente menselijke gebit beheerst.

Samenvattend kan men tenslotte zeggen, dat dus het eenvoudige reptielengebit met zijn kegeltanden zich allereerst differentieert, altans langs de lijnen die naar de hogere zoogdieren leiden, door linguaal gerichte expansie van de kronen. De oorspronkelijke buccale knobbel deelt zich vervolgens, hiertoe gestimuleerd door de ontwikkeling van de taloniden in de onderkaak, in twee componenten.

De taloniden zelf zijn een produkt van het distale cingulum en ontwikkelen in de menselijke lijn drie knobbels.

Later vormt zich ook in de bovenkaak een distale verdikking van de basale band, die zich ontwikkelt tot een talon, waarop één knobbel ontstaat. Hierdoor reduceert nu in de onderkaak gelijktijdig de voorste knobbel van de trigoniden en deze verdwijnt ten slotte geheel.

Bij de moderne mens is de structuur van de oorspronkelijke trigon nog steeds duidelijk aanwezig. Bij de molaren zijn de mesio-buccale, de disto-buccale en de mesio-linguale knobbel de drie hoekpunten ervan. Vooral het achterste been is nog sterk geprononceerd bewaard gebleven in de crista obliqua. De disto-linguale knobbel is het produkt van het cingulum en is nog sterk afgescheiden van de rest van de kroon. Ook de geringe hoogte ervan is nog de uitdrukking van het feit, dat de talon een jongere structuur is dan de trigon.

In de molaren van de onderkaak zijn de twee voorste knobbels (mesio-buccaal en mesio-linguaal) de middelste, respectievelijk achterste knobbel van de oorspronkelijke trigoniden. De drie overige knobbels (disto-buccaal, disto-linguaal en de vijfde eventueel aanwezige knobbel) zijn homolog met de drie overeenkomstige produkten op de talonid van de oudere vormen. Dienovereenkomstig zijn ze daarom ook niet zo hoog als de twee voorste knobbels.

Aangaande de premolaren blijkt, dat in de bovenkaak de buccale knobbels homolog zijn met de oorspronkelijke buccale cuspis van de trituberculaten, en dus ook met de mesio-buccale en de disto-buccale knobbel samen van de recente menselijke molaren. De palatinale knobbel komt overeen met diens mesio-linguale knobbel.

Overeenkomstig is de spits van de bovenhoektand ook homoloog met de beide buccale knobbels van de molaren.

In de onderkaak is de homologie soortgelijk: de buccale knobbel van de premolaren en de hoektand valt te vergelijken met de mesio-buccale knobbel van de molaren. De linguale structuur van de premolaren met de mesio-linguale knobbel van  $M_1-M_3$ .

De kronen der incisieven tenslotte hebben zich het minst gedifferentieerd en houden dan ook verband met de oorspronkelijke buccale partijen van trigons en trigoniden.

Helaas zijn we slechts incidenteel ingegaan op de oclusie-diagrammen der verschillende stadia. Het zou ons te ver gevoerd hebben de diverse interessante aspecten die hierbij ter sprake kunnen komen in deze beschouwing te betrekken. Op één punt daarvan willen wij evenwel tenslotte nog wijzen, namelijk de twee primitieve karakteristika van het reptielengebit. Deze toch waren het alterneren van de tanden van boven- en onderkaak, en het buccaal overhangen van de elementen van de bovenkaak over die van de onderkaak.

Deze twee eigenschappen ziet men zich konstant manifesteren door de gehele reeks en nog in de moderne mens blijkt, dat de uit de oorspronkelijke knobbels gederiveerde structuren met elkaar alterneren en dat deze partijen in de bovenkaak nog steeds iets buiten die van de onderkaak staan.