

MORFOGENESE EN FUNCTIE VAN DE M_1 SUPERIOR DER FELIDAE.

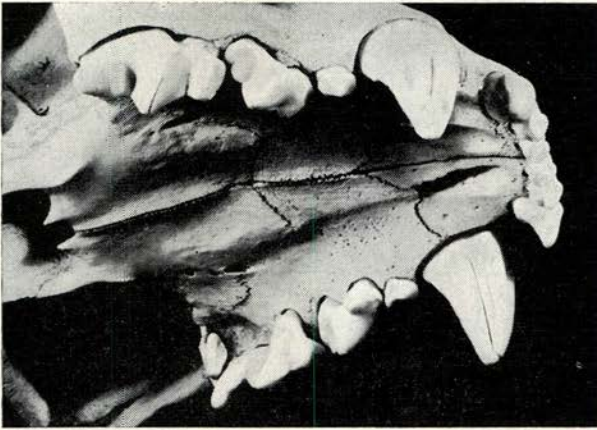
S.K. THODEN VAN VELZEN

Bij het onderzoek van een aantal leeuwschedels werd mijn aandacht getrokken door de bijzondere vorm en positie van de eerste molaar in de bovenkaak (afb. 1 en 2). De M_1 sup. bij de katachtigen wordt in de literatuur òf niet afzonderlijk genoemd òf wel beschreven als een niet constant aanwezig kegeltandje (DE TERRA), een niet-functioneel element (SCOTT & SYMONS), een rudiment (ROMER, WEBER).

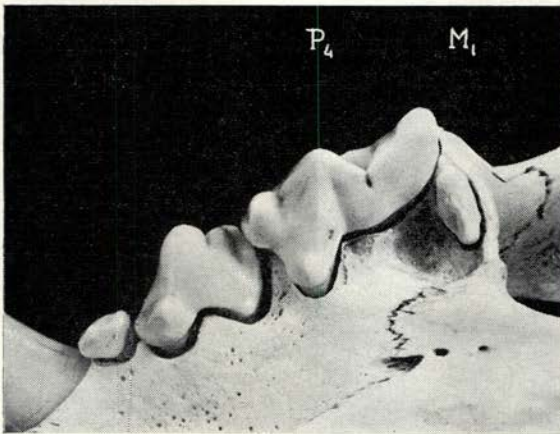
Het gebit van de katachtigen, de Felidae, is extreem carnivoor gespecialiseerd. De premolaar-molaarrij is daarbij sterk in lengte afgenomen. Van de molaren resten slechts de eerste molaren in onder- en bovenkaak. De eerste molaar in de bovenkaak is een in verhouding tot de scheurkiezen (P_4 sup.* en M_1 inf.) zeer klein element, dat zich palatinaal van de distale zijde van P_4 sup. bevindt. Voorts vormt het met deze scheurkies een rechte hoek en sluit daardoor als het ware het palatum af (afb. 2). Het element is in het door mij onderzochte materiaal altijd een- of tweewortelig, de kroon is langwerpig in vestibulopalatinale richting. Mesiaal vormt zich een slijtfacet door de articulatie met de distale zijde van M_1 inf., de scheurkies in de onderkaak.

De bewegingen van de onderkaak worden geleid door proprioceptieve impulsen uit gewrichtskapsel, spieren en parodontium. Vooral de impulsen uit het parodontium zijn verantwoordelijk voor het ontstaan van de z.g. occlusal sense, gebaseerd op de ruimtelijke verhoudingen in het gebit. Naar de individuele anatomische verhoudingen worden bepaalde functionele bewegingspatronen voor de onderkaak vastgelegd. Dit maakt het mogelijk dat de onderkaak van een geopende stand uit direct trefzeker in één der occlusieposities sluit en dat deze beweging op het juiste ogenblik wordt afgeremd. Het beeld van de ruimtelijke verhoudingen in het gebit blijkt echter snel te worden vergeten. Het neuromusculaire systeem herinnert zich de bewegingspatronen voor de onderkaak „provided that

* In afwijking van het tandheelkundig gebruik worden in de Zoölogie en de Paleontologie de gebitselementen benoemd naar de oorspronkelijke gebitsformule der vroegtertiaire zoogdieren (3-1-4-3), ongeacht een eventuele reductie van het aantal elementen.



Afb. 1. Bovenkaak van een leeuw.



