

DE EVOLUTIE VAN HET ONDERMOLAARPATROON EN OVERBLIJFSELEN VAN HET TRIGONID BIJ DE MENS (I)

C. A. W. KORENHOF

Uit de vakgroep Prothetische tandheelkunde van de rijksuniversiteit te Utrecht.

Trefwoorden: Paleontologie – Tand-anatomie – Evolutie

Inleiding

De differentiatie in het molaarpatroon

Sedert Cope's (1883 a en b) ontdekking van 'the law of trituberculy', zoals zij door Osborn (1907) genoemd werd, is deze zogenaamde wet het meest algemeen aanvaarde deel van de (tri)tuberculair-sectoriale of differentiatietheorie van het gebit. Deze wet behelst het standpunt dat de morfologie van veel, zo niet alle, zoogdiermolaren evolutionair is af te leiden van een driehoekig-drieknobbelig stadium. Dit is ontstaan uit een rechtlijnig, mesio-distaal gericht knobbelpatroon dat in het Trias en Jura ontwikkeld werd in het reptielengebit uit een haplodont, één-knobbelig stadium (protoconus, resp. protoconid^{*)}). Zie afbeelding 1. De laterale knobbels zijn de paraconus (resp. paraconid) aan de mesiale zijde, de metaconus (resp. metaconid) aan de distale zijde.

Op deze wijze ontstaat een reeks in elkaars verlengde geplaatste mesio-distaal gerichte kammen van knobbels en verbindingslijsten met een duidelijke knipschaarfunctie (afb. 2 en 3). Langs minstens drie verschillende wegen is hieruit het drieknobbelige trigonodonte stadium ontstaan, waarbij nu dus driehoekige patronen gevormd worden, zowel in de boven- als ook in de onderkaak. Afbeelding 4 geeft schematisch twee verschillende wijzen aan waarop de trigons kunnen zijn ontstaan: circumductie der laterale knobbels of het opgroeien van de laterale knobbels aan de hellingen van de protoconus, dus direct in een driehoekige formatie.

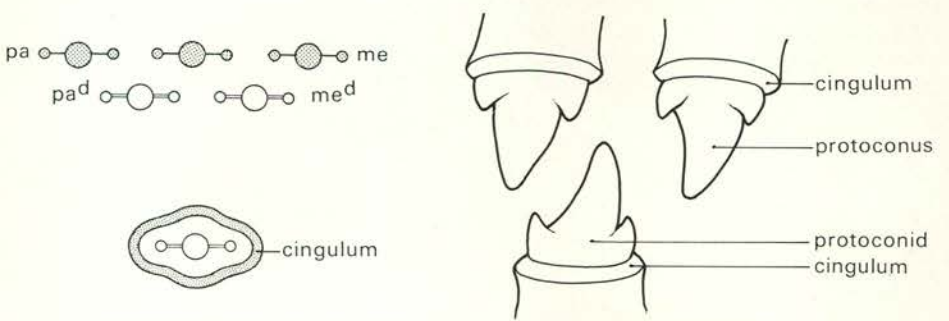
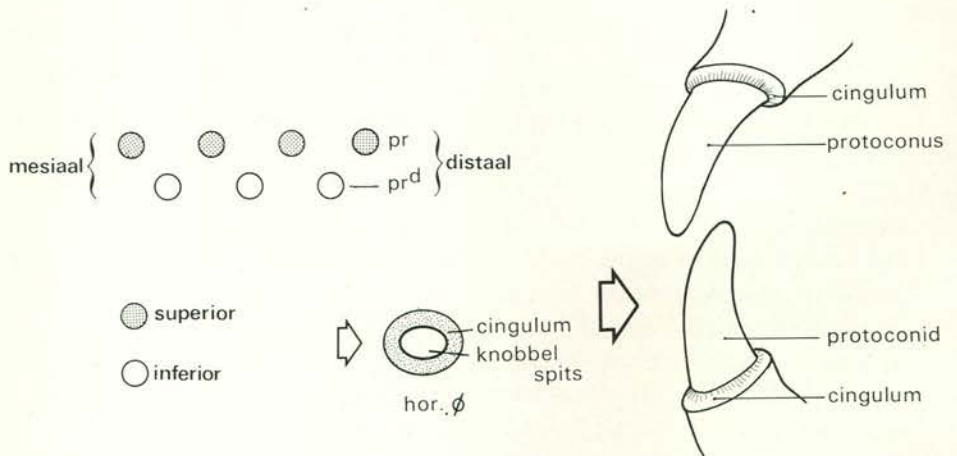
Het knipschaarmechanisme wordt daarbij principieel verbeterd. Immers, niet alleen is door de driehoekige configuratie van scherpe verbindingskammen tussen de knobbels de lengte van het totale snijdende blad vermeerderd, maar ook wordt een efficiëntere functie verkregen door het verschil in richting der kammen (afb. 5). Er is echter nog geen echte occlusie; de elementen van boven- en onderkaak schuiven langs elkaar en rusten niet duidelijk op elkaar bij gesloten kaken.

