

## FEUILLETON

## UIT HET VERRE VERLEDEN VII

Trefwoorden: Historie – Bolk. Theorieën van

*Bolk's gebitstheorieën*

Behalve de in de vorige aflevering meer in extenso besproken retardatie- en foetalisatie-theorie – die in zekere zin een overkoepeling van al zijn wetenschappelijke arbeid betekende – heeft Bolk nog aanzienlijk meer groot en baanbrekend werk verricht, dat uitmondde in publikaties, welke terecht roem verwierven. In de eerste plaats zijn te noemen de vergelijkende onderzoeken over het perifere zenuwstelsel van de mens en de antropomorfe apen. Al in zijn studententijd won Bolk met een desbetreffende publikatie een gouden ere-medaille. Daarmee had hij voorgoed de aandacht op zich gevestigd, want reeds in 1898, twee jaar na het behalen van zijn arts-diploma, benoemde de gemeenteraad van Amsterdam hem tot hoogleraar in de anatomie. Op 31-jarige leeftijd werd hij aldus de opvolger van de naar Zürich vertrokken G. Ruge, die hij sinds 1896 als 'assistent' terzijde had gestaan. Zijn inaugurale rede had tot onderwerp: 'De morphotische eenheden van het menselijk lichaam'. Hierin ontvouwd hij zijn theoretische concepties, die voortvloeiden uit zijn waarnemingen betreffende de segmentatie van het menselijk lichaam. Met de onderzoeken daarover was hij in 1892 – d.i. in zijn derde of vierde studiejaar – begonnen. In 1910 vatte hij ze op verzoek van zijn klinische collega's samen in een monografie getiteld: 'De segmentale innervatie van romp en ledematen bij den mensch'.

De segmentale anatomie van Bolk is ook beroemd geworden, te meer omdat hij er tevens zekere teratologische anomalieën (met name sympodie) op verrassende wijze mee heeft kunnen verklaren. Het kan niet de bedoeling zijn van Bolk's desbetreffende inzichten te dezer plaatse ook maar een summier overzicht te geven: dat valt ook ver buiten de competentie van de kroniekschrijver. Hij beperkt zich dus tot de opmerking dat ten aanzien van dit onderwerp in wezen hetzelfde geldt als voor de retardatie- en foetalisatie-theorie: de uitkomsten van latere onderzoeken dwingen tot de erkenning, dat bepaalde aspecten van Bolk's opvattingen – in het bijzonder waar het betreft de pathologie der ontwikkeling – als niet langer houdbaar moeten worden beschouwd, maar van die uitspraak wordt men weerhouden door de uitzonderlijk vindingrijke verklaring die Bolk voor het verschijnsel sympodie heeft gegeven. Trouwens andere aspecten worden voor de clinicus nog van waarde geacht (Nieuwenhuys, 1975).

In januari 1974 is door de Nederlandse Anatomen Vereniging – waarvan Bolk de stichter is – ter gelegenheid van de 100e Anatonadag een 'Bolk symposium' gehouden. Verschillende sprekers belichten bij die gelegenheid de onderscheiden facetten van zijn werk. Opmerkelijk is dat vrijwel allen, onafhankelijk van elkaar, tot gelijklopende conclusies kwamen: zijn theoretische beschouwingen berusten naar huidige inzichten op verkeerde interpretatie van met de middelen van die tijd waargenomen verschijnselen. Hier en daar waren de waarnemingen ook onvolledig of zelfs ronduit fout en ook heeft zijn verbeeldingskracht hem vaak gevoerd tot gevolgtrekkingen, die bij de huidige stand van de wetenschap niet langer kunnen worden aanvaard. Maar het leek wel alsof men dat oordeel met een zekere terughoudendheid uitsprak, met een zekere spijt zelfs, alsof men de mogelijkheid niet uitsloot dat latere onderzoeken aan het licht zouden brengen, dat men zijn huidige meningen alsnog moet herzien. Zo groot is nog de bewondering voor Bolk's geniale gedachtenvlucht, die nog zo geheel past in zijn tijd.

