



~~Dept. of the Smithsonian~~

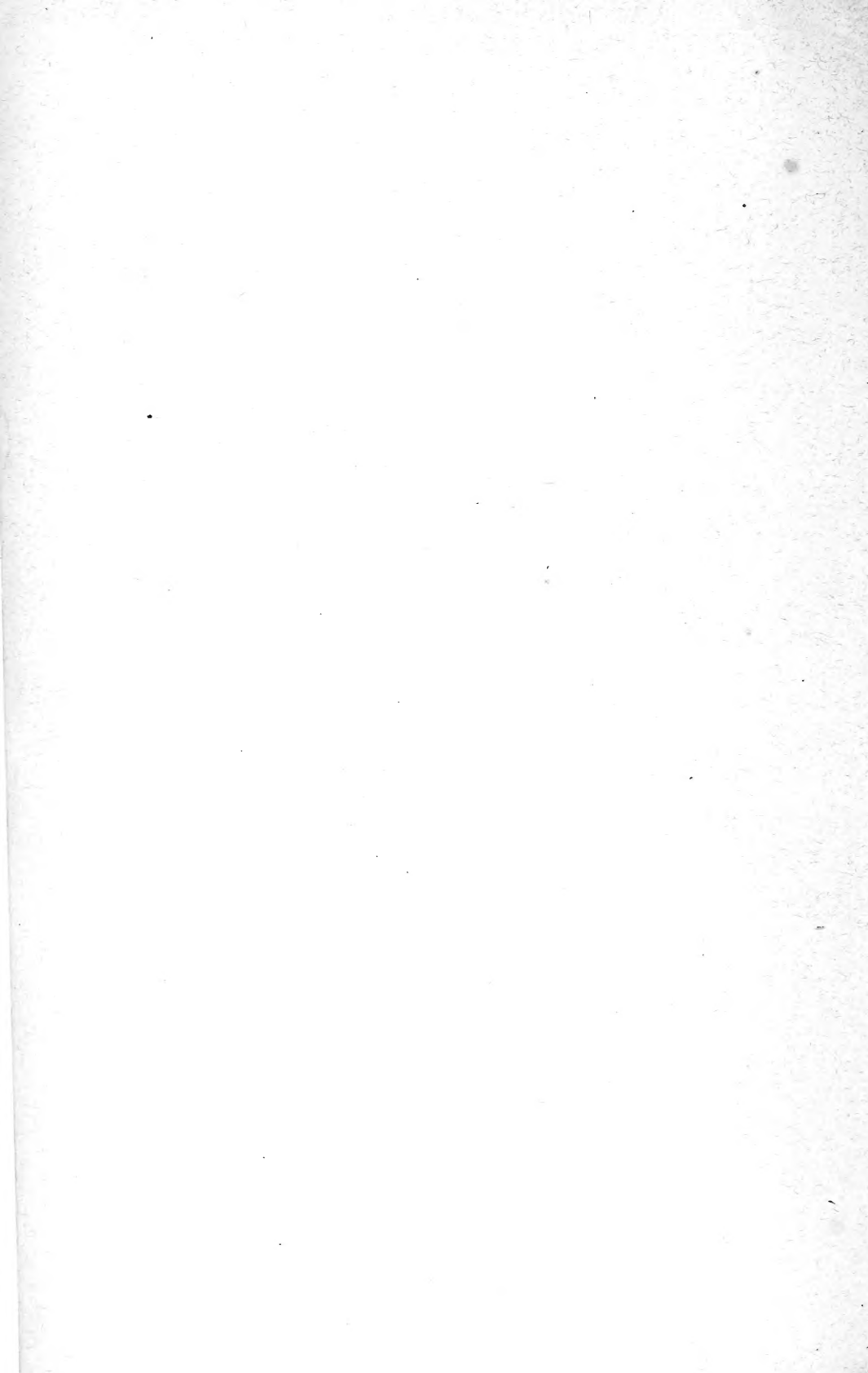
FOR THE PEOPLE  
FOR EDUCATION  
FOR SCIENCE

LIBRARY  
OF  
THE AMERICAN MUSEUM  
OF  
NATURAL HISTORY

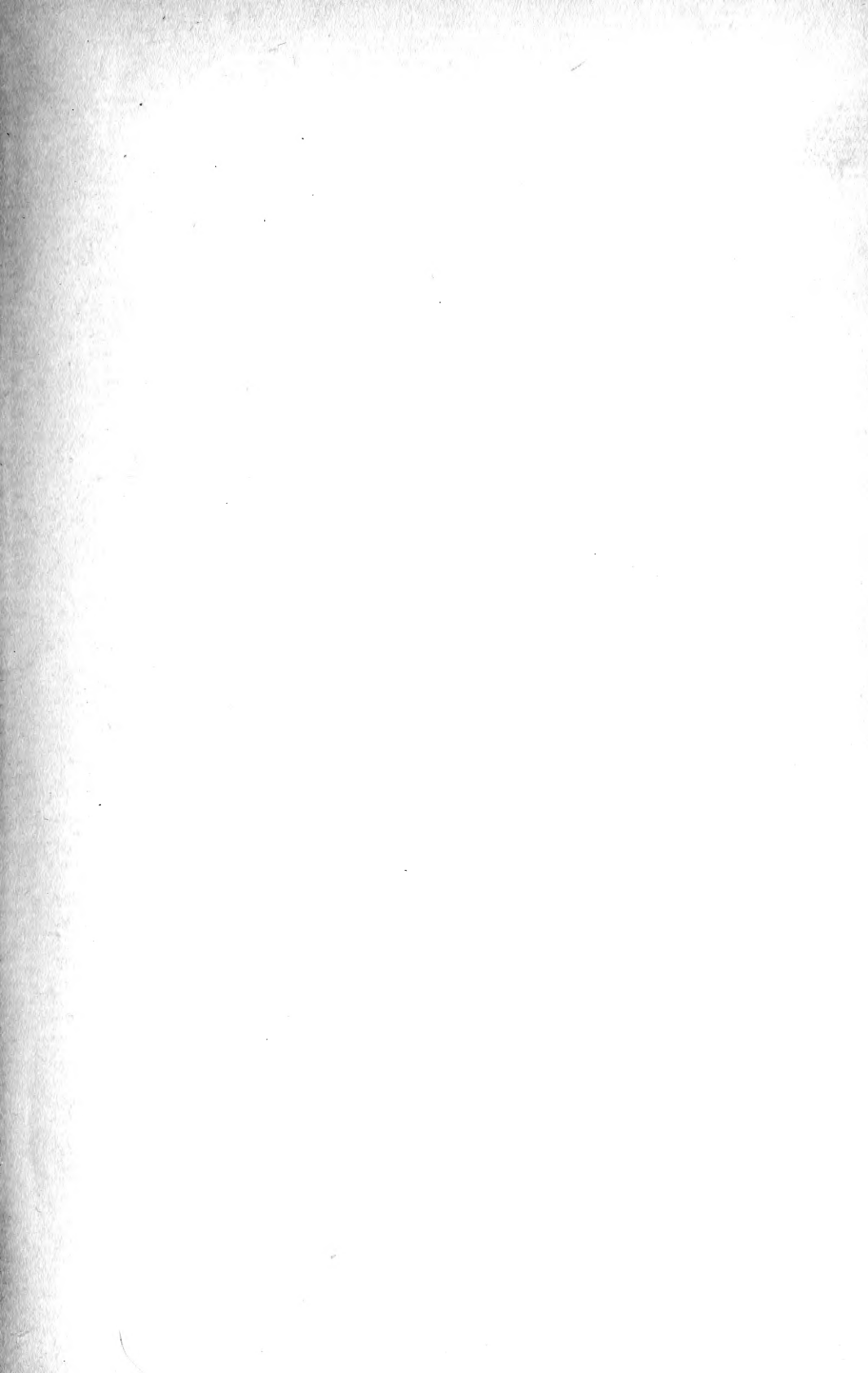
~~Dept. of the Smithsonian~~

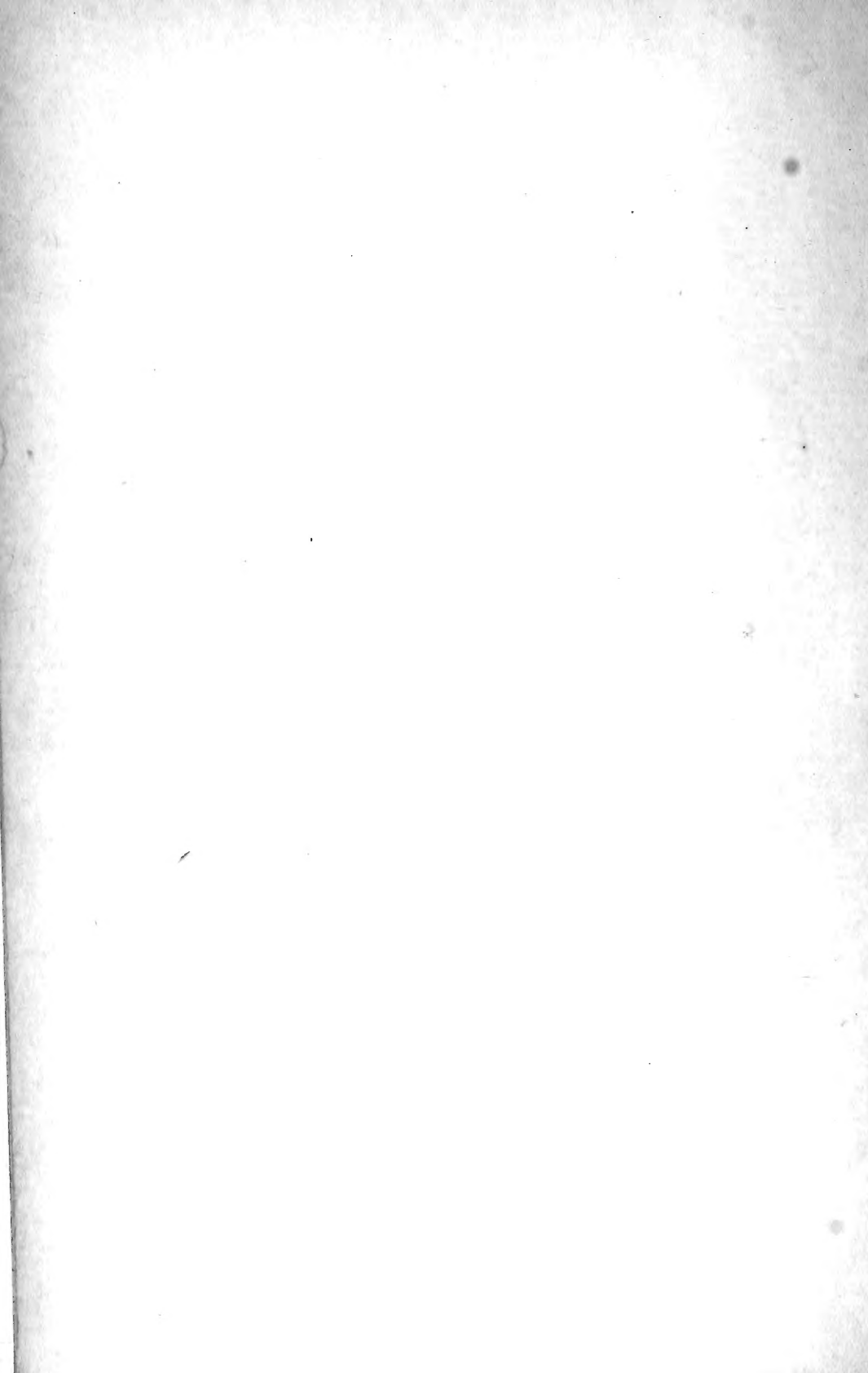
SMITHSONIAN INSTITUTION  
LIBRARY











OVER DE ONTWIKKELING VAN HET CHONDROCRANIUM  
EN DE KRAAKBEENIGE WERVELKOLOM VAN  
EENIGE URODELA EN ANURA.

THE  
MUSEUM OF THE  
MOUNTAIN STATES

OVER DE ONTWIKKELING VAN HET CHONDROCRANIUM  
EN DE KRAAKBEENIGE WERVELKOLOM VAN EENIGE

※

URODELA EN ANURA.

59.76:14.※71.5  
9

---

PROEFSCHRIFT TER VERKRIJGING VAN DEN  
GRAAD VAN DOCTOR IN DE PLANT-  
EN DIERKUNDE AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT  
TE LEIDEN, OP GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS  
Dr. P. J. BLOK, HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER  
LETTEREN EN WIJSBEGEERTE, VOOR DE FACULTEIT  
DER WIS- EN NATUURKUNDE TE VERDEDIGEN OP  
WOENSDAG 30 NOVEMBER 1910, DES NAMIDDAGS  
TE 4 URE, DOOR ※ ※ ※ ※ ※ ※ ※ ※ ※  
JOHANNES LEONARDUS ELBERTUS PEETERS, S.J.,  
※ GEBOREN TE BERGEN (LIMBURG). ※



※

LEIDEN — G. F. THEONVILLE — 1910.

※

MUSEUM MARITIME  
NEDERLANDS  
1817

*M. W. H. C. Jung*  
⊙

AAN MIJN VADER

EN

AAN DE NAGEDACHTENIS MIJNER MOEDER.





De jaren, aan de Leidsche Universiteit doorgebracht, zullen mij nimmer voor den geest komen, zonder mij met een oprecht gevoel van erkentelijkheid te vervullen jegens U, Hoogleraren en Oud-Hoogleraren van de Wis- en Natuurkundige Faculteit, wier lessen ik mocht volgen; in het bijzonder echter jegens U, hooggeleerde JANSE en MARTIN, onder wier gewaardeerde leiding ik ook practisch werkzaam mocht zijn.

Voor al echter U, hooggeleerde VOSMAER, hooggeachte Promotor, zal ik steeds dankbaar gedenken. Ik waardeer uw belangstelling

en voorlichting bij mijn onderzoekingen, waardoor Gij mijn wetenschappelijke leidsman zijt geworden. Ten zeerste ook waardeer ik de hulp, waarmede Gij mij bij het samenstellen dezer dissertatie hebt bijgestaan. Te eerder meen ik in deze goede zorgen een blijk te mogen zien van uwe welwillendheid, omdat deze eerste proeve van zoölogisch onderzoek aan de Groningsche Universiteit is bewerkt.

Met U, hooggeleerde VAN WIJHE heb ik daar ruim een jaar mogen samen zijn. Dit jaar reken ik onder de aangenaamste en vruchtbaarste van mijn studietijd. De voorkomendheid, waarmede Gij mij, aan een andere academie gevormd, ontvangen hebt; de belangeloosheid, waarmede Gij een door U gevonden methode aan mij hebt afgestaan; de hartelijke vriendschap, waarmede Gij mij in allerlei tegenspoed hebt bejegend, onuitwischbaar zullen zij in mijn gemoed gegrift blijven. Slechts zij, die het geluk hadden, in hun onderzoekingen door uw raadgevingen te worden gesteund, kunnen ten volle de hooge waarde van dit voorrecht beseffen.

Ook U, hooggeachte Dr. H. W. DE GRAAF, breng ik openlijk dank voor uw vriendschap en bereidvaardigheid, in welke ik mij gedurende mijn studiën heb mogen verheugen.

Ten slotte mijn dank aan allen, die mij op eenigerlei wijze behulpzaam waren.

# INHOUD.

I. Inleiding. . . . .	Bl. I
II. Techniek . . . . .	2
III. Chondrocranium der Urodela.	
Neurocranium.	
Trabeculae.	
<i>Molge.</i> . . . . .	11
<i>Siredon</i> . . . . .	15
<i>Necturus.</i> . . . . .	16
Litteratuur-overzicht. . . . .	19
Planum basale.	
<i>Molge.</i> . . . . .	27
<i>Siredon</i> . . . . .	30
<i>Necturus.</i> . . . . .	30
Litteratuur-overzicht. . . . .	30
Tectum posterius.	
<i>Molge.</i> . . . . .	35
<i>Siredon</i> . . . . .	36
<i>Necturus.</i> . . . . .	37
Litteratuur-overzicht. . . . .	37
Capsula auditiva.	
<i>Molge.</i> . . . . .	40
<i>Siredon</i> . . . . .	42
<i>Necturus.</i> . . . . .	42
Litteratuur-overzicht. . . . .	45
Operculum.	
<i>Molge.</i> . . . . .	49
<i>Siredon</i> . . . . .	50
<i>Necturus.</i> . . . . .	51
Litteratuur-overzicht. . . . .	51
Regio ethmoidalis.	
<i>Molge.</i> . . . . .	59
<i>Siredon</i> . . . . .	63
Litteratuur-overzicht. . . . .	64

	Bl.
Oogring.	
<i>Molge</i> . . . . .	70
<i>Siredon</i> . . . . .	70
Litteratuur-overzicht . . . . .	71
Verdwijnen van het kraakbeen.	
<i>Molge</i> . . . . .	71
Litteratuur-overzicht . . . . .	75
Splanchnocranium.	
Meckel's kraakbeen.	
<i>Molge</i> . . . . .	78
<i>Siredon</i> . . . . .	79
<i>Necturus</i> . . . . .	80
Litteratuur-overzicht . . . . .	80
Palatoquadratum.	
<i>Molge</i> . . . . .	82
<i>Siredon</i> . . . . .	84
<i>Necturus</i> . . . . .	84
Litteratuur-overzicht . . . . .	85
Hyobranchiaalskelet.	
Vóór de metamorphose.	
<i>Molge</i> . . . . .	87
<i>Siredon</i> . . . . .	92
<i>Necturus</i> . . . . .	93
Gedurende en na de metamorphose.	
<i>Molge</i> . . . . .	94
Litteratuur-overzicht . . . . .	97
IV. Chondrocranium der Anura.	
Neurocranium.	
<i>Rana</i> .	
Trabeculae . . . . .	113
Planum basale. . . . .	114
Litteratuur-overzicht. . . . .	116
Chorda . . . . .	120
Capsula auditiva . . . . .	123
Tectum posterius . . . . .	126
Columella auris . . . . .	127
Regio orbito-temporalis . . . . .	128
Zijwand. . . . .	130
Regio ethmoidalis . . . . .	136

	Bl.
<i>Alytes</i> . . . . .	147
Splanchnocranium.	
<i>Rana</i> .	
Suprarostalia. . . . .	152
Infrarostalia . . . . .	157
Cartilago Meckeli . . . . .	161
Palatoquadratum. . . . .	161
Hyobranchiaalskelet.	
Vóór de metamorphose. . . . .	164
Gedurende en na de metamorphose . . . . .	168
Litteratuur-overzicht. . . . .	172
<i>Alytes</i> .	
Hyobranchiaalskelet.	
Vóór en gedurende de metamorphose. . . . .	185
Litteratuur-overzicht. . . . .	191
V. Wervelkolom der Urodela.	
<i>Molge, Siredon, Necturus</i> .	
Wervelboog . . . . .	196
Atlanto-occipitaal-verbinding . . . . .	200
Wervellichaam . . . . .	202
Ribbe . . . . .	204
VI. Wervelkolom der Anura.	
<i>Rana, Alytes</i> .	
Wervelboog . . . . .	207
Wervellichaam . . . . .	212
Atlanto-occipitaal-verbinding . . . . .	216
VII. Overzicht der voornaamste uitkomsten . . . . .	217
VIII. Geraadpleegde Litteratuur . . . . .	224
Beschrijving der figuren . . . . .	230
Afkortingen . . . . .	238



„LE SAVANT N'ÉTUDIE PAS LA NATURE PARCE QUE CELA EST UTILE ;  
IL L'ÉTUDIE PARCE QU'IL Y PREND PLAISIR, ET IL Y PREND PLAISIR,  
PARCE QU'ELLE EST BELLE.”

HENRI POINCARÉ.

## I. INLEIDING.

Het chondrocranium is reeds zoo herhaaldelijk onderzocht, dat de litteratuur een omvang dreigt aan te nemen, bijna niet meer te overzien. Toch wachten nog vele vragen op antwoord, blijft nog menige twijfel ter oplossing over. Reeds in 1904 spoorde Gaupp dringend aan tot een hernieuwd onderzoek van het hyobranchiaalskelet. Op het Anatomencongres te Rostock in 1906 wederom onderzoekers oproepend naar het gebied der schedelleer, prees hij tevens de methyleenblauwmethode van van Wijhe aan als bijzonder geschikt. Deze had hij in 1904 waarschijnlijk ook reeds op het oog, toen hij schreef: „Sicherlich sind diese Verhältnisse (selbständige oder einheitliche Verknorpelung der einzelnen Stücke des Hyobranchialskelettes) einer erneuten ganz speciellen Untersuchung mit besonderen für die Erkennung von Knorpelgrundsubstanz specifischen Methoden bedürftig” (1904, bl. 848). Naar aanleiding hiervan besloot ik dan ook, ondanks Gaupp's uitgebreide magistrale verhandeling over *Rana fusca*, op deze, alsmede op *Rana esculenta*, *Molge vulgaris* en *cristata* (= *Triton taeniatus* en *cristatus*) de methode toe te passen. De uitkomsten, door van Wijhe zelf, Noordenbos (1904) en Sonies (1907) verkregen, wettigden het vermoeden, dat zij ook bij genoemde Amphibia menig duister punt zou ophelderen. In een land als het onze was het natuurlijk niet moeilijk van de beide soorten van *Rana* de noodige stadiën te verzamelen. Toch werden van *Rana esculenta* wegens de onderstelde overeenkomst met *Rana fusca* alleen jongere en oudere larven onderzocht. Ook van *Molge vulgaris* heb ik door de hulpvaardigheid van Dr. H. W. de Graaf en de eerw. heeren W. Kemper S. J. en H. Padberg S. J. een voldoende aantal verkregen. Hun zij hiervoor openlijk dank

gebracht. Van *Molge cristata* had ik slechts eenige exemplaren, evenwel genoeg voor het beoogde doel. Later kwamen hierbij nog eenige stadiën van *Necturus maculatus*, *Siredon pisciformis* en *Alytes obstetricans*, door professor van Wijhe te mijner beschikking gesteld.

Spoedig bleek, dat de methode, zooals die gepubliceerd is in April 1902, voor jonge stadiën in 't geheel geen uitkomst opleverde en ook bij oude van het ontstaan van kraakbeen geen spoor liet erkennen. Evenmin gelukte het volgens de methode van Lundvall, zooals te verwachten was. Deze methode toch, toegepast niet enkel op kleine embryo's van Vogels bv., maar ook op groote, levert praeparaten, in geen enkel opzicht te vergelijken met die, vervaardigd volgens de methode van van Wijhe. Ondanks het sterkste uittrekken met zoutzuren alcohol, behoudt het overige weefsel een vuilgroene tint, welke het onmogelijk maakt, het kraakbeen, en zeker het eerste optreden ervan, duidelijk te onderscheiden.

Door de welwillendheid van professor van Wijhe werd ik in staat gesteld in zijn laboratorium te Groningen mijn onderzoek voort te zetten en te voltooien met een gewijzigde methode, toen juist door hem gevonden (September 1907).

---

## II. TECHNIEK.

De fixatie geschiedt evenals bij Zoogdieren en Vogels gedurende 24 uren in sublimaat-formol (bij 10 volumina eener sublimaat-oplossing van 5 % voegt men onmiddellijk vóór 't gebruik 1 volumen formol — de gewone van Schering van 40 %<sup>1)</sup>).

Hierna brengt men de larven in alcohol (64 %; 77 %; 90 %); na 24 uren of later in een sterke jodiumoplossing in alcohol van 96 %, waarin ze blijven, tot ze een donkerbruine kleur hebben aangenomen, hetgeen, al naar de grootte, meer of minder tijd

---

1) Ook in formol van 4 % gefixeerd materiaal, en daarin zelfs eenige jaren bewaard, laat een goede kraakbeenkleuring toe; de spieren blijven dan echter groenachtig, zonder nochtans hinderlijk te zijn, maar laten zich veel moeilijker verwijderen dan na de gewone fixatie.



vordert, gewoonlijk echter niet meer dan een week; dan worden ze uitgetrokken met zoutzuren <sup>1)</sup> alcohol (90 %; 77 %; 64 %).

In tegenstelling met Noordenbos en Sonies hecht ik meer aan sterk jodeeren dan aan uittrekken met zoutzuren alcohol. Heeft men het eerste niet sterk genoeg gedaan, dan helpt zelfs maandenlang uittrekken met dagelijks verwisselden zoutzuren alcohol volstrekt niets; de praeparaten zijn dan toch opgevuld met groene punten en sterretjes, enkel te verwijderen door gedurende een paar maanden te jodeeren en uit te trekken met zoutzuren alcohol. Tengevolge hiervan wordt ook de kleur van het kraakbeen minder sterk en moet in den regel opnieuw gekleurd worden. Sinds ik de larven gejodeerd heb tot bruin wordens toe, heb ik nooit meer last gehad, noch van neerslagen, noch van kristallen. Blijft bij het uittrekken na de jodatie, de alcohol kleurloos — na een paar dagen — dan gaat men over tot bleeken.

De larven, niet onmiddellijk voor 't gebruik bestemd, laat men in den zoutzuren alcohol, welke op den duur nog eenigszins geel wordt, om ze dan, na eenige maanden bv., over te brengen in alcohol van 96 %.

De te bleeken larven worden gelegd in een schaal met gedestilleerd water, waarop men een laag alcohol giet. Zijn ze op den bodem gezonken, dan brengt men ze over in gedestilleerd water; zijn ze ook hierin wederom gezonken, dan komen ze in een 0,1 % oplossing van kaliumpermanganaat in water, gedurende 24 uren; deze verwisselt men een paar malen, al naar het noodig is. Voor kleine larven is een verblijf van een uur of vijf reeds voldoende. Daar de oplossing moeilijk doordringt, is het aan te raden, zoo niet noodzakelijk, bij grootere larven de ingewanden en de oogen te verwijderen, en waar dit zonder gevaar voor beschadiging geschieden kan, ook een gedeelte der spieren <sup>2)</sup>. Uit deze oplossing worden ze

---

• 1) Met zoutzuren alcohol wordt steeds bedoeld alcohol met  $\frac{1}{4}$  % HCl, tenzij het tegendeel vermeld wordt.

2) Men kan zich ook tevreden stellen met enkel ingewanden en oogen te verwijderen, vervolgens bleeken en kleuren. Hierna spieren enz. wegpraepareren, wat nu zonder moeite of gevaar voor beschadiging geschieden kan en dan, als het pigment hinderlijk is, opnieuw bleeken en kleuren. Ik heb dit in den beginne enkele malen toegepast, doch dan telkens, ondanks alle voorzorgen (dialysator enz.) zulk een schrompelen ondervonden, dat ik later altijd den eersten weg gevolgd heb.

gebracht in een mengsel van zoutzuren alcohol van 64% en een 2% oplossing van natriumhydrosulfiet in water: op 4 volumina zoutzuren alcohol 1 volumen  $\text{NaHSO}_3$  aq.; hierbij is het volstrekt noodzakelijk de larven op te hangen in filtreerpapier in een gesloten flesch; kleinere larven zijn reeds gebleekt na eenige uren. Als de larven uit de kaliumpermanganaatoplossing komen, zijn ze zeer week, zoodat een rechtstreeksch overbrengen in het bleekend mengsel bijna altijd een sterk schrompelen, vooral van de hersenen, ten gevolge heeft.

Na eenige proefnemingen heb ik mij het beste bevonden bij de volgende methode: de larven worden gebracht in een dialysator, liefst zoo groot mogelijk. Voor een snel bleeken is het nuttig slechts zooveel vloeistof,  $\text{KMnO}_4$  aq. of gedestilleerd water — het laatste is beter — in den dialysator te hebben, dat de larven er nog juist door bedekt zijn; de deelen in aanraking met de oppervlakte worden het eerst wit. Het bleeken duurt nu natuurlijk langer en kan zelfs eenige dagen in beslag nemen; na 24 uren is de oplossing grootendeels uitgewerkt en moet dus vervangen worden. Ook kan men gewoonlijk na 24 uren den dialysator zonder nadeelige gevolgen verwijderen en het bleeken voortzetten op de boven aangegeven wijze. Zijn de larven sneeuw wit, dan worden ze nog 1 à 2 × 24 uren uitgetrokken met zoutzuren alcohol en daarna gebracht in de methyleenblauwoplossing.

Aanvankelijk werd deze bereid als volgt: 3 volumina van een  $\frac{1}{4}$ % methyleenblauwoplossing in alcohol van 64% (zonder zoutzuur) werden vermengd met 1 volumen van een  $\frac{1}{4}$ % methyleenblauwoplossing in zoutzuren alcohol (64% + 1% HCl); bij een temperatuur van 60° werd dit mengsel in den thermostaat ingedampt tot  $\frac{1}{4}$  volumen ongeveer. Met deze oplossing heb ik zeer goede uitkomsten verkregen. Doch beter en zekerder gelukt de kleuring in de volgende oplossing: 2 volumina eener  $\frac{1}{2}$ % methyleenblauwoplossing in zoutzuren alcohol (64% + 1% HCl) worden in den thermostaat tot droog ingedampt; na het verdampen van den alcohol blijft de schaal nog een uur of drie in den thermostaat; daarna lost men op in  $\frac{3}{4}$  volumen neutralen alcohol van 64% in den thermostaat, gedurende een paar uren; ofschoon niet alles oplost, heeft men toch een zeer donkere methyleenblauwoplossing verkregen. Behalve deze oplossing A, wordt op dezelfde wijze een tweede B bereid; doch nu lost men op onmiddellijk nadat de

alcohol verdampt is. Een mengsel van *A* en *B* (gelijke volumina, of 1 volumen *B* op 2 volumen *A*) geeft prachtige kleuring <sup>1)</sup>; hoe langer de larven er in blijven, des te intensiever is het kraakbeen blauw, na een week of vier bijna zwart. Het uittrekken vereischt slechts geringen tijd; bij afwisselend gebruik van zoutzuren alcohol van 64% en 77% — in den laatsten de larven ophangen in filtreerpapier — een uur of vijf. Gebeurt het een enkele maal, dat een larve niet voldoende gekleurd is, dan kan men ze in een of twee dagen kleuren in *A*; in den regel nemen echter de spieren en vooral het centrale zenuwstelsel de kleurstof zoo sterk op, dat geen uittrekken meer helpt; ook heeft zeer dikwijls sterke maceratie plaats. Bij het mengsel van *A* en *B* heb ik dergelijke nadeelen nooit ondervonden, zelfs niet nadat de larven een paar maanden er in hadden gelegen. Oordeelt men, dat voldoende uitgetrokken is (voortdurende contrôle is hierbij een vereischte), dan worden de larven opgevoerd tot in alcohol van 96%. Hierin kunnen ze geruimen tijd blijven. Na ruim een jaar in 't donker er in bewaard, was het kraakbeen nog even blauw als bij pas gekleurde larven; de spieren worden witter, als dit nog mogelijk is; het is nl. niet noodig zoo lang uit te trekken, tot deze volkomen ontkleurd zijn <sup>2)</sup>. In xylol worden kleine larven soms reeds na een paar weken bijna totaal ontkleurd. Cederhoutolie vernietigt eveneens de blauwe kleur; volgens mijn ondervinding ook bij Vogels. Het is mij niet gelukt daarna opnieuw te kleuren.

Om de verschillende deelen goed te kunnen waarnemen, is het noodzakelijk, het hyobranchiaalskelet van het neurocranium los te prepareren. Spieren, hersenen — waar dit noodig is — in één woord al wat hinderlijk zijn kan, verwijderd men zooveel mogelijk. Het beste geschiedt dit in alcohol van 96% onder den binoculairen mikroskoop van Zeiss, met een dun doorzichtig plaatje melkglas op de opening van het diaphragma. Voor het bestudeeren van meer ingewikkelde deelen, als neus- en oorkapsel, is het gebruik

---

1) Men gebruike de kleurstofoplossing niet onmiddellijk na de bereiding. Gewoonlijk kristalliseert nog een gedeelte methyleenblauw uit en dikwijls zetten deze kristallen zich af in mond- en kieuwholte, wat het uittrekken zeer vertraagt; verwijdering met pincet, naald of penseel is uiterst moeilijk, meestal onmogelijk.

2) Zelfs thans, na twee jaar, is het kraakbeen nog goed blauw; alleen de blauwe tint van den alcohol verraadt, dat kleurstof afgegeven is.

van een binoculairen mikroskoop met sterke vergrooting, bv. van Watson, een onmisbaar vereischte. <sup>1)</sup> Mijn vroegere leermeester, de eerw. heer H. Bolsius, S. J. had de goedheid mij dezen mikroskoop, zoolang ik hem noodig had, af te staan. Hiervoor, alsook voor het groote aantal doorsneden, dat hij voor mij vervaardigde, wijk mij de tijd ontbrak, spreek ik hier mijn oprechten dank openlijk uit.

Tengevolge van de verschillende bewerkingen, welke de larven ondergaan hebben, laten de spieren zeer gemakkelijk los, zoodat het bij eenige oefening tamelijk weinig moeite kost, bv. bij het hyobranchiaalskelet der Urodela, ook van kleine larven, den musculus abdomino-hyoideus weg te praepareeren, „welcher sich (volgens Stöhr) selbst durch die sorgfältigste Präparation nicht gut entfernen lässt”, zoodat vroegere onderzoekers met de spieren tevens den teeren copulasteel verwijderden, zonder zelfs zijn bestaan te vermoeden. Voor het praepareeren gebruikt men uiterst fijne pincetten en naalden, welke men zoo slijpt, dat ze als mesje kunnen dienen. Deze methode komt dus overeen met de door Parker gebruikte en is in de laatste jaren opnieuw door Ridewood aangewend en hooggeprezen. Hunne methode — met behulp van een praepareermikroskoop de verschillende deelen onder alcohol praepareeren; Ridewood doet dit zelfs zonder te kleuren — kan echter niet als een vooruitgang beschouwd worden, en ik wensch ze ook geenszins in eere hersteld. Volgens mijn oordeel bleven onderzoekingen, op dergelijke wijze verricht, beter ongedaan. De verwarring, die zij stichten, is grooter dan het nut. Juiste waarnemingen van vroegere onderzoekers worden door hen verworpen, terwijl die van hen zelf geen vertrouwen verdienen en hun onderzoek geheel herhaald moet worden, waarvoor dan het soms zeer zeldzame materiaal ontbreekt. Niettegenstaande „Ridewood's Untersuchungen von musterhafter Sorgfalt und Gewissenhaftigkeit sind” (Gaupp, 1904, bl. 978), blijft men toch telkens aan zijn opgaven twijfelen, om de primitieve methode. De kritiek van Ridewood op de methode van Gaupp is dan ook volkomen onbegrijpelijk. Waar Ridewood beweert, „that at the critical periods when the cartilages are forming or are becoming absorbed, their outline is extremely difficult to make out in sections” (1896, bl. 93), daar is mij gebleken, dat de waarnemingen van Gaupp, behoudens

---

1) Het stereoskopisch oculair van Zeiss kan dezelfde diensten bewijzen.

enkele uitzonderingen, aan de werkelijkheid beantwoorden, tenzij Ridewood beweren mocht, dat deze methyleenblauwmethode evenals die van Wilder. (1896, bl. 277), waarmede hij „a few experiments” gemaakt heeft, is „useless for the demonstration of cartilage, which is just forming or undergoing absorption and could not therefore be applied successfully to such purposes.” De volgens deze methode vervaardigde praeparaten kunnen het tegendeel bewijzen, maar „a short trial” is hier evenmin voldoende als bij de methode „now finding such favour with embryologists.” Als er eene methode ongeschikt is, dan zeker die van Ridewood, welke hem, als een gevolg van „the simplest character”, en ten spijt van de „fine instruments, combined with a knowledge, to be gained only by experience, of the relative toughness of muscle, perichondrium and cartilage,” zelfs zeer oud kraakbeen voor „a dense mass of whitish fibrous tissue” (1898, bl. 6) doet aanzien, en als kraakbeen beschouwen een weefsel, dat zulks lang niet meer is. Dat de reconstructiemethode van Born niet volmaakt is, Gaupp zal wel de eerste zijn, om het toe te geven, maar dat zij ondanks hare gebreken onmisbaar is en de naar haar vervaardigde modellen een zeer goede voorstelling geven van de werkelijkheid, daarvan heeft mij dit onderzoek overvloedige bewijzen geleverd. Terecht verklaart dan ook Gaupp: „Ueber den Wert der ebenfals von Ridewood nicht sehr hoch bewerteten Plattenmodelliermethode noch etwas zu sagen, halte ich für überflüssig” (1904, bl. 974).

Uit den alcohol van 96% worden de gepraepareerde larven, resp. de deelen ervan, in absoluten alcohol en daarna in xylol gebracht. Zoodra de absolute alcohol door den xylol verdrongen is, worden ze zoo helder en doorzichtig als glas; dit duurt evenwel niet lang, want na een kwartier, soms nog eer, worden de spieren eenigszins bruin en minder doorschijnend. In canadabalsem of damarhars komt deze doorschijnendheid grootendeels, zoo niet geheel, terug. Wijl beide zuur reageeren, zouden zij de blauwe kleur vernietigen; om dit te voorkomen, worden zij geneutraliseerd door in een dunne oplossing in xylol eenige staafjes kaliumhydroxyd te plaatsen. Na een week of vier zijn zij gewoonlijk neutraal. Canadabalsem wordt hierdoor tamelijk bruin, vooral later, wanneer hij ingedampt wordt. De voornaamste reden evenwel, waarom damarhars de voorkeur verdient, is deze, dat de canadabalsem soms na eenige maanden in de praeparaten troebel werd; de eerste praeparaten, ofschoon ver-

vaardigd met canadabalsem, op dezelfde wijze geneutraliseerd, ver-  
toonen hiervan geen spoor <sup>1)</sup>. De damarhars blijft helder; wegens  
zijn lichtere kleur komt het blauw van het kraakbeen bovendien  
veel beter uit. Na doortrokken te zijn in eene dunne oplossing,  
worden de praeparaten in een dikkere oplossing ingesloten onder  
glascel (deze maakt men zelf door 2 of 4 reepjes glas vast te  
plakken met Wiesein <sup>2)</sup>); in den thermostaat bij 60° wordt dit na  
eenige minuten hard). Daarna wordt het praeparaat gelegd in den  
thermostaat bij 35°, totdat de damarhars bijna vast is. Dit heeft  
o. m. het groote voordeel, dat de praeparaten dan aanstonds ge-  
schikt zijn, om aan alle zijden bestudeerd te worden.

Om eventueele latere onderzoekers zooveel mogelijk moeilijk-  
heden en teleurstellingen te sparen, heb ik de methode uitvoerig  
beschreven. Door een eersten min gunstigen uitslag late men zich  
niet afschrikken; het geduld en de moeite worden door de prachtige  
praeparaten schitterend beloond; van het slagen is men zeker. De  
modellen van Gaupp, hoe keurig ook afgewerkt en door Ziegler  
gecopieerd, kunnen in fijnheid en sierlijkheid er niet mede in ver-  
gelijking komen.

Is de kraakbeenkleuring in toto werkelijk goed, dan kan men  
het voorwerp alle bewerkingen, om het voor den mikrotroom ge-  
schikt te maken, laten ondergaan, zonder dat het methyleenblauw  
ook maar in 't geringste loslaat. Ik heb de doorsneden op het  
voorwerpglas gekleurd met haematoxyline, gedurende eenige uren  
uitgewasschen met leidingswater enz., en ten slotte nog nagekleurd  
met eosine in amylylcohol: het kraakbeen was nog even intensief  
blauw als te voren.

Niet alleen voor het kraakbeen, ook voor het bestudeeren der  
spieren is de beschreven methode zeer geschikt. Helder afstekend  
op den blauwen ondergrond, zijn oorsprong en aanhechting zonder  
moeite te zien, terwijl de grens der verschillende spieren zeer

---

1) Vermoedelijk is de tweede hoeveelheid canadabalsem te sterk geneu-  
traliseerd en moet de troebeling worden toegeschreven aan de inwerking van  
de vochtigheid der lucht: zij begint bij den balsem, die buiten het dekglas  
ligt en dringt langzamerhand naar binnen; in een zeer droog vertrek geplaatst,  
worden de praeparaten weer helder, in een vochtige omgeving keert de troebeling  
terug. Ook met wateronttrekkende middelen, als KOH-staafjes, CaCl<sub>2</sub>, kan men  
de helderheid herstellen.

2) Wellicht voldoet ook elke andere gomsoort.

scherp is; het beste in alcohol van 96°/o; in xyhol of damarhars zijn ze dikwijls te doorschijnend; dit is eveneens het geval met de bloedvaten en zenuwen, waarvan de loop, althans van de grootere, zeer duidelijk te volgen is. Om een paar voorbeelden te noemen, zoo kon ik duidelijk waarnemen, dat de musculus suspensorio-angularis bij *Rana fusca* en *esculenta* niet zijn oorsprong heeft, zooals Schulze dien aangeeft voor *Pelobates*, maar onder aan den caudalen rand van den processus muscularis en gelegen is onder den musculus orbito-hyoideus. *Alytes* komt in dit opzicht overeen met *Pelobates*. Oorsprong, aanhechting en loop der spieren bij het hyobranchiaalskelet van *Molge* bv. zijn werkelijk zooals Drüner die beschrijft voor *Salamandra maculosa*, waarmede *Molge vulgaris* volgens hem overeenstemt. Een, zoo men wil, nog sterker bewijs is te vinden bij het hyobranchiaalskelet van *Alytes*.

Hoewel ik de grootte der larven opgeef, hecht ik daaraan toch weinig of geen gewicht; het verschil in lengte bij even ver ontwikkelde larven, maakt feitelijk toch elke vergelijking onmogelijk. Zoo zijn bv. gekweekte larven steeds kleiner dan in de vrije natuur zich ontwikkelende; en ook onder deze wisselt de grootte zeer sterk met het verschil in levensomstandigheden: de larven van *Rana*, verzameld in den guren zomer van 1907 waren veel kleiner dan die van 1908.

Behalve het kraakbeen wordt ook de darminhoud zeer sterk gekleurd. Eveneens slijm en derhalve ook slijmweefsel, wat een bezwaar is o. a. bij het bestudeeren van de ontwikkeling van het neusskelet. Verder nog de ganglien, vooral de spinale. Begrijpelijkerwijze is het zeer hinderlijk, dat ook de dooier zich intensief kleurt; dit gevoegd bij een tamelijk groote brosheid, heeft het mij onmogelijk gemaakt, het allereerste optreden van kraakbeen zowel in *Rana* als *Molge* na te gaan. Toch is ook in zeer kleine larven de al of niet aanwezigheid van kraakbeen, na voldoende praeparatie, zeer goed vast te stellen; twijfel of men werkelijk met kraakbeen te doen heeft, bestaat er niet. De cellen zijn door haar ronden of veelhoekigen vorm, en vooral door de scherpe blauwe lijn van haar omtrek (intercellulaire stof) overduidelijk van de andere weefsels te onderscheiden. Het cytoplasma en de kern worden in de meeste gevallen niet of slechts zwak gekleurd, toch is de laatste in den regel nog als een flauw stipje te zien. Zelfs vóór dat de hyaline zelfstandigheid van het kraakbeen zich

om de cellen heeft afgezet, kan men ze bij gunstige ligging aan haar vorm reeds herkennen, bv. bij het solum interorbitale<sup>1)</sup>.

Ook bij de Amphibia leert het methyleenblauw zich dus kennen als een betrouwbaar reactief op kraakbeen. Als mededinger voegt zich thans hierbij victoriablauw 4 R. Toen ik nl. mijn onderzoek bijna voltooid had, was professor van Wijhe er in geslaagd (September 1908) met eene 0.002 % oplossing van victoriablauw 4 R. in alcohol van 64 % het kraakbeen bij eenige Vertebrata in één nacht zeer intensief te kleuren. Mijne Amphibia boden hieraan even hardnekkig weerstand als aan de vroegere methyleenblauwoplossing; na 3 dagen waren ze nog even wit als te voren. Maar in een 3 % en 4 % oplossing was na een dag of vijf de kleuring schitterend; spieren enz. helder wit, kraakbeen intens hemelsblauw. Bij zeer kleine larven beantwoordde het resultaat niet aan de verwachting; na ruim 14 dagen in een 4 % oplossing geweest te zijn, was er nog zoo goed als geen kleuring waar te nemen, noch bij gebleekte, noch bij ongebleekte larven. Het uittrekken met zoutzuren alcohol geschiedt evenals vroeger; toch moet men hier, voor zoover ik van ontdekking spreken kan, veel voorzichtiger zijn, wijl het victoriablauw spoediger loslaat dan methyleenblauw; zoo was bv. het hyobranchiaal-skelet van een groote *Rana*-larve, na een paar dagen in een dunne oplossing van damarhars in xylol gelegen te hebben, tamelijk ontkleurd en merkwaardigerwijze was de kleurstof in de spieren getrokken. In vastgeworden damarhars blijft de kleur even goed bewaard als methyleenblauw; de praeparaten zijn nu twee jaar oud en vertoonen niet het geringste spoor van verbleeking. Dat er uitstekende uitkomsten mede te verkrijgen zijn, blijkt wel hieruit, dat bij *Alytes*-larven, welke, gefixeerd in sublimaat, 20 jaren oud waren en zich niet lieten bleeken, het kraakbeen toch nog sterk genoeg gekleurd werd in 3 à 4 dagen. De spieren bleven hier evenals bij *Rana*-larven, in formol van 4 % gefixeerd, groenachtig, wat boven ook geconstateerd werd voor het methyleenblauw.

Later heb ik met hetzelfde succes een 2 % oplossing aangevend, en uitgetrokken met sterken alcohol om de ontkleuring te

---

1) Men zou hier met recht van „Vorknorpel” kunnen spreken; toch wil ik om de vaagheid van dezen term, aan de reeds bestaande geen nieuwe bepaling toevoegen, te meer, wijl de cellen in genoemden toestand toch slechts zeer zelden zichtbaar zijn.



bespoedigen, wijl victoriablauw beter oplost in alcohol dan in water. Het verdient daarom ook de voorkeur, de gekleurde larven te bewaren in alcohol van 64%, waarin ze even goed blijven, als de met methyleenblauw gekleurde in alcohol van 96%. Wellicht zou, om deze grootere oplosbaarheid, een oplossing in alcohol van 96% het kraakbeen kleuren ook bij kleinere larven; eene proef hiermede heb ik echter niet genomen.

### III. CHONDROCRANIUM DER URODELA.

#### Neurocranium.

##### TRABECULAE.

Molge. Van *Molge cristata* was het jongste exemplaar, dat mij ter beschikking stond, en waarin kraakbeen duidelijk te onderscheiden viel, een larve van 8,5 mM., welke juist het ei verlaten had. Bij een paar andere larven, welke nog in het ei opgesloten waren, heb ik geen enkele kraakbeencil gevonden.

Deze waren in het voorste gedeelte sterk naar beneden gebogen, in overeenstemming met de ventrale ligging van den mond en de benedenwaartsche buiging der hersenen. In dit voorste gedeelte waren de cellen nog slechts door een flauw gekleurd laagje omgeven, en daardoor scherp onderscheiden van de meer caudaal gelegene; een bewijs dat de kraakbeenvorming zich rostraalwaarts voortzet. Een verschil tusschen de cellen van de trabekelplaat en de trabekels zelf kon ik bij deze jongste *Molge cristata* niet waarnemen; wel bij een paar larven van *Molge vulgaris*, o. a. bij eene van 6 mM. en eene van 7 mM. (Wat den graad der ontwikkeling betreft, staat die van 5 mM. bijna gelijk met die van *Molge cristata*; volgens de ontwikkeling van het kraakbeen in het splanchnocranium is zij iets voor, volgens de richting daarentegen iets achter). Of er derhalve een zelfstandige trabekelplaat aangelegd wordt, die later met de trabekels versmelt, kon ik uit mijn praeparaten niet opmaken; de cellen van de trabekels gaan geleidelijk over in die van de trabekelplaat, doch uit het verschil in sterkte van kleuring volgt zeer zeker, dat het kraakbeen het eerst optreedt in het midden der trabekels en zich dan naar beide zijden voortzet. Van

nog kleinere larven van *Molge vulgaris* is het mij wegens de reeds genoemde moeilijkheden niet gelukt toto-praeparaten te vervaardigen, ondanks de toepassing van verschillende hulpmiddelen. Ook in doorsneden van kleine stadiën heb ik de zelfstandigheid der trabekelplaat niet kunnen ontdekken.

De crista trabeculae is bij *Molge cristata* nog niet aanwezig (fig. 1), evenmin bij een larve van *Molge vulgaris* van 6 mM. De mogelijkheid is echter niet uitgesloten, dat zij bij de eerste door het praepareeren verwijderd is. Bij larven van *Molge vulgaris* van 7—8 mM. is zij daarentegen zeer goed te zien; bij eene van 7 mM. wordt zij zelfstandig, onafhankelijk van de trabekels, aangelegd; het is een klein eenigszins afgeplat staafje, achteraan dikker dan vooraan en gelegen boven de trabekels, in de nabijheid van den processus ascendens. Hoewel het een nadeel is van toto-praeparaten dat, waar deelen boven elkaar gelegen zijn, vooral natuurlijk bij kleine voorwerpen, het dikwijls moeilijk, soms zelfs in 't geheel niet uit te maken is, of zij al dan niet samenhangen, valt hier aan de zelfstandigheid der crista toch niet te twifelen; bij gebruik van een binoculaire mikroskoop en een sterke vergrooting (oculair B van Watson, objectief C van Zeiss) ziet men haar geheel vrij. Zij blijft niet alleen bij jonge larven, zooals die van 7—8 mM. of van 11,5 mM. (fig. 2), maar ook bij oudere scherp gescheiden van de trabekels. Deze zijn over haar geheele lengte, totdat zij overgaan in de trabekelplaat, bijna zuiver rolrond, zooals men op doorsnee zeer gemakkelijk kan zien; waar het niet zoo schijnt te zijn, is dit ontstaan door de innige vergroeiing der crista met de trabekels. Toch is in de jongere larven een verschil tusschen de cellen der crista en der trabekels niet alleen aan doorsneden, maar ook aan toto-praeparaten nog waar te nemen. De trabekels hebben dan ook zoo goed als geen deel aan de zijdelingsche begrenzing der hersenen, evenmin als bij *Rana*; dit is enkel de taak der crista, die dan ook een verticaal plaatje is, op doorsnee smaller dan de trabekels. De nervi opticus en oculomotorius zijn als door een kraakbeenig kolommetje van elkaar gescheiden, en ook de verbinding van de crista met de trabekels, caudaal van den nervus oculomotorius, maakt dien indruk. Achter deze verbinding loopt de trabekel zacht glooiend naar beneden en gaat over in de trabekelplaat. Bij larven van 10—11 mM. is van een grens tusschen processus ascendens en crista geen spoor meer aanwezig; de ver-

eeniging is zoo volkomen, alsof de crista een rechtstreeksche voortzetting was van den processus. Bij larven van 7 mM. is de verbinding juist tot stand gekomen, zooals wij uit de kleur, de kleine cellen en de geringe dikte der verbinding besluiten kunnen.

Van het punt af ongeveer, waar de processus ascendens zich met de crista vereenigt, loopen de trabekels volkomen evenwijdig met elkaar in horizontale richting naar voren (fig. 2), buigen ter hoogte van de neuskapsels, daar waar de crista ophoudt of — wil men liever — begint, een weinig naar beneden en naar binnen, en verbreedten zich vooraan tot de zg. cornua trabecularum. Deze verbredening vooraan vinden wij reeds bij larven van 8 mM. Wij zij als een plaatje onder den neus komt te liggen en de trabekels, van welker benedenkant zij uitgroeit, door haar dikte daar steeds scherp van onderscheiden blijven, noem ik ze, om later misverstand te voorkomen, *planum infranasale* en behoud de uitdrukking *cornu trabeculae* enkel voor het voorste stuk der trabekels zelf.

Waar die richtingsverandering begint, hebben de trabekels eene naar buiten uitspringende verdikking — reeds aanwezig bij larven van 7 mM. — het begin van den processus antorbitalis. Dit voorste gedeelte der trabekels is gewoonlijk iets sterker ontwikkeld dan het volgende. Onmiddellijk achter het *planum infranasale* begint bij larven van 15 à 16 mM. het *planum internasale* zich te vormen als uitwassen der trabekels zelf. Deze uitwassen groeien in mediaal-caudale richting, zoodat de plaat aan den voorrand V-vormig is ingesneden, terwijl de achterrand recht is; de hersenen, eerst verder rostraalwaarts gelegen, trekken zich later terug: hun voorste gedeelte rust dan op de internasaalplaat. Door haar worden van de trabekels stukken afgesneden, welke volgens Gaupp (1905, bl. 698) thans eerst met recht *cornua trabecularum* genoemd worden. Om redenen, waarvoor ik het bewijs later geven zal, diende die naam eerder toegepast te worden op dat gedeelte, dat rostraal van den processus antorbitalis ligt en reeds bij larven van 7 mM. duidelijk te onderscheiden is.

Zowel bij de larven van *Molge cristata* van 8,5 mM. (fig. 1), als bij die van *Molge vulgaris* van 6, 7 en 11,5 mM. (fig. 2), strekt zich de chorda, die volkomen ongekleurd is en daardoor zeer scherp in 't oog valt — het andere weefsel is eenigszins groenachtig — verder naar voren uit dan de trabekelplaat. Deze heeft nog niet

den vorm van een rechthoekigen driehoek met den rechten hoek tegen de chorda gelegen, en verkrijgt dien meestal eerst veel later, zooals blijkt uit de larven van *Molge vulgaris*. Bij die van 6 mM. ziet men aan den rostralen rand der trabekelplaat nieuwe kraakbeencellen optreden, waardoor de plaat nog iets vergroot wordt. Veel is dit echter niet, want ook bij larven van 11,5 mM., bij welke de driehoekige vorm aanwezig is, loopt de chorda, ventraal en dorsaal nog door geen kraakbeen bedekt, vrij door tot daar ongeveer, waar de processus ascendens zich ombuigt in de crista trabeculae. Bij larven van dit stadium vind ik slechts bij uitzondering, dat de chorda ophoudt bij den rostralen rand der trabekelplaat. Bij oudere stadiën, van 16 mM. bv., is dit bij alle het geval, hoewel ook dan bij de meeste de beide trabekelplaten nog niet tot één ongepaarde vereenigd zijn. Wel zijn ze, ook als de chorda verder rostraalwaarts reikt, onderling verbonden door het perichondrium, dat om de chordapunt heenbuigt en halverwege de trabekels, deze weer eng omsluit.

Een vereeniging der trabekelplaten door kraakbeen heb ik als regel het eerst aangetroffen bij larven van 20 mM. en oudere, als de basaalplaat reeds voor een groot gedeelte geresorbeerd was en de punt der chorda ook reeds in kraakbeen veranderd. Een uitzondering hierop maken een larve van 8 mM., bij welke de trabekels reeds over een grooten afstand vóór de chorda verbonden waren, terwijl deze zelf dorsaal meer verdrongen was dan ventraal; en een van 11 mM., bij welke de chorda vooraan verdrongen is zonder meer. De drie grootere larven van *Molge cristata*, welke ik onderzocht heb, — 28, 32 en 45 mM. — stemmen in dit opzicht volmaakt overeen met wat vroegere onderzoekers bij grootere larven van *Molge vulgaris* gevonden hebben, bv. met het stadium van 20 mM. van Gaupp. Men zou wellicht geneigd zijn deze sterke afwijking bij *Molge vulgaris* toe te schrijven aan een nadeeligen invloed van het bleeken of hieraan, dat de kleuring niet sterk genoeg geweest is. Ik wil toegeven, dat dit vermoeden ook bij mij herhaaldelijk opgekomen is; toch lijkt het mij onwaarschijnlijk, wijl ik geen voldoende verklaring er voor weet, dat juist deze plek ongekleurd zou gebleven zijn. Ik hoop later in de gelegenheid te zijn dit punt, alsmede eenige andere, waarvoor mij thans gedeeltelijk het materiaal, doch vooral de tijd ontbreken, tot een eindoplossing te kunnen brengen.

*Siredon pisciformis*. Als lid eener zelfde familie kan men van *Siredon* reeds a priori verwachten, dat zijn ontwikkeling van die van *Molge*, zoo er verschil mocht zijn, toch slechts in ondergeschikte punten zal afwijken. Het onderzoek bevestigt dit vermoeden dan ook in alle opzichten. Des te meer bevreemdt het daarom, dat het gedrag ten opzichte van de kleuring met methyleenblauw zoo sterk verschilt. Zooals wij bij de beschrijving der methode uiteengezet hebben, wordt cytoplasma en kern niet of ternauwernood gekleurd, de intercellulaire stof daarentegen intensief; bij *Siredon* nu is het juist omgekeerd: hier worden kern en cytoplasma blauw, de intercellulaire stof blijft zoo goed als kleurloos. Toch meen ik dit niet als een bijzondere eigenschap te moeten beschouwen van het kraakbeen van *Siredon* in tegenstelling met dat van *Molge*. Wel heeft ook Stöhr reeds op een verschil bij beide gewezen: „Während für diese (i. e. Anlagen der Balken und des Visceralskeletes des *Triton*) die Armut an Dotterplättchen als charakteristisch nachgewiesen werden konnte, finden sich bei *Siredon* in den Anlagen des Visceralskeletes, noch mehr aber in denen der Balken, Dotterplättchen und Pigmentkörner . . . Die knorpelige Differenzirung der Balkenanlagen erfolgt bei *Triton* und *Siredon* auf gleiche Weise, doch sind bei letzterem auch noch in wirklichem Knorpel\*<sup>1)</sup> Dotterplättchen zu finden” (1879, bl. 15). Maar hoewel ik bovengenoemd verschijnsel vind bij alle onderzochte *Siredon*-larven, komt het toch ook eens voor bij *Molge vulgaris* en eens bij *Molge cristata* na kleuring met methyleenblauw, nochtans in geringeren graad. Zeer sterk vind ik het, na kleuring met victoria-blauw, bij een larve van *Molge vulgaris* van 65 mM., welke gefixeerd werd in formol van 4%, kort na haar winterslaap. Noch de formol-fixatie, noch het victoriablauw zijn blijkbaar van invloed, wijl een paar volwassen dieren, te gelijk met die larve gefixeerd, het verschijnsel niet vertoonden. Ik vermoed, dat de oorzaak gezocht moet worden in een bijzonderen, wellicht ziekelijken toestand der besproken dieren. Voor de studie van het kraakbeen hindert het betrekkelijk weinig. Alleen bij jonge larven is het hier en daar bv. aan neus- en oorkapsel lastig, het kraakbeen van het andere weefsel te onderscheiden, omdat ook dit eenigszins gekleurd wordt,

---

1) Waar in 't vervolg gespatieerde woorden of zinnen van een sterretje voorzien zijn, is de spatieering van mij.

althans met methyleenblauw; ik had geen larven meer om de victoriablauwkleuring toe te passen. Een grooter bezwaar bestaat hierin, dat, ondanks het gebruik van den dialysator, de schrompeling zeer sterk is geweest, vooral van hersenen en oorkapsel. Daardoor is het geheel minder duidelijk en fraai.

Slechts een 15 stuks larven waren voor het onderzoek aanwezig. De jongste — 9 mM. — had evenals die van *Molge cristata* juist het ei verlaten<sup>1)</sup>, doch was veel verder ontwikkeld. De trabekels waren reeds vóór de chorda tot een ongepaarde trabekelplaat vereenigd, die aan weerszijden van de chorda caudaal scherp uitloopt; de chorda zelf was over een kleinen afstand dorsaal verdrongen. De crista, veel hooger dan bij *Molge*, is reeds met den processus ascendens versmolten, doch slechts zwak. Van den processus antorbitalis is nog niets te bespeuren en ook ontbreekt het verschil in breedte tusschen het vóór en achter dezen gelegen gedeelte der trabekels; wel bestaat de buiging naar mediaal en beneden, maar ook minder sterk dan bij *Molge*. Een duidelijke processus antorbitalis vind ik eerst bij een larve van 32 mM., lateraal sterker gekleurd dan de verbinding met de trabekel. Bij jongere larven van 14 mM. bv., is er wel iets van te zien, maar niet zoo, dat ik met zekerheid durf te beweren hier met kraakbeen te doen te hebben. Het planum internasale lijkt mij reeds voltooid bij een larve van 11,5 mM.; zeer zeker is het dit bij een larve van 14 mM. Het planum infranasale is reeds kraakbeenig bij een larve van 10 mM.

*Necturus maculatus*. Van *Necturus* werden maar een 14-tal praeparaten vervaardigd, doch deze voldoen dan ook in alle opzichten:

---

1) Wat deze opgaven betreft, alsmede de wijze van fixatie, moet ik natuurlijk vertrouwen op den Amerikaanschen leverancier. Ik voeg dit hierbij, omdat men nogal bezwaar schijnt te hebben tegen de fixatie met sublimaat-formol. Bij *Siredon* is ze hoogst waarschijnlijk toegepast, wijl hier de kleuring slaagt, al is het niet op de gewone wijze. Bij een partij larven van *Necturus maculatus* was dit zeker niet gebeurd, ondanks de uitdrukkelijke opdracht van professor van Wijhe. Het gevolg was dan ook, dat geen enkele dezer larven, zelfs na een verblijf van 4 maanden in methyleenblauw A, voldoende gekleurd was. Vermoedelijk heeft men sublimaat-azijnzuur aangewend. Het azijnzuur nu maakt het kraakbeen volkomen ongeschikt voor de kleuring met methyleenblauw. Zoo kon ik ondanks het groote aantal larven, vooral van jonge stadiën — 19 mM. en kleiner — er slechts eenige onderzoeken, bij welke de kleuring uitstekend gelukte. Deze waren van denzelfden handelaar afkomstig als *Siredon*.

het kraakbeen is intensief blauw, het overige weefsel weinig of niet, of althans niet in die mate, dat het de herkenning van kraakbeen belet. Een uitzondering echter maakten het centrale zenuwstelsel en de spinaalgangliën. Wegens het groote volumen moesten de hersenen verwijderd worden, om het ondergelegen kraakbeen in voldoende mate te kunnen waarnemen. Door de geringe hoeveelheid pigment is bleeken overbodig; de huid te verwijderen is voldoende, ook bij larven van 25 mM., de grootste, die ik heb kunnen onderzoeken. De groote dooiermassa heb ik steeds verwijderd om de voor het insluiten gevorderde damarhars (resp. canadabalsem) minder hoog en zoo het onderzoek met sterkere vergrooing bv. objectief C van Zeiss mogelijk te maken.

Het jongste dier, waarbij de kleuring van het kraakbeen mogelijk was, had toevallig dezelfde lengte als dat, van welks chondrocranium Miss Platt een model vervaardigd en afgebeeld heeft, nl. 19 mM. Het kraakbeen treedt volgens haar het eerst op bij larven van 17 mM. Dit stemt zeer goed overeen met mijn praeparaat, daar uit de sterkte der blauwe kleur blijkt, dat bij de larve van 19 mM. het kraakbeen in de trabekels reeds eenigen tijd aanwezig moet zijn, evenals in de mandibula en het hyobranchiaalskelet. Over het onderzoek van Buchs (1902) zal ik later spreken en de bewijzen geven, waarom ik dit, voor zoover het betrekking heeft op kraakbeen, wantrouw.

De trabekels looplen als twee ronde staafjes, in het midden-gedeelte van den schedel, evenwijdig aan elkaar. Ter hoogte van het begin der nog volkomen vliezige oorkapsels, waarin de canales semicirculares enz. buitengewoon duidelijk te onderscheiden zijn, convergeeren zij in caudale richting naar de chorda, welke zij bereiken ruim halverwege de oorkapsel (fig. 3), tegenover de opening, waar de ductus endolymphaticus deze verlaat. Het kraakbeen zet zich nog even verder caudaalwaarts voort, doch zijn kleur wordt weldra zeer flauw en gaat over in een blauwe tint, welke zich uitstrekt langs de chorda tot aan den occipitaalboog, achter dezen even onderbroken is, tenminste links, maar dan weer zichtbaar wordt tot aan den 1sten wervelboog. De 1ste en 2de wervelboog zelf zijn ook nog blauw getint, de volgende niet meer; toch zijn ook deze in den romp reeds alle herkenbaar. Zoover als deze blauwe tint reikt, is nog geen enkele kraakbeencel te herkennen, ook niet in den occipitaal- en eersten wervelboog.

Waar de richting verandert, is de trabekel eenigszins verbreed naar den kant van de oorkapsel; bij de chorda wordt de breedte nog grooter. Tusschen oog- en neuskapsel gaan de trabekels eveneens convergeeren in rostrale richting. Op dit punt, waaraan later de processus antorbitalis verbonden wordt, vertoont zich nu een kleine scherpe uitwijking naar buiten. De processus ontstaat zelfstandig en versmelt met de trabekel bij een larve van 25 mM.; dit zelfstandig ontstaan blijkt ook uit de krachtiger gekleurde cellen in het laterale gedeelte. De trabekels eindigen niet toegespitst, maar eenigszins knodsvormig; later bij oudere stadiën, bij een bv. eveneens van 25 mM., zijn zij hier een weinig dorso-ventraal afgeplat en zetten zich vooral mediaal, maar toch ook lateraal voort in een korten uitlooper en geven daardoor in verkleinden maatstaf het beeld weer van een jonge *Molge*-larve, bij welke het planum infranasale reeds ontwikkeld is. Even achter het punt, waar die verbredening of afplatting begint, ontstaat het planum internasale, aldus de overeenkomst met *Molge* nog verhoogend. Ook bij *Necturus* schijnt de verbredening tot stand te komen door een lateraal uitgroeien der trabekels. Bij een larve van 24 mM., waarvan doorsneden gemaakt zijn, zie ik tusschen de beide trabekels, op de plaats van het planum internasale, een ellipsvormige kern, hoewel niet kraakbeenig, zelfstandig optreden. De celvorm is echter van dien aard, dat men er niet aan twifelen kan, of deze cellen zullen kraakbeen worden en aldus het bewijs leveren voor de zelfstandigheid van het planum internasale. Bij larven van 25 mM. is dit planum reeds een zeer breede plaat en zwaar gekleurd behalve de achterrand; hier groeit zij dus blijkbaar aan tot haar definitieve grootte. Bij toto-praeparaten van een larve van 24 mM. en 2 andere van 25 mM. is op deze plek niets wat ook maar op een kraakbeencel lijkt, te vinden. Het schijnt, dat de kraakbeenvorming bij *Necturus* verbazend snel in zijn werk gaat. Ook van de columella en van den processus antorbitalis bestaat bij de drie laatstgenoemde larven nog geen begin, terwijl zij bij de twee eerstgenoemde blauw zijn. Hetzelfde geldt van het tuberculum interglenoidale. Dit is tevens weer een bewijs, dat ontwikkeling en grootte volstrekt geen gelijken tred houden.

Tot mijn spijt heb ik bij de jongste drie larven — 19 en 20 mM. — de crista trabeculae tegelijk met de hersenen weggepraepareerd, behalve bij eene van 19 mM., waar ze links behouden is. De cellen zijn juist kraakbeenig, zoodat ze niet dan bij zeer gunstig



licht herkenbaar zijn. Vooraan is de crista nog met de trabekels verbonden; achter den nervus oculomotorius is dit twijfelachtig, omdat èn het kraakbeen nog zoo jong is, èn zij zelf slechts gedeeltelijk van terzijde gezien wordt; tusschen haar en den processus ascendens is het weefsel zeker nog niet kraakbeenig. Evenmin bij een larve van 21 mM., wel bij die van 22 mM.; de verbindingscellen zijn al flink gekleurd, zooals bij een gehalveerde larve van deze grootte duidelijk blijkt. De chorda wordt op haar vrijen loop door den schedel van lieverlede een weinig smaller en eindigt zuiver afgerond, ongeveer tegenover den processus ascendens. De punt is over een korten afstand kraakbeenig, reeds bij de larven van 19 mM. Bij deze is de intercellulaire stof nog gering. De cellen zien er eenigszins blazig uit, zijn iets grooter dan de cellen van het overige kraakbeen, maar veel kleiner dan die van de chorda; bij eene van 20 mM. bestaat er echter reeds geen onderscheid meer tusschen haar en de andere kraakbeencellen of die, welke in de chorda ontstaan tusschen de basis der occipitaalbogen, in het tuberculum interglenoidale. Bij oudere larven reikt de chorda niet meer zoo ver rostraal als bij de jongere; bij de verst ontwikkelde van 25 mM. eindigt ze tegenover het foramen nervi palatini, maar de punt blijft ten naaste bij over denzelfden afstand kraakbeenig. Dat dit het gevolg is van een verkorting der chorda zelf en niet van een uitgroeien der omringende deelen in rostrale richting, blijkt uit rechtstreeksche meting, want van den occipitaalboog af gerekend, is de lengte der chorda bij een larve van 20 mM.  $30 \mu$  grooter dan bij een larve van 25 mM.

Terloops wil ik er met een enkel woord op wijzen, dat wij hier in de chordapunt toch zeker te doen hebben met kraakbeen, dat in zijn bestaan onafhankelijk is van reeds aanwezig kraakbeen: voor het autochthone karakter van het chordakraakbeen der Urodela een alleszins krachtig bewijs.

#### LITTERATUUR-OVERZICHT.

De eerste, die het chondrocranium van *Molge* en *Siredon* onderzocht naar een methode, welke tot nu toe als betrouwbaar ondersteld kon worden, was Stöhr (1879). Na hem is het vóór *Amblystoma* nog nagegaan door Winslow (1898), wiens bevindingen, althans voor de jongere stadiën, niet noemenswaard van

die van Stöhr verschilden. Een paar oudere stadiën van *Molge vulgaris* en *Siredon* werden door Gaupp onderzocht (1905).

Wijl Stöhr niet alleen spreekt over den kraakbeenigen toestand (Knorpel), maar ook over den voorafgaanden niet-kraakbeenigen (Vorknorpel), is het dikwijls zeer lastig uit te maken, of hij den eersten dan wel den laatsten bedoelt. Gaupp vat het resultaat over het begin aldus samen: „Die Balkenanlage differenziert sich von vorn nach hinten und verknorpelt rasch (*Triton crist.* von 9,5 m.m. Länge). Kurz nach ihr erscheint jederseits die Balkenplatte als paarige zu Seiten der Chordaspitze gelegene Anlage von der Form eines rechtwinkligen Dreiecks (rechter Winkel vorn neben der Chorda) die in ihrer histologischen Differenzierung sich in einigen Punkten von dem Balken selbst unterscheidet und mit diesem auch zunächst nicht zusammenhängt. Auch die Balkenplatte verknorpelt rasch und verschmilzt\* mit dem Balken” (1905, bl. 689).

Hieruit zou men dus opmaken, dat in de „Balkenplatte” een onafhankelijke kraakbeen kern ontstaat. Toch is dit geenszins het geval, ook niet volgens de waarnemingen van Stöhr. In zijn eerste verhandeling (1879) spreekt hij zelfs niet duidelijk over een gescheiden aanleg van de niet-kraakbeenige trabekel en trabekelplaat. Eerder zou men bij een nauwkeurige vergelijking der plaatsen, waar hij over deze twee deelen handelt, tot het tegendeel besluiten, maar dat de „Anlage” zelfstandig is, verklaart hij uitdrukkelijk in zijn onderzoek over de Teleostei: „Es mag auf einen von mir früher gemachten Befund verwiesen werden, dessen Bedeutung ich damals nicht erkannt, und den ich desshalb nicht genügend hervorgehoben hatte. Es stehen nämlich auch bei Urodelen-larven, die Balkenanlagen nicht in Verbindung mit den Anlagen der Balkenplatte” (1882, bl. 21). Van een versmelting van kraakbeen wordt nergens, ook maar met een enkel woord, gewag gemaakt. Ook Noordenbos en Sonies nemen de zelfstandigheid der trabekelplaat bij de Urodela aan, doch vermoedelijk steunend op de meening van Gaupp, of enkel lettend op de „Anlage”, waarmede Stöhr echter geen kraakbeenigen, doch een prochondralen aanleg bedoelt. Veilig mogen we besluiten, dat Stöhr, evenmin als ik, een zelfstandige kraakbeenige trabekelplaat heeft waargenomen. Was deze in werkelijkheid zelfstandig, dan zou in mijn jongste stadiën van *Molge cristata* en *vulgaris*, toch zeker wel een verschil tusschen de aangrenzende cellen en die op de verbindingsplaats

zichtbaar zijn. Wijl in deze stadiën de kraakbeenige crista pas aangelegd wordt en de trabekelplaat nog geen rechthoek vormt, zijn ze zeker jonger dan het gemodelleerde stadium van Stöhr. Ook Winslow spreekt hierover niet bij *Amblystoma*.

Dat de trabekelplaten, gepaard aangelegd, met elkaar versmelten en wel op zeer verschillende wijzen en tijden, is door Stöhr zeer juist waargenomen: „Die mediane Verschmelzung erfolgt zu sehr verschiedenen Zeiten bei ein und derselben Art” (1879, bl. 19), en na de beschrijving van verschillende wijzen van versmelting bij *Molge* en *Siredon*: „So habe ich es in den meisten Fällen gefunden; doch gibt es auch vielfache Ausnahmen, so dass an eine gewisse Variabilität in dieser Hinsicht gedacht werden könnte” (bl. 20). Zoo laat echter als ik het gevonden heb, schijnt het bij zijn larven niet te zijn voorgekomen. Vooral bij *Siredon* vindt hij een vroege versmelting, zelfs „schon vor der knorpeligen Differenzierung”, hetgeen zeer goed aan mijn jongste larven beantwoordt.

Dat de chorda zich verder rostraalwaarts uitstrekt dan de trabekelplaat, vind ik nergens vermeld. Wel is dit eenigszins het geval in de figuren van Parker en Huxley over *Siredon*, doch op de onbetrouwbaarheid daarvan werd reeds door Stöhr in zijn eerste verhandeling gewezen. Tot nu toe werd dit dan ook als een bijzonderheid beschouwd van *Necturus* en *Rana* tegenover *Molge*; zoo schrijft Miss Platt: „In *Triton* according to Stöhr, the trabecular plates meet at each side the point of the chorda, which they soon surround anteriorly, occupying thus that area of the basicranial plate, which in *Necturus* does not chondrify. In the Anura, although the trabecular plates ultimately surround the point of the chorda, at first the chorda extends forwards completely free beyond the region, in which its sides are enclosed by the trabecular plates, as is permanently the case in *Necturus*” (1897, bl. 52). In dit opzicht verschillen *Rana* en *Molge* echter niet het minste. De doorsnede van Stöhr (1881, Tafel II, fig. 13) kan dus even goed dienen voor *Molge* als voor *Rana*, zooals een vergelijking met mijn figuur 1 of 2 duidelijk doet uitkomen. En ook van *Molge* kan men zeggen: „Auffallenderweise sind es nicht die Seitenteile der Chordaspitze, sondern weiter nach hinten gelegene Partien, an welche sich beide Spangen anlegen; das vorderste Chordaende bleibt völlig frei und bohrt sich förmlich in den vor ihm liegenden Hirnteil ein” (1881, bl. 85).

Daar bij *Necturus* geen trabekelplaat voorkomt, is er ook geen overeenkomst te verwachten. Toch is dit slechts secundair, zooals Miss Platt terecht opmerkt. „This condition in *Necturus*, however, is evidently secondary, as evinced bij the disappearance of the antero-median part of the basicranial plate.” Beschouwt men echter de punt van de chorda ten opzichte van de omringende deelen, bv. van het palatoquadratum of oor, dan reikt ze bij alle even ver rostraalwaarts en tot aan de hypophyse.

Een ander punt van overeenkomst tusschen *Molge* en *Necturus* in deze streek, is het kraakbeen in de punt der chorda. Doch gelijk het ontbreken van kraakbeen op deze hoogte van de basaalplaat een secundair verschijnsel is, dat bij *Molge* zich eerst vertoont in een veel later stadium, zoo is zijn optreden in de chordapunt een vervroeging van hetgeen we bij oudere *Molge*-larven vinden.

Verwonderlijk mag het voorzeker heeten, dat noch Miss Platt, noch Winslow deze kraakbeenige chordapunt, welke cellen in duidelijkheid voor die van geen enkel kraakbeenelement onderdoen, nergens gezien hebben, zelfs niet bij larven van 45 en 46 mM., bij welke, volgens Miss Platt: „the anterior part of the chorda still persists” (1897, bl. 65).

De zelfstandigheid der crista is enkel bij *Necturus* door Miss Platt waargenomen en beschreven: „The cartilage of the dorsal bar, however, (crista trabeculae) is not at first connected with the trabecular cartilage, but fuses posteriorly with the ascending process of the quadrate cartilage before becoming connected with the trabecula by means of the cross bars that bound the openings for the optic and oculomotor nerves” (1897, bl. 56). Voor *Necturus* heb ik hier niets bij te voegen, dan dat de verbinding met de trabekel hoofdzakelijk plaats heeft van de crista uit; deze heeft hier niet zooals bij *Molge* den vorm van een plaatje, maar is evenals de trabekel zelf, ongeveer rolrond. Uit de beschrijving van Stöhr volgt zonneklaar, dat hij noch de zelfstandigheid der crista, noch zelfs een verschil tusschen haar en de trabekel heeft gezien. „Die Balken erscheinen an Frontalschnitten von vorn nach hinten betrachtet zuerst rund, weiter nach hinten erheben sie sich zur Bildung der seitlichen Schädelwand (Crista trabeculae), welche zuerst eine Öffnung zum Durchtritt des Opticus . . . . erkennen lässt. Etwas hinter dem Opticus-loch, findet sich noch eine zweite Öffnung . . . . Dicht hinter der Begrenzung dieser zweiten Öffnung fällt die Schädelwand steil ab und geht

wieder in einen rundlichen Stab über, der mit den jetzt gleichfalls knorpligen Balkenplatte zusammenhängt" (1879, bl. 16). Men ziet het, de schedelwand: trabecula + crista, wordt als één geheel beschouwd, slechts onderbroken door de openingen voor de nervi II en III. Toch kan men, zoo mijn bevinding althans bevestigd wordt — ik heb de onafhankelijke crista slechts bij één larve gevonden — niet meer met Gaupp zeggen: „*Necturus* zeigt von dem Geschilderten (bij *Molge*) einige Abweichungen; die wichtigste ist die selbständige Verknorpelung der Crista trabeculae" (1905, bl. 690).

Aan de homologie van de crista met de cartilago supraorbitalis der Selachii (van Wijhe, 1905, bl. 320), niet met de cartilago alisphenoidea (= cartilago sphenolateralis, Gaupp; Lamina antotica van Wijhe) zooals Sewertzoff en, in navolging van hem, Miss Platt aanneemt, kan thans wel niet meer getwijfeld worden. Ook zonder hare zelfstandigheid zou er tegen de homologizeering geen bezwaar bestaan. Vergelijken wij van Wijhe's beschrijving der cartilago supraorbitalis met de crista der Urodela, dan zijn de afwijkingen slechts van ondergeschikt belang. Een gereede verklaring voor deze, is gemakkelijk te vinden in het ontbreken der „Kopfbeuge" bij de Amphibia. Tegelijk met de „Kopfbeuge" ontbreekt ook de cartilago polaris. Zooals uit de onderzoekingen van van Wijhe (Selachii), Sonies (Vogels) en Noordenbos (Zoogdieren) blijkt, heeft deze tot doel, de trabekels te verbinden met het parachordale, waarvan bij de Vogels de cartilago acrochordalis het voorste gedeelte uitmaakt. Nu echter bij de Amphibia, de trabekels in ongeveer eenzelfde lijn komen te liggen met het parachordale en in deszelfs onmiddellijke nabijheid, is de dienst der cartilago polaris overbodig geworden. Aan een algeheele onderdrukking behoeft men hierbij nog niet te denken. Men kan aannemen, dat zij opgenomen is in het voorste gedeelte der trabelplaat. Als homologon van de cartilago acrochordalis der Vogels, is zeer zeker de trabekelplaat te beschouwen. Haar ligging ten opzichte van de chordapunt en van de fenestra basi-cranialis posterior, haar gedrag tegenover de chorda zelve, als ze eenmaal ongepaard geworden is, maken een andere opvatting vrij wel onmogelijk. Ook Sonies helt tot deze meening over, maar wordt door de cartilago polaris weerhouden. „Dieses (ein homologes Gebilde der Balkenplatte) konnte die Cartilago acrochordalis sein, welche auch den meist

rostralen Teil der Basalplatte darstellt, aber . . . zwischen den Trabekelhinterenden und der Cartilago acrochordalis entsteht bei den Vögeln noch eine neue selbständige Knorpelanlage, nämlich die Cartilago polaris" (1907, bl. 405). Neemt men dus aan, dat ook de cartilago polaris in de trabekelplaat opgenomen is, dan vervangt deze *en cartilago polaris en cartilago acrochordalis* der Vogels.

Bij de Zoogdieren vindt Sonies geen homologon van de cartilago acrochordalis (bl. 406). Toch zouden hiervoor de twee caudale insulae polares van Noordenbos kunnen dienen, waarmee dan tegelijk de moeielijkheid van Sonies ten opzichte van de fenestra basi-cranialis posterior zou verdwijnen. Hij noemt de lamina polaris: „Ein zur praechordalen Region gehöriges . . . Gebilde" (bl. 406). Toch is het mij niet duidelijk, of de caudale helft niet gerekend kan worden als bij de chordapunt te behooren. Immers, de verhouding der chorda tot de lamina polaris besprekend, zegt Noordenbos: „Over deze opening (d. i. de fenestra basicranialis posterior, welke vooraan begrensd wordt door den caudalen rand der lamina polaris) heen, loopt de chorda dorsalis. Waar de chorda precies eindigt, kan ik niet nauwkeurig aangeven; verder dan den voorrand der opening kan ik haar in dit stadium niet vervolgen. Stellig is het rostraaleinde der chorda in dezen trap van ontwikkeling reeds gereduceerd, daar ik bij veel jongere embryo's . . . deze streng tot aan de hypophysis kon vervolgen" (1904, bl. 33). Hierbij houde men in het oog, dat bij de Zoogdieren en vooral bij *Talpa* de „Kopfbeuge" veel geringer is dan bij de Vogels en hierin dus een reden voor de afwijking kan gelegen zijn. Noordenbos zelf beschouwt het caudale stuk der lamina polaris als gelijkwaardig met de trabekelplaat: „De Balkenplatte zal homoloog moeten zijn met dat deel der poolplaat, dat caudaal van den hypophysis-steel ligt" (1904, bl. 39). Met de „Balkenplatte" is ook homoloog de cartilago acrochordalis, derhalve, volgens het bekende beginsel: *Quae sunt eadem uni tertio, sunt eadem inter se*" is de cartilago acrochordalis homoloog met de caudale insulae polares. In het veronderstelde geval zou dus de poolplaat der Zoogdieren homoloog zijn met de cartilago polaris en acrochordalis der Vogels, en de reden der afwijking zouden we moeten zoeken in de veel geringere „Kopfbeuge", vooral bij *Talpa*.

Moeten we eindelijk ook nog een homologon aangeven voor de lamina antotica, dan kan dit wel geen ander zijn dan het opstijgend

gedeelte tusschen trabekelplaat en crista. Met dit toch verbindt zich de crista, en vormt aldus een caudale begrenzing voor den nervus oculomotorius evenals de cartilago supraorbitalis dit doet met de lamina antotica. „Der Trigeminus und der Facialis treten hervor durch die Lücke zwischen der Lamina antotica und der knorpeligen Labyrinthenschale. Die Lücke ist anfangs dorsal offen, wird hier aber zum Foramen geschlossen, indem die frühere Cartilago supraorbitalis caudalwärts wachsend, mit der Labyrinthkapsel in Kontakt tritt und verschmilzt” (van Wijhe, 1905, bl. 320). Zondert men den nervus facialis uit, dan geldt deze beschrijving ook volkomen voor *Molge*, bij welke eveneens van de crista uit, een kraakbeenspanng, over den nervus trigeminus heen, zich verbindt met de oorkapsel (foramen prooticum).

Zooveel is in elk geval zeker, dat men bij de Urodela, en ik voeg er aanstonds bij, de Anura, geen zelfstandige cartilagines tusschen trabekel en trabekelplaat behoeft te verwachten.