Pas wanneer het distale cingulum

Samenvatting

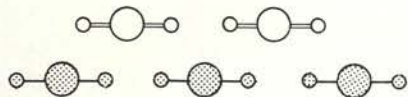
Bij Trinil op Java werd een groot aantal vroeg middeleeuwse Maleise menselijke gebitselementen gevonden. Een gedeelte van dit materiaal bestond uitsluitend uit uitstekend geconserveerde glazuurkappen der kronen. Dentine en cement waren verdwenen ten gevolge van een onbekende factor in de tropische grond van de betreffende begraafplaats. In een aantal andere gevallen waren de dentineresten zo gedisintegreerd, dat ze gemakkelijk uit de glazuurkappen konden worden geprepareerd zonder deze te beschadigen. Het bijzondere van dit materiaal nu was dat de anatomie van het glazuurdentinegrensvlak aan de binnenzijde bestudeerd kon worden en morfologisch kon worden vergeleken met de configuratie van het orale glazuropervlak. Met dat doel werden afdrukken gemaakt van de binnenzijde van de glazuurlaag die, na te zijn uitgegoten, resulteerden in duplicaten van de (verloren gegane) dentinekronen ('endocasts'). In een tweetal artikelen zal van deze studie verslag worden gedaan.

Afb. 1. Het haplodonte gebitsstadium (midden-eind Paleozoicum). Eén spitse knobbel met basale band (cingulum). Pr = protoconus, pr^d = protoconid.

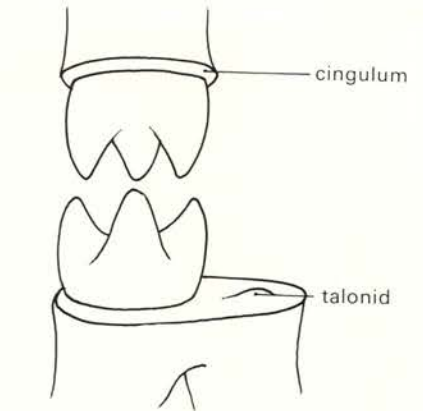
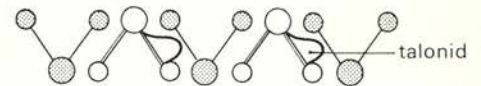
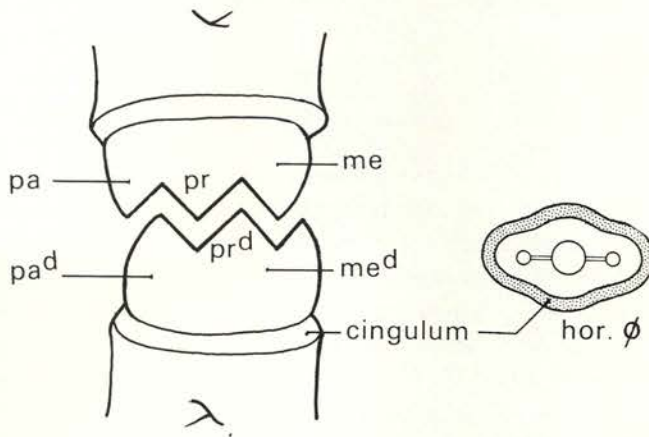


Afb. 2. Het protodonte stadium (Perm-Trias). Beginnende ontwikkeling van laterale knobbels. Pa = paraconus, me = metaconus, pa^d = paraconid, me^d = metaconid.

