

Grondboor en Hamer	1	1983	pag. 32 - 37	5 fig.	Oldenzaal, februari 1983
-----------------------	---	------	-----------------	--------	-----------------------------

Opmerkingen over het gebit en de tandwisseling bij olifanten

door D.A. Hooijer

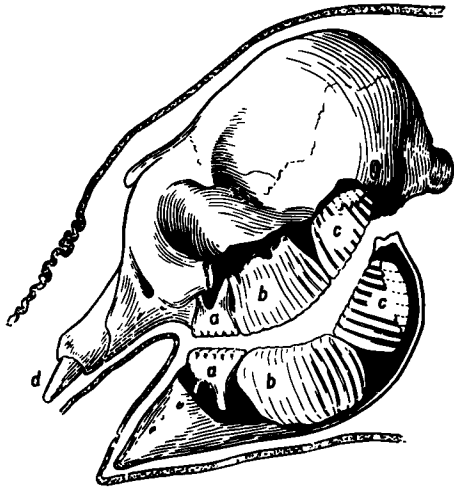
Er bestaan in de literatuur misverstanden omtrent de aard van de eerste kiezen en de 'horizontale tandwisseling' bij de olifant. Directe aanleiding tot het schrijven van dit artikel was het verschijnen in dit tijdschrift van een artikel van DE BOER & SONDAAR waarin deze 'horizontale tandwisseling' wordt geïllustreerd met een eductief bedoelde afbeelding waaruit de ongewijde lezer of lezeres de indruk moet krijgen dat deze tandwisseling in de onderkaak rechttoe rechtaan gaat en alle kiezen even hoog zijn. Verder wordt in dit artikel gesteld dat de melksnijtanden in feite de enige melktanden van de olifant zijn en men bij de kiezen niet van echte melkkiezen kan spreken, dat de eerste drie kiezen soms melkkiezen, soms praemolaren worden genoemd en dat wat het in werkelijkheid zijn niet valt uit te maken.

De moderne olifant is niet direct het eenvoudigste dier om te bestuderen; dat blijkt uit het artikel van DE BOER & SONDAAR. Het olifantengebitt met name is het product van een lang evolutieproces waarin een belangrijke rol hebben gespeeld kaakverkorting, ruimtegebrek voor de langer wordende kiezen en daarmede verbonden de eliminatie van praemolaren en opbuiging van de tandlijsten waaruit het nogal verfrommeld is voortgekomen: zie fig. 1. Slechts de eerste van de drie molaren is in deze afbeelding te zien en men moet bedenken dat de lengte van de derde molaar het dubbele is van die van de eerste; cf. fig. 5 in DE BOER & SONDAAR.

In werkelijkheid is horizontale tandwisseling een fictie en zijn alle kiezen van de moderne olifant melkkiezen, zoals ik in dit artikel zal aantonen.

Men weet gewoonlijk wel dat het gebit der zoogdieren twee op elkaar volgende tandgeneraties telt. Een eerste stel, het tijdelijke of melkgebit (*dentes lactici* s. *decidui*) bestaande uit snijtanden, hoektanden en praemolaren (*dentes incisivi*, *canini* en *praemolares*), dat wordt gewisseld, verticaal vervangen door een tweede stel tanden, het blijvende of permanente gebit (*dentes permanentes*) bestaande uit snijtanden, hoektanden, praemolaren en molaren (*dentes molares*). De praemolaren komen op de plaats van de melkpraemolaren (maximaal vier, bij de olifant drie) en de molaren (drie) ontwikkelen zich in de steeds groeiende kaak achter de melkpraemolaren. Wanneer de laatste molaar is doorgebroken en een begin van afslijting vertoont noemt men het individu volwassen: het blijvende gebit is compleet.