Afb.2. Deel van de bovenkaak van een leeuw.

signals from contact relationships are reinforced repeatedly". Wanneer de occlusale contacten wegvallen door het verlies van elementen, dan blijkt ook het aangeleerde bewegingspatroon spoedig te verdwijnen. „Movement patterns and the occlusion of the teeth are therefore interdependent" (POSSELT). Geleiding van de onderkaak door dentale contacten is dus noodzakelijk voor het vastleggen van de functionele bewegingspatronen, die een doelmatig gebruik van het gebit mogelijk maken. De drukverschillen, ontstaan door de dentale contacten, vormen de adequate prikkels voor de proprioceptoren in het parodontium.

Bezien wij nu de kauwbewegingen bij de katachtigen. Een stuk vlees wordt tussen de scheurkiezen genomen; de onderkaak verplaatst zich evenwijdig aan zich zelf naar lateraal (DE BOER) zodat de schaar, gevormd door de beide scheurkiezen, gespannen wordt; de onderkaak sluit zich en

het voedsel wordt doorgeknipt. De dentale geleiding, die bij katachtigen met hun sterke en snel contraherende *M. temporalis* zeer belangrijk is, wordt in transversale richting verschaft door het contact tussen de beide scheurkiezen. In het sagittale vlak bezien, laat de geleiding zich in twee fasen verdelen. Tijdens het eerste deel van de sluitingsbeweging geleiden de hoektanden de onderkaak, tijdens het tweede deel komen de hoektanden naast elkaar en wordt de dentale geleiding verzorgd door de articulatie van de eerste molaar in de bovenkaak met die in de onderkaak. Bovendien glijdt de distale rand van P_4 inf. langs de mesiale zijde van de palatinale knobbel (protoconus*) van P_4 sup.** De articulatie van M_1 sup. met M_1 inf. geleidt in sagittale richting de onderkaak tot in slotocclusie. Mocht voorts DAVIS gelijk hebben als hij stelt dat bij carnivoren een afsteuning tegen de caudaalwaartse tractie van de sterk ontwikkelde *M. temporalis* noodzakelijk is, dan moeten wij deze steun niet alleen zoeken in de ontwikkeling van de processus retroglenoidalis, maar zeer zeker ook in het gebit en wel in de afsteuning van M_1 inf. tegen de schuin naar voren in het palatum geplaatste M_1 sup.

Zeer waarschijnlijk heeft dus de eerste molaar in de bovenkaak van de Felidae een nuttige functie en is geenszins een niet functioneel rudiment van een overbodig geworden element. Voor deze opvatting pleiten ook de afslijting van dit element en het feit dat een agenesie zeer zeldzaam is.

		Agenesie	
		M_1 sup.	P_2 sup.
COLYER 1936	383 Pantherinae		
	(grote katten)	-	-
	? Acinonychinae		
	(jachtluipaarden)	-	1 × P_2 ss
	666 Felinae		meer dan
	(kleine katten)	-	26 ×
HALL 1940	115 Felinae		
	Genus Felis	1 × M_1 sd	1 × P_2 sd
	495 Felinae		
	Genus Lynx	-	-
GONDA 1956	262 Felinae, jonge en		25% (ook bij
	volwassen huiskatten	-(?)	melk m_2 sup.)
Eigen onderzoek	64 Pantherinae, leeuwen		
	en tijgers	-	2 × P_2 ss***

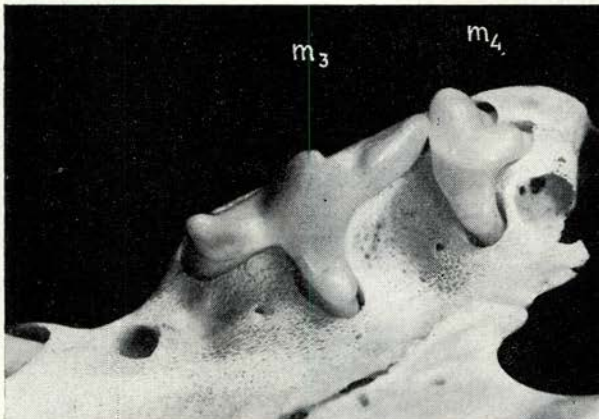
Ter vergelijking zijn ook de cijfers voor P_2 sup., bij de Felidae de voorste premolaar, vermeld.

* Nomenclatuur vlg. de differentiatietheorie van COPE & OSBORN.