Wijl nu volgens mijn bevindingen in de ontwikkeling der kraakbeenige trabekelplaat geen verschil bestaat tusschen Urodela en Anura, is tevens voldaan aan het verlangen van Sonies: „Erneute Untersuchungen bei den Anuren werden entschieden müssen, ob die Balkenplatten entweder mit der Cartilago acrochordalis oder der Cartilago polaris oder mit diesen beiden zusammen zu homologisieren ist” (1907, bl. 405).

Als een bijzonderheid wil ik hier tevens nog vermelden, dat het mij, bij het nagaan der gepubliceerde figuren, welke ook het stadium zijn moge, steeds opgevallen is, dat de foramina van de nervi opticus en oculomotorius veel te klein zijn in vergelijking met de verbindingen tusschen crista en trabekel. Met de breedte van de scheiding der twee foramina zou men nog vrede kunnen hebben, doch de commissura cristo-trabecularis posterior is beslist overal te breed. Een verklaring hiervoor zullen we wel weer hierin moeten zoeken, dat bij de gebruikelijke methoden het kraakbeen niet scherp te onderscheiden was van de zenuwen en bloedvaten, waaraan de openingen doorgang verleenen. Nochtans zijn deze bij *Siredon* kleiner dan bij *Molge*.

De internasaalplaat ontstaat volgens Gaupp bij *Molge* onafhankelijk van de trabekels, volgens Miss Platt is dit eveneens het geval bij *Necturus*, terwijl Winslow het bij geen enkele der door hem onderzochte species vindt, doch alleen voor *Amblystoma*

*punctatum* daaromtrent zekerheid heeft, wegens gebrek aan een voldoende aantal stadiën bij de overige. Ditzelfde verzekert ook Terry: „I could not discover that this plate chondrifies independently of the trabeculae” (1906, bl. 101). Daar ik de waarneming van Miss Platt ten volle bevestigen kan, zal er omtrent dit punt bij *Necturus* wel geen twijfel meer bestaan. Terecht zegt Gaupp „Erst hierdurch (Verbindung der Trabekel durch eine Internasalplatte) werden die vordersten Abschnitte der Trabekel als Trabekelhörner abgegrenzt” (1905, bl. 698). De verbreding toch aan de voorpunt der trabekels, door mij, om hare ligging en scherpe afscheiding van de trabekels — ook in lateren tijd — planum infranasale genoemd, heeft op den naam van cornu niet het minste recht. Bij *Amphiuma* is tenminste de vorm nog die van een cornu (Hay 1891, fig. 3 en 4), doch men stoot dan toch op het bezwaar, voor twee verschillende deelen denzelfden naam te hebben. Terry bedoelt met cornu uitsluitend het verbrede gedeelte, dat ook volgens hem zich ontwikkelt „in connection with the trabeculae” (1906, bl. 98 en 113), terwijl het voorste gedeelte van de trabekels zelf in de regio ethmoidalis, den naam van trabekel behoudt. Zoo we daarentegen bij gebruik van planum infranasale, den term cornu trabeculae uitsluitend reserveeren voor het voorste deel van de trabekel, van het planum internasale af, dan is alle moeilijkheid en dubbelzinnigheid opgelost. Nog beter zou ik het vinden, als de uitdrukking cornu trabeculae toegepast werd op het gedeelte, dat gelegen is vóór den processus antorbitalis. Dit toch is zeer vroeg, lang voordat er ook maar een aanduiding te zien is van een internasaalplaat, duidelijk herkenbaar, niet enkel bij *Molge*, maar ook bij *Siredon* en *Necturus*. Door middel van de neuskapsel is zelfs de grens aan te geven, voordat de trabekels kraakbeenig zijn, dus reeds in het „Vorknorpelstadium.” Zoo zegt Gaupp bv. van de Anura: „Das Vorderende eines jeden Streifens biegt als Trabekelhorn um das Riechsäckchen nach unten und aussen um” (1905, bl. 719). Ook in het kraakbeenige stadium bestaat daartegen bij de Anura geen bezwaar. Hier zou de cornu trabeculae zich dan uitstrekken tot aan de commissura quadrato-cranialis anterior, welke ook reeds aanwezig is geruimen tijd voor het planum internasale (fig. 4). Bij beide, zoowel Urodela als Anura, ontstaat op dit punt de achterwand der neuskapsel, de grens tusschen ethmoïdaal en



orbitaalstreek; bij beide wordt hier het voorste gedeelte van den zijwand des schedels aangelegd.

De processus antorbitalis, die bij *Molge* uit de trabekels groeit, ontstaat bij *Amblystoma* volgens Terry zelfstandig. „The antorbital process chondrifies independently in *Amblystoma*” (1906, bl. 109), maar „the „Anlage” of this process is in connection with the trabecula, to which the independently forming cartilage later extends” (bl. 111). Al kan ik bij de jongere larven omtrent den processus geen zekere feiten mededeelen, een bevestiging van Terry's bevinding kan men toch zien in de zwak gekleurde cellen op de grens van processus en trabekel. Miss Platt spreekt niet uitdrukkelijk over zijn zelfstandig ontstaan bij *Necturus* (1897, bl. 55 en 62); zeker nochtans zou zij dit vermeld hebben, zoo zij hem in eenig stadium onafhankelijk had aangetroffen. Volgens Huxley (1874, bl. 190) en Wiedersheim (1877, bl. 390) is hij bij volwassen dieren door bindweefsel met de trabekel verbonden; ook volgens Wilder is dit het geval. „Still farther forward . . . appears a pair of distinct cartilages, attached to the trabeculae by connective tissue. These are the ante-orbital processes” (1903, bl. 405 en pl. 63, fig. 5).

#### PLANUM BASALE.

*Molge*. Kort na het ontstaan der trabekelplaat, ontstaat bij larven van 8 mM. aan de dorso-laterale zijde der chorda, vlak achter de vliezige oorkapsel, de occipitaalboog, in den vorm van een klein driehoekje met den top naar boven gericht. In zijn optreden verschilt hij in geen enkel opzicht van de andere wervelbogen. Nauwelijks is hij verschenen, of wij zien aan den buitenwand van het vliezig lateraalkanaal der oorkapsel een zelfstandige kraakbeenkern optreden, eveneens bij larven van 8 mM. Bij larven tusschen 10 tot 12 mM. strekt zich tusschen de trabekelplaat en den occipitaalboog langs de chorda nog geen kraakbeen uit. Bij jongere larven o. a. zeer duidelijk bij eene van 7 mM., waar ze in het midden bruin getint zijn, volgen onmiddellijk op de trabekelplaat twee myotomen, waarvan het eerste ophoudt iets vóór den achterwand van den sacculus, het tweede achter de oorkapsel, doch beide gelegen langs de chorda onder het centraalzenuwstelsel. Vlak voor het myoseptum van het 2<sup>de</sup> en 3<sup>de</sup> myotoom ontstaat de occipitaalboog. Het voorste verdwijnt weer; bij een larve van 11,5 mM., kan ik het niet meer

waarnemen; maar even voor het 2<sup>de</sup>, derhalve vóór het myoseptum, treedt mediaal van de oorkapsel, op gelijke afstanden van den rostralen rand van trabekelplaat en occipitaalboog, een zelfstandige kern op (fig. 2, C. med.). Hoewel de intercellulaire stof nog zeer gering is, valt er toch aan de kraakbeennatuur niet in het minst te twifelen. Hoe deze kraakbeenkern zich verder ontwikkelt, leert ons een larve van 11,5 mM.; hier heeft zij, rechts duidelijker dan links, de chorda reeds bereikt. Aan beide zijden groeit zij proximaal uit, zóó, dat ze zich lateraal van de trabekelplaat onder de gehoorkapsels schuift, maar met de eerste nog niet kraakbeenig samenhangt. In dit stadium bestaat de basaalplaat dus uit drie onafhankelijke stukken: de trabekelplaat, de beschreven zelfstandige kern en den occipitaalboog, welke intusschen langs de chorda naar beneden gegroeid is en zich in proximale richting vergroot tot de occipitaalplaat. Den verderen loop der ontwikkeling heb ik tot mijn spijt niet kunnen nagaan, want de larven hiervoor bestemd — 12 tot 16 mM. — zijn bij het bleeken, hoewel ze slechts een tiental uren in de  $\text{KMnO}_4$ -oplossing gelegen hadden, zoo gemacereerd, dat ze volkomen onbruikbaar waren. Dit speet mij des te meer, omdat ik later tot de bevinding kwam, dat het bleeken niet noodig geweest was, daar na verwijdering der huid het pigment niet meer hindert. Als bewijs hiervoor moge fig. 2 dienen, welke naar een ongebleekt praeparaat geteekend is. Ik bezit nog wel een praeparaat van een larve van 14 mM., doch bij deze is de basaalplaat reeds volkomen klaar; ook de extremiteiten toonen aan, dat deze larve veel verder ontwikkeld is, dan andere van dezelfde grootte zouden zijn. Dit is bovendien een van de eerst vervaardigde en dus gebleekt zonder dialysator, derhalve niet zoo gunstig, als men wel wenschen zou.

Zoolang de basaalplaat nog in haar geheel aanwezig is, is ook hare samenstelling uit drie deelen nog zichtbaar aan de grootere dikte — en tengevolge daarvan donkerder kleur — van de trabekel- en occipitaalplaat; de grenzen gaan, zooals vanzelf spreekt, ongemerkt in elkaar over. Hare breedte wordt bepaald door den afstand tusschen de chorda en den medialen opstaanden wand der oorkapsel, welke zich in alle praeparaten door de eveneens donkerder kleur scherp afteekent tegen den bodem. Reeds zeer vroeg begint zij weer te verdwijnen, doordat het kraakbeen geresorbeerd wordt. Deze toekomstige resorptie is reeds in praeparaten van betrekkelijk kleine larven — 17 mM. — zichtbaar. Langs de chorda strekt zich dan een

strook uit, welke nog slechts even blauw getint is, zich proximaal tot aan de trabekelplaat voortzet en hier lateraal uitwijkt. Deze licht gekleurde strook geeft werkelijk de richting aan, volgens welke de basaalplaat te gronde gaat. Onderzoekt men doorsneden van een stadium, waarin de resorptie reeds in vollen gang is, dan blijkt, dat de vorm der kraakbeencellen nog aanwezig is, maar niet de intercellulaire stof, of beter gezegd, verdwenen zijn die scheikundige bestanddeelen der intercellulaire stof, waaraan de kleuring met methyleen- of victoriablauw te danken was. Op deze wijze komt de chorda wederom geheel vrij te liggen in de schedelbasis. Alleen in het laatste gedeelte, ongeveer ter hoogte, waar de occipitaalboog zich met de oorkapsel vereenigt, ontstaan kleine uitwassen (links en rechts één) aan de occipitaalplaat, welke naar elkaar toegroeiend, een kraakbeenigen band vormen onder de chorda: de *commissura hypochordalis*; op deze rust later dat deel van de chorda, welks cellen in kraakbeen veranderd worden en dat als *tuberculum interglenoidale* bij den eersten rompwervel behoort. Achter dezen band is de chorda wederom vrij, want ook hier is het kraakbeen geresorbeerd; het daar vóór, meer lateraal, gelegen deel der occipitaalplaat heeft zich veranderd in den *condylus occipitalis*.

Zoo standvastig als het gedrag is van het laatste gedeelte der schedelchorda, dat steeds kraakbeenig wordt, zoo wisselvallig is het voorste. Gelijk we vroeger gezien hebben, worden de trabekelplaten vooraan met elkaar tot een ongepaarde plaat vereenigd, althans bij oudere larven. Bij sommige nu loopt de chorda door tot aan den voorrand; over de nu eens kraakbeenige, dan weer onveranderde chordapunt zijn de beide helften door een dun strookje kraakbeen met elkaar vereenigd; in dit geval is de sagittale breedte der verbinding zeer gering. Maar eindigt de chorda achter de verbinding dan is de chordapunt steeds kraakbeenig en de verbinding, vooral bij *Molge cristata*, veel breeder. Bij een larve van 20 mM. vind ik als verdere afwijking, aan de basis der chorda, halverwege chordapunt en *commissura hypochordalis*, een onafhankelijke kraakbeenkern, iets wat ik bij geen enkele andere heb waargenomen. Bij de onderzochte larve van *Molge cristata* zijn het *tuberculum interglenoidale* en de *condyli* gereed, alsmede de *commissura hypochordalis*, terwijl de basaalplaat vóór de *commissura* nog zoo goed als onaangetast is; alleen even er voor treedt, ter weerszijde van de chorda, een licht gekleurde plek op. Uit dit alles blijkt, dat het

zeer moeilijk is een algemeenen regel vast te stellen voor de veranderingen, die in den loop der ontwikkeling plaats hebben, al is het begin en slot dan ook standvastig. De verbinding der trabekelplaten verdwijnt later weer bij de metamorphose, evenals het kraakbeen in de chordapunt: zoo wordt de fenestra basi-cranialis posterior, ontstaan door het te gronde gaan der basaalplaat, met de fenestra basi-cranialis anterior, gelegen tusschen de trabekels en aan de voorzijde begrensd door het planum internasale, vereenigd tot een enkele fenestra basi-cranialis communis. Deze strekt zich dus uit van het genoemde planum internasale tot aan de commissura hypochordalis. Voor het grootste gedeelte loopt de chorda door den schedel, zonder dorsaal of ventraal door kraakbeen bedekt te zijn.

*Siredon*. Omtrent de basaalplaat valt hier weinig op te merken; van een opbouw uit drie deelen geen sprake; de eenige eigenaardigheid bestaat hierin, dat bij een viertal larven: 11,5, 14, 16 en 17 mM. de occipitaalplaat slechts zwak gekleurd is; het lijkt, alsof de basaalplaat zich in rostro-caudale richting heeft ontwikkeld; bij de larven van 32 en 50 mM. stemt ze volkomen overeen met die van *Molge cristata*. Bij de jongste vind ik slechts één myotoom, nl. het tweede.

*Necturus*. Bij een larve van 20 mM. is het blauw getinte parachordale weefsel overgegaan in echt kraakbeen, tegelijk met een achttiental wervelbogen. Het voorste gedeelte van dit parachordale kraakbeen, dat reeds bij de jongere larven als zoodanig opgetreden was, is èn door zijn dikte èn door zijn kleur bij larven van 23 mM. nog scherp onderscheiden van het volgende, terwijl dit geleidelijk overgaat in den occipitaalboog. De basis van den occipitaalboog is verbonden met die van den eersten wervelboog door een weefsel, dat zeer veel op kraakbeen lijkt, maar toch bij geen enkele larve het sprekend typische karakter ervan aanneemt. Bij een larve van 22 mM. is de grens, gelegen vlak achter den occipitaalboog, tamelijk scherp; de cellen zijn zeker geen kraakbeen meer.

#### LITTERATUUR-OVERZICHT.

Wat ik gezegd heb over de myotomen, stemt volkomen overeen met hetgeen Sewertzoff vond bij *Siredon* (1895), bij welke ik ze niet gevonden heb. Blijkbaar was mijn jongste stadium reeds te oud, evenals dat van *Necturus*; ook hier heb ik de aanwezigheid van myotomen langs de chorda, vóór en tegenover het oor niet

kunnen constateeren. Het stadium van *Molge*, waarbij het eerste myotoom verdwenen is en onmiddellijk voor het tweede de zelfstandige kraakbeenkern ligt, is ongetwijfeld datgene, waarnaar Stöhr tevergeefs gezocht heeft. „Von grossem Interesse war mir die Frage, ob sich nicht ein Stadium finden lasse, in welchem der Achsenteil der Basalplatte vorn von der Balkenplatte, hinten von den Occipitalplatten, in der Mitte aber von den peripheren, von den Ohrkapseln aus entstandenen Knorpeln gebildet werde, mit anderen Worten, ob sich nicht die Zusammensetzung der Basalplatte aus drei Teilen nachweisen lasse. Es ist mir aber bis jetzt noch nicht möglich gewesen, mit Sicherheit ein solches Verhalten zu constatiren” (1879, bl. 26). Met het periphere kraakbeen van de oorkapsel als zoodanig, heeft die zelfstandige kern wel niets uit te staan, maar de samenstelling der basaalplaat uit drie deelen is hiermee voor goed vastgesteld. Volgt uit de ligging van het kraakbeenelement tevens, dat het gelijkwaardig is met de basis van den occipitaalboog, derhalve met de occipitaalplaat, die ongeveer terzelfder tijd ontstaat? De plaats tegenover het oorspronkelijk aanwezig eerste myotoom zou er voor pleiten, maar hiertegen rijst deze mijns inziens onoverkomelijke moeilijkheid, dat het zoo ver lateraal gelegen is, terwijl er toch geen oorzaak is aan te geven, waardoor het van de chorda weggedrongen is. Dat die kern evenwel met recht mesotisch kraakbeen genoemd mag worden, zal wel geen bewijs behoeven. Moelijker echter is het aan te geven, wat Stöhr precies verstaat onder mesotisch kraakbeen. Gaupp heeft dit reeds uitvoerig besproken voor de Anura, zonder tot de oplossing te kunnen geraken, wat bij deze aan het mesotisch kraakbeen der Urodela gelijkgesteld moest worden, tevens er op wijzend, hoe Stöhr hier de moeilijkheid der homologizeering ontwijkt. Hij verklaart dan ook: „Die Entscheidung ist jedenfalls sehr schwierig und dürfte eine erneute Untersuchung jüngerer Stadien erfordern” (1893, bl. 88). Stöhr zelf ondervindt het bezwaar bij de Teleostei: „Gegen die Deutung des vorderen Teiles der hinteren Parachordalplatten als mesotischer Knorpel werden sich wohl kaum Schwierigkeiten erheben; dass die dickste Stelle des mesotischen Abschnittes hinter der Mitte der Ohrblase gelegen ist, kann wohl kaum in Betracht kommen, denn es kann nicht erwiesen werden, dass diese dickste Stelle die vordere (of: hintere?) Grenze dieses Abschnittes ist. Bei den Anuren ist sie es sicher nicht” (1882, bl. 21). Maar

of die „dickste Stelle” — in Stöhr's model van *Rana* met Mo (mesotischer Knorpel) aangegeven — werkelijk als zoodanig beschouwd kan worden, betwijfel ik sterk. Onder de talrijke praeparaten — een dertigtal — welke ik van deze jonge stadiën van *Rana* vervaardigd heb, is er niet één, op dat van Stöhr gelijkend. Bij oudere larven komt de „dickste Stelle” voor, doch bij de beschrijving van *Rana* zullen we zien en bewijzen, dat deze niet het mesotisch kraakbeen is, maar de occipitaalplaat.

Wat hebben we dus onder mesotisch kraakbeen te verstaan? Het behoeft niet gelegen te zijn tegenover het midden der oorkapsel, zooals blijkt uit de aangehaalde woorden van Stöhr over de Teleostei. Het behoeft ook niet de „dickste Stelle” van de basaalplaat te zijn, wat men zou kunnen afleiden uit diezelfde woorden van Stöhr en uit zijn beschrijving van *Rana*, want dan geraakt men in verlegenheid bij de Urodela. Het behoeft zich niet uit te strekken tot aan de chorda, want: „Im Gegensatz zu den Urodelen liegt bei den Anuren auch der mesotische Knorpel der Chorda direkt an” (Gaupp, 1905, bl. 721) en Sewertzoff verklaart: „Eine mesotische Partie des Fischschädels besteht bei diesen Formen (*Siredon*, *Triton*) ursprünglich nicht, und die Balkenplatte ist ursprünglich von der Occipitalplatte durch einen breiten Zwischenraum getrennt. Die Anuren scheinen in dieser Beziehung den Fischen ähnlicher zu sein, da bei ihnen zwischen den Occipitalbogen und der Balkenplatte ein Paar mesotischer Knorpel sich anlegt” (1899, bl. 309). Ook kan men niet zeggen: het kraakbeen, gelegen tusschen trabekel- en occipitaalplaat, want dan rijst weer de vraag: hoever strekken deze zich uit?

Ondanks alle moeite is het mij niet gelukt voor de uitdrukking mesotisch kraakbeen een scherp omschreven bepaling te vinden, welke overal toepasselijk is. Men zal het derhalve begrijpelijk achten, dat ik, om nog meer verwarring te voorkomen, er geen gebruik van maak voor de zelfstandige kern van *Molge*. Voor zoover noodig, zal ik ze aanduiden met *cartilago mediotica*.

Zooals we reeds gezegd hebben, ontbreekt bij *Necturus* de trabekelplaat, en bovendien nog een gedeelte kraakbeen, dat achter haar langs de chorda gelegen is. Een vergelijking met de basaalplaat van jonge larven van *Molge* en *Rana* is derhalve uitgesloten. Miss Platt heeft onderscheid gemaakt tusschen de prochondrale „basiscranialplate” en de chondrale „basalplate”; de eerste strekt

zich even ver uit als de basaalplaat bij *Molge* en *Rana*, is er dus homoloog mee, de tweede niet (1897, bl. 51). Des te onverklaarder klinkt het als we lezen: „In the development of the basalplate, *Necturus* occupies, in some respects, an intermediate position between the Urodela described by Stöhr (*Triton* and *Siredon*) and the Anura. As in *Triton* cartilage first appears in the trabeculae, then in the occipital region, extending from these „Anlagen” through the intervening space. Unlike *Triton*, however, in *Necturus* these cartilaginous elements are not at first distinctly separate, but as in the Anura the primitive „Anlagen” pas into one another, so that there is actually but one pair of plates, separated by the chorda” (bl. 54). Indien de basaalplaat van *Necturus* niet gelijk is aan die van *Molge* en *Rana*, zooals Miss Platt zelf uitdrukkelijk aangeeft, is het toch niet mogelijk, om uit een schijnbare overeenkomst en afwijking te besluiten tot een „intermediate position”. Trouwens uit mijn waarnemingen blijkt volstrekt niet, dat het kraakbeen in den occipitaalboog eerder ontstaat, dan in het onmiddellijk er voor gelegen gedeelte. Wil men een vergelijking maken tusschen de basaalplaat van *Necturus* en *Molge*, dan moet men van deze laatste het stadium kiezen, waarin het kraakbeen in de basaalplaat volkomen geresorbeerd is en enkel nog de crista retrosellaris bestaat. Denkt men zich ook deze weg, terwijl men de kraakbeenige chordapunt behoudt, dan heeft men een beeld, dat in geen enkel opzicht van *Necturus* verschilt. Het punt, waar bij *Necturus* het kraakbeen tegen de chorda ligt, beantwoordt aan de commissura hypochordalis bij *Molge*. Of er bij *Necturus* in oudere stadiën dan de mijne, ook een commissura hypochordalis gevormd wordt, vind ik noch bij Miss Platt, noch bij Winslow vermeld; dit zou natuurlijk de gelijkenis des te meer verhoogen. Wil men daarentegen een vergelijking tusschen de basaalplaat van *Necturus* en die van jonge stadiën, dan komen niet *Molge* of *Siredon*, maar andere Amphibia daarvoor in aanmerking en wel op de eerste plaats *Desmognathus fuscus*, bij welke, volgens Winslow: „the parachordals are represented by three narrow bands of cartilage; one extending between the posterior ends of the otic capsules, and having the notochord partly imbedded in it, and two other bands, which connect the apex of the notochord with the posterior ends of the trabeculae” (1898, bl. 159). Hier blijft derhalve, evenals bij *Amphiuma*, van den beginne af een groote opening tusschen den bodem der

oorkapsels en de chorda. Denkt men zich de drie genoemde „bands” weg, nl. die, welke van weerszijden langs de chorda ligt, en de voorste twee, welke gelijk zijn aan de crista retrosellaris bij *Molge*, dan heeft men wederom het beeld van *Necturus*. Nog meer overeenkomst toont de basaalplaat van *Ichthyophis* in zijn jongste stadiën. Ook bij deze loopt de chorda van af de commissura hypochordalis, boven welke ze den schedelbodem betreedt, vrij naar voren, zonder door kraakbeen geflankeerd te zijn. Van de commissura tot aan de trabekels echter strekt zich mediaal langs de oorkapsel een kraakbeenstrook uit, met den bodem der oorkapsel verbonden en gelijk aan de pars parotica bij *Necturus*<sup>1)</sup>. Hierover zegt Peter: „Bald trennen sich die beiderseitigen Komponenten (van de commissura hypochordalis) wieder, und setzen sich unter Beibehaltung ihrer cranialen Richtung als abgeplatteten Bänder, am seitlich unteren Rande des Centralorgans liegend, mit den inneren unteren Teilen der Ohrkapsel in kontinuierliche Verbindung. Alle diese Teile bestehen aus völlig entwickeltem Knorpel. Irgend welche weitere knorpelige Umhüllung, wie sie sonst die Balkenplatte darstellt, findet sich bei unserem Objekt nicht, so dass die Chorda, nach dem Austritt aus der Occipitalplatte (= commissura hypochordalis) frei im subcerebralen Bindegewebe nach vorn zieht” (1898, bl. 10 en 12). Was deze beschrijving van *Necturus* gegeven, dan had zij moeilijk nauwkeuriger kunnen zijn.

Andere punten van gelijkenis tusschen *Necturus* en *Ichthyophis* zullen we later bespreken (columella auris, canales semicirculares).

Dat de basis van den occipitaalboog van *Necturus*, m. a. w. de occipitaalplaat, zich naar voren uitstrekt langs de chorda tot aan het punt, waar haar kraakbeen bij larven van 23 mM. nog te onderscheiden is van het voorafgaande, dat later verdwijnt, is vrijwel zeker (zie bl. 30). Hierin stemt dus *Necturus* met *Molge* en *Rana* overeen, even goed als met *Ichthyophis*.

Wijl de scheiding tusschen occipitaal- en eersten wervelboog,

---

1) Ik onderscheid nl. bij *Necturus* in het kraakbeen van den bodem van den chordalen schedel, dat zich uitstrekt van den occipitaalboog tot tegenover de kraakbeenige chordapunt, een pars parachordalis: het laatste tegen de chorda gelegen gedeelte; en een pars parotica: het voorste met den bodem der oorkapsel verbonden gedeelte; parotica, ter onderscheiding van de pars otica bij andere Vertebrata, waar dit kraakbeen zich uitstrekt tot aan de chorda.



derhalve de vorming van den condylus occipitalis, niet als bij *Molge* op de helft van het occipito-vertebraal weefsel ontstaat, maar onmiddellijk achter den occipitaalboog, strekt zich de basis van den eersten wervelboog ook een eindweegs rostraalwaarts uit langs de chorda, waardoor het verschil tusschen den occipitaalboog en dezen wervelboog nog geringer wordt.

## TECTUM POSTERIUS.

*Molge*. Aan de oorkapsel vinden we bij larven van 11,5 mM. twee zelfstandige kernen: een aan de cupula anterior boven den processus oticus quadrati en een aan den lateralen wand. Deze laatste omvat den canalis lateralis lateraal en ventraal en zet zich benedenwaarts voort in twee uitloopers, die den sacculus insluiten. De reden voor deze splitsing kunnen wij, ondanks het ontbreken der volgende stadiën, met zekerheid opmaken uit de ligging. Bij oudere larven vinden wij hier nl. de primaire fenestra vestibuli; de uitloopers vormen dus den voor- en achterwand van deze. Al doorgroeïend ontmoeten zij natuurlijk het kraakbeen van de zich peripheriewaarts ontwikkelende cartilago mediotica, zoodat alsdan de primaire fenestra van alle zijden begrensd is.

Van meer morphologisch belang is een derde kern, welke, ofschoon niet onafhankelijk, toch met de beide vorige in geen verband staat. De occipitaalboog nl. groeit langs het centraal zenuwstelsel in schuine richting buitenwaarts omhoog, buigt ter hoogte van den dorsalen wand der vliezige oorkapsel rostraalwaarts om en zet zich dan lateraal- en rostraalwaarts voort over den mediaal-rostralen wand van de oorkapsel tot aan het punt, waar later het tectum posterius (= synoticum) ontstaat d. i., waar canalis posterior en anterior elkaar ontmoeten in den sinus superior. Tegelijkertijd wordt op die wijze de nervus vagus reeds vroegtijdig in een eigen opening opgesloten. Wijl dit tectum volgens een vroegere waarneming van Gaupp (1893, bl. 110) bij larven van 12 mM. ontstaat, behoeft het niet te verwonderen, dat ik over de vorming ervan geen zekere gegevens heb, wegens het verloren gaan van de larven van dit stadium. Alleen dit kan ik mededeelen, dat bij een larve van 17 mM. de kraakbeenige verbinding in het midden ontbrak en het tectum dus enkel bestond uit twee zijdelingsche met de oorkapsels verbonden uitwassen. Bij een larve van 16 mM. was

de kraakbeenige verbinding in het midden wel aanwezig, doch zóó zwak blauw gekleurd, dat het vermoeden voor de hand ligt, dat dit kraakbeen het laatst ontstaan is. Immers wijl de kleuring van dit praeparaat niets te wenschen overlaat, is er moeilijk een andere reden te vinden voor deze zwakke kleuring in het midden. Bij de larve van 14 mM. had ik de hersenen verwijderd, zoodat zij om deze reden voor de ontwikkeling van het tectum niet dienen kan. Deze gevallen, al zijn ze niet overtuigend, schijnen toch wel tegen een zelfstandigen aanleg van het tectum te spreken. Als zeker meen ik evenwel uit deze waarnemingen te mogen afleiden, dat het tectum niet behoort bij de oorkapsel zelf, maar bij den occipitaalboog. Hiervoor pleit ook de vorm, wanneer het eenmaal voltooid is. We zien dan, dat de occipitaalboog aan den postero-medialen kant van de oorkapsel een crista occipitalis lateralis vormt — aldus bij *Rana* genoemd door Gaupp (1893, bl. 34) — en rechtstreeks overgaat in het tectum, zoodat het geheel volkomen lijkt op een echten wervelboog; met dit verschil nochtans, dat bij den occipitaalboog de mediale verbinding rostraal-, bij den wervelboog caudaalwaarts gericht is. Bij larven van 20 mM. — zooals op doorsneden, doch ook in toto-praeparaten duidelijk te zien is — vormt het midden een sterk verdikten scherpen rug, hetgeen ook het geval is bij de wervelbogen, bij welke aldus doornuitsteeksels tot stand komen. Wanneer de verbeening optreedt, begint bij de oorkapsel het kraakbeen het eerst te verdwijnen aan den canalis semicircularis posterior; het tectum, de crista en de occipitaalbogen zelf zijn dan nog kraakbeenig, zoodat de gelijkenis met een echten wervelboog werkelijk treffend is. Hoewel aan dit laatste allerminst bewijskracht toekennend, mogen we toch, alles saamgenomen, besluiten, dat het tectum posterius van *Molge* eerder de naam: tectum interoccipitale dan tectum synoticum toekomt.

Siredon. Over de ontwikkeling van de oorkapsel bij *Siredon* kan ik niets zekers zeggen, daar het aantal onderzochte stadiën daarvoor te gering en het materiaal te ongunstig was.

Het tectum maakt ook bij *Siredon* — larven van 32 en 50 mM. — den indruk eerder te behooren bij den occipitaalboog dan bij de oorkapsel. Het is in het midden zwakker gekleurd dan lateraal, hetgeen niet getuigt voor een zelfstandig ontstaan, tenzij de zwakkere kleur als een gevolg zou moeten beschouwd worden van de geringere dikte in het midden; bij *Molge* is evenwel de dikte juist

in het midden het grootst en vermoedelijk dus ook bij *Siredon*.

*Necturus*. Wanneer de occipitaalboog de dorsale zijde der hersenen bereikt heeft — larve van 22 mM. — dan groeit hij, in tegenstelling met den eersten wervelboog en de volgende, in rostrale en eenigszins mediale richting voort, vereenigt zich met de oorkapsel, waar de mediale en caudale wand van deze in elkaar overgaan en buigt dan bijna loodrecht naar het midden om, waar hij echter bij een larve van 23 mM. nog niet is aangekomen (fig. 3). Dit is wel het geval bij een larve van 25 mM., terwijl bij de verst ontwikkelde van 25 mM. het tectum reeds geheel voltooid is en een aanzienlijke breedte bezit, zonder nochtans zijn occipitale afkomst ook maar in het minst te verloochenen. De rostrale rand reikt hier tot aan het foramen pro ductu endolymphatico, alwaar ook de verbinding met de oorkapsel ophoudt.

#### LITTERATUUR-OVERZICHT.

Gaupp vond bij *Rana* aan het dak der schedelholte een zelfstandige kraakbeenkern, welke zich ontwikkelde tot een brug, over de hersenen heen tusschen de beide oorkapsels geslagen, en noemde ze tectum synoticum. Bij *Molge* meende hij iets dergelijks te vinden, doch kon hieromtrent geen besliste uitspraak geven (1893, bl. 110). Volgens Miss Platt ontstaan bij *Necturus* twee zelfstandige kernen, die met elkaar vergroeien, met de oorkapsels en met de occipitaalbogen. Zij beschouwt ze als te behooren bij de laatste en gebruikt de uitdrukking: tectum interoccipitale, op voorstel van Gaupp, ofschoon deze het feit niet bewezen acht: „Ich halte die Zugehörigkeit zu dem Occipitalbogen nicht für bewiesen” (1905, bl. 695). Daarop vond Noordenbos bij *Lepus* een zelfstandigen en gepaarden aanleg van het tectum, bij *Talpa* enkel een zelfstandigen, doch bij beide, alsook bij de andere onderzochte Zoogdieren een versmelting met de occipitaalbogen, vóór dat deze tot stand kwam met de oorkapsels; derhalve nam hij van Miss Platt den term: tectum interoccipitale over (1904, bl. 45). Sonies ontdekte bij de Vogels eveneens een zelfstandig, gepaard ontstaan, en noemde het wederom: tectum synoticum, „weil dieses Gebilde früher mit den Ohrkapseln zusammenfließt als mit den Occipitalplatten (Occipitalbögen), und bei den Vögeln mit Recht als eine die Ohrkapseln verbindende Brücke zu deuten ist” (1907, bl. 441). Naar aanleiding van de bevindingen van Miss Platt en vooral van Noordenbos stelt Gaupp, in

zijn overzicht van het schedelprobleem, voor: „Die indifferente Bezeichnung: Tectum posterius, weil sie bezüglich der Zugehörigkeit des Daches zu einer bestimmten Region nichts aussagt” (1906, bl. 40). Hij toch houdt het niet voor onmogelijk, dat het tectum bij de eene dierklasse gerekend moet worden tot de oorkapsel, bij de andere tot den occipitaalboog. „Speziell wenn man annimmt, dass der Amniotenschädel hinten einen Zuwachs gegenüber dem Amphibienschädel erfahren hat, ist es gut denkbar, dass dabei auch dorsale Teile neu hinzugekommen sind, und so das Tectum vergrößert haben. Auch dies bedarf also neuer Untersuchung.” Om verschillende redenen geef ik de voorkeur aan de benaming van Gaupp, ofschoon het gevondene bij *Molge* de uitdrukking: tectum interoccipitale, alleszins rechtvaardigt. Ook hier ontstaat het als een verbinding tusschen de oorkapsels, maar uit de ontwikkeling van den occipitaalboog en de oorkapsel is het duidelijk, dat het niet bij de laatste, doch bij den eerste behoort. De dorsale vereeniging toch van de occipitaalbogen wordt slechts voor korten tijd vertraagd, totdat nl. de oorkapsel kraakbeenig is, waardoor de schijn gewekt wordt, dat de vorming van het tectum onafhankelijk is van de occipitaalbogen. Deze vertraging aangenomen, is het niet onmogelijk, dat ook bij de andere groepen iets dergelijks plaats heeft. Houdt zij langer aan, tengevolge van een nog onbekende oorzaak, werkend aan den caudaal-medialen wand der oorkapsel, dan moet dit van zelf leiden tot een zelfstandigen, gepaarden aanleg. Tot nu toe is deze echter alleen gevonden bij eenige Zoogdieren en Vogels. De juistheid toch van Miss Platt's waarneming, dat de aanleg bij *Necturus* gepaard zou zijn, moet ik, op grond van hetgeen ik zelf vond, in twijfel trekken (zie fig. 3). De overeenkomst, die er tusschen dezen, volgens haar gepaarden, aanleg en de ontwikkeling der wervelbogen bestaan zou, vond ik evenmin, wijl deze ontwikkeling ook anders blijkt te zijn dan zij beschrijft en waarin zij een bewijs te meer voor haar opvatting ziet (zie wervelkolom).

Ook Winslow heeft geen zelfstandigen, noch gepaarden aanleg gevonden bij *Necturus*, evenmin als bij *Amblystoma*. Wilder rekent het tectum eveneens bij den occipitaalboog, daartoe geleid door den vorm bij het volwassen dier: „According to Miss Platt, the supra-occipital arch is really the neural arch of a vertebra anterior to the atlas, which has fused with the skull to increase its strength”

(1903, bl. 405). Wegens het ontbreken van eenige stadiën durf ik omtrent de al of niet zelfstandigheid bij *Molge* niet beslissen; bij *Rana* kan ik deze daarentegen wis en zeker ontkennen. Volgens Stöhr is het tectum bij *Molge* een uitgroeiing van de oorkapsels. „Die medialen obern Kanten der Ohrkapseln wachsen sich entgegen und verschmelzen an einer kleinen Stelle mit einander, so dass für eine kurze Strecke ein knorpeliges Schädeldach gebildet wird” (1879, bl. 25). Ook bij *Amphiuma* behoort het tectum en volgens de ontwikkeling en volgens de ligging bij de occipitaalbogen, zooals uit het model van Kingsley gemakkelijk op te maken is. Bij *Lepidosiren* blijkt het volgens Agar eveneens een vorming te zijn van de occipitaalbogen: „The dorsal ends of the occipital arches are growing inwards towards the middle line” (1906, bl. 56). „The occipital arch has the form of a neural arch” (bl. 61). Bij een volwassen *Protopterus* zijn de oorkapsels van het midden af met elkaar vereenigd. Een dunnere strook scheidt dit dak in twee deelen, waarvan het voorste dan als tectum synoticum wordt beschouwd. Of dit met recht geschiedt, leert Agar's beschrijving van de ontwikkeling niet.

Behalve de occipitaalboog komt volgens Miss Platt bij *Necturus* nog een rudimentaire praecoccipitaalboog voor, gelegen „in the plane, which separates the first myotome from the second (the second postotic somite from the third)” (1897, bl. 64), en later opgenomen in den medialen wand der oorkapsel. Deze myotomen heb ik bij *Necturus* niet waargenomen en kan derhalve dit bewijs van Miss Platt noch versterken, noch verzwakken. Iets anders echter wordt het, wanneer zij spreekt van kraakbeenigen praecoccipitaalboog, want van dezen wordt in mijn praeparaten en doorsneden niet de minste aanduiding gevonden; voordat het parachordale kraakbeen met de oorkapsel verbonden wordt, is de mediale wand in deze streek kraakbeenig. Maar ook de doorsneden van Miss Platt zelf geven haar geen recht tot de uitspraak: „We have therefore in the skull of *Necturus* traces of two cartilaginous arches,” zoo althans de doorsneden door de teekeningen (fig. 28, 29 en 30) juist worden weergegeven. Uit deze toch, door haar tot staving der bewering aangehaald, blijkt onbetwistbaar, dat aan de oorkapsel nog geen kraakbeen voorkomt; zelfs het prochondrium schijnt nog niet overal aanwezig; duidelijke kraakbeencellen immers zijn alleen geteekend in het parachordale kraakbeen. Dit stadium — de grootte

is niet aangegeven — moet dus overeenkomen met mijn stadium van 19 mM., bij welke de oorkapsel nog vliezig is. Hoewel ook bij dit alle onderdeelen zeer goed te onderscheiden zijn, kan ik toch een beeld, beantwoordend aan de doorsneden van Miss Platt, niet waarnemen. Nochtans deze niet-kraakbeenige (prochondrale) toestand valt buiten het bereik der gebezigde methode.

## CAPSULA AUDITIVA.

*Molge*. De kraakbeenige insluiting der oorkapsel, welke reeds bij larven van 16 mM. voltooid is, gaat uit van de drie bovengenoemde kernen. Het snelst ontwikkelt zich de middenkern (fig. 2, C. p.) en wel in proximale, ventrale richting, zoodat bij larven van 11,5 mM. de bodem voor een groot gedeelte, nl. vóór de fenestra vestibuli, gereed is. Het spreekt echter van zelf, dat deze bodem bij zulke stadiën uit niet meer dan één laag van kraakbeencellen bestaat en dat deze zelf nog maar even den karakteristieken vorm van kraakbeencellen hebben aangenomen.

Behalve de fenestra vestibuli, blijft er bij de kraakbeenomhulling, vlak onder de macula recessus utriculi, nog een opening in den bodem bestaan in den vorm eener ellips, met de groote as bijna rechthoekig op de chorda. Deze opening dient voor de twee takken van den nervus facialis. Bij larven van 17 mM. nog te zamen uittredend, worden zij later door een smalle kraakbeenstrook van elkaar gescheiden — larve van 20 mM. — zoodat de nervus palatinus door de mediale, de hyomandibularis door de laterale opening de oorkapsel verlaat. De eerste ligt horizontaal, terwijl het vlak van de tweede bijna zuiver sagittaal staat; vandaar toont deze zich ook alleen dan rond, indien men het praeparaat van terzijde beziet. Als abnormaal komt het een enkele maal voor, dat bij grootere larven de opening enkelvoudig blijft; dat bij een larve van 25 mM. de opening van den linker kant slechts tot halfweg in tweeën gedeeld is door een smal spangetje, van den voorwand uitgegroeid en eindelijk, dat bij een larve van *Molge cristata* van 32 mM. de linker mediale opening op haar beurt onderverdeeld is in een mediale groote, ovaal van vorm en evenwijdig met de chorda, en een laterale kleine, cirkelvormige. De nervus facialis loopt derhalve bij *Molge* door de oorkapsel heen. Onderzoekt men echter doorsneden van een larve van 20 mM., dan blijkt, dat van den medialen wand der oorkapsel een naar

binnen inspringende lijst uitgegroeid is. Deze is door een dunne, niet-kraakbeenige plaat (van been?) verbonden met den lateralen rand, welke hooger gelegen is dan de mediale van de opening voor den ramus hyomandibularis. Aldus wordt een kanaaltje gevormd, dat den nervus facialis omsluit, zoolang hij zich in de oorkapsel bevindt. Met uitzondering natuurlijk van de boven genoemde dunne plaat, zijn deze lijsten met den binocularen mikroskoop veel beter aan toto-praeparaten waarneembaar dan aan doorsneden. De mediale wand van de oorkapsel wordt gevormd door kraakbeen, dat zoowel van de dorsale zijde naar beneden, als van de ventrale naar boven groeit; het grootste aandeel heeft echter het eerste. Ook bij deze wandvorming blijven eenige openingen bestaan. Bij de larve van 20 mM. waren er drie aanwezig, eene vooraan beneden, even boven de basis, voor de nervi facialis en octavus; hierop volgt bijna onmiddellijk, doch meer dorsaal, in het midden van den wand, het foramen endolymphaticum, waardoor de ductus endolymphaticus uit den sacculus ontspringend, in schuine richting naar boven stijgt en vlak voor het tectum posterius uitmondt in de schedelholte; caudaal hiervan, wederom aan de basis, ligt de groote opening van den ductus perilymphaticus: het foramen perilymphaticum. Nòg meer caudaal is even boven het midden een zeer kleine plek aanwezig, waar het kraakbeen ontbreekt, maar welke toch gesloten blijft (door bindweefsel). Tegen deze plek ligt de mediale wand van den sinus superior.

Wijl de drie halfcirkelvormige kanalen en de andere inwendige deelen der oorkapsel door het kraakbeenige dak zeer duidelijk heenschijnen, is het zeer gemakkelijk om in toto-praeparaten het ontstaan der septa semicircularia te volgen. Een kraakbeenig septum semicirculare anterius komt voor bij alle larven en blijft zeer lang bestaan, zelfs totdat de oorkapsel dorsaal niet meer kraakbeenig is. Een septum laterale en posterius daarentegen vind ik bij geen enkele. Wel toonen een paar larven een begin van septum posterius, dat als driehoekig plaatje met breede basis van den achterwand der oorkapsel tot een weinig onder den vliezigen canalis posterior uitgroeit, juist in het midden, waar bij *Necturus* een werkelijk septum voorkomt, maar daarbij blijft het ook. Een septum laterale komt ook nergens voor. De canalis lateralis steekt in het midden buiten de oorkapsel uit. Waar hij overgaat in dak en bodem, komen lage inwendige lijsten voor, door een strook niet-kraakbeenig

weefsel met elkaar verbonden, zooals doorsneden van drie verschillende stadiën leeren. Tot een kraakbeenige verbinding komt het echter niet. Dit blijkt ook hieruit, dat bij bijna alle het inwendige der oorkapsel eenigszins samengetrokken is en dat nu, wegens het ontbreken van den medialen wand — de niet-kraakbeenige was blijkbaar verscheurd — de vliezige canalis lateralis den zijwand verlaten heeft en meer naar het midden verlegd is. Dit was natuurlijk onmogelijk bij een gesloten kraakbeenigen canalis lateralis. Achteraan, waar de vliezige canalis lateralis naar het midden ombuigt, ontmoet de ventrale kraakbeenige wand dien van de cupula posterior; inwendig is dit samenkomen gekenmerkt door een naar binnen gerichte lijst, welke onmerkbaar overgaat in den bodem, uitwendig door een ondiepe groeve, op deze wijze: } Men zou het kunnen vergelijken met het samentreffen van twee naar eenzelfde kant omgebogen buizen. De canalis posterior wordt daardoor zeer scherp afgescheiden van den canalis lateralis.

Het kraakbeenig septum anterius wordt als een verdikking aangelegd aan den dorsalen en medialen wand der oorkapsel, halverwege den canalis anterior; deze verdikkingen groeien wigvormig naar elkaar toe, tot ze midden onder den canalis samenkomen. De naam: septum semicirculare past er beter op wegens zijn vorm, dan wegens zijn behooren bij den canalis semicircularis. De verticale doorsnede toch is die van een halven cirkel. Om een eigenlijk kanaal te vormen met het dak der oorkapsel is het veel te smal, ook bij oudere larven, hetzij van *Molge vulgaris*, hetzij van *Molge cristata*. In het midden slechts eenige cellen breed, bv. bij een larve van *Molge vulgaris* van 25 mM., waarvan de oorkapsel reeds gedeeltelijk verbeend is, maakt dit septum den indruk, alsof de vliezige canalis met een platten halven ring aan het dak opgehangen is.

Siredon. Bij de twee groote larven van *Siredon* — 32 en 50 mM. — is behalve het septum anterius, ook een septum laterale aanwezig. Dit ontspringt met breede basis aan den medialen bodemrand van den kraakbeenigen canalis lateralis, buigt mediaal van den vliezigen canalis naar boven en gaat, tamelijk versmald, over in het dak. Aan den canalis posterior komt eenzelfde driehoekige plaat voor als bij *Molge*. De septa zijn even smal, zoodat ook hier geen eigenlijke canales gevormd worden.

Necturus. Terwijl bij larven van 19 mM. nergens aan de



oorkapsel een kraakbeencil te bespeuren valt — hoewel de rangschikking en de vorm der cellen er op wijst, dat we te doen hebben met een stadium, onmiddellijk voorafgaand aan de kraakbeenvorming — is zij bij een larve van 20 mM. reeds bijna heel en al door kraakbeen omhuld. Dorsaal ontbreekt het alleen nog boven den sinus superior. Mediaal is de wand natuurlijk ook nog afwezig, doch zoowel de cupula anterior als posterior zijn gereed. Bij een larve van 21 mM. is de verbinding met het midden der pars parotica achter den nervus facialis juist tot stand gekomen en wel onder de macula recessus utriculi. Na deze commissura postfacialis ontstaat uit het voorste gedeelte der pars parotica de commissura praefacialis, waarmede zich de mediale rand van de cupula anterior vereenigt.

Achteraan ontwikkelt zich, in hetzelfde transversale vlak als de achterrand van het latere foramen perilymphaticum, de verbinding met den bodem der oorkapsel uit het caudale gedeelte van de pars parotica, waar deze ter bereiking van de chorda naar het midden ombuigt. Is ook deze verbinding klaar — larve van 22 mM. — dan bestaat er derhalve tusschen de oorkapsel en de pars parotica, daar de primaire fenestra vestibuli bij een larve van 21 mM. ook mediaal reeds door kraakbeen omgeven is, nog ééne opening. Maar ook deze verdwijnt spoedig — larve van 22 mM., doch iets verder ontwikkeld. Bij deze larve is de opening tusschen de commissura prae- en postfacialis in tweeën gesplitst, zoodat de takken van den nervus facialis elk door zijn eigen foramen aan de basis der oorkapsel te voorschijn komen. Wjl bij *Necturus* de oorkapsel veel smaller is dan bij de Salamandriden en haar voorste gedeelte derhalve sterk lateraal ligt, doorboort de ramus palatinus den bodem niet onder, maar mediaal van haar. Zijn opening is uiterst klein en schijnt een enkelen keer zelfs te ontbreken; zoowel in doorsnede als in toto-praeparaat mis ik ze bij twee larven. Bij de larve van 19 mM., waarbij dus nog geen kraakbeen aan de oorkapsel voorkomt, steekt de recessus utriculi verder mediaalwaarts uit dan de canalis semicircularis anterior; hij vormt als het ware een dak, waaronder de nervus octavus en de ramus hyomandibularis gelegen zijn. De eerste gaat over in de macula recessus utriculi, de tweede treedt aan de basis der oorkapsel door een opening naar buiten. Na afloop van de kraakbeenhulling staat het vlak dezer opening nagenoeg sagittaal; bij *Molge vulgaris* bijna horizontaal; bij *Molge cristata*

schuin, ongeveer onder een hoek van  $45^\circ$ . Bij *Necturus* ligt dus onder- en bovenrand van het foramen boven elkaar. Hierdoor komt het nog des te sterker uit, dat de nervus facialis (hyomandibularis) wel degelijk in de oorkapsel ligt. Maar ook bij oudere larven is dit niet twijfelachtig, zooals doorsneden van een larve van 24 mM. en nog beter toto-praeparaten, gezien met den binoculairen mikroskoop bij een sterke vergrooting — oculair B van Watson, objectief C van Zeiss — ondubbelzinnig uitwijzen. Een kanaal voor den nervus facialis (hyomandibularis) is er slechts in zooverre, als dit gevormd wordt door den bodem en de dikte van den medialen wand. Mijns inziens is het echter beter om hier niet van kanaal te spreken.

De mediale wand der oorkapsel wordt gevormd, doordat het kraakbeen van boven naar beneden groeit; van de openingen in dezen wand zien we dan ook het eerst die voor den ductus endolymphaticus optreden. Hierna ontstaat het foramen pro ductu perilymphatico, evenals het vorige, van de primaire groote opening afgesneden door een benedenwaartschen groei van het kraakbeen. Toch ziet men bij een larve van 25 mM., dat ook van de basis uit een kraakbeenlamel naar boven groeit en tevens eene voor de scheiding tusschen de twee takken van den nervus octavus.

Aan het dak ziet men het kraakbeen sterker ontwikkeld langs de randen der canales semicirculares dan daar boven; blijkbaar is dus de kraakbeenvorming hiervan uitgegaan. Zeker is dit waar voor het dak van den sinus superior, zooals vergelijking van een larve van 20 mM. met eene van 21 mM. leert. Bij oudere larven vinden we langs de canales naar binnen gerichte lijsten, die halverwege het kanaal overgaan in de septa. Deze komen bij *Necturus* voor aan alle drie canales en zijn reeds voltooid bij larven van 22 mM. Evenals bij *Molge vulgaris* staan ze ook hier loodrecht op de richting van het kanaal. Het septum van den canalis lateralis vormt een breede, verticale plaat, even sterk gekromd als het kanaal zelf. Hierom buigt zich de vliezige canalis lateralis naar het midden. Het septum anterius, evenals het septum posterius, heeft een horizontalen stand. In het midden smal, maar breeder wordend bij den overgang in de lijsten, waarvan ze uitgegroeid zijn, kan men ook hier niet zeggen, dat ze een eigenlijk kanaal vormen, uitgezonderd nochtans het septum laterale. Vooral

het septum posterius blijft zeer smal, is zelfs bij een larve van 25 mM. over zijn geheele lengte slechts twee cellen breed, nog minder dus dan bij jongere larven. Dit wettigt de veronderstelling, dat het ook in nog latere stadiën wel een geringe breedte zal behouden. Wijl bij *Necturus* niet alleen aan den lateraal-ventralen wand, waar de canalis lateralis ombuigt, een naar binnen gerichte lijst voorkomt, maar eveneens aan het dak, ter begrenzing van den canalis posterior, is de scheiding tusschen canalis posterior en lateralis — ook uitwendig — veel sprekender dan bij *Molge*.

Vergelijkt men deze beschrijving met die door Gaupp (1893, bl. 105 en vlg.) van de oorkapsel van *Rana* gegeven, dan zal onmiddellijk de groote overeenkomst blijken. Zelfs al had ik de beschrijving van Gaupp letterlijk overgenomen, dan zou ze in geen enkel opzicht, tenminste voor *Necturus*, een onjuistheid inhouden.

#### LITTERATUUR-OVERZICHT.

Nadat Gaupp (1905, bl. 693) het gedrag van den nervus facialis bij *Molge* beschreven heeft, met welke beschrijving mijn waarnemingen in hoofdzaak overeenstemmen, gaat hij aldus voort: „Bei *Necturus* liegen die Dinge etwas anders: hier verbindet sich die vordere Kuppel der Ohrkapsel nach ihrer Verknorpelung dicht hinter dem Abgang des Nervus hyomandibularis vom Facialisganglion, mit der Basalplatte und der Facialis bleibt also ausserhalb der Kapsel\*. Später entsteht noch eine neue Verbindung der Kapsel und der Basalplatte vor dem Facialis, zwischen ihm und dem Trigemini, so dass dann der Facialis unterhalb der vorderen Ohrkapselkuppel\* durch einen kurzen Kanal aus der Schädelhöhle austritt.“ Volgens Gaupp wordt derhalve de nervus facialis van den beginne af buiten de oorkapsel gesloten. Toch is dit geenszins het geval, zooals ik boven duidelijk aangetoond heb en ook Miss Platt, aan wie Gaupp zijn beschrijving hoofdzakelijk ontleent, zonder twijfel bedoelt: „It is thus seen, that in the older embryo a cartilaginous partition separates the two auditory nerves. At the same time a ledge of cartilage which grows inwards from the ventral part of the anterolateral wall of the capsule, forms a secondary floor\* separating the hyomandibular part of the facial ganglion from the auditory chamber. Through an opening left in this inner floor, the anterior auditory nerve, which has entered the posterior wall

of the capsule with the facial nerve, passes upward to the sensory membrane, while the rami hyomandibularis and palatinus pass through the lower and primary floor\* of the auditory capsule by their respective foramina" (1897, bl. 62). Deze beschrijving van Miss Platt lijkt oppervlakkig juist, toch is er van een vorming van een „secondary floor" geen sprake. Deze is niets anders dan de ventrale wand der oorkapsel, terwijl de „primary floor" de lateraal verbreedde pars parotica is. Raadpleegt men enkel doorsneden, dan leiden de beelden — dit geef ik toe — alleszins tot een dergelijke opvatting. Doch ze combineerend met toto-praeparaten, ziet men al heel spoedig het onjuiste er van in. Nog duidelijker spreekt Miss Platt eenige bladzijden vroeger: „The roots of the facial and auditory ganglia are median to the large opening in the inner wall of the auditory capsule... while the hyomandibular and palatine branches of the facial nerve accompany the auditory nerve into the capsule, passing outwards through the two anterior of the three openings in the floor of the capsule"\* (bl. 58).

Gaupp leidt den toestand bij *Molge* af van het gesloten kanaal bij *Necturus* „durch Schwund der Knorpeldecke des Kanals. Die allgemeine Stellung der in Betracht kommenden Formen (*Siredon*, *Necturus*, *Amphiura*) zu einander spricht dafür; ausserdem der Umstand, dass bei *Triton* später der Facialiskanal noch eine knöcherne Decke gegen den Ohrkapselraum hin erhält" (1905, bl. 695). Na het voorgaande behoef ik op de onhoudbaarheid hiervan wel niet meer te wijzen.

Voor zoover ik mijn praeparaten van *Siredon* vertrouwen mag schenken, kan ik ook hier de afwezigheid van een facialiskanaal constateeren. Ook Winslow heeft in geen enkel zijner stadiën van *Amblystoma* een dergelijk kanaal gevonden, hoewel hij de openingen voor de takken van den nervus facialis, zoowel in den medialen wand als in de basis der oorkapsel, uitvoerig beschrijft. Toch maakt het feit, dat ook bij *Petromyzon* de nervus facialis door de oorkapsel loopt, het voor Gaupp niet onaannemelijk, dat we ook bij *Molge* een primitieven toestand voor ons hebben. Welke ook, om andere redenen, de plaats van *Necturus* in het systeem zijn moge, het neurocranium, zoo ook het hyobranchiaalskelet, is zeker sterker gereduceerd dan dat van *Molge* en *Siredon*, en nadert in dit opzicht, zooals we boven gezien hebben, meer tot *Ichthyophis*.

Volgens mij wordt door het chondrocranium allerminst bewezen, dat *Necturus* „is an exceedingly primitive form” (Wilder, 1903, bl. 402). Ook hier geldt, dunkt mij, wat Kohlbrugge zegt van den *Homo sapiens*: „Es scheint fast, als ob jedes Körperteilchen seinen eigenen von den anderen abweichenden Stammbaum hat” (1908, bl. 43). Het lijkt mij derhalve redelijker, omgekeerd te werk te gaan en het gedrag van den nervus facialis bij *Necturus* als een secundair verschijnsel op te vatten. De afleiding van *Molge* kost niet de minste moeite. *Molge cristata* wijst den weg. Tegelijk hiermee is de vraag over de homologie van de oorkapsel bij *Molge* en *Necturus* beslist en geldt niet meer hetgeen Gaupp zegt: „Wie dem auch sei, jedenfalls ist die larvale Ohrkapsel von *Triton* nicht ganz gleichwertig der Ohrkapsel etwa von *Necturus*: mit der ersteren ist ein Facialiskanal vereinigt, der von der letzteren abgetrennt ist” (1905, bl. 695). Volgens Peter (1898, bl. 16) ligt ook bij *Ichthyophis* de opening voor den ramus hyomandibularis verticaal, waarmede zoowel de beschrijving als de figuren van Winslow overeenstemmen. De nervus facialis zelf ligt, volgens Peter, geheel en al buiten de oorkapsel. Voor zoover het den ramus palatinus betreft, geeft dit geen moeilijkheid; ook volgens Winslow ligt deze mediaal van de oorkapsel, evenals bij *Necturus* en *Amphiuma*. Peter schijnt echter aan te nemen, dat ook de ramus hyomandibularis buiten de oorkapsel ligt. Dit is denkelijk onjuist. Want wanneer men de figuren van de jongere stadiën, door Winslow afgebeeld, met de oorkapsel van *Necturus* vergelijkt, dan is de overeenstemming zoo groot, dat men geneigd is aan te nemen, dat ook de ramus hyomandibularis binnen de oorkapsel gelegen is. Wel spreekt Winslow in zijn beschrijving niet over de ligging van den nervus facialis, maar waar hij den medialen wand der oorkapsel behandelt, pleiten zijn woorden voor mijn opvatting: „What was then the large anterior foramen, is now divided into a dorsal foramen for the endolymphatic duct and a large ventral foramen for the auditory and facial nerves” \* (1898, bl. 178).

Den stand van het onderzoek omtrent de canales semicirculares vat Gaupp aldus samen: „Im Innern der Ohrkapsel bilden sich knorpelige Leisten (Septa semicircularia), durch welche die für die Bogengänge bestimmten Räume von dem gemeinsamen Hauptraum der Ohrkapsel wenigstens auf eine Strecke ihres Verlaufes abgetrennt werden” (1905, bl. 693).

Als bewijs, dat er geen eigenlijke kraakbeenige kanalen zijn, mogen de volgende opgaven (in millimeters; afgerond) dienen:

		Lengte	Breedte	Lengte	Breedte
	Can. ant.	Sept. ant.	Can. post.	Sept. post.	
<i>M. cristata</i>	32	1,320	0,143		
<i>M. vulgaris</i>	25	1,155	0,165		
<i>N. maculatus</i>	23	0,880	0,055	0,495	0,055
»	»	25	0,880	0,550	0,055

Het septum ligt steeds in het midden van het kanaal. In dit opzicht stemt *Necturus* wederom geheel overeen met *Ichthyophis* (niet met *Molge* en *Siredon*, wegens het onvolledig aantal septa). „Innerhalb der Ohrkapsel”, aldus Peter (1898, bl. 15), „treffen wir nur auf schmale Knorpelbrücken. Der obere Rand des Foramen ovale krepelt sich nach innen um und setzt sich eine kurze Strecke weit in eine Spange fort, welche sich wieder nach oben wendet und an die innere Fläche der Aussenwand anlegt, so dass ein Teil des Canalis semicircularis externus eine knorpelige Umwandlung erhält. Ähnliche Brücken, nur schmaler, umschliessen teilweise den hinteren und vorderen Bogengang. Alle diese Wände bestehen aus fertigem Knorpel, sind aber durchgehends äusserst dünn, oft nur durch eine einzige Zellenreihe gebildet; nur die basalen Teile stellen etwas kompaktere Lagen vor.” Zonder gevaar, van onjuistheid beschuldigd te worden, kan ik dit op *Necturus* toepassen, doch slechts gedeeltelijk op *Molge*.

Wat het aantal septa betreft, zegt Gaupp: „Bei 2 cm. langen Larven von *Triton taeniatus* finde ich nur ein Septum semicirculare anterius und ein Septum laterale, dagegen kein Septum posterius. Ebenso fehlt bei einem 82 mm. langen *Siredon pisciformis* das Septum posterius, während die beiden anderen vorhanden sind. Dem letzteren Befund entspricht die Schilderung des ausgebildeten Zustandes durch Hasse (1873). Bei einem viel jüngeren *Siredon* war ein hinteres Septum, wenn auch schwach entwickelt, vorhanden. Der Innenraum der Ohrkapsel wird also in ein Cavum vestibulare commune und zwei Cava semicircularia zerlegt. Weitere Untersuchungen sind abzuwarten”. Aan dit laatste is door dit onderzoek genoegzaam voldaan en al wil ik de juistheid der vroegere waarnemingen niet in twijfel trekken, toch blijft het vreemd, dat geen enkel mijner talrijke praeparaten van *Molge* een septum laterale en posterius vertoont. Bij *Necturus* zijn ze steeds

alle drie aanwezig. Voor *Molge* kunnen we dus als algemeen regel aannemen, dat alleen het septum anterius altijd tot ontwikkeling komt, terwijl dit voor het septum laterale en nog meer voor het septum posterius uitzondering is. Volgens de figuur van Fuchs (1907, Tafel I, fig. 1) komt ook bij *Salamandra atra* een kraakbeenig septum laterale voor; volgens die van Kingsbury en Reed (1909) eveneens bij *Molge cristata* en *Amblystoma punctatum*.

Bij de oudere larven van *Siredon* vind ik hetzelfde als Gaupp en schijnt enkel het septum posterius geregeld te ontbreken.

## OPERCULUM.

*Molge*. Wanneer we den onderkant der oorkapsel van jonge larven vergelijken met dien van oudere, van 17 mM. bv., dan wordt de reden, waarom we vroeger gesproken hebben van een primaire fenestra vestibuli, aanstonds duidelijk. Deze oorspronkelijke fenestra wordt nl. bij latere stadiën sterk verkleind; de vernauwing is bij larven van 16 mM. reeds een eind weegs gevorderd, en heeft hoofdzakelijk plaats aan den rostralen en vooral medialen rand, waarvan zij uitgaat; het laatst heeft de samengroeiing plaats met den lateralen rand. Het gevolg hiervan is, dat de secundaire fenestra, zooals we ze thans noemen, meer lateraal en caudaal komt te liggen. Bij larven van 20 mM. van *Molge vulgaris* en van 32 mM. van *Molge cristata* heeft de vernauwing haar maximum bereikt. Latero-caudaal wordt ze nog steeds en blijft ze — ook in volwassen toestand — begrensd door den medialen rand van den canalis semi-circularis lateralis. De arteria carotis loopt ongeveer midden over de fenestra heen, terwijl de vena jugularis langs den lateralen rand gelegen is. De eerste splitst zich even achter de foramina nervi palatini en hyomandibularis in twee takken; de eene hiervan gaat over het palatoquadratum naar voren, de andere over de trabekelplaat naar binnen in de schedelholte en verlaat deze weer door het foramen caroticum. Waar de zoeven genoemde bloedvaten aan den voorrand der fenestra wederom onder den kraakbeenigen bodem loopen, vertoont deze twee kleine insnijdingen, zooals doorsneden van een larve van 20 mM. ons leeren. Het beeld, dat deze opleveren, stemt overigens volkomen overeen met dat der toto-praeparaten. Terwijl de vernauwing vooraan doorgaat, groeit uit den achterrand in den vorm van een tongetje kraakbeen naar voren. Daarna begint een resorptie

van kraakbeen, medio-caudaalwaarts van het tongetje, het sterkst echter latero-caudaal er achter om. Op deze wijze wordt uit den bodem der oorkapsel een rond plaatje gesneden: het operculum. Uit de beschrijving volgt onmiddellijk, dat de verbinding mediaal het langst bestaan blijft, zooals zeer duidelijk te zien is bij larven van *Molge vulgaris* van 24 mM. en van *Molge cristata* van 45 mM. Wanneer de verbeening even begonnen is, bv. bij een larve van *Molge vulgaris*, eveneens van 24 mM., is de afsnoering van het operculum gewoonlijk voltooid. In den regel ellipsvormig, slechts bij uitzondering cirkelrond, ligt het bij den achterrand der steeds ellipsvormige fenestra. De arteria carotis loopt nu lateraal van het operculum, in enkele gevallen nog even er over. Deze toestand, reeds bereikt tegen het einde der metamorphose, blijft het geheele leven bestaan, behalve dat de bodem der oorkapsel verbeent en het kraakbeen gereduceerd wordt, zoodat de fenestra slechts gedeeltelijk door kraakbeen omringd blijft: definitieve fenestra vestibuli (zie hierover verder bl. 72). Ook de verandering in grootte is betrekkelijk gering; zoo bedraagt de groote as van de fenestra-ellips, welke ongeveer loodrecht staat op de chorda, tegen het einde der metamorphose bij een *Molge vulgaris* 40  $\mu$ , het operculum 30  $\mu$ , bij het volwassen dier resp. 50 en 40  $\mu$ . Bij een *Molge cristata* van 45 mM., nog vóór het begin der metamorphose — het operculum nog in de ontwikkelingsperiode — 60 en 35  $\mu$ ; bij het volwassen dier 85 en 75  $\mu$ . Dit geringe verschil kan gevoeglijk verklaard worden door een vergroting der cellen, zonder vorming van nieuwe; ik kan in elk geval nergens jonge cellen, bv. aan den omtrek van het operculum, waarnemen, noch bij jonge dieren onmiddellijk na de metamorphose, noch bij eenjarige. Bij volwassene ligt het operculum een weinig onder den latero-caudalen rand der fenestra.

Siredon. Bij de jongere exemplaren laten de laterale ligging en de ongunstige toestand niet toe een oordeel uit te spreken over het ontstaan der fenestra. Bij de larve van 50 mM. vind ik in haar voorste gedeelte een oogenschijnlijk aan alle zijden vrij plaatje; van het operculum is nog niets te zien dan een klein in de fenestra uitstekend tongetje. Maar de caudale rand van deze ligt veel verder rostraal dan bij *Molge* en om nu eenzelfde toestand te krijgen als daar, is niets anders noodig, dan een op dezelfde wijze voortgaande resorptie van het kraakbeen, waardoor het operculum uit den bodem gesneden wordt.



Necturus. De primaire fenestra is reeds bij een larve van 21 mM. aan alle zijden door kraakbeen begrensd en ongeveer even groot als de omtrek van den sacculus. De verkleining tot de secundaire fenestra geschiedt hoofdzakelijk aan den medialen rand, zoodat zij van zelf meer lateraal komt te liggen. Evenals bij *Molge* vormt ook hier de mediale rand van den canalis lateralis den lateralen van de fenestra. Deze secundaire fenestra heeft den vorm van een ellips, met de lange as niet als bij *Molge* loodrecht op, maar evenwijdig aan de chorda. Langs den medialen rand loopt een bloedvat, de arteria carotis, er onder door.

Bij een larve van 22,5 mM. vinden we lateraal van de arteria carotis, buiten het vlak der fenestra, een kraakbeenkern, welke zich volkomen onafhankelijk van de wanden der fenestra verder ontwikkelt. Bij de verst gevorderde larve van 25 mM. reeds zeer sterk kraakbeenig, heeft zij de gedaante aangenomen van een knotsvormig, in het midden licht naar beneden gebogen staafje, welks dikste gedeelte bijna aan den voorrand der fenestra raakt en haar voor het grootste gedeelte onbedekt laat. Vooral vooraan is de dikte vrij aanzienlijk, zoodat zij tamelijk ver buiten het vlak der fenestra uitsteekt.

#### LITTERATUUR-OVERZICHT.

Fuchs is de eerste, die Stöhr's waarnemingen omtrent het ontstaan van het operculum in twijfel heeft getrokken, daartoe geleid door zijn bevindingen bij *Salamandra*, vooral *Salamandra atra*; of liever hij laat Stöhr's beschrijving onaangetast, doch zondert *Salamandra* uit van den regel, volgens welken het operculum bij de Salamandriden zich zou ontwikkelen: „Gegen die Darstellung Stöhr's habe ich nichts einzuwenden, wenn sie auf *Triton* . . . beschränkt bleibt" (1907, bl. 9). Bij *Salamandra* wordt volgens Fuchs slechts een smalle spleet niet kraakbeenig. Deze spleet vergroot zich mediaal- en caudaalwaarts en snoert ten slotte door resorptie van het vroeger gevormde kraakbeen het operculum af. Zoo zegt hij bv. van zijn tweede model: „Das Operculum hängt nur noch medialwärts und caudalwärts mit der Labyrinthkapsel zusammen" (bl. 11). Dit laatste stemt, zooals we gezien hebben, zeer goed overeen met de vorming van het operculum bij *Molge*. Het eenige verschil is, dat bij *Molge* de fenestra vestibuli veel grooter is ten opzichte van het operculum en men hier niet van een spleet kan spreken. Dit is evenwel van geringe beteekenis, te

meer wijl we mogen aannemen, dat in de modellen van Fuchs vooral in I en III het kraakbeen van het operculum wat te ruim gerekend is. Immers hij voegt er zelf bij, dat hij, hoewel met een bijzondere methode ter kleuring van het kraakbeen werkend, de grenzen tusschen kraakbeen en chondroblastem niet zoo scherp kon onderscheiden als hij wenschte: „Es ist also die in dem Modell zwischen beiden dargestellte Grenze nicht rein real, sondern trägt einen subjektiven Faktor an sich” (bl. 10). Met uitzondering van den voorrand, welke niet door kraakbeenresorptie ontstaat en den tijdsvoorrang van den caudalen boven den medialen rand, geldt voor de definitieve fenestra vestibuli bij *Molge* hetzelfde als voor die van *Salamandra*: „Die Ränder des ovalen Fensters werden also auf folgende Weise gebildet. Der laterale, unmittelbar unter dem hinteren Abschnitt des äusseren Bogenanges gelegene Rand bleibt von vornherein von der Verknoorpelung ausgespart; im Anschluss daran entsteht dann zunächst der kraniale (vordere, orale), darauf der mediale und schliesslich der caudale Rand und zwar durch Rückbildung des Knorpels” (bl. 12). Vergelijkt men de door mij gegeven beschrijving over het ontstaan van het operculum bij *Molge* met het model, door Gaupp vervaardigd van een larve van 20 mM. (1905, fig. 350, bl. 695), dan komt men aanstonds tot het besluit, dat hij eigenlijk hetzelfde waargenomen heeft. Alleen geldt ook hier, evenals bij het model van Fuchs, dat de fenestra te klein is, hetgeen ik eveneens toeschrijf aan de onscherpe grens tusschen kraakbeenig en niet-kraakbeenig weefsel. Ook de plaats stemt volkomen overeen met die bij mijn praeparaten. Des te meer verwondert het, dat Gaupp over dit verschil met de waarnemingen van Stöhr niet spreekt. Deze laat het operculum ontstaan uit den voorrand van de fenestra en steunt hierbij vooral op een drietal doorsneden en een hiernaar vervaardigd model. Op de juistheid van geen enkele dezer heb ik iets aan te merken; ik vind dezelfde beelden in doorsneden van larven van 18 en 20 mM. van *Molge vulgaris* en ook zeer duidelijk in een toto-praeparaat van een larve van 32 mM. van *Molge cristata*, maar het besluit, dat Stöhr hieruit trekt, als zou dit het begin zijn van het operculum, kan ik niet aanvaarden. Deze kleine uitwas, tusschen de arteria carotis en vena jugularis, heeft met de vorming van het operculum niets te maken. Met een geringe verandering kan ik hier Stöhr's woorden over Semmer op hem zelf toepassen:

„Was (Stöhr) hier beschreibt, besteht wirklich und ich selbst habe am Durchschnitte durch Köpfe . . . (en in toto-praeparaten) jene Stelle stets gefunden. Es ist wirklich ein Teil der knorpligen Ohrkapsel, . . . allein derselbe hat mit dem Operculum gar nichts zu tun . . . . Die diesbezüglichen Angaben (Stöhr's) beruhen demnach op volledig irrtümlichen Auffassungen und sind für die Entwicklungsgeschiedte des Operculum\* der Urodelen nicht zu verwerthen” (1879, bl. 31). De uitwas kan op zijn hoogst beschouwd worden als een begin van de rostrale verkleining der fenestra; blijkbaar is het verschijnsel niets anders dan een gevolg van de drukking der beide bloedvaten, waardoor het kraakbeen op die plaatsen iets later gevormd wordt. De invloed, door dezen druk uitgeoefend, wordt door Stöhr zelf erkend, al laat hij hem ook hierin bestaan, dat er een resorptie van het kraakbeen door bewerkt wordt. Gaupp daarentegen ziet er met recht een verlangzaming in van de kraakbeenvorming: „Ausserdem ergibt sich als allgemein gültig, dass die Knorpelbildung da länger auf sich warten lässt, wo andere Gebilde den Teilen des häutigen Labyrinthes eng anliegen. So behält die Stelle . . . ebenso wie die am Boden, wo die Vena jugularis verläuft, länger den Charakter der „Anlage” (1893, bl. 104). Was de opvatting van Stöhr juist, dan liet zich ook heel moeilijk begrijpen, hoe het operculum, dat aangelegd wordt vlak achter de foramina nervi palatini en hyomandibularis, later gelegen is in het caudale gedeelte van de oorkapsel. Men zou moeten aannemen, dat het operculum, terwijl het aan den achterrand caudaalwaarts grooter wordt, aan den voorrand in even sterke mate afneemt, hetgeen niet zeer waarschijnlijk lijkt. Dat Stöhr te veel steunt op zijn model en daardoor de plaats van het operculum niet juist aangeeft, zien we in zijn beschrijving van het palatoquadratum: „Die Verbindungsstelle ist ganz vorn\* an der seitlichen Labyrinthwand vor und über\* der Fenestra ovalis gelegen” (1879, bl. 36). Waar tusschen beide een afstand gevonden wordt, bijna gelijk aan de geheele lengte der oorkapsel, kan dit toch moeilijk waar zijn (zie ook Gaupp, 1905, fig. 350, bl. 695). Dit laat zich niet verklaren door een verschil tusschen *Molge cristata* en *vulgaris*, want bij een larve van 28 mM. der eerste soort, waar het operculum nog bezig is zich te ontwikkelen — de larve van Stöhr was 24 mM. — bedraagt de afstand tusschen het uiteinde van den processus oticus en den voorrand der fenestra 825  $\mu$ . Derhalve liggen zij geenszins boven

elkaar. Bij een *Molge vulgaris*, onmiddellijk na de metamorfose, is die afstand  $750 \mu$ . Toch kunnen wij Stöhr's waarnemingen tamelijk wel met de onze overeenbrengen. Immers, wanneer we, onmiddellijk nadat hij zijn model beschreven heeft, lezen: „Bei *Triton cristatus*, sowohl wie bei *Triton taeniatus*, bleibt der Fortsatz nicht lange mit dem knorpeligen Fensterrahmen in knorpeliger Verbindung; ehe er noch eine besondere Grösse erreicht, schnürt er sich von seinem Mutterboden ab und stellt nun ein freies, auf der Fenestra ovalis aufliegendes Knorpelplättchen dar, das Operculum” (1879, bl. 28), dan kunnen we maar moeilijk het vermoeden onderdrukken, dat Stöhr deze afsnoering van den voorrand eigenlijk niet waargenomen heeft, vooral als we denken aan de plaats van het operculum bij oudere larven. Ook door het volgende wordt dit bevestigd. Bij *Siredon* vindt hij eenzelfde ontwikkeling, maar de kraakbeenige verbinding blijft langer bestaan. „Auf die Unterschiede (bij *Siredon* en *Triton*) habe ich schon oben aufmerksam gemacht; ich muss jedoch hier beifügen, dass in einzelnen Fällen, auch bei *Triton*, das Operculum längere Zeit mit dem Fensterrahmen in knorpeliger Verbindung zu bleiben scheint. So besitze ich z. B. eine Schnittserie des Kopfes einer 33 mm langen Larve von *Triton cristatus*, auf welcher das Operculum nicht nur vorn, sondern sogar auch median mit dem Fensterrahmen knorpelig zusammenhängt” \* (1879, bl. 31). Dit laatste schijnt niet „in einzelnen Fällen” aldus te zijn, maar is, zoowel bij *Molge cristata* als *Molge vulgaris*, steeds het geval, voordat het operculum geheel vrij is. — Voor de verbinding met den voorrand weet ik geen verklaring.

Bij *Amblystoma* ontstaat het operculum volgens Winslow zelfstandig: „The stapes, which arises from a separate centre of chondrification, occupies the anterior end of the fenestra” (1898, bl. 154). Volgens Witebsky eveneens bij *Siredon*: „Das Operculum entsteht also nach dem oben Auseinandergesetzten in der Fenestra ovalis auf einer kernreichen Membran, ohne mit dem Umfang des knorpeligen Fensterrahmens an irgend einer Stelle in direkten Zusammenhang zu treten” (1896, bl. 24). Mijn eigen praeparaten laten het onbeslist, maar toch ben ik niet geneigd de uitkomst dezer onderzoekers te aanvaarden, tenzij voor zooverre het betrekking heeft op het plaatje, dat ik vooraan in de fenestra vind.

Zoals ik reeds aangaf, alles wijst er op, dat ook bij *Siredon* het operculum uit den bodem der oorkapsel gesneden wordt. Wat

dat vrije plaatje beteekent, weet ik niet, misschien is ook dit een gevolg van den druk der bloedvaten. Het ligt voor de hand, dat Stöhr zich evenals bij *Molge*, ook bij *Siredon* vergist heeft. Als een bevestiging van zijn waarneming haalt hij een beschrijving aan van Parker. Ook afgezien hiervan, dat Stöhr zelf herhaaldelijk wijst op de gebreken van Parker's methode en door bewijzen aantoon, dat zij volkomen onbetrouwbaar is, kan ik uit de woorden van Parker niet opmaken, dat het operculum ontstaat als een uitgroeiing van den rand der fenestra, veel minder nog van den voorrand; zij leeren alleen, dat het afgesnoerd wordt uit de oorkapsel: „The stapes is cut out (or segmented off) from the preformed\* cartilage of the ear-capsule in the Urodeles. In the last two stages the inner and anterior part of the fenestral cleft was fringed by ragged cartilage; it is now ragged no longer. There is now a half-severed flap of cartilage, like a stonecrop-leaf, which serves as a stapedia lid to the vestibular fenestra” (1877, bl. 554). Brengt men dit in verband met hetgeen Parker op bl. 543 van een jonger stadium zegt: „The base is well chondrified, and the fenestral cleft has not yet appeared”, dan kan zijn opvatting moeilijk anders geweest zijn dan die van Reichert en Wiedersheim.

Door de vorming van het operculum in het laatste gedeelte der fenestra, stemt *Molge* in dit opzicht met *Rana* overeen, bij welke het ook, alhoewel zelfstandig, in de caudale helft optreedt.

Volgens Miss Platt ontstaat bij *Necturus* het operculum zelfstandig, hetgeen met mijn waarnemingen overeenstemt. Wanneer het kraakbeen van het operculum optreedt, vermeldt zij niet. Bij een larve van 19 mM.: „The „Anlage” however is already established in procartilage, and one finds that the operculum in *Necturus* is neither part of the primitive otic capsule, nor formed in the membrane closing the fenestra. It arises independently (1897, bl. 58).... Arising outside the wall of the capsule, (it) lies primarily slightly anterior to the fenestra ovalis” (bl. 59). Op een sagittale doorsnede door de fenestra vindt zij dan nog een groep van cellen vlak onder de fenestra en: „in the centre of this group of cells is found the beginning of the operculum”. Verder vernemen we alleen nog over een larve van 46 mM.: „The opercular cartilage now closes a large part of the fenestra ovalis” (bl. 63). Kingsbury laat het operculum eveneens zelfstandig ontstaan en wel kraakbeenig bij een larve

van 19 mM.: „At this stage, the operculum is just beginning to chondrify as a distinct centre” (1903, bl. 318). Over den vorm vernemen we van Miss Platt niets, behalve dat bij de larve van 46 mM. de fenestra er bijna geheel door bedekt wordt. Volgens Kingsbury is het bij een larve van 49,5 mM. „roughly oval in outline and slightly ridged along its long axis” (1903, bl. 316). Zijn deze waarnemingen juist, dan volgt dus, dat het dunne steeltje zich in latere stadiën nog sterk verbreedt. Doch ook zonder dit rijst de vraag, of het knotsvormige gedeelte der columella auris niet eerder de stilus is, dan het operculum, vooral zoo men nog in aanmerking neemt, dat het niet zooals bij *Molge* of *Siredon* in het vlak van de fenestra ontstaat, maar er buiten en bij den voorrand (volgens Miss Platt zelfs er vóór). Om deze redenen zegt zij: „It is consequently possible, that the cartilage, called operculum, arising in the membrane closing the oval window of the ear in the Anura, is not the homologue of the cartilage called „operculum” in the Urodela, which occupies more nearly the position of the pars interna columellae as described by Gaupp” (1897, bl. 59). Voor *Molge* vervalt deze reden voor de niet-homologie, zooals we reeds gezien hebben. Is nu bij *Necturus* althans het voorste gedeelte niet operculum, maar stilus, dan is ook hier de homologie aanwezig. En dat dit werkelijk zoo is, bevestigt de vorm van de columella bij *Ichthyophis*, waaraan die van *Necturus* grootendeels gelijk is. Wel wordt de stilus niet door een bloedvat doorboord, maar we kunnen toch ook bij *Necturus* twee deelen onderscheiden en met een kleine wijziging er op toepassen, hetgeen Gaupp, de waarnemingen van Peter weergevend, over de columella van *Ichthyophis* zegt: „Die Columella auris ist im Knorpelstadium ein einheitliches Gebilde, an dem ein Operculum und ein Stilus zu unterscheiden sind. Das Operculum besitzt allerdings die Form eines dünnen Stabes und vermag somit die sehr weite Fenestra vestibuli (ook bij *Necturus* zeer breed ten opzichte van het operculum zelf) in deren Bereich es liegt, nicht zu verschliessen: kernreiches Gewebe füllt den Raum zwischen ihm und den Fenesterrändern aus” (1905, bl. 750). Bij *Necturus* ligt eveneens het laatste gedeelte in het vlak van de fenestra. Bij mijn larven van 25 mM. is er niet de geringste aanduiding, dat het weefsel, van weerszijden het steelvormig gedeelte begrenzend, kraakbeenig zal worden. Toch moet dit blijkbaar nog gebeuren, want Miss Platt zegt van

een larve van 46 mM.: „The opercular cartilage now closes a large part of the fenestra ovalis” (1897, bl. 63) en: „it consists of a flattened oval base or body bearing upon its outer surface an irregular columellar process” — bij het volwassen dier, volgens Wilder (1903, bl. 411). Deze „columellar process” is natuurlijk hetgeen ik stilus noemde. Wat Wilder in zijn doorsneden van larven van 44 en 26 mM. heeft aangezien „as a semi-detached bit of the cartilaginous otic capsule, precisely as was seen by Stöhr in *Triton* and *Siredon*”, kan na het voorgaande onmogelijk de stilus geweest zijn, evenmin als bij Stöhr het operculum. Ik bevestig dus nog eens de juistheid van Miss Platt's waarneming: „it arises independently” (1897, bl. 58).