Ook zijn onderzoeken over de kleine hersenen van de zoogdieren, tussen de jaren 1902 en 1908, culminerend in een monografie: 'Das Cerebellum der Säugetiere' heeft veel bewondering gewekt wegens hun grote betekenis voor de vergelijkende anatomie, maar niet minder voor de neuro-fysiologie en de klinische neurologie. De waardering voor zijn wetenschappelijke verdiensten was dan ook algemeen, getuige het feit dat de universiteit van Leiden hem in 1905 het eredoctoraat verleende en dat verschillende wetenschappelijke onderscheidingen hem ten deel vielen.

Voor de tandheelkunde is het van betekenis, dat Bolk met zijn gebitstheorieën in wetenschappelijke kring ook zeer de aandacht heeft getrokken, al moeten daarbij evenzeer de reserves in aamerking worden genomen, die in het vorenstaande zijn genoemd. Zijn in een vorige aflevering al besproken odontologische verzameling (pag. 151) heeft hem geïnspireerd tot antropologische gebitsstudies, waaromtrent de eerste publikaties teruggaan tot het eerste decennium van de twintigste eeuw. Zo verscheen in het Tijdschrift voor Tandheelkunde van 1906 (pag. 65-77) een stuk, getiteld: 'De betrekking tusschen de tandformulen der platyrrhine en katarrhine primaten'. Voor zover uit zijn 260 nummers tellende bibliografie is na te gaan, is dit zijn eerste publikatie op dat gebied. Wat hem overigens tot de studie van de antropologie van het gebit heeft gebracht, laat zich moeilijk achterhalen. Vermoedelijk heeft dit zijn aandacht

getrokken doordat hij in de eerste jaren van zijn wetenschappelijke activiteit zoveel menselijke en primatenschedels voor vergelijkend onderzoek op ander terrein met grote nauwgezetheid heeft bestudeerd. Het is goed daarbij te bedenken, dat alle genoemde gebieden voor Bolk samenhangen en dat zij alle te maken hebben met zijn intensieve pogingen om een verklaring te vinden voor het ontstaan van de menselijke vorm: al zijn onderzoeken uit de eerste kwarteeuw van zijn loopbaan leken wel voorstudies tot het concept van zijn retardatie- en foetalisatie-theorie.

In het onderstaande wordt nu eerst een overzicht gegeven van Bolk's gedachten over het ontstaan van het primatengebit uit dat van lagere vormen (dimeertheorie); daarna zal nog iets worden gezegd over zijn inzichten betreffende de numerieke variaties van het menselijke gebit.

*Dimeertheorie*

Voor een goed begrip van de afstamings-theorie van het primatengebit, die Bolk in de jaren vóór de Eerste Wereldoorlog opstelde en die als dimeertheorie in zijn Odontologische Studien van 1913 en 1914 is neergelegd, lijkt het nuttig eerst de fundamentele kenmerken van het reptielgebit en het primatengebit tegenover elkaar te stellen:

*Reptielgebit:*

*Homodont:* gelijkvormigheid der elementen;  
*Haplodont:* eenvoudige kegelvorm der elementen;  
*Polyfyodont:* elk element wordt na een korte functionele periode door een nieuw vervangen: er zijn dus vele generaties;  
*Groot aantal elementen in lange kaken.*

*Primatengebit*

*Heterodont:* ongelijkvormigheid der elementen;  
*Plexodont:* samengestelde vormen;  
*Difyodont:* er zijn ten hoogste twee generaties: een temporair en een blijvend gebit;  
*Beperkt aantal elementen in relatief korte kaken.*

Wanneer men van de stelling uitgaat dat de zoogdieren, dus ook de primaten en de mens, uit reptielachtige voorouders zijn ontstaan, dan is er ook reden aan te nemen, dat de heterodonte, plexodonte elementen der primaten uit de homodonte, haplodonte tanden der reptielen zijn geëvolueerd. Daarbij kan men zich twee tegengestelde ontwikkelingsgangen denken:

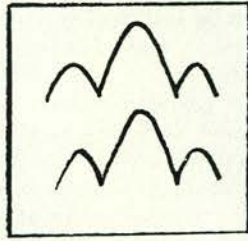
1. *Versmelting of concrescentie* van de kiemen der haplodonte tanden, naar aanleiding van een geleidelijke verkorting der kaken. Deze versmelting zou dan zowel in longitudinale als in transversale richting moeten hebben plaatsgehad; hierdoor zou tevens het beperkte aantal zijn te verklaren. Van deze gedachte zijn de Duitse onderzoekers Röse en Kükenthal in de jaren negentig van de vorige eeuw uitgegaan en daarop is hun concrescentie-theorie gebouwd. Deze is later onhoudbaar gebleken: van een kiemversmelting in longitudinale richting kan al helemaal niet worden gesproken.

2. *Differentiatie*, in die zin, dat uit de enkelvoudige cuspis van de haplodonte tand zich in de loop van de evolutie zijspitsen, eveneens zowel in longitudinale als in transversale richting zijn gaan ontwikkelen. Door modificatie van de spitsen zouden de knobbels der plexodonte primatenmolaren zijn ontstaan. Dit is, zeer in het kort, de gedachtengang, die wordt gehuldigd door de aanhangers van de differentiatie-theorie, de oudste der gebitstheorieën, in beginsel van de Amerikaanse paleontoloog Cope (1878), later aangevuld en gemodificeerd door onderzoekers als Osborn, Scott, Simpson, Gregory en vele anderen. Deze theorie heeft zich tot op heden als enige bruikbare werkhypothese weten te handhaven. Zij heeft echter ook haar zwakke zijden. Eén daarvan is dat nagenoeg alle aandacht uitgaat naar de postcaniene elementen: de fronttanden blijven vrijwel geheel buiten beschouwing. Een tweede zwakke punt is, dat met de wortelformatie altijd weinig rekening is gehouden.

Dit maakt het begrijpelijk dat naar een meer universele verklaring werd gezocht, dus één die voor het gebit als geheel zou gelden. Het blijft een grote verdienste van Bolk, dat hij een zodanige verklaring heeft gevonden, ook al hebben latere bevindingen hem in het ongelijk gesteld. Zijn *dimeer-theorie* bergt principes uit beide eerder genoemde theorieën in zich, want zij kent zowel het begrip *differentiatie* als het begrip *concrascentie*. Alleen geeft de term *concrascentie* Bolk's inzichten niet exact weer. Hij spreekt liever van *concentratie*: wij zullen aanstonds zien waarom.

De dimeer-theorie gaat nl. uit van de gedachte dat *elk* primatenelement (en in feite elk zoogdier-element) – ongeacht welke plaats het in de gebitsrij inneemt – is voortgekomen uit transversale (d.i. vestibulo-orale) concentratie van twee elementen of *odontomeren* tot een *dimeer* produkt. Elk van die odontomeren is homoloog met een primitieve *driespitsige* reptieltand. Binnen dit dimere produkt vertegenwoordigen zij daarvan twee generaties: een oudere, vestibulaire, d.i. het *protomeer* en een jonger, meer binnenwaarts gelegen en in ontwikkeling

enigszins achtergebleven *deuteromeer*. Afb. 1 toont hiervan een schema; tevens geeft dit Bolk's opvatting weer, dat de elementen producten zijn van een goed afgegrensde matrix. Bij het ontstaan van een primatenelement laat nl. deze matrix tegelijkertijd twee geconcentreerde tandgeneraties ontstaan. Zij zijn niet met elkaar versmolten: zij hebben zich eenvoudig ruimtelijk niet van elkaar gescheiden (Odontologische Studien II, pag. 124-125).



Afb. 1. Schematische voorstelling van twee in de matrix van elke primatentand geconcentreerde odontomeren.



Afb. 2. Premolaar van de halfaap *Stenops gracilis* met 6 cuspes, in overeenstemming met het diagram in afb. 1 (naar Bolk).