Wanneer men bij een willekeurig zoogdier de achtereenvolgende groeistadia van de kaken bestudeert dan neemt men waar dat, terwijl de eerste ontstaansgolf zich voortzet achter de vierde melkpraemolaar, de reeds aanwezige tanden van voren naar achteren worden vervangen door de blijvende tanden, de tweede generatie. Dit is nodig ook, omdat de kleine, zwakke en laagkronige melkpraemolaren al sterk afgesletten zijn en het kauwen in het voorste deel van de kaak aldus mogelijk blijft. De praemolaren zien er vaak anders uit dan de melkpraemolaren die zij vervangen: de kauwfunctie is overgenomen door de zwaardere molaren daarachter en de praemolaren hebben minder een maalfunctie dan een grijpfunctie en zijn veelal kleiner en puntiger. Dit is



Figuur 1. *Elephas maximus* L., recent jong individu. a. DM³ en DM₃; b. DM⁴ en DM₄; c, kiemen van M¹ en M₁ ingebed in de kaken; d, permanente stootand (1) juist in gebruik genomen.

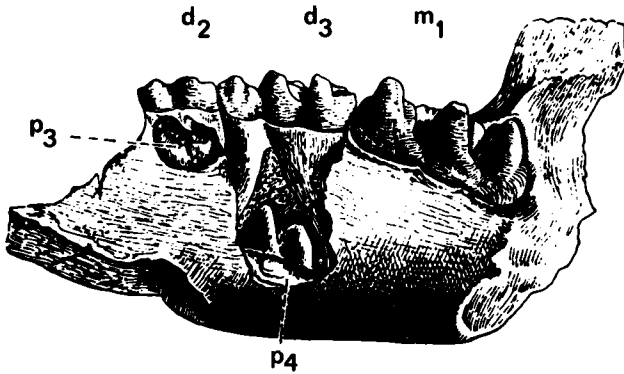
ook nog zo bij oudere vormen van olifantachtigen waarover wij zullen spreken. Hier, evenals bij de recente olifanten, vormen de melkpraemolaren en de molaren een geleidelijke reeks met toeneming in grootte en aantal lamellen.

De praemolaren wijken af door hun eenvoudiger bouw en behoren dan ook tot een andere generatie dan de melkpraemolaren en de molaren. Deze verticale tandwisseling gaat echter niet verder dan de melkpraemolaren; de molaren worden niet gewisseld. Daarom worden deze laatste dan ook gewoonlijk tot het blijvende gebit gerekend terwijl zij in werkelijkheid toch eenvoudig de voortzetting zijn van het melkgebit, van de eerste generatie. De molaren behoren tot het melkgebit; zij ontwikkelen zich uit dezelfde tandlijst als de melkpraemolaren. Wij stellen dus vast dat het eerste stel tanden compleet is en het tweede, het permanente gebit, incompleet, en niet omgekeerd.

Een volgroeid zoogdier heeft delen van twee tandgeneraties tegelijk in gebruik, de molaren die zijn overgebleven van het eerste stel en de tanden daarvóór die behoren tot het tweede stel. De tweede ontstaansgolf houdt op met de praemolaren. Dit is in overeenstemming met het bij vele palaeontologen bekende feit dat de molaren vaak meer lijken op de melkpraemolaren die zijn vervangen dan op de praemolaren waarmee zij het langste deel van hun leven van het individu samen voorkomen. Met name is het moeilijk, althans waar wij met fossiele geïsoleerde gebitselementen te maken hebben, de laatste melkpraemolar (DM4) te onderscheiden van de eerste molaar (M1); een klein verschil in grootte ten gunste van de M1 is soms al wat wij constateren kunnen. Wanneer wij over kaken met de kiezen er in beschikken doet zich deze moeilijkheid niet voor: in een jong stadium is de kies vóór de eerste molaar sterker afgesleten dan de M1, terwijl in een ouder stadium, na het wisselen, de tand vóór de M1 minder sterk is afgesleten dan de M1, die dan de meest afgesleten kies in het gebit is geworden. Zo kunnen wij de aard van de kies, DM4 of M1, zonder twijfel vaststellen.

Het is dus juist als wij de molaren blijvende melkkiezen zouden noemen; zij behoren tot de eerste tandgeneratie maar worden niet vervangen en zijn dus in die zin blijvend te noemen. Deze alleszins correcte benaming is ietwat verwarrend omdat men aan melkkiezen het idee verbindt van iets tijdelijk, te vervangen door iets blijvend. De term molaren verdient daarom de voorkeur. De melkpraemolaren (een zeer goede term) alleen worden vervangen door praemolaren.