Reeds voor meer dan een jaar had ik het voorgaande geschreven — wegens andere bezigheden duurde de voltooiing langer dan ik gewenscht had — toen ik kennis kreeg van het onderzoek van Kingsbury en Reed (1909). Met genoegen leerde ik, dat zij tot eenzelfde bevinding gekomen zijn als ik, wat het operculum betreft. Toch heb ik gemeend, aan hetgeen ik geschreven had, niets te moeten veranderen, omdat zoo de volkomen betrouwbaarheid en bruikbaarheid dezer methyleenblauwmethode in het helderste licht wordt gesteld en er na mijn bewijzen omtrent de verkeerde opvatting van Stöhr ook geen „small doubt” (Kingsbury en Reed, bl. 579) meer bestaan kan.

Door hun onderzoek uit te strekken over een groot aantal Urodela, zijn zij tot een volledige oplossing gekomen van de beteekenis der verschillende geluidoverbrengende deelen. Zij onderscheiden *a*) het operculum; *b*) een plaatje, ontstaande vooraan in de primaire fenestra vestibuli: de columella, al of niet voorzien van *c*) een steeltje: stilus.

Bij *Amblystoma*<sup>1)</sup> wordt het operculum werkelijk gevormd als bij *Molge*. Het plaatje vooraan, zelfstandig ontstaan buiten het vlak der fenestra, vergroeit later met hare randen, het laatst met den lateralen. Toen hun deze vorming der columella eenmaal bekend was, viel het gemakkelijk, de waarnemingen van vroegere onderzoekers hiermede in overeenstemming te brengen, en zoo bleek het,

1) De schrijvers gebruiken, „according to older usage” (bl. 554) *Ambystoma* in plaats van *Amblystoma*. Wilt het eerste blijkbaar een verkeerde schrijfwijze is van het tweede, dat het karakteristieke van het dier uitdrukt ( $\acute{\alpha}\mu\beta\lambda\upsilon\varsigma$  = stomp, breed;  $\sigma\tau\omicron\mu\alpha$  = mond) zullen zij hiermede wel niet veel instemming ontmoeten, al is het ook volgens de stricte nomenclatuur-regels juist.

dat de meeste eerst de columella beschreven en met deze dan later het operculum verwisselden. Steunend op het gevondene bij *Amblystoma*, konden zij ook bij andere Urodela de columella zonder veel moeite aantonen of sporen ervan ontdekken. Zoo wordt ook de verkleining van de primaire fenestra van *Molge* — Stöhr's begin van de ontwikkeling van het operculum — als columella geduid. Wijl, zooals we gezien hebben, dit verkleinend kraakbeen ook bij *Molge* het laatst vergroeit met den lateralen rand der fenestra — den medialen van den canalis semicircularis, door hen crista semicircularis genoemd — heb ik tegen deze homologizeering geen bezwaar, maar de verwachting deelen, dat ook bij *Molge* de „Anlage” — hun „proton” — gevonden zal worden buiten de membrana fenestrae evenals bij *Amblystoma*, of een kraakbeenvorming, onafhankelijk van de fenestra (bl. 569), kan ik niet. Ik vind, dat de verkleining zoo volkomen een uitgroeiing der randen is, dat mij het tegenovergestelde onmogelijk lijkt. De toto-praeparaten van *Molge* beschouwend, valt mij de weerlegging hunner bewijzen niet zeer moeilijk. „There is some evidence in our series that leads us to believe, that it will be found to chondrify as a separate piece of cartilage: — (a) its cartilage differs in its staining from that composing the crista semicircularis, presenting the appearance of „younger” cartilage” (bl. 570). Het kraakbeen is inderdaad jonger, zooals zeer duidelijk blijkt uit de kleine cellen en de kleur, maar bij een zelfstandig ontstaan moesten de cellen niet geleidelijk overgaan in de randen der fenestra, doch nog kleiner zijn dan die, welke meer caudaal in haar gelegen zijn. (b) „It lies outside what might be considered the ideal plane of the fenestra and apparently the fenestral membrane.” Beschouwt men als „ideal plane” een plat vlak, gebracht door de randen der fenestra, dan ligt het kraakbeen, dat de secundaire fenestra vormt, er buiten, maar wijl de bodem der oorkapsel zelf niet plat, doch gebogen is, zoo zie ik geen reden, waarom nu juist het vlak der fenestra plat zou moeten zijn. Brengt men evenwel een gebogen vlak aan, dan ligt het bedoelde kraakbeen niet er buiten, maar er in. Bij *Necturus* ligt de kraakbeenkern buiten het gebogen vlak. (c) „In some of the larvae a small cleft is left between the crista semicircularis and the columella. This cleft is especially well marked in the 36 m.m. larva”. Deze spleet kan ik echter moeilijk voor iets anders houden dan voor een gevolg van de drukking der vena



jugularis, te meer wijl reeds bij hun jongste larve van 18 mM. „both operculum and columella are present, of cartilage, the latter fused more or less completely with the crista semicircularis” (bl. 569). Moet dit niet worden toegeschreven aan den invloed van het bloedvat, dan zou ik van een larve van 28 mM. van *Molge cristata* een bijna ideale columella kunnen afbeelden, welke van de fenestra gescheiden is door een „cleft”, doch niet „but present on one side only” \* (bl. 570), maar ook mediaal; alleen proximo-lateraal zou zij zwakjes samenhangen met het kraakbeen der oorkapsel. Doch de kraakbeenvorming is zoo onbetwistbaar zeker belet door de vena jugularis en arteria carotis, dat het is: „doubtless simply an indication of imperfect fusion”. Zelfs bij de larve van 45 mM., waar de secundaire fenestra voltooid is, kan men aan het kraakbeen op deze werking der bloedvaten herkennen.

Hun fig. 27 van *Molge cristata* van 34 mM., ontworpen naar een model, stemt tamelijk wel met mijn praeparaten overeen, alleen is de fenestra vestibuli, vergeleken met het operculum, bij mij grooter. Dat het door mij — volgens de terminologie van Gaupp — bij *Necturus* „stilus” genoemde staafje hun columella is, lijdt geen twijfel. Een operculum ontbreekt hier volgens hen; zoo ook bij *Proteus*, *Megalobatrachus* (= *Cryptobranchus*), *Amphiuma*, *Siren* (bl. 622). Ook bij *Ichthyophis* zal er dus wel geen echt operculum aanwezig zijn en zullen we het geheel te beschouwen hebben als hun columella, zoodat de onderscheiding van Gaupp in twee deelen (zie bl. 56) zal moeten vervallen.

Ook volgens hen is het operculum der Urodela homoloog met dat van *Rana*. Voor de homologie der overige deelen verwijs ik naar hun verhandeling.

## REGIO ETHMOIDALIS.

*Molge*. We hebben reeds gezien (bl. 13), dat bij zeer jonge larven de kraakbeenige neuskapsel haar ontwikkeling begint met het planum infranasale, dat zich onder het voorste gedeelte van het neuzakje schuift en dit aldus steun biedt. Onmiddellijk achter dit orgaan, dat zich ongeveer vertoont als een gehalveerde ellipsoïde, op de grens van orbito-temporaal- en ethmoïdaalstreek, ontstaat ook reeds zeer vroeg — larven van 7 mM. — het begin van den processus antorbitalis. Verder dan dat begin komt het echter voor-

loopig niet. De processus gaat zich pas verder ontwikkelen bij larven van 20 mM.; hij groeit achter langs het reukorgaan heen en buigt zich dan om naar voren, om hier saam te smelten met een uitlooper van het planum infranasale, welke ventraal langs den buitenrand van het reukorgaan naar achteren groeit. Op deze wijze komt de fenestra choanalis tot stand — larven van 26 mM. Deze beslaat, als het neusskelet klaar is — in het begin der metamorphose — slechts de helft, of nog minder, van de neuslengte. In dezen tijd ligt de caudale rand van het planum infranasale in hetzelfde transversale vlak als de voorrand van het planum internasale, dat, zooals we vroeger reeds vermeld hebben, zich vormt bij larven van 15 tot 16 mM. In het begin der neusontwikkeling zijn deze twee randen door een grooten afstand van elkaar gescheiden en wijl het planum internasale rostraal niet in breedte toeneemt, volgt daaruit, dat het planum infranasale zich caudaalwaarts moet vergrooten. Tegelijk met of even na het ontstaan van het planum internasale zien we aan de dorsale zijde van de trabekels, juist boven den processus antorbitalis, een klein kraakbeenplaatje uit de trabekels verticaal naar boven groeien — *Molge vulgaris*-larven van 17 mM. (bij een *Molge cristata*-larve van 28 mM. is het plaatje klaar). Caudaal loopt het zacht glooiend uit in de crista trabeculae, rostraal zet het zich voort in een uitlooper over den nervus olfactorius heen. Dit verticale plaatje bewerkt tevens, dat ook het voorste gedeelte der hersenen begrensd wordt door een zijwand, die ongeveer even hoog is als de crista vlak vóór de oorkapsel. Tegenover het midden van den oogbal houdt de verhooging op: de geheele zijwand heeft zodoende den vorm van een zadel verkregen. Inmiddels hebben de cornua trabecularum zich verhoogd tot den verticalen, medialen wand van de neuskapsel. De caudale wand dezer verhooging zendt eveneens een uitlooper uit en door versmelting van dezen met den zoeven genoemden komt de fenestra olfactoria tot stand, waardoor de nervus olfactorius de neuskapsel binnentreedt. Tengevolge van de richtingsverandering, welke de trabekels juist op dit punt ondergaan, staat het bijna verticale vlak van deze fenestra niet zuiver sagittaal, doch maakt met het mediaanvlak ongeveer een hoek van 30°. Terwijl deze uitloopers elkaar tegemoet groeien, ontstaat tusschen het dak der fenestra, even achter haar voorrand, een dwarsche, dorsale verbinding: het tectum internasale — larve van 20 mM. Met het planum inter-

nasale als benedenwand wordt aldus de fenestra praecerebralis gevormd, waardoor het cavum internasale in gemeenschap staat met de hersenholte. Thans wordt ook het dak der neuskapsel zelf aangelegd. Beginnend even vóór den caudalen rand der fenestra olfactoria — larve van 25 mM. — zet de kraakbeenvorming zich lateraalwaarts voort boven langs den achterwand van het reukorgaan, en gaat hier over in een rolrond kraakbeenstaafje, dat vooraan den bovenrand vormt van de fenestra narina. Na den overgang in dit staafje groeit het kraakbeen in caudale richting naar beneden en stoot hier op den processus antorbitalis, welke naar voren ombuigt. Waar het planum infranasale ophoudt, splitst dit zich in twee uitloopers, waarvan de eene horizontaal naar achter doorgroeit, om zich te vereenigen met den processus antorbitalis; terwijl de andere zich schuin caudaal naar boven wendt, om zich te verbinden met het dak, dat lateraal van het staafje verbreed is tot planum conchale. Door dit staafje wordt dus het eigenlijke dak scherp gescheiden van het planum conchale. Ondertusschen groeit het kraakbeen van achteren naar voren langs den geheelen medialen wand naar het staafje toe, terwijl de mediale wand zelf zich naar voren verlengt en, ombuigend, met het eveneens grooter geworden planum infranasale den voorwand afsluit met de cartilago cupularis. In dit ontwikkelingsstadium vinden we derhalve in het neusskelet vier groote openingen, nl. in den bodem de fenestra choanalis; in den zijwand de fenestra narina, waarin vooraan de apertura externa gelegen is; de fenestra infraconchalis en eindelijk de opening in het planum antorbitale. Behalve deze grootere openingen zijn er nog eenige kleinere — eveneens primaire — waarvan het foramen apicale er een is. Dit ligt vooraan, waar bodem, voor- en middenwand in elkaar overgaan, even vóór het oorspronkelijk planum infranasale. Door dit foramen verlaat de nervus medialis nasi de neuskapsel, welke hij binnentreedt door het foramen orbito-nasale mediale, dat in het planum antorbitale vlak boven den processus antorbitalis open gebleven is; hierdoor treedt tevens een bloedvat naar binnen. Zelf wordt het van de groote opening afgesnoerd door kraakbeen, dat lateraal van den nervus medialis nasi van boven naar beneden groeit — larve van 33 mM. De versmelting met den processus is hier nog niet voltooid; zij geschiedt gedurende de metamorphose. Lateraal van deze opening ligt een tweede: het foramen orbito-nasale laterale, dat aanvankelijk zeer lang en smal is, hoogstwaarschijnlijk ten gevolge van een bloedvat,

dat langs den achterwand loopt en de kraakbeenvorming blijkbaar belet. Later tijdens de metamorfose wordt zij teruggebracht tot één of zeer dikwijls ook tot twee kleinere. Dan komen er nog openingen voor in het dak der neuskapsel: haar ligging is echter noch bij verschillende dieren gelijk, noch bij een en hetzelfde symmetrisch.

Waar de processus antorbitalis zijn transversale richting verandert in een latero-proximale, maakt hij geen zuiver ronde, doch een hoekige bocht. Van het hoekpunt ontspringt — larve van 33 mM. — een kleine processus caudaalwaarts („knorpeliger Maxillarfortsatz des Nasengerüstes” van Wiedersheim; zie bv. 1877, Taf. XXV, fig. 108, *Spelerpes fuscus*) — om later te vermelden redenen (bl. 66) noem ik hem processus maxillaris posterior. Halverwege de fenestra infraconchalis ontstaat in ditzelfde stadium aan de smalle plaat: cartilago ectochoanalis, welke laterale rand deze fenestra ventraal begrenst, een kraakbeenige uitwas: „Gaumenfortsatz” van Seydel (1895, bl. 504) en wel aan den mediale rand der plaat. Mediaal en daarna caudaal met een lichte laterale kromming voortgroeïend in den lateralen wand der choane, steekt hij later als een vrije, ronde spang achter de neuskapsel uit. Bij volwassen dieren is dit in veel mindere mate het geval. Het schijnt dus, dat hij, eenmaal aangelegd, niet meer in grootte toeneemt. Een paar malen komt ook aan hem in den voorwand der choane een korte mediale processus voor. Van de fenestra choanalis wordt aldus een klein stuk afgesneden, hoewel niet volkomen, wijl de „Gaumenfortsatz” niet vergroeit met den boven hem gelegen processus antorbitalis.

De uiteinden der cornua reiken tot even voorbij het planum infranasale naar voren. Tusschen hen en de ellipsoidische neuszakjes blijft een nauwe spleet open, waardoor het begrijpelijk wordt, dat bij de vorming van de cartilago cupularis die voorpunten niet in de neuskapsel worden opgenomen, maar zich vergrooten en als cartilagine praenasales inferiores voor den neus uitsteken. Zij nemen nog wel toe in lengte, zooals aan de kleine licht gekleurde cellen zichtbaar is, doch niet in dezelfde mate als de neuskapsel. Het gevolg is dan ook, dat bij volwassen dieren de cartilago cupularis ver vóór hen gelegen is.

De neuskapsel, zooals ik ze beschreven heb, is aanwezig bij larven, welke juist de metamorfose beginnen. Bij een daarvan ziet men een begin van verandering in de cellen van de ceratobranchialia, terwijl de uitwendige kieuwen nog bijna intact zijn. Bij

twee andere, welker uitwendige kieuwen voor de helft verdwenen waren en bij welke diensvolgens de verandering in de ceratobranchialia ook grooter was, kon ik, vergeleken met de vorige, slechts een gering verschil in de ontwikkeling der neuskapsel opmerken; het voornaamste punt is wel, dat het kraakbeen in scherpte is toegenomen.

Gedurende de metamorphose ontstaat in het dak een groote langwerpige opening van tamelijk onregelmatigen vorm: de fenestra dorsalis nasi, door een smalle spang (cartilago obliqua) blijvend gescheiden van de fenestra narina. Onmiddellijk na de metamorphose vindt men in de fenestra dorsalis hier en daar nog groepen van kraakbeencellen. De fenestra choanalis ondergaat een sterke rostrale vergrooing door het verdwijnen van het grootste gedeelte van het planum infranasale, zoodat nog enkel het allervoerste gedeelte der neuskapsel door een smal kraakbeenig strookje beneden afgesloten is. Na de metamorphose en ook nog bij volwassen dieren komt op haar vroegere caudale grens een kort uitsteeksel voor aan den lateralen rand der fenestra. Het planum internasale wordt tot een smalle spang gereduceerd, slechts weinig breeder dan het tectum internasale. Afgezien van den groei van de neuskapsel als geheel en de verdikking der verschillende deelen, zijn dit de eenige veranderingen, die de kraakbeenige neuskapsel in de metamorphose ondergaat, zooals de vergelijking van een larve in het begin der metamorphose met een eenjarig of een volwassen dier ons leert. Een verschil tusschen *Molge vulgaris* en *crinata* bestaat er niet, tenzij in de grootte. Ik acht het toch nauwelijks der vermelding waard, dat het tectum internasale bij volwassen dieren — niet bij larven — van *Molge cristata* min of meer V-vormig is en bij één exemplaar eindigt in een dikken caudalen uitlooper.

Siredon. Over de ontwikkeling van de neuskapsel bij *Siredon* kan ik alleen dit vermelden, dat de processus antorbitalis naar voren en het laterale gedeelte van het planum infranasale naar achteren groeit om elkaar te ontmoeten — larve van 32 mM. Het neurocranium van de larve van 50 mM. is tengevolge van een tweemaalig bleeken te zeer geschrompeld in het rostrale gedeelte, dan dat het nog mogelijk zou zijn hieruit met zekerheid veel af te leiden. Het dak vormt echter, zoo ik mij niet sterk vergis, een volkomen gesloten geheel, evenals bij *Molge*. Het septum is eveneens aanwezig.

## LITTERATUUR-OVERZICHT.

Goede afbeeldingen, naar modellen geteekend, van het neusskelet van *Molge vulgaris* onmiddellijk na de metamorphose, waarvan dat in volwassen toestand slechts weinig verschilt, hebben we te danken aan Gaupp (1905, bl. 699). Dat de bijgevoegde beschrijving, waarvan ik de namen heb overgenomen, daaraan beantwoordt, spreekt van zelf. Van een volwassen *Molge cristata* geeft Born een naar een model vervaardigde tekening: men ziet hier echter duidelijk, dat de „Plattenmodelliermethode” toen nog in haar „Jugendstadium” verkeerde, anders toch had het beeld sierlijker moeten uitvallen. Tegen de juistheid echter valt niet de minste aanmerking te maken. Born neemt een verschil waar tusschen de beide species: „Die Knorpelkapsel der Nase von *Triton taeniatus* ist ungleich vollständiger, als die der grossen Art. Die beschriebenen Lücken sind zwar vorhanden, aber unverhältnissmässig kurz und eng und demgemäss die Knorpelspangen zwischen ihnen viel breiter” (1876, bl. 627). Hiervoor weet ik geen andere verklaring, dan dat hij van *Molge vulgaris* een stadium onderzocht heeft, onmiddellijk na of wellicht aan het einde der metamorphose, anders had hij onmogelijk „viel breitere Knorpelspangen” kunnen vinden. Zoo bv. is de cartilago obliqua, welke in het model van Gaupp ook nog een platte band is, bij een volwassen *Molge vulgaris* even rond als bij *Molge cristata* en, zooals begrijpelijk is uit het verschil in grootte der dieren, dunner.

Van de stadiën gelegen tusschen het begin der ontwikkeling en de voltooiing, geeft Gaupp geen beschrijving. Born heeft de geheele ontwikkeling gevolgd en zijn bevindingen zijn in hoofdzaak juist. Om slechts een voorbeeld te noemen, de vorming der cartilago cupularis: „Nur der vorderste Teil dieser — de cornua trabecularum — welcher im Intermaxillare endet, beteiligt sich nicht an der Umschliessung des neben ihm liegenden Teiles der Nasenhöhlen, sondern derselbe wird von hinten her umwachsen” (bl. 631). Een uitzondering moet ik echter maken voor de cartilago obliqua, welke ook door hem niet gevonden is en (in verband daarmee) voor de fenestrae dorsalis en choanalis. Van deze heet het: „Die beiden grossen Lücken, die sich späterhin im Dache und im Boden der knorpeligen Nasenkapsel finden, sind anfänglich kaum in Andeutungen vorhanden; sie bilden sich erst dadurch aus, dass bei der

weiteren Ausdehnung der Nasenhöhlen das Knorpelwachstum derselben nicht vollständig folgt." Men ziet zeer duidelijk uit deze aanhaling, dat in het stadium, hetwelk Born hier voor oogen heeft, de vorming der fenestra dorsalis juist begonnen is. Hoe hij echter bij zulk een stadium een fenestra choanalis „welche kaum in Andeutung vorhanden" is, kon vinden, blijft mij een raadsel. Zelfs als er in het dak nog geen spleetje, hoe klein dan ook, te ontdekken valt en wij dus een stadium hebben, waarin de „Lücke im Boden" het kleinst is, is deze toch altijd nog minstens tweemaal langer dan de middellijn der choane. Trouwens, deze kleinheid der fenestra choanalis lijkt a priori zeer onwaarschijnlijk, zij zal toch wel even groot moeten zijn als de choane zelf. Dit verschil in grootte tusschen de openingen van de neuskapsel bij larve en volwassen dier werd door Born het sterkst aangetroffen bij *Molge cristata*, waarvan hij een larve onderzocht van 6 cM. Bij deze deden de openingen zich voor als „ausserordentlich enge Spalten". Mijn grootste larve van *Molge cristata* was 4,5 cM.; het dak was juist volkomen gesloten, zoodat er derhalve ook in het larve-stadium geen verschil is tusschen *Molge vulgaris* en *cristata*. Van een reductie van kraakbeen heeft Born blijkbaar niets waargenomen; de passieve uitrekking, waardoor hij de „Andeutung" grooter laat worden, is, naar ik meen, meer een verklaring, dan een waarneming. Volgens hem zijn de beide fenestrae dus primair, in werkelijkheid is dit echter alleen het geval voor het caudale gedeelte der fenestra choanalis; de fenestra dorsalis is geheel en al secundair. Het spreekt van zelf, dat ik hierbij de sluiting door de beenplaten buiten beschouwing laat. Bij *Amphiura* wordt volgens Gaupp (1905, bl. 701) de fenestra choanalis door een kraakbeenige lamina transversalis in tweeën gesplitst. Over het ontstaan wordt niets meegedeeld, wijl hij gebruik maakte van een model door Norris vervaardigd. Ditzelfde vinden we bij *Amblystoma* (Winslow, 1898, pl. III, fig. 19). Toch acht ik, steunend op zijn figuren 17 en 18, de veronderstelling gewettigd, dat deze lamina niets anders is dan de overgebleven achterrand van het planum infranasale, waarvan we ook bij *Molge* nog een aanduiding vinden. Daarom geloof ik niet, dat bij *Amphiura* deze „vordere Bodenlücke in ihrer Bedeutung unbekannt ist" (1905, bl. 702), evenmin als de geheele opening bij *Molge*, te meer wijl toch ook bij *Amphiura* volgens Wiedersheim (1877, Tafel XIX, fig. 9) de basis der

neuskapsel gesloten wordt door het maxillare en vomero-palatinum.

Hoewel ik er ijverig naar gezocht heb, kon ik toch het meermalen genoemde spangetje: den bovenrand der fenestra narina of cartilago obliqua, nergens zelfstandig, onafhankelijk aantreffen. De cellen, waaruit het opgebouwd is, zijn in het jongste stadium, waarin het voorkomt, wel grooter en ronder dan die van het dak, doch niet sterker gekleurd. De naam: cartilago obliqua wijst op homologie met het gelijknamig deel bij *Rana*. Toch is deze homologie volgens mijn meening niet aanwezig en het ware daarom wellicht raadzaam dezen naam bij *Molge* te vervangen bv. door cartilago supranarina. Immers, bij *Rana* ontstaat de cartilago obliqua zelfstandig en vergroeit met den bodem van het cavum medium en wel zóó, dat tusschen haar en het dak, dat zich ontwikkelt uit het planum antorbitale, een vrije primaire ruimte blijft. Van dit alles is bij *Molge* geen sprake; ik wil de mogelijkheid niet ontkennen, om beide van elkander af te leiden, doch zoolang we niet meer weten dan thans, ligt deze homologie niet voor de hand en lijkt mij die met den processus maxillaris anterior der Anura veel waarschijnlijker. Deze toch is, evenals bij *Molge*, een latero-proximale voortzetting van het planum antorbitale, al vergroeit hij dan ook niet met het voorste gedeelte der neuskapsel. Hierbij komt nog, dat we bij *Molge* in den „knorpeligen Maxillarfortsatz” een homologon hebben van den processus maxillaris posterior van *Rana*. Deze vergroeit nl. bij de Anura met den processus pterygoideus van het palatoquadratum, hetgeen bij de Urodela evenzeer het geval is, zooals we dit zeer fraai vinden bij *Ranidens sibiricus* volgens Wiedersheim (1877, Taf. XXIII, fig. 69). Deze processus ontstaat wel is waar bij *Molge* uit den processus antorbitalis en niet rechtstreeks uit het naar beneden groeiend planum antorbitale, maar bij *Alytes* is dit wel het geval. Zooals we later zullen zien, ontstaat daar het planum antorbitale op dezelfde wijze als bij *Molge*, van boven naar beneden, zonder zich te vereenigen met de commissura quadrato-cranialis anterior. Deze laatste heeft derhalve niets uit te staan met den processus antorbitalis der Urodela. Uit het gedrag van het planum antorbitale ten opzichte van den nervus orbito-nasalis, nader door mij beschreven bij *Alytes*, blijkt echter voldoende, dat bedoeld planum bij *Alytes* ook den processus antorbitalis van *Molge* bevat. Daardoor vervalt de moeilijkheid, om „Maxillarfortsatz” en processus maxillaris posterior te homologizeeren.



Een vergelijking tusschen het neusskelet van *Pelobates* en *Molge* werd reeds ingesteld door Born en tevens een verklaring gegeven van de afwijkingen. Hierop wil ik niet verder ingaan, omdat daartoe volgens mij nog niet voldoende embryologisch materiaal onderzocht is. Het meeste kans, om een groote gelijkheid aan te treffen, zal men hebben, zoo men onder de Anura primitieve vormen kiest als *Alytes* of wellicht nog beter *Pipa*, bij welke het neusskelet volgens Winslow (1898, pl. III, fig. 20) hoofdzakelijk uit kraakbeenspangen bestaat. Van de Urodela kieze men niet *Molge*, doch die, bij welke een septum, althans in het caudale gedeelte van den neus, voorkomt, bv. *Salamandra* of *Siredon* resp. *Amblystoma*. Bij de eerste, nl. *Salamandra maculosa*, wordt het septum eerst in lateren tijd aangelegd: „Später, wenn das Gehirn sich zurückgezogen hat, erfolgt eine Strecke weit eine Vereinigung der Innenwände beider Knorpelkapseln durch mediane Knorpelmassen, so dass ein dickes Septum zu stande kommt” (Gaupp, 1905, bl. 700). Bij *Amblystoma* ontstaat het vroeger. Eenige stadiën van de ontwikkeling van het neusskelet van *Amblystoma*-larven worden door Winslow beschreven en afgebeeld. Een uitvoerige beschrijving daarentegen van de geheele ontwikkeling tot aan de metamorphose geeft Terry. Met uitzondering van een paar zelfstandige kraakbeenstukjes, komt deze ontwikkeling volkomen overeen met die van *Molge*. Den processus antorbitalis hebben we reeds vroeger besproken. Het ander onafhankelijk element, columna ethmoidalis genoemd, „running in the long axis of the head and therefore parallel with the trabecula, its anterior end just dorsad of the above mentioned medial process, its caudal extremity over the olfactory nerve” (1906, bl. 99), vergroot zich aan beide zijden en versmelt vóór het planum internasale met het cornu trabeculae, achter den nervus olfactorius met de crista trabeculae, waardoor het foramen olfactorium tot stand komt. Toch is ook van dit element de „Anlage” niet zelfstandig, maar tusschen deze „and the end of the trabecula, and connecting the two, is a column of large cells of irregular forms. This column reaches the anterior end of the „Anlage” of the rod (col. ethm.), passing in front of the olfactory nerv”. In deze „column of large cells” zie ik het homologon van de verhooging, die bij *Molge* volgens Gaupp en mij op de cornu trabeculae ontstaat en den lateralen wand vormt van het cavum internasale (= den medialen der neuskapsel). Te eerder

meen ik dit te mogen doen, daar een dergelijke verhooging ook bij *Amblystoma* precies op dezelfde plaats voorkomt: „Opposite the latter (planum infranasale) it (the trabecula) sends a blunt process (medial process of the trabecula) mesad toward its fellow, and also dorsad a little way” (bl. 98). Wat er echter verder mee gebeurt, vernemen we niet, tenzij dit, dat de voorpunt van de columna ethmoidalis er juist boven ligt. Nadat deze door een breede basis kraakbeenig met de trabekels verbonden is, gaan verschillende processus van haar uit, waardoor tot stand komen: naar voren de mediale wand en de cupula anterior, naar het midden het tectum ethmoidale met de fenestra praecerebralis en achteraan, na versmelting met de crista, het dak met het planum antorbitale. Men ziet, dat een wezenlijk verschil met *Molge* niet bestaat. Hier ging de vorming van het foramen olfactorium uit van de verhooging op de cornu trabeculae en wegens de door Terry niet verklaarde aanwezigheid van den „processus medialis of the trabeculae” — men zou toch minstens verwachten, dat deze opgenomen werd in den medialen wand — lijkt het mij niet onmogelijk, dat zulks ook bij *Amblystoma* in werkelijkheid het geval is, al verklaart hij ook, zijn beschrijving met die van Born vergelijkend: „The origin of a cartilaginous mesal nasal wall from the trabecula and the subsequent growth of the nasal capsule from the same are conditions not actually met with in *Amblystoma*” (bl 113). Overigens, met het oog op de „Anlage”: „it appears to me that there is after all not much difference in the origin of the capsule in these two animals”. Tijdens de metamorphose bestaat er tusschen *Amblystoma* en *Molge* in het geheel geen verschil meer, afgezien van het sluiten der fenestra praecerebralis en de vorming van het septum en van kleine bijzonderheden uit het onderscheid in grootte voortvloeiend. Verder dan bij een stadium in de metamorphose heeft hij de ontwikkeling niet vervolgd. Wat de fenestra dorsalis betreft, voorkomend bij het vijfde stadium van Winslow, deze „cannot be explained through my material . . . but whether the dorsal foramen is due to reduction, as I am inclined to think, or is circumscribed by the primary formation of the dorsal process, I cannot say” (bl. 120). Uit hetgeen we bij *Molge* gezien hebben, volgt de juistheid van het eerste vermoeden.

Uit een vergelijking van Winslow's figuren blijkt voldoende, dat ook de fenestra choanalis op dezelfde wijze gevormd en door reductie van het planum infranasale vergroot wordt als bij *Molge*.

Bij een half volwassen larve van *Siredon pisciformis* van 120 mM, is volgens Seydel (1895, bl. 476, fig. 7 en 8) nog geen fenestra dorsalis aanwezig, doch wijl „nach der Darstellung von Bawden die Nasenhöhle (van *Amblystoma punctatum*) in allen wesentlichen Punkten eine völlige Uebereinstimmung zeigt mit der von *Siredon*” (Seydel, bl. 478) zal die fenestra denkelijk verschijnen na de metamorfose en zullen we gedurende deze ook wel zien optreden de vorming van den achterwand en de versmelting van den processus antorbitalis met het planum infranasale.

Bij *Salamandra maculosa* is tijdens de metamorfose volgens Seydel de kraakbeenige neuskapsel nog vollediger dan bij *Siredon*. In volwassen toestand bestaat er tusschen *Salamandra* en *Molge* volkomen gelijkheid, want „wegen des Verhaltens der knorpeligen Nasenkapsel beim erwachsenen *Salamander*, kann ich auf die Darstellung Born's verweisen” (Seydel, bl. 503). Dit blijkt ook uit de doorsneden bv. op bl. 498. Een uitzondering zal echter gemaakt moeten worden voor het septum, dat bij *Molge* ontbreekt. Uit die gelijkheid der volwassen dieren volgt evenwel, dat ook in de vorming gelijkheid gevonden wordt, o. a. moet dus bij *Salamandra* tijdens de metamorfose een fenestra dorsalis ontstaan door reductie. Als verdere gevolgtrekking mogen we uit het besprokene afleiden, dat afgezien van het septum, ontwikkeling en vorm der neuskapsel bij alle Salamandriden gelijk is (vgl. ook Winslow's fig. 15 van *Plethodon*). Zeer zeker is de dorsaal en zeer dikwijls ook lateraal overal gesloten kraakbeenige neuskapsel bij een groot aantal der door Wiedersheim onderzochte Urodela voor de bovengenoemde species onjuist en voor de overige op zijn minst twijfelachtig.

Al bestaat er overeenkomst tusschen het neusskelet der Salamandriden en *Rana*, vooral in het laatste gedeelte, toch zijn de verschillen, geloof ik, te groot, om beide rechtstreeks met elkaar in verband te brengen, zooals Terry doet. Gelijk ik reeds gezegd heb, zal men daarvoor soorten moeten nemen, primitiever dan *Rana*.

De naam: lamina cribrosa, waarmede het planum antorbitale bedoeld wordt, door Winslow en na hem ook door Terry aan het begin van de dakvorming gegeven, veronderstelt een homologie met de beenige lamina cribrosa der hoogere dieren, die echter niet aanwezig is. Voor deze homologie toch zou het noodzakelijk

zijn, dat de nervus olfactorius de lamina doorboort. Deze naam is bovendien bij de Urodela reeds door Wiedersheim gegeven aan het middengedeelte van den achterwand, waardoor de nervus olfactorius binnentreedt (zie bv. bl. 415, 508, 514). Overigens „von einer Lamina cribrosa bei niederen Wirbeltieren kann überhaupt nicht gesprochen werden”, zooals Gaupp aangetoond heeft (1900, bl. 588).

Bij deze litteratuurbespreking heb ik Parker's onderzoekingen geheel buiten beschouwing gelaten. Wanneer men een blik slaat op fig. 4 (1880<sup>b</sup>, pl. 41) van het kraakbeenig neusskelet van *Molge cristata* of op fig. 4 (1879, pl. 16) van dat van *Salamandra* met een zuiver cirkelvormige apertura nasalis externa, volkomen dorsaal gelegen, zal men aanstonds inzien, dat deze structuur voor Parker's methode te fijn was. Tot mijn verwondering haalt hij onder de werken, welke „have been of great value to me in this piece of research” (1880<sup>b</sup>, bl. 171) Born's onderzoek niet aan, ofschoon hem dit uit het geciteerde werk van Wiedersheim toch bekend moest zijn: het zou hem zeer zeker van het publiceeren van fig. 4 over *Molge cristata* hebben afgehouden, althans voor zoover deze het neusskelet betreft.

#### OOGRING.

*Molge*. Aan het zelfstandig optreden van den kraakbeenigen oogring zal wel niemand twijfelen. Bij een larve van 16 mM. is hij reeds volkomen aanwezig en zijn de cellen, hoewel nog klein, toch al tamelijk sterk gekleurd. Hij is slechts één cel dik, doch verscheidene breed. Bij *Molge cristata* is deze breedte nog veel aanzienlijker en hiermee schijnt in verband te staan, dat ongeveer in het midden van de bovenste helft, op geringen afstand van elkaar, twee kleine openingen voorkomen, welke, naar ik vermoed, voor het doorlaten van bloedvaten bestemd zijn. Bij *Molge vulgaris* zijn aan het einde der metamorphose de cellen niet veel grooter, het aantal is echter sterk toegenomen; ik geloof niet, dat de dikte meer dan één cel bedraagt. Kort na er na, bv. bij een dier van 32 mM., zijn de cellen nog slechts even zichtbaar; bij een eenjarig dier vind ik er niets meer van.

Siredon. Bij een larve van 32 mM. is de oogring zoo sterk verbreed, dat de achterhelft van den oogbol geheel en al door kraakbeen omgeven is. De benedenhelft dezer kraakbeenschaal is

doorboord door een groot bloedvat; in de bovenhelft zijn slechts twee kleine openingen aanwezig, evenals bij *Molge*. Door een opening in het midden treedt de nervus opticus binnen.

#### LITTERATUUR-OVERZICHT.

Slechts weinig vindt men in de litteratuur opgeteekend over dezen kraakbeenigen oogring. Bij *Necturus* vond Miss Platt hem bij een larve van 46 mM., waar „this ring is but three cells wide and one cell deep” (1897, bl. 61). Bij „a small adult . . . it is from about 15 to 20 cells wide and about 4 cells deep in the thickest portion” (Wilder, 1903, bl. 426). Heeft men ter wille van het bleeken het oog niet verwijderd, dan is het geenszins lastig te slagen „in preparing an eye so, that it could be seen directly” (Wilder); integendeel het is zelfs zeer gemakkelijk, om het oog zoo te verwijderen, dat de sclera met den ring behouden blijft.

#### VERDWIJNEN VAN HET KRAAKBEEN.

*Molge*. Geruimen tijd voordat in het hyobranchiaalskelet de eerste sporen der metamorfose zichtbaar worden, begint het kraakbeen in het neurocranium te verdwijnen. Of dit verdwijnen geschiedt door omzetting van het kraakbeen in bindweefsel of in been, laat ik in het midden; ik geef alleen aan, waar en wanneer het kraakbeen geen deel meer neemt aan de samenstelling van het neurocranium. Wel kan ik in enkele gevallen het been van het overige weefsel onderscheiden, vooral wanneer het meer of minder dikke staafjes geldt, maar in den regel is dit toch niet mogelijk. De fijnere histologische veranderingen, die zich hierbij voordoen, blijven natuurlijk geheel ontoegankelijk bij toepassing der gevolgde methode. Gewoonlijk ziet men reeds van te voren aan de bleeke kleur, op welk punt de resorptie zal beginnen; vooral is zulks gemakkelijk herkenbaar bij deelen, die een tamelijke dikte bezitten; bij dunne plaatjes, zooals bv. aan de oorkapsels, is het veelal moeilijk: het kraakbeen is verdwenen, zonder dat men bij een voorafgaand stadium iets van een lichtere tint gemerkt heeft. Deze zien we het eerst optreden bij larven van 16 mM. in de basaalplaat naast de chorda, en weldra verdwijnt hier het kraakbeen. Heeft de open plek in de basaalplaat den vorm aangenomen van een hart — larve van 20 mM. — dan verdwijnt het kraakbeen ventro-lateraal van den

canalis semicircularis posterior. De resorptie zet zich dorsaal voort over den canalis posterior en het caudale gedeelte van den canalis anterior — larve van 25 mM. Boven den sinus superior blijft nog een strookje bestaan, eveneens een ventraal langs den beneden- en achterwand der cupula posterior, dat zich onder den occipitaal-boog door over het caudale gedeelte van den middenwand voortzet; de basis der oorkapsel blijft zodoende nog met de basaalplaat verbonden. Hierdoor krijgen we den toestand, dien we reeds hebben besproken bij het tectum posterius (bl. 36). Daarna wordt ook de occipitaalplaat tegenover de commissura hypochordalis aangetast — larve eveneens van 25 mM. — en wel van lateraal naar het midden toe. Dat achter de commissura het kraakbeen opgehouden heeft te bestaan, hebben we ook reeds vroeger vermeld (bl. 29). De fenestra vestibuli blijft voorloopig kraakbeenig omsloten. We zien nu ook bij de laatstgenoemde larve van 25 mM. een verandering in het voorste gedeelte van het neurocranium, nl. bovenaan in de crista even vóór het foramen opticum. Deze crista is bij een larve van 24 mM. reeds verdwenen van dit punt tot achter het foramen opticum, terwijl zij naar voren toe in haar later verkregen hoogte onaangetast blijft. Het kolommetje vóór het foramen oculomotorium is nog gaaf, evenals de trabekels zelf, die door haar langer bestaan ook nu weer de onafhankelijkheid toonen van de crista. Toch komt aan de mediale zijde der trabekels de lichte kleur als voorbode der resorptie te voorschijn.

Bij een volgend stadium — ook van 24 mM. — is het kolommetje verdwenen; de trabekels zijn onder den nervus opticus en oculomotorius sterk aangetast; de oorkapsel is reeds voor een groot gedeelte van kraakbeen beroofd; lateraal is aan haar nog een plaatje aanwezig op dezelfde plek, waar het eerste kraakbeen optrad, dat ventraal nog samenhangt met een aan den voorkant zeer breed, kraakbeenigen ring om de fenestra vestibuli. Deze ring wordt later overal even smal en blijft gedeeltelijk gedurende het geheele leven bestaan; ongeveer een vierde er van, dat achter het operculum is gelegen, gaat later te gronde; doch in dit stadium van 24 mM. is het operculum zelf mediaal nog niet afgesnoerd. In het voorste gedeelte van de oorkapsel zien we nog kraakbeen om de cupula anterior, dat verbonden is met het dak van het foramen prooticum en met een strook langs de mediale en laterale zijde van den canalis anterior. Deze laatste vertoont dorsaal, evenals de canalis

lateralis, geen kraakbeen meer. De strooken langs den canalis anterior zijn, onder het vliezig kanaal door, vereenigd door het intacte smalle septum; de laterale gaat over in een min of meer ronde plaat, op het midden van de oorkapsel gelegen. Verder ligt aan de basis achter den processus basalis een ovaal stukje kraakbeen, door een tamelijk breede strook vereenigd met de trabekelplaat, dat in dezen toestand zeer veel op het operculum gelijk en het geheele leven door kraakbeenig blijft. Het tectum is volkomen los zoowel van oorkapsel als occipitaalboog, terwijl de commissura hypochordalis nog verbonden is met de condyli occipitales en de basis der oorkapsel, doch de verbindende cellen zijn nog slechts hier en daar door een blauw randje omgeven. In een ouder stadium — larve van 33 mM. — is aan de basis al het kraakbeen verdwenen met uitzondering van het ovale stukje en de verbinding met de trabekelplaat. Van de laatste is niets meer over dan de crista retrosellaris, een smal strookje, dat bij het te gronde gaan der basaalplaat achter de hypophyse gespaard blijft en samenhangt met de trabekels. Aan het dak is het kraakbeen langs den canalis anterior verdwenen, maar het septum is nog steeds verbonden met het plaatje bovenop in het midden; dit laatste gaat eerst verloren geruimen tijd na de metamorphose. Het langst blijft het kraakbeen om de cupula anterior, waar het nooit geheel en al verdwijnt, daar de voorste punt, ook bij oude dieren nog kraakbeenig is. Het tectum verbindt nog de oorkapsels, doch ondergaat thans in het midden een begin van resorptie. Rechts en links van dit midden blijft het gedurende het geheele leven. Ondertusschen zijn ook de trabekels verdwenen op kleine stukjes na in het caudale gedeelte, nl. een als rest van de trabekelplaat en twee andere vlak er voor, nog verbonden door een zwak overblijfsel van het kolommetje achter den nervus oculomotorius. Het bovenste dezer twee laat ook nog een klein stukje herkennen van het dak van het foramen prooticum, waarvan aan het oor een stukje zichtbaar is, ook als de metamorphose reeds afgeloopen is, ja zelfs nog bij een eenjarig dier. Terwijl de crista retrosellaris, onmiddellijk na de metamorphose nog aanwezig, later verdwijnt, blijven deze stukjes ook bij oude dieren, althans de onderste. Van de bovenste zie ik door het niet voldoende gebleekte pigment heen, enkel een blauwe schijn; waarschijnlijk bestaan ook zij nog.

De commissura hypochordalis vertoont zich bij oude dieren als

twee intensief gekleurde sagittale strookjes, door een, dat zwakker gekleurd is, onderling verbonden.

Begrijpelijker wijze hebben er intusschen ook aan het palatoquadratum veranderingen plaats gegrepen. In het stadium, waarin het tectum wel vrij, doch in het midden nog bijna ongedeerd was — larve van 33 mM. — zien we aan de voorzijde een iets lichtere kleur optreden. Van een standsverandering is dan nog slechts weinig merkbaar; deze begint echter tegelijk met de resorptie en is onmiddellijk na de metamorphose, zoo niet geheel en al, dan toch op een kleinigheid na voltooid. Was de stand van het beneden-gedeelte, gerekend van den processus oticus af, bijna horizontaal, na de metamorphose is hij bijna verticaal. Wyl noch processus basalis, noch processus oticus, ooit kraakbeenig met de oorkapsel verbonden waren, kunnen deze natuurlijk geen beletsel stellen. De kraakbeenresorptie heeft hoofdzakelijk plaats achteraan boven, tusschen de drie processus in, zoodat dan ook na de metamorphose van elk nog een stuk over is. Het grootste is van den processus ascendens, welks kraakbeen ook van de crista uit geresorbeerd wordt. Later verdwijnen deze echter alle drie, zoodat bij oudere dieren aan het palatoquadratum nog enkel kraakbeen gevonden wordt beneden aan de pars articularis en een dwarsband boven ter hoogte ongeveer van  $\frac{2}{3}$  der lengte. Bij oude dieren, zoowel van *Molge cristata* als *Molge vulgaris* vind ik op de plaats van den processus ascendens nog een klein langwerpig restje kraakbeen; zekerheid dat dit afkomstig is van den processus heb ik echter niet.

Van het chondrocranium blijven dus in het volwassen dier behouden: de condyli occipitales en de commissura hypochordalis; aan de oorkapsel de voorrand van de fenestra vestibuli met het operculum en een langwerpig stukje achter den processus basalis vóór de nervi hyomandibularis en palatinus, alsmede een klein kapje aan de cupula anterior en het tectum posterius; van de trabekels een vierkant blokje op de grens van trabekel en trabekelplaat en een stukje vlak achter den nervus oculomotorius; achter de neuskapsel het meest rostrale gedeelte van de trabekels, met de daarop ontstane verhooging; van het palatoquadratum de pars articularis en een dwarsband tusschen pars articularis en oorkapsel en misschien een restje van den processus ascendens. Van de mandibula verdwijnt het gedeelte, dat in den larve-toestand



het dunst was; het breede gedeelte, hoewel dunner geworden, blijft. Het behoud der symphyse in het midden werd reeds vermeld, zoo ook dat van de neuskapsel (bl. 63).

#### LITTERATUUR-OVERZICHT.

„Die Frage, wieviel von dem ursprünglichen Knorpelcranium in den ausgebildeten Zustand übernommen wird, bedarf vielfach noch einer genaueren Prüfung. Die ausgedehntesten Angaben über den letzteren Punkt finden sich bei Wiedersheim.” Aldus Gaupp (1905, bl. 711). Door bovenstaande uitvoerige beschrijving hoop ik deze vraag voor *Molge* voldoende beantwoord te hebben, tevens aantoonend, dat het met behulp dezer methode ook bij andere species niet lastig zal zijn. Hoe nauwkeurig Wiedersheim's onderzoek ook zijn moge en hoe schitterend zijn figuren uitvielen, toch verdienen ze voor het kraakbeen geen onbetwist vertrouwen, zooals we voor de neuskapsel reeds gezien hebben. Hiermede is echter geen afkeuring van het onderzoek bedoeld, maar waar een onfeilbare methode ontbreekt, kan ook het resultaat van het onderzoek niet zonder feilen zijn.

Dat het kraakbeen aan de oorkapsel zoo op eens verdwijnt, vindt zijn oorzaak in de geringe dikte, hetgeen ook Stöhr reeds heeft opgemerkt: „Es scheinen dem Zerfall des Knorpels wenig tiefgreifende Veränderungen vorauszugehen. . . Der Knorpel wird ohne vorher wesentliche Veränderungen zu erleiden, aufgelöst. Die Ursache der geringen Reaction liegt vielleicht in der unbedeutenden Dicke der knorpeligen Ohrkapsel” (1879, bl. 35). Hij laat behalve „unbedeutenden Knorpelresten an den Bogengängen” nog kraakbeen bestaan aan de fenestra ovalis en „an den Stellen, wo die Fortsätze des Quadratum der Ohrkapsel anliegen” (bl. 36). Behalve voor het kraakbeen aan de bogen, kan ik deze waarneming van Stöhr bevestigen, al ligt in mijn praeparaten de plek voor den processus oticus verder naar voren dan bij hem, te oordeelen naar fig. 22 (pl. XXX). De ligging in fig. 125 (pl. XXVI) van Wiedersheim beantwoordt volkomen aan mijn praeparaten. Hoe nu Stöhr van deze plek kan zeggen, dat zij „vor und über der Fenestra ovalis” (bl. 36) gelegen is, kan ik niet verklaren, al is het ook buiten twijfel, dat de processus in volwassen toestand aan de oorkapsel een steunpunt vindt, dat verder naar voren gelegen is dan vóór of tijdens de metamorphose.

Bij *Molge cristata* blijven beide processus volgens Parker kraakbeenig (1880b, bl. 207), volgens Stöhr worden ze veranderd in „Zellknorpel”, terwijl ze bij *Molge vulgaris* „hyalin-knorpelig” blijven (bl. 39). Dit laatste is voor beide soorten beslist onjuist, er blijft geen spoor kraakbeen in hen over. Wat de „Zellknorpel” bij *Molge cristata* betreft, wil men hiervan blijven spreken, het zij zoo, mits men dan goed voor oogen houde, dat het toch eigenlijk heel iets anders is dan kraakbeen. Evenmin toch als het voorstel van Krauss (1908, bl. 103 en vlg.) te aanvaarden is, om de chorda „Larvalknorpel” te noemen, wijl zij zich somtijds in kraakbeen metamorphoseert, evenmin is het goed te keuren een weefsel „Zellknorpel” te noemen, omdat het kraakbeen geweest is en zijn structuur nog eenigszins op die van kraakbeen gelijk. Aan het palatoquadratum zelf vind ik dezelfde kraakbeenresten als Stöhr. Bij *Molge cristata* is het bovenste gedeelte bij volwassen dieren blauw getint, maar kraakbeencellen kan ik er niet in ontdekken. De verbeening van het tectum posterius laat hij eerst beginnen bij een *Molge cristata* van één jaar oud. Volgens mijn waarnemingen begint ze bij *Molge vulgaris* reeds tegen het einde der metamorphose. Een bloedvat langs den achterrand loopend, dringt in het midden naar binnen en doet het kraakbeen verdwijnen. Volgens Stöhr blijft juist het midden bestaan; hij vindt nl.: „bei einem erwachsenen *Triton cristatus* einen medianen Knorpelstreifen, der histologisch in drei Teile gesondert ist.... der mittlere Teil ist deutlich von den Seitenteilen geschieden und besteht aus dicht an einander gelagerten Zellen mit spärlicher Zwischensubstanz”. Ook volgens Wiedersheim blijft het midden kraakbeenig. „Wie also... in der unteren Circumferenz des Foramen occipitale eine Knorpelmasse getroffen wird, so besitzen auch alle Salamandriden, oder wie ich richtiger sagen würde, alle Urodelen insgesamt ein \* hyalines Knorpelstück am oberen Umfang der genannten Oeffnung” (1877, bl. 475). Waarom Stöhr, naar deze plaats verwijzend, aan het voorkomen van kraakbeen „am obern Umfang des Foramen occipitale” twijfelt, is mij niet duidelijk.

Van de basaalplaat blijft volgens Stöhr bij *Molge cristata* „knorpelig erhalten nur die vorderen Vereinigungen der Balkenwurzeln (= crista retrosellaris) und die ventralen Vereinigungen der Occipitalplatten” (= commissura hypochordalis) (bl. 45); ik vind bij geen der twee species hiervan iets over, tenzij lateraal.

Wat er van de trabekels overblijft, zegt Stöhr niet; volgens Wiedersheim blijft bij de meeste het beenige orbito-sphenoid, waardoor de trabekels (met crista) vervangen worden, aan beide uiteinden kraakbeenig. Het voorste gedeelte wordt zeer juist weergegeven voor *Molge vulgaris* in fig. 27 (pl. XXI). Ten zeerste heeft het mij verwonderd, dat eenzelfde toestand door Wiedersheim niet gevonden is voor *Molge cristata*, waar hij niet minder duidelijk voorkomt. Een kraakbeenig uiteinde van het orbito-sphenoid wordt door hem als een primitief kenmerk beschouwd. Zoo toch lezen we van *Molge torosa*: „Bezüglich des letzteren Punktes (geringe reductie van het chondrocranium) muss er viel mehr als eine sehr niedrige Form betrachtet werden, denn er besitzt noch, was mir von keinem anderen *Triton* bekannt ist, kleine hyaline Alisphenoiden“ (bl. 470). Deze meening kan ik niet delen, want *Molge cristata* en *vulgaris* bezitten het evenzeer, al is het misschien ook een weinig meer gereduceerd. „Man kann somit (bij *Siredon*) zwischen der Quadratknorpelmasse und dem Flügelknorpel (= processus pterygoideus) einer-, sowie zwischen diesem und dem Trabekel (Alisphenoid) andererseits eine kontinuierliche Verbindung constatiren, ein Verhalten, das auch sämtlichen lechriodonten sowie auch einem Teil der mecodonten Salamandriden eigentümlich ist“ (bl. 473). Tot dat deel der laatste groep kunnen in dit opzicht de twee door mij onderzochte species van *Molge* niet gerekend worden, want bij geen van twee staat het alisphenoid in kraakbeenige verbinding met palatoquadratum en processus pterygoideus, zoodat er minder kraakbeen is dan bij de andere; geheel vervangen door „eine derbe Verknöcherung“ zooals Wiedersheim zegt (bl. 491) is het alisphenoid (trabekel) dus niet. Ook bij Parker wordt het voor *Molge cristata* als kraakbeen beschreven en afgebeeld (1880<sup>b</sup>, bl. 206 en pl. 41, fig. 4).

Bij *Salamandrina perspicillata* vindt Wiedersheim ook een kraakbeenig alisphenoid en in dezelfde regio prootica, boven het foramen nervi trigemini, nog een ander stukje kraakbeen. „Ein von der Scheitelregion . . . nach auswärts und abwärts laufender Knorpelfaden (pl. XXVI, fig. 115) ist mir in seiner Bedeutung nicht klar geworden“ (bl. 490). Kunnen we hier misschien te doen hebben met een overblijfsel van den processus ascendens palatoquadrati? Ik vind hetzelfde stukje, nu eens grooter, dan kleiner, bij beide soorten, en kan er geen andere verklaring voor vinden.

## Splanchnocranium.

Evenals het neurocranium onzer beide soorten van *Molge*, toont ook het splanchnocranium tot in bijzonderheden hun nauwe verwantschap, zooals blijken zal uit de beschrijving van de mandibula (= Meckel's kraakbeen en palatoquadratum met processus pterygoideus) en het hyobranchiaalskelet.

Daar de verbinding van de onderkaak met het hyobranchiaalskelet van geringe beteekenis is, kost het slechts weinig moeite, beide van elkaar los te praepareeren, zonder mandibula en palatoquadratum te beschadigen.

### MECKEL'S KRAAKBEEN.

*Molge*. Een vergelijking van fig. 1 met fig. 2 laat genoegzaam uitkomen, dat er omtrent dit onderdeel tusschen *Molge cristata* en *vulgaris* geen verschil bestaat. Aanvankelijk buigt de mandibula in het voorste gedeelte bijna, zoo niet geheel, loodrecht naar het midden om (fig. 14). De breedte vermindert hier zeer sterk, zoodat zij, van het hoekpunt af naar het midden, weinig meer dan één cel bedraagt, over een korten afstand zelfs maar precies één — larve van *Molge vulgaris* van 6 mM.

Bij de larve van *Molge cristata* van 8,5 mM. is dit voorste smalle gedeelte reeds niet meer loodrecht omgebogen (fig. 1 en 13), maar nadert tot den stand, dien het bij de oudere larven heeft. Bij *Molge vulgaris* is dit reeds het geval bij larven van 7 mM.

Het verschil in dikte tusschen het voorste en laatste gedeelte der mandibula neemt bij het grooter worden der larven een scherper karakter aan, begint echter tijdens de metamorphose geringer te worden. Onmiddellijk na deze gaan ze geleidelijk in elkaar over. Dit vindt zijn oorzaak hierin, dat het laatste gedeelte rondom in dikte afneemt, zooals we duidelijk zien aan de cellen bij larven van *Molge vulgaris* van 33 tot 36 mM. — uitwendige kieuwen grootendeels gereduceerd.

Betrekkelijk langen tijd — bv. bij larven van 14 mM. nog zeer goed waarneembaar — bewaren de cellen der mandibula een vasten stand en vorm. In het caudale dikkere gedeelte zijn zij afgeplat in de richting loodrecht op de lengteas, terwijl op den hoek de vorm weer rond wordt; dan volgt een kort gedeelte met afgeplatte cellen, die in het midden weer een onregelmatigen vorm hebben.

Of hieraan een bijzondere bêteekenis, en zoo ja, welke, moet worden toegeschreven, is mij niet duidelijk geworden; eigenaardig is het zeker, dat dit verschijnsel bij alle larven optreedt en geruimen tijd bestaan blijft (intercalaire groei?) Van een vergroeiing van rechter en linker gedeelte is bij de onderzochte jongste larven zoo goed als niets te bespeuren, tenzij de onregelmatige celvorm als een aanwijzing mocht dienen. Een duidelijke grens in de mediaan vertoont zich eerst later bij larven van 8 mM. van *Molge vulgaris*. De cellen nemen hier een zeer donkere tot zwarte kleur aan en vormen een smal plaatje, dat uit kleine platte cellen opgebouwd is, zooals blijkt uit doorsneden en toto-praeparaten.

Bij oudere larven, o.a. zeer duidelijk bij larven van *Molge cristata*, doch ook zeer goed te zien bij die van *Molge vulgaris*, verbreedt de mandibula zich ter weerszijden van het plaatje tot een ongeveer rechthoekigen driehoek, welks top rostraal ligt. Het heeft allen schijn, alsof de twee mandibula-helften elkaar in hun latero-medialen groei belemmeren, tegen elkaar drukken en daardoor de middelste cellen dwingen klein te blijven en zich in sagittale richting af te platten. Door den eenigszins sagittalen stand der helften volgt dan, dat deze zelf bij verdere vergrooing door den druk gedwongen worden zich te verbreeden en naar voren uit te wijken. Men kan zich hiervan een duidelijke voorstelling maken, door bv. de middelvingers van rechter- en linkerhand tegen elkaar drukkend, den vorm der mandibula na te bootsen. Het plaatje plus een klein gedeelte van de verbreeding blijft gedurende het geheele leven bestaan; het verschil tusschen het plaatje en het kraakbeen, dat er naast behouden blijft, wordt echter geringer tijdens de metamorphose; bij een eenjarig dier kan ik het niet meer onderscheiden. Onmiddellijk na de metamorphose en later heeft de symphyse den vorm van een ongeveer rechthoekig blokje.

Overeenkomstig met de in den aanvang beschreven ventrale ligging van den mond, ligt de voorrand der mandibula bij jonge larven veel verder caudaalwaarts dan bij oudere — bij larven van 7 mM. nog pas halverwege de trabekels; bij oudere reikt hij begrijpelijkerwijze even ver als haar voorpunt; het eerst vinden we dit bij larven van 11,5 mM. (fig. 2).

Siredon. Was het verschil in dikte tusschen het voorste en achterste gedeelte van de mandibula bij de jonge larven van *Molge cristata* al veel geringer en de overgang minder scherp dan bij

*Molge vulgaris*, bij *Siredon* is dit in nog hoogere mate het geval. Beide helften buigen geleidelijk naar het midden om en ontmoeten elkaar in de mediaan, waar zij door een donker gekleurde streep van elkaar gescheiden zijn. Of deze streep kraakbeen is of niet, kan ik aan de toto-praeparaten niet met zekerheid uitmaken; naar alle waarschijnlijkheid nochtans bestaat zij uit kraakbeen van dezelfde soort als bij *Molge*. Het verschil in den vorm der cellen, hoewel aanwezig, valt veel minder op.

Necturus. De twee takken der mandibula loopen in schuine richting naar voren, kruisen de trabekels onder het punt, waar aan deze de processus antorbitalis ontstaat en ontmoeten elkaar in de mediaan, op tamelijk grooten afstand achter het vooreinde der trabekels. Even voor en achter het kruispunt verliezen de cellen den ronden en nemen den afgeplatten vorm aan tot kort voor het vereenigingspunt der beide takken, waar ze weer den ronden hernemen. Ook in het middengedeelte der trabekels zijn de cellen afgeplat in de richting loodrecht op de lengteas. Dit verschil der cellen bestaat nog bij de larven van 25 mM., ofschoon in mindere mate. Bij het toenemen in grootte wijken de takken langzamerhand verder uit elkaar, zoodat ze later aan de buitenzijde der trabekels vallen, deze dus niet meer kruisen — het eerst bij larven van 25 mM. — terwijl ze even ver voorwaarts reiken als de trabekels. Bij een larve van 19 mM. zijn de twee takken in de mediaan nog niet met elkaar vereenigd, bij een tweede daarentegen is die vereeniging reeds zoo duidelijk, dat er voor redelijken twijfel geen grond meer bestaat. Bij een larve van 23 mM. zijn ze alleen vergroeid in de uiterste punt, achter deze wijken ze een weinig uit elkaar, zoodat we hetzelfde beeld krijgen als bij *Molge*, met uitzondering van de platgedrukte cellen in het midden, welke ook bij de oudere larven niet voorkomen: een scherpe grens tusschen de twee helften ontbreekt derhalve.

#### LITTERATUUR-OVERZICHT.

Zooals door van Wijhe voor *Acanthias* en eenige Vogels (1905, bl. 322) en door Sonies voor *Anas* (1907, bl. 460) is aangetoond, waarvan ik mij door eigen aanschouwing der praeparaten heb kunnen overtuigen, wordt Meckel's kraakbeen aangelegd als twee zelfstandige stukken. Het sterke verschil in dikte tusschen voorste en laatste gedeelte bij *Molge* en het rechthoekig ombuigen deed vermoeden, dat dit

ook hier wellicht het geval zou wezen. Ondanks alle moeite is het mij niet gelukt een dergelijk stadium te vinden. Toch behoeven we ons hierover niet al te zeer te verwonderen, wijl deze tweeledigheid evenzeer ontbreekt bij *Pristiurus* en *Gallus*. Bij deze laatste treedt echter een dikteverschil op tusschen proximaal en distaal gedeelte, ongetwijfeld een aanduiding voor de homologie met de twee stukken bij *Acanthias* en *Anas*. Daarom mogen we ook bij *Molge* in die twee ongelijke helften daarmede overeenkomstige stukken zien.

Bij *Necturus* neemt de dikte van achter naar voren langzaam af; hij komt dus in dit punt wederom niet overeen met *Molge* in de eerste stadiën, maar wel in de metamorphose.

De ligging van de symphyse der mandibula, ver achter de voorste punt der trabekels bij de jongste larven van *Amblystoma*, acht Winslow van groot morphologisch belang, wijl dit is: „recalling in this embryonic stages the conditions which are permanent in the Elasmobranchs and lower Ganoids” (1898, bl. 152). Deze bijzonderheid is echter niet het uitsluitend eigendom van *Amblystoma*, maar komt ook voor bij *Molge* en *Necturus*, waarschijnlijk derhalve bij alle Urodela. De rechthoekige ombuiging schijnt volgens de afbeeldingen van Winslow en Drüner ook bij *Amblystoma* en *Siredon*, hoewel minder sprekend, toch aanwezig te zijn. Of we hier evenwel met kraakbeen te doen hebben, blijkt uit geen der beschrijvingen. Stöhr zegt hieromtrent niets, noch bij *Molge*, noch bij *Siredon*. Ook omtrent den toestand der symphyse in den beginne worden we in het duister gelaten. Bij *Siredon* heet het: „Die ventralen Enden der Meckel’schen Knorpel berühren sich in der Medianlinie” (1878, bl. 13, larve van 7 mM., bij welke de bogen van het hyobranchiaalskelet nog niet alle kraakbeenig zijn). Uit de kritiek op Parker’s werk kunnen we opmaken, dat „der Meckel’sche Knorpel” hier werkelijk kraakbeenig is. Bij *Molge cristata* vernemen we alleen, dat het palatoquadratum het eerst kraakbeenig wordt, „dann der an dieses stossende Teil des Meckel’schen Knorpels. Auf diese Weise entsteht das Bild eines sich Entgegenwachsens der Knorpelspangen. Die knorpelige Differenzierung erfolgt übrigens so rasch, dass es nicht leicht ist, sich von dem geschilderten Vorgang zu überzeugen” (bl. 9). Volgens Winslow bij *Amblystoma* en Drüner bij *Siredon*, is er in den beginne — kraakbeenig stadium — niet de geringste grens in het midden.

Bij *Necturus* worden de twee kraakbeenige takken volgens

Miss Platt aanvankelijk door een strook „procartilage” gescheiden. Of dit echter nog het geval is bij het door haar afgebeelde stadium, waarbij de oorkapsel reeds bijna volkomen kraakbeenig is, durf ik betwijfelen. Bij mijn larven is dit alleen het geval, zoolang de oorkapsel nog in het vliezig stadium verkeert; bij een larve, bij welke zij nog niet zoo ver kraakbeenig is als in haar model, zijn de twee takken vergroeid en ontmoeten elkaar op dezelfde wijze als bij de larve van 23 mM. (fig. 3).

Het behoud der kraakbeenige symphyse tot zelfs bij het volwassen dier is ook door Gaupp waargenomen (1905, bl. 704).

### PALATOQUADRATUM.

Molge. Bij mijn kleinste larven — *Molge cristata*, 8,5 mM., *Molge vulgaris*, 6 mM. — is het palatoquadratum een klein, min of meer langwerpige blokje, dat zich in schuine richting van lateraal beneden naar mediaal boven voortzet (fig. 1). De processus ascendens is, naar de kleur der cellen te oordeelen, pas ontstaan. Bij iets oudere larven van *Molge vulgaris* — 7 mM. — is hij verbonden met de crista, doch de kraakbeencellen zijn ternauwernood herkenbaar; de processus oticus begint zich te ontwikkelen. Het gewricht tusschen mandibula en palatoquadratum, die beide vast tegen elkaar liggen, is nog weinig ontwikkeld.

Terwijl zich nu langzamerhand de processus ascendens en oticus sterker ontwikkelen — de laatste reikt reeds tot aan de oorkapsel, wanneer deze nog enkel de laterale kraakbeenkern bezit — vergroot zich het palatoquadratum aan de proximale, basale zijde en schijnt een wenteling te maken om den processus ascendens als as. Hierdoor komt de geleiding met de mandibula verder rostraal en de voorrand der mandibula onder de voorpunt der trabekels te liggen, terwijl het palatoquadratum zijn definitieven stand tijdens het larveleven verkrijgt (fig. 2). De processus basalis ontstaat eerst veel later — larven van 17 mM. Bij geen enkele larve, noch kleine, noch groote, hetzij van *Molge cristata*, hetzij van *Molge vulgaris*, vind ik een innige vergroeiing van processus oticus en basalis met de oorkapsel. Bij alle zijn beide door een uiterst smalle strook niet-kraakbeenig weefsel ervan gescheiden. Bij toto-praeparaten zou men eenigszins met recht kunnen meenen, met gezichtsbedrog te doen te hebben, doordat de caudale grens van het veel dikkere



palatoquadratum zich scherp afteekent op den dunnen oorkapselbodem; doorsneden van larven van *Molge vulgaris* van 18 en 20 mM. leeren echter hetzelfde. Zeer duidelijk waarneembaar bij kleuring met methyleenblauw, ziet men het ook zonder veel moeite — eenmaal hierop verdacht — in doorsneden, gekleurd met haematoxyline en eosine. De scheiding bestaat uit een bindweefselvliesje (perichondrium wellicht?), in welks breedte slechts één kern ligt; op enkele plaatsen bevinden er zich echter twee. Beide processus worden van elkaar gescheiden door de arteria carotis externa, die zich even vóór de openingen van den nervus palatinus en hyomandibularis van de arteria carotis communis afsplitst en tusschen de processus door, langs den onderkant van het palatoquadratum de orbita binnentreedt. Door de betrekkelijke grootte dezer bloedvaten zijn ze bij *Molge cristata*-larven aan de bloedlichaampjes zeer gemakkelijk te herkennen en te volgen. In tegenstelling met de vorige zet de processus, die van de crista uit het ganglion trigemini overbrugt, zich kraakbeenig voort in de oorkapsel. De vraag, wanneer deze aangelegd wordt, beantwoorden mijn praeparaten niet; bij de larve van 14 mM. is hij een kleine, kegelvormige uitwas, ontstaan uit het hoogste punt van de crista, waar de processus ascendens in haar overgaat, zoodat het zelfs den schijn heeft, dat de eerstgenoemde processus bij oudere larven niet behoort bij de crista, maar bij dezen laatste; bij larven van 17 mM. is hij reeds klaar, hoewel de kraakbeenige verbinding met de oorkapsel dan nog een twijfelachtig feit is; bij larven van 20 mM. zijn oorkapsel en hij een geheel.

Het allereerste optreden van den processus pterygoideus heb ik niet kunnen waarnemen, maar uit hetgeen mijn praeparaten te zien geven, volgt zonder eenigen twijfel, dat dit gebeurt tijdens de metamorphose. Bij een larve op het einde ervan — uitwendige kieuwen nog niet geheel verdwenen — vind ik hem als een kort rolrond staafje, dat met het palatoquadratum niet kraakbeenig samenhangt. Een onmiddellijk hieraan voorafgaand stadium vertoont ook niet de geringste aanduiding van zijn ontstaan. Verdere onderzoekingen heb ik niet ingesteld. Bij alle dieren, hetzij volwassen of niet, *Molge vulgaris* of *cristata*, welke na de metamorphose onderzocht werden, is hij in denzelfden vorm aanwezig, doch reikt lateraalwaarts omgebogen tamelijk ver naar voren bij volwassen dieren. De benedenwaartsche bocht komt zeer veel overeen met die tusschen onderkaak en palatoquadratum, maar ze is minder scherp. Ook

bij volwassen dieren bestaat geen kraakbeenige verbinding met het palatoquadratum, hetgeen niet te verwonderen is, daar dit thans bijna geheel en al verbeend is.

*Siredon*. Hetgeen ik over de processus oticus en basalis gezegd heb bij *Molge*, geldt ook hier: bij geen enkel praeparaat vind ik een kraakbeenige vergroeiing met de oorkapsel. De processus oticus is aanwezig en is ten minste bij een larve van 10 mM. duidelijk kraakbeenig.

De processus pterygoideus ontstaat met zeer breede basis — larve van 50 mM. — aan den beneden-voorkant van het palatoquadratum en is ook op zijn verderen loop niet rond zooals bij *Molge*, doch plat. Bij een larve van 32 mM. is nog geen spoor ervan te ontdekken.

*Necturus*. Bij de jongste larve is het palatoquadratum reeds kraakbeenig; in het midden zijn de cellen door een tamelijk dik laagje intercellulaire stof omgeven; aan de achterzijde is vooral het gedeelte, dat uitgroeit tot den processus oticus, nog zwak gekleurd; de processus basalis is bij de larven van 19 mM. ternauwernood aangeduid. Bij een larve van 20 mM. zijn alle drie processus scherp onderscheiden van het palatoquadratum zelf; dit neemt bij het grooter worden der larven steeds toe en is hieraan te danken, dat de afstand tusschen palatoquadratum en oorkapsel veel grooter is dan bij *Molge* en *Siredon* (fig. 3). De processus oticus groeit schuin lateraalwaarts naar boven en achter, tot hij den latero-ventralen wand van de cupula anterior bereikt. Hij vergroeit er echter, voor zoover mijn waarnemingen reiken, niet mee, want, ofschoon hij bij larven van 22 mM. reeds op zijn plaats van bestemming is aangekomen, is hij bij de verst ontwikkelde larve van 25 mM. nog door een even groote tusschenruimte van de oorkapsel gescheiden.

De processus basalis, in eenzelfde horizontaal vlak aan het palatoquadratum ontspringend als de processus oticus, maar zóó ver mediaal, dat tusschen beide een vrij groote opening blijft — een bloedvat loopt hierdoor naar boven — groeit horizontaal door tot bij de commissura praefacialis, waar deze zich met de basis der oorkapsel vereenigt. Ook tusschen deze commissura en den processus basalis vind ik geen kraakbeenige versmelting.

De processus ascendens groeit schuin mediaalwaarts naar boven en naar voren, doch niet zóó ver, dat hij met de crista in eenzelfde sagittaal vlak komt te liggen. De crista moet dus, om hem te bereiken en er één mee te worden, lateraal uitwijken; de vereeniging geschiedt onder een rechten hoek en eerst dan, wanneer de processus

reeds hoog boven de crista uitsteekt. Het vereenigingspunt ligt even hoog als het hoogste punt van den processus oticus. Daarna stijgt de processus langs den zijwand der hersenen omhoog, tot hij in één lijn ligt met den medialen bovenrand der oorkapsel, buigt dan caudaalwaarts om en bereikt de oorkapsel bij de verst ontwikkelde larve van 25 mM., maar is er nog niet mee vergroeid. Langzamerhand in omvang afnemend, is hij vanaf het buigpunt nog slechts een rolrond spangetje.

#### LITTERATUUR-OVERZICHT.

Wanneer men in de litteratuur de beschrijving nagaat van de betrekking van de processus oticus en basalis tot de oorkapsel bij *Molge* — bij *Siredon* of *Amblystoma* is het niet anders — dan is de indruk, dien men krijgt, dat zij er kraakbeenig mee versmelten. Zoo schrijft Winslow over *Amblystoma*: „The other two processus, the otic and palato-basal, are formed by the fusion of a greater part of the dorso-median surface of the body and otic process of the quadrate with the adjacent wall of the capsule and the margin of the basilar plate” (1898, bl. 155). Over *Molge* luidt het oordeel van Gaupp: „Der Processus oticus legt sich an die knorpelige Ohrkapsel an, mit der er bald völlig verschmilzt. Der Processus basalis legt sich an die untere Fläche der Ohrkapsel an, . . . und verschmilzt später ebenfalls mit ihr” (1905, bl. 703). Wanneer hier werkelijk kraakbeenige vereeniging bedoeld wordt, zooals ook de figuren doen vermoeden, kan ik mij dit alleen verklaren door aan te nemen, dat tengevolge van de niet-karakteristieke kraakbeenkleuring de nauwe spleet tusschen de beide processus en de oorkapsel werd voorbijgezien. Om elken twijfel buiten te sluiten, heb ik ook nog in sagittale doorsneden dit punt nagegaan bij een donker gekleurde larve van *Molge vulgaris* van 24 mM. — nog geen metamorphose — maar ook hier geen kraakbeenigen samenhang gevonden. Dat deze larve zeker niet te jong is, blijkt uit de woorden van Stöhr: „Anfangs liegt der Ohrforsatz nur der Ohrkapsel an, allmählig aber wird die Verbindung eine innigere, es tritt eine vollkommene Verschmelzung beider Teile ein. Dieser Zustand findet sich schon bei 25 mm. langen Larven von *Triton cristatus* und habe ich denselben selbst noch bei den grössten Larven, die ich besitze (70 mm.) immer wiedergefunden” (1879, bl. 36). Als dit nu reeds het geval is bij een larve van

*Molge cristata* van 25 mM., dan is het bovenvermelde stadium van *Molge* toch zeker oud genoeg, doch ook niet te oud; want al ontstaat, volgens Stöhr later een spleet en volkomen scheiding, dan gebeurt dit toch eerst tijdens de metamorphose. Trouwens ook in mijn toto-praeparaten van *Molge cristata* van 28, 32 en 45 mM. is de grens zeer goed zichtbaar. Duidelijk is het echter niet, wat Stöhr onder „eine vollkommene Verschmelzung” van processus en oorkapsel verstaat. Want bij den processus basalis gebruikt hij dezelfde termen, doch voegt er tevens bij, dat op de grens een histologische eigenaardigheid bestaat. „Ganz ähnliche Verhältnisse bestehen für den zweiten Fortsatz des Quadratum, der mit dem Boden der Labyrinthwand in Verbindung tritt, den „Stiel” (= Proc. bas). Eine vollkommene Verschmelzung\* zwischen Stiel und Ohrkapsel tritt erst sehr spät ein (nicht vor dem ersten Jahr) und persistirt dann; eine histologische Grenze zwischen beiden Teilen ist übrigens immer wahrzunehmen”.\* Hierbij wordt verwezen naar een dwarsdoorsnede door den schedel van een volwassen *Molge cristata*, waar de processus basalis bestaat uit zoogenaamden „Zellknorpel” (d.i. de vorm van kraakbeencellen is aanwezig, doch de intercellulaire stof ontbreekt), terwijl het palatoquadratum zelf en het gedeelte der oorkapsel, waarmede hij zich verbindt, echt kraakbeenig is. Ditzelfde geldt van den processus oticus; nochtans sluiten hier beide kraakbeensoorten niet onmiddellijk aan elkaar. Wijn ik nu èn in doorsneden èn in toto-praeparaten het kraakbeen van den processus en de oorkapsel steeds aan elkaar gelijk vind, doch gescheiden door een niet-kraakbeenig weefsel, moeten we besluiten, dat ook Stöhr’s beschrijving niet de werkelijkheid weergeeft.

Bij *Necturus* zegt Winslow eveneens: „A short otic process . . . . fuses\* with the otic capsule” (1898, bl. 162), terwijl Miss Platt niet uitdrukkelijk melding maakt van de beide processus; het eenige, dat wij van haar vernemen, is: „No fusion has yet” — larve van 19 mM. — „taken\* place between the quadrate cartilage and the auditory capsule” (1897, bl. 57). Dus later wel? Toch kunnen haar woorden ook slaan op de verbinding door middel van den processus ascendens, die werkelijk tot stand komt. Hadden we in *Necturus* een primitieven vorm te zien, dan lag het voor de hand, deze verbinding tusschen processus ascendens en oorkapsel op te vatten als overeenkomend met die van de beide andere processus

van het palatoquadratum. De wijze van ontstaan bij *Molge*, waar het chondrocranium tot vollediger ontwikkeling komt, geeft te verstaan, dat het een voortzetting is van de crista en niet van den processus ascendens. Toch lijkt mij de eerste opvatting waarschijnlijker; immers, ook ondanks de grootere reductie van het kraakbeen bij *Necturus*, treedt hier toch veel sterker op den voorgrond dan bij *Molge*, dat het tectum posterius bij den occipitaalboog behoort.

Ook Stöhr heeft den processus pterygoideus bij *Molge cristata* het eerst aangetroffen bij een larve in metamorphose — 40 mM. — als uitgroeiing van het palatoquadratum; bij een andere, ouder en grooter — 60 mM. — vond hij in plaats daarvan een groep van cellen, „die mit Knorpelzellen einige Aehnlichkeit hatten” (1879, bl. 38). Of men hieruit echter tot een zelfstandigen aanleg kan besluiten, is een andere vraag. Al werd hij ook door alle onderzoekers bij volwassen dieren gezien, het zou toch kunnen zijn, dat bij het bedoelde exemplaar van den processus niets tot ontwikkeling zou gekomen zijn dan juist die cellen, vooral wijl we te doen hebben met een gedeelte: „phylogenetisch in Reduktion begriffen” (Gaupp, 1905, bl. 703). Trouwens Stöhr zelf voegt er bij: „Zur Stütze dieser Möglichkeit fehlen mir jedoch weitere Belege”. Ook door mijn bevindingen bij *Molge vulgaris* is de onzekerheid van het zelfstandig ontstaan niet opgeheven, al is de waarschijnlijkheid ook zeer groot. Bij *Siredon* daarentegen is zijn groei uit het palatoquadratum niet twijfelachtig. Hier ontstaat hij veel vroeger dan bij *Molge*, lang voordat er van reductie van den kraakbeenigen schedel sprake is; volgens Gaupp zelfs al bij een larve van 23 mM. (1905, bl. 702). Volgens Wiedersheim en Parker komt hij bij zoo goed als alle onderzochte Urodela voor en wel in kraakbeenigen samenhang met het palatoquadratum, ook bij *Molge cristata*. Dit laatste is echter zeer twijfelachtig. Bij *Menopoma* is enkel het voorste gedeelte van hem overgebleven, bij *Necturus* en *Proteus* ontbreekt hij geheel.

## HYOBRANCHIAALSKELET.

Vóór de metamorphose.

*Molge*. De hyalia en branchialia hebben bij de larve van *Molge cristata* van 8,5 mM. reeds bijna de definitieve richting bereikt (fig. 13). Het voorste gedeelte van de copula is evenals dat van

de hyalia nog niet kraakbeenig, terwijl dit verderop, vlak voor de branchialia I, maar met een duidelijke scheiding er tusschen, wel het geval is. De copula heeft hier dus een zelfstandige kraakbeenkern. In een iets lager niveau gaan de reeds over hun geheele lengte kraakbeenige branchialia I in de hier eveneens kraakbeenige copula over. In den hoek, door de branchialia gevormd, dringen de rechter- en linker musculus abdomino-hyoideus binnen (fig. 13, M. a-h.) en vinden hun aanhechtingspunt in de ondiepe dorsale gleuf tusschen de copula en de branchialia. Boven deze spieren ziet men den loop van de nog niet kraakbeenige toekomstige hypobranchialia II, dorsaal aansluitend aan de copula, terwijl ventraal ervan het korte, niet-kraakbeenige copulasteeltje gelegen is — in de figuur niet aangegeven. De middelste twee branchialia zijn lateraal reeds kraakbeenig, mediaal hangen ze door niet-kraakbeenig weefsel met elkaar samen; het tweede is door ditzelfde weefsel verbonden met den caudaalwaarts gebogen achterrand van het branchiale I. Aan het vierde is nog geen kraakbeen te zien. In de bocht van het eerste treedt later de scheiding op tusschen het hypo- en het ceratobranchiale. De kraakbeenige gedeelten van de middelste twee zijn natuurlijk de toekomstige ceratobranchialia.

Bij een *Molge vulgaris*-larve van 6 mM. is de richting van Meckel's kraakbeen nog bijna volkomen dwars; bij een van 7 mM. is zij sagittaal. Een zelfstandige kraakbeenkern vóór de branchialia I, die ook hier geleidelijk overgaan in de copula, is niet meer aanwezig, maar toch is het kraakbeen op de plaats, waar de kern bij *Molge cristata* ligt, verder ontwikkeld. De verbinding van de hyalia met de copula is kraakbeenig, doch uiterst zwak. Overigens is er geen verschil, zoowel wat branchiale IV als musculus abdomino-hyoideus, copula en copulasteel betreft. Het weefsel, dat de bogen onderling en met de copula verbindt, verandert nu gaandeweg in kraakbeen en maakt van het hyobranchiaalskelet één kraakbeenig geheel, waarin de toekomstige segmentatie wel aangeduid, maar histologisch nog niet gedifferentieerd is. Toch begint deze differentiatie zeer spoedig: bij een larve van 8 mM. zijn alle ceratobranchialia door een smal, niet-kraakbeenig weefselstrookje van de hypobranchialia gescheiden, terwijl deze laatste nog samenhangen met de copula. Ook de splitsing in hypo- en ceratohyale geschiedt betrekkelijk laat. Een scherpe grens is eerst te zien bij een larve van 14 mM., bij welke ook de scheiding

tusschen de hypobranchialia II en de copula voltrokken is, terwijl die tusschen de hypobranchialia I en de copula bij deze larve van 14 mM. reeds zichtbaar wordt. Toch is voor deze scheiding geen bepaalde grootte vast te stellen; zoo heb ik bv. bij een larve van 9,5 mM. zoowel het hypohyale van het ceratohyale, als de hypobranchialia II van de copula bijna afgesnoerd gevonden. Hoewel hypohyale en copula in latere jonge stadiën kraakbeenig met elkaar samenhangen, verandert deze homocontinuïteit toch spoedig in homo- en heterocontinuïteit. De kraakbeencellen nemen een eigenaardig karakter aan, waardoor ze zich scherp van de overige onderscheiden — langwerpig van vorm, zien ze er uit alsof ze met de pen geteekend waren. Zeer duidelijk vertoonen zij zich o. a. bij een *Molge vulgaris* — larve van 8,5 mM. (met 3 voorteenen) — en zij komen ook geregeld voor tusschen de carpalia. Ditzelfde kraakbeen is bij oudere larven te vinden tusschen copula en hypohyale, waar het, hoewel niet bij alle, het schijfje kraakbeen vormt, dat bij *Siredon* ook door Drüner waargenomen is. Een enkele maal liggen een paar van deze cellen in de andere grenzen en wekken daardoor eenigszins het vermoeden, dat men te doen heeft met bindweefselcellen. Wellicht hebben ze dit karakter te danken aan den op haar uitgeoefenden druk. Dat ze voorkomen tusschen de carpalia en tusschen de copula en het hypohyale, vooral bij de groote larven van *Molge cristata* en *Siredon*, geeft steun aan deze meening: het zijn dus cellen, die van de eens aanwezige kraakbeeneige verbinding zijn overgebleven.