Er is dus in meer dan één opzicht verschil met de differentiatie-theorie van Cope c.s., want in de genoemde concentratie zijn de onderscheidende cuspes – in het meest geprononceerde geval dus zes (afb. 2) – al op voorhand aanwezig, terwijl zij volgens de theorie van Cope c.s. in de loop van de evolutie uit een éénspitsige reptieltand zijn gedifferentieerd. Want volgens de aanhangers van die theorie is de *éénspitsige* tand de meest primitieve en niet de *driespitsige*, zoals Bolk wil. Volgens Bolk zou nl. de éénspitsige tand van de recente reptielen door reductie van de beide zijspitsen zijn ontstaan.

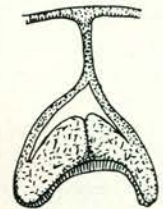
Afb. 1 toont slechts het grondpatroon van een primatenelement: twee opeenvolgende generaties van het triconodonte reptielgebit (dat immers polyfyodont is) zijn daarin geconcentreerd. In *elk* primatenelement – hetzij incisief, hetzij molaar – moet dus iets van dat grondpatroon zijn terug te vinden. Wij zullen aanstonds zien hoe Bolk zich dat voorstelt.

Eerst echter de vraag of deze zogeheten concentratie van twee triconodonte elementen louter een gedachtenpinsel is.

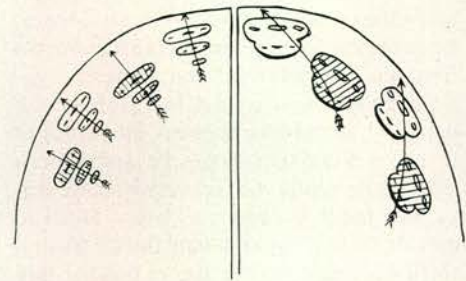
Neen, zegt Bolk: deze hypothese wordt door verschillende odontogenetische waarnemingen gesteund (afb. 3):

1. Er bestaat volgens hem bij de primaten een dubbele verbinding van het tijdens de embryonale ontwikkeling gevormde glazuurorgaan met de oorspronkelijke tandlijst, waaraan dat glazuurorgaan ontsproten is. Deze dubbele verbinding: een mediane en een laterale epitheelstreng, zou een duidelijke afspiegeling zijn van de dimere aanleg van een primatenelement. 2. In het centrum van het glazuurorgaan vond Bolk bovendien het zgn. 'glazuurseptum' en de 'glazuurnavel', die een duidelijke scheiding tussen het vestibulair gelegen protomeer en het deuteromeer aan de linguale zijde tonen.

Bij de door hem onderzochte reptielen en andere lagere werveldieren vond hij daarentegen dat het glazuurorgaan enkelvoudig (monomeer) wordt aangelegd: een naar zijn mening essentieel verschil dus, dat hij dan ook mede als bewijs voor de juistheid van zijn stelling heeft gehanteerd.



Afb. 3. Glazuurorgaan van een primate, met mediane en laterale glazuurstreng, glazuurseptum en glazuurnavel (naar Bolk).



Afb. 4. Generatiewisseling bij reptielen (links) tegen rijenwisseling bij primaten (rechts); (naar Bolk).

Er is echter nog een ander principieel onderscheid tussen reptielgebit en primatengebit te maken, een onderscheid, dat rechtstreeks uit de genoemde dimerie voortvloeit, en dat betreft de *tandwisseling*. Afb. 4, ontleend aan Bolk's Odontologische Studien, maakt dit duidelijk. Naast elkaar zijn afgebeeld de tandwisseling van de reptielen en die van de primaten, zoals Bolk zich deze heeft gedacht. Bij de reptielen heeft de wisseling plaats in die zin, dat – in schier eindeloze reeks – de verschillende generatie van één tandfa-

milie elkaar opvolgen. Echter, uit het feit dat twee van die generaties in één primatenelement zijn uitgekristalliseerd, volgt al dat bij de primaten niet langer sprake kan zijn van een generatiewisseling. Die bron is als het ware opgedroogd. Hoe ligt de situatie bij de primaten dan?