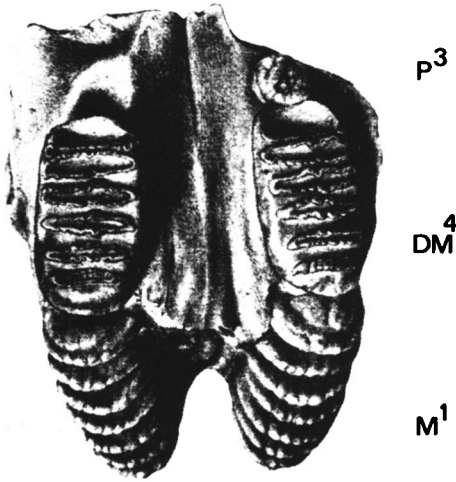
Gaan wij nu verder met het olifantengebit. De moderne olifanten zijn voortgekomen uit een groep van mastodonten of tepeltanden gekenmerkt door lange kaken en



Figuur 2. *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, Mioceen van Simorre,, Frankrijk. Rechter onderkaakshelft in tandwisseling, van binnen gezien, naar Lartet. Vóór de eerste molar m_1 (M_1) staan de melkpraemolaren d_2 en d_3 (DM_3 en DM_4) die verticaal vervangen zullen worden door de praemolaren P_3 en P_4 .

knobbeltkiezen, in wetenschappelijke termen longirostrine bunomastodontiden. Deze dieren hadden nog de gebruikelijke verticale tandwisseling, zoals te zien is in figuur 2, ontleend aan Lartet (1859) en om zijn duidelijkheid overgenomen in boeken. In deze jonge onderkaak van *Gomphotherium angustidens* (CUVIER) uit het Mioceen van Simorre in Frankrijk zien wij de voorlaatste en de laatste melkpraemolaren (hier aangeduid als d_2 en d_3) met daar onder de blijvende praemolaren P_3 en P_4 . De P_3 zal spoedig doorbreken en zijn voorganger in het melkgebit vervangen; de wortels van de DM_3 zijn al grotendeels geresorbeerd en de kies staat op uitvallen. De P_4 zal later doorbreken en bevindt zich nog laag tussen de lange wortels van de DM_4 . Dat in *Gomphotherium angustidens* ook de voorste melkpraemolaar, de DM^2 , nog gewisseld wordt heeft SCHLESINGER (1917, p. 14, pl.II, figs. 2-3, pl.III fig. 1) aan de hand van een jonge bovenkaak uit Guntersdorf in Oostenrijk aangetoond.