Tegelijk met de segmentatie tusschen de ceratobranchialia onderling, tusschen deze en de hypobranchialia, of liever dóór de segmentatie, zijn aan de proximale einden van de eerstgenoemde verbredingen of kopjes ontstaan, waarmede ze tegen elkaar steunen en waarvan bv. in fig. 16 de vorm voldoende aangetoond is. Dat van ceratobranchiale II heeft een driedubbel steunvlak, dat van IV slechts één, de beide andere elk twee. Bij bovengenoemde *Molge vulgaris*-larve van 8,5 mM. zijn de ceratobranchialia dorsaal (distaal) reeds vereenigd door een uiterst dun spangetje, welks cellen ternauwernood blauw gekleurd zijn, maar zich toch door haar vorm zeer duidelijk als kraakbeencellen doen kennen. Welk gedeelte van een dergelijk spangetje tusschen twee bogen uit den eenen, welk uit den anderen ontstaan is, heb ik niet kunnen achterhalen. Dit was niet mogelijk, omdat de lengte van het spangetje slechts een paar cellen

bedraagt. Bij grootere larven komt hier en daar in het midden een dunnere plek voor, hetgeen echter op zich zelf geen bewijs is, dat hier de vergroeiing heeft plaats gehad. Soms zijn de commissurae ook bij deze oudere larven zeer zwak, zoodat bij een niet uiterst voorzichtige praeparatie, zeer gemakkelijk verscheuring het gevolg is (zie fig. 16). Een volledige scheiding tusschen haar heb ik nergens kunnen ontdekken, tenzij bij *Siredon*, waarover later (bl. 93). Aan den ventralen kant van elk der ceratobranchialia vooral van I, II en III, treden uitwassen op voor de aanhechting van de musculi subceratobranchiales — in fig. 16 zijn er een paar te zien. Deze „Muskelvorsprünge” (Drüner) vind ik het eerst als een kleine ventrale verdikking bij larven van 10,5 mM. Zij ontstaan op dat punt van de bogen, waar deze van de min of meer horizontale richting ombuigen in de opstijgende, zoodat het vooral later bij oppervlakkig toezien lijkt, alsof hier de bogen rechthoekig geknikt zijn.

Aan het ceratobranchiale IV is ook bij de grootere larven slechts een kleine ventrale verdikking waar te nemen, die nauwelijks zou opvallen, zoo men door de aanwezigheid van de processus aan de andere bogen er niet opmerkzaam op was gemaakt. Bij *Molge cristata* is echter op dat punt een sterke verbreeding aanwezig, hetgeen wel in verband zal staan met de krachtiger spieren.

De dorsale zijde van de copula vertoont bij jonge larven — 10 tot 11 mM. — reeds denzelfden vorm als later, wanneer alle hypobranchialia van haar afgesnoerd zijn. De copulasteel ontspringt in den hoek, door de hypobranchialia I gevormd, doch maakt aanstonds een ventro-caudale bocht, daartoe gedwongen door de musculi abdomino-hyoidei, welke de ruimte tusschen hem en de copula opvullen. Links en rechts vergroeit de copulasteel in caudale richting met de hypobranchialia I (zie fig. 17) en vormt op deze wijze het ventraal, driehoekig plaatje, waarvan de basis ten slotte even ver reikt als de grens tusschen de copula en het hypobranchiale II. Het kan niet als een integreerend deel der copula beschouwd worden, zooals wij bij de litteratuur-bespreking nader uiteen zullen zetten. Bij de meeste larven van *Molge vulgaris* behoudt de copulasteel gedurende het geheele larve-leven den overal even smallen staafvorm. Bij enkele verbreedt het uiteinde zich echter eenigszins driehoekig tot een pars triangularis (fig. 16, 17), die soms in twee korte, caudale hoorntjes uitloopt. Bij *Molge cristata* schijnt deze ver-



breeding regel te zijn en de staafvorm uitzondering; slechts bij één larve was de copulasteel toegespitst. Dat ook dit verband houdt met de bij deze *Molge* zooveel zwaardere spieren, welke aan den copulasteel aangrijpen, spreekt vanzelf.

Zooals boven gezegd werd, begint bij een larve van 14 mM. een afsnoering tusschen het hypobranchiale I en de copula zichtbaar te worden. Deze wordt hoe langer hoe duidelijker en zet zich van den caudalen rand ventro-dorsaal voort, zoodat de dorsale voorzijde het langst met de copula verbonden blijft. Terzelfder tijd begint de resorptie van het kraakbeen aan de ventrale zijde in den hoek der hypobranchialia. Bij larven van 16 mM. is reeds een opening aanwezig: de copulasteel is nu alleen nog door een dun kraakbeenbruggetje met de hypobranchialia I verbonden, terwijl deze zelf nog slechts even kraakbeenig samenhangen met de copula. Een enkele maal heb ik gevonden, dat de copulasteel bij een zeer jonge larve — 11,5 mM. — door twee bandjes verbonden was met de hypobranchialia I, zoodat we met eenzelfde toestand te doen hebben als later. Van resorptie kan hier natuurlijk nog geen sprake zijn, zoodat dus de vergroeiing van den copulasteel met de copula hier achterwege is gebleven.

Zijn ook de hypobranchialia I volkomen afgesplitst (fig. 16), dan is het hoogtepunt van de ontwikkeling van het hyobranchiaalskelet bereikt. Dit ondergaat nu geen verandering meer, totdat de uitwendige kieuwen beginnen te verdwijnen en de metamorfose een aanvang neemt. Het eerst blijkt deze uit de verandering, die dan in het kraakbeen der ceratobranchialia optreedt. Dat vóór dien tijd aan metamorfose nog niet gedacht kan worden, bewijst de larve van 16 mM., bij welke de hypobranchialia I reeds bijna afgesnoerd waren, hoewel de phalanges in de achterpooten nog niet gescheiden zijn.

Door hun vooruitloopen in kraakbeenige differentiatie, door de innige vergroeiing met de copula bij de jongste stadiën, zoodat zelfs op doorsneden de grens ternauwernood zichtbaar is en door hun late afsnoering toonen de hypobranchialia I, dat zij de voornaamste zijn in het hyobranchiaalskelet. Het geheele leven door zijn ook zij de sterkst ontwikkelde. Bij *Molge cristata* zijn in latere stadiën de ceratobranchialia IV, zoo al niet breeder en dikker, dan toch even zwaar gebouwd als de ceratobranchialia I. De hypobranchialia II zijn voor de verbinding van de ceratobranchialia met de copula,

vóór de metamorphose, van geringe beteekenis, zooals blijkt uit het late overgaan in kraakbeen en uit de geringe ontwikkeling. De hypobranchialia III en IV komen niet meer tot ontwikkeling. Bij geen enkele larve der beide soorten heb ik ook maar een spoor ervan gevonden. Het ceratohyale eindigt bij beide in een dorsalen, langen, bijna de oorkapsel bereikenden uitlooper en een ventralen, korten, welke voor de aanhechting van spieren dienen. Lateraal is dit aldus verbreedde gedeelte, waar het drukt tegen het palatoquadratum, voorzien van een ondiepe, ovale holte. De caudale rand is door de aanwezigheid der twee uitloopers boogvormig.

*Siredon*. Kwam het verschil tusschen het hyobranchiaalskelet van *Molge vulgaris* en *crinata* enkel neer op een krachtiger bouw der deelen, vooral van die, welke dienen moeten voor de aanhechting der spieren, ditzelfde ziet men bij *Siredon*. Bij de jongste larve — 9 mM. — is het hyobranchiaalskelet reeds een volkomen kraakbeenig geheel; toch is hier en daar de toekomstige grens al te onderscheiden door een verandering, die plaats greep in de cellen. Langen tijd blijft de segmentatie niet uit. Bij een larve van 10 mM. zijn alle deelen van elkaar gescheiden door cellen, die haar kraakbeenkarakter zoo goed als verloren hebben. Een uitzondering hierop maken weer de hypobranchialia I en II. Bij een larve van 16 mM. beginnen de op de grens gelegen cellen een verandering te toonen, die echter, wat de hypobranchialia II betreft, eerst volkomen wordt bij de larve van 50 mM., terwijl die van 32 mM. op de grens een lichter gekleurde verbinding laat zien. Deze is zonder twijfel kraakbeen. Het hypobranchiale I is nog met de copula verbonden, doch slechts op dezelfde wijze als bij *Molge vulgaris* van 16 mM. Het perichondrium is reeds even ver tusschen beide ingedrongen als de scheiding (fig. 18). Ook ventraal schijnt in het driehoekig plaatje van den copulasteel een opening aanwezig te zijn: wegens de dikte der copula en der spieren — hier niet verwijderd — is dit zelfs van de ventrale zijde niet met de gewenschte duidelijkheid waar te nemen. Hoewel ik derhalve bij gebrek aan materiaal de totale afsnoering van het hypobranchiale I niet kan aantoonen, behoeven we hieraan toch, de overigens volkomen overeenstemming met *Molge* in aanmerking genomen, niet te twijfelen. Waar de ontwikkeling tot hiertoe gelijk was, mogen we met recht veronderstellen, dat er ook in het vervolg geen afwijking zijn zal. Links en rechts is aan het proximaal gedeelte van de copula een kleine

indeuking aanwezig, waarin het hypohyale juist past. Verder bevindt zich tusschen de copula en het hypohyale het bij *Molge* vermelde kraakbeenplaatje. Behalve bij de jongste stadiën, is het uiteinde van den copulasteel overal verbreed, eerst slechts weinig, later in nog grootere mate dan bij *Molge cristata*.

Een eigenaardigheid bij *Siredon*, waarop reeds met een enkel woord gewezen werd, is de aanwezigheid van een scheiding tusschen de commissurae terminales (fig. 18). Of dit later bij alle larven het geval is, zullen andere onderzoekingen te beslissen hebben. Bij een larve van 10 mM. hangen de ceratobranchialia distaal homocontinueel samen, bij andere kan ik het niet voldoende waarnemen.

Dat in het afgebeelde hyobranchiaalskelet van de larve van 50 mM. de eerste der kieuwvenen, welke anders onder de commissurae doorloopen, kraakbeenig omsloten is, moet ongetwijfeld als een afwijking beschouwd worden.

Necturus. Van het hyobranchiaalskelet van een der jongste larven, die ik heb kunnen onderzoeken nl. een van 20 mM., geeft fig. 20 een voorstelling: alle stukken hangen kraakbeenig samen. In dit stadium treffen we dus denzelfden toestand aan als bij een overeenkomstige *Molge*. Op de grenzen tusschen de hypo- en ceratohyalia, alsmede tusschen de hypo- en ceratobranchialia I is het kraakbeen lichter gekleurd, hetgeen op de toekomstige scheiding wijst. Ook aan de verandering der cellen tusschen de hypohyalia en de copula, thans nog duidelijk homocontinueel, kan reeds waargenomen worden, dat er weldra splitsing zal optreden, zooals dit ook reeds het geval is met de hypobranchialia I ten opzichte van de copula, die eenigszins toegespitst uitloopt; de samenhang ermede lijkt niet zoo innig, als wij dit bij *Molge* gezien hebben. De ceratobranchialia II en III zijn eveneens homocontinueel met elkaar en met de ceratobranchialia I verbonden; het ceratobranchiale II zet zich mediaal voort in een kraakbeenspangetje, nu reeds vóór de afsnoering door zijn ligging duidelijk aantoonend, dat het een rudimentair hypobranchiale II is. De copulasteel, die nog slechts kraakbeenig is aan het uiteinde, hangt door niet-kraakbeenig weefsel samen met de ventrale zijde van de hypobranchialia I. De commissurae terminales zijn nog niet kraakbeenig en worden dit ook eerst betrekkelijk laat. Bij een larve van 25 mM. (fig. 21), verkeeren ze nog steeds in denzelfden toestand; toch is nu aan den vorm der cellen te zien, dat de hyaline tusschenstof

weldra zal verschijnen. De verdere ontwikkeling bestaat in het doorvoeren der segmentatie, die bij de larve van 25 mM. voltooid is en in het volkomen kraakbeenig worden van den copulasteel (fig. 21). Uit een vergelijking van de figuren 20 en 21 zien we tevens, dat de richting der spangen meer tot de sagittale genaderd is, hierin wederom overeenstemmend met *Molge*. Ook de copula strekt zich even ver naar voren uit als de hypohyalia; tegenover de grens tusschen de hypo- en ceratohyalia verbreedt zij zich een weinig en, terwijl het voorste gedeelte eenigszins naar beneden helt, wordt zij van dit punt af horizontaal. De dikte der hypobranchialia belet ons waar te nemen, of de copulasteel kraakbeenig met hen verbonden is; doorsneden laten echter geen twijfel omtrent het tegendeel bestaan. Over de ligging ten opzichte van de spieren en de beteekenis hiervan zullen we later spreken.

#### Gedurende en na de metamorfose.

*Molge*. Wanneer de lengte der uitwendige kieuwen begint te verminderen, treden er in het midden van de ceratobranchialia II en III veranderingen op, die aanstonds te herkennen zijn als degeneratie van het kraakbeen. De intercellulaire stof verdwijnt en slechts hier en daar ziet men nog bij het voortgaan der degeneratie meer of minder blauw gekleurde cellen. Dit proces zet zich van het midden naar beide zijden voort, doch bereikt de uiteinden niet gelijktijdig, zoodat de commissurae terminales haar kraakbeenig karakter eerder verliezen dan de kopjes. Ondertusschen is ook het ceratobranchiale IV in het midden aangetast en het ceratobranchiale I caudaal, lateraal en mediaal. Het toekomstig cornu branchiale I wordt er op deze wijze als het ware uitgesneden. Met Gaupp (1904, bl. 945) onderscheiden we aan het gemetamorphoseerde hyobranchiaalskelet:

- a) het corpus = de vroegere copula;
- b) het cornu hyale = het veranderde ceratohyale;
- c) het cornu branchiale I, beantwoordend aan het hypo- en ceratobranchiale I en
- d) het cornu branchiale II, in de plaats tredend van het hypobranchiale II.

De ceratobranchialia II, III en IV verdwijnen volkomen, zijn echter nog lang als niet-kraakbeenige spangen zichtbaar, bv. bij larven, welker kieuwen reeds grootendeels verdwenen zijn.

De lengte van het ceratohyale blijft onveranderd, doch het caudale gedeelte wordt tot een ronde spang vervormd, terwijl het proximale afgeplat wordt. Het eerst ziet men de verandering optreden aan den ventralen uitlooper en dan verder naar voren over een smal strookje langs den lateralen rand. Het ceratobranchiale I wordt tegelijkertijd korter en dunner; na afloop van de resorptie zijn het ceratohyale en het ceratobranchiale I caudaal volkomen aan elkaar gelijk. Iets later dan in de ceratobranchialia begint de kraakbeenreductie in den copulasteel. Het bruggetje, dat hem verbond met de hypobranchialia I, gaat het eerst te gronde, de laatste rest bestaat nog als het hyobranchiaalskelet reeds in den gemetamorphoseerden vorm aanwezig is. Noch bij *Molge vulgaris*, noch bij *Molge cristata* blijft er volgens mijn waarnemingen iets van over in den volwassen toestand. De copula ondergaat, nadat reeds vóór het begin der metamorfose de hypobranchialia I afgesnoerd zijn, slechts geringe veranderingen: van voren wordt zij slanker en ronder; ventraal eindigt ze in een knobbel, waaraan zich de cornua branchialia I als met een gewrichtskom aansluiten; boven loopt ze uit in een dunne spang, aan weerszijden recht afgesneden, bestemd voor de verbinding met de cornua branchialia II. Het caudale gedeelte van deze laatste behoudt zijn vroegere ligging; het mediale gedeelte van het kopje van het ceratobranchiale I, waartegen het ook reeds steunde vóór de metamorfose, past zich nog meer aan voor dezen steun, zooals bij een vergelijking van fig. 16 met fig. 19 duidelijk in het oog springt. Bij *Molge cristata* is er in den volwassen toestand een formeele uitwas of zijtak gevormd, waarmede het cornu branchiale II vergroeit. De plaats dezer versmelting is echter nog herkenbaar. Bij *Molge vulgaris* blijft een duidelijke scheiding bestaan. Wanneer van de hypohyalia weinig of niets meer over is, ontstaan links en rechts van de copula, dorsaal van de reeds plat wordende ceratohyalia, twee zelfstandige kraakbeenkernen. Deze groeien uit tot twee bijna vertikaal staande stangetjes, waarvan de bovengedeelten iets lateraalwaarts omgebogen zijn terwijl ze zich beneden in twee takken splitsen: een ventralen en een horizontalen. Reeds vóór dat het kraakbeen zich heeft voortgezet tot aan den tweesprong, zijn deze over de copula heen verbonden, doch niet door kraakbeen. De ventrale tak eindigt ter zijde van de copula. Zeer spoedig, nog vóór dat de kieuwen volkomen verdwenen zijn, is de beugel door het mediaalwaarts voortschrijden der kraakbeenvorming een uit rolronde

spangen bestaand geheel geworden (fig. 19). Daarmede is de metamorphose voltooid. Om nu tot den eindtoestand van het volwassen dier te geraken, is alleen nog het grooter worden der verschillende deelen en de verbeening noodig. Het eerste schijnt hoofdzakelijk in het midden plaats te vinden. Ik kan althans nergens aan de uiteinden vorming van nieuw kraakbeen waarnemen, behalve bij de cornua hyalia. Kort na de metamorphose reiken deze tot aan de voorpunt van het corpus, terwijl dit vroeger na het verdwijnen der hypohyalia niet het geval was en de kraakbeenbeugel zoowel ten opzichte van de cornua als van het corpus steeds denzelfden stand behoudt.

Bij volwassen dieren reiken de cornua hyalia tot voorbij de toegespitste corpuspunt, bij *Molge cristata* echter verder dan bij *Molge vulgaris*.

Dat de copula tijdens de metamorphose grooter wordt, niet door appositie van kraakbeen aan de voorpunt, doch door intercalairen groei, blijkt hieruit, dat zij de hypohyalia rostraalwaarts meeneemt, waardoor de afstand tusschen den caudalen rand van deze en den voorrand der ceratohyalia sterk toeneemt. De verbeening begint in elk der deelen in het midden en is zeer laat afgelopen: bij eenjarige dieren is zij, zooals fig. 19 doet zien, nog niet voltooid. Het corpus verbeent van af het punt, waar de beugel er over heen loopt, tot even vóór den ventralen knobbel. Behalve het begin en einde wordt zoowel het eerste als het tweede stuk van het cornu branchiale I in been veranderd. Het cornu branchiale II blijft over zijn geheele lengte kraakbeenig, eveneens het voorste platte stuk van het cornu hyale en de epiphyse van het rolronde gedeelte. Bij de onderzochte eenjarige dieren van *Molge vulgaris* was in het caudale stuk van het cornu branchiale I van beenvorming nog zoo goed als niets te zien. In de overige verbeene deelen zijn nog overal blauw gekleurde balkjes aanwezig, bestaande uit de overblijfselen van de intercellulaire stof. Bij het cornu hyale is dit het geval in het stuk, dat in de figuur gestippeld is; iets verder naar voren vinden we een lichtere streep, aan weerszijden door een donker gekleurd strookje begrensd. Tot hier strekt zich de verbeening uit en het geheel maakt den indruk, alsof op dit punt beweging mogelijk is. Ook bij volwassen dieren komen hier en daar in het been nog blauwe balkjes van intercellulaire stof voor, vooral in de nabijheid der grenzen van been en kraakbeen.

## LITTERATUUR-OVERZICHT.

Ook de beschrijving en litteratuur-bespreking van het hyobranchiaalskelet der Urodela was gereed, toen in den zomer van 1909 het onderzoek van Helena Tarapani verscheen. Wijn mijn bevindingen echter in verschillende punten van de hare afwijken, heb ik het litteratuur-overzicht niet onveranderd gelaten, zooals bij de columella auris, doch opnieuw bewerkt.

Tegelijk met de ontwikkeling van het neurocranium is ook die van het hyobranchiaalskelet bij *Molge cristata* en *Siredon* door Stöhr onderzocht. Wegens de snelheid der kraakbeenige differentiatie heeft hij enkel kunnen vaststellen, dat deze van weerszijde in de laterale deelen begint en het kraakbeenig hyobranchiaalskelet derhalve paarig aangelegd wordt. Van zijn jongst kraakbeenig stadium — larve van 10 mM. — geeft hij een afbeelding, waarin alle deelen met elkaar en met de copula — het hyale uitgezonderd — samenhangen. „Sämtliche Kiemenbogen sind nun in einem Zustand, welcher von nun an — Segmentirung abgerechnet — mit nur geringen Abänderungen durch das ganze Larvenleben persistirt” (1879, bl. 9). Wijn na hem over de jonge stadiën van *Molge* geen onderzoekingen meer gedaan zijn, heeft men zich met deze schematische figuren tot nu toe tevreden gesteld. Toch stemmen zij niet geheel met de werkelijkheid overeen, zooals een vergelijking met fig. 1 en boven gegeven beschrijving leeren. Wanneer de bogen dorsaal kraakbeenig vereenigd en de hyalia afgesnoerd zijn, zooals in fig. 3 van Stöhr, zijn ook de branchialia gesegmenteerd. Om dezelfde reden wordt zijn afbeelding ook door Tarapani afgekeurd, met wier waarnemingen omtrent de segmentatie ik het eens ben. Waar echter de „Angabe Stöhr's, dass sich die ventralen Enden der Hypobranchialia I in einer frühen Periode von der Copula vorübergehend abgliedern sollen” (Tarapani, bl. 86) te vinden is, heb ik nergens kunnen achterhalen. Ik kan toch niet veronderstellen, dat bedoeld zouden zijn deze woorden: „Die ventralen Enden des Zungenbeinbogens haben sich abgegliedert vom 1 Basibranchiale (= copula), das noch ungegliedert mit den ventralen Enden des ersten Kiemenbogens zusammenhängt” (1879, bl. 9), te meer wijn de vroege afsnoering van het hyale op de vorige bladzijde reeds door haar in twijfel is getrokken. Haar twijfel, uitgesproken over de bevinding van Stöhr, dat bij een *Molge cristata*-larve van 10 mM.

het hyobranchiaalskelet reeds kraakbeenig zou zijn (bl. 85), deel ik natuurlijk niet, wijl ik het zelf voor een groot gedeelte reeds in dien toestand vind bij een larve van 8,5 mM. Volgens haar is bij een *Molge alpestris*-larve van 10 mM. alles nog „Vorknorpel”. Maar zonder aarzeling durf ik beweren, dat wij ook daar wel degelijk te doen hebben met echt kraakbeen. Bij *Molge vulgaris* is het kieuwskelet al kraakbeenig bij een larve van 6 mM. en wijl de volwassen dieren zoo uiterst weinig in grootte verschillen, zullen ook de larven wel niet veel van elkaar afwijken. Tijdens de metamorfose zijn ze in een overeenkomstig stadium ongeveer even groot; maar toch de mogelijkheid bestaat. Het onderscheid tusschen „Vorknorpel” en „Knorpel” baseert Tarapani op het onderzoek van Studnička (1903). Na beschreven te hebben, dat de celwanden dikker en breeder geworden zijn, „so dass sie stellenweise schon in Grundsubstanz übergehen, die sich derjenigen des künftigen Knorpels nähert” (bl. 82) en ook reeds „der schon früher angeführte hyaline Saum eine grössere Ausdehnung erlangt hat”, voegt zij er bij: „Nach Studnička hat eine solche Grundsubstanz noch nicht die Bedeutung einer Knorpelgrundsubstanz, und das Gewebe, das wir da vor uns haben, ist noch kein wirklicher Knorpel.” Ik heb geen tijd en eerlijk gezegd, geen lust, om het onderzoek van Studnička nog aan een bespreking te onderwerpen, hetgeen voor ons doel ook niet noodzakelijk is. Want wanneer jonge en oude cellen zich ten opzichte van het methyleenblauw volkomen op dezelfde karakteristieke wijze gedragen, terwijl die van andere weefsels als chorda, bindweefsel, zenuwen, enz. zulk een eigenschap missen, dan heb ik, wat ook Studnička zeggen moge, het recht die jonge cellen voor echte kraakbeencellen te houden, even goed als de oude. Voor mij bestaat er niet de minste twijfel, dat de larven van 10 mM. zoowel van *Molge alpestris* van Tarapani als van *Molge cristata* van Stöhr een kraakbeenig hyobranchiaalskelet bezitten. Met methyleenblauw zou de „hyaline Saum” zich vermoedelijk wel blauw kleuren.

In het bijzonder wat de copula betreft, wijken mijn waarnemingen en opvattingen af van die van Stöhr, zoodat ik ook hier met een kleine verandering herhalen kan, wat hij van zijn voorgangers zeide, nl. gekomen te zijn tot „ein Resultat, das von den (von Stöhr) beschriebenen und abgebildeten Visceral- (= Hyobranchial-) skelete wesentlich verschieden ist” (1879, bl. 10). Steunend op vier



achter elkaar volgende doorsneden, komt hij tot het besluit: „Das erste Basibranchiale (d. i. het voorste gedeelte der tegenwoordige copula) zerfällt in zwei übereinander gelegene Stücke. Das obere ist das zweite Basibranchiale, das anfangs sehr kurz ist und alsbald in den rechten und linken zweiten Kiemenbogen sich spaltet. Das untere, für welches ich den Namen 1stes Basibranchiale beibehalte, teilt sich in drei Teile, in den rechten und linken ersten Kiemenbogen und in ein median gelegenes unpaars Stück, welches die directe Fortsetzung des ersten Basibranchiale darstellt” (1879, bl. 10). Hieruit blijkt duidelijk, dat hij het ontstaan van den copulasteel, door hem Urobranchiale genoemd, niet heeft waargenomen en het proximale plaatje ervan beschouwt als te behooren bij de copula. Had hij zijn doorsneden van  $\frac{1}{20}$  mM. minder dik genomen, dan had hij deze conclusie vermoedelijk niet getrokken. Maakt men bij een *Molge vulgaris* — larve van 12 mM. — doorsneden van 15  $\mu$ , dan liggen tusschen de eerste en tweede van Stöhr nog vier andere: uit deze kan men veilig besluiten, dat er van een splitsing der copula in een onder- en bovengedeelte geen sprake is. Ook zonder dat laat de boven beschreven ontwikkeling omtrent dit punt geen twijfel over. De hypobranchialia I ontstaan niet uit het ventrale gedeelte, het plaatje, maar deze zijn reeds lang kraakbeenig en met de copula verbonden, voordat er van een plaatje sprake is. Dit vormt zich eerst, wanneer de copulasteel kraakbeenig is. Ook het feit, dat de hypobranchialia I zich afsnoeren en dat deze dan na het ontstaan van de opening vooraan in het plaatje, enkel nog door een bruggetje met elkaar verbonden zijn, weerspreekt de opvatting van Stöhr. Dit bruggetje, waaraan de copulasteel vastzit, kan toch moeilijk als een deel der copula beschouwd worden. Ook Gaupp neemt aan, dat de copula in twee deelen uiteenvalt, weigert echter met Stöhr hierin een basibranchiale I en II te zien, wijl het ventrale deel na de metamorfose verdwijnt, terwijl een splitsing in twee deelen niet bij alle Salamandriden voorkomt, o. a. niet bij *Spelerpes rubra*. Bij deze gaat de copulasteel — altijd volgens de niet te vertrouwen methode van Parker (1879, pl. 19, fig. 9), — rechtstreeks over in de copula tusschen de hypobranchialia II, hoewel naar de figuur te oordeelen, iets meer ventraal. De oorzaak van het verschil tusschen de copula van *Molge* en de andere Salamandriden zoekt Gaupp in den musculus abdomino-hyoideus, die bij *Molge* reeds sterk ontwikkeld is, voordat de copulasteel kraakbeenig wordt.

Tarapani spreekt haar meening niet uit over deze of gene opvatting; haar beschrijving luidt echter volkomen als die van Stöhr. Evenals hij, laat ook zij een ventraal gedeelte der copula overgaan in de hypobranchialia I. „Die Copula besteht... aus dem dorsalen stäbchenförmigen und dem ventralen rundlichen, gewölbten Abschnitt... Der ventrale Abschnitt geht am dorso-lateralen Umfang homokontinuierlich knorpelig in die beiden Hypobranchialia I über; sein kaudaler Rand setzt sich nach hinten in den Copulastiel fort” (bl. 71). Zeker ben ik er niet van, maar al hetgeen zij over den copulasteel en dezen „ventralen Abschnitt” zegt, saamgenomen, meen ik te moeten besluiten, dat zij den laatste doet eindigen aan den voorrand der opening, welke bij *Salamandra atra* vóór de metamorphose gevonden werd, waar tevens de hypobranchialia I gedeeltelijk afgesnoerd waren (bl. 73 en 92). De onjuistheid hiervan is duidelijk. Bij *Molge* vindt zij tusschen den „ventralen Abschnitt” en den copulasteel een niet-kraakbeenige plek. Dit verschijnsel vat zij op, alsof de copulasteel „im Begriffe ist sich von der Copula abzugliedern, was jedoch nicht zustande kommt... Dieser Vorgang könnte auch anders gedeutet werden, und zwar so, dass der Copulastiel unabhängig von der Copula selbständig verknorpelt und dass der Prozess der Verknorpelung diese Stelle zuletzt angreift” (bl. 83). Ofschoon zij zelve meer geneigd is tot aanneming van het eerste (bl. 86), dunkt mij toch, dat wij met het tweede dichter bij de waarheid komen. Ik geloof, dat deze waarneming van Tarapani zeer wel overeenstemt met de mijne, gedaan bij een larve van *Molge vulgaris* van 11.5 mM. (zie bl. 91).

De moeilijkheid tegen de homologie tusschen den copulasteel en het zoogenaamde basibranchiale II van sommige Urodela, bv. *Necturus*, is thans uit den weg geruimd. Deze bestaat hierin, dat dit basibranchiale onafhankelijk van de copula en de hypobranchialia I kraakbeenig wordt en zich in den hoek tusschen deze inschuift. De copulasteel bij de larven van *Molge* daarentegen werd gevormd, zooals men meende, uit het ventrale gedeelte der copula en stond in geen betrekking tot dien hoek. Gaupp, die de homologie verdedigt, maakt deze twee zelfde moeilijkheden, verwisselt echter de hypobranchialia II met de hypobranchialia I (1904, bl. 964), zoodat de weerlegging niet volkomen steekhoudend is. Nu we echter bewezen hebben, dat de copulasteel, evenals bij *Necturus* ook bij *Molge* ont-

staat in den hoek tusschen de hypobranchialia I, is het eenige verschil, dat het zelfstandig optreden ervan bij *Molge* en *Siredon* niet met zekerheid waargenomen is. Deze onzekerheid wordt echter door de boven besproken waarneming van Tarapani tot een minimum teruggebracht. Maar ook al zou hij bij *Molge* werkelijk kraakbeenig worden in aansluiting aan de copula en niet het eerst in het caudaal gedeelte, morphologisch werpt dit weinig gewicht in de schaal; immers ook de hypohyalia ontstaan bij *Necturus* volgens Miss Platt zelfstandig, hetgeen bij *Molge* en *Siredon* zeer zeker niet het geval is; toch zal wel niemand de homologie van deze ontkennen. Aan het positieve bewijs van Gaupp, nl. de gelijke ligging ten opzichte van de spieren, valt niet te twifelen. Deze is, zooals het door hem aan doorsneden is waargenomen, volgens mijn praeparaten zoo volkomen gelijk bij beide, dat men ook zonder verdere bewijzen wel aanstonds tot de homologie kan besluiten. Mede aan deze ligging ten opzichte van de spieren, ontleen ik het recht den naam: basibranchiale II bij *Necturus* te veranderen in copulasteel. Beide toch, copulasteel der Salamandriden en basibranchiale II van *Necturus* zijn, zooals we bewezen hebben, homolog; beide eischen dus dezelfde benaming.

Gaupp stelt de vraag: „Gehört er (der Copulastiel, resp. das Basibranchiale II der Perennibranchiaten) . . . zum Copularsystem oder stellt er eine neu erworbene Fortsatzbildung dar?“ en beantwoordt die aldus: „Wenn auch die letztere Alternative noch nicht mit Sicherheit abgelehnt werden kann, so ist die erstere doch wahrscheinlicher: auch der Copulastiel gehört wohl in das System der Copulabildungen, ist wohl auch als ein ungegliederter Abschnitt desselben oder als eine Copula communis aufzufassen“ (1904, bl. 968). Door mij wordt de „erstere Alternative abgelehnt“. Dat de copulasteel ontstaat in nauwe aansluiting aan de hypobranchialia I zal uit het bovenstaande wel duidelijk zijn. De onderstelling, dat er bij *Spelerpes* nog een ruimte aanwezig is tusschen de copula en den copulasteel en dat de laatste derhalve doorloopt tot aan de hypobranchialia I, is alleszins gewettigd. Als copula communis kan hij enkel behooren bij de branchialia, welke op de tweede volgen en zou hij dus zijn aanhechtingspunt moeten vinden tusschen de hypobranchialia II en niet tusschen de hypobranchialia I. Een verschuiving naar de plaats, waar hij zich thans bevindt, is mijns inziens zeer onwaarschijnlijk. De meening van Gaupp, dat de muscoli abdo-

mino-hyoidei deze ventrale verdringing zouden bewerkt hebben, blijkt niet houdbaar, als men bedenkt, dat de hypobranchialia II boven deze spieren gelegen zijn. Als copula van de volgende branchialia zou dus de steel er oorspronkelijk even goed boven gelegen hebben, zoodat een ventraal verdringen door de spieren niet zeer begrijpelijk wordt. Voor mij is hij niets anders dan een nieuw-vorming, welke evenals het ventrale copulasteeltje bij *Rana* voor de aanhechting der musculi dient. Ook Miss Platt beschouwt den steel bij *Necturus* als niet behoorend bij de copula: „I am inclined to doubt the serial homology implied in its name „second basibranchial” and to regard the bar as a foreign element associated secondarily with the branchial arches” (1897, bl. 57). Zou Gaupp bij het partij kiezen niet te zeer gesteund hebben op zijn verwisseling van de hypobranchialia II met de hypobranchialia I en op Parker's figuur van *Spelerpes*?

De vraag of de copula zonder copulasteel gelijkgesteld kan worden met de copula der visschen, die als één geheel aangelegd later in eenige stukken uiteenvalt, beantwoordt Gaupp (1904, bl. 968) met Gegenbaur (1898, bl. 441) bevestigend. Het bewijs, dat ook de copula bij *Molge* werkelijk uit meer dan een stuk opgebouwd wordt, levert de zelfstandige kraakbeenkern, welke bij de jongste larven gevonden werd.

Dat de ontwikkeling van het hyobranchiaalskelet van Siredon met dat van *Molge* volkomen overeenstemt, had Stöhr reeds aangetoond (1879, bl. 13). Na dien tijd is het nog eens onderzocht en nauwkeurig beschreven door Drüner (1904, bl. 573), althans wat den niet-kraakbeenigen toestand betreft. Zoodra het kraakbeen optreedt, worden zijn opgaven onduidelijk, zooals meestal ook bij Stöhr het geval is, wanneer er sprake is van „Vorknorpel” en „Knorpel” (zie bl. 20). Tengevolge hiervan is moeilijk te beslissen, of en waar Drüner den kraakbeenigen samenhang van de deelen onderling en de eerst daarna volgende segmentatie heeft gezien (zie bv. bl. 576). Ook Tarapani spreekt bij de beschrijving harer stadiën, ofschoon nog „vorknorpelig”, toch voortdurend van „Knorpel” en „Verknorpeln” (bl. 68, 82), hetgeen zeer licht tot misverstand aanleiding kan geven. De afgeloopen segmentatie bij *Molge* is door Gaupp beschreven (1905, bl. 706); die van het hypobranchiale I heeft hij echter niet waargenomen, wel de opening in het ventrale plaatje, verklaart die echter merkwaardiger

wijze als „eine zufällige Besonderheit des vorliegenden Objektes”. De afsnoering van deze hypobranchialia, reeds in den larvalen toestand, werd door Kallius en Drüner<sup>1)</sup> ook waargenomen bij *Salamandra maculosa*, hetgeen door Gaupp betwijfeld wordt, wijl hij zelf bij larven van 25—35 mM. homocontinuïteit gevonden heeft: „Die Angabe” (van Kallius en Drüner) „verlangt Nachprüfung” (1904, bl. 940). Tarapani vindt bij *Salamandra atra* in slechts twee gevallen een onvolledige afsnoering en durft daarom haar bevinding niet over alle uit te strekken: „Diese beiden, gegenüber der überwiegenden Mehrzahl vereinzelt dastehenden Fälle dürfen zwar nicht verallgemeinert werden, deuten aber jedenfalls daraufhin, dass die Abgliederung des Hypobranchiale I, die erst während der Metamorphose erfolgen soll, schon viel früher auftreten kann” (bl. 93). Wijl ik echter bij *Molge vulgaris* steeds de afsnoering vind en gedeeltelijk althans ook bij *Siredon*, mogen we met recht veronderstellen, dat juist deze de gewone toestand is van het hyobranchiaalskelet op het hoogtepunt zijner ontwikkeling. Er is dus geen reden meer om aan de juistheid van Kallius' en Drüner's bevinding te twijfelen. Behalve in dit opzicht stemt *Molge* nog overeen met *Salamandra* door de verbreding van het uiteinde van den copula-steel, welke door Tarapani ook bij *Molge alpestris* gevonden werd (bl. 90). Wijl „cartilago” eenigszins het denkbeeld geeft van zelfstandigheid, noem ik die verbreding liever: pars triangularis dan zooals Drüner: cartilago triangularis. Slechts bij uitzondering is haar vorm een „Gabelung”. Van het hyobranchiaalskelet eener larve van *Molge cristata*, vlak vóór het begin der metamorphose, bestaat geen andere afbeelding dan die, welke Parker geeft (1880<sup>b</sup>, pl. 40, fig. 5). De hypohyalia zijn niet afgesnoerd, de ceratobranchialia niet dorsaal verbonden: dat dit waarnemingsfouten zijn, zal wel niemand betwijfelen.

Ook omtrent de segmentatie bij *Siredon*, in het bijzonder wat de

---

1) In hoeverre Drüner's figuren van het hyobranchiaalskelet der Urodela afgebeeld in de verhandeling over de spieren (1903, bl. 563), aanspraak mogen maken op nauwkeurigheid, laat ik in het midden. In de figuren van *Amblystoma*, *Molge* (species?), *Salamandra*, is het uiteinde van den copula-steel verbreed en zijn de hypobranchialia I en II van de copula gescheiden, terwijl hij toch in 1904 uitdrukkelijk vermeldt, dat dit bij *Amblystoma* niet het geval is. Daar zij enkel dienen als hulpfiguren en het hyobranchiaalskelet zelf niet besproken wordt, zijn ze wellicht als schematische figuren bedoeld.

hypobranchialia I en II betreft, bestaat geen duidelijke voorstelling. Door vroegere onderzoekers — waaronder Parker en Wiedersheim — wordt zij beschreven en afgebeeld als van de copula afgesnoerd, terwijl dit door de latere — Gaupp en Drüner — ontkend wordt. Volgens Drüner zijn ze bij jonge dieren gescheiden en vergroeien er later mee, om dan bij de metamorfose weer afgesnoerd te worden. Hoewel dit met mijn boven gegeven beschrijving overeenkomt, blijkt toch duidelijk uit zijn woorden, dat de juiste loop van de segmentatie hem ontgaan is. Afgezien van de vroeger besproken eerste stadiën, werden verschillende larven, waarvan de jongste 20 mM. groot was, door hem onderzocht. Zijn bevindingen vat hij aldus samen: „Der Knorpel der Copula geht unmittelbar in den des Hypobranchiale I über, ohne dass immer eine Verwachsungslinie bei ältern Exemplaren aufzufinden wäre. Schon bei jungen, 3,6 cm langen Tieren ist die knorpelige Verwachsung eingetreten und eine Trennungslinie nur partiell nachweisbar” (1904, bl. 469). Wijl bij larven van 9 mM. alle deelen reeds kraakbeenig samenhangen, kan de „Trennungslinie” bij zijn larve van 3,6 cM. wel niets anders zijn dan het begin van de afsnoering. Hetzelfde geldt omtrent het hypobranchiale II: „Mit dem Hypobranchiale I und II bildet die Copula eine zusammenhängende Knorpelmasse (bl. 471)... Zwischen Copula und Hypobranchiale II unterbleibt bei *Siredon* die Abgliederung im Gegensatz zu *Salamandra* und *Triton* Zeit Lebens. Zwar lässt die bei grösseren Larven an dem Übergang beider in einander vorhandene Häufung und geringere Grösse der Knorpelzellen auch hier eine ziemlich scharfe Abgrenzung zu, Bindegewebe bildet sich aber an dieser Verbindung nicht” (1904, bl. 576).

Ik blijf er buiten, of de grens al dan niet uit bindweefsel bestaat; kraakbeenig verbonden zijn ze bij mijn oudere larve van 50 mM. in elk geval niet en een verschil in de scheiding bij *Siredon* en *Molge* kan ik niet merken. Om de bevindingen met elkaar in overeenstemming te brengen, veronderstelt Gaupp, dat er soort- of leeftijdsverschillen in het spel zijn en vindt het niet zeer waarschijnlijk, dat op éénzelfde punt meermalen wisseling van homo- en heterocontinuïteit zou voorkomen. Zijn eigen meening geeft hij dan aldus weer: „Ich meinerseits neige mehr zu der Auffassung, dass die Dingen ebenso liegen wie beim Hypobranchiale I von *Triton*, d. h. dass die Copula und die beiden Hypobranchialia schon von vornherein kontinuierlich einheitlich verknorpeln, und dass die Trennung nun

sehr lange, nämlich bis zum Beginn der Metamorphose verschoben wird. Bei einem *Siredon pisciformis* von 15 mm fand ich völlige Homokontinuität an den fraglichen Stellen" (1904, bl. 942). Dat er tusschen *Siredon* en *Molge* geen verschil bestaat, meen ik voldoende te hebben aangetoond. Kort saamgevat komt het hierop neer: het hypobranchiale I vormt reeds zeer vroeg een kraakbeenig geheel met de copula en maakt er zich zeer laat van los, maar toch nog vóór het begin der metamorphose. Het hypobranchiale II vergroeit eerst dan kraakbeenig met de copula, als deze en de ceratobranchialia reeds geruimen tijd kraakbeenig zijn, om zich kort daarna weer af te snoeren. Er komt dus wel degelijk een wisseling voor van homo- en heterocontinuiteit.

De eenige afwijking, die ik tusschen *Siredon* en *Molge* gevonden heb, bestaat in de grens tusschen de commissurae terminales. Deze schijnt bij *Siredon* nog niet waargenomen te zijn; bij *Salamandra maculosa* beeldt Drüner ze in fig. 1 af (1901) tusschen de linker ceratobranchialia I, II en III; tusschen III en IV is ze afwezig, evenals tusschen alle bogen rechts. Het is alleen in zooverre van belang, dat we hieruit met eenige waarschijnlijkheid kunnen opmaken, wat tot het eene, wat tot het andere ceratobranchiale behoort.

Evenmin als Drüner heb ik bij *Molge*, noch bij *Siredon*, een hypobranchiale III gevonden. Het is derhalve wel zeer merkwaardig, dat Tarapani bij *Molge alpestris* een rudimentair ceratobranchiale V vindt, hetgeen tot nu toe zelfs bij *Salamandra* niet was waargenomen, bij welke toch Kallius en Drüner reeds rudimentaire hypobranchialia III gevonden hadden.

Afgezien van het ontbreken der ceratobranchialia IV en de aanwezigheid van slechts rudimentaire hypobranchialia II, komt het verschil tusschen *Molge* en *Necturus* in hoofdzaak hierop neer, dat de hypobranchialia I elkaar in de middellijn ontmoeten en in hetzelfde niveau gelegen zijn als de copula. Dat deze verschillen in verband staan met het rudimentair blijven der hypobranchialia II, die het verdwijnen van het caudale gedeelte der copula tengevolge hebben gehad, behoeft geen betoog. Immers ditzelfde verschijnsel vinden we bij *Amphiuma*, waar ook alleen de hypobranchialia I voorkomen. Volgens Hay ontmoeten zij elkaar wel niet volkomen, maar toch bijna in de middellijn, terwijl er volgens het model van Kingsley op dit punt algeheele gelijkheid is met *Necturus*. Om de overeenstemming in de ontwikkeling met *Molge*

acht ik de opgave van Miss Platt, dat „each cartilaginous element of the arches arises as an independent area of chondrification, separated by procartilage from the neighbouring cartilaginous elements” (1897, bl. 56), niet boven twijfel verheven, te meer wijl zij uitdrukkelijk aangeeft, dat in een vroeg stadium de hypobranchialia I homocontinueel met de copula verbonden zijn en zij bij de andere onderdeelen een dergelijken samenhang niet schijnt te hebben waargenomen. In een jonger stadium — 19 mM. — is ook alles homocontinueel, doch de grenzen tusschen de verschillende delen zijn veel minder scherp; het hypohyale gaat geleidelijk over in het ceratohyale, het hypobranchiale I in het ceratobranchiale I. Ook de splitsing van het caudale gedeelte der copula in twee helften lijkt mij niet zeer betrouwbaar. Evenmin toch als andere onderzoekers heeft Miss Platt een uitsluitende kraakbeenkleuring aangewend; het behoeft ons dus niet te verwonderen, dat in deze jonge stadiën het verschil tusschen kraakbeenig en niet-kraakbeenig weefsel (cartilage and pro-cartilage) niet altijd even scherp uitkwam, zooals wel zeer duidelijk blijkt uit de figuur zelf van Miss Platt, waar het proximale gedeelte der copula caudaal van de hypohyalia eindigt en deze zelf vereenigd zijn door een weefsel, dat volgens de figuur geen kraakbeen, maar „pro-cartilage” lijkt. Een bolvormig, rudimentair hypobranchiale II heb ik in geen enkel mijner praeparaten kunnen vinden, steeds was het een klein spangetje. Buchs heeft reeds bij een larve van 16 mM. echt kraakbeen ontmoet (1901, bl. 586 en vlg.). Of zijn kleurmethode — boraxkarmijn, haemaluin, eosine — zeer geschikt is, om jeugdig kraakbeen van ander weefsel te onderscheiden, betwijfel ik. Volgens hem zijn bij een larve van 17 mM. de oorkapsel en de occipitaalbogen reeds kraakbeenig, de ceratobranchialia door kraakbeenige commissurae terminales verbonden. Mijn larve van 19 mM. heeft de commissurae terminales nog volstrekt niet, de oorkapsels slechts gedeeltelijk kraakbeenig (fig. 20). Als het kraakbeen bij de larve van Buchs zoo krachtig ontwikkeld is, waar zijn dan de rudimentaire hypobranchialia II? En waar — althans een aanduiding er van — de grenzen in de verschillende delen van het hyobranchiaalskelet? Waar de kraakbeenige punt der chorda? Een vergelijking van zijn fig. 10 met fig. 15 van Miss Platt of met mijn fig. 20 is voldoende om zich van het gezegde te overtuigen en aan dat schema van Buchs alle waarde eener juiste voorstelling te ontzeggen.



Geheel bezijden de waarheid is natuurlijk ook, hetgeen hij er uit afleidt: „Wie gesagt, bleibt beim *Necturus* auch im verknorpelten Zustand der zweite Kiemenbogen ein Spross des ersten; bei *Triton* und *Siredon* dagegen ist das nur im Embryonalzustand der Fall, indem später die zweiten Kiemenbogen sich von den ersten loslösen” (1902, bl. 589). Zooals mijn fig. 21 leert, zijn die twee kraakbeenige bogen bij *Necturus* even scherp gescheiden als bij de bovengenoemde Salamandriden, hetgeen hij overigens ook had kunnen zien in de figuren van Huxley (1874) en Wiedersheim (1877).

Volgens Miss Platt zijn de commissurae terminales bij een larve van 46 mM. kraakbeenig (1897, bl. 61). Bij het volwassen dier schijnen ze te ontbreken, althans noch Huxley, noch Wiedersheim, noch zelfs Wilder (1903, fig. 12) beelden ze af in hun figuren, maar ervan overtuigd ben ik niet.

De metamorfose bij *Molge* werd in de laatste jaren onderzocht door Kallius, Drüner, Gaupp en Tarapani, die in hoofdzaak tot eenzelfde resultaat zijn gekomen. Verschil van meening bestaat er echter nog omtrent het beginpunt der metamorfose, het ontstaan van den kraakbeenbeugel en het verdwijnen der hypohyalia.

Bij *Molge cristata*<sup>1)</sup> wordt volgens Kallius het middelstuk van den beugel zelfstandig kraakbeenig. „Ältere Larven zeigen nun..., dass die erwähnte dorsale Spange einen medianen unpaaren Knorpelkern enthält, der sich ursprünglich isoliert anlegt” (1901, bl. 570). Volgens Tarapani is dit eveneens het geval bij *Molge alpestris*: „Ihre medialen Wurzeln verschmelzen... dorsal mit der verbindenden Spange, die selbständig und erst sekundair verknorpelt” (bl. 100). Bij *Molge vulgaris* heb ik van een onafhankelijke kraakbeenkern niets kunnen vinden, hoewel ik juist met dit doel een vijftiental larven onderzocht heb; evenmin van een verder naar voren, dorsaal van de copula, gelegen kraakbeenstukje. Tot nu toe is dit laatste niet meer gevonden, noch door Gaupp en Drüner bij *Molge vulgaris*, noch door Drüner bij *Molge cristata*, noch door Tarapani bij *Molge alpestris*.

De beschrijving, door Gaupp over het ontstaan van den beugel gegeven (1904, bl. 944) is slechts in zooverre onjuist, dat de hypo-

---

1) Dat de beschrijving betrekking heeft op *Molge cristata*, blijkt uit tekstfiguur 13: ten onrechte wordt dus door Drüner en Gaupp het niet vermelden der species aan Kallius verweten.

hyalia in den regel reeds verdwenen zijn vóór het optreden der laterale staafjes. Volkomen valsch is de voorstelling van Drüner: „Bei *Triton taeniatus* bildet sich der Bügel durch Verschmelzung von Knorpelstückchen, die als Auswüchse der Copula entstehen” (1904, bl. 365). Het ontstaan der „ventralen Wurzeln” deelt Kallius niet mede; zeer juist geeft hij echter aan, dat bij de volwassen *Molge cristata* „die ventrale Wurzel bindegewebig mit der Copula verbunden ist” (1901, bl. 569, fig. 12). In dit opzicht schijnt *Molge alpestris* volkomen van de twee vorige soorten te verschillen. Immers volgens Tarapani treedt, zelfs als er „von den eigentlichen destruktiven und umbildenden Prozessen im Bereiche des ganzen Skelettes noch nichts zu bemerken ist” (bl. 97), als: „Vorläufer der Metamorphose die Anlage des Bügelknorpels” (bl. 100) op. De wijze echter, waarop deze „Anlage” ontstaat nl. als „Gewebsverdichtung”, die er uitziet „wie ein Büschel von Bindegewebsfasern mit dichten Kernen, welch letztere lateral an der Copula entspringen, dorsalwärts ziehen und hier den Knorpel als ein dichtes Fasernetz umschlieszen” (bl. 97), wekt in mij het vermoeden, dat hier voor „Anlage des Bügelknorpels” het eigenaardig kraakbeen tusschen de copula en de hypohyalia werd aangezien, dat zich juist in dezen tijd het krachtigst kleurt en over den top der copula heen beiderzijds door bindweefsel verbonden is. Dit vermoeden wordt nog versterkt door het volgende. Als de zijstaafjes, welke ligging dezelfde is als bij *Molge vulgaris*, reeds kraakbeenig zijn „stellt das Gewebe an der Verschmelzungsstelle die bekannte Modifikation des hyalinen Knorpels, den sog. „weicheren Knorpel” dar, der aus kleineren und dichter gestellten Knorpelzellen besteht” (bl. 98). De hypohyalia zijn thans nog aanwezig, hetgeen ook bij *Molge vulgaris* voorkomt; hun innige verbinding met de copula in fig. 19 (pl. 8) lijkt mij evenwel niet goed begrijpelijk. Is echter haar bevinding juist, zoodat „bei den untersuchten Exemplaren die genannten Teile einheitlig knorpelig verwachsen” zijn, „der Knorpel nur an der Verwachsungsstelle etwas modifiziert” (bl. 101), dan volgt hieruit nog niets tegen de waarneming van Kallius, daar Tarapani een dier onderzocht heeft, niet volwassen en niet van dezelfde soort. Voor de volwassen *Molge cristata* kan ik Kallius’ opgave volkomen bevestigen en ook bij *Molge vulgaris* komt geen kraakbeenige verbinding tot stand, noch tijdens de metamorphose, noch later.

Bij diezelfde *Molge cristata* vindt Kallius proximaal van de cornua hyalia twee kleine kraakbeenstukjes en houdt die voor overgebleven hypohyalia (1901, bl. 568). Drüner wil ze beschouwd zien als afgesnoerde stukjes van de cornua hyalia: „Unter etwa 10 untersuchten Exemplaren von *Triton taeniatus* fand ich zweimal diese Knorpelspitze von der breiten Platte abgeschnürt, einmal unvollständig, einmal vollständig. Kallius deutet sie als Hypohyalia. Mir erscheint diese Auffassung nicht ganz einwandfrei” (1904, bl. 363). En toch is de opvatting van Kallius de ware. Niet alleen komen deze stukjes voor bij de volwassen dieren van beide soorten, maar ik vind ze ook bij *Molge vulgaris* in de metamorfose, wanneer de beugel reeds klaar is. In dit geval hebben ze nog dezelfde ligging ten opzichte van het corpus en het cornu hyale als vroeger. Bij één larve is alleen het linker stukje onveranderd in vorm en dikte bewaard gebleven, terwijl de cornua hyalia zich aan beide zijden even ver naar voren strekken. Was dit stukje een afsnoering van het cornu hyale, dan was het rechter cornu vermoedelijk langer geweest dan het linker. Indien we nu in een dergelijk stadium, waarin het hyobranchiaalskelet reeds gemetamorphoseerd is, nog hypohyalia aantreffen, waarom kunnen deze dan ook niet blijven tot in den volwassen toestand? Wjl Drüner natuurlijk het afsnoeringsproces zelf niet gezien heeft, kan zijn meening, dat de twee losse stukjes afgesnoerd zouden zijn, vooreerst hierop steunen, dat de hypohyalia tijdens de metamorfose te gronde gaan — door het voorkomen van uitzonderingen vervalt echter deze steun en kunnen het dus hypohyalia geweest zijn; en ten tweede, op zijn bevinding, dat zij in een ander geval niet geheel vrij waren. Ook ik heb eenmaal een kleine insnijding aangetroffen, maar kan hierin toch geen aanduiding zien voor een toekomstig zelfstandig worden.

• De ceratohyalia verliezen allen samenhang zoowel met de copula als met de bogen. Wat de hypohyalia betreft: »Sie legen sich nach der Lösung vom Ceratohyale nach caudal um” (Drüner, 1904, bl. 364). Ik vind juist het tegenovergestelde: eenmaal losgeraakt, draaien zij om hun top als middelpunt zoo naar voren, dat zij loodrecht komen te staan op de copula, hetgeen overeenkomt met den stand der stukjes in tekstfiguur 11 van Kallius. Waar zij bij de volwassen dieren bewaard zijn, is hun stand gelijk aan dien van de radii anteriores (= de vroegere hypohyalia) bij *Amblystoma mavortium* (Drüner, 1904, tekstfig. A), maar ze

reiken niet tot aan het corpus. Bij één dier vind ik een klein stukje aan den top van het corpus en een aan den top van het cornu hyale: verbindt men deze twee met elkaar, dan heeft men denzelfden radius als bij *Amblystoma*. Uit dit alles trek ik het besluit, dat de stukjes werkelijk resten zijn der hypohyalia. Ik kan echter niet verklaren, hoe bij een bijna gemetamorphoseerde larve (Kallius, fig. 7, bl. 45) de hypohyalia achter den kraakbeenbeugel gelegen zijn.

De opmerking van Tarapani: „Auch ich habe auf keinem Stadium der Metamorphose ein Hypohyale gefunden, das von der Copula losgelöst, mit dem Ceratohyale noch eine Verbindung bewahrt hätte” (bl. 101), kunnen we als niet ter zake dienend buiten beschouwing laten: een verbinding al of niet met het ceratohyale, bewijst niets tegen de beteekenis der stukjes als hypohyalia.

Wanneer Drüner zegt: „Das Hypobranchiale 2 bleibt ein dünner Knorpelstab, der mit dem Köpfchen des Ceratobranchiale 1 und mit der Copula durch Bindegewebe verbunden ist” (1904, bl. 365), dan kan dit, zooals we zagen, alleen betrekking hebben op *Molge vulgaris*, daar het cornu branchiale II bij *Molge cristata* innig vergroeit met den zijtak van het caudale stuk van het cornu branchiale I; doch ook bij *Molge vulgaris* komt mediaal van het kopje een kleine uitwas voor, zoodat het cornu branchiale II niet, zooals in de figuur van Gaupp (1905, fig. 358) boven op, maar tegen het kopje steunt.

Volgens Drüner — en mijn bevindingen bevestigen het — treden bij *Molge vulgaris* de eerste resorptieverschijnselen op in de ceratobranchialia II en III. Bij *Molge alpestris* is dit volgens Tarapani niet zoo, want: „Aus den hier angestellten Untersuchungen ergibt sich jedoch, dass die Reduction mit dem III und IV Ceratobranchiale anfängt” (bl. 105). Of hiervoor echter een krachtig bewijs geleverd en in tegenstelling met vroeger (zie bl. 103) niet te zeer „verallgemeinert” wordt, is een andere vraag. Het bewijs is, dat: „bei einem \* *Triton* noch ein rudimentaires II Ceratobranchiale zu sehen war, während das III und IV schon vollends verschwunden waren, wogegen, wie wir früher sahen, in allen anderen Fällen alle drei gleichzeitig verschwinden” (bl. 103). Uit het feit, dat het langst een rest zichtbaar blijft van het ceratobranchiale II, volgt nog niet per se, dat hierin het eerst de verandering begonnen is en nog minder volgt dit uit het feit, dat ze alle drie tegelijk verdwenen zijn. Tarapani zegt wel, dat: „in allen anderen

Fällen, wie wir früher sahen, alle drei gleichzeitig verschwinden", maar het eenige geval, dat ik in de beschrijving vermeld vind, doet zich voor bij de larve van 27 mM., waar „die Ceratobranchialia II, III und IV spurlos verschwunden sind" (bl. 99). Een deugdelijk bewijs voor haar stelling zou zij geleverd hebben, als zij aantoonde, dat in de ceratobranchialia III en IV de reductie begonnen was, terwijl I en II nog onaangetast waren. Juist op deze wijze bevestigen mijn praeparaten Drüner's bevinding.

Van de reductie van den copulasteel kan ik mij uit de beschrijving van Tarapani geen duidelijke voorstelling vormen. „Die Copula bewährt am längsten ihre larvale Gestalt. Die Rückbildung ihres ventralen, gewölbten Abschnittes beginnt mit dessen kaudalem Teil\*, wodurch zunächst die, die beiden Abschnitte trennende Ausbuchtung verloren geht" (bl. 103). Deze „ventrale Abschnitt" zet zich voort in den copulasteel en men zou dus verwachten, dat deze terzelfder tijd vrij raakt; toch is dit niet zoo, want hij „bleibt zunächst mit dem Hypobranchiale I seitlich verschmolzen." Ofschoon wij dit laatste uitdrukkelijk alleen van *Salamandra atra* vernemen, zal het toch vermoedelijk ook wel gelden voor *Molge alpestris* — immers bij *Molge vulgaris* is zulks het geval — maar dan kan de „Rückbildung" niet beginnen „mit dem kaudalem Teil" van de copula. Neemt men echter aan, dat de „ventrale Abschnitt" reikt tot aan de opening in het plaatje, gelijk wij vroeger bespraken, dan zou men beide punten met elkaar in overeenstemming kunnen brengen. Doch volgens mijn praeparaten met een opening in het plaatje, is er dan aan de copula geen „ventrale, gewölbte Abschnitt" te vinden. Het laatste gedeelte van den steel verdwijnt niet spoedig; als de metamorfose — de verbeening buiten rekening gelaten — reeds afgelopen is, komt het nog herhaaldelijk voor. Volgens Tarapani is bij *Molge alpestris* „dieses Gebilde zwar seltener, aber auch zuweilen zu beobachten (bl. 103). . . Wo der Copulastiel bei *Triton* keine kaudale Verbreiterung trägt, unterbleibt auch die Verknöcherung". Een echt „gegabelt" uiteinde vind ik bij mijn oudste larve van *Molge cristata* — 45 mM. — en bij een larve van *Molge vulgaris* — 29 mM. Deze laatste vertoont eenzelfde beeld van den steel als de *Molge cristata*-larve van Parker. In de caudale helft hebben de cellen reeds het voorkomen, dat ze later verkrijgen, als de kraakbeendegeneratie in de kieuwbogen zelf begint, hetgeen hier nog niet het geval was. Het lijkt mij zeer waarschijnlijk, dat Parker

de verwordende cellen voor been heeft aangezien. Wijl ik zelf in geen enkel stadium iets van verbeening gevonden heb en ik ook bij geen der volwassen dieren, noch van *Molge vulgaris*, noch van *Molge cristata* een rest van den steel aantref, ben ik het — ondanks de bevinding van Tarapani — niet eens met Gaupp, als hij zegt: „Ohne weiteres als zuverlässig darf (von Parker) die Angabe hingenommen werden, dass der hintere Teil des Copulastieles verknöchert” (1904, bl. 940). Overigens is ook de verbeening volgens Tarapani alleen „am gegabelten Ende des Copulastieles vorhanden” (bl. 103) en niet over de geheele caudale helft, zooals Parker het afbeeldt.

Van de copula zelf — bij larven, welker hyobranchiaalskelet de metamorphose doorloopen heeft — zegt Tarapani: „Der Zungenbeinkörper bewahrt noch seine plumpe Gestalt und lässt von der Schlankheit dieses Skeletteiles im ausgebildeten Zustand nichts sehen” (bl. 99). Voor *Molge vulgaris* geldt dit beslist niet. Van plompheid is hier eigenlijk nooit sprake, doch zeker niet meer tijdens de metamorphose; dan toch is de copula reeds tamelijk toegenomen in lengte en even slank als later. Daar in de metamorphosestadiën de lengte der larven van *Molge alpestris* en *Molge vulgaris* niet noemenswaard verschilt, zou een dergelijke „plumpe Gestalt” bij *Molge alpestris* mij erg verwonderen. Ik meen dezen door Tarapani verkregen indruk te moeten toeschrijven aan de modellen. Een praeparaat, volgens de beschreven methode vervaardigd, zal — ik ben er zeker van — een hyobranchiaalskelet, hetzij voor, hetzij na de metamorphose, te aanschouwen geven, dat in sierlijkheid voor dat van *Molge vulgaris* niet onderdoet.

#### IV. CHONDROCRANIUM DER ANURA.

##### Neurocranium.

Gelijk we in de Inleiding reeds vermeldten, werd van *Rana fusca* een volledige reeks van op elkaar volgende stadiën onderzocht, zoodat de beschrijving dan ook steeds in de eerste plaats voor deze soort geldt.

Op de moeilijkheid, aan het onderzoek van jeugdige *Rana*-larven verbonden, hebben we reeds gewezen. Is de larve zoo ver ontwikkeld, dat de darm duidelijk den spiraalvorm toont, dan is het

onderzoek en de praeparatie niet lastiger dan bij *Molge*. Geen der jonge exemplaren vertoonde den zelfstandigen aanleg van het palatoquadratum. Zoowel door de commissura quadrato-cranialis anterior als door den processus ascendens was dit met de trabekels verbonden, terwijl ook de processus muscularis reeds ontwikkeld was. De trabekels zelf stonden echter noch door het planum internasale, noch door het ongepaarde planum trabeculare met elkaar in verbinding. Daar het Meckel's kraakbeen, de supra- en infra-rostralia reeds in hun geheel kraakbeenig zijn, kan ik over den al of niet zelfstandigen aanleg van elk dezer geen uitspraak doen. De infrarostralia zijn door een uiterst dun, pas gevormd laagje kraakbeen met elkaar vereenigd, terwijl tusschen de suprarostralia nog een breede ruimte open is. Aan de oorkapsel valt nog geen kraakbeenvorming waar te nemen. Een beeld van dezen toestand geeft fig. 4.

#### TRABECULAE.

Deze buigen bij het jongste stadium, dat onderzocht werd, rostraal van de commissura quadrato-cranialis anterior nog slechts weinig naar binnen. Een gevolg hiervan is, dat de fenestra basiscranialis anterior een meer rechthoekigen vorm bezit, zooals in den regel bij alle oudere larven het geval is (fig. 5). De toegespitste vorm in het afgebeelde dier is derhalve slechts een toevalligheid, welke nochtans bij andere eveneens voorkomt. Van de twee binnenwaarts gebogen krommingen der trabekels uit, vormt zich het planum internasale <sup>1)</sup>, meestal gelijktijdig met het tot stand komen van het ongepaarde planum trabeculare. Soms duurt het geruimen tijd, eer het voorste gedeelte der chorda verdrongen wordt. In scherpe tegenstelling hiermee staat *Rana esculenta*. Men vindt bijna geen stadium zoo klein, of de chordapunt is in kraakbeen veranderd en in haar voorste gedeelte dorsaal teruggeweken voor het zich ontwikkelend kraakbeen; zoo b.v. reeds bij larven van 7 mM.; nog niet

---

1) Misschien was het beter — ook omdat het verbindend kraakbeen zoo scherp onderscheiden is van dat der trabekels zelf — te spreken van planum *intertrabeculare*. Ik heb echter dezen reeds vroeger gebruikten term niet opnieuw willen invoeren, wijl ook Gaupp de uitdrukking: planum internasale heeft overgenomen.

bij larven van 6 en 6,5 mM. Behalve in de grootere stevigheid, het massale der verschillende deelen, zooals trabekels, infrarostralia enz., heeft men ook hierin een onderscheidingskenmerk tusschen de jonge larven van *Rana fusca* en *esculenta*. Dat deze verschillen toe te schrijven zijn aan de veel aanzienlijker grootte, welke de larven der laatste soort bereiken, is zonder meer duidelijk. De ontwikkeling van de larven der beide soorten is bijna volkomen aan elkaar gelijk, maar bij *Rana esculenta* spreekt alles duidelijker, de verhoudingen zijn scherper uitgedrukt, zoodat, wat bij *Rana fusca* soms niet dan met moeite te constateeren valt, hier onmiddellijk voor de hand ligt. Daartegenover staat echter bij de oudere larven de grootere moeilijkheid van het bleeken, wijl de  $K Mn O_4$ -oplossing, zooals we vroeger (bl. 3) opmerkten, niet voldoende door de zware spieren heendringt.

#### PLANUM BASALE.

Evenals bij *Molge* strekken zich de myotomen ook bij *Rana* langs de chorda tot de trabekelplaat uit. Twee zijn er zeer duidelijk waarneembaar; de caudale grens van het tweede valt samen met de caudale grens der oorkapsel. Ik vind deze myotomen zoowel bij een *Rana esculenta*-larve van 6 mM. — met uitwendige kieuwen — als bij een *Rana fusca*-larve van 8 mM. Zooals van zelf spreekt, verdwijnt eerst het voorste myotoom — larve 9,5 mM. — terwijl dan het tweede nog aanwezig is en zeer duidelijk; tegenover het myoseptum tusschen myotoom 2 en 3 ligt het ganglion nervi vagi. Maar ook dit tweede myotoom heeft slechts een kortstondig bestaan; bij een *Rana fusca*-larve van 11 mM. is het zoo goed als verdwenen. Heeft men deze myotomen eenmaal goed waargenomen, dan kost het weinig moeite de ontwikkeling van de basaalplaat te begrijpen. Zoodra het planum trabeculare voltooid en een ongeveer gelijkzijdige driehoek geworden is — ook al wordt de chordapunt laat verdrongen, dan heeft dit toch op de verdere ontwikkeling geen invloed — begint zich kraakbeen te vormen, niet langs de chorda, want hier liggen de myotomen, maar lateraal van deze en mediaal van de oorkapsel, zeer sprekend bv. bij *Rana esculenta*-larven van 8 en 8,5 mM. Deze kraakbeenvorming, begrijpelijkerwijze slechts een uiterst dun laagje, zet zich voort tot onder den proximalen rand van de cupula posterior. Het dikst wordt dit bandje



kraakbeen tegenover het ganglion acusticum; hier overtreffen de cellen in grootte en sterkte van kleur — meer intercellulaire stof — niet alleen die, welke onmiddellijk er voor liggen en aansluiten aan het planum trabeculare, maar ook die van het volgend strookje. Aan de oorkapsel ontstaat het kraakbeen het eerst aan den dorso-lateralen rand van den canalis lateralis, daar, waar deze naar achteren ombuigt. Als een smal randje zet dit zich dan voort langs den canalis, richt zich vóór de cupula posterior naar beneden en verbindt zich met het zoeven genoemd strookje, aldus de commissura basi-capsularis posterior vormend — *Rana esculenta*-larve van 8,5 mM. De commissura posterior ontstaat derhalve vóór de anterior, hoewel ook deze niet lang op zich laat wachten. Middelerwijl is het eerste myotoom verdwenen en heeft het kraakbeen diens plaats ingenomen. Als de oorkapsel even ver kraakbeenig is als in het bekende eerste stadium van Gaupp — *Rana fusca*-larve van 14 mM. — is ook het tweede myotoom rechts in kraakbeen veranderd, links nog niet; de cellen hebben althans de blauwe kleur nog niet aangenomen, hoewel de vorm maar weinig afwijkt van dien van jonge kraakbeencellen — larve van *Rana fusca* van 11 mM. Het heeft den schijn, alsof het myotoom onmiddellijk in kraakbeencellen omgezet wordt, wijl de ligging der ellipsvormig veranderde cellen de gestreepte structuur van het myotoom nog duidelijk weergeeft. Als een wig ligt het tusschen de chorda en de vroeger gevormde kraakbeenstrook ingeschoven. De cellen nemen caudaalwaarts in scherpte van omlijning af, tot zij tegenover het vagusganglion onzichtbaar worden. Bij een iets grootere larve van 11,5 mM. met een even ver of een weinig verder ontwikkelde oorkapsel, waar de laterale grens tusschen de occipitaalplaat — want dit is zonder den minsten twijfel het zoo juist beschreven kraakbeen — en de pars otica van het parachordale nog zeer scherp is, stijgt het als niet-kraakbeenig weefsel, lateraalwaarts afwijkend van de chorda, schuin naar boven, om over te gaan in de hier eveneens nog niet kraakbeenige oorkapsel. Met uitzondering van een paar *Rana esculenta*-larven is deze grens overal te zien, zoolang de occipitaalboog zelf nog niet kraakbeenig is. Wanneer deze kraakbeenig met de oorkapsel versmelt of liever, met de crista occipitalis lateralis — larve van *Rana fusca* van 15 mM. — dan is de occipitaalplaat reeds sterk in omvang toegenomen, zoodat zij zich thans door haar dikte van

het meer lateraal gelegen kraakbeen onderscheidt. Ook op het punt, tegen de chorda, waar zij in het vóór haar gelegen kraakbeen overgaat, blijft nog eenigen tijd een dunne plek bestaan, tengevolge waarvan haar uitbreiding in sagittale richting gemakkelijk te bepalen is. Tegelijk met de vorming van het foramen jugulare door den occipitaalboog, wordt ook de eerste wervelboog aangelegd tusschen de lateraalwaarts van de chorda afwijkende occipitaalplaat en de chorda zelf, in de door Gaupp aldus genoemde en beschreven *incisura occipitalis*. De basis van den eersten boog gedraagt zich in menig opzicht als die van den occipitaalboog: evenals deze schuift ze zich wigvormig tusschen de chorda en het lateraal gelegen kraakbeen en blijft geruimen tijd bestaan, zonder dat het opstijgend gedeelte in kraakbeen overgaat, hetgeen bij de volgende wervelbogen niet het geval is. Terwijl de basis van alle andere bogen betrekkelijk smal is, is die van den eersten tamelijk breed, ook hierin overeenstemmend met die van den occipitaalboog.

#### LITTERATUUR-OVERZICHT.

Wanneer ik Stöhr's model vergelijk met mijn praeparaten, dan is mij dit, eerlijk gezegd, een raadsel. Een copie van Ziegler stond mij niet ter beschikking, maar naar de figuren van Stöhr zelf (1881, pl. III, fig. 18) en die van Gaupp (1905, fig. 364) te oordeelen, zijn de suprarostalia nog vergroeid met de cornua trabecularum. Dat er nog geen ongepaard planum trabeculare aanwezig is, terwijl het planum internasale reeds zulk een sterke ontwikkeling heeft gekregen, kan hier een toevalligheid zijn — of is misschien *Rana temporaria* geen *Rana fusca*, maar *Rana arvalis*, zoodat hieraan dit verschillend gedrag moet worden toegeschreven? — doch dat de basaalplaat reeds zulk een vorm en zulk een uitbreiding langs de chorda verkregen heeft, zonder dat zich aan de oorkapsel ook maar een spoor van kraakbeen vertoont, lijkt mij onverklaarbaar. De laatste helft van den zandlooper, welke volgens Stöhr een grootere dikte bezit dan het middengedeelte, kan wel moeilijk iets anders zijn dan de occipitaalplaat, hetgeen ook met de ligging overeenkomt. De oorkapsel toch volgt onmiddellijk op den processus ascendens en zoo moet dan het einde van Stöhr's basaalplaat in dit stadium samenvallen met de caudale grens der oorkapsel. Zoo althans zou men oordeelen bij het beschouwen der figuren. Leest

men evenwel den tekst, dan meent men wederom tot een andere opvatting gedwongen te zijn. „Dicht hinter der dicksten Stelle der Platte, weichen die Knorpel auseinander, und machen so den Muskelsegmenten, die daselbst der Chorda dicht anliegen, Platz” (1881, bl. 88). Zijn met deze „Muskelsegmenten” diegene bedoeld, welke vervangen worden door de occipitaalplaat en is de laatste helft van den zandlooper enkel de „mesotische Knorpel”? Men zou zulks besluiten uit de verklaring, welke bij de figuur gevoegd is: „Ch, Chorda, bis zur Stelle, wo später die Occipitalbogen auftreten” (1881, bl. 103). De chorda nu loopt nog een eind weegs door, zonder door kraakbeen geflankeerd te zijn: hier moet dus volgens Stöhr de occipitaalboog — derhalve ook de occipitaalplaat — ontstaan. Ook schijnt reeds in dat stadium aan de oorkapsel kraakbeen ontwikkeld te zijn: „Dasselbe Stadium, welches die beginnende \* knorplige Differenzirung des mesotischen Gewebes zeigt, lässt uns auch die ersten Spuren einer Verknorplung der Ohrkapsel erkennen” (1881, bl. 88). Volgens het model is de „knorplige Differenzirung” van het mesotisch kraakbeen toch zeker afgelopen. Waarom is dit begin der kraakbeenige oorkapsel dan niet afgebeeld evenals bij het overeenkomstig stadium van *Axolotl*? Hoezeer ik ook het onderzoek van Stöhr, dat met recht als pionierswerk beschouwd mag worden, waardeer, een weinig meer duidelijkheid ware voorzeker gewenscht geweest. Ook Gaupp heeft hierop reeds gewezen, als hij de vraag onderzocht, waar bij de Anura het kraakbeen, overeenkomend met de occipitaalplaat der Urodela, gevonden kon worden. „Stöhr hat die Entwicklung der Occipitalregion hier nur sehr kurz behandelt; . . . vermeidet es hier, den Ausdruck „Occipitalplatten” zu gebrauchen, und spricht nur von „Occipitalbogen” (1893, bl. 86). Om tot een oplossing te geraken, maakt Gaupp twee onderstellingen. Hij vindt, dat de basaalplaat bij larven, grooter dan 15 mM., niet verder caudaalwaarts langs de chorda groeit. Deze basaalplaat nu stelt voor: „Balkenplatte + mesotischen Knorpel + Occipitalplatte”; of wel enkel: „Balkenplatte + mesotischen Knorpel”, zoodat dan de later kraakbeen wordende occipitaalbogen met hun basis niet tegen de chorda aansluiten. Ik zal Gaupp’s eigen bespreking der eerste mogelijkheid, tot welke aanneming hij minder geneigd schijnt dan tot die der tweede, in haar geheel aanhalen; na de beschrijving, welke ik zelf van de ontwikkeling der basaalplaat gegeven heb, is de keuze

niet moeilijk en kunnen we de tweede verder veilig laten rusten. „Hinsichtlich der ersten Möglichkeit betone ich nochmals, dass nur das gesammte hinter der hinteren basi-capsulären Verbindungsstelle gelegene Stück der Basalplatte sich wirklich durch seine Dicke und sein Verhalten zur Chorda von dem davor, zwischen beiden Ohrkapseln gelegenen unterscheidet; innerhalb dieses hintersten Abschnittes vermag ich eine weitere Trennung nicht mehr vorzunehmen. Es könnte also vielleicht dieser ganze hintere Abschnitt der „Occipitalplatte“ der Urodelen entsprechen, und als Consequenz würde sich ergeben, dass dann der basale Teil des Occipitalbogens schon eine geraume Zeit vor dem lateralen, aufsteigenden Teile verknorpelte, sich somit Basis und eigentlicher Bogen in einen gewissen Gegensatz zu einander stellten. Die Wirbelähnlichkeit der Occipitalregion, die bei den Urodelen so frappant ist, würde hierdurch keine schwere Einbusse erleiden: bei der Bildung der Wirbel verknorpelt allerdings im allgemeinen der Bogen mit seiner der Chorda ansitzenden Basis gleichzeitig als ein Continuum, beim ersten Wirbel jedoch bestehen auch eine Zeit lang die Basalteile, ehe die Verknorpelung der Bogen erfolgt“ (1893, bl. 87). We zien dus deze hypothese van Gaupp door de werkelijkheid bevestigd. Het model van zijn eerste stadium komt dan ook — een kleinigheid van ondergeschikt belang uitgezonderd — volkomen met mijn praeparaten overeen. Het achter de commissura basi-capsularis posterior gelegen gedeelte van het parachordale is de occipitaalplaat; het vlak er voor gelegen kraakbeen, dat in de plaats getreden is van het eerste myotoom, het mesotisch kraakbeen van Stöhr. Al treden bij de Anura de drie deelen der basaalplaat dan ook minder karakteristiek te voorschijn dan bij de Urodela, een wezenlijk verschil bestaat er toch niet. Ook Stöhr heeft dit erkend en zelfs de verandering van het laatste myotoom in kraakbeen beschreven. Hij noemt het echter nooit occipitaalplaat, doch steeds, zooals we reeds van Gaupp gehoord hebben: occipitaalboog. Waarom? „Der hinterste Abschnitt der hinteren Schädelbasis bleibt einstweilen noch indifferent; erst spät nachdem die Balkenplatten schon unpaar geworden sind und an der Chordaspitze regressive Veränderungen begonnen haben, entsteht mit dem Schwunde der Muskelsegmente die paarige, allmählich sich konsolidirende Anlage des Occipitalbogens, die langsam verknorpelnd in geweblicher Verbindung mit dem mesotischen Knorpel steht“ (1881, bl. 91). Daar dit

mesotisch kraakbeen op dezelfde wijze langs de chorda gelegen is als een myotoom en er rechtstreeks uit ontstaat evenals de occipitaalplaat, zou ook dit met recht als wervelement beschouwd mogen worden, al is de gelijkenis ook geringer dan bij de occipitaalplaat. Stöhr beschrijft wel den onmiddellijken overgang in kraakbeen, maar schijnt het eerste myotoom niet gezien te hebben: „Hinter den Balkenplatten sind schmale Gewebszüge bemerkbar, welche von den Chordaseiten lateralwärts ziehend die Ohrkapseln von unten her umgreifen” — dit laatste is niet het geval. „Dieses Gewebe besteht aus spindelförmigen oder rundlichen Zellen mit ovalen oder runden Kernen und verknorpelt direkt ohne vorknorpelige Stadien . . . zu durchlaufen. Es kommt in diesem Gewebe also nicht zu einer dichteren Gruppierung der Elemente, sondern die intercellulare Substanz<sup>1)</sup> wird plötzlich in hyaline Knorpelmasse umgewandelt” (1881, bl. 86). Het verschillend resultaat van ons onderzoek brengt derhalve in de wijze van samenstelling van den chordalen schedelbouw geen verschil teweeg. Nemen wij de myotomen ter hulp, dan kunnen wij de ontkenning van Gaupp in een bevestiging veranderen en zeggen: „Das Occipitalskelett lässt bei seiner Entstehung einen metameren Aufbau erkennen” (1905, bl. 721) en men stoot dan niet: „auf grosse Schwierigkeiten, einen dem Wirbelkörper entsprechenden Abschnitt der Basalplatte zu begrenzen” (1893, bl. 97).

Bij *Pelobates fuscus* heeft Sewertzoff drie somieten gevonden, waarvan echter alleen het derde in spiervezels overgaat, terwijl de eerste twee verdwijnen. „Bei den Anuren verwandelt sich nur das hintere Kopfsomit in ein Myotom, während die übrigen in sehr frühen Entwicklungsstadien verschwinden” (1895, bl. 84). Na vastgesteld te hebben, dat ook volgens mijn waarnemingen twee myotomen verdwijnen, wil ik hierop niet verder ingaan.

Wij kunnen de weinigen, die dit punt van den schedel der Anura behandeld hebben, gevoeglijk stilzwijgend voorbijgaan, daar zij allen hun onderzoekingen vóór Gaupp verricht en tot de oplossing van het vraagstuk niet noemenswaard bijgedragen hebben. Bovendien zijn zij door hem voldoende besproken.

---

1) Kan deze „intercellulare Substanz” misschien niet reeds „hyaliner Knorpel” zijn, zoodat Stöhr het kraakbeen feitelijk te laat heeft gezien? — het is een larve van 7,5 mM.

Wat de verdere ontwikkeling van het neurocranium betreft, zal ik Gaupp's onderzoek van 1893 stap voor stap volgen: zodoende zullen wij van zelf gelegenheid hebben op de buitengewone nauwkeurigheid van dit onderzoek te wijzen, het hier en daar aan te vullen en op een paar punten te verbeteren.

#### CHORDA.

„Das Schicksal der Schädelchorda ist nicht an allen Abschnitten das gleiche. Der vorderste Teil bildet sich ganz zurück und geht zu grunde; ein dahinter gelegener mittlerer Abschnitt verknorpelt und geht in den Aufbau der Basalplatte ein. Der hinterste Teil wird ventralwärts aus der Basalplatte verdrängt, indem die beiden Hälften derselben sich über ihn vereinigen” (Gaupp, 1905, bl. 723).