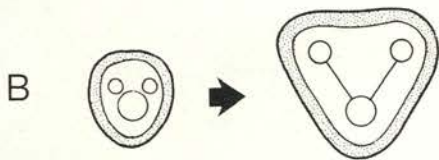
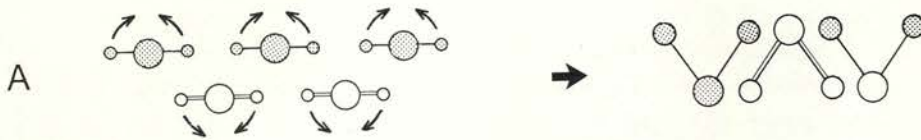
^{*)} De uitgang -id staat voor de nomenclatorische aanduiding in de onderkaak.



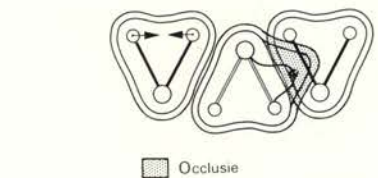
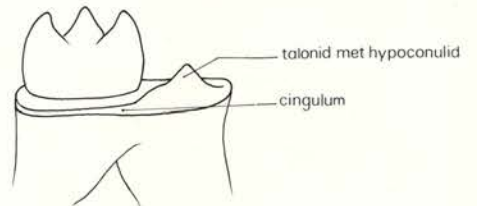
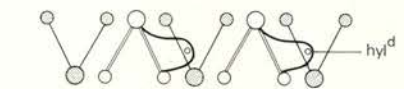
Afb. 3. Het triconodonte stadium (Trias-Jura). Laterale knobbels volledig ontwikkeld. Rechthoekig, mesio-distaal gericht patroon van knobbels en verbindingskammen. Primitieve snijfunctie.



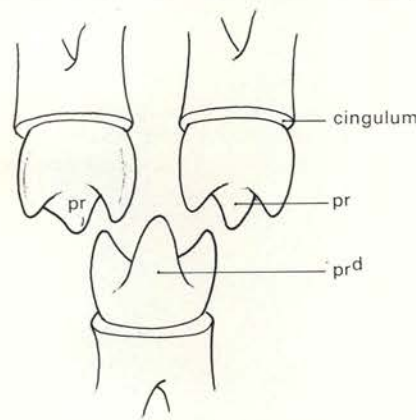
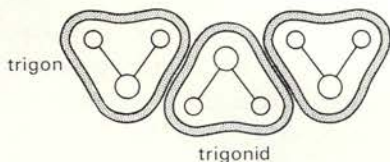
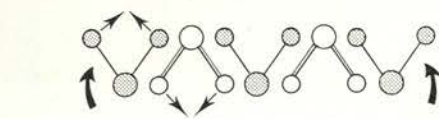
Afb. 6. Beginnende formatie van een hiel (talonid) uit het cingulum der onderkaaksmolaren (Jura). Eerste begin om te komen tot een kraak- of pletfunctie.



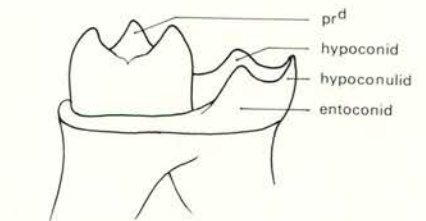
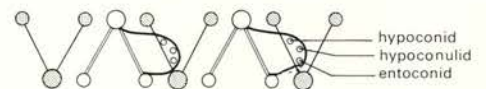
Afb. 4. Circumductie der laterale knobbels (A) en direct in driehoeksformatie opgroeiende trigonodontie (B) als twee mogelijkheden om te komen tot een triangulair patroon (Jura).