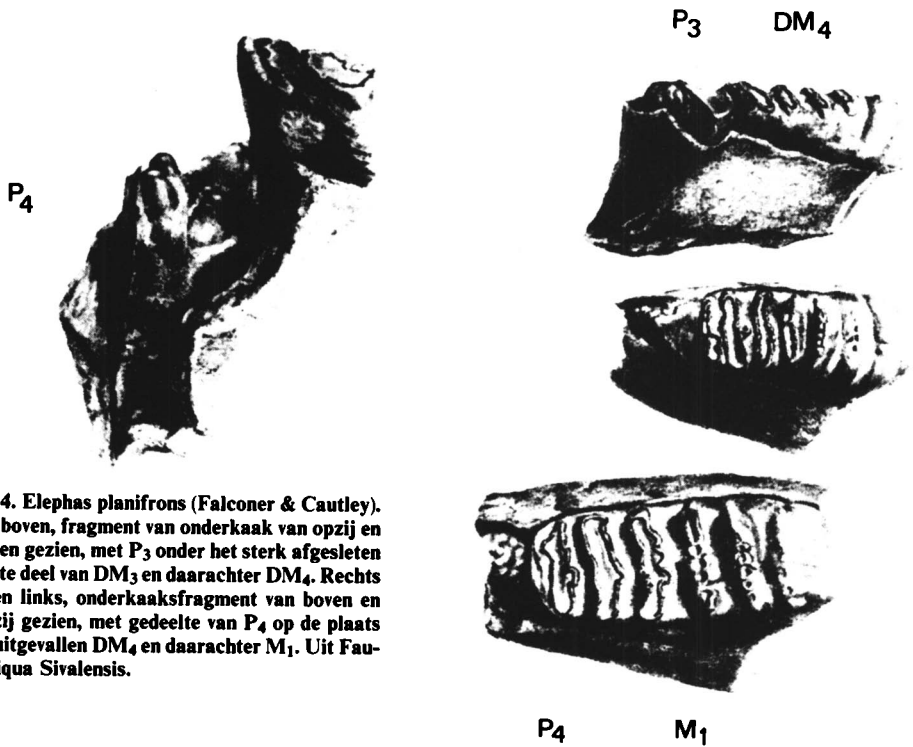
De gang van zaken bij deze Miocene mastodontsoort is nog geheel volgens het gebruikelijke patroon bij andere zoogdieren: er is verticale tandwisseling, er treden praemolaren op. Er is ruimte in de kaak voor de melkpraemolaren om bij uitvallen vervangen te worden. Dit is ook nog het geval bij de eerste vertegenwoordigers van de echte olifanten zoals *Elephas planifrons* FALCONER & CAUTLEY, een afstameling van *Primelephas gomphotheroides* MAGLIO via *Elephas ekorensis* MAGLIO van Oost Afrika (Ekora is een 4 miljoen jaar oude fossielenvindplaats en *Elephas ekorensis* de oudste echte *Elephas*). *Elephas planifrons*, lang aangezien als de oudste echte *Elephas* doch slechts ongeveer 3 miljoen jaar oud op zijn hoogst, komt voor in het Midden Oosten (Bethlehem) en Azië, ook Java, en *Elephas celebensis* (HOOIJER) is hier een insulaire dwergvorm van (zie MAGLIO, 1973, pp. 42-47, fig. 19 op p.84). In een jonge bovenkaak van *Elephas planifrons* vond FALCONER (1868, pp.427, 432-433) een P^3 in situ vóór de linker DM^4 (fig. 3), in een jonge onderkaak een P_3 onder het sterk afgesleten achterste deel van de DM_3 waarachter de DM_4 in gebruik is (fig. 4, rechts boven), en in een onderkaaksfragment met de M_1 in situ een beschadigde P_4 op de plaats van de uitgevallen DM_4 (fig. 4, rechts onder en links). Deze uiterst waardevolle documenten tonen aan dat in *Elephas planifrons* althans de achterste twee melkpraemolaren nog gewisseld worden al zijn de vervangende elementen niet groot. Verder zijn praemolaren ook aangetroffen bij de dwergvorm *Elephas celebensis* van Celebes (HOOIJER, 1953). Ik geef hier nieuwe afbeeldingen van de P^3 , de P^4 en de P_4 van deze soort (fig. 5), die de helft kleiner is dan zijn moedervorm waarmee hij samen op Java voorkomt. De Javaanse *Elephas celebensis* is iets minder verkleind en heeft nog iets lagere kieskronen dan die van Celebes (HOOIJER, 1974); of er ook praemolaren in de vorm van Java voorkomen is nog niet vastgesteld. Dit is de interessantste dwergolifant van de Maleische Archipel; een andere is *Stegodon sompoensis* HOOIJER van Celebes, Flores en Timor, evenzeer een tot de helft verkleinde uitgave van zijn moedervorm (HOOIJER, 1973).



Figuur 3. *Elephas planifrons* (Falconer & Cautley), bovenkaak op het verhemelte gezien met p^3 in situ vóór de linker DM^4 en de kiemen van M^1 daarachter. Uit *Fauna Antiqua Sivalensis*.

De praemolaren die bij *Elephas planifrons* en *Elephas celebensis* voorkomen zijn minder gecompliceerd gebouwd dan de melkpraemolaren die zij vervangen. Met name hebben zij niet zoveel lamellen en zijn zij dus minder geschikt als maaltanden. Dit is echter ook niet noodzakelijk omdat de maalfunctie al door de molaren daarachter is overgenomen. De praemolaren van *Elephas celebensis* (fig. 5) zijn kleine dingen, met drie onderbroken emailfiguren in een vroeg afslijtingsstadium; zij zijn zeker nog functioneel geweest in het gebit. De melkpraemolaren die zij hebben vervangen lijken op de molaren: DM^3 en DM^4 hebben respectievelijk reeds 5-6 en 6-7 lamellen op de kroon, waarin zij aansluiten op de molaren waarvan de eerste 7-8 lamellen vertoont. Het is dan ook zo, als boven reeds gezegd, dat de melkpraemolaren en de molaren een geleidelijke reeks vormen die in grootte en in lamellenaantal toeneemt van voren naar achteren. Zij vormen één en dezelfde tandgeneratie.