Evenals hij kan ook ik na het te gronde gaan van het voorste gedeelte — niet het allervoorste, reeds verdwijnend bij de vorming van het ongepaard planum trabeculare, maar van het onmiddellijk hierop volgend — nog een smalle spleet in de basaalplaat waarnemen. Door zijn donkerblauwe kleur en grooter dikte is het kraakbeen van de basaalplaat tot zelfs na de metamorphose te onderscheiden van dat van het solum interorbitale, wyl de intercellulaire stof tusschen de grootere cellen van het eerste intensiever blauw is. Tot even achter de afscheiding, tegenover het foramen nervi trigemini, kan men de spleet volgen. Is het bleeken niet volkomen geweest, dan is zij gevuld met een zwarte pigmentmassa, reeds door Gaupp beschreven; anders vertoont zij zich als een lichte streep tusschen de blauwe cellen van het kraakbeen. In veel mindere mate is dit het geval bij *Rana esculenta*, waar reeds bij larven van 35 mM. — achterpooten 3 mM. — slechts weinig meer van haar te zien is. *Alytes* gaat in dit opzicht nog een stap verder: ook hier is evenals bij *Rana esculenta* de basaalplaat en het solum interorbitale altijd goed te onderscheiden, doch de grens tusschen de rechter- en linkerhelft der basaalplaat is bij larven van 25 mM. — achterpooten nog pas aanwezig als een klein rond bolletje — niet meer aan te geven, van het solum interorbitale af tot tegenover het foramen acusticum (caudale grens). Ook voor het nu volgend gedeelte maken *Rana esculenta* en *Alytes* een uitzondering. Terwijl bij *Rana fusca* enkel het laatste stukje vlak

vóór het occipito-vertebraal weefsel ventraalwaarts verdrongen wordt, het verder rostraalwaarts gelegene daarentegen in kraakbeen verandert, vereenigen zich de twee helften bij *Rana esculenta* boven de chorda over den geheelen afstand tusschen bovengenoemd weefsel en den voorrand van het foramen acusticum. Deze vereeniging is reeds voltooid bij een larve van 45 mM. — achterpooten, gestrekt, 8 mM. Dat van dit verdrongen stuk der chorda nog een gedeelte kraakbeenig wordt, is niet uitgesloten, wijl de oudste larve van *Rana esculenta*, die ik onderzocht heb, de metamorphose nog niet geheel doorloopen had. Bij deze evenals bij een ander exemplaar, liep de chorda, hoewel erg versmald, nog bijna tot den voorrand der basaalplaat door, doch dorsaal door kraakbeen overgroeid. Ook bij *Alytes*, waar de chorda, op één uitzondering na — larve van 43 mM. — in geen enkel der onderzochte stadiën nog zoo ver rostraalwaarts reikt als bij *Rana*, komt deze dorsale vergroeiing voor; o. a. is zij bijna gereed bij een larve van 25 mM. en geheel en al bij een larve van 43 mM. Weer iets anders zien we bij de larve van 45 mM.: hier vereenigen zich de beide helften niet dorsaal, maar zoo ver als zij nog aanwezig is, ventraal van de chorda, over haar geheele lengte tot aan het occipito-vertebraal weefsel. De oudste onderzochte larven — in den metamorphosetoestand — zijn voor de waarneming te ongunstig — niet te bleeken pigment en hersenen niet voldoende doorzichtig — om hierover iets te kunnen mededeelen. Ditzelfde verschijnsel vinden wij ook bij een paar *Rana fusca*-larven, zoo b.v. bij een larve van 22 mM. — nog weinig ontwikkelde extremiteiten. Van het punt af, waar de spleet in de basaalplaat ophoudt, tot onder den caudalen rand van het tectum posterius ligt er onder de chorda een laagje kraakbeen van slechts één cel dikte: dat dit kraakbeen pas gevormd is, blijkt voldoende uit de cellen zelf. Bij een juist gemetamorphoseerd dier van 15 mM. reikt deze ventrale vereeniging verder; was het dier blijven leven, dan had zij zich waarschijnlijk voortgezet tot onder de dorsale vereeniging: tot zoover ongeveer zie ik althans den vorm van kraakbeencellen, maar blauw gekleurd zijn ze nog niet. Ook bij dieren in de metamorphose komt de ventrale vereeniging voor. Het is mogelijk en misschien zelfs waarschijnlijk, dat op deze wijze de chorda verdrongen wordt (vgl. hetgeen Gaupp zegt bl. 89: „Die beiden Hälften” enz.), doch tot lang

na de metamorphose zijn de randen der basaalplaat links en rechts van de vroegere chorda nog zeer duidelijk te zien. Een mediale spleet, zooals vooraan, kan hier op deze wijze moeilijk gevormd worden.

Zooewel bij de dorsale als bij de ventrale vereeniging groeien de cellen van den rand der basaalplaat naar het midden toe, zooals zich ook de smalle dorsale verbinding onmiddellijk vóór het occipito-vertebraal weefsel vormt. Het begin dezer laatste verbinding ontstaat soms al vóór, in den regel echter eerst tijdens de metamorphose en ontbreekt een enkelen keer nog er na. Ook volgens Gaupp is deze vereeniging van de basaalplaaithelften dorsaal van de chorda, welke men commissura epichordalis zou kunnen noemen, slechts smal (1893, bl. 70), evenals de commissura hypochordalis bij *Molge*. Wel zou men uit de teekening naar het model dezer laatste (1905, fig. 350) het tegendeel kunnen besluiten, doch de beschrijving laat niet den minsten twijfel: „Der mittlere längste Abschnitt bleibt dorsal wie ventral\* unbedeckt von Knorpel (1905, bl. 692)... Der Bezirk, innerhalb dessen die Chorda verknorpelt, liegt, soweit ich an meinem Materiale feststellen kann, vor der Gegend des For. perilymphaticum sup. zwischen diesem und dem Acusticusloche. Stellenweise liess sich die autochthone Entstehung des Knorpels aus den früheren Chordazellen mit ziemlicher Sicherheit erkennen” (1893, bl. 90). Daar in mijn praeparaten dit in kraakbeen veranderde chordastuk geheel vrij tusschen linker en rechter basaalplaat ligt, kan ik het laatste met niet minder zekerheid vaststellen, tenzij men aannemen mocht, dat de verbindingscellen weer onmiddellijk geregenereerd werden. Van een verhuizen van de cellen der basaalplaat naar de chorda kan ik begrijpelijkerwijze met deze methode niets bepalen, maar dit is in elk geval zeker, dat de kraakbeenige staaf niet ontstaat door een naar elkaar toe groeien van de randen der basaalplaat. Zijn ligplaats is bij mij niet dezelfde als bij Gaupp. Oogenschijnlijk vergroeid met de epichordale commissuur — de toto-praeparaten laten hieromtrent geen beslissing toe — strekt hij zich rostraalwaarts uit tot onder den caudalen rand van het tectum posterius; even ver derhalve als bij sommige (zie bl. 121) de ventrale verbinding caudaalwaarts tot stand kwam. In één praeparaat is de geheele chorda tot bijna aan den voorrand van het planum trabeculare in kraakbeen veranderd.



## CAPSULA AUDITIVA.

Bij het eerste stadium van Gaupp waren de beide commissurae basi-capsulares reeds voltooid. In hoeverre het periotisch (voortzetting van het aan den canalis lateralis ontstane), in hoeverre het mesotisch kraakbeen hiertoe iets bijdraagt, kon hij niet vaststellen. „Es war mir nicht möglich an den Verbindungsstellen ganz scharf und genau die beiderseitigen Anteile von einander zu unterscheiden” (1893, bl. 103), ook niet bij nog jongere stadiën. Uit verschillende gegevens besluit hij evenwel, dat het periotisch kraakbeen geen deel heeft aan de mediale begrenzing der primaire fenestra vestibuli en voegt er in een noot bij: „Nach Anordnung und Form der Knorpelzellen glaube ich annehmen zu müssen, dass der Knorpel am Sacculus von einer weiter vorn gelegenen Partie des Parachordale aus, sich nach hinten vorgeschoben hat” \* (1893, bl. 103). De juistheid dezer gevolgtrekking zal, na hetgeen ik vroeger over het eerste ontstaan van de kraakbeenige oorkapsel gezegd heb, wel geen verder bewijs meer behoeven. Een „verdünnte Stelle des Knorpels oder selbst eine Lücke zwischen der Chorda und dem inneren unteren Umfang des Sacculus,” waarover Gaupp in deze noot spreekt en welke in de figuur is afgebeeld, ligt op de voorste grens van de vroeger besproken occipitaalplaat.

De verdere ontwikkeling der oorkapsel is door Gaupp zoo uitvoerig en nauwkeurig beschreven en zoo juist stemt bijna alles tot in de kleinste bijzonderheden met mijn bevindingen overeen, dat ik slechts een paar afwijkingen wat nader behoef aan te geven. Het dak van den canalis anterior, sinus superior en canalis posterior wordt het laatst kraakbeenig. Van den canalis lateralis groeit het kraakbeen mediaalwaarts over het dak voort, totdat het den lateralen rand van de canales bereikt. Alsof het hier op een hindernis stoot, staakt het de verdere ontwikkeling en verdikt zich, doch niet langs den lateralen rand van den sinus superior en den dorso-medialen van den canalis lateralis, tot een vrij stevige lijst. Ondertusschen gebeurt hetzelfde ook aan de mediale zijde en hier ook langs den sinus superior. Van deze lijsten uit wordt nu het dak van de canales en den sinus in kraakbeen veranderd, echter zoo, dat de sinus het eerst in kraakbeen overgaat. Aan de cellen is ook hier wederom te zien, dat de metaplasie het laatst geschiedt midden boven genoemde deelen; die van den sinus ver-

schillen wederom van die der canales, hetgeen uit haar vroeger ontstaan licht te verklaren is. Gaupp schrijft aan dit gedeelte (dak van den sinus superior) een zelfstandige ontwikkeling toe: „Eine gewisse Selbständigkeit könnte man dann noch vielleicht dem Knorpel zuerkennen, der im mittleren Abschnitt des Labyrinthes (Sinus sup. und angrenzende Stücke des Canalis ant. und post.) den medial-dorsalen Abschluss bildet” (1893, bl. 112). Deze meening kan ik, volgens het bovengezegde, niet tot de mijne maken.

Het onderscheid tusschen de cellen van dit en het overige gedeelte van het dak der oorkapsel bestaat nog op het einde van de metamorfose: ook dan zijn de cellen van het eerste kleiner en zwakker gekleurd dan die van het laatste. Volgens hem gaat de vorming van het dak uit van de mediale lijst langs de canales en den sinus superior: „Es bildet sich eine Art Leiste, von der aus dann der Knorpel nach aussen auf den oberen und nach unten auf den medialen Umfang der Bogengänge sich vorschiebt. Der nach aussen vorwachsende, die Decke bildende Knorpel verbindet sich dann mit dem inneren oberen Rande der äusseren Knorpelschale, der ihm etwas entgegenwächst” (1893, bl. 105). Ook dit vindt in mijn praeparaten geen bevestiging.

De septa worden gevormd op dezelfde wijze als bij *Molge*, waarop we reeds gewezen hebben. Hier zijn ze echter alle drie aanwezig, op één uitzondering na, nl. bij een *Rana fusca*-larve van 15 mM., waar het septum laterale en posterius ontbreken. Bij een andere larve van 24 mM. wordt het septum posterius pas aangelegd. Aanvankelijk even smal en van denzelfden vorm als bij *Molge*, aangelegd juist in het midden der lengte van het vliezig kanaal — larven van 14 tot 15 mM. van *Rana fusca*, van 9,5 mM. van *Rana esculenta* — verkrijgen ze langzamerhand, door een toevoeging van kraakbeen aan beide kanten, een aanzienlijke breedte. Reeds vóór de metamorfose derhalve — larve b.v. van 25 mM. — worden, in tegenstelling met *Molge* en *Necturus*, bij *Rana* en eveneens bij *Alytes* werkelijk kraakbeenige kanalen gevormd. Het zal wel geen verwondering wekken, dat het septum laterale het eerst, het septum posterius het laatst kraakbeenig wordt. Hoewel de drie foramina: perilymphaticum superius en inferius en jugulare in den beginne niet door kraakbeen van elkaar gescheiden zijn, kan men toch reeds in den jongsten toestand duidelijk de drie later afzonderlijke openingen herkennen.

Het vlak van de eerste, dat, zooals Gaupp terecht opmerkt, „direct aus der Ohrkapsel in die Schädelhöhle führt” (1893, bl. 108), staat bijna zuiver sagittaal; dat van de tweede, aan de schedelbasis uitmondend, bijna zuiver transversaal, zoodat de opening zelf caudaalwaarts ziet. Aan de juistheid der namen: superius en inferius doen mijn praeparaten twijfelen; interius en exterius zouden den waren toestand wel zoo geschikt weergeven. Een foramen perilymphaticum accessorium vind ik in geen enkel stadium ontwikkeld. De kraakbeenige scheiding der rami nervi octavi daarentegen, welke tegelijkertijd van boven en beneden aangelegd wordt, treffen we bij elke larve van den vereischten leeftijd aan.

„Die Crista parotica bildet sich im Anschluss an die Befestigungsstelle des Processus oticus quadrati am äusseren Bogengang. Die Anordnung der Knorpelkapseln spricht dafür, dass ihre Bildung als Verdickung der Ohrkapsel, nicht aber als Verbreiterung des Quadrat-Fortsatzes aufzufassen sei” (1893, bl. 109). Een bijzondere structuur kan ik in het kraakbeen van dezen processus niet waarnemen, zoodat ik hierin geen steun vind voor de meening van Gaupp, als zou hij dienen ter verdikking van de oorkapsel. Maar dat dit toch werkelijk de hoofdreden van zijn bestaan is, wordt wederom door *Rana esculenta* bewezen. Bij deze toch — larve bv. van 35 mM. — ontstaat tegenover het septum laterale, aan de verdikte laterale lijst van den canalis lateralis, een driehoekige uitwas, met den top buitenwaarts gericht. Deze groeit langs de oorkapsel voort en gaat bij het aanhechtingspunt van den processus oticus palatoquadrati in dezen over (fig. 6, Cr. par.). Tijdens de metamorphose verdwijnen tegelijkertijd èn het kraakbeen in het caudale gedeelte van het palatoquadratum èn de verbreding aan den lateralen kant van den canalis, zoodat het alleen bij de mediale ombuiging van den canalis bestaan blijft: bij een dier van 43 mM. — staart 24 mM. — is de vorm der cellen nog herkenbaar, doch de blauwe kleur is weg. Een nog sterker bewijs, dat hij niet „als Verbreiterung des Quadrat-Fortsatzes aufzufassen sei” levert *Alytes*. Want ofschoon hier in alle stadiën een processus oticus ontbreekt, komt bij een larve van 30 mM. de crista parotica toch reeds op dezelfde plaats voor als bij *Rana* en bestaat daarenboven bij alle oudere larven. Trouwens ook bij *Rana* treedt de processus oticus niet rechtstreeks in verbinding met de oorkapsel, maar met een uitwas, welke den processus tegemoet groeit en van denzelfden vorm is als de processus (zie hierover nog bl. 162).

## TECTUM POSTERIUS.

„Die synotische Decke entsteht nicht durch Entgegenwachsen der oberen inneren Ränder beider Ohrkapseln, sondern zum grössten Teile durch selbständige Verknorpelung des zwischen beiden Ohrkapseln ausgespannten häutigen Schädeldaches” (1893, bl. 112). Ik heb verschillende praeparaten vervaardigd om een stadium te vinden, waarin het tectum zelfstandig aangelegd werd, maar het is mij niet mogen gelukken. Steeds vind ik het als een uitwas van de oorkapsel, vlak tegenover het kraakbeenig dak van den sinus superior, dat zich schijnbaar in het tectum voortzet en wel onmiddellijk achter den ductus endolymphaticus. Bij de praeparaten, waarin het reeds voltooid is, zijn de cellen in het midden zeer klein en zwak gekleurd, hierdoor wederom hare jeugd bewijzend. Bij *Molge* (bl. 36) heb ik reeds als mijn meening te kennen gegeven, dat dit tectum niet bij de oorkapsel, doch bij de occipitaalbogen behoort, maar desniettemin de uitdrukking: tectum posterius verkozen. Het uitgroeien van het tectum uit de oorkapsel bij *Rana* bewijst mijns inziens volstrekt niets tegen deze meening: immers de occipitaalboog treedt eerst met de oorkapsel in kraakbeenige verbinding, als deze zelf reeds voor een groot deel kraakbeenig is. Bovendien geschiedt deze niet evenals bij *Molge* aan de dorso-mediale zijde der oorkapsel, maar ter halver hoogte van den opstaanden achterwand, waardoor het tectum en de occipitaalboog nog meer van elkaar gescheiden worden. Kort daarna zet zich van hier uit de kraakbeenvorming, schuin naar boven en het midden opstijgend, langs de oorkapsel voort, om over te gaan in het tectum, zoodat deze lijst: de crista occipitalis lateralis, met het tectum en de occipitaalbogen een geheel uitmaakt, in vorm overeenstemmend met den ring, door de wervelbogen gemaakt. Doch ook hier ontmoeten we, evenals bij *Molge*, hetzelfde verschil, dat nl. het dorsale gedeelte bij dezen occipitaalboog naar voren en bij de wervelbogen naar achteren gericht is.

Waar de ductus endolymphaticus uit het foramen endolymphaticum aan het dak te voorschijn treedt, blijft in het tectum een ronde opening uitgesneden. Mediaal van deze groeit uit het tectum de taenia tecti marginalis naar voren. Zelfs wanneer deze taenia met de oorkapsel vergroeid is, bestaat de opening nog, b.v. bij

larven van 25 mM. Ook hier geldt dus de uitspraak van Gaupp: „Dass die Knorpelbildung da länger auf sich warten lässt, wo andere Gebilde den Teilen des häutigen Labyrinthes eng anliegen” (1893, bl. 104). Later wordt de opening gesloten — larven van 26 mM. Afwijkingen van den algemeenen regel komen natuurlijk voor. Langs den voorrand van het tectum vloeien de taeniae marginales met de taenia medialis samen en verbreedten zoo het tectum in sagittale richting. Ik behoef er wel niet op te wijzen, dat de cellen dit tot in latere stadiën nog verraden. Dat de voorrand later boven de middelhersenen (mesencephalon) ligt, is dus niet enkel toe te schrijven aan een verschuiving der hersenen naar achteren (Gaupp), maar ook aan een groei van het tectum naar voren; het strekt zich dan ook verder rostraalwaarts uit dan de sinus superior.

#### COLUMELLA AURIS.

Omtrent dit deel der oorkapsel stemmen mijn waarnemingen, voor zoover ik het nagegaan heb, weer volkomen overeen met die van Gaupp. Zoo bv. het zelfstandig ontstaan van het operculum in de secundaire fenestra vestibuli bij larven van 24 mM. Deze komt tot stand door groei van het kraakbeen aan den proximalen en caudalen rand, maar vooral aan den medialen, hetgeen weer aan de cellen, ook nog in lateren tijd, te zien is, zoodat de oorspronkelijke ligging der fenestra aan de ventrale zijde der oorkapsel overgaat in een bijna verticale onder den medialen rand van den canalis lateralis. In het midden dezer fenestra nu ziet men boven de aorta dorsalis een zelfstandige kraakbeenkern optreden, die zich bij verdere ontwikkeling vooral in caudale richting uitbreidt. Ook het door Gaupp waargenomen feit van de tijdelijke vergroeiing van het operculum met den lateralen rand der fenestra kan ik bevestigen. Tijd en plaats komen volmaakt overeen. De praeparaten, die ik van *Rana esculenta* bezit, laten wegens den verticalen stand der fenestra niet toe het ontstaan van het operculum waar te nemen. Van terzijde gezien zijn ze te ondoorzichtig: het was dus noodig geweest, te halveeren en de hersenen te verwijderen, hetgeen ik tot mijn spijt verzuimd heb. Bij *Alytes* ontstaat het operculum ook zelfstandig, doch hier zie ik de kern optreden, niet in het midden der fenestra, doch dicht bij den caudalen rand — larve van 25 mM. Bij de

overige, oudere praeparaten is het operculum om gelijke redenen als bij *Rana esculenta* en verder nog om het pigment, niet zichtbaar. Eenzelfde ontwikkeling als bij *Rana fusca* is nochtans wel waarschijnlijk. Het voorste gedeelte der fenestra blijft onbedekt en hier ontstaat later, als het operculum reeds voltooid is, de zelfstandige kern van de pars interna plectri. De verbinding met een inmiddels zich vormende crista praeopercularis, het zelfstandig ontstaan van de pars externa plectri enz. kan ik in mijn praeparaten niet waarnemen. Wel zie ik de vergroeiing met de crista praeopercularis bij gemetamorphoseerde dieren en kan ik in de weefselstreng, welke zich in de richting van het palatoquadratum uitstrekt, de voortzetting van het kraakbeen der pars interna vervolgen, doch voor de overige fijne bijzonderheden liggen de deelen te veel boven elkander. Voor de waarneming hiervan zou waarschijnlijk een van de buitenzijde des schedels afgesneden sagittale schijf kunnen dienen, op dezelfde wijze, als mij bij het bestudeeren der neusontwikkeling transversale gediend hebben; halveeren is daarvoor, zooals een paar praeparaten bewijzen, niet voldoende. Wijl ik aan de juistheid van Gaupp's onderzoek omtrent de verdere ontwikkeling niet twijfel, heb ik wegens den beperkten tijd geen pogingen in deze richting meer aangewend. De vorming der definitieve fenestra vestibuli kon ik bij gehalveerde praeparaten voldoende waarnemen; aan Gaupp's beschrijving heb ik niets toe te voegen.

#### REGIO ORBITO-TEMPORALIS.

Vreemd mag het heeten, dat, terwijl de overeenstemming tot nu toe bijna volkomen was, wij bij de ontwikkeling der regio orbito-temporalis, tot zulke tegenovergestelde uitkomsten geraakt zijn. Toch is hetgeen ik vind èn bij *Rana fusca* èn bij *Rana esculenta* èn bij *Alytes* zóó standvastig, dat ik er niet aan twifelen kan, of hier heeft de kleurmethode van Gaupp met haematoxyline en oranje gefaald.

Wat den bodem betreft, zegt hij: „Der Boden verknorpelt im Anschluss an die Ränder der basikranialen Fontanelle, und zwar hauptsächlich von den Seiten (Trabekel), aber auch von vorn (Internasalplatte) und von hinten (Basalplatte). Der hinterste Teil der ursprünglichen Fontanelle, der die Hypophysis cerebri eingelagert enthielt, ist erst nach der Metamorphose vollständig geschlossen” (1905, bl. 727; 1903, bl. 137).

Ik zie aan den bodem de eerste verandering optreden in den hoek tusschen trabekel en planum trabeculare, vóór en achter de arteria carotis, bij een *Rana fusca* van 15 mM., terzelfder tijd, waarop het tectum posterius voltooid wordt. Zij gaat uit van de trabekels, zoodat het bloedvat al heel spoedig door een kraakbeenige opening naar binnen treedt. Bij *Rana esculenta* is deze omsluiting der arteria carotis weer veel sprekender (fig. 5), doch ook bij *Rana fusca* is het foramen caroticum primarium weldra duidelijk te zien en zelfs, wanneer de bodem gesloten is, nog aan de blauwe kleur als het eerst gevormd te herkennen. Even na deze verandering begint ook aan den voorrand van de fenestra basi-cranialis het kraakbeen in caudale richting te groeien. Van het foramen caroticum primarium ontwikkelt zich het kraakbeen langs de trabekels naar voren, waardoor bij een weinig verder ontwikkeld stadium ook het foramen cranio-palatinum tot stand komt. In den beginne is dit meer spleetvormig in sagittale richting, tengevolge natuurlijk van de door het bloedvat uitgeoefende drukking; later wordt het nochtans zuiver rond evenals het eerst genoemde foramen. Ook aan den achterrand der fenestra heeft zich een weinig nieuw kraakbeen gevormd, doch dit is van geringe beteekenis. Hoofdzakelijk heeft nu de kraakbeenvorming plaats aan den voorkant en de zijden, en lang vóór de metamorphose is de bodem volkomen gesloten. Waar de hypophyse ligt, blijft het langst een open plek, doch ook deze is verdwenen (fig. 6), voordat ook maar de minste aanduiding van metamorphose, hetzij in het neurocranium, hetzij in het splanchnocranium te bespeuren valt; zoo bv. bij een *Rana fusca* van 29 mM., een *Rana esculenta* van 35 mM. en een *Alytes* van 30 mM. Zelfs indien men de ontwikkeling niet zou hebben kunnen volgen, ziet men toch, welk het jongste, welk het oudste kraakbeen is. Terwijl dus volgens Gaupp het foramen caroticum primarium laat gevormd wordt, zelfs later dan het foramen cranio-palatinum (1893, fig. 12) is dit volgens mij bij alle drie onderzochte soorten het eerste, dat men bij de vorming van het solum interorbitale ontmoet. Volgens Gaupp is de bodem pas gesloten: „einige Zeit nach der Metamorphose”, bij mij geruimen tijd er voor; volgens Gaupp eindelijk is de plek onder de hypophyse niet het laatst ontstane kraakbeen, maar een andere, zóóver naar voren gelegen, dat, „während vorher das primäre Foramen caroticum nasalwärts vom Hinterrande der Fontanelle lag (Stadium II), dieser

jetzt (Stadium III) mit dem Hinterrande des vereinigten Oculomotorius-Carotis-Loches zusammen in dieselbe Frontal-Ebene fällt" (1893, bl. 132). Derhalve wordt ook van den achterrand der fenestra uit, tamelijk veel kraakbeen gevormd; zie ook zijn fig. 25 en 26 welke echter, wat de ligging der opening betreft, ofschoon naar eenzelfde model geteekend, nog al van elkaar afwijken. Bij mij wordt zonder uitzondering onder de hypophyse een kraakbeenige steun ontwikkeld en wel het laatst, hetgeen wederom gemakkelijk te verklaren is uit de drukking, door de hypophyse uitgeoefend. Van een vereeniging der beide openingen: foramen oculomotorium en caroticum primarium, is nog in de verste verte geen sprake; van resorptie aan de trabekels is nog geen spoor te vinden. Wanneer de bodem geheel kraakbeenig is, is het foramen oculomotorium nog niet lang geleden gevormd; het verbindingsstuk tusschen beide foramina verdwijnt eerst geruimen tijd na het begin der metamorfose.

#### ZIJWAND.

Het eerste begin van den zijwand komt voor bij larven van *Rana fusca* van ongeveer 9—10 mM., boven op de trabekels, in eenzelfde transversaal vlak als de voorrand der commissura quadrato-cranialis anterior. Deze verhevenheid is vooraan het hoogst, loopt zacht glooiend uit in de trabekel en houdt tegelijk met de commissura op. Het planum internasale is dan juist, of zelfs nog niet gereed. Dit vinden wij ook reeds aangegeven door Stöhr bij een larve van 7,5 mM., waar een dwarsdoorsnede van de trabekels zoodanig is, „dass wir hier eine, wenn auch niedrige, so doch vollkommen deutliche Schädelseitenwand vor uns haben." Daarna worden de doorsneden wederom rond „bis kurz vor der Chordaspitze, wo auf einmal die Querschnitte rasch an Höhe zunehmen und so jederseits eine stattliche Schädelseitenwand bilden, mit derer hinterem Aussenrand der entsprechende Schläfenflügelknorpel (Processus ascendens) nun in Verbindung tritt" (1881, bl. 86). Volgens hem en ook volgens Gaupp, wordt derhalve de zijwand tegenover de commissura quadrato-cranialis anterior en den processus ascendens gevormd door de trabekels zelf: „An beiden Stellen ist die Knorpelstruktur innerhalb des gesammten Seitenwand-Querschnittes ganz gleichmässig, man kann nicht etwa in dem Trabekel und dem auf ihm befindlichen Wand-Abschnitte



verschiedene Gebilde sehen (Gaupp, 1893, bl. 134). Dit moge zoo zijn voor latere stadiën, in het begin van het ontstaan is er wel degelijk verschil te merken. Zoo vind ik bv. bij een larve van ruim 9 mM. de achterste verhevenheid juist in wording, terwijl de voorste reeds klaar is. De kleine cellen steken scherp af tegen de groote der trabekels. Al helpen nu ook de trabekels zelf aan de begrenzing der hersenen mede, hoofdzakelijk nochtans aan den ventro-lateralen kant, zoo moeten wij toch den eigenlijken zijwand, welke overeenstemt met de verhevenheid tegenover de commissura, in dit nieuwe, opwaarts groeiende kraakbeen zoeken. Het ontstaat geruimen tijd na de vereeniging van het palatoquadratum en de trabekel door den processus ascendens, zoodat men niet met Gaupp zeggen mag: „Hinten kommt es zu einer festen Verschmelzung des Processus ascendens palato-quadrati mit einem sehr frühzeitig sich bildenden Schädelseitenwandabschnitt in der Gegend vor der Ohrblase” (1905, bl. 721), evenmin als de voorste begrenzing der hersenen vergroot met de commissura quadrato-cranialis anterior. Het spreekt van zelf, dat ik dit slechts heb kunnen nagaan in doorsneden en niet in toto-praeparaten, waarbij men boven op de verhevenheid ziet. Nochtans bevestigen deze, wanneer zij van oudere stadiën vervaardigd en van terzijde gezien worden, vooral na eerst gehalveerd te zijn, het boven gezegde in alle opzichten. Naar de figuren te oordeelen, hebben Stöhr en Gaupp eigenlijk hetzelfde gevonden; zoo zien we bv. bij Stöhr (1881, pl. III, fig. 19) op de verbinding tusschen trabekel en processus ascendens rechts een klein driehoekje, met den scherpsten top bijna verticaal naar boven gericht. Gaupp laat ons in de afbeelding van zijn eerste stadium op diezelfde plek een klein naar boven gericht spangetje aanschouwen (in fig. 365, 1905, niet zoo duidelijk als in fig. 1, 1893, doch het model, waarnaar beide teekeningen vervaardigd zijn, is duidelijk genoeg). Dit spangetje nu is het, dat, zich vooral rostraal verbreedend, eerst den nervus oculomotorius eng omsluit, door er over heen te groeien en zich te vereenigen met de trabekel; en dat zich later aan de dorso-laterale zijde der hersenen in een smal bandje, door Gaupp „dorsale Randspange” genoemd, naar voren verlengt. Dit ontmoet eenzelfde bandje, dat van de voorste verhevenheid achterwaarts groeit. Wij het begin van den zijwand vooraan vroeger ontstaat dan achteraan, ligt het voor de hand, dat hij grootendeels tot stand komt, door

den groei van het kraakbeen aan de voorzijde. Voor de zenuwen blijven natuurlijk openingen vrij. Die voor den nervus opticus is altijd zuiver rond — in het vierde stadium van Gaupp „von unregelmässig dreieckiger Form” (1893, bl. 74) — en het kraakbeen is donkerder getint dan het overige gedeelte van den zijwand. Daar ik nergens gevonden heb, dat dit kraakbeen vroeger ontstaat en de cellen ook niet grooter zijn dan de overige, is het verschil in kleursterkte vermoedelijk toe te schrijven aan een grootere dikte van dezen ring. Onmiddellijk hierboven, nu eens in het midden, dan er voor of er achter ligt de kleine opening voor den nervus trochlearis. Soms echter bestaat in dit opzicht zelfs geen overeenstemming tusschen rechts en links bij een en hetzelfde dier. Een enkele maal vind ik achter een grootere nog een of twee kleinere openingen op dezelfde hoogte. Voor den nervus oculomotorius en de arteria carotis is overal slechts één langwerpige opening voorhanden, welke door resorptie van de trabekel uit de twee larvale ontstaan is. Bij de beschrijving van het derde stadium — metamorphose bijna afgelopen — zegt Gaupp: „Bei der Betrachtung von der Schädelhöhle sind weder am Boden noch an der Seitenwand die ursprünglichen Trabekel irgendwie abgesetzt unterscheidbar, dagegen lassen sie sich im vorderen Abschnitte der Region an der Ventralfläche \* noch in den verdickten Aussenrändern des Bodens wiedererkennen, die von den mittleren Partien durch seichte Rinnen abgesetzt sind” (1893, bl. 54). Is de kleuring sterk genoeg, dan kan men zelfs na de metamorphose de plaats der trabekels nog terugvinden — bij kleuring met victoria-blauw nog beter dan bij die met methyleenblauw — en zoo kan ook heel gemakkelijk vastgesteld worden, dat de ventrale grens van het foramen opticum nog dezelfde plaats inneemt als vroeger. Voor het overige kan ik mij met Gaupp's beschrijving van den zijwand vereenigen, daar verder geen noemenswaardig verschil voorkomt. Ook op de vorming van het dak in de orbitaalstreek is dit van toepassing; zoo vind ik bij een larve van 22 mM., evenals Gaupp in zijn derde stadium, een zelfstandig plaatje in het midden; bij een andere is het links en rechts met den zijwand verbonden en is derhalve de taenia tecti transversalis voltooid, terwijl de taenia tecti medialis halverwege nog onderbroken is. Doch regel is ook bij mij, dat deze beide taeniae ontstaan in aansluiting aan het reeds gevormde kraakbeen en dat zij elkaar in het midden ontmoeten, nadat de taenia transversalis reeds ongepaard geworden is.

Derhalve bestaat er, voor zoover het de vorming zelf betreft, wederom volkomen overeenstemming, doch evenals er omtrent het tijdstip van de voltooiing van den bodem een aanmerkelijk waarnemingsverschil bestond, zoo ook hier omtrent den tijd, waarop dit onvolledig dak tot stand komt. „Eine knorpelige Decke kommt in der Orbitalregion erst ziemlich spät und auch nur in sehr beschränkter Ausdehnung zur Entwicklung. In der Regel vereinen sich die beiden vor den Ohrkapseln befindlichen Seitenwände bei Larven während der Metamorphose\* eine Strecke weit dorsal mit einander” (1893, bl. 136). Wel zegt Gaupp bij de beschrijving van het derde stadium, dat dit een uitzondering maakt en dat gewoonlijk bij larven van dezen leeftijd het kraakbeenig dak al gereed is, maar dit gereed komen geschiedt toch niet dan tijdens de metamorphose, wanneer de zijwanden reeds geheel kraakbeenig zijn. Bij mijn praeparaten nu is dit geheel anders. Zoo komt het zelfstandig plaatje voor bij een larve van 22 mM. — achterpooten 3 en voorpooten 2,5 mM. — bij welke het solum interorbitale ook nog niet volkomen dichtgegroeid is; aan den zijwand is de „dorsale Randspange” eerst vooraan in volle ontwikkeling. Tegelijk met den bodem wordt ook het dak voltooid en wij zien dan bij de reeds vroeger genoemde larve van 29 mM. — achterpooten 4 mM. — een kraakbeenig dak, dat alleen door een geringere grootte van het geruimen tijd na de metamorphose aanwezige verschilt. Bij deze larve zijn de taeniae marginales nog zelfs niet vergroeid met de oorkapsel en is ook de „obere Randspange” nog niet voltooid. Dat we hier niet met een uitzondering te doen hebben, leeren alle andere larven van gelijken of ouderen leeftijd dan de beide vorige. In het tweede stadium van Gaupp (1893, fig. 12; 1905, fig. 366) moest derhalve de bodem zoowel als het dak compleet wezen om in overeenstemming te zijn met mijn bevindingen. Het spreekt wel van zelf, dat *Rana esculenta* zich op volkomen gelijke wijze gedraagt. Zooals wij reeds herhaaldelijk gezien hebben, is de kraakbeenontwikkeling hier sneller en krachtiger: bij de vorming van het dak kunnen wij dus ook moeilijk anders verwachten, dan dat het bij een larve van 35 mM. met bijna kraakbeenigen bodem zoo goed als gereed is. De omtrek der kraakbeencellen is al te zien, maar hij is nog niet blauw gekleurd; bij een larve van 45 mM. heeft natuurlijk de geheele ontwikkeling haar beslag gekregen. Bij beide zijn noch de taeniae

marginales met de oorkapsel vergroeid, noch de „obere Randspange” voltooid. Terzelfder tijd als het dak en de bodem, wordt ook het kapje over het voorste gedeelte der voorhersenen in aansluiting aan de ethmoïdaalplaat gevormd: bij de *Rana fusca*-larve van 29 mM. valt de caudale grens samen met den caudalen rand van de commissura quadrato-cranialis anterior; bij de ook reeds bovengenoemde larve van 22 mM. is dit kapje al bijna gereed, terwijl de fenestra praecerebralis nog aanwezig is.

Het record in snelheid van ontwikkeling, zoowel wat zijwand als dak betreft, slaat *Alytes*. Bij de jongste larve toch — 25 mM. — waar de fenestra basi-cranialis nog tamelijk groot is, vinden wij den zijwand reeds geheel en al voltooid en zelfs aan de dorso-laterale zijde een weinig mediaalwaarts omgeslagen. Onmiddellijk boven de trabekels zijn de cellen iets grooter dan hooger op, maar dit is dan ook het eenige verschil, dat in den zijwand op te merken valt. Terwijl bij *Rana*, ook zelfs na de metamorphose, nog te herkennen is, dat de „obere Randspange” het eerst kraakbeenig wordt, is hier elk spoor van vroegere of latere kraakbeenvorming ganschelijk uitgewischt. Alles saamgenomen mag men de vraag stellen, of hier bij *Alytes* de vorming van den zijwand wel op dezelfde wijze geschiedt als bij *Rana* en of niet veeleer het kraakbeen zich ontwikkelt, te beginnen van de trabekels af en verder geleidelijk naar boven, zoodat de vormingswijze bij *Rana* een secundair verschijnsel is. Onderzoekingen van jongere stadiën dan die mij ter beschikking stonden, zullen dit uit te maken hebben. De trabekels bevinden zich nog in ongeschonden toestand: begrijpelijkerwijze is er van reductie nog geen sprake. Het foramen cranio-palatinum is bij de jongste larve nog een lange spleet, even breed als de tak der arteria carotis interna, welke er den schedel door verlaat, maar de openingen voor de nervi opticus en oculomotorius zijn kant en klaar en liggen beide vlak boven de trabekel, die hier een kleine ronde insnijding vertoont — hetgeen trouwens bij *Rana* ook voorkomt. Het foramen opticum is veel kleiner dan bij *Rana*, doch altijd nog veel grooter dan de nervus opticus zelf. Op de plaats, waar bij *Rana* het foramen voor den nervus trochlearis voorkomt, vind ik bij *Alytes* in geen enkel stadium een opening, maar bij twee larven komen er boven in den wand twee voor, beide klein en rond, de eene boven het foramen opticum, de andere boven het foramen oculomotorium.

Waarvoor zij dienen, moet ik onbeslist laten; ik vermoed nochtans, dat de eene voor den nervus trochlearis bestemd is en dat de andere overeenkomt met die, welke ook bij een paar *Ranae* aangetroffen werd.

De hersenen waren niet doorzichtig te krijgen in xylool en moesten derhalve verwijderd worden; wegens de groote hoeveelheid pigment waren bovendien de taeniae tecti medialis en transversalis niet te zien, zoodat deze mede weggepraepareerd werden: zekerheid over de al of niet aanwezigheid ervan bij de jongste larven heb ik derhalve niet. Bij een larve van 43 mM. — staart 23, achterpooten 2 mM. — is de taenia transversalis behouden. Dit gevoegd bij het feit, dat ook bij de jongste larve de zijwand reeds geheel versmolten is met de oorkapsel, geeft alleszins recht tot het besluit, dat ook het dak wel voltooid zal zijn. Bij drie larven, een vlak vóór, de andere in den metamorphosetoestand verkeerend, vertoont de zijwand een beeld, dat zeer veel gelijk op dat van *Rana*, wanneer bij deze de „obere Randspange” ontwikkeld is. Ook het stuk der trabekels tusschen de foramina caroticum en oculomotorium schijnt geresorbeerd te worden. Het vermoeden, boven geuit, als zou de vorming van den wand bij *Rana* niet oorspronkelijk zijn, wordt hierdoor bevestigd. Ik wil er echter uitdrukkelijk de aandacht op vestigen, dat ik dit, vooral met het oog op den ongunstigen toestand dezer exemplaren, niet dan met het grootste voorbehoud mededeel. Bij de oudste dezer drie larven is van de trabekels ongeveer niets meer te zien, terwijl de jongste reeds in het bezit is van het hersenkapsel achter de ethmoidaalplaat.

Als juist kunnen wij niet laten gelden, hetgeen Gaupp reeds in 1893 leerde en in 1905 herhaalde: „Die Bildung des Bodens und der Seitenwand vollzieht sich in ähnlicher Weise wie die Bildung der Ohrkapsel; es entsteht zuerst ein Gerüst, das in grossen Zügen die definitive Form vorzeichnet und sich aus einzelnen Spangen zusammensetzt, welche die Nerven und sonstigen Öffnungen weit umkreisen. Erst später findet eine Einengung dieser Öffnungen von den Rändern her statt” (1905, bl. 727). Zoowel bij *Rana fusca* en *esculenta* als bij *Alytes* wordt elk der foramina in bodem en zijwand gevormd op de vereischte grootte en zij behouden deze, tot zij bij de metamorphose een meerdere of mindere mate van verandering ondergaan; zoo bv. het foramen caroticum in den bodem, het foramen oculomotorium in den zijwand. Een schijnbare uitzondering maakt het foramen cranio-palatinum, dat langwerpiger smal is en eerst

later rond wordt; doch hier ligt de oorzaak in den door het bloedvat uitgeoefenden druk. — Men houde in het oog, dat de openingen in den zijwand er zijn, vóór dat de „Randspange” gevormd is.

### REGIO ETHMOIDALIS.

Als ik iemand en met name Ridewood, van het groote nut, ja zelfs van de onmisbaarheid der „Plattenmodelliermethode” moest overtuigen, dan zou ik hem den raad geven, volgens deze methyleenblauwmethode van die stadiën van *Rana*, waarin het voorste gedeelte van het ethmoidaalskelet zich begint te ontwikkelen, eenige praeparaten te vervaardigen en dan te trachten, zonder gebruik te maken van Ziegler's modellen of van hiernaar ontworpen teekeningen, zich een klaar en helder inzicht te verschaffen van hetgeen hij te zien krijgt. Ik geloof niet, dat er veel tijd zou verloopen, voor hij zijn toevlucht nam tot de gesmade modellen, welker constructie-methode juist door Born werd bedacht, om een voorstelling te kunnen verkrijgen van dezen zoo ingewikkeld samengestelden bouw. Want zelfs met de modellen en teekeningen voor zich, is het aanvankelijk geen lichte taak, de verschillende deelen overeen te brengen, met hetgeen de praeparaten te aanschouwen geven, al beschikt men dan ook over een uitstekenden binocularen mikroskoop.

Het laatste gedeelte der neuskapsel levert geen groote moeilijkheden op. Hier ziet men reeds bij larven van 17 mM. de twee columnae ethmoidales optreden mediaal van de nervi olfactorii en zich over deze heen met den zijwand vereenigen bij larven van 20 en 21 mM. of beter gezegd: het kraakbeen van den zijwand groeit over den nervus olfactorius heen het kraakbeen van de columna ethmoidalis tegemoet. Bij *Rana esculenta* — larve van 32 mM. — bestaat hierover geen twijfel, doch ook bij *Rana fusca* lijkt het mij, naar de grootte en de kleur der cellen te oordeelen, vrij zeker. De twee kolommetjes blijven in het midden nog eenigen tijd van elkaar gescheiden, doch weldra wordt hun top door een uiterst fijn kraakbeenbandje verbonden, zoodat de fenestra praecerebralis nog alleen tusschen hen openblijft — larve van 25 mM. Van de columnae ethmoidales zegt Gaupp, dat de cellen spoedig niet meer te onderscheiden zijn van die van het planum internasale. De tijdsbepaling „bald” laat nogal speling toe, doch wanneer men leest, dat de columnae reeds

aanwezig zijn bij larven van 21 mM., dan is men toch geneigd, dat verschil verdwenen te denken, voordat het ethmoidaalskelet voltooid is: ik kan echter in dit stadium — neusskelet voltooid — in mijn praeparaten, zoowel in doorsneden als in schijfjes, nog een onmiskenbaar verschil waarnemen: eerst als de trabekels zich in het laatste gedeelte van den neus terugvormen tot de dikte van den bodem, is het niet meer zichtbaar. Voordat de fenestra praecerebralis gesloten wordt, begint ook het kapje zich te vormen over het voorste gedeelte der hersenen en is weldra voltooid, zooals we bl. 134 reeds gezien hebben. Met uitzondering van dit kapje, dat door hem eerst na de metamorphose gevonden schijnt te zijn — „Die vordere Fontanelle reicht bis zu dem jetzt auch etwas weiter nach hinten ausgedehnten Dache über dem vordersten Teile des Grosshirns” (1893, bl. 75; Viertes Stadium: junger Frosch von circa 2 cm Länge) — is deze mijne beschrijving eensluidend met de zijne. Met het oog op Born's beschrijving van de praecerebraalplaat<sup>1)</sup> bij *Rana esculenta*, wijst hij er uitdrukkelijk op (1893, bl. 143), dat deze plaat bij *Rana fusca* evenals bij *Pelobates* uit drie deelen saamgesteld is: de twee kolommetjes met even groote kraakbeencellen als de trabekels en een middengedeelte met kleine cellen, welke de fenestra gesloten hebben. Hij vermoedt, dat het door Born onderzochte stadium reeds te oud was, om deze samenstelling waar te nemen. Een verschil tusschen *Rana fusca* en *esculenta* acht hij, hoewel de laatste niet onderzocht werd, onwaarschijnlijk. Wegens de innige verwantschap tusschen beide dieren, ligt het alleszins voor de hand, een dergelijke overeenkomst te veronderstellen. Ik zelf meende deze in toto-praeparaten waar te nemen. Wijl echter de praecerebraalplaat bij *Rana esculenta*, wegens de dikte van het onderliggend planum internasale, zeer lastig waar te nemen is — alleen bij buitengewoon sterk licht (rechtstreeksch zonlicht) slaagde ik er in — nam ik mijn toevlucht tot een middel, dat ik bij *Rana fusca* tot nu toe niet had durven toepassen wegens de geringe grootte der larven en de teerheid van de pas aangelegde deelen van het ethmoidaalskelet, nl. met

1) In navolging van Gaupp noem ik „praecerebraalplaat” (planum praecerebrale) het kraakbeenplaatje tusschen de nervi olfactorii (1905, bl. 729); „ethmoidaalplaat” (planum ethmoidale) daarentegen deze praecerebraalplaat plus het gedeelte van den zijwand, dat, naar het midden ombuigend, de nervi olfactorii zijdelings begrenst (1905, bl. 730).

behulp van een scheermes uit den neus een schijfje te snijden, dat de praecerebraalplaat bevatte. De uitslag overtrof mijn verwachting. Met even gunstigen uitslag werd het daarna toegepast bij *Rana fusca*. Toen het eerste praeparaat gereed was, had ik een duidelijk sprekend voorbeeld voor oogen, hoe voorzichtig men zijn moet, de ontwikkelingstoestanden van één diersoort als geldend te beschouwen voor een andere, ook wanneer deze zoo nauw verwant zijn als *Rana fusca* en *Rana esculenta*. Is het stadium van Born nu werkelijk te oud? Hij zegt, dat het iets jonger is dan het stadium IV van Parker's larve van *Rana temporaria*. Ik heb door vergelijking en met dit vierde stadium van Parker en met Born's beschrijving van *Pelobates*, getracht te achterhalen, hoe ver de larve van *Rana esculenta* in dit stadium ontwikkeld was: volkomen geslaagd ben ik niet; ik vermoed nochtans, dat zij de achterpooten nog miste; bij mijn jongste stadium der grootere larven van *Rana esculenta* zijn deze 1,5 mM. lang. Oogenschijnlijk is deze larve dus iets ouder dan die van Born; wat de ontwikkeling van het skelet betreft, lijkt ze mij echter jonger. Dit zal, na hetgeen wij in de Inleiding gezien hebben en ook Born reeds opgemerkt heeft (bl. 582), wel niet verwonderen.

Uit deze verwijzing van Born naar Parker blijkt wel, dat ook hij volkomen overeenkomst veronderstelde tusschen *Rana esculenta* en *temporaria*, anders toch heeft zij niet veel zin. Het al of niet juiste der figuren van Parker laat ik hier om meermalen genoemde redenen verder buiten beschouwing. Ofschoon het niet gemakkelijk is sommige punten van Born's beschrijving overeen te brengen met hetgeen ik in mijn praeparaten zie — zoo is het mij bv. een raadsel, hoe fig. 18 (pl. 40) verkregen werd — toch is alles in hoofdzaak juist, zooals uit een vergelijking met de volgende korte beschrijving kan blijken. Bij mijn larve van 32 mM. zie ik daar, waar het ongeveer horizontale planum internasale overgaat in het hellend, eenigszins concave vlak van den schedelbodem, een kleine kraakbeenige verhevenheid. Deze zet zich schuin caudaalwaarts naar boven voort in een weefsel, dat nog wel niet kraakbeenig is, maar toch den vorm der kraakbeencellen eenigszins laat herkennen en in zeer geringe mate ook blauw getint is. De vorm van het geheel is reeds duidelijk die van een zandlooper, zooals hij door Born in fig. 18 (pl. 40) wordt afgebeeld. Op deze wijze wordt de nervus olfactorius omgeven door een zeer groote opening, die mediaal



begrensd wordt door den rand van dit zandloopervormig plaatje, lateraal door den proximalen rand van den zijwand. In dit stadium is het planum antorbitale met de hier enkelvoudige opening voor den ramus I trigemini reeds klaar; de bovenrand van den zijwand zet zich nog een eindweegs kraakbeenig voort in het dak van het foramen olfactorium, doch de cellen worden langzamerhand onduidelijker blauw en ongeveer midden boven het foramen is de blauwe kleur verdwenen. Bij larven van 34 en 35 mM. is alles in kraakbeen veranderd: het planum antorbitale heeft zich reeds naar voren omhoog vergroot tot een dak over het laatste gedeelte der neuskapsel — ook het kapje over het voorste gedeelte der hersenen is natuurlijk zichtbaar. De bovenhelft van het middenschot vertoont zich reeds als kraakbeenig T-vormig septum, dat met het dak vergroeid is; de voet der T eindigt halverwege in het tusschenschot, zoodat het bovengedeelte veel verder rostraalwaarts reikt: een duidelijk bewijs, dat het septum zich van boven naar beneden vormt.

Born begint zijn beschrijving aldus: „Aus dieser (planum internasale) erhebt sich dann in den nächsten Schnitten in der Mitte ein Grat . . . der eine Art Septum noch zwischen den hinteren Enden beider Nasenhöhlen bildet” (1876, bl. 605). Bij de verdere beschrijving steunt hij naar allen schijn volkomen op fig. 18, die echter van de ware verhoudingen geen juiste voorstelling geeft. Zooals reeds gezegd is, wordt het foramen olfactorium lateraal begrensd door het voorste gedeelte van den zijwand. Het sagittaalvlak maakt met het vlak van dit foramen een hoek, die naar achter open is, terwijl de kleine hoek, dien het met het vlak van het foramen orbito-nasale maakt, naar voren open is. Ik kan zijn fig. 18 nu eenigermate zoo verklaren, dat de snede den zijwand niet dan even beneden geraakt heeft — het inspringend gedeelte van Born's figuur — en juist door de laterale begrenzing van het foramen orbito-nasale gegaan is, zoodat het planum antorbitale er buiten viel. Maar ook zoo is het niet geheel duidelijk, hoe een dwarsdoorsnede tegelijk het planum praecerebrale en het foramen orbito-nasale kon treffen, daar dit planum tamelijk ver vóór de commissura quadrato-cranialis staat. In elk geval is de laterale begrenzing van het foramen orbito-nasale in Born's figuur veel te smal; hierbij sluit zich nog het geheele planum antorbitale aan. In zijn ontstaan stemt dit laatste volkomen overeen met dat van *Rana fusca* en zoo kan er geen sprake van zijn, dat: „aus dem inneren Teile

des Pterygopalatinbalkens (= commissura quadrato-cranialis anterior) ein gekrümmter, dünner Knorpelstreifen hervorwächst, welcher von aussen den Ramus primus quinti umgibt, und sich mit dem Dache des Ethmoidalschlitzes in Verbindung setzt" (bl. 605). Bezit men enkel praeparaten van *Rana*, dan is het zeer lastig, zich een heldere voorstelling te vormen van dezen „Ethmoidalschlitz" of „schlitzartigen Raum", waarvan Born spreekt bij *Pelobates* en *Rana*; met behulp van *Alytes*-larven is het gemakkelijker, wijl hier tusschen de hersenen en de wanden der schedelholte nog ruimte overblijft, welke bij *Rana* ontbreekt (zie hierover nog bl. 151). Nog minder begrijpelijk is het, wat Born bedoelt met: „Der mittlere Pfeiler wird bedeutend stärker und durchwächst den Raum nach hinten in seiner ganzen Länge" (bl. 609). Is de be teekenis deze, dat de praecerebraalplaat niet zuiver verticaal staat, maar achterover gebogen is en dat nu de kraakbeenvorming beneden begint en zich caudaalwaarts naar boven voortzet, dan kunnen we daarmee vrede hebben, doch niet, indien men het zich moet voorstellen, alsof de sagittale doorsnede caudaalwaarts vergroot wordt. Dit is wel het geval bij *Alytes*, zooals we later zullen zien (bl. 151), doch bij *Rana esculenta* is hiervan geen sprake. Uit den stand op bl. 138 aangegeven, blijkt reeds, dat dit onmogelijk is. Ook wordt het aangetoond door oudere larven, bv. aan het einde der metamorphose, waar geen verschil in lengte of stand met vroeger is waar te nemen. Wel wordt de breedte langzamerhand grooter en groeit ook de zijwand meer mediaalwaarts door, zoodat het beeld der ethmoidaalplaat — zooals zij thans ook bij *Rana esculenta* gevoeglijk kan genoemd worden — bij een larve van 48 mM. tamelijk wel overeenstemt met dat, hetwelk *Rana fusca* na de metamorphose vertoont.

De moeilijkheid, door Gaupp voor het stadium van Born gemaakt, als zou dit te oud zijn, zou ook voor het mijne kunnen gelden, vooral wijl hier het planum antorbitale reeds voltooid is. Dat de praecerebraalplaat niet blauw gekleurd is, zou hieraan kunnen liggen, dat de kleuring niet sterk genoeg geweest, of te sterk uitgetrokken is. Tegen de twee laatste opwerpingen zij echter aanstonds aangevoerd, dat ik de larve eerst in haar geheel en daarna het schijfje nog tweemaal gekleurd heb. Het zou al heel vreemd zijn, dat het planum antorbitale goed blauw is en het planum praecerebrale, dat dan toch veel ouder zijn moest, niet. Overigens,

blauw of niet, de vorm is toch dezelfde als bij de hierop volgende larve van 34 mM., waar het intensief gekleurd is. Neemt men aan, dat in jongere stadiën de toestand dezelfde is als bij *Rana fusca*, dan moet men ook veronderstellen, dat de verdere loop der ontwikkeling bij beide dezelfde is. Bij *Rana fusca* nu ontstaat het septum onmiddellijk na het sluiten der fenestra praecerebralis, terwijl de ontwikkeling hiervan bij *Rana esculenta* nog niet lang begonnen is bij de larve van 40 mM. De praecerebraalplaat is hier echter, om een fenestra bevat te hebben, veel te smal, nl. slechts 143  $\mu$ ; bij een *Rana fusca* van 25 mM. daarentegen is zij, vlak vóór dat de fenestra gesloten wordt, 475  $\mu$  breed en de fenestra zelf 110  $\mu$ . Het klinkt nu toch niet zeer waarschijnlijk, dat de zooveel kleinere *Rana fusca* een breeder planum praecerebrale zou hebben dan de grootere *Rana esculenta*. De onderstelling, dat er reeds resorptie van kraakbeen zou hebben plaats gehad, lijkt mij niet zeer redelijk, wijl bij de larve van 48 mM. de breedte wederom tot 190  $\mu$  is toegenomen.

Er is derhalve geen reden meer, om aan de juistheid van Born's waarneming te twijfelen. Wanneer Gaupp dus zegt: „Von seiner Schilderung des Nasenskeletes weicht die meinige in einigen, namentlich die hinteren Teile der Nasenhöhle betreffenden Punkten ab” (1893, bl. 57), dan ligt dit niet aan een foutieve waarneming van Born, doch hieraan, dat het verschil, door hem tusschen *Pelobates* en *Rana esculenta* gevonden, ook bestaat tusschen deze laatste en *Rana fusca*. Waar de oorzaak van het verschil gezocht moet worden, is moeilijk te gissen.

Bij beide, zoowel bij *Rana fusca* als bij *Rana esculenta* wordt het planum antorbitale gevormd op den hoogen voorrand der commissura quadrato-cranialis anterior. De verhooging van de commissura ontstaat in aansluiting aan de ontwikkeling van den zijwand en strekt zich lateraalwaarts even ver uit als de neuszak, aan welks achterwand zij eenigszins steun biedt. Door haar valt de commissura even mediaal van den processus quadrato-ethmoidalis tamelijk steil naar beneden. Ongeveer op het midden der verhooging begint nu de ontwikkeling van het planum antorbitale; van boven gezien ligt dit begin tamelijk ver van den zijwand verwijderd; beschouwt men echter de verhooging als verdikking van den zijwand, waartoe het ontstaan en het beeld op dwarsdoorsneden alleszins recht geven, dan kan men met Gaupp zeggen, dat het planum ontstaat in den hoek tusschen de commissura quadrato-cranialis anterior en

den zijwand. Volgens hem „folgt die Entstehung der Scheidewand zwischen Orbita und Nasenhöhle chronologisch der Bildung der Praecerebralplatte” — vroeger door hem „Ethmoidalplatte” geheeten — „nach” (1893, bl. 143). Dit moet men echter niet zoo opvatten, alsof dit planum praecerebrale gereed is, alvorens de ontwikkeling van het planum antorbitale begint; want zoodra de nervus olfactorius overgroeid is, begint het kraakbeen zich op den voorrand der commissura te ontwikkelen en de fenestra praecerebralis is nog niet dicht, of het planum antorbitale is voltooid, uitgezonderd het foramen orbito-nasale, welks bovenrand nog gevormd moet worden, zoo bv. bij een larve van 25 mM. Bij *Rana esculenta* is, zooals we gezien hebben, het planum praecerebrale nog niet volkomen kraakbeenig, als het planum antorbitale reeds zijn volle ontwikkeling bereikt heeft. Splitst de ramus I trigemini zich in twee takken, voordat hij het foramen orbito-nasale binnentreedt, dan krijgt ook de buitenste tak: de ramus externus narium, een afzonderlijke, meer lateraal gelegen opening. Dit is echter niet altijd het geval; zoo bv. vinden wij bij de *Rana esculenta*-larve van 48 mM. de twee takken reeds caudaal van het planum antorbitale gescheiden; rechts treden ze door éénzelfde opening binnen, links door twee afzonderlijke. Ook op hun verderen loop zijn beide, herkenbaar als zij zijn aan hun groenachtige kleur, zeer gemakkelijk te volgen, evenals het bloedvat, dat tegelijk met den ramus septi narium in de neusholte aankomt. Soms liggen er drie openingen naast elkaar; door het meest lateraal gelegene gaat een tweede bloedvat naar binnen — *Rana fusca*-larve van 26 mM. (ditzelfde verschijnsel komt ook voor bij *Molge*). Ook hierop derhalve dat „der Ramus externus narium die Nasenhöhle betritt, entweder schon durch ein besonderes Foramen, oder sich erst im hintersten Abschnitte der Nasenhöhle vom Ramus septi abzweigt” (1893, bl. 66), komen uitzonderingen voor, althans bij *Rana esculenta*; bij *Rana fusca* kan ik de zenuwen niet voldoende waarnemen.

Wanneer het planum antorbitale even hoog geworden is als de zijwand, die, zooals uit de kleine cellen blijkt, kort voor het tot stand komen van het foramen olfactorium nog sterk naar boven gegroeid is, dan zendt het van den bovenrand uit, een klein spangetje mediaalwaarts over den ramus I trigemini heen en verbindt zich met den zijwand. Een uitgroeien van dezen naar buiten, zooals Gaupp de vorming van het foramen orbito-nasale beschrijft, heb

ik nergens waargenomen. Thans vormt zich ook het dak over het laatste gedeelte der neuskapsel („Choanen-Blindsack”, Gaupp). Het begint in den hoek tusschen zijwand en planum antorbitale, groeit rostraal- en tevens mediaalwaarts uit den bovenrand van het laatste en den naar het midden omgebogen voorrand van den zijwand. Het lijkt, alsof het reeds vergroeid is met het horizontale been van het septum, voordat het zich verbindt met den voorrand van het dak van den nervus olfactorius. Doch eer de ontwikkeling zoo ver gevorderd is, zoodra nl. het foramen orbitale is overbrugd, zien we ook in het voorste gedeelte der neuskapsel kraakbeen optreden en wel in drie afzonderlijke kernen. De meest caudale en dorsale is een smal plaatje, gelegen achter de uitwendige neusopening en van buiten achter naar binnen voor gericht: de cartilago obliqua. Hierop volgt meer naar voren en dieper gelegen, ongeveer boven den buitenrand van het cornu trabeculae, een tweede stukje; en eindelijk het diepst, het verst naar voren en het meest lateraal, de derde, lateraal van den buitenrand van het cornu en slechts weinig hooger. Naar ligging en vorm, in verband met een iets verder ontwikkeld stadium, te oordeelen, zijn de twee laatste resp. de cartilago alaris en het laterale naar beneden ombuigende gedeelte van den voorwand van het cavum medium. Daar deze twee stukjes echter tamelijk klein en de vliezige neusruimten niet te onderscheiden zijn, kan ik hun beteekenis niet voldoende vaststellen; doorsneden van een overeenkomstig stadium bevestigen mijn vermoeden wel, maar verheffen het niet tot zekerheid. Terwijl deze kernen zich verder ontwikkelen, breidt ook het dak zich buitengewoon snel over de neuskapsel uit. In het caudale gedeelte, zoover als het planum internasale naar voren reikt, vergroeit het met het septum, doch laat dit daarna in ontwikkeling achter. Het vereenigt zich met de inmiddels gereedgekomen wanden der voorste neusholten en met de cartilago obliqua — deze laatste verbinding is dan echter nog zeer zwak — als de bovenrand van het septum met een ternauwernood kraakbeenigen, korten uitwas boven het planum internasale uitsteekt. Door verderen voorwaartschen groei van septum en dak wordt de overkapping weldra voltooid, zoodat bij een volgend stadium, waarbij behalve in de infrarostralia nog geen spoor van metamorphose in het chondrocranium — ook niet in het hyobranchiaalskelet — te herkennen valt, het geheele

ethmoidaalskelet in hoofdzaak aanwezig is — bodem en andere deelen, die met het verdwijnen der cornua trabecularum samenhangen, uitgezonderd. Het voornaamste punt, waarin ik van Gaupp afwijk, is de tijd der ontwikkeling. Van dezen toch zegt hij: „Solche (d. i. die ersten Spuren von dem Auftreten des Nasenskeletes) treten erst auf, wenn schon hier und da am Knorpelschädel Erscheinungen der beginnenden Metamorphose sich geltend machen” (1893, bl. 142). Ditzelfde geldt voor den tijd van het ontstaan van planum antorbitale en dak. Dit laatste ontwikkelt zich, volgens hem, tegelijk met het eerste uit het voorste gedeelte van den zijwand, terwijl volgens mijn waarnemingen het dak eerst ontstaat, als het planum gereed is en, gedeeltelijk althans, uitgroeit van het planum. Niet in allen deele ook is juist, hetgeen hij zegt van het septum, als zou de dwarsbalk van de T onafhankelijk van het verticaal gedeelte kraakbeenig worden en daarna links en rechts ermede versmelten: „Die Verknorpelung schreitet in den 3 Schenkeln des T gesondert von hinten nach vorn vor (wobei das Septum den beiden Decken etwas vorausgeht), allerdings tritt sehr bald auch die knorpelige Verschmelzung ein” (1903, bl. 731). Bij mijn larven is de vorm der T kraakbeenig, voordat het dak beiderzijds met het horizontale been versmelt. Naast het septum is het dak dikker dan meer lateraal, ongeveer even dik als het verticale been. Dit dikteverschil bestaat niet enkel vooraan, waar de binnenwand van het cavum superius met het septum versmelt, maar ook meer caudaalwaarts, tot aan het planum praecerebrale toe. De vorming van het kraakbeenig septum wordt zeer juist weergegeven door Born: „Das Septum verknorpelt bald, dem senkrechten Bandstreifen entlang... und verlängert sich zugleich an seinem obern Rande in horizontaler Richtung... so dass es auf dem Durchschnitte eine T-förmige Figur bildet” (1876, bl. 609). Ook hetgeen hij er bijvoegt, na de versmelting van den binnenwand van het cavum superius met het septum beschreven te hebben nl. „Gleichzeitig wächst die Decke des Ethmoidalraums nach vorn aus, und verschmilzt ohne Grenze mit der eigenen knorpeligen Decke der Nase” (bl. 610), kan ik zeer goed in overeenstemming brengen met mijn waarnemingen. Zoo hij *Rana fusca* beschreef, zou deze beschrijving niet de werkelijkheid weergeven, doch aan een overeenkomstig stadium van *Rana esculenta* vind ik inderdaad, dat hier het dak van het cavum superius reeds

kraakbeenig is, voordat het kraakbeen, boven de enkelvoudige neusholte gevormd, het voorste gedeelte bereikt heeft. De binnenwand van het cavum superius groeit bij beide *Rana*-soorten van voor buiten naar achter binnen en versmelt dan met het septum, zoodat vooraan aanvankelijk een aanzienlijke ruimte tusschen dezen binnenwand en het septum openblijft. Evenmin als ik heeft Gaupp bij *Rana fusca* gevonden, dat het dak van voor naar achter groeit. Ik geloof echter niet, dat zulks aan het onderzoek zelf ligt, daar uit de bevinding van Born en mij bij *Rana esculenta* volgt, dat we in dit opzicht wel degelijk een verschil tusschen de twee soorten voor ons hebben. Daar ik van *Rana esculenta* in dit stadium slechts een paar larven onderzocht heb, is het niet zoo'n „grosse Glückssache, die kritischen Stadien zu treffen” (1893, bl. 150). Was de loop der ontwikkeling bij beide dezelfde, dan had Gaupp zulks — ik twijfel er niet aan — bij het groote aantal onderzochte larven zeker gevonden.

De cartilago praenasalis inferior lateralis ontstaat volgens Gaupp als voortzetting van de „laterale Randleiste”. „Während sie (die Randleiste) hinten dem Trabekelhorn seitlich ansitzt, wendet sie sich weiter vorn mehr auf die Oberfläche des letzteren und begleitet dasselbe in dieser Lage sogar als rundlicher Streifen bis nahe an das vordere Ende...; das ventralwärts verdrängte Trabekelhorn geht zu Grunde und damit wird sogleich der vorderste Teil der „lateralen Randleiste”, der seiner Oberfläche auflag, als Cartilago praenasalis inferior lateralis frei” (1905, bl. 731). Volgens Born daarentegen ontstaat zij bij *Rana esculenta* onafhankelijk en versmelt eerst later ermee: „Ausser dem vorderen Fortsatze... entwickelt sich jetzt vor ihm in dem Perichondrium dicht auf der Trabekeloberfläche ein feiner junger Knorpelbelag, der in direkter Verlängerung des oben erwähnten neugebildeten knorpeligen Bodens der Nase liegt, aber jetzt noch nicht mit diesem zusammenhängt” \* (1876, bl. 610). Ik vind hetzelfde bij *Rana fusca* — larve van 30 mM. — waar het kraakbeen in de cornua trabecularum begint te verworden. Tusschen den voorrand van de „Randleiste” en de nog pas aangelegde cartilago praenasalis inferior is een plek, waar de kleine cellen ontbreken: een bewijs, dat de cartilago onafhankelijk ontstaat. Wat de ontwikkeling van de overige deelen van het ethmoïdaalskelet betreft, vind ik geen afwijkingen meer; alleen moet ik nog een kleine uitzondering

maken omtrent den tijd van het ontstaan der crista subnasalis. Wanneer *Rana* het landleven begint „wird für sie (Glandula intermaxillaris) eine besondere subnasale Fortsetzung des Cavum prae-nasale geschaffen durch die Crista subnasalis, die demnach eine sehr späte Bildung darstellt” (1893, bl. 154). En bij de beschrijving van het vierde stadium — jong kikkertje van 2 cM. — heet het: „Nur eine vorher nicht vorhanden gewesene\* Fortsatz-Bildung muss Erwähnung finden, die aussen am Boden der Nasenhöhle, in dessen vordersten Teile, aufgetreten ist. Der Fortsatz oder richtiger die Leiste, entsteht... ziemlich spät, erst nach der Metamorphose” (1893, bl. 76) De beschrijving van vorm en ligging laat niets te wenschen over, maar de tijd der ontwikkeling is te laat opgegeven. Born geeft dien niet nader aan, toch is het begin van de crista te zien in fig. 16, dwarsdoorsnede van een *Rana esculenta*, die één voorpoot vrij had; we zouden dus mogen veronderstellen, dat zij, de crista, reeds vóór het einde der metamorphose gereed was. Ik geloof echter, dat het kraakbeenstukje door Born hier met Ok aangeduid (= Oberkieferfortsatz, zooals hij de crista subnasalis noemt), niet het begin is van de crista, maar het begin van den zijwand van het cavum inferius, zooals bij het beschouwen der figuur duidelijk blijkt. Dit stukje toch gaat uit van den bodem van het cavum medium, terwijl de crista ontspringt uit dien van het cavum inferius. In mijn praeparaten van *Rana esculenta* bestaat er omtrent dit punt niet de minste twijfel: bij een larve van 43 mM., welke nog in het begin der metamorphose verkeert — in alle kieuwbogen is nog kraakbeen aanwezig en het palatoquadratum is bij de oorkapsel geplooid — heeft zij den door Gaupp beschreven vorm. Hetzelfde vinden we bij een larve van *Rana fusca* van 22 mM., die slechts een weinig verder in de metamorphose gevorderd is dan de zoeven genoemde *Rana esculenta* — ook hier zijn nog in elken kieuwboog kraakbeencellen te vinden, doch flauwer gekleurd; de plooi in het palatoquadratum is eveneens nog voorhanden. Wanneer de crista bij beide *Rana*-soorten aangelegd wordt, kan ik niet zien; daarvoor zouden van een iets jonger stadium gehalveerde praeparaten of doorsneden gemaakt moeten worden.

Bij de degeneratie der cornua trabecularum, nam Gaupp het eigenaardig verschijnsel waar, dat de intercellulaire stof zich niet meer kleurde, zoodat het leek, alsof zij in hun geheel zouden



verdwijnen, hetgeen zich ook aan de trabekels zelf bij de ethmoïdaalplaat vertoonde. Bij de regeneratie kleurt zich het gedeelte, dat behouden blijft, weer intensief. Ik kan deze bevinding volkomen bevestigen en er nog bijvoegen, dat de trabekels ook in de regio orbitalis deze eigenschap bezitten. Het verschil in kleurbaarheid tusschen het jong gevormde kraakbeen en dat van de trabekels blijft zeer lang bestaan, zoodat men nog geruimen tijd na de metamorphose, bij kleuring zoowel met methyleen- als met victoria-blauw, onmiddellijk behalve aan de grootte der cellen, aan de kleur zien kan, welk gedeelte van den neusbodem afkomstig is van de trabekels, welk van het nieuwe kraakbeen. Heeft men zoo sterk gekleurd en zoo weinig uitgetrokken, dat beide partijen er even blauw uitzien, dan zijn toch de grenslijnen in dat geval nog lichter gekleurd.

Zooals uit fig. 8 blijkt, wijken van af het planum internasale de cornua trabecularum bij *Alytes* niet noemenswaard uiteen, maar blijven ongeveer evenwijdig aan elkaar tot bij de suprarostalia. Bij *Pelobates* vond Born tengevolge van de veel sterker ontwikkelde cornua, groot verschil tusschen dit dier en *Rana esculenta* in de vorming van het ethmoïdaalskelet. Dit betrof vooral het septum. Bij *Alytes* kunnen we dus moeilijk iets anders verwachten. Evenals bij *Pelobates* is ook bij *Alytes* de larve naar verhouding grooter dan het volwassen dier: terwijl dit hoogstens 45 tot 50 mM. lang wordt, vinden we larven tot een lengte van 75 mM. — staart natuurlijk meegerekend. Bij *Alytes* zullen we dus bevestigd vinden: „Je grösser die Larve zum ausgebildeten Tiere wird, um so auffälliger wird das Missverhältnis zwischen der Grösse der specifischen Larvenwerkzeuge und den inzwischen sich ausbildenden Organen der definitiven Form” (Born, 1876, bl. 634). Vorm en dikte der trabekels zijn bij *Alytes* tamelijk wel gelijk aan die bij *Pelobates*. Te verwonderen is het dus allerminst, als we een groote overeenstemming vinden. Gelijk we echter reeds meermalen ondervonden hebben, stelt ook bij den neus het niet te bleeken pigment de observatie een noodlottige hindernis in den weg. Onder het kraakbeen van de kapsel ligt zulk een dichte en dikke laag van pigmentcellen, dat geen enkele kraakbeencil te onderscheiden valt. Bij de met geweld gebleekte larve kleurde het kraakbeen zich niet voldoende. Het spreekt dus van zelf, dat ik geen volledige beschrijving geven kan: slechts enkele, ofschoon tamelijk belang-

rijke bijzonderheden zijn aan toto-praeparaten waar te nemen. Op doorsneden is het pigment natuurlijk geen beletsel; deze heb ik echter alleen laten vervaardigen van twee larven, één van 50 mM. — achterpooten 3, staart 28 mM. — vóór de metamorphose, de andere van 53 mM. — staart 31, achterpooten 19 mM. — in de metamorphose. Gemakshalve zal ik deze in het vervolg aanduiden met A en B. Bij larven in het laatste stadium doet zich echter weer een ander nadeel gevoelen, dat nl. het reeds voor eenigen tijd gevormde kraakbeen zich niet sterk wil kleuren, of althans de kleurstof weer gemakkelijk verliest. Al kan men dan ook het kraakbeen nog herkennen, in vele gevallen is het toch lastig met zekerheid te beslissen.

Bij de kleinste larve zijn het cavum internasale en cerebrale reeds door het planum praecerebrale van elkaar gescheiden. Dit heeft zich over den nervus olfactorius heen vereenigd met den voorrand van den zijwand, zoodat er reeds foramina olfactoria aanwezig zijn. Het dak over den nervus olfactorius zet zich als verhooging van den zijwand caudaalwaarts voort, totdat het overgaat in de taenia tecti transversalis. De zijwand zelf bestaat zoodoende uit een verticaal dikker en een schuin mediaalwaarts omgebogen dunner gedeelte. De ramus orbito-nasalis trigemini splitst zich reeds vóór het eindpunt van den processus pseudo-pterygoideus in den ramus septi narium en den ramus externus, die tamelijk ver uiteenwijken. De eerste loopt dicht lang de grens van het verticale en schuine deel van den zijwand. Te beginnen bij de commissura quadrato-cranialis anterior, wordt deze wand naar voren toe dikker, zoodat de ramus septi er boven op komt te liggen, buigt dan met een dun plaatje tevens mediaalwaarts naar boven om en vereenigt zich met den medialen rand van het schuine deel. Op deze wijze wordt er voor dien zenuwtak geen eigenlijk foramen orbito-nasale gevormd, doch een kanaal, dat bij de metamorphoseerende larve, waarvan in fig. 28 het hyobranchiaalskelet is afgebeeld, een lengte heeft van 550  $\mu$ . Op de vorming van deze omsluiting van den ramus septi narium zou men bijna kunnen toepassen de beschrijving door Born bij *Rana esculenta* gegeven: „Noch vor dem Ende der Choane wächst aus dem inneren Teile des Pterygoplatinbalkens (= commissura quadrato-cranialis) ein gekrümmter dünner Knorpelstreifen hervor, welcher von aussen den ramus primus quinti umgibt und sich mit dem Dache des Ethmoidal-

schlitzes in Verbindung setzt" (1876, bl. 605). Kan eenzelfde toestand bij *Pelobates* als hier bij *Alytes* hem ook verleid hebben tot zijn verklaring van het beeld bij *Rana*? Hoe het foramen orbito-nasale bij *Pelobates* tot stand komt, geeft Born niet nader aan; een besliste uitspraak hierover moet dus achterwege blijven.

Langs den zijwand geeft  $550\mu$  natuurlijk ook de dikte aan van het planum antorbitale, evenals bij *Rana* boven den voorrand van de commissura quadrato-cranialis gelegen. De eerste wording van dit planum heb ik niet kunnen waarnemen; het is dus mogelijk, dat het begint als verdikking van den zijwand in den hoek tusschen dezen en de commissura; zeker is echter, dat het niet als bij *Rana* langs den geheelen dorsalen rand der commissura naar boven groeit. De bovenrand toch van den verticalen zijwand zet zich als een processus lateraalwaarts voort, welke achter de neuskapsel om naar voren buigt en door een groote ruimte gescheiden blijft van de commissura. Aan een schijfjespraeparaat is dit misschien nog wel zoo duidelijk als op doorsneden. Later groeit hij van boven naar beneden tot aan de commissura, een stevigen achterwand leverend voor de neuskapsel, zooals bij de larve van 53 mM. (B), waar deze achterwand reeds voltooid is, nog zeer scherp in doorsneden uitkomt door het verschil in kleur en grootte der cellen. Naar voren ontwikkelt hij den processus maxillaris anterior, naar achter den processus maxillaris posterior, welke laatste bij de larve van fig. 28, evenals bij *Rana*, met den inmiddels zich vormenden processus pterygoideus van het palatoquadratum versmelt. De ramus externus wordt bij dezen groei in een kanaal, waardoor hij den neus binnentreedt, opgesloten, geeft echter in het kanaal zelf een laterale zijtak af, die wederom door een kanaal naar buiten treedt.

Over het cavum posterius heen zet de achterwand zich rostro-mediaalwaarts voort en versmelt hier met het korte horizontale been van het T-vormige septum, zoo men althans nog van T-vorm spreken mag bij de sterke breedte van het verticale been. Hoe deze T-vorm tot stand komt, is mij niet duidelijk geworden. Bij de larve van 50 mM. (A) vind ik halverwege de apertura externa een smal, dun kraakbeenplaatje, dat hier vrij is van den bovenrand der cornua, verder naar achter hem nadert, ermede vergroeit en overgaat in het dak van den nervus olfactorius. Bij de jongste larve zijn, zooals boven gezegd werd, het cavum cerebrale en internasale reeds van elkander afgesloten. De mediale benedenranden van de cornua

zijn over een korten afstand met elkaar verbonden door een dunnen naar boven concaven band van kraakbeen, die voor het cavum internasale, welks wanden de dikte der cornua zelf zijn, een bodem vormt. Deze bodem wordt langzamerhand grooter en is duidelijk kraakbeenig tot even voorbij de zijdelingsche verbreding der cornua (fig. 8), welke het voorste gedeelte der neuskapsel draagt en waaraan het ligamentum quadrato-ethmoidale verbonden is — bij de larve van 50 mM. (A) tot aan het punt, waar de neus begint (in dit stadium bestaat er nog geen cavum medium en inferius). Hij eindigt toegespitst en de voortzetting ervan in een niet-kraakbeenige, op doorsnee elliptische streng, kan men tot aan het einde der cornua volgen. Het lijdt geen twijfel, dat we in dezen bodem het homologon te zien hebben van het ligamentum intertrabeculare inferius (Gaupp), „ein dünnes, aber straff gespanntes elastisches Ligament, das die unteren inneren Ränder beider Trabekeln verbindet” (Born, 1876, bl. 600). Evenmin als bij *Rana* schijnt hierin bij *Pelobates* kraakbeen voor te komen. Ook het ligamentum intertrabeculare superius is vervangen door kraakbeen. Dit is dus bij *Alytes* geheel iets anders dan de „Pigmentzellenzug, welcher nichts weiter ist als ein Teil der grossen ausgedehnten Lage von Pigmentzellen, die in allen Regionen des Kopfes das subcutane Schleimgewebe der Rücken- und Seitenfläche nach innen zu abgrenzt” (Gaupp, 1893, bl. 147). Boven over de verbinding van de bovenranden der cornua loopt „ein lockerer spindelzellenhaltiger Bindgewebszug (Born), waarop onmiddellijk de pigmentcellenlaag volgt. Ongeveer hetzelfde beeld als Born ons te zien geeft in fig. 9, vind ik bij *Alytes* — het cavum internasale is onder en boven afgesloten door kraakbeen. Tenzij derhalve een nieuw onderzoek Born's beschrijving bevestige, ben ik niet geneigd aan te nemen, dat het ligamentum superius, l. o., in zijn fig. 9 hetzelfde is als in zijn figuren 7 en 8.

Op deze wijze zijn de cornua dorsaal verbonden tot aan het transversaal vlak, gelegd door den voorwand der apertura externa narium. Of er in het planum praecerebrale oorspronkelijk een fenestra voorkomt, weet ik niet; doch in alle stadiën van den aanvang der metamorfose verheft zich op het planum internasale een breede wal, welke door de lichtere kleur zijn later ontstaan doet kennen. Hij eindigt caudaal wigvormig en strekt zich uit tusschen de twee transversale vlakken, welke door den voor-

rand van de foramina orbito-nasalia en van den processus muscularis gaan. Over de verdere ontwikkeling hiervan en het opvullen van het cavum internasale heb ik geen voldoende zekerheid kunnen verkrijgen. Ook wat de ontwikkeling van het voorste gedeelte van den neus betreft, onthoud ik mij van verdere mededeeling; dit slechts wil ik er bijvoegen, dat zij in hoofdzaak plaats heeft als bij *Pelobates*; zoo bv. zien we ook bij *Alytes*: „dass die frühere Decke der Nase zur Scheidewand zwischen den oberen Blindsäcken wird” (1876, bl. 616). Afgaande op de doorsneden van de larve van 53 mM. (B), vormt het dak achter de apertura externa een aaneengesloten geheel, zonder spleet tusschen cartilago obliqua en planum antorbitale.

De hersenen vullen de schedelholte niet volkomen. Gedeeltelijk is dit een gevolg van de samentrekking, door het fixeeren veroorzaakt, maar er is ook een andere reden; immers tusschen de hersenen en den wand bevindt zich nog een weefsel, dat de ruimte althans voor een deel opvult. Ook vóór de hersenen blijft een ledige ruimte en wijl de schedelholte eenigszins spits naar voren uitloopt, hebben de nervi olfactorii een aanzienlijke lengte, gerekend van de hersenen tot aan het foramen olfactorium. Houdt men dit voor oogen, dan wordt de passage van Born over den „Ethmoidalschlitz” begrijpelijker: „Der vorderste Teil des Schädels, welcher das Rhinencephalon enthält, ist jetzt nicht durch eine frontal gestellte Knorpelplatte verschlossen, die von den Olfactoriuskanälen durchbohrt ist wie späterhin, sondern von dem Knorpelring aus, der die Lobi olfactorii umschliesst, setzt sich der Boden und das Dach weiter nach vorn fort, so dass zwischen diesen ein nach beiden Seiten freier, schlitzartiger Raum entsteht, der in direkter Verlängerung der Schädelhöhle liegt: ausgefüllt ist dieser Raum durch embryonales Schleimgewebe. Zwischen den Rändern des Daches und des Bodens läuft der Riechnerv; aussen neben dem Dache der Gesichtsast des Trigemini” (1876, bl. 600). De moeilijkheden, welke ook dan nog blijven bestaan en vergroot worden door de beschrijving bij *Rana esculenta*, waar een dergelijke ledige ruimte niet gevonden wordt (zie bl. 140), kunnen hierdoor verklaard worden, dat de beschrijving gegeven werd of wel alleen naar doorsneden, of wel alleen naar een model van het voorste gedeelte des schedels.

Zeer merkwaardig is het, dat de ruimte tijdens de metamorfose verdwijnt; de straks genoemde wal groeit caudaalwaarts tusschen

de nervi olfactorii in; de wanden verdikken zich aan de binnenzijde door een verandering van het „embryonales Schleimgewebe”, waarmee „dieser Raum ausgefüllt ist” in kraakbeen, zoodat de hersenen dan overal vlak tegen hen aanliggen; de nervi olfactorii zijn eng opgesloten in lange kanalen. Deze verdikking komt zeer scherp uit op doorsneden, wijl de oorspronkelijke wand bijna niet, het later ontstane binnen- en buitengedeelte daarentegen zeer sterk blauw gekleurd is; bij toto-praeparaten springt dit verschil minder in het oog, hoewel toch ook nog goed waarneembaar.