Afb. 7. De vorming van een vierde knobbel, geleverd door het talonid (Krijt). Ontstaan van occlusaal antagonistisch contact. Hyl^d = hypoconulid.



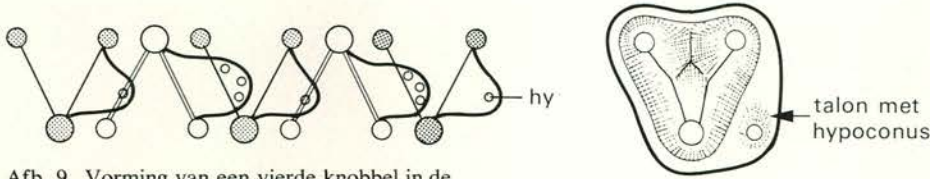
Afb. 5. Het trituberculair-triconodonte stadium (Jura). Driehoekige formatie van knobbels en verbindende lijsten. Verbeterde snijfunctie. Nog geen echte occlusie.



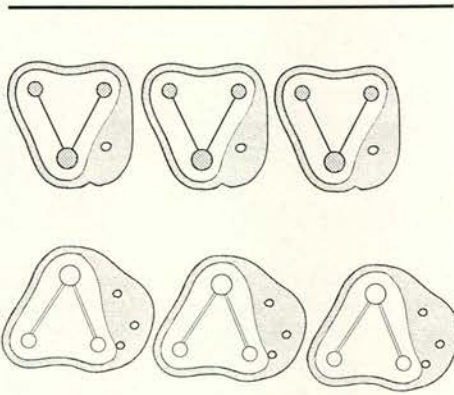
Afb. 8. Op de uitgegroeide hiel vormen zich nog twee knobbels, zodat de ondermolaar nu zesknobbelig is geworden (Paleoceen). Vergeerde kraak- of pletfunctie.

zich in de onderkaak verbreedt tot een echte hiel (talonid) ontstaat in het Jura-tijdvak voor het eerst occlusie in de lijn die naar hogere gewervelden, inclusief de mens, loopt (afb. 6 en 7). Op deze hiel ontstaan tenslotte

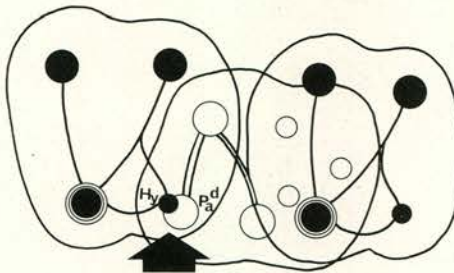
drie knobbels, zodat de onderkaaksmolaren nu in principe zesknobbelig zijn geworden (afb. 8). Doordat in de bovenkaaksmolaren eveneens een hiel (talon) uit het distale cingulum ontstaat (afb. 9), waarop zich een



Afb. 9. Vorming van een vierde knobbel in de bovenkaaksmolaren uit het cingulum (Boven Paleoceen). Hy = hypoconus.

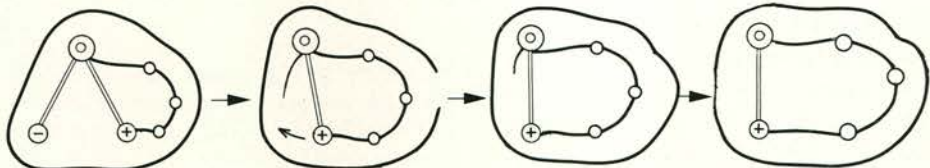


Afb. 10. Schematische voorstelling van de vierknobbelige bovenmolaar en de zesknobbelige ondermolaar (Boven Paleoceen). De van het basale cingulum afgeleide delen zijn gestippeld weergegeven.



Afb. 11. Occlusale relatie tussen twee bovenmolaren en één ondermolaar. De vierde knobbel in de bovenkaak (hypoconus) komt in positioneel conflict met het paraconid in de onderkaak (bij de pijl). Hy = hypoconus, pa^d = paraconid.