Die hangt – aldus Bolk – samen met de omstandigheid, dat het reptielgebit in wezen tweerijig is: één in aanleg meer buitenwaarts gelegen rij: de *exostichos*, is te onderscheiden van een meer binnenwaarts gelegen rij: de *endostichos*. Omdat echter de elementen van de *endostichos* – dank zij voldoende ruimte in de relatief lange kaken van de reptielen – tussen die van de *exostichos* inschuiven, ontstaat schijnbaar één rij. In beginsel zijn het er echter twee. Welnu, naar analogie daarvan acht Bolk de tandwisseling bij de primaten een wisseling van rijen en niet van generaties. Dat wil zeggen: het temporaire gebit der primaten representeert de *exostichos* der reptielen en het blijvende gebit der primaten de *endostichos* der reptielen. Afb 4, ontleend aan Bolk's werken, brengt een en ander in beeld, ook met betrekking tot de topografische verhoudingen: de elementen van het blijvende gebit dienen zich altijd enigszins distolinguaal van de temporaire voorgangers aan. Deze ontwikkelingsgang is het gevolg van de sterke verkorting van de primatenkaak ten opzichte van die der reptielen: deze staat niet meer toe dat beide rijen tegelijkertijd functioneren; zij moeten dat na elkaar doen. Bolk kent dus aan de kaakverkorting een belangrijke invloed toe, doch deze betreft niet een omvorming van individuele elementen: zij heeft het gebit als geheel tot onderwerp (Odontologische Studien I, pag. 111).

In deze gedachtengang is dus een zeker vertragsproces verdisconteerd: het melkgebit der primaten (en speciaal dat van de mens) functioneert veel langer dan de afzonderlijke generaties van een tandfamilie der reptielen. Het is alsof Bolk hier al preludeert op de retardatiegedachte. Toch werden de Odontologische Studien al in 1913-1914 gepubliceerd en de volledige retardatie- en foetalisatietheorie pas in 1926. Het blijkt steeds weer dat men, om de grootheid van Bolk te kunnen peilen, eigenlijk al zijn werken in één groot verband moet zien.

Nu in het kort de toetsing van de theorie aan de werkelijke toestand bij de menselijke elementen. Uitgangspunt van de dimerie – zoals Bolk die zag – is het prototype van een primatenelement, d.w.z. de concentratie van twee driespitsige odontomeren. Bolk heeft hiervoor een eenvoudige formule opgesteld, nl.

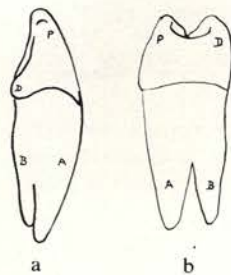
$$\frac{1 \quad P \quad 2}{3 \quad D \quad 4}$$

waarin P en D de hoofdspitsen van proto- resp. deuteromeer en de cijfers 1 t/m 4 de zijspitsen voorstellen. Afb. 2, ontleend aan Bolk's desbetreffende publicatie, toont dat dit prototype bij het halfaapje *Stenops gracilis* nog wordt aangetroffen. De grondformule past echter niet onveranderd op de menselijke elementen, die bovendien in verband met hun functie nog een modificatie van spitsen tot knobbels, resp. snijranden hebben ondergaan. Afgezien echter van dit laatste worden afwijkende vormen door Bolk verklaard uit reductie van de zijspitsen en . . . uit differentiatie van de hoofdspits, want aan het begrip differentiatie ont kwam Bolk niet.

Zo geldt voor de menselijke *snijtanden*, dat van vestibulaire gezien – tenminste bij nog jonge, niet afgesleten elementen – drie banen zijn waar te nemen, gescheiden door randtubercula (afb. 5). Het geheel beantwoordt aan de formule 1 P 2. Aan de linguale zijde wordt het deuteromeer D gevormd door het tuberculum dentis. De zijspitsen 3 en 4 zijn gereduceerd, maar niet zelden manifesteren zij zich toch nog wel.