## Splanchnocranium.

Behalve het hyobranchiaalskelet vallen hieronder het palatoquadratum met het Meckel's kraakbeen en de infrarostralia. Zooals we zullen zien, behooren de suprarostralia genetisch bij de cornua trabecularum, derhalve bij het neurocranium; toch worden zij in navolging van Gaupp hier behandeld, wijl zij physiologisch één geheel vormen met de infrarostralia en met deze gerekend worden bij de praeorale deelen van het skelet.

### SUPRAROSTRALIA.

Dat het laterale, ongeveer overlans gerichte gedeelte het eerst kraakbeenig wordt, daarna het mediale, breedere, dwarse is zonder uitzondering door alle onderzoekers waargenomen. In het eerste stadium van Gaupp, waarin de oorkapsel reeds gedeeltelijk kraakbeenig is, zijn volgens hem de twee helften nog niet met elkaar versmolten. Bij mijn larven in dit stadium is zulks wel het geval, bij enkele zelfs dan reeds, als het kraakbeen aan de oorkapsel pas optreedt. De hoornplaat, welke volgens Gaupp in genoemd stadium ook nog uit twee gescheiden helften bestaat, vind ik reeds geruimen tijd vóór de vereeniging der suprarostralia tot een ongepaard geheel vergroeid, zoodat ik nergens iets van een gepaarden aanleg kan vaststellen. Dat *Rana esculenta* het ook hier wederom van *Rana fusca* wint, spreekt van zelf: reeds vóór dat een enkele kraakbeencil aan de oorkapsel verschijnt, zijn de helften door een smal strookje kraakbeen, uitgaande van den benedenrand, onderling verbonden; zoo bv. reeds bij een larve van 8,5 mM. Bij een andere van 7 mM. is het verbindingsstrookje

wel zichtbaar, maar toch geloof ik niet, dat hier de cellen al kraakbeenig zijn. Ook bij *Pelobates* en *Hyla* schijnt deze verbinding vroeger tot stand te komen dan bij *Rana fusca*, wijl Stöhr dit als een bijzonder verschil aanhaalt tusschen deze twee en *Rana fusca* (1881, bl. 89). Bij *Rana* werd zij door hem niet waargenomen, hetgeen echter alleen hieraan ligt, dat zijn onderzoek tot jonge larven beperkt bleef. Een eigenaardigheid, tot nu toe bij geen van beide, naar het schijnt, waargenomen, hoewel ze toch in alle stadiën voorkomt, zijn twee kleine openingen in het bredere gedeelte, dicht naast den inham (fig. 12), waardoor bloedvaten naar buiten treden. Bij toto-praeparaten aanstonds in het oog vallend, zijn ze toch ook op dwarsdoorsneden niet moeilijk te vinden. Dat zelfs Gaupp ze niet gezien heeft, kan ik alleen verklaren door de geringe grootte, welke door het bloedvat geheel gevuld wordt en de niet-karakteristieke kraakbeenkleuring. De kraakbeenvorming schrijdt in het breede gedeelte van beneden naar boven voort, zoodat de opening dorsaal het laatst gesloten wordt. Bij uitzondering is er slechts een. Behalve deze twee kleine, komen er bij *Rana esculenta* nog twee grootere bij, meer lateraal gelegen (fig. 11); dit zijn echter geen eigenlijke openingen, maar open plekken in het kraakbeen, door een vlies gesloten, evenals het mediaal gelegene. Dit laatste is blijkbaar een overblijfsel van den inham, welke bij *Rana fusca* steeds tot bijna aan den benedenrand doorloopt (fig. 12), bij *Rana esculenta* slechts zelden volkomen is en soms — ook reeds bij zeer kleine larven — geheel en al verdwijnt. De kleine inham, welke in fig. 11 nog aanwezig is, wordt in enkele gevallen door een vereeniging der beide bovenranden tot een tweede mediale open plek in het kraakbeen. Deze openingen en open plekken zijn bij een paar Ranidae ook door Parker waargenomen, beschreven en afgebeeld. Zoo bv. bij *Rana clamata*: „Towards the sides there is a small fenestra, which is the beginning of a new division” (1880<sup>a</sup>, bl. 22; pl. 2, fig. 5 en 6), waar blijkbaar de twee openingen voor het bloedvat zijn aangegeven en bij *Rana pipiens*, waar de twee laterale open plekken en één opening voor het bloedvat voorkomen. „The two upper labials are but little united at the middle and each has a fenestra in it; on the right side there is a lesser hole” (1880<sup>a</sup>, bl. 24; pl. 3, fig. 1 en 3), terwijl in fig. 4 en pl. 9, fig. 1, nog een mediale opening beneden gezien wordt. Parker beschouwt ze als het begin van een nieuwe

splitsing in de suprarostalia, vindt ze echter bij een ouder stadium van *Rana clamata* verdwenen: „The great upper labial has lost the fenestrae, that showed signs of division, right and left, and is now, more than ever, one large saddle-like plate” (bl. 29). Bij *Rana pipiens* wordt de splitsing doorgevoerd: „These (the upper labials) however, are seen to be breaking up into an inner and an outer pair: these will disappear” (bl. 31). In hoeverre dit uiteenvallen in twee helften aan de werkelijkheid beantwoordt, is natuurlijk zonder nader onderzoek dezer Ranidae moeilijk uit te maken. Dat wij er echter geen groot vertrouwen in mogen stellen, blijkt hieruit, dat Parker bij *Rana temporaria* de suprarostalia — ook bij de oudste larven — steeds als onverbonden beschrijft en afbeeldt, de cartilago praenasalis superior laat ontstaan uit het suprarostrale en de cartilago praenasalis inferior uit het cornu trabeculae, waarvan de onjuistheid reeds door Gaupp is aangetoond. Met volle recht maakt hij over deze stukken de opmerking: „In den Parker'schen Arbeiten bilden die „Oberlippenknorpel” einen wunden Punkt” (1893, bl. 141). De bevinding van Born, dat „bei *Pelobates* in der Tat zwei getrennte Oberlippenknorpel vorhanden sind” (1876, bl. 600), lijkt mij niet zeer waarschijnlijk; ik vermoed, dat zij hier evenals bij *Alytes* door een smal kraakbeenig bandje met elkaar vereenigd zijn.

Volgens mij zijn deze laterale open plekken en de foramina voor de bloedvaten evenzeer resten van tijdens de phylogenese verloren gegane scheidingen, als de mediale open plek bij *Rana esculenta* een overblijfsel is van den medialen inham bij *Rana fusca*. Een mijns inziens duidelijk bewijs hiervoor vinden we in de suprarostalia van *Alytes* (fig. 10). Over de wijze van ontstaan, of nl. elk van beide afzonderlijk kraakbeenig wordt aangelegd en er daarna in het midden versmelting plaats heeft, leeren mijn praeparaten niets, wijl bij de jongste larve de vorm in elk opzicht gelijk is aan den in fig. 10 afgebeelden. Het middengedeelte bestaat uit twee spangetjes, die van denzelfden vorm en dikte zijn als de in hun verlengde gelegen cornua en door eenzelfde inham van elkaar gescheiden zijn als bij *Rana fusca*. Een geleding tusschen deze spangetjes en de cornua bestaat niet, maar toch zijn ze bij\* door een uiterst dun laagje niet-kraakbeenig weefsel (bindweefsel) verbonden, waardoor een beweging ten opzichte van elkaar mogelijk is, zooals men zelfs aan den gefixeerden schedel nog kan waarnemen. Het laterale gedeelte is een caudaal gevorkte vleugel, door een groote



open ruimte van het mediale spangetje gescheiden; aan de beenen der vork zijn de spieren vastgehecht. Door een kraakbeenige vereeniging der verschillende deelen in meerdere of mindere mate, worden hiervan de suprarostalia der Ranidae zeer gemakkelijk afgeleid. Het spreekt van zelf, dat er voor de bloedvaten openingen moesten blijven. Waarom echter bij *Rana esculenta* de groote open plekken lateraal blijven bestaan en de middelste scheiding verdwijnt, terwijl deze bij *Rana fusca* onaangetast wordt gelaten, is mij niet duidelijk. Mochten we Parker's figuren als betrouwbaar beschouwen, dan zouden de suprarostalia van *Calyptocephalus* (Parker, 1880<sup>a</sup>, bl. 9) zich zeer nauw bij die van *Alytes* aansluiten. Ook hier bestaan zij uit twee mediale spangen en een zijstuk, dat caudaal wel niet gevorkt is, maar overigens op dezelfde wijze als bij *Alytes* door een tusschenruimte van het mediale gedeelte gescheiden is. De verbinding van de mediale spangen met de cornua trabecularum lijkt ook dezelfde, doch aan den benedenrand zijn ze los van elkaar; dit zal echter wel een waarnemingsfout zijn. De cornua loopen niet evenwijdig aan elkaar, maar wijken lateraalwaarts uiteen, zoodat de stand meer op dien van *Rana* gelijkt. Andere overeenkomstige figuren van Parker laat ik om begrijpelijke redenen verder buiten beschouwing. Te oordeelen naar de figuren van Goette (1875, bv. pl. 18, fig. 324), stemmen ook de suprarostalia van *Bombinator* tamelijk wel overeen met die van *Alytes*; zij naderen echter nog meer tot die van *Rana*, vooral wat het laterale gedeelte betreft („Oberkieferknorpel” van Goette, bl. 649), terwijl het middengedeelte in het verlengde van de cornua ligt. Dat hij homocontinuïteit tusschen de cornua en dit middengedeelte waarneemt en beschrijft, is licht verklaarbaar. De suprarostalia van *Pelobates* daarentegen (= *Bombinator fuscus*, Dugès) herinneren zeer sterk aan die van *Rana*, zoowel volgens Dugès (1834, bl. 85; fig. 70—75) als Schulze (1892, bl. 7; fig. 4 en 15). De afwijkingen zullen wel op rekening van minder juiste waarnemingen gesteld mogen worden; zoo bv. de heterocontinuee samenhang der Adrostralia<sup>1)</sup> met het overige gedeelte, ofschoon Schulze zóó duidelijk spreekt, dat men aan de heterocontinuïteit haast niet twijfelen kan: „Der gerade Hinterrand des Suprarostrale sieht sich jedoch an seinem

1) Adrostralia, i. e. „die hintere obere Spitze des Oberkieferknorpels” van Goette (1874, bl. 688), het smallere caudale stuk nl., waaraan zich de spieren als aan een hefboomsarm vasthechten.

lateralen Ende in einen horizontalen, nach hinten gerichteten Vorsprung aus, welcher an der Spitze eine kleine rundliche Gelenkfläche zur Verbindung mit dem Adrostrale trägt" \*. Merkwaardig mag het wel heeten, dat Dugès, Goette, Parker en Schulze een grens in het midden beschrijven en afbeelden. Volgens hen zijn ze dus overal gepaard. „Die... Suprarostalia stellen... Knorpelplatten dar, welche untereinander in der Medianlinie durch eine derbe Querfasernaht fest verbunden sind" \* (Schulze). Werkelijkheid of gezichtsbedrog? Alles saamgenomen, lijkt het mij zeer waarschijnlijk, dat het bij een hernieuwd onderzoek der verschillende Anura-species niet lastig zal zijn, een volledigen en geleidelijken overgang te vinden tusschen de suprarostalia van *Alytes* en *Rana*, in de veronderstelling natuurlijk, dat de aangehaalde figuren, in hoofdzaak althans, juist zijn.

Ook nog van een ander geschilpunt schijnt *Alytes* een vrij waarschijnlijke oplossing te geven, nl. of de suprarostalia slechts een onderdeel zijn der trabeculae, waarvan zij zich als gevolg hunner functie afgesnoerd hebben, of wel, dat zij onafhankelijke vormingen zijn. Stöhr besloot tot het eerste, wijl zij, ofschoon uit een afzonderlijke kraakbeenkern ontstaan, toch „vorknorpelig" een geheel uitmaakten met de cornua (1881, bl. 86). „Die oberen Lippenknorpel entstehen somit durch Abschnürung von den Balkenanlagen und dokumentieren sich hierdurch als vorderste Abschnitte der seitlichen Schädelbalken" (1881, bl. 86). Spemann bewijst echter, vooral uit den afzonderlijken, allereersten aanleg („die erste Gewebsverdichtung") van suprarostrale en trabecula, dat een dergelijke gevolgtrekking uit de „vorknorpelige" homocontinuïteit niet gerechtvaardigd is. Uit de al of niet aanwezigheid van een samenhangen, hetzij in het stadium der „Gewebsverdichtung" hetzij in „vorknorpeligen" of ook kraakbeenigen toestand, kan omtrent het bestaan of ontbreken van genetische eenheid niets besloten worden. Ten slotte zegt hij: „Wenn sich vielleicht vergleichend anatomisch etwas über die phylogenetische Entstehung der Hornkiefer ermitteln lässt, so wird sich auch zeigen, welches Gebilde sie zuerst stützte. Vielleicht waren es die Trabekelhörner. Dass die lateralen Teile, wo die Muskeln sich anheften, zuerst entstehen, kann eine besondere Anpassung sein" (1898, bl. 403). Beschouwen wij echter den vorm der suprarostalia bij *Alytes* en hun verhouding tot de cornua, dan is de waarschijnlijkheid niet

gering, dat zij en de trabekels als een geheel bij elkaar behooren en dat enkel onder den invloed van de beweging der hoornkaken een scheiding tusschen beide gevormd werd. Misschien kunnen de allerjongste stadiën hierin beslissen. Een onderzoek van deze is dus alleszins gewenscht.

Bij de metamorphose verdwijnen de zijstukken het laatst; de resorptie van het kraakbeen begint in het middengedeelte en wel aan den bovenrand.

### INFRAROSTRALIA.

Nog vroeger dan de suprarostalia worden deze door kraakbeen onderling verbonden; ik bezit dan ook geen stadium, noch van *Rana fusca*, noch van *Rana esculenta*, waar de twee helften van elkaar onafhankelijk zijn. Zelfs voordat het planum internasale tot stand komt, zijn er kraakbeencellen aanwezig. Nochtans is in de jongste stadiën — *Rana esculenta* bv. van 6,5 mM. — duidelijk te zien, dat het vereenigend kraakbeen pas gevormd is. Door zijn kleinere overlans gestrekte cellen en later bovendien door zijn donkerder kleur, blijft het tot na de metamorphose scherp onderscheiden van het kraakbeen der infrarostalia zelf. Bij het toenemen in ouderdom wordt dit verschil steeds grooter, totdat ten slotte in het midden een scherp begrensde copula gevormd is (fig. 7), beiderzijds door zwakker kraakbeen met de infrarostalia verbonden. Bij *Rana esculenta* is dit natuurlijk weer veel sprekender dan bij *Rana fusca*. Over de al of niet kraakbeenige verbinding vinden we bij Stöhr geen duidelijke opgave. Men zou echter besluiten tot het laatste, want, zoo zegt hij: „Nach Abschluss derselben (i.e. der knorpeligen Differenzirung) ist der erste Visceralbogen jederseits in drei Stücke\* zerfallen, inneren Lippenknorpel, Meckel'schen Knorpel und Quadratum (1881, bl. 80). Wellicht is zijn oudste stadium hiervoor nog te jong geweest. Volgens Gaupp worden zij eerst kraakbeenig verbonden bij larven van 20 mM. (1893, bl. 168) hetgeen ik echter voor een drukfout houd, want hij verwijst naar fig. 9, doorsnede van een larve van 14 mM., waar de copula reeds kraakbeenig afgebeeld is, ofschoon in de beschrijving van dit stadium gezegd wordt, dat het verbindend weefsel: „augenblicklich erst dicht vor der Verknorpelung steht" (bl. 24). Maar ook dan nog is het volgens mij te laat, wijl in dit stadium de

suprarostalia reeds kraakbeenig verbonden zijn. Bij de metamorphose zou het overgaan „in eine beide Unterlippenknorpel vereinende Schicht fibrösen Gewebes” (1893, bl. 175), de symphyse; ik vind het nog kraakbeenig bij jonge dieren van 25 mM. Mogelijk, dat het na dezen tijd nog het kraakbeenkarakter verliest: volwassen dieren heb ik niet onderzocht. Bij *Alytes* vind ik ze te beginnen bij larven van 43 mM. ongekleurd; merkwaardigerwijze is zij weer blauw tijdens de metamorphose. Of we hier te doen hebben met een normaal geval, of dat de toestand mijner larven hiervan oorzaak is — zooals ik geneigd ben te veronderstellen — laat ik aan een volgend onderzoek ter beslissing over. In de doorsneden van de larve van 50 mM. (A) is nog een klein gedeelte kraakbeen, het overige heeft dit karakter verloren, terwijl bij de larve van 53 mM. in de metamorphose (B) bijna de geheele copula weer blauw is.

Een verrassenden indruk maakte het op mij, toen ik bij het praepareeren eener *Alytes*-larve van 43 mM. — achterpooten 2 mM. — op twee kraakbeenige staafjes stiet, ter weerszijden van de infrarostalia. Bij alle vorige waren ze verdwenen, zonder dat ik ze gemerkt had en ook in dit praeparaat (fig. 9) is de stand, vooral van het rechterstaafje, nog al gewijzigd. Zij liggen zuiver overlans, zooals ik later met zekerheid kon vaststellen en in doorsneden en in een onbeschadigd toto-praeparaat, nog vervaardigd, toen de teekeningen reeds gelithographeerd waren. Hun vorm is gebogen, met de convexe zijde naar beneden. De achterpunt is slechts door een kleine tusschenruimte gescheiden van het Meckel's kraakbeen, terwijl de voorpunt even ver naar voren reikt als de voorrand der infrarostalia, waarmede zij de onderlip helpen vormen. Of zij een bijzondere functie te vervullen hebben, kan ik niet vaststellen: spieren zijn er niet aan vastgehecht. Volgens Agar (1905, bl. 59 en pl. 3, fig. 16) komen bij *Lepidosiren* twee kraakbeenstukjes voor, welke men beschouwd heeft als „lower labials”. Beide ontstaan onafhankelijk van Meckel's kraakbeen, zooals Fürbringer eveneens vond bij *Protopterus*, doch het voorste, dat zich het eerst ontwikkelt, versmelt er later mede, terwijl het andere gedurende het geheele leven gescheiden blijft. Wjl zij bij *Ceratodus* niet voorkomen, wordt door Fürbringer (1904, bl. 481) hun homologie met de labalia inferiora verworpen en ontvangen zij den naam: paramandibularia. Het vermoeden ligt voor de hand, dat de twee spangetjes bij *Alytes* dezelfde zijn als de achterste

stukjes bij de twee genoemde Dipnoi, weshalve ik ook op hen voorloopig den naam: paramandibularia toegepast heb. Van den anderen kant valt toch een overeenstemming in ligging met de labialia inferiora der Selachii niet te ontkennen (zie bv. Hubrecht, 1877, fig. 3 van *Chimaera*; vgl. ook nog Fürbringer, K, 1903).

Zooals we reeds in het voorbijgaan opmerkten, wordt de metamorphose ingeleid door veranderingen in de infrarostralia en wel aan den achterkant bij larven, waarbij de voorste extremiteiten nog alle twee ingesloten zijn (bij de eigenlijke metamorphose reken ik niet de reductie van de trabeculae in de regio orbito-temporalis). Van de breede plaat blijft ten slotte een smal staafje over. Gedurende het verwordingsproces steekt de copula zoowel buiten den vóórals achterrand uit en neemt toe in dikte, zoodat zij een tijd lang hooger reikt dan het boven- en lager dan het benedenvlak der infrarostralia: de vorm wordt een elliptisch schijfje. Tegelijkertijd gaan zij uit den naar boven gebogen stand in den horizontalen over, nemen bij deze standverandering de helften van Meckel's kraakbeen mede en drijven ze lateraalwaarts verder uiteen, zoodat haar richting een overlansche wordt, maar tevens dringen ze deze ook caudaalwaarts terug. Want — en dit schijnt tot nu toe niet te zijn waargenomen — zij verworden aan de achterzijde niet over hun geheele lengte, maar er blijft lateraal een strookje bestaan, dat zich in caudale richting vergroot. Bij toto-praeparaten kan men tot deze vergrooiting wegens de nauwe aansluiting aan het Meckel's kraakbeen moeilijk anders besluiten dan uit een vergelijking van verschillende stadiën, doch in doorsneden ziet men overduidelijk èn aan de donkerblauwe kleur èn aan de kleine cellen, dat in het caudale gedeelte een sterke vermenigvuldiging dezer laatste opgetreden is — voor zoover ik kan beoordeelen, door deeling der oorspronkelijke. Langzamerhand vergroeit het zoeven genoemde strookje met het inmiddels tot een rechten staaf zich omvormend en een overlanschen stand aannemend Meckel's kraakbeen, doch de verbindingsgrens is nog na de metamorphose zichtbaar, zoo bv. nog bij jonge kikkertjes van 19 mM. Volgens Gaupp is dit zelfs nog het geval bij een volwassen *Rana*; niet, dat er dan nog een spoor van de vergroeiing zou zijn overgebleven, maar de pars mentalis van het dentale laat dit duidelijk erkennen: „Das vorderste Stück des Meckel'schen Knorpels, das von der Pars mentalis des Dentale umschlossen wird, ist im Larvenzustande des Frosches

als „Unterlippenknorpel“ vom übrigen Teil des Meckel'schen Knorpels abgesetzt“ (1896, bl. 56). „Es (das Infrarostrale) bleibt zeitlebens bestehen und verknöchert später als Pars mentalis des Dentale (Mentomandibulare)“ (1905, bl. 736). Zoo mogelijk nog duidelijker was dit reeds vroeger door hem uitgesproken (1893, bl. 175). Hiermee komen mijn bevindingen in tegenspraak. Pars mentalis en infrarostrale zijn niet equivalent; het laatste toch vergroeit niet met het Meckel's kraakbeen, waar de pars mentalis naar het midden ombuigt, maar verder caudaalwaarts. De verbinding ligt ongeveer in éénzelfde transversaal vlak met de voorpunt van den processus maxillaris anterior, daar ongeveer, waar in het laatste model van Gaupp — kikkertje van 2 cM. — het dentale eindigt. Het geheele infrarostrale wordt dan ook niet tot een ronde staaf vervormd, doch enkel het dwarse gedeelte. Waar dit de copula raakt, verbreedt het zich tot een driehoek, hetgeen we vroeger ook bij *Molge* gezien hebben (bl. 79); het overlans gerichte gedeelte is zijdelings afgeplat evenals het Meckel's kraakbeen zelf, waarvan het bij kikkertjes van 19 mM. niet meer te onderscheiden is. Om het ronde stuk vormt zich een beenige scheede, welke gedeeltelijk uit het kraakbeen zelf ontstaat, doch zij is niet zelfstandig, „sondern entsteht, indem sich die Verknöcherung vom Dentale aus auf das Perichondrium des Infrarostrale fortsetzt\*, so das der Knochen später nur den vordersten Teil des Dentale bildet“ (1905, bl. 747). Zoo leeren we derhalve ook uit de verbeening, dat de grens tusschen infrarostrale en Meckel's kraakbeen niet samenvalt met het hoekpunt; trouwens er bestaat ook geen enkele reden, waarom de verbeening juist hier zou beginnen. Waar het dentale begint, kan ik uit mijn praeparaten niet opmaken; wel kan ik aan de binnenzijde het angulare gemakkelijk waarnemen, maar een scheiding tusschen dentale en angulare aan de buitenzijde niet.

Wil men derhalve de benamingen: pars mentalis of mentomandibulare voor het beenige dwarse gedeelte behouden, dan kunnen als grond hiervoor enkel de ligging en ronde vorm dienen, maar een werkelijke zelfstandigheid komt niet in aanmerking, aangezien het slechts een onderdeel is van het vroegere infrarostrale. Bij *Alytes* vind ik tijdens de metamorphose — bij twee praeparaten — de verbinding op het hoekpunt en lijkt mij het infrarostrale over de geheele lengte in een ronden staaf veranderd.

## CARTILAGO MECKELI.

Dat deze bij de standverandering van het palatoquadratum werkelijk de actieve rol speelt, door Gaupp er aan toegeschreven, blijkt, behalve uit de caudale plooiën in het palatoquadratum door samenpersing veroorzaakt, ook nog uit den vorm harer cellen tijdens dit proces. Deze cellen toch zijn alle afgeplat in de richting loodrecht op de lengteas, dus in de richting van de kracht, welke het palatoquadratum samenperst. Deze drukking ontstaat, doordat de cartilago sterk in de lengte groeit. Maar tot die afplatting draagt zonder twijfel ook bij de caudaalwaartsche groei van de infrarostralia, waardoor de cartilago teruggedrongen wordt. Zij geraakt derhalve bekneld tusschen twee weerstanden, welke de vrije ontwikkeling der cellen belemmeren: aan de voorzijde het zich verlengend infrarostrale, aan de achterzijde het slechts moeilijk wijkend palatoquadratum. Is deze opvatting juist, dan mogen de cellen slechts afgeplat zijn van de voorpunt tot daar, waar zich later het tuberculum praeglenoidale bevindt en waar thans in het Meckel's kraakbeen een inham voorkomt, dezelfde, welke reeds bij de larve aanwezig is en waarin de voorpunt van het palatoquadratum passend sluit. Immers alleen het hier tusschen gelegen gedeelte ondervindt de drukking, zoodat de cellen van het volgend stuk hun gewonen vorm moeten hebben. Dit is ook werkelijk het geval, zooals we bv. zonneklaar zien kunnen bij een larve van 22 mM., waar de cartilago reeds een rechte staaf is geworden. Voor de overige bijzonderheden verwijs ik naar hetgeen bij de infrarostralia daarover gezegd is en naar de beschrijving van Gaupp (1893).

Een vreemden indruk maakt de cartilago van *Xenopus* en *Pipa* in de afbeeldingen van Ridewood (1896). In zijn eerste stadium van *Pipa* (pl. 11, fig. 4) lijkt zij zoo sterk op die van *Molge* in mijn fig. 14, dat men beide met elkaar zou kunnen verwisselen. Een juiste waarneming verondersteld, is de overeenstemming wel merkwaardig.

## PALATOQUADRATUM.

Hier verschillen mijn bevindingen, vooral wat de standverandering betreft, in geen enkel opzicht van die van Gaupp. De afwijkingen bestaan alleen in een verschil van tijd, zoo bv. omtrent de ontwikkeling

van den processus pseudo-pterygoideus. Deze zou in het tweede stadium van Gaupp, waar de fenestra praecerebralis al bestaat, toch aanwezig moeten zijn: ik althans vind hem reeds bij larven, bij welke van de achterpooten met het bloote oog ternauwernood iets te zien is — in de wervelkolom zijn pas acht wervelbogen aanwezig — en bij welke de fenestra praecerebralis nog op zich laat wachten. De beteekenis ervan is mij evenmin duidelijk geworden als hem; ik heb mij bij het bestudeeren der praeparaten herhaaldelijk afgevraagd, of de spieren voor de beweging der rostralia dienend, die er vlak onder langs loopen, eenigen invloed op zijn ontstaan konden hebben, maar een eenigszins aannemelijk bewijs daarvoor heb ik niet kunnen vinden. Dat hij bij de zooveel grootere larven van *Rana esculenta* en *Alytes* veel sterker ontwikkeld is, behoeft geen betoog (fig. 6, 8, 9). Hij begint tegelijk met den processus ascendens te verdwijnen, kort na de eerste metamorphoseverschijnselen in de infrastralia.

Gaupp laat den processus pterygoideus geen deel hebben in het terugdringen van het palatoquadratum, omdat de plooiën hierin reeds gevormd zijn, voordat hij vergroeid is met den processus maxillaris posterior. Tot bevestiging hiervan kunnen we er bijvoegen, dat de cellen niet zooals bij het Meckel's kraakbeen afgeplat zijn, maar alle den gewonen vorm bezitten.

De processus oticus ontstaat gedeeltelijk van het palatoquadratum, gedeeltelijk van de oorkapsel uit; beide stukken vergroeien ongeveer halverwege met elkaar. Of het aan deze vergroeiing moet worden toegeschreven, dat op ditzelfde punt bij alle larven — vooral duidelijk bij *Rana esculenta* (fig. 6) — in den processus een knik voorkomt, vermoedelijk door een verschuiving van de oorkapsel naar voren veroorzaakt, laat ik onbeslist. Het lijkt mij echter zeer waarschijnlijk, wijl het boven den knik gelegen gedeelte dikker en breeder is. De genoemde verschuiving blijkt vooral hieruit, dat de oorkapsel boven den processus ascendens gelegen is; zij komt ook voor bij die praeparaten, die overigens niet het minste spoor dragen van samentrekking of schrompeling, noch in de hersenen, noch in een of ander kraakbeenplaatje, hoe dun en fijn dan ook aangelegd. Toch geloof ik niet, dat in deze praeparaten de ligging der oorkapsel natuurlijk is, maar dat zij een gevolg is van het fixeeren, bleeken enz. Bij alle, gebleekt of ongebleekt, gefixeerd in formol alleen, sublimaat alleen of



sublumaat-formol, ligt het ganglion glossopharyngei, dat volgens Gaupp lateraal van de fenestra vestibuli gelegen is, onder de opening, gevormd door processus oticus, palatoquadratum en oorkapsel. Bij *Alytes*, waar de processus oticus ontbreekt, zooals we bl. 125 reeds vermeldden, bevindt het zich op dezelfde plek. De oorkapsel van *Alytes*, gebleekt of niet, strekt zich niet uit tot boven den processus ascendens en stemt derhalve wat de ligging betreft, overeen met de modellen en teekeningen van Gaupp. Wat mij tot het aannemen der verschuiving doet overhellen, is het feit, dat bij praeparaten, die duidelijke teekenen vertoonen van schrompeling, de oorkapsel nog veel verder over den processus ascendens heen naar voren uitsteekt. Zoolang er aan de oorkapsel nog geen kraakbeen voorkomt, in haar vliezig stadium dus, ligt zij achter den processus ascendens.

Met het kleine restje, dat bij de metamorphose van den processus overblijft aan de oorkapsel, vergroeit het in stand en vorm veranderde palatoquadratum tot de crista parotica.

De ontwikkeling van den processus basalis kan ik in mijn praeparaten niet nagaan; ik wil er echter op wijzen, dat hij door van de oorkapsel gescheiden te blijven zijn volkomen homologie toont met dien van *Molge*. Hier toch is hij volgens mij, in tegenstelling met hetgeen tot nu toe gevonden werd, nooit kraakbeenig ermee verbonden, maar steeds komt tusschen beide een dun laagje niet-kraakbeenig weefsel voor (zie bl. 82).

Ook aan de ontwikkeling van den annulus tympanicus heb ik geen bijzondere aandacht geschonken. Alleen bij *Rana esculenta* heb ik gevonden, dat hij reeds kraakbeenig wordt bij larven in het begin der metamorphose — aan den staart is nog geen spoor van reductie waarneembaar. Bij *Rana fusca* is dit volgens Gaupp eerst het geval aan het einde der metamorphose — „Larven mit beträchtlich reduziertem Schwanz“ (1893, bl. 184). Bij beide vergroeit hij later met de crista parotica.

Wanneer bij het terugdringen van het palatoquadratum door het Meckel's kraakbeen, de reeds boven genoemde plooiën in het eerste gevormd worden, hebben de cellen op dat punt hun kraakbeenkarakter al verloren, zoodat ze de blauwe kleur niet meer aannemen. Het zou daarom aanbeveling verdienen, dat Ziegler dit door een eenigszins andere kleur in het model van Gaupp kenbaar maakte.

## HYOBRANCHIAALSKELET.

## Vóór de metamorphose.

Meer dan andere onderdeelen van het chondrocranium heeft dit een punt van onderzoek uitgemaakt. Het nauwkeurigst is het geschied voor de jonge stadiën door Stöhr en Spemann, voor de oudere door Gaupp. Aan de laatste hebben tal van onderzoekers hun krachten beproefd, nu eens aan die van *Rana*, dan van andere species. Geen echter die Gaupp evenaart. Het spreekt van zelf, dat de vorm der onderdeelen herhaaldelijk min of meer uitvoerig beschreven is: met recht kan ik mij dus van een nieuwe beschrijving ontslagen achten. Van oudere stadiën van *Alytes* heeft Ridewood een bijzondere studie gemaakt; jongere werden door Kallius als bijzaak onderzocht. Na *Rana* zullen we daarom *Alytes* afzonderlijk behandelen.

Bij het jongste door mij onderzochte stadium — 8 mM., met uitwendige kieuwen en begin van de ontwikkeling van den spiraaldarm — zijn de hyalia reeds volkomen kraakbeenig. Hoewel mediaal vereenigd, is beider grens toch nog zeer duidelijk herkenbaar (fig. 22).

Van het punt af waar zij medio-caudaalwaarts ombuigen en waar de processus anterior zich begint te ontwikkelen — in fig. 22 niet aangegeven — zijn de cellen iets doch nauwelijks merkbaar kleiner. Toch is het buiten twijfel, dat dit gedeelte de pars reuniens worden zal, zooals ook blijkt uit de ligging van den processus anterior en uit een vergelijking met oudere stadiën.

Met het toenemend verschil in grootte en hoedanigheid der cellen teekent de pars reuniens zich steeds scherper af van de hyalia en de copula II. Tevens verdwijnt de aanduiding van den gepaarden aanleg. Af en toe ontmoet men toch nog wel een stadium, ook bij *Rana esculenta*, waar hij nog zichtbaar is. Ook de ontwikkeling van den processus antero-lateralis is in het jongste stadium juist begonnen. Van de copula II is de pars reuniens in latere stadiën onderscheiden door het verschil in grootte en kleur der cellen — de pars reuniens is het donkerste — maar daarenboven nog en misschien wel het meest door een verschil in dikte, waardoor zij zich scherp ervan afscheidt; bij *Rana esculenta* is de overgang, zooals gewoonlijk, weer sprekender (fig. 23), een enkelen keer echter bij *Rana fusca* even scherp. De dwarsdoorsnede der copula is ongeveer een halve ellips, met den convexen kant benedenwaarts

gekeerd. Bij *Rana esculenta* is de copula slanker dan bij *Rana fusca*, tengevolge waarvan de open ruimte tusschen haar en de processus posteriores hyalis bij de eerste grooter is dan bij de laatste. Vooral bij jonge larven is dit het geval, bij oudere gewoonlijk in mindere mate (fig. 23 en 24). Hieraan kan men gemakkelijk herkennen, of men te doen heeft met het hyobranchiaalskelet van *Rana fusca* of *esculenta*.

Door de tweede copula, welker cellen in de eerste stadiën nog niet noemenswaard van de hare verschillen, wordt de pars reuniens verbonden met de branchialia I. Deze loopen als twee ongeveer overal even breede spangen in bijna volkomen dwarse richting naar het midden (fig. 22) en gaan dorsaal van de copula in deze over, zonder met elkaar in verbinding te treden. Noch over haar geheelen loop, noch bij den overgang in de copula, vertoonen zij eenig verschil in de cellen, zoodat er ook geen aanduiding te zien is van een splitsing in hypo- en ceratobranchialia. Evenals bij het hyale, is aan den caudalen, medialen kant een kleine kraakbeenige uitwas voorhanden. Bij het hyale is deze de processus posterior hyalis, bij het branchiale het begin van het planum hypobranchiale. Grooter wordend, vooral in caudale richting, vergroeit hij in het midden door kleine, overlans gestrekte cellen met dien van den anderen kant tot een ongepaarde plaat, welker twee helften echter tot langen tijd na de metamorphose nog herkenbaar zijn (fig. 25). Daar de vereeniging een weinig dorsaal van het uiteinde der copula plaats heeft, moet deze, zoo ze zich daarna nog verlengt, uitloopen in een onder het planum gelegen processus: den copulasteel. Onmiddellijk achter de copula vergroeien de twee helften niet altijd met elkaar, maar zeer dikwijls blijft hier een driehoekige opening bestaan, met den top naar achter gericht.

Van de overige branchialia zijn aanvankelijk slechts de meer laterale gedeelten aanwezig (fig. 22); het vierde verschijnt het laatst. Terwijl het eerste uitgroeit in een richting, evenwijdig met het sagittale vlak, verlengen zich de andere mediaalwaarts naar het planum hypobranchiale; doch voordat het door hen bereikt wordt, is dit reeds klaar, zoodat zij tot zijn samenstelling niet het geringste bijdragen — larven van *Rana fusca* van 9 tot 10 mM., van *Rana esculenta* van 7 mM. Nadat de branchialia — welke ik van nu af, na de vereeniging met het planum hypobranchiale, ceratobranchialia noemen zal; de redenen hiervoor zie bl. 177 — aan de uiteinden

verbonden zijn door de commissurae terminales, hetgeen zeer vroeg gebeurt, zoo bv. bij *Rana esculenta* reeds bij een larve van 7 mM., ontbreken nog slechts eenige processus om het geheele hyobranchiaalskelet gelijk te maken aan dat der volwassen larve. De commissurae tusschen de ceratobranchialia I en II en tusschen III en IV ontstaan hoofdzakelijk van uit I en IV; van II en III uit wordt hun slechts een korte uitlooper tegemoet gezonden; de ontmoeting heeft derhalve dicht bij II, resp. III plaats. Aan de vorming van de commissura tusschen II en III nemen twee dergelijke uitloopers een gelijk aandeel, zoodat de vergroeiing dus in het midden tot stand komt. Ongeveer op denzelfden tijd en in hetzelfde vlak ontstaat aan het hyale de processus antero-medialis en aan het eerste ceratobranchiale de processus anterior — larven van *Rana fusca* van 10 mM., van *Rana esculenta* van 7 mM. — deze laatste dáár ongeveer, waar het ceratobranchiale I caudaalwaarts ombuigt.

De ceratobranchialia II en III worden, even voordat zij naar boven ter vereeniging met de hypobranchiaalplaat ombuigen, door een kleinen beugel: arcus interbranchialis verbonden (fig. 24), welke dienen zal als aanhechtingspunt voor tal van spieren. Hoewel deze beugel, door Schulze processus branchialis genoemd, ontstaat uit twee uitwassen van de ceratobranchialia II en III, lijkt mij de naam: arcus interbranchialis, als beter in overeenstemming met zijn vorm, meer geschikt. Hierbij voegen zich nog redenen, welke bij *Alytes* nader besproken zullen worden (bl. 189). Aan de ceratobranchialia I en IV, die tevens tot tamelijk breede platen uitgroeien, ontstaan aan den binnenrand lange uitwassen, die bijna tot aan het aangrenzend ceratobranchiale reiken. Bij nog zeer jonge larven zet zich de buitenrand van het ceratobranchiale I op het punt, waar de dwarse richting caudaal wordt, in een dorsalen, caudalen uitlooper voort. Terwijl deze zich verlengt, ontstaan achter zijn oorsprong aan dienzelfden rand tal van uitwassen, welke met hem samenkomen en vergroeien. Deze vertakken zich intusschen op hun beurt en zoo wordt er als het ware een netwerk met wijde mazen gevormd. Een dergelijk netwerk, gevormd door vergroeiing van de zijtakken der uitwassen, die ongeveer loodrecht op den rand staan, vinden we aan den buitenrand van het ceratobranchiale IV. Blijkbaar in verband met de lange uitwassen aan de binnenranden van de ceratobranchialia I en IV, worden er geen

gevormd aan de randen van de ceratobranchialia II en III, welke naar I en IV gekeerd zijn; wel daarentegen aan de randen, die er van afgekeerd zijn. Deze laatste zijn zeer regelmatig tegenover elkaar gerangschikt en beantwoorden elk aan een onderste „Filterleiste” (Schulze), in welke basis zij gelegen zijn, zooals niet alleen doorsneden onweerlegbaar bewijzen, doch ook in toto-praeparaten met voldoende zekerheid kan gezien worden — op de teekeningen komt deze regelmaat minder goed uit en zijn ook de beschreven netwerken niet zichtbaar. Ook de commissurae terminales blijven geen eenvoudige verbindingsstukken, maar worden eveneens door uitwassen aan den dorsalen kant onregelmatig verbreed. Bij oudere larven zien we aan de ceratobranchialia III en IV op den overgang in de hypobranchiaalplaat, bij I en II op eenigen afstand daarvan, kraakbeenige staafjes: spicula, welke functie bestaat in het steunen van de voorste dekplaat der kieuwen. Het uiteinde van het spiculum IV is bij deze oudere larven altijd min of meer sterk vertakt, de drie andere gewoonlijk alleen gaffelvormig, soms ook enkelvoudig toegespitst (fig. 23 en 24).

Zooals jonge larven ons leeren en in gunstige gevallen half volwassen niet minder overtuigend, verbindt zich niet alleen ceratobranchiale II, maar ook III en IV met een uitlooper van de hypobranchiaalplaat. De twee laatste zijn slechts kort en daardoor bij oudere larven uiterst zelden waarneembaar, wijl een kleine verbreding der plaat op deze punten ze doet verdwijnen; bij volwassen larven vind ik ze in geen enkel praeparaat. Op de verbindingsplaats ontstaat dan later het spiculum. Een verschil in grootte of vorm der cellen, zooals bv. tusschen de twee helften der hypobranchiaalplaat, komt bij geen enkel ceratobranchiale voor.

Geruimen tijd voordat het hoogtepunt van het larvestadium bereikt is, zien we in het ligament, dat de processus anteriores hyalis verbindt, kleine kraakbeencellen optreden, tot ten slotte een smal kraakbeenig dwarsstrookje gevormd is: de copula I. Bij *Rana esculenta* ontstaat zij veel vroeger dan bij *Rana fusca*; zoo vind ik de eerste sporen reeds bij een larve, bij welke de occipitaalplaat nog ontbreekt en de canalis lateralis der oorkapsel ternauwernood een kraakbeencil vertoont. Nog vóór de kraakbeenvorming in de fenestra basi-cranialis en vóór dat de arcus occipitalis kraakbeenig wordt, is zij veel duidelijker dan in die stadiën van *Rana fusca*, welke in ontwikkeling slechts weinig ten achter zijn bij het stadium II van

Gaupp. Evenals vele andere kenmerken zal ook dit wel een gevolg zijn van den krachtiger bouw van *Rana esculenta*.

#### Gedurende en na de metamorphose.

Terwijl het hyobranchiaalskelet, hetzij van *Rana*, hetzij van andere Anura in zijn ontwikkeling en vooral in zijn volkomen vorm herhaaldelijk onderzocht werd, is dit met de metamorphose ervan in veel mindere mate het geval. Het eenige onderzoek, dat vertrouwen verdient, is dat van Gaupp, ofschoon ook oudere onderzoekers zooals Cuvier in hoofdzaak juist gezien hebben.

De veranderingen beginnen met de commissurae terminales; het eerst verdwijnen de dorsale uitwassen, nu eens wanneer één voorpoot vrij is, dan als beide nog ingesloten zijn. Bijna tegelijkertijd wordt de verbinding der ceratobranchialia met de hypobranchiaalplaat verbroken; een weinig later tast de verandering ook de uitwassen van den buitenrand van het ceratobranchiale I en de commissurae zelf aan. De vorm der deelen blijft nog eenigen tijd bewaard; ze zien er dan min of meer glasachtig uit en hier en daar bespeurt men nog een blauwe cel; maar ook als de kleur geheel weg is, kan men toch nog een poos de cellen zelf herkennen aan den sterker lichtbrekenden wand. Terwijl zoo de ceratobranchialia aan twee kanten tegelijk gereduceerd worden en het midden derhalve het laatste onzichtbaar wordt — soms van het eerste, soms van het derde ceratobranchiale, een vaste regel schijnt hiervoor niet te bestaan — en ook de processus van het hyale verdwijnen, zien we op verschillende punten veranderingen van geheel anderen aard optreden. Vooreerst aan de hypobranchiaalplaat. Tijdens het volle larveleven was zij niet alleen verdikt langs den voorrand, maar ook, hoewel in mindere mate, langs den middelnaad, zoodat deze zelf in een gleuf gelegen was; het dunnere latero-caudale gedeelte viel steeds op door zijn lichtere kleur (fig. 23 en 24). Dit verschil wordt thans nog sterker, want omdat het geresorbeerd zal worden, wordt dit verdwijnende deel nog lichter, het overblijvende donkerder. Het laatste is een gevolg hiervan, dat de cellen in de caudale helft van de strook, langs den middelnaad, zich beginnen te deelen, zoodat hun aantal grooter wordt, de doorschijnendheid dus minder. Aan de punt, waar vroeger het ceratobranchiale IV en het spiculum IV verbonden waren, treedt een nieuw groeipunt van cellen op, dat zich in latero-caudale richting uitbreidt. De aldus

zich vormende staaf, de processus postero-medialis (fig. 25), verlengt zich derhalve zoowel door deeling van de oude cellen, die reeds deel uitmaakten van de hypobranchiaalplaat, als door vermenigvuldiging van de nieuwe, die aan het uiteinde gelegen zijn. Rostro-lateraal van dezen processus ondergaat de hypobranchiaalplaat een insnijding, waardoor het lichter gekleurde gedeelte geresorbeerd wordt; is deze zóó ver gevorderd, dat zij ongeveer in hetzelfde vlak ligt als de zijrand der copula II, dan houdt zij op.

Het ceratobranchiale I begint weg te gaan, evenals de andere, bij het spiculum, vlak vóór den processus anterior, maar de resorptie zet zich ook mediaalwaarts voort, totdat de hypobranchiaalplaat aan beide zijden van den middelnaad voor de helft gereduceerd is. Ondertusschen heeft de metamorfose vooraan evenmin stil gestaan. De zwakke copula I gaat verdwijnen, nadat de verandering in de commissurae terminales begonnen is en ook de eerste kentekenen van de metamorfose merkbaar worden in de processus van het hyale; zij blijft iets langer dan de spicula. Van de copula II is dan de steel ook reeds gedeeltelijk geresorbeerd. Aan den medialen rand van den verdwijnenden processus anterior hyalis vormt zich nieuw kraakbeen, dat onmiddellijk te herkennen is aan de licht getinte kleine cellen en uitgroeit tot den definitieven processus anterior van het cornu hyale, waarin het hyale zelf door de metamorfose verandert. Hetzelfde is het geval, doch iets later, aan de zijde der copula, dicht bij den voorrand van het planum hypobranchiale. Het eerst derhalve duidelijk wordend aan de copula, zet dit kraakbeen zich rostraalwaarts voort tot aan haar voorrand, zoover als die bestaan blijft, en eindigt hier scherp uitlopend. Nooit bereikt het den caudalen rand van het veranderde hyale (fig. 25), doch sluit weldra aan tegen den voorrand van het planum en breidt zich daarna lateraalwaarts even ver uit als het overgebleven gedeelte van het planum. Als de copula I goed en wel weg en van de ceratobranchialia nog slechts een restje kraakbeen over is, krijgt ook de pars reuniens haar beurt. Van deze verdwijnt alleen het middengedeelte; lateraal hiervan zien we kort na den aanvang der metamorfose een donkerder kleur aannemen door twee smalle strooken, welke getrouw blijven aan de eenmaal aanvaarde taak, nl. het hyale met de copula te verbinden. En dit kan ook moeilijk anders, daar het nieuwe, paracopulaire kraakbeen die taak niet overneemt en de copula niet rechtstreeks met het hyale

in verband staat. Bij *Rana esculenta*, waar de afscheiding tusschen de copula en het hyale scherper is (fig. 24), zal dit vermoedelijk ook scherper moeten uitkomen; tot mijn spijt staat mij echter van deze soort geen praeparaat ten dienste, waarin de pars reuniens reeds sterk aan het verworpen is. Door deze uitsnijding van de pars reuniens gaan de verbindingsstukken, thans door Gaupp manubria geheeten, weer zeer veel gelijken op den vorm, dien zij in het begin der ontwikkeling bezaten. Hoever de insnijding zich in de copula voortzet, is moeilijk te zeggen, want, terwijl deze processen plaats hebben, wordt de copula en wat er van de hypobranchiaalplaat over was, in dikte gereduceerd tot een dunne plaat, maar terzelfder tijd gaan alle cellen zich deelen, zoodat de onderdeelen — en dus het geheel — in lengte en breedte toenemen. Daardoor worden de manubria, behalve door het insnijdingsproces, ook langer door de celdeeling en eveneens de copula zelf ondanks de verkorting aan de voorzij. Dat er echter wel degelijk een insnijding plaats heeft, kan men aan de groote cellen zien, welke, nadat de pars reuniens weg is, aan den voorrand gelegen zijn en de blauwe kleur verloren hebben. De deeling der cellen treedt het laatst op in de copula, maar ook hier is zij niet twijfelachtig. Overal toch, waar de cellen zich reeds vermenigvuldigd hebben, vindt men ze in groepjes bij elkaar gelegen, waarin ze door dunne zwak gekleurde wanden van elkaar gescheiden en aan den buitenkant door een donkergekleurden begrensde zijn; het maakt op mij den indruk, alsof dit de oorspronkelijke wand der moedercel is. Hierdoor is het oude kraakbeen zeer gemakkelijk te onderscheiden van het jongere, dat zich uit geheel nieuw weefsel of door deeling van randcellen vormt. Op deze laatste wijze vergroot de hypobranchiaalplaat zich, nadat zij de op bl. 169 beschreven reductie ondergaan heeft, aan den caudalen rand der voorhelft, totdat haar voorste gedeelte, gerekend van de copula tot aan het smalle stuk, dat uitloopt in de processus postero-mediales, in een rechthoek veranderd is (fig. 25). De twee latero-caudale hoekpunten groeien verder door en worden de processus postero-laterales. Tengevolge van deze ontwikkelingswijze is de overgang der cellen zeer geleidelijk, zoodat een scherpe grens tusschen oud en nieuw kraakbeen niet te trekken valt, hoewel de pagedevormde cellen door de bleke kleur en de geringe grootte hun kort bestaan verraden. Het nieuwe kraakbeen daarentegen, dat de hypobranchiaalplaat rostraal en



de copula lateraal vergroot, verschilt nog van het oudere, althans door de kleur, bij jonge dieren van 33 mM., ofschoon zij slechts 15 mM. groot zijn (fig. 25), als de metamorphose afgelopen is. Ook hier aan de voorzijde groeien de beide hoekpunten van de in corpus cartilagineis hyoideae veranderde hypobranchiaalplaat nog een weinig lateraalwaarts door, waarna ze zich naar voren en achteren verbreedden tot de processus antero-laterales, die gewoonlijk vooraan een of twee openingen voor het doorlaten van bloedvaten bevatten. In het aldus tot stand gekomen corpus zijn de grenzen van alle onderdeelen nog zichtbaar, zooals blijkt uit fig. 25.

De middellaad in het corpus verdwijnt het eerst aan den caudalen rand, waar ook tijdens het larveleven de gleuf het diepst was. Al hebben wij het tot nu toe niet uitdrukkelijk vermeld, toch blijkt uit een vergelijking van fig. 24 met fig. 25 overtuigend genoeg, hoe uit het hyale een dunne staaf, van nu af cornu hyale geheeten, ontstaat, welke zich door deeling van al zijn cellen en door een groeipunt aan het uiteinde in caudale richting verlengt en, naar boven stijgend, eindigt aan de basis der oorkapsel, dicht bij de fenestra vestibuli — in het praeparaat zijn de armen neergeslagen in het vlak van het corpus. De processus anterior, welke evenals het hyale zelf in het stadium van fig. 25 — onmiddellijk na de metamorphose, staart juist weg — nog niet uitgegroeid is, zooals men zien kan aan de lichtgekleurde punt, verbreedt zich tot een dunne plaat, die in haar vorm eenige gelijkenis vertoont met het schouderblad en grootendeels slechts één cel dik is. Deze toestand is bereikt bij kikkertjes van 16 tot 17 mM., kort voordat de verbeening <sup>1)</sup> optreedt in de processus postero-mediales. Het begin van het verbeeningproces kan men reeds eenigen tijd van te voren waarnemen. Zoowel in de caudale als rostrale epiphyse zien we nl. over een kleinen afstand de cellen zich afplatten in de richting loodrecht op de lengteas en een donkerblauwe kleur aannemen, terwijl de cellen in de diaphyse en die welke achter, resp. vóór de epiphyse gelegen zijn, hun gewonen vorm behouden, geheel op dezelfde wijze als in de extremiteiten en zooals zulks in het algemeen voor de verbeening van

---

1) Evenals vroeger bij *Molge*, bedoel ik ook hier, sprekend van verbeening, niets anders, dan dat het kraakbeen verdwijnt, om ten slotte plaats te maken voor been; de tusschengelegen processen van verkalking, indringen van bindweefselcellen enz., zooals de histologie leert (zie bv. Pekelharing, bl. 207 en vlg.) laat ik hierbij buiten beschouwing.

pijpbeenderen beschreven wordt in de leerboeken der histologie (zie bv. Pekelharing). Gelijk altijd, vindt men aanvankelijk, nadat de verbeening in de diaphyse reeds tamelijk ver voortgeschreden is, hier en daar nog een grooter of kleiner aantal blauw gekleurde balkjes van de overgebleven intercellulaire stof; bij dieren van 33 mM. zijn echter ook deze verdwenen, maar de donkere ringen van platte cellen in de epiphyse bestaan nog. De intensieve kleur wordt blijkbaar meer veroorzaakt door de ondoorschijnendheid als gevolg van de dicht opeengedrongen cellen, dan wel door de intensiteit van de kleur of de hoeveelheid der intercellulaire stof.

#### LITTERATUUR-OVERZICHT.

De afbeelding, door Stöhr van het kraakbeenig hyobranchiaal-skelet bij jonge larven gegeven en door Gaupp overgenomen, is wat pars reuniens en copula betreft, niet zeer juist, wijl deze veel scherper van de hyalia gescheiden zijn dan uit de figuur blijkt. Reeds in een jong stadium, waarbij nog geen enkele boog met het planum hypobranchiale verbonden is, is de vorm nagenoeg dezelfde als bij de oudere larve.

Het verschil tusschen de pars reuniens en de hyalia is door alle onderzoekers waargenomen. Dat zij uit kraakbeen bestaat, werd het eerst beschreven door Stöhr, daarna door Gaupp bevestigd. „Zwischen diesen (den Hyalia) ist das Knorpelgewebe des vordersten Kopulaabschnittes in eigentümlicher Weise modifiziert: während an den übrigen Partien die Knorpelhöhlen mit ihren Zellen gross sind und die Grundsubstanz auf dünne Balken reduziert ist, sind in jenem vorderen Gebiet die Zellen und Höhlen viel kleiner, dazu noch rundlicher, nicht so eckig. Das ganze Gewebe gleicht so einem noch nicht ganz reifen Knorpel. Ich habe die fragliche Partie der Kopula, der offenbar eine grössere Weichheit und Nachgiebigkeit zukommt, als Pars reuniens bezeichnet; ob sie wirklich der Kopula zuzuzählen ist, lässt sich noch nicht mit Sicherheit sagen.” Deze beschrijving van Gaupp (1904, bl. 970), waarin tevens de stand der quaestie aangeduid is, steunt op onderzoekingen van 1893. Door Ridewood wordt zij in alle door hem onderzochte species beschreven als een: „opaque fibrous band connecting the ceratohyals” (1897<sup>b</sup>, bl. 581), behalve in *Microhyla ornata*, waar haar plaats „is occupied by a transverse bar of cartilage” (1898, bl. 481). Hier schijnt zij dus zulk een verwonderlijke

dikte te hebben, dat zij door haar lichtbreking en hardheid zelfs op Ridewood den indruk maakte van kraakbeen. Wie gelijk heeft, laat ik na de boven gegeven beschrijving aan den lezer zelf ter beslissing over. Daar werd tegelijk bewezen, dat zij niet tot de copula, maar tot de hyalia behoort, zooals ook reeds door Stöhr voor de „Anlage” beschreven was, nl. . . . „dass die Hälften der Zungenbeinanlage in der ventralen Mittellinie verschmolzen sind” (1881, bl. 74) en door Gaupp op grond hiervan was aangenomen (1893<sup>b</sup>, bl. 411). Later schijnt hij meer geneigd, ze tot de copula II te rekenen. „Die Bedeutung der Pars reuniens entzieht sich einstweilen der Beurteilung; vielleicht gehört sie überhaupt zum Kopularsystem” (1904, bl. 1004). Hoewel zij zich door haar ontstaan ontwijfebaar doet kennen als een onderdeel der hyalia en derhalve de beteekenis van een bijzonder skeletstuk verliest, blijft toch haar naam om de bijzondere structuur gerechtvaardigd. De uitspraak van Ridewood over de „exceptional \* chondrification” in *Microhyla*, welke haar geen recht zou geven op den titel van een „morphological unit in the larval hyobranchialskeleton” (1898, bl. 478) mist natuurlijk allen zin. Bij het bestudeeren der praeparaten is men onwillekeurig geneigd, het gedeelte van het hyale, dat aan de vorming van de pars reuniens deelneemt, in morphologisch opzicht te beschouwen als het homologon van het hypohyale der Urodela. Bij de Anura blijven beide hypohyalia dan gedurende het larveleven onafgesnoerd, èn met elkaar èn met de copula tot één geheel vereenigd.

Met Gaupp in het kraakbeen der pars reuniens een „noch nicht ganz reifen Jungknorpel” te zien, vermag ik niet. Bij „Jungknorpel” is de intercellulaire stof uiterst gering, terwijl ze hier in ruime mate aanwezig is. Volgens de onderzoekingen van Schulze (1892, bl. 22) moeten we aannemen, dat de pars reuniens de beweging der hyalia ten opzichte van elkaar mogelijk maakt; men zou haar anders om den vorm der cellen en de hoeveelheid intercellulaire stof de functie willen toekennen, de hyalia stevig met elkaar te verbinden. Gegeven de aanhechting der spieren, valt er echter aan de juistheid van Schulze’s beschrijving niet te twijfelen. Ook heb ik zelf een paar malen gevonden, dat zij in het midden sterk ventraalwaarts gebogen was. Daaruit volgt dan, dat kleine cellen en veel hyaline intercellulaire stof de beweeglijkheid ten zeerste bevorderen. Een nog scherpere afscheiding van copula en pars reuniens, zooals die bij *Rana esculenta*

voorkomt, is vroeger afgebeeld door Parker (1880<sup>a</sup>) voor *Rana pipiens* (pl. 2, fig. 8), *Rana clamata* (pl. 4, fig. 3), *Pseudis paradoxa* (pl. 11, fig. 4), *Cystignathus ocellatus* (pl. 17, fig. 4). De juistheid hiervan, door Gaupp begrijpelijkerwijze eenigszins in twijfel getrokken (1893<sup>b</sup>, bl. 411), zal wel niet volkomen zijn, maar een overeenkomst met *Rana esculenta* lijkt mij toch waarschijnlijk.

Een verschil tusschen het hyobranchiaalskelet van *Rana esculenta* en *Rana temporaria* wordt ontkend door Ridewood: „No difference whatever is to be seen between the hyobranchial skeletons of *Rana esculenta* and *Rana temporaria*” (1898, bl. 479). Tenzij hier met *Rana temporaria* bedoeld wordt *Rana arvalis*, zooals men uit een anderen passus (zie bl. 175) zou besluiten<sup>1)</sup>, meen ik bewijzen genoeg te hebben, om tegen Ridewood het tegendeel te kunnen volhouden, daar ik o. a. bovengenoemd onderscheid altijd vind van de jongste tot de oudste larven.

Wat het ontstaan der hypobranchiaalplaat betreft, komt mijn bevinding overeen met die van Stöhr, volgens wien deze „zum grössten Teile von dem ventralen Abschnitte des ersten Kiemenbogenknorpels gebildet wird” (1881, bl. 79). Door de uitdrukking: „zum grössten Teile” laat hij, zooals Gaupp (1904, bl. 977) opmerkt, de mogelijkheid open, dat ook een der andere bogen aan de vorming heeft deelgenomen. Daar dit, zooals we boven aangetoond hebben, zeker niet het geval is, vervalt tegelijk ook de andere mogelijkheid, den processus postero-medialis, welke in de metamorphose uit de plaat ontstaat, te homologizeeren met het hypobranchiale II der Urodela.

De verbindingscellen van beide helften met de copula en met elkander zijn, zoowel volgens Stöhr als Gaupp, gelijk aan die van de pars reuniens. „Diese Verbindung, wie die in der Mittellinie, wird durch Knorpelzonen von dem Charakter der Pars reuniens hergestellt” (1904, bl. 972). Toch is er nog al verschil, ook in doorsneden: de cellen van den middelnaad, veel langer en smaller dan die van de pars reuniens en door een uiterst dun, blauw randje omgeven, zien er werkelijk uit als „Jungknorpel”, afgezien nochtans van den langwerpigen vorm, die anders bij jonge cellen niet voorkomt. Die van de verbinding met de copula houden het midden — althans in oudere stadiën, in jongere is er nog geen verschil — tusschen die van de pars reuniens en den middelnaad:

---

1) Over deze namen van *Rana* vgl. Gaupp, 1896, bl. 6.

even klein als beide, doch licht gekleurd en rond. In zijn eerste stadium — 14 mM. — heeft ook Gaupp boven den copulasteel een opening gevonden in het voorste gedeelte der hypobranchiaalplaat. Wegens den zuiver ronden vorm, dien ik nooit heb aange troffen, lijkt het mij niet onmogelijk, dat een *Polystomum integerrimum* de vorming van kraakbeen heeft tegengehouden, te meer wijl ook de copulasteel zelf niet volledig schijnt. Deze parasieten toch komen hier in grooten getale voor en in een mijner larven was daardoor het halve hyobranchiaalskelet sterk geatrophieerd.

Het hyobranchiaalskelet der *Rana*-larven vormt derhalve een samenhangend kraakbeenig geheel. Ook hiermede is Ridewood het niet eens en verdedigt tegen Gaupp weer de vroegere opvatting: „There are thus in the hyobranchial skeleton at this period five distinct and separable \* cartilages” — de twee hyalia, de copula en de twee helften der hypobranchiaalplaat — „as has been held to be the case in the tadpole of the common frog from the time of Cuvier onwards. Gaupp states that in *Rana fusca* tadpoles the whole cartilage is continuous, without fibrous tissue intervening”. — Vóór Gaupp had Stöhr dit bij *Rana* ook reeds geleerd. — „I have not been able to procure tadpoles of suitable ages of this species; but I have made a careful examination of tadpoles of suitable ages of *Rana esculenta* and *Rana temporaria* (= *Rana arvalis*?) and in both of these the five cartilages are very sharply defined. I am inclined to think, that the imperfections of the method adopted by Gaupp are largely responsible for his departure from the generally accepted view. As mentioned above, it is very difficult to discriminate between embryonic cartilage and fibrous tissue by their histological characters” (1896, bl. 97). Als dit laatste waar is, zouden dan de histologen hun onderzoekingen maar liever niet staken? Even duidelijk als tusschen de voornoemde deelen is de kraakbeenige samenhang, ook bij *Rana esculenta*, tusschen de hypobranchiaalplaat en de drie laatste ceratobranchialia, hetgeen door Ridewood alweer ontkend wordt. Bij één *Rana*-species: *Oxyglossus laevis*, kan hij zelfs met het bloote oog zien, dat zij slechts door bindweefsel verbonden zijn (1898, bl. 479). Met een zwakke vergrooting en sterk licht meent men dit bij *Rana esculenta*, het hyobranchiaalskelet van boven beschouwend, ook waar te nemen, doch bij een eenigszins scheeven stand en met een sterke vergrooting van den binocularen mikroskoop — Oculair B van

Watson, objectief C van Zeiss — vertoonen zich de verbindende kraakbeencellen in haar volle scherpte. Ridewood's uitspraak berust dus op niets anders dan op gezichtsbedrog. Om ook zelf daarvan niet het slachtoffer te worden, heb ik ter verkrijging van volkomen zekerheid mijn toevlucht genomen tot de door hem geminachte methode en toen bleek mij opnieuw — waaraan ik trouwens niet in het minst twijfelde — hoe totaal ongerijmd de volgende bewering is: „When, however, sections are cut and after staining and clarifying, are examined under the microscope, all this differentiation disappears... the two tissues (connective tissue and hyaline cartilage) graduate so insensibly into one another, that histological differentiation is denied by those, who adopt this method of investigation only” (1898, bl. 479). Iets dergelijks kan alleen beweerd worden door hem, die of wel „this method of investigation” niet heeft toegepast, of wel van die toepassing zelf niet zoo op de hoogte is, als voor het onderzoek dringend gevorderd wordt.

Gaupp laat de ceratobranchialia beginnen van af het spiculum. Voor de drie laatste: II, III en IV, is dit door het tot stand komen van de verbinding met de hypobranchiaalplaat gewettigd, maar voor het eerste door het ontstaan dierzelfde hypobranchiaalplaat onaannemelijk verklaard. Deze toch is niets anders, zooals we zagen, dan een processus posterior van het eerste branchiale en uit het feit, dat zij de overige branchialia drie korte uitloopers tegemoet zendt, volgt geenszins, dat nu ook het gedeelte tusschen haar en het spiculum I als een uitlooper moet beschouwd worden. Het branchiale I loopt door tot aan de mediaan en is ook nog tijdens de metamorphose in den dikkeren voorrand van de hypobranchiaalplaat te herkennen, hetgeen ook Gaupp zelf opmerkt. „Der Vorderrand der Branchialplatte wulstet sich ventralwärts erheblich vor” (1893<sup>b</sup>, bl. 404). De bijzondere beteekenis hiervan schijnt hem echter ontgaan te zijn, anders toch kon hij niet zeggen: „Dieser Wulst geht in die Wurzel des Fortsatzes über\*, der das Branchiale I trägt”, of: „Von diesen (Keratobranchialia) setzen das dritte und vierte direkt an der Hypobranchialplatte an, das erste und zweite an zwei besonderen Fortsätzen, in die sich die Platte verlängert” (1904, bl. 972). Bestond er homoeo-continuïteit tusschen de ceratobranchialia en de hypobranchiaalplaat, dan zou men daarin, ook zonder aan ongelijksoortige verbindingen morphologisch veel gewicht te hechten, toch een bevestiging

kunnen zien van bovengenoemde opvatting. Of en in hoeverre dit door Gaupp bedoeld wordt, wanneer hij uitdrukkelijk vermeldt: „dass auch die Verbindung zwischen der Hypobranchialplatte und den vier Keratobranchialia durch Zonen mit kleineren Knorpelzellen hergestellt wird” (1904, bl. 975), laat ik in het midden. Maar dat er in het ceratobranchiale I een homoeocontinuee verbinding zou gevonden worden, is, met het oog op de ontogenese, a priori al niet zeer waarschijnlijk en wordt dan ook a posteriori door de waarneming weerlegd; trouwens Gaupp bekent zelf: „Am wenigsten deutlich ist das am Keratobranchiale I”. Is het dan bij de andere duidelijker? Het antwoord hebben we bl. 167 reeds gegeven. Ik kan, uitgezonderd natuurlijk bij jonge larven, waar de verbinding pas gevormd is, nergens homoeo-, maar wel overal de volmaaktst mogelijke homocontinuïteit vinden. Bij het ceratobranchiale I is van den beginne af homocontinuïteit aanwezig. Wel zijn, als de hypobranchiaalplaat juist gereed is, de cellen van het branchiale I, zoo ver als de hypobranchiaalplaat zich lateraalwaarts uitstrekt, iets grooter dan in het hierop volgend gedeelte, doch de overgang is zeer geleidelijk en het verschil verdwijnt later weer, zoodat er bij oudere larven niets meer van te zien is. Voor een homoeocontinuee verbinding kan dit geenszins doorgaan. Toch zie ik er geen bezwaar in met Gaupp „im Sinne der Urodelen-Hypobranchialia” (1904, bl. 1005) te spreken van planum hypobranchiale, hypobranchialia en ceratobranchialia, wyl het eerste ontstaat uit een gedeelte van den kieuwboog, dat evenals bij de Urodela nagenoeg onmiddellijk aansluit aan de copula. Houden we daarenboven rekening met *Alytes*, bij welke de eerste kieuwboog in tweeën gesplitst is, vlak vóór den processus anterior, terwijl bij *Rana* op dat punt het spiculum voorkomt, dan kunnen we zonder twijfel het eerste ceratobranchiale laten aanvangen achter het spiculum en het er voor gelegen gedeelte als hypobranchiale beschouwen. Hierbij komt nog, dat bij de metamorphose daar de eerste veranderingen in het ceratobranchiale I optreden (zie bl. 169). Men zou nochtans de moeilijkheid kunnen opwerpen, dat het planum aangelegd wordt als processus posterior van den eersten kieuwboog en bijgevolg het homologon is van den processus posterior van het hyale. Moeten we evenwel de pars reuniens, zooals waarschijnlijk is uit de ontwikkeling en de metamorphose, voor vergroeide hypohyalia houden, dan ontstaat de processus posterior aan het ceratohyale en zou dus ook de

hypobranchiaalplaat gevormd worden aan het ceratobranchiale I.

Wat andere onderzoekers over de verbinding tusschen de ceratobranchialia en het planum hypobranchiale hebben meegedeeld, kunnen we veilig laten rusten. Waar het andere soorten dan *Rana* betreft, zooals bv. *Pelobates*, is een hernieuwd onderzoek noodzakelijk, wijl geen van al de gegeven beschrijvingen vertrouwen verdient; voor Ridewood's onderzoek van *Alytes* zullen we dit in bijzonderheden aantonen.

Schulze laat Naue „eine directe Querverbindung zwischen den Vorderenden des zweiten und dritten Branchiale“ ontdekken en beschrijft dan zelf den arcus interbranchialis (processus branchialis) als een tweede dwarsverbinding (1892, bl. 10). Gaupp wijst er echter zeer terecht op, dat de door Naue beschreven verbinding geen andere is dan de arcus interbranchialis. Dit blijkt zoowel uit Naue's beschrijving (1890, bl. 12), als uit zijn fig. 4. Vóór Naue was hij reeds gevonden door Martin-Saint-Ange. „Wenn Schulze von einer doppelten directen Querverbindung zwischen den Vorderenden der genannten Bogen spricht, so ist mir“ (Gaupp) „diese Schilderung, auch für *Pelobates*, nicht ganz verständlich“ (1893<sup>b</sup>, bl. 416). Toch is de verklaring niet lastig, geloof ik, als men toto-praeparaten beschouwt. De uitlooper nl. van het planum hypobranchiale, waarmede het ceratobranchiale II is verbonden, is bijna volkomen dwars gericht en evenwijdig met het tusschen planum en spiculum gelegen gedeelte van het ceratobranchiale I, zoodat het den schijn heeft, alsof er in het planum een insnijding bestaat. Strekt deze zich een weinig verder uit naar het midden, tot dicht bij het aanhechtingspunt van het ceratobranchiale III, hetgeen bij een paar *Rana*-larven voorkomt, dan meent men werkelijk op het eerste gezicht een dubbele verbinding waar te nemen. Bij *Pelobates* kan die schijnbare insnijding wel altijd zoo ver doorloopen en was dus de dwaling van Schulze zeer goed mogelijk. Misschien zelfs komt er iets dergelijks voor als bij *Alytes* (zie bl. 188 en 189).

De vorm der ceratobranchialia is door allen tamelijk juist en eensluidend beschreven, verschil van meening bestaat alleen over de uitwassen. Van het ceratobranchiale I zegt Gaupp: „dass es streckenweise in zwei Spangen, eine dorsale und eine ventrale gespalten ist“ (1905, bl. 741). „Mann könnte das Verhältnis auch so schildern, dass das Br. I eine hohe Platte bilde, die nur in ihrem hinteren Abschnitt durch ein grosses Fenster durchbrochen sei“



(1893<sup>b</sup>, bl. 404). Dat men hier eigenlijk niet spreken kan van een „gespalten sein in zwei Spangen”, leert de ontwikkeling; de bovenste is in geen deele gelijkwaardig met de onderste, al wordt zij dan ook grooter dan met de andere uitwassen het geval is. In het eerste stadium van Gaupp vinden we haar ook als een korten uitlooper afgebeeld. Verder is de open ruimte tusschen beide door een paar dwarsverbindingen onderbroken. Naue, die bij de beschrijving hiervan voornamelijk steunt op makroskopische praeparaten (1890, bl. 15), schijnt niets van dien aard gevonden te hebben, evenmin Schulze, doch men houde in het oog, dat de laatste niet *Rana*, maar *Pelobates* beschrijft. Ridewood beeldt een opening af bij *Leptobrachium*, doch niet bij *Rana temporaria* (1898, pl. 31). We behoeven er ons dus niet over te verwonderen, dat bij Parker in geen enkele afbeelding iets dergelijks voorkomt.

Over de ceratobranchialia zegt Schulze: „Alle Branchialia stimmen darin überein, das ihre distale Kante, welche die respiratorischen Fortsätze trägt, durch eine Reihe knotenförmiger Verdickungen oder kleiner Vorsprünge ausgezeichnet ist, welche den einzelnen Kiemenbäumchen entsprechen” (1892, bl. 11). Hierover zegt Gaupp in een noot: „Bei *Rana* ist das Verhältnis jedenfalls so, dass nur das Branchiale I zahlreichere Vorsprünge der distalen Kante trägt, die wohl gleichmässig den Kiemenbäumchen wie den untersten Filterleisten, in deren Basen sie liegen, zur Stütze dienen” (1893<sup>b</sup>, bl. 405). Dit laatste is zeer zeker juist, doch het eerste moet ik beslist tegenspreken, wijl ik zonder uitzondering èn bij *Rana fusca* èn bij *Rana esculenta* aan de naar elkaar toegekeerde randen kraakbeenknobbeltjes vind, zoodat het mij sterk zou verwonderen, indien dit ook bij *Pelobates* niet het geval ware; daarom kan ik maar moeilijk aannemen, dat Schulze, voor zoover het de ceratobranchialia II en III betreft, gelijk zou hebben, daar zelfs *Alytes* in dit punt met *Rana* overeenstemt. De ceratobranchialia I en IV zijn aan beide kanten ervan voorzien. Naue beschrijft ze bij *Rana temporaria* en *Rana esculenta* aan beide zijden der middelste ceratobranchialia (1890, bl. 15 en 16); zijn figuur stemt hiermede echter niet overeen.

Een beeld volkomen gelijk aan het mijne, geeft Parker van *Rana pipiens* en een paar andere (1880<sup>a</sup>, pl. 2). Ridewood's figuren vertoonen allerlei toestanden, nu eens uitwassen aan beide, dan alleen aan de distale zijden, een andermaal slechts aan eene,

enz. Het oordeel over de waarde hiervan is niet moeilijk; ik voor mij verdenk hem sterk, het begin der „Filterleisten” voor kraakbeen te hebben aangezien. De voorspelling, dat een hernieuwd onderzoek bij alle species een verhouding als bij *Rana* aan het licht zal brengen, lijkt mij niet te gewaagd.

Door de latere onderzoekers over het algemeen in aantal en vorm naar behooren waargenomen — Stöhr slechts één (1881, fig. 12), Naeue drie (1890, bl. 15 en 16) — werd het zelfstandig ontstaan der spicula door Schulze het eerst beschreven, doch terecht verworpen door Gaupp, die ook den foutieven naam: ceratobranchialia van Parker door den tegenwoordigen verving. Bij *Pelobates* geeft Schulze aan het spiculum IV den vorm van een drietand. De buitengewone symmetrie in zijn fig. 5 afgebeeld, zal wel wat overdreven zijn; toch komt Schulze hier, geloof ik, dichter bij de waarheid dan Gaupp, als deze zegt: „Ein Verhalten, das ich bei *Rana* niemals, aber auch bei der einen untersuchten *Pelobates*-Serie nicht gesehen habe, das demnach auch bei *Pelobates* nicht constant zu sein scheint” (1893<sup>b</sup>, bl. 416). Het meest gewone bij *Rana*, zowel *esculenta* als *fusca*, is een verdeeling in uitloopers; een onvertakt spiculum IV is uitzondering. De drie overige zijn steeds beschreven en afgebeeld als spits eindigend, hoewel de gaffelvorm ook hier bij beide *Rana*-soorten zeer duidelijk is. In het eerste stadium zien we bij Gaupp het vierde spiculum nog ontbreken. Wijl zij bij mijn larvensoorten alle vier reeds flink ontwikkeld zijn, als het kraakbeen juist opgetreden is aan den canalis lateralis van de oorkapsel, volgt hieruit, dat dit ook het geval moest zijn bij Gaupp's stadium, te meer, omdat de drie eerste tamelijk groot zijn: men kan derhalve den door hem afgebeelden toestand niet als den normalen beschouwen.

Het kon wel niet anders, of Gaupp moest de eerste zijn, die de zwakke copula I waarnam en als dusdanig beschreef. Ride-wood heeft als schitterend resultaat zijner veelgeroemde methode „failed to recognize anything approaching the structure of cartilage in the ligament” (1898, bl. 476). Alleen bij *Alytes* — en bij de na verwante vormen *Bombinator* en *Discoglossus* — heeft zij het voorrecht, door hem als kraakbeen herkend te worden. Daar is zij dan ook in betrekkelijk jonge stadiën zóó sterk ontwikkeld, dat zij voor Gaupp de aanleiding was, het smalle strookje bij *Rana* als eerste copula te beschouwen en te homologizeeren met de eerste copula der *Ichthyophis*-larven en der visschen.

De beschuldiging, door Ridewood tegen Gaupp geuit — zeer ten onrechte, gelijk deze zelf aangeeft (1904, bl. 987) — als zou hij den processus postero-medialis beschouwen als uitgroeiend uit de hypobranchiaalplaat, zal wel zijn oorzaak vinden in den naam: processus, door Gaupp er aan gegeven. Let men echter op de overdrachtelijke beteekenis van het woord, dan valt er tegen dezen term niet het minste in te brengen. Voor de beteekenis en afleiding, hem aanvankelijk door Ridewood (1896, bl. 112) toegeschreven, doch later herroepen (1897<sup>b</sup>, bl. 587), verwijs ik naar Gaupp (1904, bl. 1007). Hoewel het ontstaan in deze en in de volgende onderzoekingen juist waargenomen is, komt toch de prioriteit van een duidelijke beschrijving der vormingswijze, evenals van zoo menig ander punt, aan Gaupp toe. Deze beschrijving (1893<sup>b</sup>, bl. 421), alsook de figuren zijn zoo sprekend, dat een minder dan middelmatige aandacht bij het lezen nog voldoende is voor een volledig begrip. Er bestond derhalve voor Ridewood niet de minste reden „to describe with considerable hesitation the thyrohyals (processus postero-mediales) as persistent parts of the hypobranchial cartilage, left by the perforation of the plate” (1897<sup>b</sup>, bl. 586). Hoe het mogelijk is, uit dezen zin bv. van Gaupp, waarnaar Ridewood zelf verwijst: „Die Processus postero-mediales haben nichts mit den während des Larvenlebens functionirenden Branchialia zu tun, sondern sind stehende gebliebene Reste des hintersten Abschnittes der larvalen Branchialplatte\*, die dann ein selbständiges Längenwachstum erreichen” (1893<sup>b</sup>, bl. 433), iets anders te lezen, dan hetgeen Ridewood zelf vond, is mij een raadsel. Van de vroegere onderzoekers schijnt alleen Rathke goed gezien te hebben, daar hij de insnijding en het uitgroeien der processus duidelijk beschrijft (1832, bl. 39). Wat Stöhr bedoelt met: „Sie sind nichts Anderes als die ventralen Enden der vierten Kiemenbogenknorpel, die zu starker Entwicklung gelangen” (1881, bl. 84), is lastig te achterhalen. Verschillende redenen, o. a. zijn goedkeuring, gehecht aan Parker's onderzoek omtrent dit punt en het feit, dat hij geen spiculum IV heeft waargenomen, doen mij vermoeden, dat hij geen juist inzicht heeft gehad in de ware toedracht der zaak. In elk geval gaat het niet aan, ze eenvoudig te beschouwen als „Reste der Kiemenbogen” (bl. 84, noot), zooals ook thans nog in leerboeken der zoologie geschiedt (zie bv. Claus-Grobbe n, Hertwig), hetgeen tot een volslagen verkeerde opvatting

leiden moet. Reden voor hun ontstaan en krachtige ontwikkeling — verbeening inbegrepen — zijn de musculi hyoglossi, welke er aan bevestigd worden. Zooals we reeds gezien hebben, kan er uit de kraakbeenige ontwikkeling geen bewijs getrokken worden voor hun homologie met de hypobranchialia II der Urodela. Slechts in één geval heb ik een bewijs meenen te vinden bij een praeparaat van *Rana esculenta*. Hier bevond zich achter den verdikten, van het branchiale I afkomstigen voorrand van de pas aangelegde hypobranchiaalplaat, een dun strookje, waarop weer een verdikking volgde, die evenwijdig liep met den voorrand, doch niet zoo sterk was als de voorste; zij maakte den indruk van een hypobranchiale II. Nauwkeurig onderzoek leerde evenwel, dat het branchiale II nog niet met de hypobranchiaalplaat verbonden was en derhalve niet als oorzaak ervan in aanmerking kon komen. Brengt een toekomstig onderzoek van jonge stadiën, van *Alytes* bv., ook geen bewijzen, dan zal men wel genoodzaakt zijn, in den processus niets anders te zien dan een uiterlijke gelijkenis met de cornua branchialia II van andere Vertebrata, tenzij misschien toestanden vóór de kraakbeenvorming tot de homologie mochten doen besluiten of redenen, aan de phylogenie ontleend.

Gaupp wil hen in grootte ook daardoor laten toenemen, „dass die hintersten Abschnitte der Branchialplatten auseinander gewichen sind” (1893<sup>b</sup>, bl. 422). Hiertoe besluit hij uit een vergelijking van twee opeenvolgende stadiën, waarvan het jongere korter processus, doch langere hypobranchiaalplaat bezit dan het oudere. Een dergelijke gevolgtrekking acht ik niet gewettigd, vooral niet, wanneer een der twee individueele afwijkingen vertoont, zooals in het onderhavige geval het oudste stadium, waarvan Gaupp zelf zegt: „Das in Fig. 10 dargestellte Zungenbein” — het oudste — „würde, wenn es zur völligen Ausbildung gelangt wäre, sehr lange Manubria ergeben haben” (1893<sup>b</sup>, bl. 431, noot). Ik heb onder al mijn praeparaten geen enkel dergelijk beeld ontmoet. Uit metingen bleek mij bovendien, dat in elk ouder stadium de afstand van copula tot vrijen rand grooter geworden is. Verder heb ik bij niet één resorptie van kraakbeencellen tusschen de processus kunnen waarnemen: overal vond ik dezelfde kleine cellen terug, welke reeds in het larveleven hier voorkwamen en welke zich in de metamorfose blijkbaar vermenigvuldigen.