Dit geleidelijk oplopen van het aantal lamellen, gepaard aan een toeneming in grootte over de reeks van zes kiezen die achter elkaar in gebruik komen vinden wij in nog veel sterker mate bij latere olifanten uit het Pleistoceen zoals de mammoet en de recente Aziatische olifant die geen verticale tandwisseling meer vertonen. Er kan dus geen twijfel over bestaan dat de voorste drie kiezen van deze olifanten melkpraemolaren zijn en niet praemolaren die er bij de eerste echte olifanten heel anders uitzien. De melkpraemolaren en molaren zijn bij de latere olifanten zó lang geworden en de kaak is zó verkort dat het niet mogelijk is een wisseling van de melkpraemolaren tot stand te brengen. Wanneer de tijd zou zijn gekomen de melkpraemolaren te vervangen dan zijn deze reeds in het voorste deel van de kaak afgevallen en hebben de daarachter gelegen molaren hun plaats ingenomen. De melkpraemolaren bij de moderne olifant hangen dan als het ware in de lucht en kunnen niet gewisseld meer worden in de kaak. Dit, en dit alleen, is de reden waarom praemolaren bij de moderne olifant niet meer tot ontwikkeling komen. De verticale tandwisseling is door gebrek aan ruimte komen te vervallen en meer is er niet aan de hand. Dit ruimtegebrek, voor zijn kiezen waar de olifanten last van hebben door hun grote kiezen en korte kaken, brengt met zich mede dat een lange molaar achteraan nog niet volgroeid is terwijl hij vooraan al in gebruik is. De molaren komen met een draaiende beweging in positie: zij staan in onafgesleten staat met hun kauwvlakken naar achteren in de bovenkaak en naar voren in de onderkaak zoals fig. 1 laat zien. Het kauwvlak is dan ook convex van voren naar achteren in bovenkiezen en concaaf bij onderkiezen, iets dat helpt bij het identificeren van fossiele kiesfragmenten.



Figuur 4. *Elephas planifrons* (Falconer & Cautley). Rechts boven, fragment van onderkaak van opzij en van boven gezien, met P₃ onder het sterk afgesleten achterste deel van DM₃ en daarachter DM₄. Rechts onder en links, onderkaaksfragment van boven en van opzij gezien, met gedeelte van P₄ op de plaats van de uitgevallen DM₄ en daarachter M₁. Uit *Fauna Antiqua Sivalensis*.

Wanneer men opeenvolgende groeistadia van olifantskaken op een rijtje zet dan blijkt dat telkens slechts één, of aansluitende delen van twee molaren de gehele beschikbare ruimte vullen. Men verkrijgt zich hierop, ziet als het ware de kiezenrij voortschuiven in de groeiende kaak waarbij een kies de voorafgaande de kaak uitdrukt, die afbrokkelt na zo goed als geheel te zijn versleten. Verticale tandwisseling ziet men niet, en zo is het ongelukkige idee geboren dat bij de olifant zoiets als horizontale tandwisseling zou zijn. In werkelijkheid is hier niets bijzonders aan de hand: de kiezenrij van melkpraemolaren en molaren blijft bij andere zoogdieren ook aaneengesloten met een zekere druk, waarbij zelfs door onderlinge wrijving slijtfacetten op de naar elkaar toegekeerde uiteinden van de kronen ontstaan. Hierin verschilt de olifant niet van andere zoogdie-



Figuur 5. *Elephas celebensis* (Hooijer), Pleistoceen van Celebes. Van links naar rechts, rechter P₃, rechter P₄ en linker P₄, op de kronen gezien. Ongeveer 2 × natuurlijke grootte.