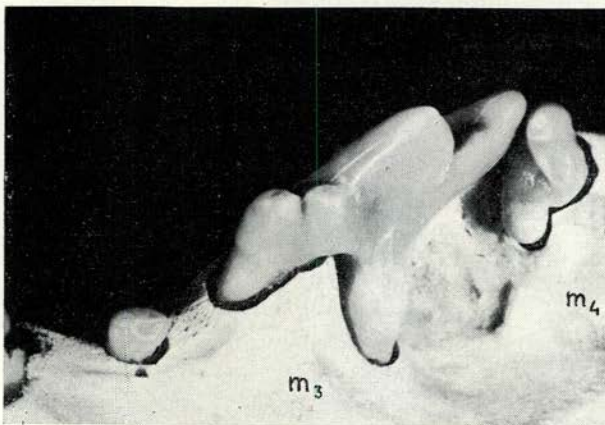
** Uitgezonderd bij de jachtluipaard waar de protoconus vrijwel geheel ontbreekt.

*** Leeuw Reg. nr. 1781 en tijger Cabinet VAN LIDT DE JEUDE nr. 319, beide uit het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie te Leiden.

Bij de hyena's vinden wij een gebit dat een grote overeenkomst vertoont met dat van de katachtigen. Agenesie van M₁ sup. komt echter bij de gevlekte hyena's zeer veel voor (DE TERRA, WEBER). COLYER vond in minder dan 50% der gevallen een M₁ sup. De verhoudingen in het gebit zijn echter anders. De palatinale knobbel (protoconus) van P₄ sup. is bij de hyena's zeer veel forser en hoger dan bij de katten, zodat P₄ inf., die ook een talonid verworven heeft, articuleert met de mesiale zijde ervan. Voorts zijn de premolaren zo gesteld dat P₃ inf. articuleert met het mesiale vlak van P₃ sup. Waarschijnlijk maken deze beide articulaties, die de onderkaak in sagittale richting dentale geleiding verschaffen en eventueel afsteunen en behoeden tegen te sterke caudaalwaartse verplaatsing, een afwezigheid van M₁ sup. mogelijk zonder de natuurlijke selectie te beïnvloeden. Bij de gestreepte hyena's is M₁ sup. fors, hoogst zelden of nooit agenetisch en driewortelig.



Afb. 3. Melkmolaren van een kat; m₄sup. bezit een duidelijke metaconus en drie wortels.

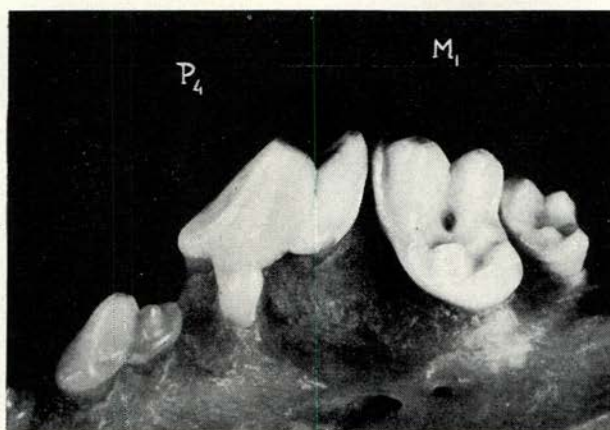


Afb. 4. Melkmolaren van een leeuw; de metaconus van m₄sup. is gereduceerd, het element heeft nog slechts twee wortels.