Het voornaamste verschil tusschen Gaupp en mij bestaat hierin,

dat volgens hem de pars reuniens geheel verdwijnt en van de copula II de grootste helft, maar vooral dat de manubria volkomen nieuw gevormd worden door het paracopulaire kraakbeen. „Die Manubria der Cornua principalia” (= Cornua hyalia) „werden noch erheblich länger dadurch, dass die frühere Copula fast ganz zerstört wird. . . . Gleichzeitig werden jedoch auch die Reste der Copula, die auf meinem früheren Stadium noch zur Bildung der Manubria beitrugen, zerstört, so dass letztere schliesslich ganz aus neugebildetem Knorpel bestehen” \* (1893<sup>b</sup>, bl. 431; zie ook 1904, bl. 984). Het paracopulaire kraakbeen, dat ten slotte de manubria vormt, vindt hij aanstonds bij het eerste optreden ervan over den geheelen afstand tusschen den voorrand van de hypobranchiaalplaat en den achterrand van het hyale aanwezig, zoodat het hem niet duidelijk geworden is, van welk dezer twee de vorming uitgaat (1893<sup>b</sup>, bl. 424). Het meest is hij geneigd, het te rekenen bij de copula en terecht, zooals wij gezien hebben. De redenen, waarom hij het later (1904, bl. 1004) „als zur Hyalbogenspange gehörige Bildung” opvat, nl. de vorming der manubria, houden geen stand, hetgeen we thans nader zullen aantoonen. Daar dat kraakbeen volgens Ridewood bij *Alytes* het eerst optreedt aan den voorrand der hypobranchiaalplaat, zonder bij zijn verderen groei de copula te bereiken, zal bij een hernieuwd onderzoek hierop bijzonder gelet moeten worden. Slechts bij twee praeparaten, welke overeenstemmen met het eerste metamorphose-stadium van Gaupp, vind ik langs de copula een weefsel met eenzelfde uitbreiding, doch kraakbeen is dit zeker niet; bij geen van de andere reikt het veel verder rostraalwaarts dan de copula. De doorsnede van Gaupp's tweede stadium komt met deze bevinding tamelijk wel overeen: het geheele manubrium bestaat nog uit oud kraakbeen, hemelsbreed van het jonge paracopulaire verschillend, zoodat het model, waarin het manubrium over zijn geheele lengte tevens uit nieuw kraakbeen opgebouwd is, mij voor een onoplosbare moeilijkheid stelt. Ik geef toe, dat men uit één doorsnede niet kan oordeelen over het geheele model, doch haar gelijkenis met mijn praeparaten is zoo treffend, dat ik niet goed begrijpen kan, hoe met behulp van de overige doorsneden een dergelijk model kan verkregen worden. In alle stadiën bestaan de manubria in mijn praeparaten uit oud kraakbeen; eerst na afloop der metamorphose wordt het verschil tusschen dit en het jonge vereffend, doordat de oude cellen voortdurend door-

gaan met zich te delen, de jonge met grooter te worden en zich sterker te kleuren. Dat zij langer zouden worden doordat de copula „fast ganz zerstört wird”, kan ik onmogelijk toegeven; het is zelfs zeer lastig vast te stellen, dat er werkelijk insnijding plaats heeft. In de afbeelding der zoeven genoemde doorsnede heeft „der Zerstörungsprocess” de copula zelf nog bijna niet aangetast, zooals Gaupp schijnt te meenen: „Die Manubria sind noch sehr kurz, da der Zerstörungsprocess in der Copula noch nicht sehr weit caudalwärts gedrungen ist” (1893<sup>b</sup>, bl. 437); het kraakbeen echter, dat hier gereduceerd wordt, is niet van de copula, doch van de pars reuniens, hetgeen voldoende blijkt uit het verschil in grootte der cellen en waaraan een toto-praeparaat niet den minsten twijfel overlaat. Alleen aan den rostralen groei van den processus antero-lateralis derhalve moeten wij het toeschrijven, dat de voorrand der copula ten slotte in eenzelfde transversaal vlak ligt als die van den processus. Welke waarde wij er aan moeten hechten, wanneer onderzoekers vóór Gaupp verklaren, dat de manubria geen nieuwvorming zijn, is zonder meer duidelijk. Ditzelfde geldt ook voor Ridewood. Minder derhalve wijl hij het verzekert, dan wel, omdat de overeenstemming met *Rana* zoo goed als zeker is, nemen we aan voor soorten als *Pipa americana* en *Pelodytes punctatus*, welker onderzoek hem dit resultaat opleverde, dat de manubria hun ontstaan rechtstreeks danken aan de hyalia. En hiermee vervalt de laatste moeilijkheid, welke bij Gaupp nog bestond tegen de „morphologische Identität” met het hypohyale van sommige Urodela: „Die Art der Entstehung des Manubriums aus dem spät auftretenden paracopularen Knorpelstreifen ist der Annahme einer solchen Identität allerdings nicht günstig” (1904, bl. 1004), want evenals bv. bij *Salamandra maculosa* of *Siredon* het hypohyale bleef bestaan, om het hyale te verbinden met de copula, zoo blijft hier het laterale gedeelte van de pars reuniens (= het mediale van het hyale) het hyale verbinden met het corpus cartilagineo-hyoideae. Hierdoor wordt tevens de morphologische beteekenis der pars reuniens als vergroeide hypohyalia bevestigd.

In geen enkele der talrijke figuren, welke van het tongbeen der Anura gegeven zijn, vind ik de processus anteriores cornu hyalis tot een breede plaat uitgegroeid; volgens de figuren van Ridewood zijn de spangen, welke de ruimte vóór het midden van het corpus bij *Pipa* als „hyoglossusforamen” omsluiten, blijkbaar gelijk

aan de manubria plus de processus anteriores. Hoe de corpora cartilaginis hyoideae der verschillende Anura van elkaar afgeleid en met elkaar in overeenstemming gebracht kunnen worden, is door Gaupp voldoende aangetoond (1904, bl. 988 en vlg.). Alleen hierop wil ik nog de aandacht vestigen, dat de door mij gegeven beschrijving (bl. 170) van het ontstaan van den processus postero-lateralis een in den grond volkomen overeenstemming bewijst met dat van den processus bij *Pelodytes* en van de „ala” bij *Xenopus* en *Pipa*. In het bijzonder wat *Pelodytes* betreft, waar volgens Ridewood „the processus postero-lateralis is the persistent proximal portion of the first ceratobranchial” (1897<sup>b</sup>, bl. 593), acht ik de afwijking niet essentieel, al zou ook een nieuw onderzoek deze bevinding in alle deelen als juist aantonen. Een paar stadiën tusschen die van zijn fig. 5 en 6 zouden echter wel eens een andere uitkomst kunnen opleveren dan die van Ridewood. Vergelijkt men zijn figuren van *Pelodytes* met elkaar, dan is het wel is waar zoo goed als zeker, dat de processus ontstaat uit het ceratobranchiale I, maar dan toch uit het gedeelte, dat mediaal van het spiculum gelegen is, derhalve uit hetzelfde gedeelte als bij *Rana*, nl. uit de hypobranchiaalplaat. Om deze redenen acht ik den naam: processus antero-lateralis voor den processus aan de voorzijde van het corpus verkieslijk boven processus alaris; want, al moge deze ook beter den vorm doen kennen, het woordje „alaris” geeft aanleiding tot het veronderstellen eener homologie met de ala van *Xenopus* en *Pipa*, welke in werkelijkheid niet bestaat. Tegen de wijze van ontstaan van den processus postero-lateralis, zooals zij door Dugès beschreven is (1834, bl. 99) valt, geloof ik, weinig te zeggen, te meer wanneer we in het oog houden, dat hij niet *Rana*, doch *Pelobates fuscus* (= *Bombinator fuscus*) beschrijft.

Dat we de openingen in den processus antero-lateralis van *Rana* als overeenkomstig te beschouwen hebben met het foramen laterale van *Pelodytes punctatus* — ook door Dugès reeds waargenomen — en *Pelobates fuscus*, lijdt geen twijfel, al komt dit dan ook — altijd volgens Ridewood — geheel anders tot stand.

#### Alytes.

Van de stadiën, welke mij ter beschikking stonden, was het jongste 25 mM. lang — de staart van 14 mM. meegerekend; de achterpooten waren pas als een klein rond bolletje zichtbaar — het

oudste bevond zich in de metamorphose en had een lengte van 53 mM. — staart reeds gedeeltelijk gereduceerd, 25 mM.; achterpooten, gestrekt, 40 mM. Het jongste exemplaar vertoont reeds op een enkele kleinigheid na alle bijzonderheden, welke wij bij een hyobranchiaalskelet op het hoogtepunt der ontwikkeling aantreffen.

De gewone vorm van de copula I is die, afgebeeld in fig. 27. Waar hij daarvan afwijkt, ben ik geneigd zulks toe te schrijven aan een of andere bijzondere omstandigheid, zooals bv. in fig. 26 aan een contractie tengevolge van het bleeken; want in alle gevallen, waarin schrompeling ontbreekt, vindt men ze meer breed dan lang. Vooraan is de dwarsdoorsnede die van een holbolle lens, met den hollen kant benedenwaarts gericht; achteraan is zij over een geringen afstand onder en boven zwak convex, op doorsnede ongeveer een rechthoek met afgeronde hoekpunten: hoogte 230  $\mu$ , lengte 660  $\mu$ . De cellen van de pars reuniens zijn kleiner dan die van de overige deelen en in tegenstelling met die bij *Rana*, minder sterk gekleurd — weinig intercellulaire stof — zoodat aan het geheele voorkomen duidelijk te zien is, dat zij aangepast zijn aan de beweeglijkheid van de hyalia ten opzichte van elkander. Doch omtrent de kraakbeen-natuur kan niet de minste twijfel bestaan: dezelfde veelhoekige, of min of meer vierkante vorm der gewone kraakbeencellen en dezelfde blauwe kleur. De hyalia zelf verschillen hoofdzakelijk van die van *Rana*, doordat de processus aan den voorkant, zoo bv. de processus antero-mediales, veel zwakker ontwikkeld zijn (vgl. fig. 26 en 23).

De copula II loopt door tot aan den voorrand der pars reuniens en is ook op doorsneden tot hiertoe gemakkelijk te volgen door het verschil der cellen. Als een wig aan de onderzijde in de pars reuniens gedreven, splitst zij deze voor en achter bijna over de geheele dikte in tweeën, doch niet in het midden: hier vinden we boven den scherpen kant der wig een nogal dikke laag van dezelfde cellen als links en rechts. Caudaal van de pars reuniens begint de scherpe rug langzamerhand te verdwijnen, zoodat de dwarsdoorsnede ongeveer cirkelvormig wordt. De grootste breedte bereikt de copula even vóór den voorrand der hypobranchiaalplaat-helften, welke zij over de gansche lengte tamelijk ver van elkaar verwijderd houdt. Op het breedste punt vertoont zij aan den onderkant een kleine uitspringende verdikking, een begin van copulasteel, waaraan evenals bij *Rana* de muscoli copulo-branchiales, (G a u p p) (= basihyo-branchiales, Schulze) ontspringen. Over de



lengte van deze ventrale uitpuling is de doorsnede wederom wigvormig, doch nu met den scherpen hoek naar beneden gekeerd; hierna neemt zij den vorm aan van een halve ellips met den convexen rand beneden en behoudt dien op haar verderen loop. Links en rechts is haar zijrand dorsaal met de helften der hypobranchiaalplaat verbonden door cellen van hetzelfde karakter als die der pars reuniens, doch van nog iets geringer grootte; maar ook deze doen zich als echte kraakbeencellen kennen, in toto-praeparaten niet minder duidelijk dan in doorsneden. Ook bij *Alytes* is deze verbinding dus homoeocontinueel. De ceratobranchialia zijn platter en breeder dan bij *Rana*, vooral het ceratobranchiale IV en het distale gedeelte van III. De naar elkaar toegekeerde randen van II en III zijn ook hier van korte uitwassen voorzien; een enkele maal, o. a. bij een larve van 65 mM., onmiddellijk vóór en bij een van 70 mM. in het begin van de metamorphose, vond ik er een paar, doch zeer zwakke, aan den buitenrand van II. Bij *Alytes* schijnen derhalve bij een volkomen ontwikkeld hyobranchiaalskelet beide randen uitwassen te dragen, al zijn ze dan ook aan beide niet even groot. Bij deze exemplaren was ook de binnenrand van IV min of meer gekarteld. Het ceratobranchiale I draagt er aan beide kanten, aan den binnenrand korte en gelijk aan die tusschen II en III, lange aan den dorsalen buitenrand. Dat er zich ook ontwikkeld hebben aan de commissurae terminales, spreekt haast van zelf.

Spicula komen alleen voor aan de ceratobranchialia II, III en IV (fig. 26). Het vierde is bijna over zijn geheele lengte kraakbeenig vergroeid met het ceratobranchiale IV, alleen een kort caudaal gedeelte is vrij. De ceratobranchialia II en III steken tamelijk hoog boven de hypobranchiaalplaat uit, terwijl hun binnenrand zich medio-caudaalwaarts voortzet in het spiculum. Ook zou men al wat boven de hypobranchiaalplaat gelegen is, bij het spiculum kunnen rekenen, dat dan met zeer breede basis aan het ceratobranchiale zou ontspringen. Welke opvatting de juiste is, zal wel op te maken zijn uit de vroegste ontwikkeling; voor de laatste pleiten zeker de bevindingen bij *Rana* en andere Anura. Spiculum II is veel zwakker dan III, zoodat het, wegens het onderliggend zwaar gekleurde ceratobranchiale, moeite kost om het in een toto-praeparaat te vinden; doch in sagittale doorsneden ontdekt men het zeer gemakkelijk. Het strekt zich ook minder ver caudaalwaarts uit in het voorste

kieuwdekselvlies dan de andere. De lengte van het spiculum III, gerekend van de hypobranchiaalplaat af, bedraagt 855  $\mu$ , die van het spiculum II 296  $\mu$ .

Het merkwaardigst in het hyobranchiaalskelet van *Alytes* is wel de verbinding van de ceratobranchialia met de hypobranchiaalplaat. Het eerste en tweede zijn volkomen kraakbeenig vrij; het derde is er slechts even mee verbonden en ook de verbinding van het vierde is niet bepaald schitterend te noemen. Toch is de verhouding van deze twee laatste zonder veel moeite te achterhalen, zoo men althans geen afkeer heeft van doorsneden. Want ook in mijn toto-praeparaten is vergissing niet uitgesloten, omdat men zich licht laat verleiden tot het aannemen der verbinding, vooral wanneer de ventrale bocht der ceratobranchialia, zooals in fig. 26 het geval is, een weinig onder de hypobranchiaalplaat gelegen is. Houdt men het praeparaat scheef, dan ziet men tusschen den voorrand der ceratobranchialia en de hypobranchiaalplaat door en kan men slechts zoo half en half een kraakbeenigen samenhang waarnemen. Zonder doorsneden is zekerheid onmogelijk. In deze, zowel sagittale als dwarse, ziet men aan de mediale zijde der twee genoemde ceratobranchialia een zwakken homoeocontinueelen samenhang.

Rostraal zijn de ceratobranchialia I, II en III door een tamelijk dikken rand onderling stevig met elkaar verbonden; ook IV is op diezelfde wijze verbonden, doch hier is in het verbindingsstuk een zwakke plek (fig. 26), waardoor een beweging van de drie andere als geheel ten opzichte van het vierde mogelijk gemaakt schijnt te worden. Dat er voor het aannemen van een dergelijke beweging wel eenige reden bestaat, leert ons de aanwezigheid van een sterke spier, welke aan den processus anterior van het ceratobranchiale I en aan het ceratobranchiale IV op het punt, waar dit naar achter ombuigt, vastgehecht is (fig. 26,  $\times$ ) en vooraan onder de ceratobranchialia doorloopt. Deze spier is door Schulze niet beschreven bij *Pelobates*, waar zij derhalve schijnt te ontbreken; in het tegenovergestelde geval toch was zij zeker door hem gevonden, wijl zij groot genoeg is om ook makroskopisch, zelfs bij mijn jongste larven van *Alytes*, aanstonds in het oog te vallen. Bij *Rana* ontbreekt ze stellig, zooals uit mijn praeparaten blijkt. Is het werkelijk de functie der spier, welke ik aanduid met den naam: *musculus infrabranchialis*, een benedenwaartsche beweging van het laterale voorste gedeelte der kieuwschaal te veroorzaken, dan vinden we

hierin tevens een gereede verklaring voor den toestand, dat de twee eerste ceratobranchialia volkomen en het derde bijna onafhankelijk is van de hypobranchiaalplaat, terwijl de verbinding dezer drie onderling zoo hecht is. Het ontbreken der spier bij *Pelobates* en *Rana* kon dan de vereeniging der ceratobranchialia met de hypobranchiaalplaat tot gevolg hebben, alsmede hun minder sterken samenhang of zelfs onafhankelijkheid van elkaar.

Een arcus interbranchialis ontbreekt; in plaats hiervan komt aan den lateralen rand van het ceratobranchiale III een ventrolaterale, nogal breede processus voor en eveneens aan dien van het ceratobranchiale II; deze laatste buigt mediaalwaarts om in de richting van den eerste, maar bereikt hem niet: doch een stap verder en deze echte processus interbranchiales worden de arcus interbranchialis van *Rana*.

Het spreekt van zelf, dat in verband hiermee ook de aanhechting der spieren<sup>1)</sup> een enigszins andere wordt. De musculus genio-branchialis (genio-hypobranchialis), welke volgens Schulze bij *Pelobates* „an der Unterseite jedes Hypobranchiale entspringt vor und medianwärts neben dem Processus branchialis” (= arcus interbr.) (1892, bl. 16), neemt bij *Alytes* slechts met een paar bundels zijn oorsprong op dat punt, met het grootste gedeelte daarentegen aan den processus interbranchialis van het ceratobranchiale III, terwijl hij bij een andere larve in zijn geheel verbonden is met de hypobranchiaalplaat. De musculus copulo-branchialis (basihyo-branchialis) is in het eene geval enkel bevestigd aan den processus van het ceratobranchiale III, in het andere bovendien nog aan dien van het ceratobranchiale II: dat er onder den invloed van deze spier een arcus interbranchialis tot stand komt, ligt voor de hand. De musculus hyo-branchialis (ceratohyo-branchialis), welke zich volgens Schulze bij *Pelobates fuscus* „an die Vorderseite der Spitze des Processus branchialis” (= arcus interbr.) „ansetzt” (1892, bl. 25), splitst zich volgens Gaupp bij *Rana fusca* „in zwei Bäuche, die gemeinsam vom Hyale kommen, von denen aber der laterale kürzere (M. h-br. brevis) am I Branchiale, der mediale längere (M. h-br. longus) am Processus branchialis ansetzt” (1893b, bl. 409). Ik vind, dat er bij beide *Rana*-soorten eigenlijk twee spieren zijn, die elkaar kruisen, nl. de musculus h-br. longus en

---

1) De terminologie der spieren is de door Gaupp ingevoerde (1893b, bl. 409); de tusschen haakjes geplaatste zijn de namen door Schulze gegeven.

een bredere musculus h-br. brevis. De eerste ontspringt het meest lateraal aan het ceratohyale en hecht zich vast aan den arcus interbranchialis, terwijl de tweede mediaal van den eerste ontspringt, over hem heen loopt en zich vasthecht aan het ceratobranchiale I. Bij *Alytes* is er slechts één spier en, wijl zij zich vasthecht aan den processus interbranchialis, is zij de overeenkomstige van den musculus h-br. longus. Hierdoor wordt het voor deze spier moeilijker haar taak te vervullen, welke volgens Schulze (1892, bl. 25) deze is: de kieuwspleten door den tweeden en derden kieuwboog te sluiten, „sowie überhaupt den hinteren Teil des Kiemenkorbes gegen den ersten Kiemenbogen zu drängen”. Hoe door deze werking ook de spleten tusschen de ceratobranchialia II en III en tusschen III en IV gesloten worden, is mij niet volkomen duidelijk; bij *Alytes* gaat door een samen-trekking dezer spier, indien dit al gebeurt, toch zeker alleen de eerste spleet dicht. Zou misschien tot een dergelijke functie de musculus infrabranchialis niet beter in staat zijn? Door een verkorting van deze moeten noodzakelijkerwijze alle drie spleten zich sluiten, althans in het voorste gedeelte der kieuwschaal.

De musculi marginales hechten zich voor aan de ceratobranchialia vast: de eerste aan het dwarsstuk van het ceratobranchiale I, de tweede mediaal van en onder den processus interbranchialis van het ceratobranchiale II, de derde eindelijk mediaal naast dien van het ceratobranchiale III.

En hiermee heb ik voldoende bewezen, hetgeen ik in de Inleiding gezegd heb (bl. 8 en 9) over de bruikbaarheid der gebezigde methode voor het onderzoek der spieren.

Het verst gemetamorphoseerde stadium is het in fig. 28 afgebeelde. Nog vóór dat er iets van beginnende metamorphose te bespeuren valt, is evenals bij *Rana* aan de hypobranchiaalplaat door het verschil in kleur te zien, welk gedeelte blijven, welk geresorbeerd zal worden. Ook hier beginnen de commissurae terminales en de spicula het eerst te verdwijnen en tegelijkertijd zien we ook een verandering optreden in de copula I. De copula II, die zich onmiddellijk vóór de metamorphose nog uitstreckte tot aan den voorrand der pars reuniens, is thans reeds over  $\frac{1}{3}$  ongeveer van de lengte van deze teruggeweken. Het te resorbeeren middenstuk van de hypobranchiaalplaat is nog bleeker geworden; de homoeocontinueele verbinding tusschen de toekomstige processus postero-mediales en

de copula begint over te gaan in een homocontinuee, zoodat in het stadium van fig. 28 ternauwernood nog een herinnering aan den vroegeren toestand bewaard is. De insnijding zet zich voort tot aan de copula en terwijl ook het voorste gedeelte een innige vereeniging met deze aangaat, wordt het laterale nog verder gereduceerd. Aan de hyalia is de omvorming tot cornua hyalia in vollen gang, vooral aan den caudalen rand. De resorptie aan de pars reuniens is vooraan en daar, waar eens de copula II zich bevond, reeds ver gevorderd, doch de hyalia zijn door haar nog stevig met de copula verbonden (fig. 28). De copula I is reeds verdwenen. Van de ceratobranchialia is in dit stadium de vorm nog in hoofdzaak behouden; maar evenals bij *Rana* ziet het weefsel er glasachtig uit; alleen rostraal zijn nog kleine strookjes van kraakbeen over.

#### LITTERATUUR-OVERZICHT.

Wat de pars reuniens betreft, zien we in de verhouding tusschen haar en de copula II de bij *Rana* geuite meening bevestigd, dat zij beschouwd moet worden als een onderdeel der hyalia, homolog met de hypohyalia der Urodela. Ook haar gedrag tijdens de metamorphose schijnt hiervoor te pleiten evenals bij *Rana*. Vermoedelijk zullen we in de eerste vorming nog sprekender bewijzen vinden. Tot nu toe zijn zeer jonge stadiën alleen onderzocht door Kallius, die van een larve van 11 mM. een model afbeeldt, door Märtens gereconstrueerd. Hieruit echter valt voor de pars reuniens niets bijzonders op te maken. De afwijkingen tusschen dit hyobranchiaalskelet en dat van mijn jongste larven zijn nogal belangrijk. Zoo bv. worden de helften der hypobranchiaalplaat niet over de geheele lengte gescheiden door de copula II, waarmede zij homocontinueel verbonden lijken. De ceratobranchialia zijn alle vier stevig en, naar het schijnt, eveneens homocontinueel met haar verbonden. Het is natuurlijk mogelijk, dat deze toestand in dergelijke vroege stadiën werkelijk voorhanden is en splitsing evenals bij de Urodela eerst later tot stand komt; toch komt het mij zeer onwaarschijnlijk voor, daar ik tot mijn spijt aan het onderzoek van Kallius, voor zoover dit het kraakbeenig hyobranchiaalskelet betreft, geen groot vertrouwen schenken kan. Want ook in oudere stadiën heeft hij naar allen schijn eenzelfde toestand ontmoet, daar het diepgaand verschil tusschen *Alytes* en *Rana* hem in het

geheel niet opgevallen is. „Das Hyobranchialskelett” (van *Rana temporaria* = *Rana fusca*) „unterscheidet sich von *Alytes* fast allein dadurch, dass die Copula a (I) ganz rudimentär ist, und nur kurze Zeit bestehen bleibt” (1901, bl. 625). Welk de aangewende kleurmethode geweest is, vernemen we niet: „Ueber die Färbung der Serien habe ich nichts Besonderes zu sagen, es ist selbstverständlich, dass sie allen modernen Anforderungen entsprechen, soweit ich selber darauf Einfluss haben könnte” (1901, bl. 536). Voor het kraakbeen lijkt zij mij echter volkomen onbruikbaar; ten bewijze het volgende. Tot bij larven van 50 mM. — lichaamslengte 26, achterpooten 2,75 mM., stadium XI — bestaat de copula II uit twee delen, waarvan het eerste opgebouwd is uit „Vorknorpel”, het tweede uit „Knorpel”, zooals blijkt uit de tekstfiguren en dezer verklaring (bv. fig. 20 en 22). Deze figuren zijn evenwel geen zuiver mediane doorsneden, doch een weinig lateraal van het midden gevoerd, zooals opzettelijk voor dit doel vervaardigde doorsneden — ook toto-praeparaten waren eigenlijk hiervoor wel voldoende — mij leerden. Het voorste stuk is niets anders dan de uit echt kraakbeen bestaande pars reuniens; doorsneden precies door het midden laten van een tweedeelige copula II niets herkennen. Ook schijnt het hem niet duidelijk te zijn geworden, wat bij de copula II, wat bij de pars reuniens gerekend moet worden. Zoo heet het bv. bij de beschrijving van het model: „die Copula schiebt sich weiter kranial zwischen die Hyalia als knorpelige Masse ein, so dass die Pars reuniens nicht so stark entwickelt ist, wie beim Frosch” (bl. 589). Over dit laatste zou men nog kunnen twisten. En bij het stadium VI — larve van 31,5, lichaamslengte 13,5, achterpooten 0,5 mM., grooter dus dan mijn jongste larve — „Anders wie in früheren und zum Teil auch in späteren Stadien beginnt die Pars reuniens mit einer kleinen medianen Spitze, in der die hyaline Grundsubstanz stärker entwickelt ist, als in dem sich seitlich daran anschliessenden Gewebe, das dem Vorknorpelgewebe ähnlich sieht. Nach hinten geht diese mediane Masse in die schon beschriebene und auch von Gaupp so benannte Copula b (II) über” (bl. 593). De „mediane Spitze” is natuurlijk niets anders dan de voorpunt van de copula II. In zijn stadium XII — larve van 43, lichaamslengte 23, achterpooten 7 mM. (zegge zeven) — begint reeds de metamorfose. Bij mij is dit pas het geval bij veel oudere larven; zoo bv. bij een, welke één voorpoot

bevrijd had en welker achterpooten 33 mM. lang waren. De kleinste, bij welke de metamorphose begonnen was, had toch nog achterpooten van 19 mM. lengte, eenzelfde stadium als dat, waarin zij volgens Ridewood juist een aanvang genomen heeft.

Dat ik er na dit alles geen groot gewicht aan hecht, dat *Kallius* de eerste copula gepaard vindt, is duidelijk. In een toto-praeparaat — larve van 30 mM., staart 15 mM., achterpooten 1,5 mM. — vind ik iets dergelijks; hierin: „sind hinten zwei kleine stumpfe Zipfel bemerkbar” (bl. 595), juist zooals in fig. 13 van *Kallius* afgebeeld is, doch iets zwakker; ik zal mij echter wel wachten, hieruit tot een „deutlich paarige hintere Hälfte” te besluiten; vermoedelijk toch is het een contractieverschijnsel, hetgeen ook de vorm in deze zelfde fig. 13 laat veronderstellen. Ook volgens Ridewood is deze altijd meer breed dan lang. Zij is alleen paarig caudaal, dat gedeelte dus, dat het meest tusschen de hyalia beklemd raakt. Door die samendrukking wordt heel gemakkelijk verklaard, hoe de copula op dit punt, waar de hyalia zeer nauw tegen haar aansluiten (zie *Kallius*' tekstfiguur 19), „aus zwei Knorpelgrundsubstanz enthaltenden Kernen besteht, die durch vorknorpeliges Gewebe in der Medianebene zusammenhängen (bl. 592, verklaring der tekstfiguur). Ik twijfel niet in het minst, dat dit „vorknorpeliges Gewebe” gelijk op dat der pars reuniens, door de samenpersing in dien toestand gebracht. Trouwens *Kallius* zelf heeft ze niet overal paarig aangetroffen en, vreemd genoeg, wordt ze als zoodanig het eerst beschreven bij het stadium VI — ouder dan mijn eerste. Bij de jongere schijnt ze dus enkelvoudig te zijn en toch zou juist bij deze de gepaarde aanleg moeten voorkomen. In het afgebeelde model van Märten's is er zelfs geen aanduiding van te ontdekken.

Ik wil volstrekt niet ontkennen, dat zij paarig aangelegd wordt, maar dan moeten we daarvoor andere bewijzen hebben dan die van *Kallius*.

Voor het homologizeeren der processus postero-mediales met de cornua branchialia II zijn de toestanden, zoowel vóór als tijdens de metamorphose, niet bepaald gunstig te noemen: zooals we bl. 182 reeds opmerkten, jonge stadiën zullen te beslissen hebben. Wellicht vinden we dan ook de oplossing, waarom bij *Alytes* de copula II zoo ver caudaalwaarts tusschen de helften der hypo-branchiaalplaat doorloopt: het lijkt mij niet onmogelijk, dat deze laatste zich

bij *Alytes* langzamer ontwikkelen dan bij *Rana* en zoo de copula gelegenheid geven, hen van elkaar gescheiden te houden.

Een van de voornaamste redenen, waarom ik mijn onderzoek tot *Alytes* uitgestrekt heb, was de opvallende toestand, waarin volgens Ridewood de ceratobranchialia I en II ten opzichte der hypobranchiaalplaat verkeerden. En wijl *Rana* mij reeds geleerd had, dat Ridewood, waar het verbindingen van kraakbeenige deelen onderling gold, niet het geringste vertrouwen verdiende, was er alleszins reden voor een hernieuwd onderzoek, vooral wijl hij de eenige was, die daarvan melding maakte. Toch bleek hij in dit geval juist gezien te hebben. Dat de zwakke verbinding tusschen het ceratobranchiale III en de hypobranchiaalplaat hem ontging, ligt voor de hand.

Het verschil in lengte tusschen de spicula II en III is eveneens juist, doch zoo kort als het spiculum II door hem beschreven en afgebeeld wordt — „short and stunted” — is het zeker niet; waar het bij mijn methode in zijn geheel niet dan uiterst moeilijk zichtbaar is, schiet de zijne zeker tekort.

Naar hetgeen we reeds bij andere species over de pars reuniens gezien hebben, verwachten we over haar niets anders te hooren dan dat zij is: „a dense mass of whitish fibrous tissue . . . and serves to bind the ceratohyals together” (1898, bl. 6). Tijdens de metamorphose nochtans verandert ze ook bij hem gedeeltelijk in kraakbeen, zooals uit zijn beschrijving is op te maken. Doch volgens hem moet zij nu eenmaal — dat spreekt van zelf — spoorloos verdwijnen. Bij een stadium, iets jonger dan dat van mijn figuur 28, zegt hij nl. „Examined from the ventral surface, the two ceratohyals are seen to meet in the median line and to be overlapped (ventrally) by the tapering anterior end of the larger copula” \* (i. e. de copula II). . . . „The pars reuniens itself is less conspicuous than before”. En in een volgend stadium: „The pars reuniens has entirely disappeared, and the two ceratohyals can, in a dorsal view, be seen in the median line. In stage 3 this was only visible ventrally” (1898, bl. 8). Bij *Rana* hebben we gezien, dat het gedeelte der pars reuniens, hetwelk ook tijdens de metamorphose de hyalia met de copula II bleef verbinden, langzamerhand de structuur aannam van het overige kraakbeen. In het *Alytes*-stadium van fig. 28 is het overeenkomstige deel iets blauwer gekleurd dan vroeger en zal zich dus vermoedelijk op dezelfde wijze gedragen.



Wegens gebrek aan oudere stadiën heb ik echter geen zekerheid. Daar nu volgens Ridewood reeds in een jonger stadium de hyalia in de mediaan vereenigd zijn en dit later nog sterker wordt, lijdt het geen twijfel, of deze verbindende strook is de veranderde pars reuniens zelf. Hoe het komt, dat deze verbinding eerst alleen ventraal zichtbaar zou zijn, lijkt mij onverklaarbaar, tenzij we aannemen, dat zijn larven een zeer sterke contractie ondergaan hadden. Deze veronderstelling is geenszins ongewettigd, want: „there is” — aldus Ridewood — „in *Alytes* no triangular space on either side of the posterior copula such as occurs in *Pelodytes*, *Pelobates* and a great number of other genera” (1898, bl. 6). Om overtuigd te worden, dat deze afwezigheid enkel het gevolg is van samentrekking, behoeft men slechts mijn figuren 26 en 27 met elkaar te vergelijken. Op het in elkaar geschoven hyobranchiaal-skelet van fig. 26 is het volgende ook van toepassing: „The antero-lateral edges” (van de copula II) „abut on the ceratohyals, the lateral edges on the hypobranchial plates”. Deze laatste liggen wel iets hoger dan de copula, doch schuiven er niet overheen. De aard van de verbinding ermede wordt niet bijzonder vermeld; uit de figuren blijkt echter genoegzaam, dat zij bestaan moet uit „fibrous tissue”.

Ten slotte nog een woord over de reductie der ceratobranchialia. In fig. 28 is hun kraakbeen reeds bijna geheel verdwenen; in een ongeveer even oud stadium van Ridewood is nog zoo goed als alles kraakbeen. Dit wordt langzamerhand wel minder, doch van de drie eerste blijven in stadium 5, waar de staart niet langer meer is dan 1 mM., toch nog kraakbeenige resten over, veel grooter en dikker dan in mijn stadium van fig. 28. Als hier het glasachtig weefsel niet voor echt kraakbeen is aangezien, dan is het alleszins: „surprising that any branchial arches should be found at all, seeing how near to the completion of their metamorphosis larvae with tail reduced to a mere knob, must be” (1898, bl. 10).

Steunend op fig. 28 meen ik gerust te mogen besluiten — volgens de figuren van Ridewood is dit zeker — tot een gelijke vormingswijze van den processus postero-lateralis als bij *Rana* en daarmede vervalt, voor een groot gedeelte althans, deze conclusie van Ridewood: „The postero-lateral process of the adult hyoid cannot be identified with the base of the first ceratobranchial as it can in *Pelodytes*, but both the antero-lateral and postero-lateral

processus are new formations, as in *Rana*" (1898, bl. 11) (zie ook bl. 185).

De plaats van het eerste optreden van het paracopulaire kraakbeen bevindt zich volgens Ridewood aan den voorrand der hypobranchiaalplaat; dit behoeft een nieuwe bevestiging.

Voldoende, geloof ik, is aangetoond, welk vertrouwen geschonken kan worden aan de onderzoekingen van Ridewood en aan de methode, waaraan we deze te danken hebben. Terecht mogen we met een kleine wijziging op hem zelf toepassen, hetgeen hij van Parker getuigde: „It is evident, therefore, that no great weight can be attached to the observations of Ridewood's" (1898, bl. 482).

---

## V. WERVELKOLOM DER URODELA.

Toen ik de beschrijving van het chondrocranium begon, had ik het voornemen mijn bevindingen over de ontwikkeling der kraakbeenige wervelkolom even uitvoerig weer te geven. Met het oog hierop werden eenige figuren tegelijk met de overige gelithographeerd. Door gebrek aan tijd zie ik mij echter genoodzaakt, dit plan grootendeels te beperken tot een beschrijving, in zoover die voor het begrip der afbeeldingen noodig is.

Zooals van zelf spreekt, moet ook een breeder opgevat litteratuur-overzicht achterwege blijven; slechts hier en daar er op ingaande, zal ik in hoofdzaak Schauinsland volgen (1905, bl. 487 en vlg).

### WERVELBOOG.

Verschil in de ontwikkeling heb ik bij de onderzochte Urodela niet kunnen ontdekken, zoodat wat van *Molge* gezegd wordt, ook geldt voor *Siredon* en vooral voor *Necturus*.

De bogen treden zeer spoedig op; bij een larve van 11,5 mM. reiken de eerste twee reeds bijna even hoog als de dorsale zijde van het ruggemerg en is ook de derde voor een groot deel kraakbeenig (zie voor de eerste twee fig. 2 en 3). Van een paar andere zijn nog pas eenige kraakbeencellen zichtbaar aan de basis, die boven lateraal tegen de chorda ligt en in den beginne ongeveer zuiver rond is,

terwijl de groenachtig gekleurde gangliën tot ver in den staart zichtbaar zijn. De eerste twee bogen met den occipitaalboog zijn dus de andere in ontwikkeling heel wat vooruit, hetgeen zijn oorzaak vermoedelijk vindt in den reeds bij een larve van 10,5 mM. krachtigen schoudergordel, daar het midden der scapula tegenover den tweeden boog ligt. Ik behoef wel niet uitdrukkelijk te vermelden, dat de occipitaalboog het eerst verschijnt, na hem de eerste wervelboog — larve van 8 mM. — en daarna de tweede — larve van 8,5 mM. Met den groei der larve neemt hun aantal natuurlijk steeds toe. Nog vóór dat alle in den romp aanwezig zijn, groeien de voorste tegenoverstaande bogen in medio-caudale richting over het ruggemerg heen naar elkaar toe; zie fig. 29 en 30, waarin deze groei nog voldoende te herkennen is (vgl. eveneens fig. 33 en 34 van *Rana esculenta*, welke in dit opzicht met *Molge* volkomen overeenstemt). Elkaar in de middellijn ontmoetend vergroeien zij en deze vergroeiing zet zich daarna verder rostraalwaarts voort, door vorming van nieuw kraakbeen aan den binnenkant (fig. 31). Dit is reeds tamelijk ver gevorderd, als de processus articulares tot ontwikkeling komen. Het eerst ontstaan de processus posteriores ter hoogte van de bovengrens van het ruggemerg (fig. 29 en 30; zie eveneens fig. 34), dus daar, waar de bogen naar het midden ombuigen; zij worden ook veel langer dan de processus anteriores (fig. 29, 30 en 31). Deze komen in latero-caudale richting uit de bogen, die zich tot een gewelfd plaatje boven het ruggemerg vereenigd hebben, te voorschijn en leggen zich boven de voerpunt van de processus posteriores, doch versmelten er niet mee. Het is duidelijk uit de gegeven beschrijving, welke even goed geldt voor *Necturus* als *Molge*, dat ik het niet eens kan zijn met de volgende beschrijving van Miss Platt over de ontwikkeling van de wervelkolom bij het eerstgenoemde dier: „In an earlier stage of development” — larve kleiner dan 46 mM. — „the neural arches become connected with one another at their dorsal extremities by a pair of parallel longitudinal bars of procartilage, which begin to chondrify in continuity with the cartilage of the arches. Before the chondrification is complete, a bridge of procartilage connects the two longitudinal bars between the successive arches. This bridge also chondrifies and the longitudinal bars of cartilage break into peaces that articulate with one another, posterior to each transverse bridge” (1897, bl. 63). De onderstelling, dat er in stadiën, ouder dan die van mij — bv. dat van fig. 31, waarin de

processus anteriores niet voldoende uitkomen — nog vergroeiing zou plaats hebben, is niet waarschijnlijk, daar de processus posteriores reeds verder rostraalwaarts reiken dan de processus anteriores en er dus moeilijk „longitudinal bars” tot stand kunnen komen. Van een dwarsbrug, die beide zou vereenigen, is in het geheel geen sprake, ten minste niet in den eigenlijken zin des woords, daar het niets anders is dan een vergroeiing der bogen in het midden. Wijl het derhalve onjuist is, dat „the cartilage connecting dorsally the neural arches of the trunk, arises from paired Anlagen” (bl. 64) — waarop we vroeger (bl. 38) reeds wezen — kunnen „the paired Anlagen of the interoccipitale”, welke Miss Platt meent te vinden, hiervan niet „the equivalent” \* zijn (bl. 63). Wel bestaat er dus algeheele overeenstemming tusschen de dorsale vereeniging van occipitaal- en neuraalbogen, maar in tegenovergestelden zin als Miss Platt bedoelt: bij geen van beide nl. treden zelfstandige kraakbeen-elementen op.

Aan den eersten wervelboog komen begrijpelijkerwijze geen processus anteriores voor (fig. 29), evenmin bij *Rana* (zie bv. fig. 34, 36 enz.) Een uitzondering maakt *Necturus*, waar ook aan de eerste bogen processus anteriores gevormd zijn — met wat goeden wil zou men er zelfs nog aan de occipitaalbogen kunnen ontdekken. Voor het ontbreken der processus posteriores bestaat er geen reden, weshalve deze ook bij alle gevonden worden.

Niet geheel nauwkeurig wordt door Schauinsland de vorming van de geleding tusschen twee opeenvolgende bogen beschreven: „Später jedoch verbreitern sich die oberen Bögen und besonders ihre dorsale Partien, so dass sie mit ihren Nachbarn zusammenslossen; an diesen Stellen bilden sich dann allmählich vordere und hintere Gelenkflächen (Prä- und Postzygapophysen) aus” (1905, bl. 491). Niet de bogen zelf, maar zeer duidelijke processus posteriores en anteriores, ook bij *Siredon*, ontmoeten elkaar en vormen een gewricht, zoodat fig. 284, waarnaar hij verwijst, geen zuivere voorstelling geeft. Wel is waar zijn ze in de staartstreek, waarvan hij eenige wervels afbeeldt, niet zoo duidelijk als in den romp, maar desniettemin goed herkenbaar <sup>1)</sup>. Vgl. ook den in fig. 287 door hem in den juisten vorm afgebeelden neuraalboog van *Necturus*:

---

1) Evenals het hyobranchiaalskelet zijn ook de wervelbogen bij mijn *Siredon*-larven voldoende gekleurd en bij de larve van 50 mM. ook niet al te zeer geschrompeld, zoodat ik alles naar behooren kan waarnemen.

men kan bij dezen toch moeilijk spreken van een verbreeding „der dorsalen Partie”.

Een splitsing der bogen in tweeën heb ik nergens gevonden. Bij de larve van *Siredon* van 50 mM. vind ik in den vijftienden boog van den romp rechts een zuiver ronde opening, waardoor een intersegmentaal bloedvat, dat anders vóór den boog en achter het ganglion ligt, naar buiten treedt — ook vóór elk ganglion ligt links en rechts een bloedvat, dat door Schauinsland besproken en afgebeeld wordt (zie bv. fig. 282 en 284). Dergelijke openingen worden ook aangetroffen bij *Molge*; zoo vind ik ze bv. bij een *Molge vulgaris* van 20 mM. in den achtsten boog links en rechts, doch een bloedvat kan ik hier niet waarnemen; het heeft den schijn, alsof de processus anterior vorksgewijze aan den boog ontspringt.

Ook maar een aanduiding zelfs van dubbele neuraalbogen heb ik derhalve niet kunnen ontdekken — de genoemde openingen toch kunnen daarvoor niet dienen — wel daarentegen van haemaalbogen: met smalle basis ontspringend verbreedten deze zich meer ventraalwaarts en in deze verbreeding ligt de nagenoeg cirkelronde opening voor het bloedvat (fig. 30). Onder het grootte aantal nu treft men er altijd eenige aan, waarvan het begin niet enkelvoudig maar dubbel is; onder het bloedvat zijn ze echter weer op dezelfde wijze als de andere verbonden. Over zijn geheele lengte gespleten is er niet één; wel komen er voor, die den vorm hebben van een staafje, zonder opening voor een bloedvat. Regel is dit voor het eerste paar, dikwijls ook nog voor het tweede (fig. 30), terwijl in sommige gevallen aan den tweeden staartwervel slechts één enkel staafje bevestigd is en dan gewoonlijk in het midden er onder. Aan den eersten staartwervel vind ik nooit haemaalbogen. Bij de larve van *Siredon* van 50 mM. is er slechts één met een opening en de wanden van deze zijn zeer dun; de boog zelf is derhalve niet of ternauwernood verbreed. Eenzelfde verschijnsel vind ik bij de larve van 25 mM. van *Necturus*: alleen in het laatste gedeelte van den staart zijn er een paar van den vorm als in fig. 30; de overige zijn staafjes, waarvan enkele aan den voorkant rond ingesneden zijn door het bloedvat, dat bij één boog op het punt is door kraakbeen omgroeid te worden. Dit geeft ons tevens het beeld te zien van de wijze, waarop de doorboorde haemaalboog tot stand komt.

De ventro-caudale richting wordt, te beginnen met den processus spinosus, die na de vereeniging van linker en rechter boog ontstaat,

nog meer caudaal. Ook onder de chorda groeien de overstaande bogen naar elkaar toe en vormen dan een gesloten ring, ovaal van vorm.

Voor het bestaan van dubbele haemaalbogen zijn dus de bewijzen, af te leiden uit de kraakbeenige ontwikkeling, niet zeer sterk.

Bij de verbeening verdwijnen de opstaande stukken der bogen het eerst; het dak en de processus articulares zijn dan nog sterk kraakbeenig (fig. 32; de laatste komen in werkelijkheid veel scherper uit dan in de figuur). De processus spinosi verdwijnen eerst na de metamorfose, terwijl aan de geledingen tusschen de verbeende processus het geheele leven door kraakbeen bestaat, al is het ook in geringe mate en met een eenigszins ander karakter. Van de haemaalbogen, na afloop der metamorfose, heb ik geen praeparaat vervaardigd, zoodat ik over het lot van hun processus spinosi in het duister verkeer; ze zullen echter wel verdwijnen evenals die van de neuraaibogen. Het laterale en dorsale gedeelte van het haemaalkanaal verdwijnt reeds tijdens de metamorfose.

#### ATLANTO-OCCIPITAALVERBINDING.

Nadat de chorda tusschen de occipitaalbogen beiderzijds van kraakbeen bevrijd is, vereenigen zich de basaalplaatheften door de commissura hypochordalis. Vóór dat deze echter tot stand komt, is er aan den voorkant van de benedenhelft van den eersten wervelboog kraakbeen ontstaan, in vorm veel op een boog gelijkend. Hoewel kraakbeenig met den wervelboog samenhangend, is het er toch scherp van gescheiden — in fig. 29 niet geteekend. Het eerste optreden van dit kraakbeen heb ik niet waargenomen; dit moet geschieden bij larven kleiner dan 16 mM. — welke mij ontbreken, zooals we vroeger reeds gezegd hebben — daar het bij deze reeds sterk ontwikkeld is. Kan Goette misschien dit kraakbeen voor den voorste van den dubbelen boog hebben aangezien, door hem bij *Salamandra* waargenomen?... „nachdem Goette bereits die Bemerkung gemacht hatte, dass der Bogen des ersten Wirbels von *Salamandra* sich aus zwei Knorpelspangen zusammensetzte” (Schauinsland, 1905, bl. 500). In elk geval ontstaat daaruit de gewrichtskom voor den condylus occipitalis. Wegens de gelijkenis met den wervelboog kan men er misschien de bevestiging in zien, dat: „die beiden lateralen Gelenke nach Peter (1894) Bogen-gelenken der Wirbelsäule entsprechen” (Gaupp, 1905, bl. 692).

Bij larven van 16 mM. staan beide vooraan reeds over de chorda heen met elkaar in kraakbeenige verbinding en onder deze commissura ontstaat bij oudere stadiën — larven van 17 mM. — het kraakbeen in de chorda. In toto-praeparaten kan ik geen grens waarnemen, wijl de cellen van het verbindend kraakbeen geleidelijk schijnen over te gaan in dat van de chorda. Doorsneden van een overeenkomstig stadium bezit ik niet. Bij een larve van 20 mM. van *Molge vulgaris* zijn ze echter door de chordascheede scherp van elkaar gescheiden. Dit chordakraakbeen zet zich verder caudaalwaarts voort door den geheelen eersten wervel en rostraalwaarts tot boven de commissura hypochordalis en wel van boven naar beneden, het snelst latero-mediaal, zoodat de chorda in het midden het langst als een verticale band bestaan blijft, die beneden het laatst in kraakbeen overgaat. Het kraakbeen in de chorda ontstaat derhalve het eerst tegenover de condyli occipitales. Dit is ook het geval bij *Necturus*, waar een dergelijke scherpe afscheiding tusschen het voor de vorming van de gewrichtskom bestemde kraakbeen en dat van den eersten wervelboog niet voorkomt, maar waar de basis van dezen boog langs de chorda een eindweegs naar voren doorloopt (fig. 3). Bij de jongste (?) larve van 25 mM. is de chorda reeds in kraakbeen veranderd, zoo ver als de occipitaalbogen naar voren reiken, terwijl naar achter, tot tegenover de eerste wervelbogen, nog slechts een paar kraakbeencellen aan den omtrek zichtbaar zijn; bij de oudste (?) larve van 25 mM. is de chorda zoo goed als geheel kraakbeenig tot bij de grens van den eersten en tweeden wervel. Of het besproken kraakbeenbandje boven de chorda iets te maken heeft met dat, waaruit volgens Gaupp het definitieve tuberculum interglenoidale ontstaat, laat ik onbeslist. Het voorste gedeelte van het chordakraakbeen, „die erste Grundlage des Tuberculum interglenoidale” verdwijnt later; „das definitieve Tuberculum bildet sich nur um sie herum... Anfangs knorpelig, verknöchert es später” (1905, bl. 692).

Over de beteekenis van den eersten wervel, den zgn. atlas, wil ik hier niet verder spreken; voor *Molge* zou ik echter zoo maar niet de uitspraak van Peter durven onderschrijven: „Makroskopisch\* besitzt der Atlas der Amphibien alle Attribute eines echten Wirbels und keine Zeichen einer Verwachsung”\* (1895, bl. 572). Tusschen occipitaal- en eersten wervelboog vind ik geen ganglion, wel een intersegmentaal bloedvat.

## WERVELLICHAAM.

Ter zelfder tijd dat de bogen zich boven het ruggemerg in de middellijn vereenigen, treden er in het weefsel om de chorda, halverwege den afstand tusschen de basis van twee bogen, eigenaardige veranderingen op. Hierdoor wordt een kleincellige band, de afscheiding tusschen twee wervellichamen, gevormd, welke van nu af meer en meer den zandloopervorm aannemen. Vóór en achter den ring ontstaat om de chorda een laagje kraakbeen, aanvankelijk ter dikte van één cel, dat zich uitbreidt tot dicht bij de inplanting der bogen (fig. 29 en 30). De cellen van den ring veranderen later ook in kraakbeen, maar dit onderscheidt zich toch steeds van het vóór en achter hem gelegene; zijn cellen zijn kleiner en smaller, als het ware platgedrukt, niet zoo donker gekleurd, maar overigens komen zij geheel overeen met die van het kraakbeen, dat wij vroeger bespraken bij het hyobranchiaalskelet en dat ook tusschen de phalanges der extremiteiten voorkomt.

Ook tusschen het kraakbeen vóór en dat achter den ring treedt verschil op: het laatste wordt veel rijker aan intercellulaire stof en daardoor blauwer gekleurd. Beide nemen langs den geheelen omtrek in dikte toe, doch het laatste groeit tevens naar voren, zoodat dit bol, het voorste hol wordt. De ring groeit mee en blijft dus de twee scheiden. Na de metamorphose verdwijnt hij en zoo komt van zelf de opisthocoele wervel tot stand. Door dien dikte-groei wordt op de grens van twee wervels de chorda aan alle zijden saamgedrukt, met het gevolg dat daar, waar het wervellichaam breed is — aan de uiteinden — de chorda smal is en omgekeerd. Bij mijn oudste larven van *Necturus* zijn de grenzen der wervels aan het ringweefsel herkenbaar, kraakbeen is er nog niet. Bij de oudere larven van *Siredon* heeft de chorda intervertebraal een grootere middellijn dan vertebraal. Reeds Gegenbauer bespreekt dit: „Er (der Intervertebralknorpel) bildet gar keine oder nur ganz schwache Einschnürung der Chorda. . . . So entspricht er dem der Salamandrin in einem früheren Stadium” (1862<sup>b</sup>, bl. 192). Vgl. ook fig. 283 van Schauinsland, waar dit afgebeeld is; zie ook fig. 282, waarin de drie soorten intervertebraal kraakbeen duidelijk aangegeven zijn, het ringkraakbeen echter met te veel intercellulaire stof. Van welke *Molge* deze doorsnede is, wordt niet vermeld; het verwondert mij echter wel, zoo zij van *Molge vulgaris* mocht zijn,



het kraakbeen reeds bij een larve van 16 mM. in het midden van den romp zoo sterk ontwikkeld te zien.

Niet geheel juist ook lijkt mij de beschrijving van de gewrichtsvorming tusschen twee wervels: „Der Knorpelring zwischen zwei Wirbeln zerfällt . . . in zwei ungleiche Teile. Der grössere schliesst sich dem kranialen Ende des hinteren Wirbels, der kleinere dem kaudalen des vorderen an. Aus dem ersteren entwickelt sich ein Gelenkkopf, aus dem anderen eine Gelenkpfanne” (bl. 495). Dit laatste gebeurt immers tegelijk met de ontwikkeling van het intervertebrale kraakbeen. Schauinsland schijnt de beteekenis der drie soorten niet voldoende te onderscheiden.

Behalve om de chorda ontstaat ook nog kraakbeen erin en wel, onafhankelijk van het eerste, tegenover de basis der bogen, in het midden derhalve van den wervel. Het begint bovenaan en breidt zich dan aan den binnenkant van de scheede langs den omtrek uit; doch ook hier het sterkst aan weerszijde, zoodat de chorda, op dezelfde wijze als bij het tuberculum interglenoidale, in het midden het langst gespaard blijft.

In het laatste gedeelte van den staart verandert de chorda in een kraakbeenstaaf met duidelijke segmentatie. Het kraakbeen der segmenten bestaat uit donkerder gekleurde en grootere cellen dan dat van de grenzen; dit is zwak gekleurd — weinig intercellulaire stof — en komt overeen met dat van den ring tusschen de wervellichamen. Aan een paar segmenten zijn nog rudimentaire haemaalbogen voorhanden. Hoewel minder scherp zijn toch ook achteraan nog segmenten te onderscheiden, nl. aan de grootere cellen, die voorafgegaan en gevolgd worden door andere, die wel kleiner zijn, doch niet verschillen in kleur, een verschijnsel dat ook en krachtiger dan elders, in de extremiteiten optreedt, nl. in de staafvormige kraakbeenstukken (phalanges, enz.).

Van al het kraakbeen in en om de chorda blijft in het volwassen dier niets over dan een knotsvormig stuk aan den gewrichtskop, donkerder gekleurd en breeder dan het langere, afgeknot kegelvormige van de gewrichtskom. Beide zijn van elkaar gescheiden door een niet blauw gekleurd, kleincellig weefsel, hetgeen ik bij alle volwassen dieren van *Molge*, zoowel *vulgaris* als *cristata* vind. Doorsneden zouden hebben moeten uitmaken, wat dit beteekent, alsook waar de grens valt tusschen twee wervels, welke ik niet met de gewenschte scherpte kan waarnemen, althans niet in het midden van den wervel.

## RIBBE.

Bij een der minst ver ontwikkelde van de vier larven van *Necturus* van 25 mM. zien we in den romp ter halver hoogte van het wervellichaam en onder de inplanting der neuraalbogen, een zelfstandige kraakbeenkern optreden, die bij de twee oudere uitgegroeid is tot een naar boven concaaf staafje, dat lateraalwaarts, ongeveer loodrecht op het wervellichaam gericht is. Bij deze larven vinden we bovendien een tweede zelfstandige kern, hooger op tegen de bogen gelegen, doch duidelijk ervan gescheiden. In het voorste gedeelte van den romp is deze kern langs den boog met het staafje beneden vereenigd tot den „Rippenträger” van Göppert (zie bv. Schauinsland, 1905, fig. 288; Göppert, 1896, bl. 400). Al moge nu ook bij de larve van 43 mM. van Göppert „die Unterbrechung der Kontinuität” — door been of ander niet-kraakbeenig weefsel — als „sekundär zu betrachten” zijn (bl. 401), uit de ontogenese blijkt toch, dat het dorsale gedeelte van den „Rippenträger” niet ontstaat als een eigenlijke uitwas van het basale gedeelte. Boven dit basale gedeelte, het concave staafje, ziet men duidelijk den loop der arteria vertebralis. De onafhankelijke dorsale kraakbeenkern heeft Göppert niet waargenomen, wel daarentegen dat, terwijl neuraalboog en basaalstomp (het ventrale, min of meer horizontale kraakbeenstaafje van den „Rippenträger”) reeds kraakbeenig waren, de dorsale spang nog bestond uit weefsel, dat om verschillende redenen „wohl als vorknorpelig zu bezeichnen ist” (bl. 404). Hieruit zou volgen „dass der dorsale Rippenträgerteil ontogenetisch jünger ist als der eigentliche Basalstumpf und beweist auch sein geringeres phylogenetisches Alter”. Deze stelling lijkt mij echter zeer bedenkelijk. Nemen we maar als voorbeeld de ceratobranchialia der Urodela en Anura. Deze worden kraakbeenig het een nà het ander, het hyale het eerst. Moeten we nu aannemen, dat er Urodela of Anura bestaan hebben met geen anderen kieuwboog dan het hyale? En dit is nog niet de vreemdste conclusie, waartoe men met behulp dier stelling geraken kan.

Bij een larve van 25 mM. ziet men, hoe zich bij den tweeden staartwervel, aan de benedenzijde van den basaalstomp, een klein staafje bevindt, in vorm en richting overeenstemmend met een grooter, den haemaalboog van den volgenden wervel, dat eveneens ontspringt aan den ventralen kant van den basaalstomp, maar

niet met zijn overbuur vereenigd is. Bij den vierden staartwervel hebben de haemaalbogen zich tot een ring verbonden, welke ook reeds een tamelijk langen processus spinosus draagt; een basaalstomp kan ik hier niet meer onderscheiden. Dit stemt derhalve zeer goed overeen met Göppert's waarnemingen. Minder nauwkeurig uitgedrukt dunkt het mij echter, wanneer Schauinsland in zijn samenvatting van Göppert's onderzoek over den basaalstomp zegt: „Verfolgt man sein Verhalten gegen den Schwanz hin, so sieht man, dass er sich mit dem andersseitigen zu dem um den Kaudalkanal geschlossenen unteren Bogen (Hämalbogen) vereinigt" (bl. 509).

De ribbe wordt distaal kraakbeenig, in de snijlijn van het horizontale en transversale myoseptum (fig. 31), splitst zich al heel spoedig in een krachtiger ventrale en een zwakker dorsale spang. In mijn praeparaten heeft zich echter nog geen enkele met den „Rippen-träger" verbonden, maar alle zijn er door een vrij aanzienlijke ruimte van gescheiden — zij hangen wel door niet-kraakbeenig, groen getint weefsel (Vorknorpel?) samen. Ook lateraal (terminaal) is er reeds een in twee takken gesplitst.

Bij *Molge* vinden we — bv. bij larven van *Molge vulgaris* van 17 mM. — twee van elkaar onafhankelijke kraakbeenkernen tegen den neuraalboog gelegen, welke later met elkaar tot één staaf vergroeien. Volgens Knickmeyer (1891, bl. 15) ontstaan ze ook onafhankelijk van de bogen zelf. Dit kan ik in mijn praeparaten, ook gehalveerde, niet waarnemen, wijl daarvoor doorsneden noodig zijn of wellicht nog beter dwarsschijfjes; maar haar onafhankelijkheid van de bogen blijkt toch bij de verbeening. Als nl. in de bogen geen kraakbeen meer aanwezig is, vertoont zich de „dem oberen Bogen angelehnte Knorpelleiste, die an ihren Enden — am unteren stärker als am oberen — knopfartig verdickt ist" (Knickmeyer, 1891, bl. 14) nog onaangetaast, in volle sterkte; vóór dien tijd kan men in gunstige gevallen heenzien tusschen den boog door en het tusschen de knopvormig verdikte uiteinden gelegen gedeelte. Hier en daar ziet men van den grooteren ondersten knop nog een klein spangetje zich medio-ventraal voortzetten tot tegenover het midden van het wervellichaam. Zonder twijfel is dit gelijk aan het overeenkomstige mediale gedeelte van den basaalstomp van *Necturus*. Dat de dorsale spang van den ribdrager bij beide species homoloog is, blijkt uit de ontwikkeling en de ligging.

De ribbe ontstaat bij *Molge* eveneens distaal in het horizontale

myoseptum, natuurlijk in de snijlijn met het verticale en zet zich dan mediaalwaarts voort, om zich kraakbeenig te verbinden met het onderste dwarsuitsteeksel. Met het bovenste vereenigt zich een tweede spang, die zich somtijds voordoet als een uitspruitsel van de eerste, maar in andere gevallen zelfstandig kraakbeenig wordt en na haar vereeniging met de eerste als vrije spang lateraalwaarts verder groeit, volmaakt op dezelfde wijze als de eerste (fig. 32). Af en toe komt het voor, dat tusschen onder- en bovenribbe een dubbele verbinding tot stand komt, terwijl hieruit nog een dun spangetje naar het midden groeit. Knickmeyer en Göppert eveneens, hebben ook het zelfstandig optreden van kraakbeen in de bovenrib waargenomen; de eerste laat bovendien de benedenrib soms kraakbeenig worden niet distaal, maar proximaal (1891, bl. 13). Wijl echter dit proximaal einde der rib niet aansluit aan het dwarsuitsteeksel, maar tegenover het midden van het wervellichaam gelegen is — zie zijn fig. VI — geloof ik, dat we hier niet te doen hebben met een rib, maar met het mediale gedeelte van een basaalstomp.

De verbinding van de ribben met de dwarsuitsteeksels geschiedt door middel van kraakbeen, waarvan de cellen wel kleiner zijn dan die van het uitsteeksel en de ribben zelf, maar toch niet het karakter hebben van die, welke wij reeds meermalen op dergelijke plaatsen hebben aangetroffen; de intercellulaire stof en de kleur zijn eenigen tijd na de vergroeiing niet geringer of zwakker. Behalve aan de kleinere cellen is de vergroeiplaats ook nog te herkennen aan een insnoering. Later verdwijnt het verbindend kraakbeen weer, maar het uitsteeksel, zoowel onder als boven en het proximale einde der ribben blijven kraakbeenig, ook bij volwassen dieren. Lateraal blijft eveneens een kraakbeenig stukje over — voor zoover ik kan waarnemen daar, waar de twee ribben samenkomen. Volgens Knickmeyer is „die Doppelanlage der ausgewachsenen Rippe nur an den doppelten Gelenken und den doppelten Enden zu erkennen” (1891, bl. 18). Of de beide ribben door een beenplaat verbonden zijn, kan ik niet zien; maar wanneer hij zegt: „Bei den Tritonen tritt, von der oberen Spange vorwachsend, allmählig eine Verknorpelung\* der vorhin geschilderten zwischen ihr und der Rippe im Intermuskularseptum ausgespannten Verknorpelscheibe auf”, moet hij beslist een ander weefsel voor kraakbeen hebben aangezien; ik althans vind bij niet één ribbe,

van welk stadium ook, een dergelijke kraakbeenplaat en de dubbele ribbe kan ik bij volwassen dieren nog zeer goed herkennen.

Göppert aanvaardt de gelijkwaardigheid van de boven- met de benedenspang niet (Schauinsland, 1905, bl. 513; Göppert, 1896, bl. 421). De bewijzen, welke er tegen ingebracht worden, lijken mij echter niet klemmend en een blik op fig. 32 leert ons, dat beide zeker in vorm en functie gelijk zijn. Dat de eerste niet altijd zelfstandig en nà de onderste ontstaat, is toch geen onoverkomenlijk bezwaar. Het ceratobranchiale IV — laten we dit maar als voorbeeld kiezen — ontstaat na het III en volgens alle onderzoekers „vorknorpelig” als „Spross” ervan (zie bv. Gaupp, 1905, bl. 705): aan beider gelijkwaardigheid heeft echter nog wel niemand getwijfeld.

Deze dubbele ribben komen niet alleen voor aan de romp-, maar ook aan de staartwervels. Knickmeyer vond ze aan de eerste zes, ik zelf aan de eerste vier; derhalve is de figuur van den tweeden staartwervel van een 23 mM. lange larve van *Molge alpestris* (Göppert, 1896, bl. 409) geen algemeen geldend voorbeeld en vermoedelijk abnormaal. Het zwaarst gebouwd, zooals zeer natuurlijk is, zijn ze aan den sacraalwervel, maar dit is dan ook het eenige kenteeken, waardoor deze zich van de andere onderscheidt. Dat we om dit te verklaren noodzakelijk zouden moeten aannemen, dat alle ribben oorspronkelijk gelijk en veel langer geweest zijn dan thans (Göppert, 1896, bl. 416), kan ik niet inzien.

Van *Siredon* kan ik alleen dit zeggen, dat de ribbe het eerst distaal kraakbeenig wordt en, zwak gevorkt, kraakbeenig vergroeit met de dwarsuitsteeksels van den neuraalboog. Van dubbele ribben is hier geen sprake, maar een bewijs tegen die hoedanigheid bij *Molge* is dit zeker niet.

---

## VI. WERVELKOLOM DER ANURA.

### WERVELBOOG.

Op de ontwikkeling hiervan hebben wij bij *Molge* reeds verschillende keeren gewezen, zoodat daaruit al voldoende op te maken is, dat zij in hoofdzaak op gelijke wijze geschiedt.

Het eerst ontstaat de basis van den eersten wervelboog — larven van *Rana fusca* van 15 mM. — als een klein plaatje in den vorm van een rechthoekigen driehoek, welks scherpe basishoek zich tusschen de chorda en de van deze afwijkende basis van den occipitaalboog, in de incisura occipitalis (G a u p p, 1893, bl. 91) inschuift. In geen enkel stadium is de voorzijde kraakbeenig vergroeid met den achterrand van die basis, zoodat ik G a u p p's waarneming hieromtrent (1893, bl. 92) volkomen bevestigen kan. De basis van den occipitaalboog, zooals we vroeger (bl. 116) reeds opmerkten, blijft eenigen tijd als zoodanig bestaan, voordat het opstijgend gedeelte kraakbeenig wordt. Dit gebeurt tegelijk met de ontwikkeling van een paar andere bogen, waarvan de basis inmiddels boven lateraal tegen de chorda kraakbeenig ontstaan is. De inplanting van de basis der bogen is in fig. 34 voldoende herkenbaar. Aanvankelijk veel smaller dan die van den eersten boog, verbreedten zij zich later zowel rostraal als caudaal, zoodat het verschil steeds meer vereffend wordt (fig. 33 of 36), maar toch nooit verdwijnt.

Wegens de grootere breedte van het metencephalon moeten de voorste bogen en vooral de eerste, meer lateraalwaarts uitwijken om de bovenzijde van het ruggemerg te bereiken. De eerste is hierin dan ook bij de overige ten achter. De bogen beginnen reeds over het ruggemerg heen naar elkaar toe te groeien, als de tiende pas kraakbeenig aangelegd wordt. Evenals bij *Molge* groeien ze ook hier medio-caudaalwaarts, om zich met die van de andere zijde te vereenigen (fig. 33), hetgeen echter, merkwaardig genoeg, bij de caudale bogen, van den negenden af naar voren, spoediger geschiedt dan bij de voorste. De verklaring zal wel te vinden zijn in het vroegtijdig gebruik der achterextremiteten, waardoor aan het laatste gedeelte van de wervelkolom hogere eischen van stevigheid gesteld worden.

Van een zelfstandig ontstaan van sluitstukken tusschen twee overstaande bogen, zooals Schwegmann meent waar te nemen (1884, bl. 645), is geen sprake; moeilijk „zu entscheiden” is dit volstrekt niet.

Ook de processus articulares worden op dezelfde wijze als bij *Molge* van voor naar achter gevormd, nog vóór de vergroeiing in de mediaan (fig. 33). Aan den eersten boog ontbreken natuurlijk processus anteriores (fig. 34). Tusschen den negenden en tienden boog, waar zij volgens Schwegmann (bl. 654) soms voorkomen,

heb ik nooit processus articulares gevonden; in enkele gevallen wel een vergroeing in de mediaan tusschen den achtsten en negenden boog.

Korten tijd nadat de overstaande bogen begonnen zijn naar elkaar toe te groeien, ontwikkelen zich van hen uit processus transversi, doch alleen aan de bogen 2, 3 en 4; die aan de andere verschijnen eerst veel later (fig. 33 en 34). Waar de oorzaak van dit verschijnsel gezocht moet worden, is mij niet duidelijk. Wijl de voorste extremiteiten, ingesloten als ze zijn, voorloopig nog niet in gebruik genomen worden, kunnen ze voor een verklaring niet in aanmerking komen.

Is de processus van den derden boog bij de scapula aangekomen, dan wordt hij door deze verhinderd lateraalwaarts voort te groeien; er blijft dus niets anders over, dan een andere richting in te slaan en daarvoor wordt de caudale gekozen (fig. 35). Deze kromming, welke bij alle, ook bij *Rana esculenta*, voorkomt, werd reeds beschreven door Schwegmann, die ook de scapula en de spierwerking als de vermoedelijke oorzaak aangaf. „Der Grund dieser Krümmung liegt wahrscheinlich in der Ausbildung der Scapula, welche das Wachstum in der Längsrichtung verhindert, während der Muskelzug die Rückwärtskrümmung zu verursachen scheint” (bl. 648). Door toto-praeparaten krijgt men hiervan zonder de minste moeite volle zekerheid: eerst op het oogenblik der aanraking begint de ontwikkeling der kromming. Dat de spieren mede oorzaak zijn, blijkt uit de aanhechting zelf en uit het feit, dat eenzelfde kromming, al is ze zwak in vergelijking met de eerste, ook voorkomt aan den processus van den tweeden en vierden boog, welke laatste niet tegenover, maar achter de scapula gelegen is en er derhalve in zijn groei niet door belemmerd kan worden. De processus van den derden boog is altijd langer dan die van den voorafgaanden en volgenden. Bij één exemplaar is het omgebogen uiteinde van den tweeden kraakbeenig vergroeid met een rostralen uitlooper van den derden. De processus van den sacraalwervelboog is grooter dan de vier voorafgaande, doch kleiner dan de eerste drie, overtreft echter alle verre in dikte. De voorpunt van het ileum reikt altijd verder rostraalwaarts dan hij; dit gaat soms zóó ver, dat het aan beide of ook wel aan één kant aangrijpt aan den achtsten processus transversus, die dan even krachtig ontwikkeld is als anders de negende; deze zelf is in dat geval gelijk aan den

zevenden of behoudt zijn normale grootte. Bij uitzondering komt ook nog een korte processus voor aan den tienden boog. Volgens Schwegmann (bl. 655) is het voor dezen regel, dat er krachtig ontwikkelde processus aan gevonden worden, terwijl ze voor den elfden slechts aangeduid zijn en eerst bij den twaalfden geheel ontbreken. Volkomen betrouwbaar lijkt mij dit echter niet.

Bij *Alytes* geschiedt de ontwikkeling op dezelfde wijze. De incisura occipitalis en tengevolge daarvan ook de basis van den eersten boog is kleiner dan bij *Rana*, terwijl de dorsale vereeniging der bogen, de processus articulares en transversi in hun ontstaan geen verschil vertoonen. Met de laatste, althans met die van den tweeden tot en met den vierden boog — slechts dit voorste gedeelte der wervelkolom heb ik met den schedel vereenigd gelaten — vergroeien de ribben tijdens de metamorfose. Den zelfstandigen aanleg van deze heb ik niet waargenomen, althans niet met de gewenschte duidelijkheid. Mijn meening, dat we te doen hebben met een vergroeiing en niet met een afsnoering, berust hierop, dat bij een stadium aan het eind der metamorfose de plaats der aaneenhechting nauwelijks meer herkenbaar is, terwijl er in het begin zelfs een insnoering gevonden wordt zooals bij *Molge*. Zekerheid ervan heb ik echter niet. Bij *Pipa* en *Xenopus* komen volgens Ride wood aan den derden en vierden wervel ribben voor, welke later met de processus transversi versmelten. „It is of exceptional interest . . . to find that in both *Pipa* en *Xenopus* distinct ribs are present in the larva and that it is only during the later stages of metamorphosis that their identity becomes lost” (1897<sup>b</sup>, bl. 362). Bij *Bombinator* is volgens vroegere onderzoekers de vergroeiingszone nog zichtbaar na de metamorfose (zie bv. Goette, 1875, fig. 346; Schauinsland, 1905, fig. 292).

Het dorsale gedeelte van den urostyl wordt gevormd uit drie wervelbogen, waarvan de eerste — de tiende van de wervelkolom — geruimen tijd vóór de twee andere verschijnt. Ongeveer tegelijk met deze wordt het ventrale gedeelte aangelegd, tusschen het caudale einde van de basis van den tienden boog en het rostrale van het kraakbeenig ileum — larve van *Rana fusca* van 23 mM. Segmentatie komt er niet in voor. De elfde en twaalfde boog worden wel zelfstandig aangelegd, maar vereenigen zich toch spoedig door een dun bandje kraakbeen. Bij de larve van *Rana esculenta* van fig. 34 was dit links reeds geschied, rechts nog niet; beide



zijn echter elk afzonderlijk nog goed herkenbaar. De opstijgende gedeelten van den tienden boog vereenigen zich later nog boven het ruggemerg, die van den elfden niet meer en aan den twaalfden ontbreken ze zelfs. Een caudale uitlooper, in ventrale richting boven van den tienden boog uitgaande, vergroeit met een rostro-dorsalen van den elfden, zoodat een opening gevormd wordt (fig. 36), waartegen het ganglion gelegen is. Wijn deze uitloopers zich derhalve op dezelfde wijze verhouden ten opzichte van uittredende zenuw en ganglion als de processus articulares, zijn ze met deze blijkbaar homoloog.

De pars hypochordalis verlegt zich zoowel rostraal als caudaal, maar valt nooit met meer dan drie spiersegmenten samen. Hoe Schwegmann er zes kon vinden (bl. 655), is mij niet duidelijk. Uit de kraakbeenige ontwikkeling kan men derhalve slechts besluiten, dat niet meer dan drie wervels aan zijn vorming deelnemen. Wil men aannemen, dat dit aantal grooter is, dan moet men daarvoor deugdelijker bewijzen hebben dan die, op grond waarvan Gadow bij *Bombinator* tot twaalf besluit: „Dennoch kann man mit Bestimmtheit sagen, dass eine ganze Reihe ursprünglicher Segmenten zu seiner Bildung beigetragen haben (bei *Bombinator* wahrscheinlich zwölf mit Einschluss der beiden vorderen Wirbel, Gadow” — aldus Schauinsland (1905, bl. 505).

De geheele bewijsvoering van Gadow steunt op een figuur van Goette (1875). Zoo toch lezen we: „The 14<sup>th</sup> nerve-exit lies in the level of the anus\*. For some time the coccygeum extends still further back and shows (cf. Goette, fig. 343) about nine irregular transverse constrictions. The same stage shows in all about twenty-two myomeres, about eight of which correspond with the postanal portion of the coccygeum. It seems, therefore, probable that the whole coccygeum contains the cartilage of about twelve skleromeres” (1896, bl. 18). Jammer voor deze redeneering van Gadow, dat „the nine transverse constrictions” zich niet bevinden in de pars hypochordalis van den urostyl, maar in de chorda, waarvan nog een gedeelte achter den urostyl zelf afgebeeld is, zooals in de verklarende fig. 343 (pl. XXII) van Goette zeer duidelijk aangegeven is door „oc: Steissbein; w: atrophische Wirbelsaite des Schwanzes” en uit den tekst niet minder duidelijk blijkt: „Dieses einfache Ende der Wirbelsäule” (i. e. de pars hypochordalis van den urostyl) „ist anfangs sehr kurz, da es dicht hinter

dem zwölften Spinalnervenpaare, also auch dem zwölften Wirbelbogenpaare aufhört" \* — aldus Goette (bl. 393). Vgl. pl. XIX, fig. 343; eveneens den eersten door mij gespatieerden zin van Gadow met den laatsten van Goette.

Ik zou bij deze misvatting van Gadow niet zoo lang stil gestaan hebben, als Schauinsland ze in de aangehaalde woorden niet overgenomen en het gevaar voor verspreiding vergroot had.

Derhalve vallen met den urostyl samen drie wervelbogen, drie spiersegmenten en drie spinaalzenuwen, ook bij *Bombinator*.

Het kraakbeen in de bogen begint bovenaan bij het uitgangspunt der processus te verdwijnen. Het resorptieproces zet zich van hieruit op hen voort en eveneens in den boog zelf naar beneden. De basis van den boog blijft het langst kraakbeenig en het geheele leven door blijven dit de gewrichten tusschen de processus articulares, de uiteinden van processus transversi en urostyl. De dorsale vereeniging van den tienden boog is nog kraakbeenig bij mijn oudste kikkertje.

## WERVELLICHAAM.

Wanneer Schauinsland in de beschrijving, waarmede hij het overzicht van de wervelkolom der Anura begint (1905, bl. 501), ook *Rana* bedoelt, welke veronderstelling voor de hand ligt, wijl geheel in het algemeen gesproken wordt, dan moet ik tot mijn spijt bekennen, dat zij de waarheid ten zeerste geweld aandoet. In hoeverre hij hier op eigen waarnemingen steunt, wil ik niet beslissen; bij een vergelijking met Gadow's beschrijving (1896, bl. 15 en vlg.) meen ik echter te moeten besluiten, dat deze verkort is weergegeven. Gadow nu is, we hebben het reeds gezien, niet onvoorwaardelijk te vertrouwen en dit blijkt hier bij het wervellichaam opnieuw.

Van een vereeniging van de bases der bogen zoodanig „dass... sich auf der dorsalen Seite der Chorda ein rechter und linker kontinuierlicher Knorpelstreifen der Länge nach erstreckt" (Schauinsland, 1905, bl. 502; Gadow, 1896, bl. 15), zelfs vóór dat de bogen elkaar in de middellijn ontmoeten, is geen sprake. Die vereeniging geschiedt eerst betrekkelijk laat door het intervertebraal kraakbeen. Een eigenlijke band langs de chorda, „from which are sent off dorsal processes, namely the arches"

(Gadow) — „von ihm aus erheben sich... die Bögen" (Schauinsland) — wordt in geen enkel stadium gevonden.

Een „unpaares ventrales Knorpelband, das sich der ganzen Länge der Wirbelsäule entlang erstreckt" (Schauinsland), komt bij *Rana* evenmin voor en deze schijnt ook uitgezonderd te worden, want dit hypochordale kraakbeen wordt bij andere Anura dan *Xenopus* „in der Rumpfregion gänzlich unterdrückt und durch Bandmasse ersetzt" (bl. 504), maar Gadow verklaart uitdrukkelijk, dat „the account given above is typical of the development of the axial skeleton of the trunk of *Rana* and *Bufo* (bl. 16). (Wat hij in 1901 hierover zegt, is slechts een herhaling van deze beschrijving). Ook volgens Schwegmann ligt „unterhalb der Chorda ein dünner, kontinuierlicher Knorpelstreifen" (1884, bl. 647). Gegenbauer spreekt in zijn beide verhandelingen over de wervelkolom van *Rana* van een „Knorpelrohr", dat de chorda omsluit en waarvan de bogen uitgaan (bv. 1862<sup>a</sup>, bl. 183). Het is echter niet duidelijk, of hier een ononderbroken buis bedoeld wordt dan wel een, die uit ringen bestaat, door de bases der bogen met elkaar verbonden. Ook in de afgebeelde dwarsdoorsneden zien wij de chorda niet door een dun laagje kraakbeen omhuld. Lezen we van het „Vorhandensein einer seitlichen, die sämtlichen Bogen unter einander verbindenden Knorpelmasse, die als ganz dünne Schicht auch oben und unten an der Chorda nachweisbar ist" (1862<sup>b</sup>, bl. 24), dan kan dit ook nog wel verstaan worden van het intervertebrale kraakbeen, maar het is toch waarschijnlijk, dat we hier een voorbeeld voor ons hebben van een feit, niet den eersten keer voorkomend in de Zoölogie, dat nl. een bevinding, reeds vóór jaren gedaan, later opnieuw ontdekt moet worden. Immers als de bogen dorsaal boven het ruggemerg vereenigd zijn, worden elke twee tegenoverstaande ook onder en boven de chorda door een dun laagje kraakbeen, uitgaande van de basis zelf, met elkaar vereenigd (fig. 34). Ook dit ontwikkelt zich van voor naar achter en van daar is de chorda nog maar tusschen de eerste zeven bogen door kraakbeen omsloten. Later verdwijnt het weer (fig. 37), maar is toch nog aanwezig als het intervertebraal kraakbeen flink ontwikkeld is (fig. 35, 36 en 38) en dan kunnen we werkelijk spreken van een „Knorpelrohr", dat de chorda over haar geheele lengte omsluit en waarop de bogen in metamere volgorde bevestigd zijn. Het is derhalve niet „mit Beschränkung richtig, wenn von Dugès

u. A. von einer vollständigen Knorpelumlagerung der Chorda berichtet wird" (Schauinsland, 1905, bl. 501), Het kraakbeen, dat tusschen twee overstaande bogen onder de chorda gevormd wordt, zijn vermoedelijk de „unpaare Knorpelherde" in de bindweefselstreng, welke tot de hypochordale lijst ineenvloeien. Die streng is ook in mijn praeparaten zichtbaar, bevat caudaal de pars hypochordalis urostyli en zet zich rostraalwaarts voort (fig. 36, gestippelde lijn). Ander kraakbeen dan juist van den urostyl vind ik er nergens in. Onderzoekers als Schwegmann hebben haar weefsel blijkbaar voor kraakbeen aangezien, ofschoon deze, ondanks de verzekering, dat het zich voortzet in den urostyl, toch in twee figuren een onderbreking door ander weefsel afbeeldt.

De ontwikkeling van het intervertebraal kraakbeen gaat uit van de naar elkaar toegekeerde vrije einden der bases van twee opeenvolgende bogen; lateraal groeit het sneller dan onder en boven, zoodat de chorda zijdelings saamgedrukt wordt (fig. 35—40) en hoe langer hoe meer tot den vorm van een plat verticaal bandje nadert. Door dit intervertebrale kraakbeen wordt de wervel vergroot en daarin treedt eindelijk de splitsing op, die den procoelen wervel tot stand brengt. Doch vóór dat dit gebeurt, wordt het gedifferentieerd in tweederlei soort kraakbeen: het eene met gewone cellen en veel intercellulaire stof — vandaar zeer donker gekleurd, later door het resorptieproces zoo aangetast, dat het rostraal rond ingesneden wordt (fig. 39 en 40); in de bases der bogen is dan reeds alle kraakbeen verdwenen — het andere met platgedrukte cellen en weinig intercellulaire stof — dus bleek gekleurd. Dit laatste vormt de bekleeding van het gewricht, nadat de scheiding het grootste gedeelte gevoegd heeft bij den gewrichtskop, slechts een dun laagje voor de gewrichtskom overlatend (fig. 40).

De achtste wervel wordt amphicoel, zooals reeds vóór de doorvoering der splitsing aan het kraakbeen zichtbaar is (fig. 39), terwijl de negende rostraal een enkelen rond, caudaal een dubbelen ovalen gewrichtskop draagt, zooals fig. 39 duidelijk aantoonst. Moeilijk te begrijpen is dit laatste niet, als men de wordingsgeschiedenis nagaat. Zooals we vroeger reeds gezien hebben, wordt de pars hypochordalis urostyli langer niet alleen caudaal, maar ook rostraal. Aanvankelijk gelegen achter den tienden boog, groeit zij van lieverlede door tot onder den negenden wervel (fig. 34—37) en als het ileum gedragen wordt door den achtsten

wervel, zelfs tot onder dezen. De kraakbeenkern van den rudimentairen twaalften boog verlegt zich in caudale richting tot een smal strookje, de basis van den tienden groeit rostraalwaarts door tot dicht bij die van den negenden, waardoor zijn vorm ongeveer gelijk wordt aan den eersten wervelboog van *Necturus* (fig. 3). Evenals de bases van de bogen in den romp zich over de chorda heen door een dun laagje kraakbeen onder het ruggemerg vereenigen, zoo doen dit ook de bogen van de pars epichordalis, doch niet elk afzonderlijk, maar als een geheel. Lateraal van de chorda wordt dit geheel niet met de pars hypochordalis verbonden — ik althans heb het in geen enkel stadium gevonden — en noodig is dit ook niet. Want zoo ver als deze pars zich uitstrekt, oblitereert de chorda, tot even onder den negenden wervel en naarmate zij verdwijnt, komen de twee deelen steeds dichter bijeen, tot zij ten slotte elkaar raken en versmelten. Het vooreinde van het hypochordale gedeelte komt nu ongeveer even hoog en tusschen de rostrale einden van de bases van den tienden boog te liggen. Deze vereenigen zich met dat vooreinde en door intervertebraal kraakbeen tevens met de caudale randen van de bases van den negenden boog. Wijl nu de chorda hier niet door intervertebraal kraakbeen verdrongen wordt, maar eenvoudig verdwijnt en het vooreinde der pars hypochordalis een mediale vereeniging van de bases van den tienden boog belet, moet er noodzakelijkerwijze een dubbel gewricht tot stand komen.