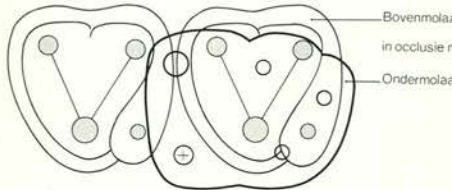
Afb. 12. Structurele stadia bij het verlies van de paraconid in de onderkaaksmolaren, waardoor de oorspronkelijke vijfknobbelige molaar bij de mens ontstaat (Eoceen). - = verdwijnende paraconid; + = toekomstige mesiolinguale metaconid.



vierde hoofdknobbel ontwikkelt (de hypoconus), ontstaat tenslotte occlusaal conflict met het paraconid in de onderkaak, waardoor dit verdwijnt, althans in de lijnen die naar herbivoren en omnivoren leiden^{*)}. Zie afbeelding 10 en 11. Met het paraconid verdwijnt ook de voorste lijst van het trigonid en het metaconid, als oorspronkelijk distale knobbel van het trigonid, schuift naar mesiaal op (zie afb. 12). Daardoor alterneert de huidige mesio-linguale knobbel der ondermolaren normaliter zo fraai met de disto-palatinale knobbel van één molaar en de mesio-palatinale knobbel van de volgende molaar in de bovenkaak (afb. 13).

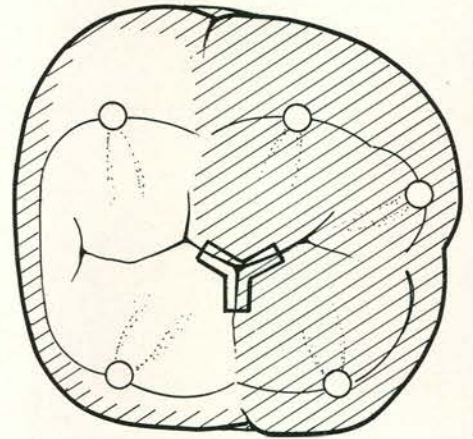
De vraag rijst nu of delen van deze lijst nog teruggevonden kunnen worden in het menselijk gebit en zo ja, of er een correlatie is tussen de frequen-

^{*)} Bij carnivoren daarentegen ontwikkelt zich de hypoconus niet, en wordt het paraconid juist een intrinsiek onderdeel van de ondermolaren en premolaren, vooral in de scheurkies (M₁).



Afb. 13. Occlusale relatie na verlies van het paraconid en mesiale migratie van de metaconid (mesio-linguale knobbel).

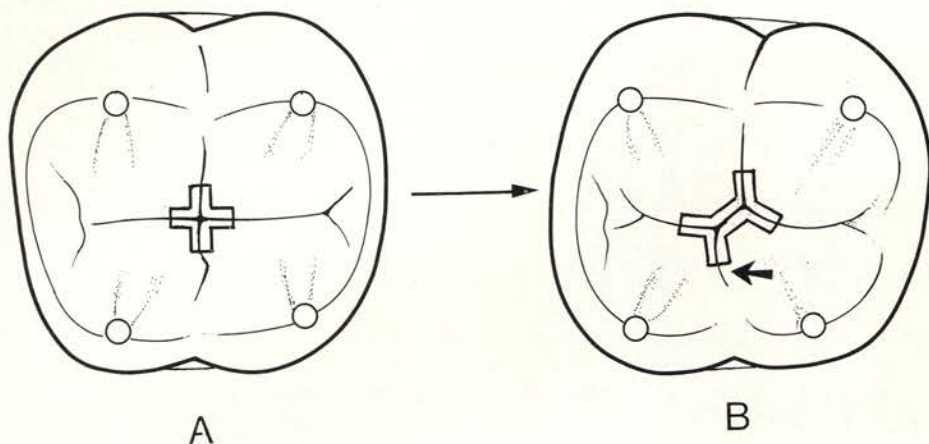
tie van voorkomen van delen van de trigonidlijst en de aanwezigheid van andere conservatieve karakteristika in het ondermolaarpatroon. Met betrekking tot het laatste wordt door Gregory (1916, 1922) voor het eerst naar voren gebracht, dat de vijfknobbelige ondermolaar met een Y-vormig patroon van grensfissuren tussen de 5 of 6 knobbels, zoals dit bij Dryopithecinae^{*)} aanwezig is, wanneer dit bij de recente mens voorkomt als conservatief beschouwd kan worden (afb. 14).