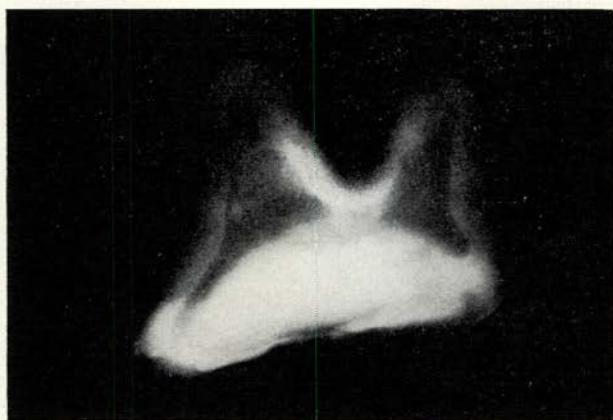
Het melkgebit, dat veelal primitieve kenmerken vertoont die in het permanente gebit reeds verdwenen zijn en dat ons dus een inzicht verschaft in een fylogenetisch ouder stadium, vertoont bij de katachtigen zeer veel overeenkomst met het blijvende gebit. De derde melkmolaar in de bovenkaak is hier de scheurkies, de vierde melkmolaar komt in vorm en positie overeen met de eerste blijvende molaar (afb. 3 en 4). Net als M_1 sup. heeft m_4 sup. een reductie ondergaan, die echter bij de melkmolaar minder ver is voortgeschreden dan bij de blijvende molaar. De kroon van m_4 sup. heeft meer of minder duidelijk de vorm van het primitieve trigon bewaard. Het element is driewortelig (o.a. huiskat, afb. 3) òf het heeft twee wortels, waarbij de vestibulaire wortel buccaal een groeve vertoont, ongetwijfeld een aanduiding van de versmelting van de beide buccale wortels (o.a. leeuw, afb. 4). M_1 sup. breekt door en functioneert vóór m_4 sup. wisselt. Deze volgorde komt bij zoogdieren veel voor. De sagittale dentale geleiding door m_4 sup., respectievelijk M_1 sup., wordt daardoor niet onderbroken tijdens de wisseling.

Van een fylogenetisch ouder stadium van het gebit van de katachtigen geeft ook het gebit van de hond ons een goede indruk, met name uit een stadium vóór de sterke reductie van de molaarrij. De hond neemt binnen de groep van de landroofdieren een centrale plaats in; zijn gebit heeft het karakter van dat van de oorspronkelijke roofdieren vrij goed behouden. (THENIUS & HOFER). Ook hier vinden wij een articulatie, juist als bij de katten, van het mesiale vlak van M_1 sup. met de distale zijde van de scheurkies in de onderkaak. M_1 sup. is driewortelig, de kroon is driehoekig van vorm, het primitieve trigon is nog duidelijk aanwezig (afb. 5).

Uit het gebit van de hond en het melkgebit van de katachtigen blijkt dat de articulatie van M_1 sup. met M_1 inf., zoals wij deze bij de katachtigen vinden, waarschijnlijk al bij primitieve roofdieren aanwezig was. De afbeeldingen 3, 4 en 2 laten voorts, in deze volgorde, een ontwikkeling zien. In afb. 3 heeft de m_4 sup. een duidelijke metaconus distovestibulair en drie wortels. In afb. 4 is de metaconus van m_4 sup. kleiner geworden. Het element heeft nog slechts twee wortels, daar de beide buccale versmolten zijn. De vestibulaire wortel vertoont nog een duidelijke groeve. Ook de scheurkies, m_3 sup., van afb. 4 is duidelijk meer ontwikkeld dan die van afb. 3. Bezien wij tenslotte M_1 sup. op afb. 2, in oorsprong een element met drie knobbels en drie wortels, dan is het wel zeer waarschijnlijk dat hier de metaconus verdwenen is bij de reductie van de molaarrij en dat de distovestibulaire wortel door versmelting is opgegaan in de mesiovestibulaire. M_1 sup. bezit nu nog slechts twee knobbels (para- en protoconus) en twee wortels, één vestibulair, één palatinaal. Het feit dat bij bijna gelijke hoog-



Afb. 5. Deel van de bovenkaak van een hond.



Afb. 6. X-foto van de M₁sup. van een leeuw (buccale zijde links op de foto).

te der beide knobfels, de buccale pulpahoorn veel hoger is dan de palatinale (afb. 6) vormt wellicht een aanwijzing te meer dat de buccale knobbel van M₁ sup. inderdaad de oorspronkelijke knobbel, de paraconus, is (STIEBELING). Het contact van M₁ inf. met de mesiale zijde van M₁ sup. is blijven bestaan als een vermoedelijk nuttige articulatie. M₁ sup. staat niet geroteerd in de kaak, doch heeft met één van zijn oorspronkelijke functies ook zijn oorspronkelijke stand bewaard. Het absolute bewijs voor deze hypothese is door onvoldoende fossiel materiaal niet te leveren.

Gaarne wil ik de heren Dr. L. D. BRONGERSMA, directeur van het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie te Leiden, Dr. M. POLL, conservator aan het Musée Royal de l'Afrique Centrale te Tervuren, Drs. X. MISONNE, conservator aan het Institut Royal des Sciences Naturelles te Brussel en

vooral Drs. P. J. H. VAN BREE, conservator aan het Zoölogisch Museum te Amsterdam alsmede hun medewerkers danken voor de mij steeds verleende hulp en gastvrijheid.