ren. Het is slechts door de onevenredig grote kiezen of door de te kleine kaak dat wij op elk moment maar een gedeelte van de totale kiezenrij zien. Weliswaar is de verticale tandwisseling weggefallen, om de eenvoudige reden die ik hierboven genoemd heb, maar er is niets voor in de plaats gekomen. Een olifant heeft gewoon drie melkpraemolaren en die drie molaren in een oplopende reeks die functioneren tijdens de groei en de volwassenheid van het individu net zoals bij andere zoogdieren. De zogenaamde horizontale tandwisseling bestaat niet. En wat de aard van de eerste drie kiezen bij de olifant betreft: sedert FALCONER rechte praemolaren bij *Elephas planifrons* aantrof en een vergelijkende studie maakte met andere fossiele en recente olifanten had zijn conclusie, dat de melkpraemolaren alleen zijn overgebleven en niet gewisseld worden bij de latere olifanten, geen punt van discussie meer behoeven te zijn.

Eerder gepubliceerd in: *Museologia*, No. 13-XII-1979

SUMMARY

Remarks upon the dentition and shedding of teeth in elephants. The popular belief is that modern elephants shed their teeth horizontally whereas tooth shedding in other mammals is vertical. This is only an apparent contradiction. The first three teeth to develop in the elephant are milk premolars. In mastodonts and even in early true elephants such as *Elephas planifrons* and *Elephas celebensis* premolars are cut, replacing the worn milk premolars in the usual fashion. In modern elephants, as the teeth are becoming longer, accompanied by a shortening of the jaws, there are no more than a few teeth in place in the jaws at any given time. When the time has come for the milk premolars to be shed they have already dropped out in front, the available space being taken up by the molars developing behind them. After use, then, the milk premolars are 'up in the air', so to speak, and replacing them in the jaws by premolars has become an impossibility. This is the reason why premolars are wanting in the dentition of modern elephants. The molars, in elephants just as in other mammals, form a continuous series and belong to the same generation as the milk premolars although because of their disproportionate size we do not observe them all in situ at the same time. As we observe successive growth stages the molars seem to push each other forward and thus the unfortunate term horizontal tooth shedding has come into use. However, this is not 'horizontal tooth shedding'; there is no such thing. The dentition of the elephant is not basically different from that in other mammals.

LITERATUUR:

- BOER, L.E.M. de en P.Y. SONDAAR (1979): De evolutie van de olifantachtigen. *Museologia*, no. 12, pp. 3-25, 28 figs.
- FALCONER, H (1868): Palaeontological memoirs and notes of the late Hugh Falconer. With a biographical sketch of the author, compiled and edited by C. Murchison. Vol. I, Fauna Antiqua Sivalensis. London (R. Hardwicke), LVI + 590 pp., 34 pls.
- HOOIJER, D.A. (1953): Pleistocene Vertebrates from Celebes. VII. Milk molars and premolars of *Archidiskodon celebensis* Hooijer. *Zool. Med. Museum Leiden*, vol. 32, no. 20, pp. 221-231, pl. VII.
- (1973): Reuzenschildpadden en dwergolifanten. *Museologiam* no. 1, pp. 9-14, 5 figs.
- (1974): *Elephas celebensis* (Hooijer) from the Pleistocene of Java. *Zool. Med. Museum Leiden*, vol. 48, no. 11, pp. 85-93, pls. 1-2.
- LARTET, E (1859): Sur la dentition des proboscidiens fossiles (*Dinotherium*, *Mastodontes* et *Eléphants*). *Bull. Soc. Géol. France*, sér. 2, vol. 16, pp. 469-515, pls. XIII-XV.
- MAGLIO, V.J. (1973): Origin and evolution of the Elephantidae. *Trans. Amer. Phil. Soc. Philad.*, n.s., vol. 63, part 3, pp. 1-149, pls. 1-XVIII, 50 figs., frontispiece.
- SCHLESINGER, G (1917): Die Mastodonten des k.k. naturhistorischen Hofmuseums. Morphologisch-phylogenetische Untersuchungen. *Denkschr. k.k. naturhist. Hofmuseums*, vol. 1, Geol.-Pal.-Reihe I, XIX + 230 pp., 36 pls., 9 figs.