Afb. 5. I<sub>1</sub> superior van de mens.



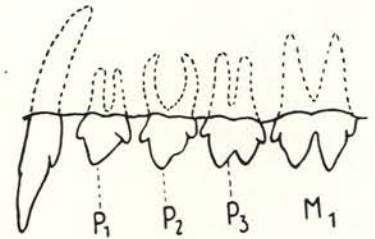
Afb. 6. a. C inferior.  
b. P<sub>1</sub> superior van de mens.

De *cuspidaten* en de *premolaren* zijn vereenvoudigd tot de formule

$\frac{P}{D}$ : vooral bij de premolaren met hun enkelvoudige vestibulaire en linguale knobbels komt deze duidelijk naar voren. (afb. 6).

Voor de *bovenmolaren* komt Bolk op grond van vergelijkende morfologisch onderzoek tot de volgende opvatting: de hoofdknobbel P heeft zich op den duur gedifferentieerd tot twee knobbels: een mesiale P-anterior en een distale P-

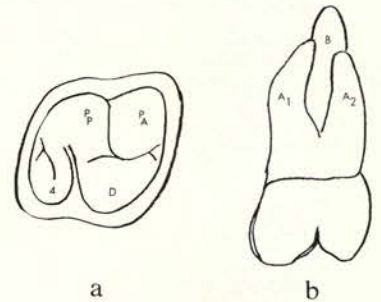
posterior. Heel fraai demonstreert Bolk dit aan de halfaap *Galago*, waarbij men de differentiatie van P<sub>2</sub> tot M<sub>1</sub> geleidelijk sterker ziet opkomen (afb. 7). De zijspitsen 1 en 2 zijn bij deze halfaap nog aanwezig, maar bij de mens zijn zij geheel gereduceerd.



Afb. 7. Differentiatie van de knobbel P tot P<sub>a</sub> en P<sub>p</sub> in de bovenpremolaren en M<sub>1</sub> superior bij *Galago senegalensis* (naar Bolk).

De deuteromere hoofdknobbel D ondergaat deze differentiatie niet, maar wel ontwikkelt de zijspits 4 zich tot een knobbel van gelijk hoogte als D. De formule voor de kronen der menselijk bovenmolaren luidt dus

$$\frac{P_a \quad P_p}{D \quad 4}$$



Afb. 8. Menselijke blijvende bovenmolaar. a. knobbel- b. wortelformatie.

En het tuberculum van Carabelli dan? zal men vragen. Wel, daarvoor heeft Bolk ook een sluitende verklaring. In het voorgaande is gesteld, dat in het algemeen twee odontomeren in het primatenelement zijn geconcentreerd. Het is echter geen principe dat van het polyfyodonte reptielgebit (zie pag. 260) altijd slechts twee generaties zich in het primatengebit zouden manifesteren. Het is heel wel denkbaar dat in een primatenelement zich een derde generatie heeft gevormd, uit de aard der zaak ook weer binnen de matrix van dat element. Welnu, volgens Bolk is de knobbel van Carabelli, die zo veelvuldig aan bovenmolaren voorkomt, het bewijs van zulk een manifestatie. Hij symboliseert haar met de letter T (*tritomeer*). Natuurlijk is ook dit derde odontomeer te herleiden tot een primitieve driespitsige reptielant. Dat blijkt dan ook uit het feit dat ook de knobbel van Carabelli

dikwijls zijknobbeltjes toont, die kunnen worden aangeduid met de cijfers 5 en 6. De volledige formule zou dan dus luiden als is aangegeven in afb. 9a. Zelfs is het mogelijk dat T de oorzaak is van differentiatie van D in Da en Dp, zoals D op zijn beurt P heeft geïnduceerd tot differentiatie in Pa en Pp (zie afb 9 b).

$$\begin{array}{c} 1 \text{ Pa Pp } 2 \\ \hline 3 \text{ D } 4 \\ \hline 5 \text{ T } 6 \end{array} \quad \begin{array}{c} \text{Pa Pp} \\ \hline \text{Da Dp } 4 \\ \hline 5 \text{ T } 6 \end{array}$$

Afb. 9. Mogelijke tandformules voor bovenmolaren met tuberculum van Carabelli.