Volgens Schwegmann is „ein rudimentäres Gelenkpaar zwischen dem zehnten und elften Wirbel auch nach der Verschmelzung auf Schnitten noch nachweisbar” (1884, bl. 656). Hier wordt de beteekenis der woorden toch wel eenigszins verwrongen: men kan, zooals zeer begrijpelijk is, eenigen tijd na de vereeniging de vergroeiplaats nog herkennen aan de kleinere cellen, maar een gewricht kan dit toch bezwaarlijk genoemd worden. Onwaar is ook, dat, „nachdem der ganze Knorpel (nl. hypochordale) verkalkt ist, an der äussersten Spitze desselben noch ein nachträgliches Wachstum auftritt, wodurch dem Steissbein... ein ziemlich scharf abgesetztes Knorpelstück hinzugefügt wird” (bl. 657): het is eenvoudig een stukje, dat niet verbeent en te voren reeds aanwezig was. Schwegmann weet voor alles een verklaring, maar het wordt toch wel wat vermakelijk, als we de zwaartekracht aansprakelijk zien gesteld voor de grootere lengte, waardoor de pars

hypochordalis de epichordalis overtreft. Achter de laatste wordt de verticale breedte van de eerste veel aanzienlijker, zoodat, als beide tot elkaar genaderd zijn, het epichordale gedeelte in een uitholling rust van het hypochordale en de dorsale randen geleidelijk in elkaar overgaan.

#### ATLANTO-OCCIPITAALVERBINDING.

Dat de bases der bogen door een zeer dun bandje kraakbeen onder en boven de chorda verbonden worden, is voor den eersten wervel (fig. 34 en 38) reeds met de gewone duidelijkheid door Gaupp beschreven, alsook de vorming van het tuberculum interglenoidale (1893, bl. 51, 91 en vlg.). De chorda, die binnen den eersten wervel haar volumen behoudt, wordt bij het uittreden door het hier dikker wordend kraakbeen saamgedrukt, doch verbreedt zich weer een weinig bij het binnentreden in den schedel — in fig. 38 is dit een weinig overdreven. Tusschen de bogen zelf verdwijnt het kraakbeen om de chorda weer, doch vooraan neemt het steeds toe en verdringt de chorda meer en meer, nu eens van beide zijden tegelijk, zoodat een beeld ontstaat als bij de andere wervels, dan weer ventraalwaarts. Voor andere variaties, welke zich hierbij voordoen, verwijs ik naar Gaupp.

De beide condyli occipitales ontwikkelen zich reeds zeer vroeg aan het min of meer horizontale gedeelte van occipitaal- en eerste wervelbogen. Door uitgroeiing en verdikking van het kraakbeen ontstaat aan den occipitaalboog een gewrichtskop, aan den eersten wervelboog een gewrichtskom, welke zich voortdurend meer van de bogen afscheiden (fig. 38) en kraakbeenig blijven, als in de bogen alle kraakbeen verdwijnt (fig. 39). Met het wervellichaam als zoodanig hebben zij niets uit te staan; zij vormen een gewricht aan de bogen.

Uit deze vormingswijze van den eersten wervel, voor zoover het de kraakbeenige ontwikkeling betreft, blijkt wel voldoende, dat er geen aanleiding bestaat hem als uit twee wervels opgebouwd te beschouwen. Het verschil met de andere wervels wordt genoegzaam uit zijn ligging en functie verklaard. Dat de commissura epichordalis en het kraakbeen, dat de chorda vooraan in den eersten wervel verdringt — het tuberculum interglenoidale — een differentiatie is van intervertebraal weefsel, m. a. w. dat beide inter-

vertebraal kraakbeen zijn, lijkt mij haast ontwijfelbaar zeker.

Voor zoover mijn praeparaten de waarneming toelaten, vind ik bij *Alytes* in het ontstaan van het wervellichaam geen essentieel verschil, zoo bv. wat betreft de vorming van de condyli occipitales. Bij de sterk gebleekte larve zijn de bogen dorsaal van de chorda op dezelfde wijze als bij *Rana* door kraakbeen verbonden; de chorda zelf is in het praeparaat niet meer aanwezig. Bij de overige larven in de metamorfose belet het pigment, dat men het kraakbeen zien kan.

## VII. OVERZICHT DER VOORNAAMSTE UITKOMSTEN.

### Chondrocranium.

#### URODELA.

1. Gewoonlijk is nog zeer lang èn aan de kleine cellen, èn aan de geringe hoeveelheid blauw gekleurde intercellulaire stof te zien, welk gedeelte van het chondrocranium vroeger, welk later gevormd is.

2. Niet alleen bij *Necturus* (Miss Platt), maar ook bij *Molge* ontstaat de crista trabeculae zelfstandig — bij één larve van *Molge vulgaris* waargenomen. Bl. 12, 22.

3. Een zelfstandige kraakbeenige aanleg der trabekelplaat bij *Molge* is minstens zeer twijfelachtig. Bl. 11, 20.

4. Een trabekelplaat, overeenkomend met die van *Molge*, ontbreekt bij *Necturus*; beider basaalplaat is dus niet homoloog. In dit opzicht sluit *Necturus* zich aan bij *Ichthyophis*. Bl. 17, 21, 33.

5. Bij jonge stadiën van *Molge* strekt de chorda zich verder rostraalwaarts uit dan de gepaarde trabekelplaat. Derhalve is er in dit opzicht geen verschil met *Rana*. Bl. 13, 21.

6. Het planum internasale ontstaat bij *Necturus* zelfstandig; bij *Molge vulgaris* daarentegen als gepaarde uitwas der trabekels. Bl. 13, 18, 25.

7. De voorpunt der chorda is reeds bij zeer jonge larven van *Necturus* over een korten afstand kraakbeenig. Bl. 19, 22.

8. De processus antorbitalis treedt bij *Molge* reeds zeer vroeg op als trabekeluitwas. Bl. 13, 27.

9. De basaalplaat bij *Molge* wordt opgebouwd uit drie deelen:

trabekelplaat, occipitaalplaat en een tusschen deze twee gelegen zelfstandige kern: cartilago mediotica; deze ontstaat even vóór de grens (myoseptum) van de twee vóór den occipitaalboog gelegen myotomen. Bl. 28, 31.

10. Het tectum posterius ontstaat bij *Necturus* en waarschijnlijk ook bij *Molge* niet zelfstandig, maar als een uitgroeiing van den occipitaalboog. Bl. 35, 38.

11. Voor het aannemen van een kraakbeenigen praeoccipitaalboog bij *Necturus* zijn geen voldoende gegevens voorhanden. Bl. 39.

12. Ook bij *Necturus* loopt de nervus facialis (nervus hyomandibularis) door de oorkapsel: hij wordt er niet door een kraakbeenig kanaal van gescheiden. De oorkapsel van *Necturus* is gelijkwaardig met die van *Molge*. Bl. 43, 47.

13. In den regel bezit *Molge vulgaris* alleen het septum anterius; *Siredon* het septum anterius en laterale; *Necturus* bezit bovendien het septum posterius. Geen enkel septum vormt met den wand der oorkapsel een eigenlijk gezegd kanaal. Bl. 41, 47.

14. Het operculum ontstaat bij *Molge* uit den achterrand der fenestra vestibuli, gedeeltelijk door uitgroeiing, gedeeltelijk door afsnoering. Achter aan den binnenrand der fenestra blijft de verbinding met de basis der oorkapsel het langst bestaan. Bij *Necturus* ontstaat het operculum (columella, Kingsbury en Reed) zelfstandig. Bl. 49, 51.

15. De fenestra dorsalis nasi bij *Molge* is een secundaire opening, ontstaan tijdens de metamorphose; gedurende deze verkrijgt ook de fenestra choanalis haar definitieve grootte door reductie van kraakbeen. Er bestaat in dit opzicht geen verschil, noch vóór, noch na de metamorphose, tusschen *Molge vulgaris* en *Molge cristata* en evenmin tusschen *Molge* en *Siredon*, tenzij misschien in een paar kleinigheden. Bl. 63, 68.

16. De processus basalis en oticus vergroeien niet kraakbeenig met de oorkapsel, noch bij *Molge*, noch bij *Siredon* en voor zoover mijn waarnemingen reiken — grootste larve 25 mM. — ook niet bij *Necturus*. Bij de reductie van het chondrocranium blijft in beide processus bij *Molge* geen spoor kraakbeen over. Bl. 82, 85.

17. De processus pterygoideus ontstaat bij *Molge* gedurende de metamorphose, bij *Siredon* reeds geruimen tijd er vóór; bij de laatste als uitwas van het palatoquadratum. Bl. 83, 87.

18. De hyalia en branchialia worden gepaard, zelfstandig kraak-



beenig aangelegd en vergroeien met de copula tot een kraakbeenig geheel. Daarna worden ze afgesnoerd van de copula en gesplitst in hypo- en ceratohyalia, hypo- en ceratobranchialia. Langer nog dan de hypobranchialia II blijven de hypobranchialia I met de copula verbonden, doch deze snoeren zich bij *Molge* en zeer waarschijnlijk ook bij *Siredon* toch nog af vóór het begin der metamorfose. Bij *Necturus* raken deze laatste reeds zeer vroeg los van de copula. Bl. 88, 93.

19. De copula wordt bij *Molge* opgebouwd uit twee zelfstandige kernen. Zij valt niet uiteen in een boven- en een benedengedeelte en er kan derhalve ook geen sprake zijn van een dorsaal basibranchiale II en een ventraal basibranchiale I. Bl. 88, 98.

20. De copulasteel wordt bij *Necturus* zelfstandig kraakbeenig aangelegd en kan ook bij *Molge* niet als een integreerend deel der copula beschouwd worden. Niet alleen bij *Molge cristata* en *Siredon*, ook bij *Molge vulgaris* is zijn uiteinde soms driehoekig verbreed. Door een dun plaatje is hij verbonden met de hypobranchialia I en bijna altijd ook met de copula, zoolang deze hypobranchialia met de copula verbonden zijn. Bl. 90, 93, 100.

21. De metamorfose begint bij *Molge vulgaris* met de degeneratie van het kraakbeen in de ceratobranchialia II en III. Bl. 94, 110.

22. Noch bij *Molge vulgaris*, noch bij *Molge cristata* blijft in den volwassen toestand iets over van den copulasteel. Bl. 95, 111.

23. Bij *Molge cristata* vergroeit het cornu branchiale II met een uitwas — het vroegere kopje — van het ronde gedeelte van het cornu branchiale I. Bl. 95, 110.

24. De cartilago arcualis („Bügelknorpel”) ontstaat niet uit drie, maar uit twee zelfstandige kraakbeenkernen, ter weerszijde van de copula, welke uitgroeien tot bijna verticale stangetjes en zich over de copula heen met elkaar vereenigen. Bl. 95, 107.

25. Af en toe komen bij beide species van *Molge* in volwassen toestand overgebleven stukjes voor van de hypohyalia. Bl. 109.

## ANURA.

26. De chordapunt wordt bij *Rana esculenta* veel spoediger verdrongen dan bij *Rana fusca*. Bl. 113.

27. Ook bij *Rana* kunnen aan de basaalplaat drie deelen onderscheiden worden: nl. de trabekelplaat; het op deze volgend kraakbeen,

dat in de plaats getreden is van het eerste der twee achter de trabekelplaat langs de chorda gelegen myotomen; en het kraakbeen gelegen achter de commissura basi-capsularis posterior: de occipitaalplaat. Hoewel minder duidelijk dan bij de Urodela, vinden we derhalve toch ook bij *Rana* een metamere samenstelling. Bl. 114, 118.

28. Behalve dat in de ontwikkeling bij *Rana esculenta* alles veel scherper uitkomt dan bij *Rana fusca*, zijn beide ook nog aan verschillende onderdeelen van het chondrocranium onmiddellijk van elkander te onderkennen. Bl. 114.

29. Aan de oorkapsel wordt het dak van canalis anterior, sinus superior en canalis posterior het laatst kraakbeenig; de kraakbeenvorming gaat uit van lijsten, van te voren langs deze deelen gevormd. Bl. 123.

30. Op een hooge uitzondering na komen bij *Rana* en eveneens bij *Alytes* de drie canales semicirculares voor en vormen in tegenstelling met de Urodela ten slotte werkelijke, kraakbeenige kanalen. Bl. 124.

31. Bij *Alytes* komt geen processus oticus palatoquadrati voor, wel een crista parotica, die evenals bij *Rana* ter verdikking van de oorkapsel dient. Bl. 125.

32. Het tectum posterius wordt niet, het operculum wel zelfstandig aangelegd bij *Rana*. Bl. 126.

33. Het solum interorbitale is geruimen tijd vóór de metamorphose gereed, zoowel bij *Rana* als bij *Alytes*. De eerste verandering in den bodem begint met de kraakbeenige omsluiting der bloedvaten, zoodat reeds bij jonge stadiën het foramen caroticum primarium en het foramen cranio-palatinum voorhanden zijn. Bl. 129.

34. Ook de taeniae tecti medialis en transversalis ontwikkelen zich betrekkelijk vroeg, lang vóór de metamorphose. Bij *Alytes* zijn dak en zijwand nog veel vroeger gereed. Bl. 132.

35. Bij *Rana esculenta* komt geen fenestra praecerebralis voor; de praecerebraalplaat wordt dus niet als bij *Rana fusca* opgebouwd uit drie deelen, doch is van den beginne af enkelvoudig: er zijn geen columnae ethmoidales. Bl. 137.

36. De ontwikkeling van het voorste gedeelte van het neusskelet begint bij *Rana* links en rechts met drie zelfstandige kernen. Bl. 143.

37. De cartilago praenasalis inferior lateralis ontstaat zelfstandig bij *Rana fusca*; volgens B o r n eveneens bij *Rana esculenta*. Bl. 145.

38. Ook van het neusskelet ontstaan verschillende deelen vroeger dan door Gaupp aangegeven is. Bl. 144.

39. De cornua trabecularum loopen bij *Alytes* bijna volkomen evenwijdig aan elkaar; de mediale benedenranden worden reeds zeer vroeg door een dun kraakbeenbandje met elkaar vereenigd, dat een bodem vormt voor het cavum internasale; ook dorsaal wordt dit door kraakbeen afgesloten. Bl. 147, 150.

40. De ontwikkeling van het neusskelet geschiedt bij *Alytes* in hoofdzaak, zooals bij *Pelobates* beschreven is door Born. Bl. 149.

41. In de suprarostria der beide *Rana*-soorten komt ter weerszijde van het midden een opening voor tot doorlating van een bloedvat. De vorm der suprarostria zelf is gemakkelijk af te leiden uit dien, welken zij bezitten bij *Alytes*, nl. door vergroeiing van de laterale met de mediale deelen. Bij *Rana esculenta* is deze vergroeiing verder voortgegaan dan bij *Rana fusca*. Bl. 153.

42. De suprarostria zijn waarschijnlijk een onderdeel der trabekels, waarvan zij zich als gevolg hunner functie afgesnoerd hebben. Bl. 156.

43. In de nabijheid der infrarostria komen bij *Alytes* twee kraakbeenstaafjes voor, homoloog (?) met de „paramandibularia” van *Lepidosiren* en *Protopterus*. Bl. 158.

44. Het voorste, dwarse gedeelte van Meckel's kraakbeen, bij het gemetamorphoseerde dier door de pars mentalis van het dentale omgeven, en de infrarostria der larve zijn niet equivalent. Bl. 160.

45. Zoowel de copula I als de pars reuniens bestaan uit echt kraakbeen bij *Rana* en *Alytes*. De pars reuniens is een onderdeel der hyalia, misschien homoloog met de hypohyalia der Urodela. Bl. 164, 186; 167, 172, 194.

46. De hypobranchiaalplaat ontstaat uitsluitend uit het branchiale I. De processus postero-medialis kan derhalve niet homoloog zijn met het hypobranchiale II der Urodela; hij ontstaat door insnijding der hypobranchiaalplaat en door zelfstandige verlenging. Bl. 165, 181.

47. Alle deelen van het hyobranchiaalskelet van *Rana* — de copula I uitgezonderd — vormen vóór de metamorphose een kraakbeenig geheel; de verbinding tusschen eenige is nochtans niet homo-, doch homoeocontinueel. Dit is ook het geval bij *Alytes*, doch hier zijn de ceratobranchialia I en II niet kraakbeenig met de hypobranchiaalplaat verbonden; III en IV wel, doch slechts zwak. Bl. 175.

48. Bij *Alytes* komen drie spicula voor, bij *Rana* vier; bij deze is het vierde in den regel sterk vertakt, de drie andere spits uitlopend of gevorkt. Bl. 167, 187; 180, 194.

49. Zoowel bij *Rana* als bij *Alytes* komen aan de naar elkaar toegekeerde randen der ceratobranchialia II en III regelmatig gerangschikte kraakbeenknobbeltjes voor; zij ontbreken aan de van elkaar afgekeerde randen. Bl. 166, 179, 187.

50. De manubria bij *Rana* worden niet volkomen nieuw gevormd door het paracopulaire kraakbeen; ook resten van de pars reuniens en de copula nemen deel aan den opbouw. Bl. 169, 182.

51. De processus anterior cornu hyalis groeit bij *Rana* uit tot een breede plaat. De wijze van ontstaan van den processus postero-lateralis bewijst een in den grond volkomen overeenstemming met het ontstaan van den processus bij *Pelodytes* en van de „ala” bij *Xenopus* en *Pipa*. Bl. 171, 185.

52. Bij *Alytes* ontbreekt de arcus interbranchialis (= processus branchialis) en in verband hiermee is de aanhechting der spieren een andere dan bij *Rana*.

Een bij *Rana* niet voorkomende spier is de musculus infra-branchialis, rostraal beneden aan de ceratobranchialia I en IV vastgehecht. Bl. 188, 189.

## Wervelkolom.

53. De overstaande bogen vereenigen zich door over het ruggemerg heen naar elkaar toe te groeien in medio-caudale richting. De processus articulares anteriores zetten zich voort tot onder de processus posteriores, doch versmelten er niet mede. Dit geldt zoowel voor *Molge* en *Necturus* als voor *Rana*. Bl. 197, 208.

54. De kraakbeenige ontwikkeling levert geen sterke bewijzen voor het bestaan van dubbele neuraal-, en zelfs niet voor dat van dubbele haemaalbogen. Bl. 199.

55. De atlas bij de onderzochte Amphibia is slechts uit één wervel opgebouwd. Bl. 201, 216.

56. Zoowel bij *Necturus* als *Molge* ontstaat de „Rippenträger” uit twee van elkaar onafhankelijke, tegen de bogen gelegen kraakbeenkernen; tusschen de „Rippenträger” dezer twee Urodela bestaat geen wezenlijk verschil. Bl. 204.

57. Bij *Molge* en *Necturus* komen dubbele ribben voor; onder- en bovenrib zijn volkomen gelijkwaardig. Bl. 204, 206.

58. Aan de samenstelling van het dorsale gedeelte van den urostyl bij *Rana* nemen slechts drie kraakbeenbogen deel; in het ventrale gedeelte is kraakbeenig geen segmentatie waarneembaar. De bewijsvoering, waardoor Gadow bij *Bombinator* tot twaalf besluit, steunt op valsche gronden. Bl. 210, 211.

59. De bases der bogen bij *Rana* vereenigen zich niet tot een rechter en linker overlanschen kraakbeenband; evenmin komt er een ongepaarde voor aan den onderkant der chorda, maar van elk der bases uit ontstaat een dunne, kraakbeenige ring om haar heen, die later weer spoorloos verdwijnt. Bl. 212, 213.

60. Tusschen de pars epi- en hypochordalis urostyli oblitereert de chorda, waarvan het gevolg is, dat een dubbel gewricht gevormd wordt tusschen den urostyl en den sacraalwervel. Bl. 214.

---

## VIII. GERAADPLEEGDE LITTERATUUR.

1876. Born, G. Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. II.
1901. Bruner, H. L. The smooth facial muscles of Anura and Salamandrina, a contribution to the Anatomy and Physiology of the respiratory mechanism of the Amphibians. Morphol. Jahrb. Bd. XXIX (Jahreszahl des Bandes 1902).
1902. Buchs, G. Ueber den Ursprung des Kopfskeletes bei *Necturus*. Morphol. Jahrb. Bd. XXIX.
1901. Drüner, L. Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen-, und Kehlkopfmuskeln der Urodelen. I Teil. Zool. Jahrb. Abt. für Anatomie und Ontogenie der Tiere. Bd. XV.
1903. ——— Ueber die Muskulatur des Visceralskeletes der Urodelen. Anat. Anz. Bd. XXIII.
1904. ——— Studien zur Anatomie etc. der Urodelen. II Teil. Zool. Jahrb. Abt. etc. Bd. XIX.
1834. Dugès, A. Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens. Paris.
1879. Fick, A. E. Zur Entwicklungsgeschichte der Rippen und Querfortsätze von *Triton taen.* Archiv f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Anat. Abteilung.
1907. Fuchs, H. Ueber die Entwicklung des Operculums der Urodelen etc. Anat. Anz. Ergänzungsheft zum XXX Bd.
1903. Fürbringer, K. Beiträge zur Kenntnis des Visceralskelets der Selachier. Morphol. Jahrb. Bd. XXXI.
1904. ——— Beiträge zur Morphologie des Skelets der Dipnoer nebst Bemerkungen über Pleuracanthiden, Holocephalen und Squaliden. Jenaische Denkschr. Bd. IV. (Semon: Zoologische Forschungsreise in Australien. I).

1896. Gadow, H. On the evolution of the vertebral column of Amphibia and Amniota. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. 187.
1893. Gaupp, E. Beiträge zur Morphologie des Schädels. I. Primordialcranium und Kieferbogen von *Rana fusca*. Morphol. Arbeiten, hrsg. von G. Schwalbe. Bd. II.
- 1893<sup>b</sup>. ——— II. Das Hyobranchialskelett der Anuren und seine Umwandlung. Ebenda. Bd. III. 1894.
1896. ——— A. Ecker's und R. Wiedersheim's Anatomie des Frosches. I.
1900. ——— Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*. Ein Beitrag zum Verständnis des Amniotenschädels. Anat. Hefte, hrsg. v. Merkel und Bonnet. Bd. XIV.
1901. ——— Alte Probleme und neuere Arbeiten über den Wirbeltierschädel. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. X.
1904. ——— Das Hyobranchialskelett der Wirbeltiere. Merckels und Bonnets Ergebnisse der Anat. und Entwicklungsgeschichte. Bd. XIV. 1905.
1905. ——— Die Entwicklung des Kopfskelettes. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, hrsg. von Dr. O. Hertwig. Bd. III.
1906. ——— Ueber allgemeine und spezielle Fragen aus der Lehre vom Kopfskelett der Wirbeltiere. Anat. Anz. Ergänzungsheft zum XXIX Bd.
- 1862<sup>a</sup>. Gegenbaur, C. Ueber Bau und Entwicklung der Wirbelsäule bei Amphibien überhaupt und beim Frosche insbesondere. Abhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Halle. Bd. VI.
- 1862<sup>b</sup>. ——— Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig.
1898. ——— Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. I.
1896. Göppert, E. Die Morphologie der Amphibienrippen. Festschrift für Gegenbaur.
1875. Goette, A. Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig.
1891. Hay, O. P. The skeletal anatomy of *Amphiuma* during its earlier stages. Journal of Morphol. Vol. IV.
1877. Hubrecht, A. A. W. Beitrag zur Kenntnis des Kopfskeletes der Holocephalen. Niederländisches Arch. f. Zool. Bd. III.

1874. Huxley, Th. H. On the structure of the skull and of the heart of *Menobranchus lateralis*. Proceedings of the Zoological Society.
1901. Kallius, E. Beiträge zur Entwicklung der Zunge. I Teil. Amphibien und Reptilien. Anatomische Hefte. Bd. XVI.
1909. Kingsbury, B. F. and Reed, H. D. The columnella auris in Amphibia. 2<sup>nd</sup> Contribution <sup>1)</sup>. Journ. of Morphol. Vol. 20. n<sup>o</sup>. 4.
1892. Kingsley, J. S. The head of an Embryo *Amphiuma*. The American Naturalist.
1891. Knickmeyer, C. Ueber die Entwicklung der Rippen, Querfortsätze und unteren Bogen bei *Triton taeniatus*. Diss. München.
1908. Kohlbrugge, J. H. F. Die morphologische Abstammung des Menschen. Stuttgart.
1908. Krauss, F. Ueber die Genese des Chordaknorpels der Urodelen und die Natur des Chordagewebes. Archiv f. mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. LXXIII. Heft 1.
1904. Lundvall, H. Ueber Demonstration embryonaler Knorpelskelette. Anat. Anz. Bd. XXV. 1904.
1831. Martin-Saint-Ange, J. G. Recherches anatomiques et physiologiques sur les organes transitoires et la métamorphose des Batraciens. Annales des sciences naturelles. T. XXIV.
1890. Naue, H. Ueber Bau und Entwicklung der Kiemen der Froschlarchen. Inaug.-Diss. Leipzig.
1904. Noordenbos, W. Over de ontwikkeling van het chondrocranium van Zoogdieren. Diss. Groningen. 1904. Ueber die Entwicklung des Chondrocraniums der Säugetiere. Petrus Camper. III. 1905.
1870. Parker, W. K. On the structure and development of the skull of the common frog (*Rana temporaria* L.). Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. 161. For the year 1871.
1875. ——— On the structure and development of the skull in the Batrachia. Part II. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. 166. For the year 1876.

---

1) The Anatomical Record, Vol. II. 1908, stond mij niet ter beschikking.



1876. Parker, W. K. On the structure and development of the skull in the Urodulous Amphibia. Part I. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. 167. For the year 1877.
1879. ——— On the morphology of the skull in the Amphibia Urodela. Transactions of the Linnean Society of London, 2<sup>nd</sup> Series. Zoology. Vol. II. 1879—1888.
- 1880<sup>a</sup>. ——— On the structure and development of the skull in the Batrachia. Part III. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. 172. For the year 1881.
- 1880<sup>b</sup>. ——— On the structure and development of the skull in the Urodeles. Transactions of the Zoological Society of London. Vol. XI. 1885.
1905. Pekelharing, C. A. Voordrachten over Weefselleer. Haarlem.
1895. Peter, K. Ueber die Bedeutung des Atlas der Amphibien. Anat. Anz. Bd. X.
1898. ——— Die Entwicklung und funktionelle Gestaltung des Schädels von *Ichthyophis glutinosus*. Morph. Jahrb. Bd. XXV.
1897. Platt, Julia B. The development of the cartilaginous skull and of the branchial and hypoglossal musculature in *Necturus*. Morph. Jahrb. Bd. XXV.
1832. Rathke, H. Anatomisch-Philosophische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbeltiere. Riga und Dorpat.
1896. Ridewood, W. G. On the structure and development of the hyobranchial skeleton and larynx in *Xenopus* and *Pipa*, with remarks on the affinities of the Aglossa. Nov. 1896. The Journal of the Linnean Society. Zoology. Vol. XXVI. For the year 1898.
- 1897<sup>a</sup>. ——— On the development of the vertebral column in *Pipa* and *Xenopus*. Anat. Anz. Bd. XIII.
- 1897<sup>b</sup>. ——— On the structure and development of the hyobranchial skeleton of the Parsley-Frog (*Pelodytes punctatus*). May. 1897. Proceedings of the Zoological Society of London. For the year 1897.
- 1897<sup>c</sup>. ——— On the development of the hyobranchial skeleton of the midwife-toad (*Alytes obstetricans*). Nov. 1897. Proceedings of the Zoological Society of London. For the year 1898.

1898. Ridewood, W. G. On the larval hyobranchial skeleton of the Anurous Batrachians with special reference to the axial parts. Jan. 1898. The Journal of the Linnean Society. Zoology. Vol. XXVI.
1905. Schauinsland, H. Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, hrsg. von Dr. O. Hertwig. Bd. III.
1892. Schulze, F. E. Ueber die inneren Kiemen der Batrachierlarven. II. Abhandl. d. Königl. Akad. der Wissensch. zu Berlin.
1884. Schwegmann, F. J. Entstehung und Metamorphose der Wirbelsäule von *Rana temporaria*. Zeitschr. f. d. gesammten Naturwissenschaften in Halle. Bd. LVII (4<sup>e</sup> Folge. Bd. III).
1898. Spemann, H. Ueber die erste Entwicklung der Tuba Eustachii und des Kopfskelets von *Rana temporaria*. Zool. Jahrb. Abt. f. Anatomie und Ontogenie der Tiere. Bd. XI.
1895. Sewertzoff, A. N. Die Entwicklung der Occipitalregion der niederen Vertebraten in Zusammenhang mit der Frage über die Metamerie des Kopfes. Bull. de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. n<sup>o</sup>. 2.
1899. ——— Die Entwicklung des Selachierschädels. Ein Beitrag zur Theorie der korrelativen Entwicklung. Festschrift z. 70 Geburtstag von Karl von Kupffer.
1895. Seydel, O. Ueber die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Amphibien. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Morphol. Jahrb. Bd. XXIII.
1907. Sonies, F. Ueber die Entwicklung des Chondrocraniums und der knorpeligen Wirbelsäule bei den Vögeln. Petrus Camper. IV.
1880. Stöhr, Ph. Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelschädels. Zeitschrift für wissenschaft. Zoologie. Bd. XXXIII. 1880<sup>1)</sup>.
1881. ——— Zur Entwicklungsgeschichte des Anurenschädels. Ebenda. Bd. XXXVI. 1882.

---

1) Verschenen in 1879 als „Habilitationsschrift der med. Fakultät zu Breslau“: deze werd door mij gebruikt.

1882. Stöhr, Ph. Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskelettes der Teleostier. Festschrift zur dritten Säcularfeier der Alma Julia Maximiliana gewidmet von der med. Fakultät der Universität Würzburg. Leipzig.
1909. Tarapani, Helena. Zur Entwicklungsgeschichte des Hyobranchialskelettes von *Salamandra atra*, Laur. und *Triton alpestris*, Laur. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft. Bd. XLV (Neue Folge. Bd. XXXIII. Heft 1).
1906. Terry, R. J. The nasal skeleton of *Amblystoma punctatum*. Trans. Acad. Sci. of St. Louis. Vol. XVI.
1902. Van Wijhe, J. W. Eene nieuwe methode ter demonstratie van kraakbeenige mikroskeletten. Kon. Acad. v. Wetensch. Amsterdam. 30 April. (A new method for demonstrating cartilaginous mikroskeletons. Koninkl. Acad. v. Wetensch. te Amsterdam. Proceedings of the Meeting of Saturday. May. 31).
1905. ——— Ueber die Entwicklung des Kopfskelets bei Sela-chiern. Extrait des Comptes rendus du 6<sup>me</sup> Congrès intern. de Zoologie. Session de Bern. 1904. Sorti de presse, le 25 mai. 1905.
1896. Wilder, H. H. The Amphibian larynx. Zool. Jahrb. Abt. f. Anatomie u. Ontogenie der Tiere. Bd. IX.
1903. ——— The skeletal system of *Necturus maculatus*. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. V.
1898. Winslow, G. M. The Chondrocranium in the Ichthyopsida. Tuft's College Studies. n°. 5. March.
1896. Witebsky, M. Die Entwicklungsgeschichte des schalleitenden Apparates des Axolotl (*Siredon pisciformis*). Inaug.-Dissert. Berlin.
-

## BESCHRIJVING DER FIGUREN.

Ik betwijfel, of het mogelijk is, door beschrijving of teekening, ja zelfs door een model een volledig inzicht te geven van hetgeen door den mikroskoop is waar te nemen. Hoewel ik dus gaarne juistere en meer volmaakte beelden van hetgeen de praeparaten te bewonderen geven, aan den lezer had voorgelegd, ben ik toch de vriendenhand, die mij bij het vervaardigen der teekeningen behulpzaam was, ten zeerste dankbaar.

Wil men een of ander punt dezer verhandeling leeren kennen, zooals het zich in werkelijkheid aan den onderzoeker vertoont, dan is het volstrekt noodig, zich volgens de meegedeelde methode een praeparaat te vervaardigen. Mocht men daarvoor *Rana* kiezen, dan neme men bv. een larve met nog niet sterk ontwikkelde achterpooten.

Voor zoover het de omtrekken betreft, werden de teekeningen vervaardigd met het teekenprisma van Abbe, zoodat alle deelen in hun ware verhoudingen afgebeeld zijn.

Fig. 1. *Molge cristata*, 8,5 mM., onmiddellijk na het verlaten van het ei gefixeerd. Neurocranium met palatoquadratum en Meckel's kraakbeen, gezien van de rugzijde. Vergr. 46.

Fig. 2. *Molge vulgaris*<sup>1)</sup>, 11,5 mM.; achterpooten aanwezig in den vorm van kleine knobbeltjes van 0,1 mM.; voorpooten 2,5 mM.; drie goed ontwikkelde wervelbogen. Neurocranium met palatoquadratum en Meckel's kraakbeen, en twee rugwervelbogen, gezien van de rugzijde. — De verbinding van de crista met de trabekel, vooral achter het foramen oculomotorium, is niet zeer nauwkeurig weergegeven. Vergr. 24.

---

1) Toen de teekening reeds gelithographeerd was, kwam ik bij een onderzoek van het praeparaat in zeer sterk licht tot de ontdekking, dat de cartilago mediotica bij deze larve niet meer vrij was. Wijn dit bij andere larven van hetzelfde stadium nog wel het geval is, heb ik gemeend de teekening onveranderd te kunnen laten.

- Fig. 3. *Necturus maculatus*, 23 mM. Neurocranium met palatoquadratum en Meckel's kraakbeen, en twee wervelbogen, gezien van de rugzijde. — De afscheiding in de pars parotica is te scherp; eveneens de caudale verbinding met den bodem der oorkapsel. Crista en trabekel komen niet genoeg uit. Vergr. 14.
- Fig. 4. *Rana fusca*, 10 mM., met uitwendige kieuwen. Neurocranium met palatoquadratum en Meckel's kraakbeen, supra- en infrarostralia, van de rugzijde gezien. — Van de nog niet kraakbeenige oorkapsel is de omtrek aangegeven. De infrarostralia moesten kraakbeenig verbonden zijn (de opgegeven correctie werd niet aangebracht). Verg. 46.
- Fig. 5. *Rana esculenta*, 11 mM., uitwendige kieuwen verdwenen; occipitaal- en wervelbogen nog niet kraakbeenig. Trabekels met aangrenzende deelen, gezien van de rugzijde. — De verbinding van het planum basale met den bodem der oorkapsel is niet aangegeven. Vergr. 24.
- Fig. 6. *Rana esculenta*, 45 mM., achterpooten 8 mM. Neurocranium enz. als in fig. 4, van de rugzijde gezien. — De verbinding van den zijwand en den occipitaalboog met de oorkapsel laat aan duidelijkheid te wenschen over. Het tectum posterius met de taeniae is niet geteekend. Ook het planum ethmoidale is niet voldoende uit de figuur te herkennen. Vergr. 9.
- Fig. 7. *Rana esculenta*, dezelfde als vorige. Infrarostralia, van boven gezien. — Hun vorm is meer gebogen, dan men uit de figuur zou opmaken. Vergr. 46.
- Fig. 8. *Alytes obstetricans*, 20 mM., staart 25 mM., achterpooten kleine ronde stompjes van 2,5 mM. Neurocranium met palatoquadratum en Meckel's kraakbeen, en infrarostralia, van de rugzijde gezien. — Tectum posterius niet, planum ethmoidale en zijwand onvoldoende aangegeven. Door een verkeerd aangebrachte correctie zijn de foramina olfactoria vervallen. Vergr. 8.
- Fig. 9. *Alytes obstetricans*, 20 mM., staart 23 mM., achterpooten 2 mM. Voorste gedeelte van het neurocranium enz. als in fig. 8, plus suprarostralia, hoornkaken en „paramandibularia”, van de buikzijde gezien. — De „paramandibularia” hebben tengevolge van het praepareeren hun juiste ligging verloren. Vergr. 10.

- Fig. 10. *Alytes obstetricans*, dezelfde als in fig. 8. Suprarostalia en begin van de cornua trabecularum, van de ruzzijde gezien. Vergr. 24.
- Fig. 11. *Rana esculenta*, 65 mM., achterpooten, gestrekt, 24 mM.; voorpooten nog onder de huid verborgen. Suprarostalia met de hoornkaak, schuin van beneden en achter gezien, zoodat de zijstukken minder goed uitkomen. Vgl. fig. 6. Vergr. 11.
- Fig. 12. *Rana fusca*, 28 mM., achterpooten, gestrekt, 9 mM.; voorpooten nog ingesloten. Suprarostalia, van boven gezien — in werkelijkheid meer gebogen dan in de figuur. Vergr. 24.
- Fig. 13. *Molge cristata*, dezelfde als in fig. 1. Hyobranchiaalskelet en Meckel's kraakbeen, van boven gezien. — Het branchiale IV was nog niet kraakbeenig. Vergr. 46.
- Fig. 14. *Molge vulgaris*, 6 mM., rudimentaire, mandibulaire kieuw (= „balancer” = haakje van *Ruscconi*) nog aanwezig. Hyobranchiaalskelet met Meckel's kraakbeen, van boven gezien. — Wijn het praeparaat een weinig scheef onder het dekglas lag, ontbreekt in de teekening volkomen symmetrie. Ook hier is nog geen kraakbeenig branchiale IV ontwikkeld. Vergr. 46.
- Fig. 15. *Molge vulgaris*, 11,5 mM., dezelfde als in fig. 2. Hyobranchiaalskelet, van boven gezien. — Het plaatje, dat den copulasteel met de hypobranchialia I verbindt, is in het praeparaat van boven slechts even te zien en in de figuur ter bevordering van de duidelijkheid niet geteekend; de steel zelf moest rostraal meer naar beneden gebogen zijn; bij de reproductie der oorspronkelijke teekening is het kopje van het linker ceratobranchiale III te ver mediaal komen te liggen. Vergr. 24.
- Fig. 16. *Molge vulgaris*, 20 mM. Hyobranchiaalskelet, van boven gezien. — Ook hier is om wille der duidelijkheid het plaatje van den copulasteel weggelaten. Door onvoorzichtigheid bij het praepareeren zijn een paar commissurae terminales verbroken. Verg. 24.

- Fig. 17. *Molge vulgaris*, dezelfde als vorige. Hyobranchiaalskelet, van beneden gezien. Vergr. 24.
- Fig. 18. *Siredon pisciformis*, 50 mM. Hyobranchiaalskelet, van boven gezien. — Het ventrale plaatje van den copulasteel is om dezelfde reden weggelaten als bij *Molge*; het eigenaardige kraakbeen voor aan de copula tusschen deze en de hypohyalia is eveneens weggelaten; de ceratohyalia zijn een weinig mediaalwaarts omgeslagen; de hypobranchialia I zijn alleen nog vooraan dorsaal met de copula kraakbeenig verbonden, de hypobranchialia II zeker niet meer kraakbeenig. De commissurae terminales zijn alle van elkaar gescheiden; die van het linker ceratobranchiale II omsluit een bloedvat. Vergr. 5. — Tot mijn spijt is bij vergissing de vergrooting zoo klein genomen; toch is de overeenkomst met *Molge* duidelijk genoeg, zie fig. 16.
- Fig. 19. *Molge vulgaris*, eenjarig, niet geslachtsrijp dier van 61 mM. Hyobranchiaalskelet, van boven gezien. Zoo ver als de deelen in de figuur gestippeld zijn, is er verbeening opgetreden, maar toch zijn ze nog rijk aan blauw gekleurde balkjes van hyaline intercellulaire stof. Vergr. 10.
- Fig. 20. *Necturus maculatus*, 20 mM., achterpooten 1 mM.; voorpooten 2 mM., waarvan twee teenen reeds een duidelijk kraakbeenige as hebben. Hyobranchiaalskelet, van boven gezien. Alle deelen zijn kraakbeenig verbonden, behalve de distale einden der ceratobranchialia en het rostrale van den copulasteel; het kraakbeen der ceratobranchialia is echter sterker ontwikkeld dan dat, waardoor ze rostraal samenhangen. Van de hypohyalia is het jongere kraakbeen in de figuur voldoende herkenbaar; zoo ook dat op de grens tusschen het hypo- en het ceratobranchiale I. Vergr. 24.
- Fig. 21. *Necturus maculatus*, 25 mM., de grootste larve, die ik bezat; voorpooten 4,5 mM., achterpooten 2,5 mM., beide met duidelijk gescheiden phalanges in de teenen. Hyobranchiaalskelet, van boven gezien. De commissurae terminales gestippeld, wijl ze niet kraakbeenig zijn; de copulasteel schuift onder de hypobranchialia I, doch is er niet kraakbeenig mede verbonden. Vergr. 15.

- Fig. 22. *Rana fusca*, 8 mM., met uitwendige kiëuwen en de spiraal van den darm in den aanvang der ontwikkeling. Hyobranchiaalskelet, van de onderzijde gezien. Het branchiale IV is nog niet kraakbeenig. De processus anterior hyalis begint zich te ontwikkelen, doch is in de figuur niet geteekend, wel daarentegen de processus posterior en het begin van de hypobranchiaalplaat. Vergr. 46.
- Fig. 23. *Rana esculenta*, dezelfde als in fig. 6. Hyobranchiaalskelet, van boven gezien. Tal van fijne onderdeelen komen in de figuur niet tot hun recht; zoo bv. de verbinding van de ceratobranchialia met het planum hypobranchiale, de holle vorm der kieuwschaal enz. Vergr. 11.
- Fig. 24. *Rana fusca*, 29 mM., één voorpoot vrij. Hyobranchiaalskelet, van de onderzijde gezien. Hier is dezelfde opmerking van toepassing als in de vorige figuur. Vergr. 15.
- Fig. 25. *Rana fusca*, 15 mM., na de metamorfose, staart juist verdwenen. Hyobranchiaalskelet, van boven gezien. De verschillende deelen, waaruit het corpus opgebouwd is, zijn duidelijk te herkennen. De gebogen cornua hyalia, welke bij het dier naar boven gericht zijn, werden in het praeparaat horizontaal neergelegd. Vergr. 11.
- Fig. 26. *Alytes obstetricans*, dezelfde als in fig. 8. Hyobranchiaalskelet, van boven gezien. Tengevolge van het bleeken zijn de deelen in het midden een weinig zijdelings over elkaar geschoven. Uit de figuur besluite men niet tot een kraakbeenigen samenhang over de geheele breedte tusschen het planum hypobranchiale en de ceratobranchialia III en IV. Vergr. 10.
- Fig. 27. *Alytes obstetricans*, dezelfde als in fig. 9. Voorste gedeelte van het hyobranchiaalskelet, van beneden gezien. Deze larve werd niet gebleekt, zoodat er geen contractieverschijnselen aanwezig zijn en de verhouding tusschen de pars reuniens en de copula II scherp te voorschijn treedt. Vergr. 10.
- Fig. 28. *Alytes obstetricans*, 24 mM., staart 22 mM., achterpooten 26 mM., in de metamorfose. Hyobranchiaalskelet, van boven gezien. Alleen in de ceratobranchialia I en II is rostraal nog een weinig kraakbeen aanwezig — de donker gekleurde strookjes. Vergr. 9.



Fig. 29—30. *Molge cristata*, 28 mM., voorpooten 8 mM., achterpooten 5 mM. Wervelkolom tot en met den 11den staartwervel, gezien van de linkerzijde. De zandloopervorm der wervellichamen is in beide figuren niet krachtig genoeg uitgedrukt; de diameter bij het intervertebraalligament overtreft dien in het midden vrij aanzienlijk, beide zijn bv. in het 12de wervellichaam resp. = 550  $\mu$  en 308  $\mu$ . Ribben komen aan de wervels voor van den 2den tot en met den 9den, zijn echter niet geteekend. De eerste staartwervel draagt geen onderste bogen, de tweede slechts één vrij staafje, de derde twee, die met elkaar tot een ring vergroeid, doch zijdelings niet doorboord zijn; eerst aan den vierden wervel treden bogen op met een opening voor het bloedvat. Vergr. 8.

Fig. 31. *Necturus maculatus*, 25 mM., voorpooten ruim 4 mM., achterpooten 2,5 mM., iets minder ver ontwikkeld dan die van fig. 21. Wervelkolom, van den 2den tot en met den 9den wervel, van boven gezien. De ribben liggen natuurlijk in een veel lager niveau. Van de bogen zijn alleen de dorsale gedeelten zichtbaar, tot daar nl., waar ze naar beneden ombuigen; de processus articulares posteriores zijn niet voldoende aangegeven, waaraan natuurlijk de kleinheid der teekening ook schuld is. Vergr. 11.

Fig. 32. *Molge vulgaris*, 25 mM., voorpooten 5 mM., achterpooten 4 mM.; hypobranchialia I afgesnoerd. Dak van het rugmergskanaal met de ribben van den 2den tot en met den 5den wervel, van boven gezien. Vergr. 24.

Fig. 33. *Rana esculenta*, 35 mM., achterpooten 2 mM. Wervelbogen, van boven gezien. Van den urostyl was ventraal nog geen spoor te zien, dorsaal nog niets dan een kleine tiende wervelboog. Vergr. 11.

Fig. 34. *Rana esculenta*, dezelfde als in fig. 6. Wervelkolom, gezien van de linkerzijde. Bij den 8sten en 9den boog was de chorda nog niet door een kraakbeenig bandje omgeven. Aan den 4den boog is een flinke processus transversus ontwikkeld, komt in de figuur echter niet uit, wijl hij —

men ziet de wervelkolom van ter zijde — met den boog samenvalt. Aan de pars epichordalis urostyli zijn drie elementen te onderscheiden, nl. de 10de boog en twee kraakbeenkernen: het begin van den 11den en 12den boog. Links zijn deze door een zwak bandje met elkaar vereenigd, doch rechts nog volkomen gescheiden. De pars hypochordalis is een enkelvoudige staaf. Vergr. 8.

Fig. 35. *Rana fusca*, 30 mM., voorpooten nog ingesloten, achterpooten, gestrekt, 12 mM. Wervelkolom, van boven gezien. Mikroskoop zóó ingesteld, dat de basis der bogen, tegen de chorda gelegen, scherp gezien wordt. Van de bogen zelf is zoodoende slechts het bredere benedengedeelte zichtbaar, tot aan het punt, waar de processus transversii ontspringen en ook dit natuurlijk, wegens den opgerichten stand, niet in zijn volle lengte. In het praeparaat lag de pars hypochordalis urostyli onder de linker pars epichordalis, zoodat beide in de teekening samenvallen en een geheel schijnen uit te maken. Zoowel dorsaal als ventraal is de chorda door vertebraal kraakbeen omgeven, doch wijl de vergrooing iets te zwak werd genomen, laat de duidelijkheid daarvan in de figuur wel wat te wenschen over. Vergr. 9.

Fig. 36. *Rana fusca*, 22 mM., voorpooten 6 mM., achterpooten 12 mM., in de metamorphose; de ceratobranchialia zijn grootendeels gereduceerd, maar toch nog aanwezig als glasachtige spangen met eenige kraakbeencellen, terwijl het ceratobranchiale I nog veel kraakbeen bevat. Door een paramediane snede gehalveerd praeparaat. Wervelkolom, gezien van de rechterzijde. Onder de chorda ligt een streng (bindweefselachtig), welke zich om de pars hypochordalis urostyli voortzet — in de figuur gestippeld; de onderkant der chorda is binnenwaarts omgeslagen, zoodat de streng niet beneden ligt. Door het halveeren en het omslaan der chorda ligt de pars hypochordalis urostyli vooraan te dicht bij de pars epichordalis; van een obliteratie der chorda op dit punt is in dit stadium nog geen sprake. Vergr. 11.

- Fig. 37. *Rana fusca*, 17 mM., na de metamorphose, staart volkomen verdwenen. Wervelkolom, van beneden gezien. Van het vertebrale kraakbeen zijn nog slechts geringe resten overgebleven. Het uiteinde van den urostyl is door een fout in het praeparaat een weinig zijwaarts gebogen; de pars epichordalis is nog slechts vooraan vergroeid met de pars hypochordalis, niet, zooals men uit de figuur zou afleiden, over haar geheele lengte. Vergr. 8.
- Fig. 38. *Rana fusca*, 23 mM., voorpooten 8 mM., achterpooten 13 mM., in het begin der metamorphose; alle vier ceratobranchialia zijn nog gedeeltelijk kraakbeenig. Eerste wervel, van beneden gezien. De chorda is zoowel dorsaal als ventraal door een laagje kraakbeen, dat met de bases der bogen samenhangt, bedekt, treedt versmald uit het wervellichaam in den schedel en verbreedt zich dan weer, ofschoon minder sterk dan in de figuur. Vergr. 6.
- Fig. 39. *Rana fusca*, 25 mM., sinds geruimen tijd gemetamorphoseerd. Wervelkolom, van beneden gezien. Intervertebraal is de chorda gereduceerd tot een smallen verticalen band. De bogen zijn geheel verbeend; aan den eersten wervel kan ik den verbeenden boog niet waarnemen, hoofdzakelijk wegens het op dit punt onvoldoende gebleekt pigment. De splitsing tusschen twee opeenvolgende wervels is nog niet volkomen. Vergr. 8.
- Fig. 40. *Rana fusca*, dezelfde als vorige. Eén wervel, de 6de, sterker vergroot, van beneden gezien. Vergr. 24.
-

## AFKORTINGEN.

Arc. occ.	=	Arcus occipitalis.
Arc. v.	=	„ vertebrae.
Arc. v. I, II.	=	„ „ 1 <sup>ae</sup> , 2 <sup>ae</sup> .
Arc. v. i.	=	„ „ inferior.
Arc. v. s.	=	„ „ superior.
Arc. v. s. I, 12, 13	=	superior vertebrae 1 <sup>ae</sup> , 12 <sup>ae</sup> , 13 <sup>iae</sup> .
Br. I, II, III.	=	Branchiale I, II, III.
C. aud.	=	Capsula auditiva.
C. b. r.	=	Ceratobranchialia (gereduceed).
C. b. I, II, III, IV.	=	Ceratobranchiale I, II, III, IV.
C. calc.	=	Cartilago calceus (zgn. „Kalkknorpel”).
C. hy.	=	Ceratohyale.
C. M.	=	Cartilago Meckeli.
C. iv.	=	„ intervertebralis.
C. med.	=	„ mediotica.
C. p.	=	„ periotica.
C. v.	=	„ vertebralis.
Can. a.	=	Canalis anterior.
Can. l.	=	„ lateralis.
Can. p.	=	„ posterior.
Cart. arc.	=	Cartilago arcuata („Bügelknorpel”).
Cd. occ.	=	Condylus occipitalis.
Cd. qu-hy.	=	„ quadrato-hyalis.
Ch.	=	Chorda.
Ch. i.	=	Chordae initium (kraakbeenige chordapunt).
Co. b. I, II.	=	Cornu branchiale I, II.
Co. hy.	=	„ hyale.
Co. Tr.	=	„ trabeculae.
Com. e.	=	Commissura epichordalis.

Com. Term.	= Commissura terminalis.
Com. qu-cr. ant.	= „ quadrato-cranialis anterior.
Cop.	= Copula.
Cop. I, II.	= „ I, II.
Cr. par.	= Crista parotica.
Cr. Tr.	= „ trabeculae.
Crp.	= Corpus.
Crp. v.	= „ vertebrae.
Crp. v. I.	= „ „ I <sup>ae</sup> .
Cs.	= Costa.
Cs. i.	= „ inferior.
Cs. s.	= „ superior.
F. I.	= Foramen olfactorium (I).
F. II.	= „ opticum (II).
F. III.	= „ oculomotorium (III).
F. V.	= „ trigemini (V).
F. X.	= „ vagi (X).
F. car.	= „ caroticum.
F. cr-pal.	= „ cranio-palatinum.
H. b. I, II.	= Hypobranchiale I, II.
H. hy.	= Hypohyale.
Hy.	= Hyale.
Infrar.	= Infrarostralia.
M. a-h.	= Musculus abdomino-hyoideus.
Ma. ac.	= Macula acustica.
Man.	= Manubrium.
Md. sp.	= Medulla spinalis.
Mx. i. c.	= Maxilla inferior cornea.
Mx. s. c.	= „ superior „
Os. co.	= Os coccygis.
P. art.	= Pars articularis (kraakbeenig).
P. e. u.	= „ epichordalis urostyli.
P. h. u.	= „ hypochordalis „
P. par.	= „ parotica.
P. reun.	= „ reuniens.
Pl. bas.	= Planum basale.

Pl. hyp.	=	Planum hypobranchiale.
Pl. infr.	=	„ infranasale.
Pl. int.	=	„ internasale.
Pl. Tr.	=	„ trabeculare.
Pr. a. a.	=	Processus articularis anterior.
Pr. a. c. I.	=	„ anterior ceratobranchialis 1 <sup>i</sup> .
Pr. a. c. hy.	=	„ „ cornu hyalis.
Pr. a. hy.	=	„ „ hyalis.
Pr. a-l.	=	„ antero-lateralis.
Pr. a-m. hy.	=	„ antero-medialis hyalis.
Pr. a. p.	=	„ articularis posterior.
Pr. asc.	=	„ ascendens.
Pr. bas.	=	„ basalis.
Pr. l. hy.	=	„ lateralis hyalis.
Pr. m.	=	„ muscularis.
Pr. ot.	=	„ oticus.
Pr. p. hy.	=	„ posterior hyalis.
Pr. p-l.	=	„ postero-lateralis.
Pr. p-m.	=	„ postero-medialis.
Pr. ps-pt.	=	„ pseudo-pterygoideus.
Pr. qu-ethm.	=	„ quadrato-ethmoidalis.
Pr. sp.	=	„ spinosus.
Pr. tr.	=	„ transversus.
Prm.	=	Paramandibulare.
Pqu.; P.qu.	=	Palatoquadratum.
Sp. I, II, III, IV.	=	Spiculum I, II, III, IV.
St. cop.	=	Stilus copulae.
Suprar.	=	Suprarostralia.
T. can. m.	=	Tectum canalis medullaris.
T. p.	=	„ posterius.
Tr.	=	Trabecula.
Ur.	=	Urostylus.

---

STELLINGEN.





## STELLINGEN.

---

### I.

In geen enkel ontwikkelingsstadium der Vertebrata bestaat er een eigenlijk gezegd vliezig primordiaalcranium.

### II.

De voortplantingswijze van *Salamandra atra* is een erfelijk geworden aanpassingsverschijnsel aan de bijzondere levensvoorwaarden.

### III.

Zoowel ontwikkeling als functie bewijst, dat de zgn. „balancer” (= haakje van Rusconi) der Urodela een rudimentaire uitwendige kieuw is van de mandibula en niet van den hyoidboog.

### IV.

Als geluidoverbrengende deelen moeten bij de Urodela onderscheiden worden: operculum, columella en stilus. Bij de meeste soorten zijn niet alle tegelijk aanwezig; bij *Molge* ontbreekt de stilus geheel en al; van de columella is hoogstens nog een aanduiding voorhanden.

### V.

De columella der Urodela is waarschijnlijk van hyomandibulairen oorsprong.

## VI.

De atlas der Amphibia is niet homolog met dien der hogere Vertebrata.

## VII.

De verandering van chordacellen in kraakbeen geschiedt binnen de chordascheede, m. a. w. het chordakraakbeen is autochthoon.

## VIII.

De chorda bestaat uit een weefsel sui generis, dat niet als een soort kraakbeen („Larvalknorpel”, K r a u s s) beschouwd kan worden.

## IX.

De zwemblaas der visschen is een hydrostatisch orgaan, dat hen in staat stelt bij een minimum van krachtsverbruik op een bepaalde hoogte te blijven, doch het stijgen of dalen niet bewerkt. (Theorie van Moreau).

## X.

Het doodvriezen van planten vindt zijn oorzaak niet in een onttrekken van water aan de cellen, maar in een ontleding van het protoplasma.

## XI.

De protoplasma-strooming, onverschillig of zij normaal of pathologisch verschijnsel is, dient voor het transport der voedingsstoffen.

## XII.

De proeven van Paul Becquerel, waarin zaden en sporen aan den invloed van het uitdrogen, het luchtledige en de allerlaagste temperaturen worden blootgesteld, zonder daarbij hun kiemvermogen te verliezen, bewijzen geenszins, „que la vie est réellement suspendue et . . . le grand principe de la continuité des phénomènes vitaux mis complètement en échec.” (Compt. rend. 1910).

## XIII.

De Agnostida hebben geen primitieven lichaamsbouw en behooren derhalve niet voorop te staan in het systeem der Trilobita.

## XIV.

Zowel de levende als uitgestorven Fauna bewijst den samenhang tusschen Z. Amerika en Afrika, echter niet langer dan tot in het begin van het tertiair.

## XV.

De evolutieer als natuurwetenschappelijke theorie is niet in strijd met de christelijke wereldbeschouwing.

## XVI.

Ook al behooren de gevonden beenderen bij elkaar, dan levert *Pithecanthropus erectus* toch geen bewijs voor de dierlijke afstamming van den mensch.

## XVII.

Uit de praecipitine-reactie kan niet besloten worden tot „bloedverwantschap” tusschen mensch en anthropomorpe apen.

## XVIII.

De dieren hebben geen verstand, m. a. w. tusschen het verstand van den mensch en wat men bij de dieren daarvoor meent te kunnen houden, bestaat een essentieel, geen gradueel verschil.

## XIX.

Alcohol (aethyl-) is een zenuwgift en heeft geen voedingswaarde.

## XX.

De chromosomen der kiemcellen zijn de (materieele) dragers der erfelijke eigenschappen.

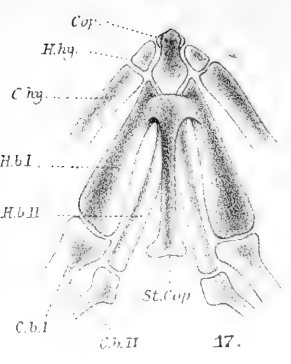
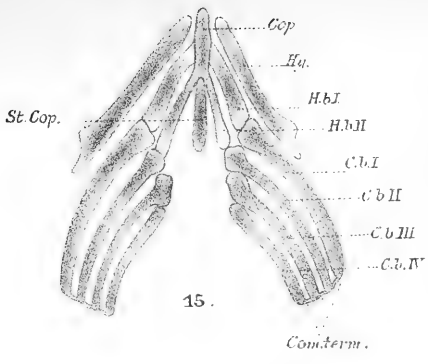
---



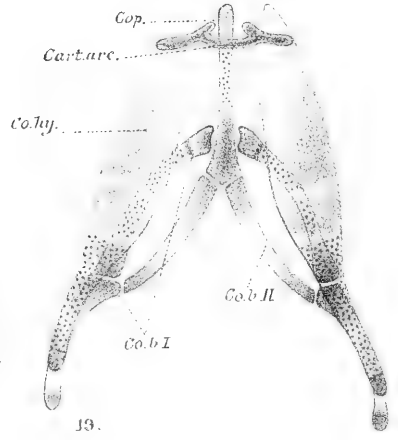
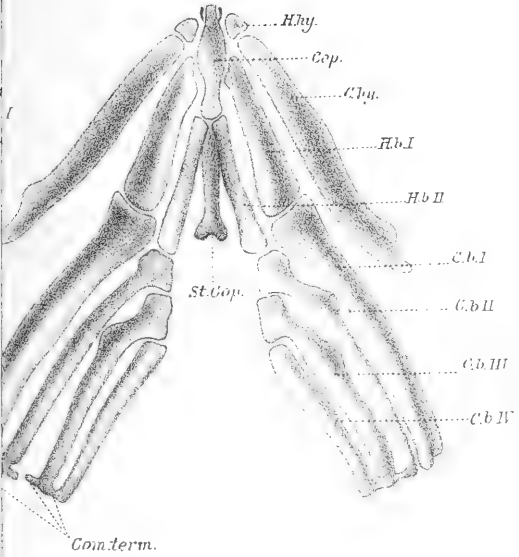
## VERBETERINGEN.

- Bl. 9, reg. 1 v. b. staat xyhol . . . . . lees: xylol.  
„ 55, „ 16 „ 1877 . . . . . „ 1876.  
„ 126, „ 11 . . . lees: voltooid is — larve van 15 mM. —
- Fig. 2 staat Pqn . . . . . lees: Pqu  
„ 8 „ E. I, E. X . . . . . „ F. I, F. X.  
„ 6, 8 „ Com. qr-cr. ant. . . . . „ Com. qu-cr. ant.  
„ 38, „ Crp. I . . . . . „ Crp. v. I.  
„ 8 Can.p. wijst den canalis lateralis aan in plaats van den  
canalis posterior.  
„ 24 De lijn van Cd.qu-hy moest recht naar beneden getrokken  
zijn, om den condylus quadrato-hyalis aan te wijzen.
-

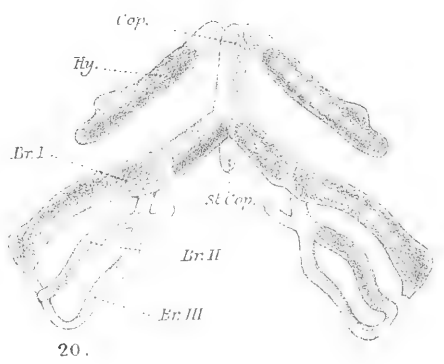
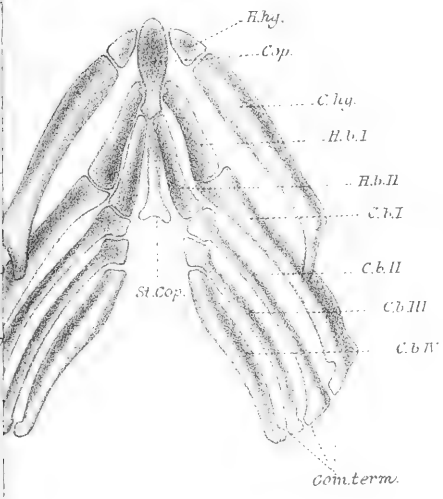
Hy.  
Br. I  
Br. II  
Br. III



Pr. br  
F. p



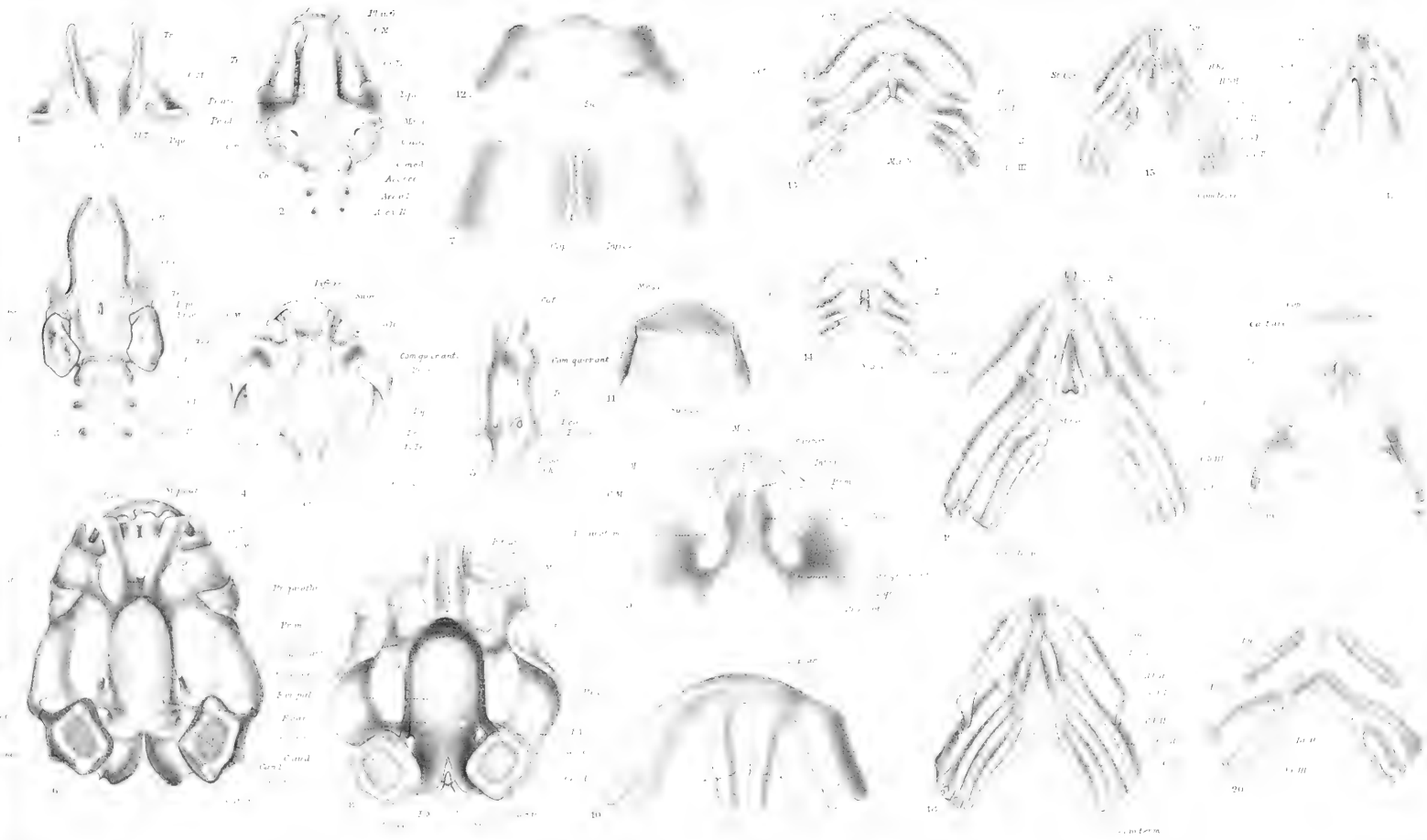
Pl. int



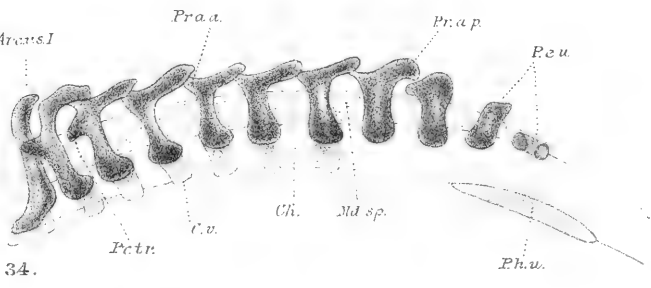
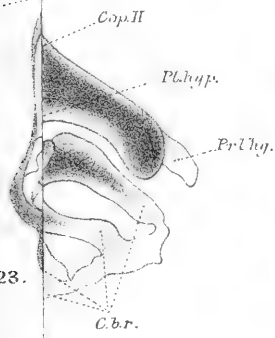
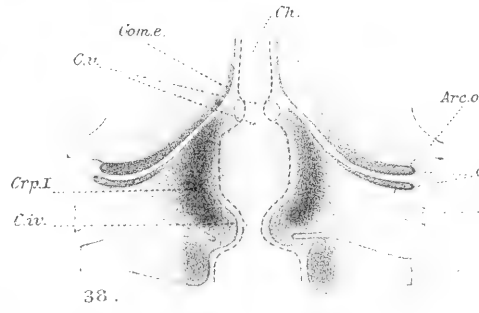
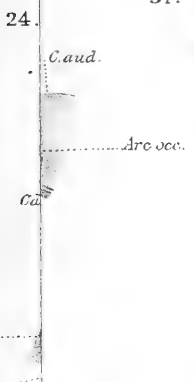
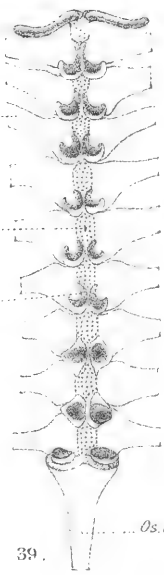
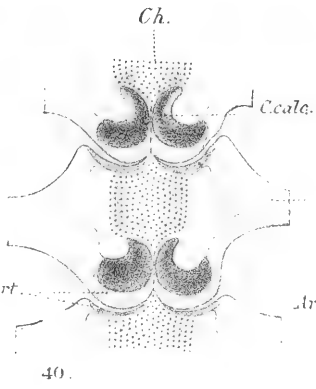
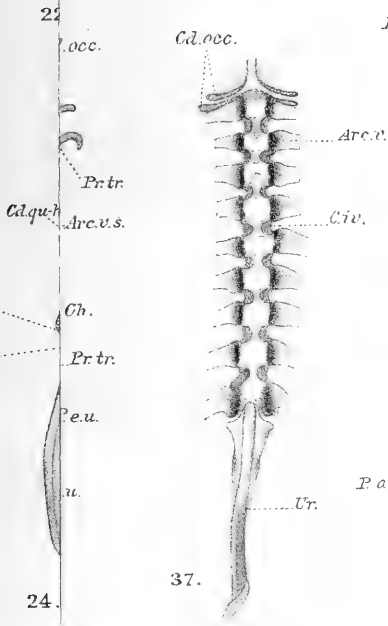
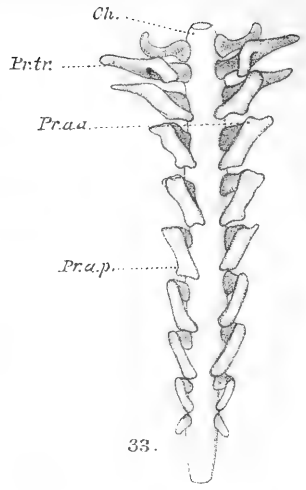
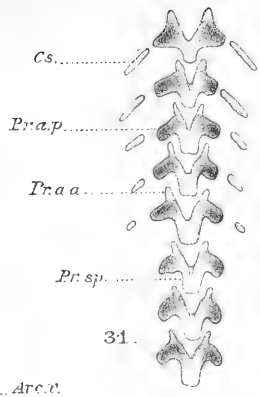
qu

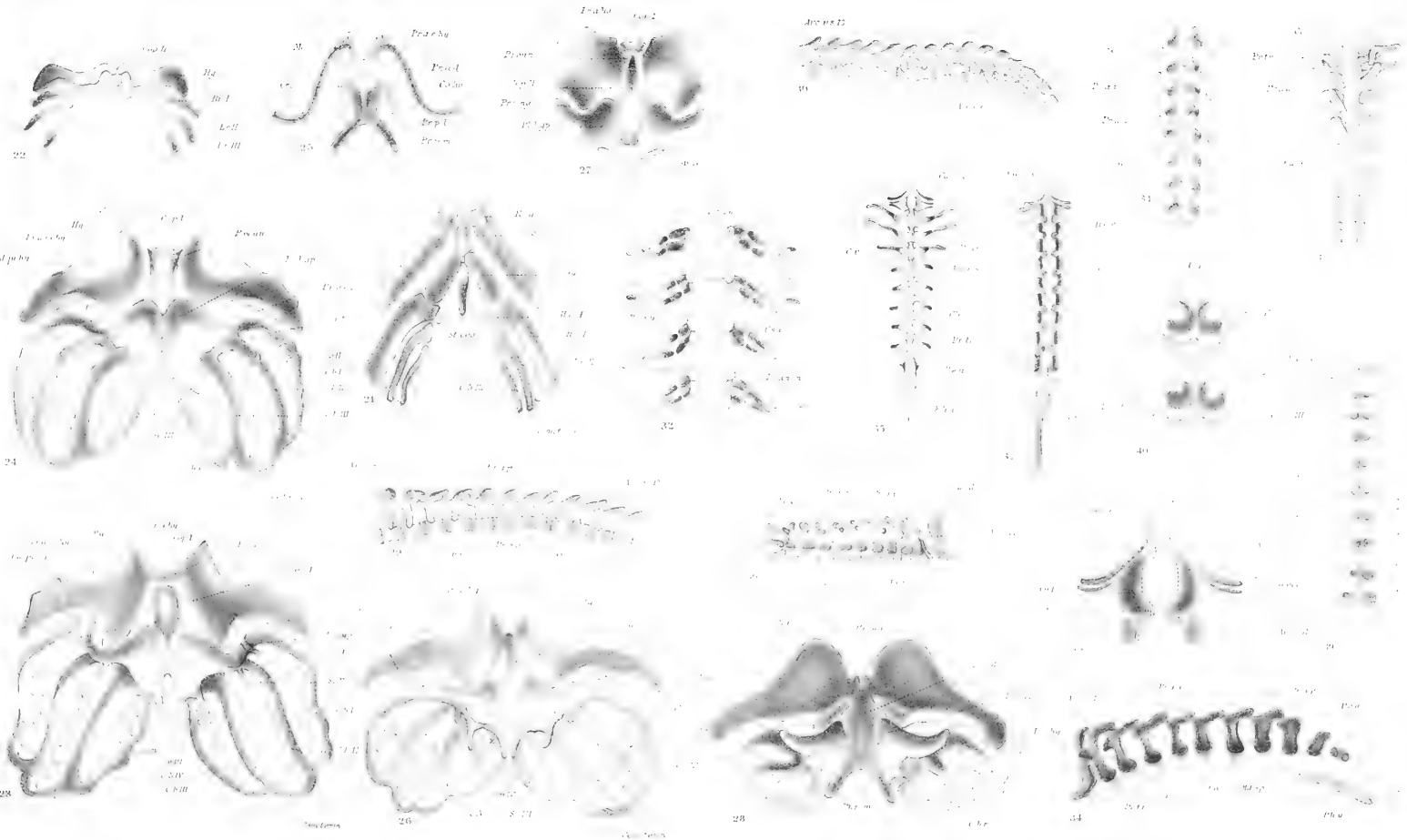
Pr. ot

Cr. par









OVER DE ONTWIKKELING VAN HET  
CHONDROCRANIUM EN DE □ □  
KRAAKBEEENIGE WERVELKOLOM VAN  
EENIGE URODELA EN ANURA. □

---

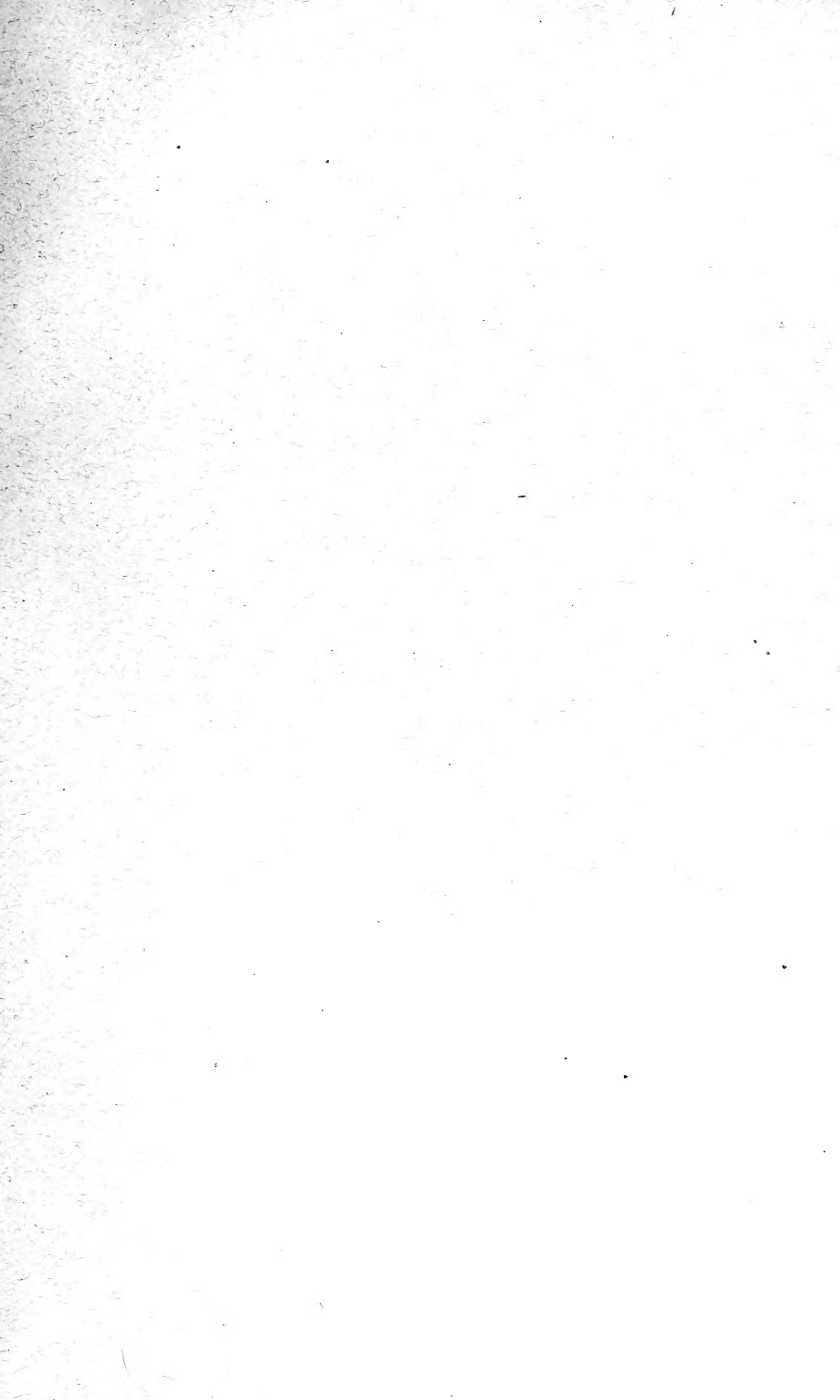


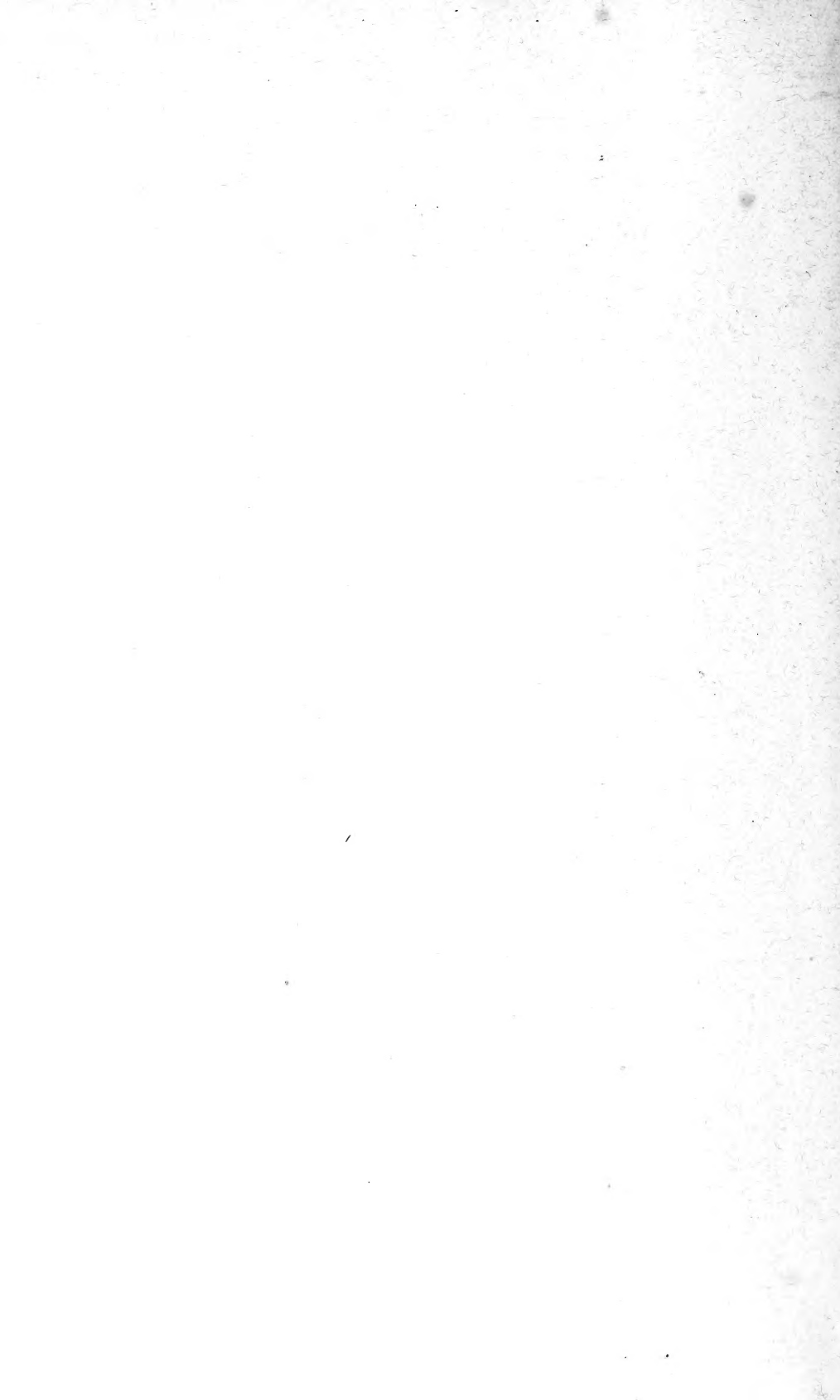
J. L. E. PEETERS, S. J.



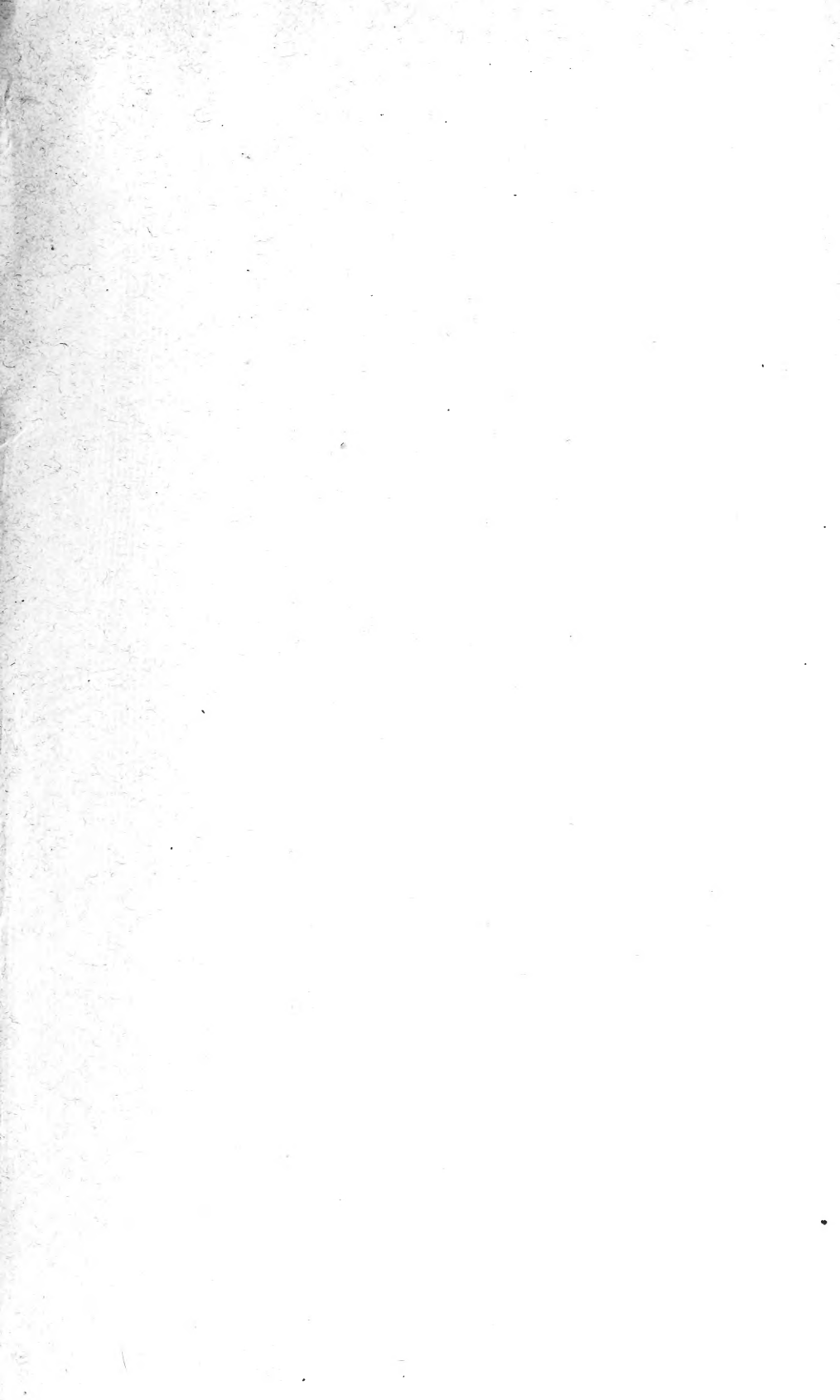












AMNH LIBRARY



100126776