Afb. 14. Oorspronkelijk Dryopithecus patroon van groeven. Y-vormige configuratie. Contactvlak tussen middelste buccale knobbel (hypoconid) en mesio-linguale knobbel (metaconid).

Hiervan uitgaand kunnen de knobbels reduceren, hetzij in aantal (van 6-4, of zelfs minder), hetzij in hun onderlinge grootte en ligging, waardoor het Y-vormig fissuurpatroon overgaat in een +-patroon en daarna in een X-patroon (afb. 15). Bij het Y-patroon is een contactvlak aanwezig tussen metaconid en hypoconid; bij het +-patroon hebben de vier hoofdknobbels een gemeenschappelijk contactpunt en in het X-patroon is er contactverlies tussen de metaconid en de hypoconid, maar juist contact ontstaat tussen de protoconid en de entoconid, in het algemeen in hoofdzaak ten gevolge van reductie van de

^{*)} Superfamilie der hominoiden van uitgestorven mensapen in het Mio- en Pliocene van Europa en Azië, die in of dichtbij de stam lijken te staan die leidt naar de splitsing in evolutie van recente mensapen en mensen.

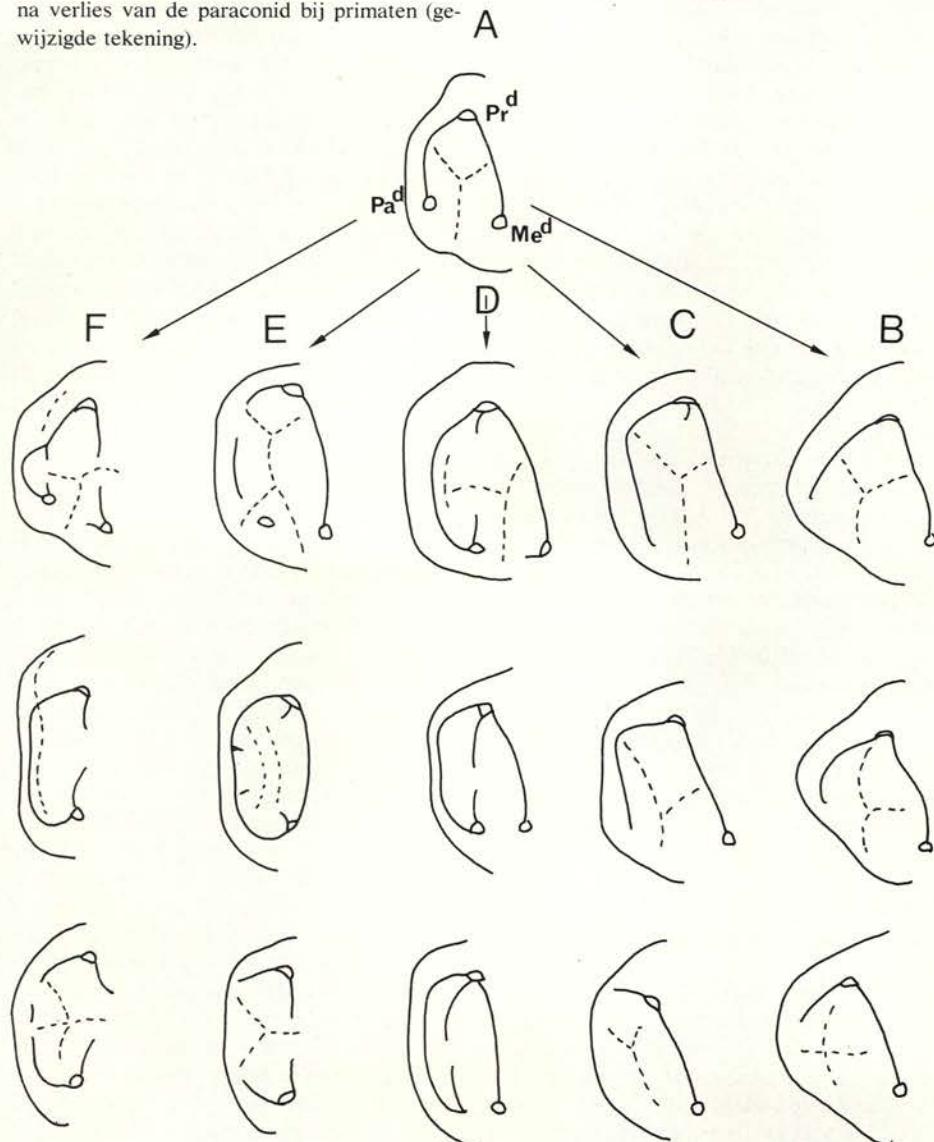


Afb 15. A. Plus (+)-patroon van groeven in de vierknobbelige ondermolaar door verlies van (doorgaans) de hypoconulid.

B. X-patroon van groeven door reductie metaconid en expansie entoconid. Contactvlak tussen mesiobuccale knobbel (protoconid) en distolinguale knobbel (entoconid).

Afb. 16. Door Remane (1963) aangegeven modificaties van het oorspronkelijke trigonid (A) en de verandering van het patroon van lijsten na verlies van de paraconid bij primaten (gewijzigde tekening).

Pa^d = paraconid,
Pr^d = protoconid,
Me^d = metaconid.