Wat de wortels van de bovinelementen betreft, ook hiervoor biedt de dimeertheorie in beginsel een redelijke oplossing. Elk van de oorspronkelijke driespitsige krooncomponenten, P en D, zou nl. op één wortel rusten, door Bolk aangeduid met de symbolen A en B. Nu bezitten de menselijke fronttanden weliswaar slechts één wortel, maar door een overlangse groef op de zijvlakken wordt de oorspronkelijke differentiatie teruggevonden. Soms (b.v. bij C inferior) wordt deze differentiatie zelfs duidelijk manifest in het ontstaan van twee wortels: een vestibulaire en een linguale (afb. 6a).

Bij de bovenmolaren, waar, zoals wij zagen, het protomeer zich in longitudinale richting heeft gedifferentieerd tot Pa en Pp, zou de protomere wortel A dit voorbeeld hebben gevolgd: aldus ontstonden A<sub>1</sub> en A<sub>2</sub>. Dit was een functionele aanpassing: de naast de grijpactie allengs tot ontwikkeling komende maalactie maakte – vooral in de molaarstreek – een steviger bevestiging in de kaken nodig.

Voor het altijd wat achterblijvende deuteromeer bleef één wortel: B, voldoende, zodat voor de bovenmolaren de wortel-formule

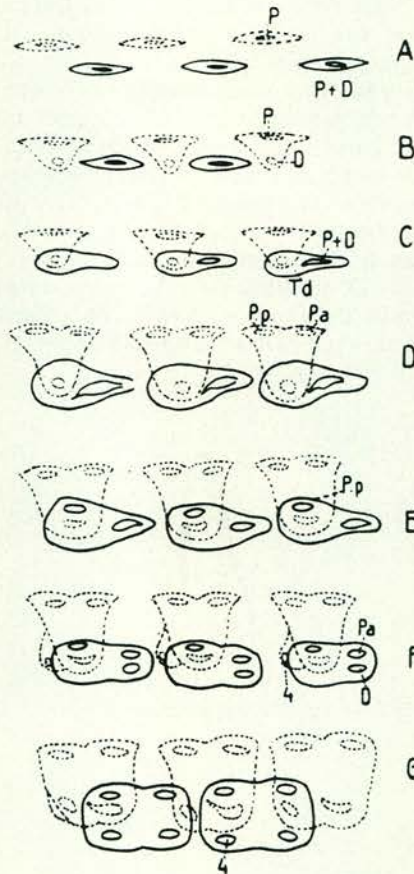
$$\frac{A_1 - A_2}{B}$$

geldt (afb. 8b).

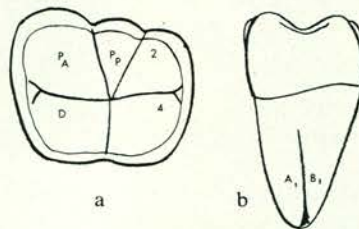
Het feit dat Bolk in zijn theorie de wortels als gelijkwaardige partners van de kronen betrok en er ook een redelijk aandoende verklaring voor gaf, lijkt een belangrijk winstpunt voor deze theorie, want – zoals gezegd – in de andere theorieën worden deze veronachtzaamd.

De ondermolaren kostten Bolk echter meer hoofdbreken. Hij kwam tot de overtuiging dat deze fylogenetisch een enigszins andere ontwikkelingsgang moesten hebben doorgemaakt dan de gelijknamige bovinelementen. De oorzaak daarvan zou zijn gelegen in het zich steeds meer ontwikkelende deuteromeer (dus D4) van de bovenkiezen. Als gevolg van mechanische oorzaken – en wel in het bijzonder doordat in een hogere ontwikkelingsfase de elementen van het bovengebitt bij het sluiten van de mond niet langer tussen

maar buiten die van het ondergebit kwamen te liggen – werd het deuteromeer van de bovinelementen alternerend tussen twee onderelementen gevat. De hieruit ontstane wrijving deed op den duur aan de onderelementen een distale uitstulping ontstaan. Dit is het talonid uit de theorie van Cope c.s. en Bolk nam dit begrip met de naam talonid in zijn theorie over. Afb. 10 brengt de gang van zaken schematisch in beeld. Al met al ziet Bolk dus een concentratie in transversale richting en een differentiatie in longitudinale richting.