Samenvatting:

- I. De noodzaak van dentale geleiding van en steun aan de onderkaak, het hoogst zelden voorkomen van een agenesie en de aanwezigheid van dezelfde anatomische verhoudingen in het melkgebit maken het waarschijnlijk dat de eerste molaar in de bovenkaak een nuttig deel vormt van het gebit der katachtigen. De mening dat M_1 sup. een onbelangrijk rudiment zou zijn, is waarschijnlijk onjuist.
- II. De anatomie van het melkgebit van de katachtigen en die van het gebit van de hond maken aannemelijk:
 1. dat de articulatie van M_1 sup. met M_1 inf. bij de katachtigen een continuatie van een primitief stadium is en
 2. dat M_1 sup., oorspronkelijk een trigonaal element met drie wortels, een reductie heeft ondergaan waarbij de distovestibulaire knobbel, de metaconus, verdwenen is en de distovestibulaire wortel door versmelting is opgegaan in de mesiovestibulaire wortel.
- III. Dat bij de gevlekte hyena M_1 sup. in meer dan 50 % der gevallen ontbreekt, zonder dat dit de natuurlijke selectie schijnt te beïnvloeden, valt te verklaren uit de andere anatomische verhoudingen in het hyenagebit. Ook bij afwezigheid van M_1 sup. wordt de onderkaak in sagittale richting gesteund en dentaal geleid.

Morphogenesis and function of M_1 superior in the Felidae.

Summary:

- I. The necessity for dental guidance and support of the lower jaw, the rare occurrence of congenital absence and the presence of identical anatomical relations in the deciduous dentition all contribute to the conviction that the first upper molar is a useful part of the dentition of the cats. The opinion that M_1 sup. is an unimportant rudiment does not seem to be correct.
- II. The anatomy of the deciduous dentition of the cats and of the dentition of the dog seems to indicate:
 1. that the articulation of M_1 sup. with M_1 inf. is a continuation of a primitive stage in the cats and
 2. that M_1 sup., which originally possessed three main cusps and three roots, has undergone a reduction resulting in the disappearance of the distovestibular cusp (the metacone) and the distobuccal root, the latter by fusion with the mesio-buccal root.
- III. The fact that in more than 50 % of the cases M_1 sup. is absent in the spotted hyaena seemingly without influence on the natural selection, can be explained from the different anatomical relations in the dentition of the hyaena, sagittal dental guidance and support of the lower jaw being insured in the absence of M_1 sup.

Literatuur:

1. BOER, J. G. DE. De bewegingen der mandibula bij de Carnivoren. Ned. Tijdschr. v. Tandheelk. 67:253-263, 1960.

2. COLYER, F. Variations and diseases of the teeth of animals. London: John Bale, Sons & Danielsson Ltd. 1936 (blz. 64-71).
3. DAVIS, D. D. Masticatory apparatus in the spectacled bear. *Fieldiana Zoology* 37:25, 1955.
4. GONDA, T. Ueber die Reduktionserscheinungen in der Molarenreihe der Katze. *Okagimas folia anat. Japonica* 28:465, 1956.
5. HALL, E. R. Supernumerary and missing teeth in wild mammals etc. *Journ. Dent. Research*, 19: 103-119, 1940.
6. POSSELT, U. Physiology of occlusion and rehabilitation. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1962, (blz. 63).
7. ROMER, A. S. Man and the vertebrates. Pinguin Books Ltd. reprint 1960 (blz. 137).
8. SCOTT, J. H. and SYMONS, N.B.B. Introduction to dental anatomy. Edinburgh and London: Livingstone Ltd. ed. 3, 1961 (blz. 355).
9. STIEBELING, G. Caries-therapie in verband met vorm en plaats der pulpa. *Ned. Tijdschr. v. Tandheelk.* 66:102-107, 1959.
10. TERRA, P. DE. Vergleichende Anatomie des menschlichen Gebisses und der Zähne der Vertebraten. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1911 (blz. 286-289).
11. THENIUS, E. und HOFER, H. Stammesgeschichte der Säugetiere. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer-Verlag, 1960 (blz. 151-153).
12. WEBER, M. Die Säugetiere, Jena: Gustav Fischer Verlag, ed. 2, 1927 (blz. 317-323).

Oosterhamriklaan 35, Groningen.