metaconid. Gregory en Hellman (1926 a en b), Hellman (1928) en later vele anderen, b.v. Pedersen (1949), Dahlberg (1949), Jørgensen (1955) en Moorrees (1957) hebben deze morfogenetische reeks verder uitgewerkt of toegepast op verschillende bevolkingsgroepen. Meer recent werd kwantitatief-statistisch onderzoek hierover gepubliceerd door Erdbrink (1965, 1967). Het meest conservatieve type met 6 knobbels wordt het Y6-patroon genoemd, dat gemodificeerd kan worden in de evolutie in Y5 en Y4 als het knobbelaantal reduceert of +6 en X6 als het patroon van groeven verandert ten gevolge van veranderde verhouding in knobbelgrootte. Ook combinaties van verandering in knobbelaantal en groefpatroon zijn mogelijk, zodat in principe de volgende mogelijkheden kunnen voorkomen:

| | | |
|----|----|----|
| Y6 | Y5 | Y4 |
| +6 | +5 | +4 |
| X6 | X5 | X4 |

Van links naar rechts kunnen evolutiereksen gezien worden, maar ook diagonaalswijze van linksboven naar rechtsonder of verticaal van boven naar onder, eventueel in combinatie met de halve diagonaal. Erdbrink (1965) onderzocht in dit opzicht historisch schedelmateriaal uit Friesland en komt tot de conclusie van een hypothetisch rechtlijnige morfogenese in molaarpatroon van Y5→+5→X5→X4→Y4→3C in dit materiaal. Afgezien van het einde van de reeks sluiten zijn bevindingen aan op de algemene zienswijze.

Met betrekking tot de aanwezigheid van trigonidlijsten bij primaten meent Remane (1963) dat in het Dryopithecus-type van onderkaaksmolaren zowel de voorste als de achterste trigonidlijst aanwezig zijn. De voorste verloopt, min of meer parallel aan de achterste, door verlies van het paraconid nu ook van protoconid naar metaconid. Vaak is een der lijsten onderbroken in het midden (afb. 16d). In meer progressieve molaartypen zijn beide lijsten ter plaatse van de hoofdfissuur doorbroken (afb. 16e en 16f, onderste schema's).

(wordt vervolgd)