Afb. 10. Schematische voorstelling van de ontwikkeling van het talonid (Td) van de ondermolaren bij de primaten (naar Bolk).



Afb. 11 M<sub>1</sub> inferior van de mens. a. kroon en b. wortel.

Bolk beschouwt dus de ondermolaren als te zijn opgebouwd uit een oorspronkelijk mesiaal deel en een later ontstaan, distaal talonid. Maar – en hier wijkt hij weer van Cope c.s. af – in beide delen zijn de protomere en de deuteromere component voorhanden. Men neme als voorbeeld M<sub>1</sub> inferior van de mens (afb. 11). Het mesia-

le deel bevat de hoofdknobbels P en D, waarvan P zich weer heeft gedifferentieerd tot Pa en Pp; het distale deel (het talonid dus) bevat de zijknobbels 2 en 4. In de rangschikking van de wortels der ondermolaren – die immers nogal afwijkt van die der bovenmolaren – komt dit nog duidelijker tot uiting. Daar vindt men nl. alleen een mesiale en een distale wortel. Ook daar dus een scheiding tussen een oorspronkelijk mesiaal deel en een talonid. Dat laatste rust dan op een eigen, distale wortel. Maar in elk van beide wortels is weer een protomere en een deuteromere component herkenbaar, met name in de afgeplatte, mesiale wortel, die bovendien vaak twee wortelkanalen telt: een vestibulair en een linguaal kanaal. De naar Bolk's inzichten opgestelde wortel-formule moet dus luiden:

(afb. 11b).

De dimeertheorie, vrucht van langdurig onderzoek en nauwgezette overdenking is – het valt niet te ontkennen – ingenieus bedacht. Niet alleen vinden alle elementen van het primatengebitt er een plaats in – 'die Äquipotenz der Zahnanlagen' (Odontologische Studien II, pag. 30) – maar ook aan de ontwikkelingsgang van de wortels is ruim aandacht besteed. En Bolk's beschouwingen lijken alleszins plausibel, ook al door de meeslepende, ja dwingende kracht, waarmee hij, gesteund door tal van argumenten en voorbeelden, zijn betoog opbouwt.

Toch kan men zich niet aan de indruk onttrekken, dat het geheel iets geconstrueerd heeft, alsof de gedachtengang al vooruitliep op embryologische, vergelijkend-anatomische en paleontologische bevindingen, die er later – soms niet zonder moeite – moesten worden ingepast. Thans, meer dan 60 jaar later, wordt de theorie als volkomen ongeldig afgewezen. Er zijn sindsdien natuurlijk veel meer paleontologische gegevens bekend geworden; die deden haar steeds meer afbreuk. Zo zijn er b.v. geen aanwijzingen dat bij de primitieve reptielen triconodonte elementen primair waren: veeleer is gebleken dat de éénspitsige elementen als zodanig moeten worden beschouwd. Trouwens, de uit de jaren tachtig der negentiende eeuw stammende differentiatie-theorie gaat daar al van uit. Doch afgezien daarvan: als wij afbeelding 4 nog eens bezien, dan blijkt dat volgens Bolk's theorie het protomeer van de blijvende elementen ouder moet zijn dan het deuteromeer van de voorafgaande temporaire elementen, en dat is moeilijk vol te houden. Zo zijn er verschillende argumenten, die tegen de juistheid van de theorie pleiten. Maar alweer, zij getuigt van een bewonderenswaardige verbeeldingskracht.

(wordt vervolgd)